

Решением президиума Высшей аттестационной комиссии журнал включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, выпускаемых в Российской Федерации, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук



Том 17 № 3 2022

ISSN 1992-1098

e-ISSN 2413-0958

ЮГ РОССИИ:

ЭКОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ

Vol.17 no. 3 2022

SOUTH OF RUSSIA:

ECOLOGY, DEVELOPMENT

Журнал «Юг России: экология, развитие» входит в Перечень Высшей аттестационной комиссии (ВАК) и реферативные базы цитирования: Scopus, Web of Science Core Collection (ESCI), Web of Science Zoological Record, Российская система цитирования (РИНЦ), Cyberleninka, Ulrich's Periodicals Directory, Российская государственная библиотека (РГБ), ВИНТИ, The European Library, The British Library, Jisc copac, Google Scholar, Bielefeld Academic Search Engine (BASE), OCLC WorldCat, EBSCO A-to-Z, Соционет, Open Access Infrastructure for Research in Europe (Open AIRE), Research Bible, Academic Keys and Open Archives Initiative.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ**Главный редактор**

Шестопалов Александр Михайлович, директор Федерального исследовательского центра Фундаментальной и трансляционной медицины, доктор биологических наук, профессор (Новосибирск, Россия)

Заместители главного редактора

Асадулаев Загирбег Магомедович, Горный ботанический сад, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук (Махачкала, Россия)

Гаджиев Алимурад Ахмедович, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Кочуров Борис Иванович, Институт географии Российской академии наук (Москва, Россия)

Рабазанов Нухкади Ибрагимович, Прикаспийский институт биологических ресурсов, Дагестанский федеральный исследовательский центр Российской академии наук (Махачкала, Россия)

Научный редактор

Чибилёв Александр Александрович, Институт степи Уральского отделения Российской академии наук (Оренбург, Россия)

Ответственные секретари

Гасангаджиева Азиза Гусейновна, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Гусейнова Надира Орджоникидзева, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Даудова Мадина Гасан-Гусейновна, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Иванушенко Юлия Юрьевна, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Теймуров Абдулгамид Абулхасумович, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Технический редактор

Юсупов Юсуп Газимагомедович, Институт экологии и устойчивого развития, Дагестанский государственный университет (Махачкала, Россия)

Для ознакомления с целями и задачами, инструкциями по подготовке и подаче рукописи, подписке и другой информации, посетите:

<https://ecodag.elpub.ru/ugro/about>

EDITORIAL BOARD**Editor-in-Chief**

Alexander M. Shestopalov, Head, Federal Research Centre for Fundamental and Translational Medicine, Doctor of Biological Sciences, Professor (Novosibirsk, Russia)

Deputy Editors-in-Chief

Zagirbeg M. Asadulaev, Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences (Makhachkala, Russia)

Alimurad A. Gadzhiev, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Boris I. Kochurov, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences (Moscow, Russia)

Nukhkadi I. Rabazanov, Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences (Makhachkala, Russia)

Scientific Editor

Aleksander A. Chibilev, Institute of Steppe, Ural Branch, Russian Academy of Sciences (Orenburg, Russia)

Editorial Executive Secretaries

Aziza G. Gasangadzhieva, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Nadira O. Guseynova, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Madina G. Daudova, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Yuliya Yu. Ivanushenko, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Abdulgamid A. Teymurov, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Technical Editor

Yusup G. Yusupov, Institute of Ecology and Sustainable Development, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

For aims and scope, manuscript preparation and submission instructions, subscription and other information visit: <https://ecodag.elpub.ru/ugro/about>

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Алексеев А.Ю., Федеральный исследовательский центр Фундаментальной и трансляционной медицины (Новосибирск, Россия)

Асхабов А.М., Коми научный центр Российской академии наук (Сыктывкар, Россия)

Асатурова А.М., Федеральный научный центр биологической защиты растений (Краснодар, Россия)

Бехруз Абтахи, Мохаммад Хоссейн, Факультет биологии и биотехнологии, Государственный университет Ш. Бехешти (Тегеран, Иран)

Бондарцева М.А., Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия)

Братков В.В., Московский государственный университет геодезии и картографии (Москва, Россия)

Власов Д.Ю., Санкт-Петербургский государственный университет (Санкт-Петербург, Россия)

Джамбулатов З.М., Дагестанский государственный аграрный университет им. М.М. Джамбулатова (Махачкала, Россия)

Зайцев В.Ф., Астраханский государственный технический университет (Астрахань, Россия)

Замотайлов А.С., Кубанский государственный аграрный университет (Краснодар, Россия)

Ирза В.Н., Федеральный центр охраны здоровья животных (Владимир, Россия)

Канбетов А.Ш., Каспийский исследовательский институт НАО «Атырауский университет нефти и газа» (Атырау, Казахстан)

Касимов Н.С., Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

Клюшин П.В., Государственный университет по землеустройству (Москва, Россия)

Магомедов М.Д., Прикаспийский институт биологических ресурсов, Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН (Махачкала, Россия)

Матишов Г.Г., Южный научный центр РАН (Ростов-на-Дону, Россия)

Миноранский В.А., Южный Федеральный университет (Ростов-на-Дону, Россия)

Москвитина Н.С., Национальный исследовательский Томский государственный университет (Томск, Россия)

Набоженко М.В., Прикаспийский институт биологических ресурсов, Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН (Махачкала, Россия)

Огурева Г.Н., Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

Онипченко В.Г., Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (Москва, Россия)

Переведенцева Л.Г., Пермский государственный национальный исследовательский университет (Пермь, Россия)

Рожнов В.В., Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (Москва, Россия)

Трифонов Т.А., Владимирский государственный университет им. А.Г. и Н.Г. Столетовых (Владимир, Россия)

Фальк Хюттманн, Университет Аляски в Фербенксе (Аляска, США)

Шестопалова Л.В., Новосибирский государственный университет (Новосибирск, Россия)

Щелканов М.Ю., Научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии имени Г.П. Сомова (Владивосток, Россия)

Яковенко Н.В., Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова (Воронеж, Россия)

Яковлев Р.В., Алтайский государственный университет (Барнаул, Россия)

EDITORIAL COUNCIL

Alexander Yu. Alekseev, Federal Research Centre for Fundamental and Translational Medicine (Novosibirsk, Russia)

Askhab M. Askhabov, Komi Scientific Centre, Russian Academy of Sciences (Syktyvkar, Russia)

Anzhela M. Asaturova, Federal Research Centre of Biological Plant Protection (Krasnodar, Russia)

Abtahi Behrooz, Mohammad Hossein, Faculty of Life Sciences & Biotechnology, Shahid Beheshti University (Tehran, Iran)

Margarita A. Bondartseva, Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences (St. Petersburg, Russia)

Vitaliy V. Bratkov, Moscow State University of Geodesy and Cartography (Moscow, Russia)

Dmitry Yu. Vlasov, Saint-Petersburg State University (St. Petersburg, Russia)

Zaidin M. Dzhamdulatov, M.M. Dzhambulatov Dagestan State Agrarian University (Makhachkala, Russia)

Vyacheslav F. Zaitsev, Astrakhan State Technical University (Astrakhan, Russia)

Aleksandr S. Zamotailov, Kuban State Agrarian University (Krasnodar, Russia)

Viktor N. Irza, Federal Centre for animal health (Vladimir, Russia)

Assylbek Sh. Kanbetov, Caspian Research Institute, Atyrau University of Oil and Gas (Atyrau, Kazakhstan)

Nikolay S. Kasimov, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

Pavel V. Klyushin, State University of Land Use Planning (Moscow, Russia)

Magomedrasul D. Magomedov, Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, RAS (Makhachkala, Russia)

Gennady G. Matishov, Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences (Rostov-on-Don, Russia)

Victor A. Minoranskii, Southern Federal University (Rostov-on-Don, Russia)

Nina S. Moskvitina, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russia)

Maxim V. Nabozhenko, Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Research Center, RAS (Makhachkala, Russia)

Galina N. Ogureeva, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

Vladimir G. Onipchenko, M.V. Lomonosov Moscow State University (Moscow, Russia)

Lydia G. Perevedentseva, Perm State University (Perm, Russia)

Viatcheslav V. Rozhnov, Institute of Problems of Ecology and Evolution. A.N. Severtsov RAS (Moscow, Russia)

Tatyana A. Trifonova, Vladimir State University (Vladimir, Russia)

Falk Huettmann, University of Alaska Fairbanks (Alaska, USA)

Lidia V. Shestopalova, Novosibirsk State University (Novosibirsk, Russia)

Mikhail Yu. Shchelkanov, G.P. Somov Research Institute of Epidemiology and Microbiology (Vladivostok, Russia)

Nataliya V. Yakovenko, G.F. Morozov Voronezh State University Forestry and Technologies (Voronezh, Russia)

Roman V. Yakovlev, Altai State University (Barnaul, Russia)

ЭКОЛОГИЯ ЖИВОТНЫХ

Васильева Л.М., Рабазанов Н.И.

Современные проблемы искусственного воспроизводства осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне.....6-15
Набоженко М.В., Гагарина Л.В., Чиграй И.А., Набоженко С.В.Трофические связи и экологические ниши жуков-чернотелок рода *Nalassus* Mulsant, 1854
(Coleoptera: Tenebrionidae) на Кавказе и описание нового вида из Абхазии.....16-34
Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Гасангаджиева А.Г.Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) Дагестана: фауна, биология и распространение.....35-53
Гамидова Дж.М., Рабаданова А.И.Влияние рН на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis*.....54-62
Важов С.В., Мацюра А.В., Важов В.М.Большой подорлик *Aquila clanga* в Алтайском крае и Республике Алтай.....63-77
Оздемиров А.А., Суров А.И., Суржикова Е.С., Хожиков А.А., Гаджиев З.К.,
Евлагина Д.Д., Алиева Е.М., Акаева Р.А.Полиморфизм генов *GH/NaelIII* и *GDF9/AsplEI*, генетическая изменчивость, ассоциация их генотипов
с иммунным статусом у овец разных пород, разводимых в различных природно-географических зонах.....78-84
Оганесян В.С., Мирумян Л.С., Арутюнян Р.Г., Аветисян А.А., Арутюнова Л.Д.,
Гаспарян А.С., Магомедова М.З., Магомедова П.Д.Биоразнообразие некоторых беспозвоночных (Insecta, Mollusca) ущелья реки Азат
и их биоэкологические особенности.....85-92
Бугаева Л.Н., Кашутина Е.В., Игнатьева Т.Н.

Криптолемус в интегрированной борьбе с австралийским желобчатым червецом.....93-100

ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Кузьмина Т.Н.

Стратегия генезиса мужской генеративной сферы зимнецветущего кустарника
Jasminum nudiflorum Lindl. (Oleaceae) в условиях Южного берега Крыма.....101-111
Востоков С.В., Паутова Л.А., Салинг И.В., Востокова А.С., Устарбекова Д.А.,
Лобачев Е.Н., Абтахи Б., Шозаи М.Г.

Фитопланктон Среднего Каспия: анализ изменений структуры сообщества за последние десятилетия.....112-124

ЭКОЛОГИЯ ГРИБОВ

Исмаилов А.Б.

Анализ разнообразия и функциональных признаков эпифитных лишайников
в лесах Дагестана разных формаций.....125-134**ЭКОЛОГИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ**

Казачинская Е.И., Чепурнов А.А., Шелемба А.А., Гусейнова С.А., Магомедов М.Г.,

Кононова Ю.В., Романюк В.В., Шестопалов А.М.
Ингибирующая активность водных экстрактов чайных композиций, индивидуальных ингредиентов
для их составления и некоторых растений на репликацию вируса простого герпеса 2 типа *in vitro*.....135-152**ГЕОЭКОЛОГИЯ**

Ермакова Ю.И., Кочуров Б.И.

Природно-ландшафтные, исторические и градостроительные факторы развития Хабаровска.....153-162
Яковенко Н.В., Чугунова Н.В.Многофакторный подход к оценке социально-экономико-экологического метрополитенного
развития приграничных областей Центрально-Черноземного района (Белгородская,
Воронежская, Курская области) для разработки модельной концепции.....163-174**СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННАЯ ЭКОЛОГИЯ**

Чурикова А.К., Нековаль С.Н.

Биологические агенты и их метаболиты в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании
овощных культур (обзор).....175-186
Межевова А.С., Беляев А.И.Нетрадиционные элементы технологии возделывания сельскохозяйственных культур
с использованием удобрений-мелиорантов.....187-196**ОБЩИЕ ВОПРОСЫ**

Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н., Рожкова Н.В., Сайпуллаев А.М.

Современный зеленый курс России: проблемы и перспективы реализации.....197-207

КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

.....208

ECOLOGY OF ANIMALS*Vasilyeva L.M., Rabazanov N.I.*

Modern problems of artificial reproduction of sturgeon in the Volga-Caspian basin.....6-15

*Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A., Nabozhenko S.V.*Trophic relations and ecological niches of darkling beetles of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Caucasus and description of a new species from Abkhazia.....16-34*Fedotova Z.A., Nakhibasheva G.M., Mukhtarova G.M., Gasangadzhieva A.G.*

Phytophagous gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of Dagestan: fauna, biology and distribution.....35-53

*Gamidova J.M., Rabadanova A.I.*The effect of pH on embryonal and larval development of the Caucasian Brown Frog, *Rana macrocnemis*.....54-62*Vazhov S.V., Matsyura A.V., Vazhov V.M.*The Great spotted eagle *Aquila clanga* in the Altai Territory and Altai Republic, Russia.....63-77*Ozdemirov A.A., Surov A.I., Surzhikova E.S., Khozhokov A.A., Gadzhiev Z.K.,**Evlagina D.D., Alieva E.M., Akaeva R.A.*Polymorphism of *GH/HaeIII* and *GDF9/AspI* genes, genetic variation and association of their genotypes with immune status in sheep of different breeds ranches in different natural and geographic areas.....78-84*Hovhannisyanyan V.S., Mirumyan L.S., Harutyunyan R.G., Avetisyan A.A., Harutyunova L.D.,**Gasparyan A.S., Magomedova M.Z., Magomedova P.D.*

Biodiversity of certain invertebrates (Insecta, Mollusca) of the Azat River gorge, Armenia and their bioecological features.....85-92

*Bugaeva L.N., Kashutina E.V., Ignateva T.N.*Cryptolemus in the integrated fight against the Australian Grooved Worm (*Icerya purchasi* Mackall).....93-100**ECOLOGY OF PLANTS***Kuzmina T.N.*

The strategy of the genesis of the male generative sphere of the winter-flowering shrub

Jasminum nudiflorum Lindl. (Oleaceae) under the conditions of the Southern coast of Crimea.....101-111*Vostokov S.V., Pautova L.A., Saling I.V., Vostokova A.S., Ustarbekova D.A.,**Lobachev E.N., Abtahi B., Shojaei M.G.*

Phytoplankton of the middle Caspian Sea: analysis of changes in the structure

of the community over the past decades.....112-124

ECOLOGY OF FUNGI*Ismailov A.B.*

Analysis of diversity and functional traits of epiphytic lichens in Dagestan forests of different formations.....125-134

ECOLOGY OF MICROORGANISMS*Kazachinskaya E.I., Chepurinov A.A., Shelemba A.A., Guseinova S.A., Magomedov M.G.,**Kononova Yu.V., Romanyuk V.V., Shestopalov A.M.*

Inhibitory activity of aqueous extracts of tea compositions, individual ingredients for their preparation

and some plants against replication of Herpes simplex virus type 2 *in vitro*.....135-152**GEOECOLOGY***Ermakova Yu.I., Kochurov B.I.*

Natural landscape, historical and town-planning factors of Khabarovsk development.....153-162

Yakovenko N.V., Chugunova N.V.

A multi-factor approach to assessing the socio-economic and metropolitan environmental development

of border areas in the Central Black Soil Region of Russia (Belgorod, Voronezh and Kursk regions)

in order to develop a model concept.....163-174

AGRICULTURAL ECOLOGY*Churikova A.K., Nekoval S.N.*Biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables (review).....175-186*Mezhevova A.S., Belyaev A.I.*

Non-traditional elements of the technology of agricultural crop cultivation using fertilizers-ameliorants.....187-196

GENERAL PROBLEMS*Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Rozhkova N.V., Saipullaev A.M.*

The modern green course of Russia: problems and prospects of implementation.....197-207

CONTACT INFORMATION

.....208

Обзорная статья / Review article
УДК 639.3.03
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-6-15

Современные проблемы искусственного воспроизводства осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне

Лидия М. Васильева¹, Нухкади И. Рабазанов²

¹Астраханский государственный университет, Астрахань, Россия

²Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Нухкади И. Рабазанов, доктор биологических наук, профессор, Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра РАН; 367000, Россия, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45. Тел. +79034827350

Email rnuh@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>

Формат цитирования

Васильева Л.М., Рабазанов Н.И. Современные проблемы искусственного воспроизводства осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 6-15. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-6-15

Получена 18 мая 2022 г.

Прошла рецензирование 4 июля 2022 г.

Принята 26 июля 2022 г.

Резюме

Цель. Проанализировать современное состояние искусственного воспроизводства, определить проблемы снижения эффективности и пути их решения.

Обсуждение. Современное критическое состояние каспийских осетровых рыб, на долю которых приходится до 90% мировых ресурсов, вызывает озабоченность всего сообщества в связи с угрозой исчезновения этих реликтовых особей на планете. Не допустить этого можно повышая эффективность воспроизводства, но естественное – практически сведено к нулю, поэтому реальная и единственная возможность – искусственное воспроизводство. В аналитическом обзоре приводятся пять задач, успешное решение которых позволит улучшить современное состояние искусственного воспроизводства в Волго-Каспийском бассейне. Главной задачей является обеспеченность рыболовными процессами производителями, которые в условиях отсутствия рыб естественной генерации используются из маточных стад. Особую озабоченность вызывает угрожающее состояние каспийских белуги и севрюги, необходимо увеличивать выпуск их молоди, для чего надо финансово стимулировать эту деятельность. Следует активнее переходить к выпуску молоди укрупнённой (7–10 г) навески и их вывозу на кормовые места в акваторию Северного Каспия, что будет способствовать повышению промыслового возврата.

Заключение. Необходимо увеличивать финансирование на проведение исследований репродуктивной функции самок, искусственной генерации, а также на содержание продукционных стад – золотого фонда для восстановления природных запасов. Привлекать внимание всех прикаспийских государств к активизации деятельности по искусственному воспроизводству этих уникальных видов рыб в Каспийском бассейне.

Ключевые слова

Искусственное воспроизводство, осетровые рыбы, продукционные стада, осетровые рыболовные заводы, производители, эффективность воспроизводства, критическое состояние, каспийское стадо, биотехнология.

Modern problems of artificial reproduction of sturgeon in the Volga-Caspian basin

Lidia M. Vasilyeva¹ and Nukhkadi I. Rabazanov²

¹Astrakhan State University, Astrakhan, Russia

²Caspian Institute of Biological Resources, a separate subdivision of the Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Nukhkadi I. Rabazanov, Doctor of Biology, Professor, Caspian Institute of Biological Resources, a separate subdivision of the Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences; 45 M. Gadzhieva St, Makhachkala, Russia 367000. Tel. +79034827350
Email rnuh@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>

How to cite this article

Vasilyeva L.M., Rabazanov N.I. Modern problems of artificial reproduction of sturgeon in the Volga-Caspian basin. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 6-15. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-6-15

Received 18 May 2022

Revised 4 July 2022

Accepted 26 July 2022

Abstract

Aim. The aim of the study is to analyze the current state of artificial reproduction of the Caspian sturgeon and to identify the problems of reducing efficiency and ways to solve them.

Discussion. The current critical state of the Caspian sturgeon, which accounts for up to 90% of the world's related resources, is of concern to the entire community, due to the threat of extinction of these relic individuals on the planet. This can be prevented by increasing the efficiency of reproduction. However, natural reproduction is practically reduced to zero, so the real and only possible solution is artificial reproduction. This analytical review presents five tasks, the successful solution of which will improve the current state of artificial reproduction in the Volga-Caspian basin. The main task is the provision of fish breeding processes with producers, which, in the absence of fish of natural generation, are derived from brood stocks. Of particular concern is the threatened state of the Caspian beluga and stellate sturgeon. It is necessary to increase the release of their juveniles, for which financial stimulation of this activity is necessary. It is necessary to move more actively to the release of juveniles of an enlarged (7-10 g) size and their export to feeding places in the waters of the Northern Caspian, which will contribute to an increase in fishing return.

Conclusion. It is necessary to increase funding for research into the reproductive function of females and for artificial generation, as well as for the maintenance of production herds – a golden fund for restoring natural reserves. The attention of all the Caspian states should be drawn to the intensification of activities for the artificial reproduction of these unique fish species in the Caspian basin.

Key Words

Artificial reproduction, sturgeons, production stocks, sturgeon hatcheries, producers, reproduction efficiency, critical condition, Caspian herd, biotechnology.

ВВЕДЕНИЕ

Осетроводство имеет более столетнюю историю, начало было положено в 1869 году в г. Симбирске (Ульяновск), когда учёным Федором Сергеевичем Овсянниковым оплодотворение икры стерляди было осуществлено не в ареалах их естественного размножения [1]. Благодаря исследованиям А.Н. Державина в 1901–1905 годах в Южном Каспии на реке Кура возникло искусственное осетроводство. Впоследствии развитию осетроводства способствовал огромный вклад выдающихся ученых таких, как В.И. Мейснер, В.И. Диксон, С.А. Тихенко, М.М. Воскобойников, В.В. Котов, И.Н. Арнольд, П.Ф. Шмидт и многих других [2; 3]. Благодаря их усердию на основных нерестовых реках Волга, Кура, Кубань Каспийского и Азовского морей, были созданы рыбоводные станции в местах нереста осетровых рыб, на которых от отловленных зрелых производителей получали оплодотворенную икру, которую затем инкубировали, впоследствии выклюнувшихся одно-двух дневных личинок выпускали в естественную среду обитания. С этого времени начались активные исследования по разработке биотехники заводского разведения осетровых рыб прудовым способом, которые успешно осуществляли ведущие учёные-осетроводы: А.Н. Державин, Н.Л. Гербицкий, Н.И. Кожин, Б.Н. Казанский, Т.А. Детлаф, В.В. Мильштейн и др. [4; 5].

После окончания Великой Отечественной войны в конце 40-х годов осетроводство встало на промышленную основу, и в период с 1953 по 1962 гг. началось строительство осетровых рыбоводных заводов (ОРЗ). В Волго-Каспийском бассейне искусственное разведение осетровых рыб приобрело особое значение после пуска в строй в 1958 года Волгоградской гидроэлектростанции, после чего миграционный путь проходных рыб был сокращён до 550 км, и стало ясно, что без выпуска заводской молоди в природные водоёмы можно потерять уникальные каспийские популяции рыб [6].

В 80-х годах прошлого столетия в бассейне Каспийского моря функционировали 13 рыбоводных заводов по искусственному разведению осетровых рыб, в том числе 8 – в России, 3 – в Азербайджане и 2 – в Казахстане, выпуск стандартной молоди белуги, русского осетра, севрюги составлял 90–92 млн штук в год. Со времени развития промышленного воспроизводства в Каспий было выпущено заводской молоди осетровых рыб свыше 3 млрд штук. По данным КаспНИРХа в каспийском стаде наряду с особями естественной генерации присутствуют рыбы заводского происхождения, некоторые из них преобладают, так доля белуги составляет – 98%, русского осетра – 65%, севрюги – 45% [7].

В наиболее благоприятные периоды осетровые рыбы Каспийского бассейна составляли 90% от мировых запасов, в настоящее время им грозит полное исчезновение. Мы неоднократно отмечали в своих публикациях, что специалисты бьют тревогу о безвозвратной утрате возможности восстановления естественной популяции осетровых и, как следствие, потери генетического материала этих древних видов рыб [8-10; 11]. Принятый мораторий на промысел белуги, русского осетра и севрюги более 15 лет назад Россией, а затем и всеми государствами Прикаспия не

привел к увеличению численности рыб в море, как это прогнозировалось [12; 13].

Естественное воспроизводство осетровых рыб в низовьях Волги в настоящее время практически сведено к нулю, хотя в прошлом имело основное значение в восстановлении природных ресурсов, о чём свидетельствует незначительное количество скатывающихся личинок осетровых рыб с нерестилищ, причём среди них преобладает пресноводная стерлядь. Причин такого положения несколько и все они носят антропогенный характер, наиболее существенные это неблагоприятный гидрологический режим для размножения рыб в период половодья весной и летом и отсутствие зрелых производителей в местах нереста [11]. В данных условиях важнейшую роль приобретает искусственное воспроизводство, позволяющее пополнять природные ресурсы заводской молодь осетровых рыб. В истории осетроводства известно, что во второй половине прошлого века искусственное воспроизводство сыграло основную роль в восстановлении каспийских запасов осетровых рыб [2; 3]. Но в последние годы эффективность заводского воспроизводства в бассейне Волго-Каспия значительно снижена, количество заводской молоди осетровых сократилось более чем в 2 раза в сравнении с предыдущими годами, а промысловый возврат не превышает 1% [14].

Цель исследования – проанализировать современное состояние искусственного воспроизводства, определить проблемы снижения эффективности и пути их решения.

ОБСУЖДЕНИЕ

Повышение эффективности воспроизводства и прежде всего естественного, является необходимостью для поддержания и воссоздания каспийского стада осетровых рыб. Но анализ многолетних данных показывает, что после зарегулирования стока Волги у Волгограда происходит постоянное снижение количества мигрирующих личинок осетровых рыб (рис. 1), достигшее в последние годы самых низких значений [15].

Если до начала 90-х годов с нерестилищ низовий Волги мигрировало 919,5 млн штук личинок, то в последующие годы их количество сокращалось довольно быстрыми темпами и к 2018 году фиксировалось на уровне 26,3 млн штук, в последующие годы эта тенденция сохранялась и в 2021 году (по неопубликованным данным) было зафиксировано 15,4 млн штук личинок осетровых рыб, при чём 95,5% приходилось на пресноводную стерлядь, а на долю проходных – всего 4,5%, в том числе русский осётр – 2,6% и 1,9% – севрюги, белуги с 2009 года не встречалось в реке. Причин такого положения несколько, но следует выделить две основные: неблагоприятный гидрологический режим весенне-летнего половодья в период нереста осетровых рыб и отсутствие производителей на нерестилищах. Безусловно, что естественное размножение осетровых рыб в большей степени оказывает положительное воздействие на состояние генетической структуры популяции и способствует увеличению каспийских запасов, но, в современных условиях, как показывает практика, повысить эффективность естественного размножения весьма проблематично.

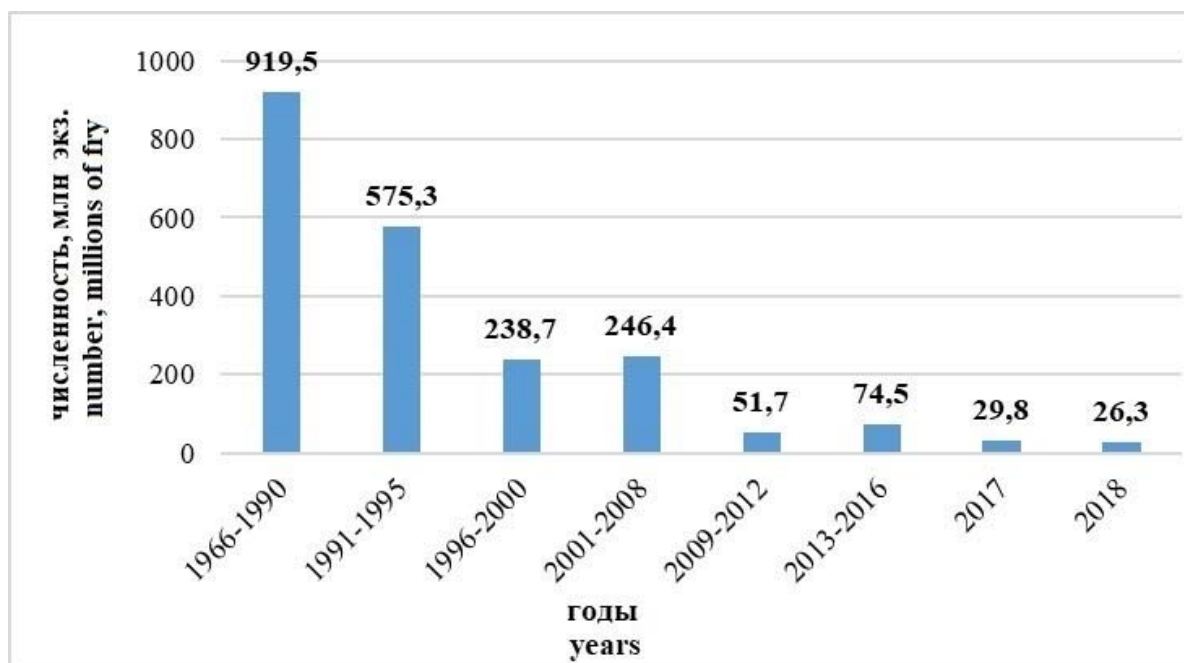


Рисунок 1. Эффективность естественного воспроизводства осетровых рыб в низовьях Волги
Figure 1. Efficiency of natural reproduction of sturgeon in the lower reaches of the Volga

В связи с этим возрастает роль и значение искусственного воспроизводства осетровых рыб, которое в настоящее время является единственной реальной возможностью для недопущения потери этих ценных видов рыб. Но и эта возможность в сложившейся ситуации не используется достаточно эффективно, т.к. количество заводской молоди осетровых рыб, поступающей в природные водоёмы, в последние годы значительно снижена и составляет

примерно половину от мощностей предприятий по разведению осетровых видов рыб в Астраханской области, а промысловый возврат от заводской молоди не превышает 1%. Представленный график (рис. 2) наглядно демонстрирует, что, начиная с конца 90-х годов прошлого века, стремительно стали сокращаться объёмы выпуска молоди в природные водоёмы, в 2012 году этот показатель снизился почти на треть и достиг наименьшего значения (19,5 млн штук).



Рисунок 2. Ежегодное количество стандартной молоди осетровых рыб, поступающей в Волго-Каспийский бассейн от деятельности шести ОРЗ Астраханской области
Figure 2. Annual number of standard sturgeon juveniles entering the Volga-Caspian basin through the activities of six sturgeon hatcheries in Astrakhan region

Если в 80-х годах прошлого столетия в бассейн Каспия астраханские рыболовные заводы выпускали до 80 млн шт. молоди, то затем этот показатель стал

постепенно снижаться и в последние 5–7 лет стабилизировался на уровне 30–34 млн экземпляров.

По нашему мнению, для повышения эффективности искусственного воспроизводства и увеличения количества жизнестойкой молоди осетровых рыб для выпуска в водоёмы Волго-Каспийского бассейна необходимо решение следующих задач:

1. Обеспечивать рыбоводные процессы требующимся количеством качественных производителей осетровых видов рыб;
2. Совершенствовать существующую биотехнологию в изменившихся условиях работы ОРЗ;
3. Стимулировать выпуск молоди, исчезающих видов осетровых рыб: белуга и севрюга;
4. Решить вопрос о транспортировке молоди осетровых рыб на кормовые места в Северном Каспии;
5. Улучшить финансирование научно-исследовательских работ.

Попытаемся разобраться в этих задачах.

Первое. Анализ деятельности шести ОРЗ в Астраханской области по искусственному воспроизводству показал, что причиной снижения численности молоди, выпускаемой в естественные водоёмы, является возросший дефицит производителей естественной генерации из-за ННН-фактора (незаконный, неучтённый и нерегулируемый промысел) [16]. Видовой состав и количество производителей осетровых рыб, участвующих в заводском воспроизводстве, показывают, что значительно сократилось количество рыб, отловленных в реке, и увеличилась их доля из маточных стад (табл. 1).

Таблица 1. Видовой состав и численность производителей, участвующих в рыбоводных процессах в 2012–2018 гг.
Table 1. Species composition and number of spawners participating in fish breeding processes in 2012–2018

Годы Years	Белуга Beluga		Осетр русский Russian sturgeon		Севрюга Stellate sturgeon	
	Естественное происхождение Natural origin	Производственные стада Production herds	Естественное происхождение Natural origin	Производственные стада Production herds	Естественное происхождение Natural origin	Производственные стада Production herds
2012	-	9	85	292	-	-
2013	-	4	261	451	-	-
2014	-	4	7	72	-	7
2015	-	30	36	973	3	21
2016	-	12	51	470	2	6
2017	-	13	38	573	-	-
2018	-	24	-	447	-	20
Итого Total	-	96	478	3278	5	54

Особо следует отметить, что наиболее сложная ситуация сложилась с производителями белуги, которых с 2012 года не удалось заготовить ни одной особи, также неблагоприятно и севрюгой – за 7 лет отловлено только 5 особей, но при этом преобладал русский осётр, хотя уже в 2018 году не было заготовлено ни одной рыбы. Обращает на себя внимание и то, что начиная с 2018 года, в рыбоводных процессах участвуют производители только из маточных стад, содержащихся в заводских условиях.

Таким образом, в сложившихся условиях особое значение приобретают производственные стада, процессы их формирования, оптимального содержания и рациональной эксплуатации. На практике в управляемых условиях широко распространены два метода формирования производственных стад осетровых рыб:

1. «от икры до икры» – путем выращивания рыб от икры до половозрелого состояния;
2. доместикация – адаптация взрослых особей, отловленных в естественных водоёмах.

К формированию производственных стад в Астраханской области на шести осетровых рыбоводных заводах приступили ещё 1998–1999 гг., в данный период на заводах численность их составляет 5 тысяч экземпляров общей биомассой около 100 тонн, от них многократно получали половые продукты, а 50% особей в настоящее время находятся в созревшем состоянии.

Современное состояние по численности рыб в производственных стадах и запасов осетровых рыб в Каспийском бассейне имеют одинаковые показатели, что особенно выражено при сопоставлении рыб по возрастному составу. В начальный период в Астраханской области применяли метод «от икры до икры», но затем метод «доместикации» стал доминирующим, по причине постоянной доступности заготовки производителей естественной популяции и адаптации их после получения половых продуктов к содержанию в контролируемых условиях. На данный период в рыбоводных процессах на осетровых предприятиях задействованы, как доместифицированные, так и выращенные от икры самки белуги, русского

осетра и единичные экземпляры севрюги. В то же время, следует отметить отсутствие методического и правового обоснования в вопросах содержания ремонтно-маточного стада осетровых рыб в заводских условиях, до сих пор чётко не прописаны нормативы по отбраковке особей из ремонтного стада, отсутствуют критерии, по которым можно удалять ослабленных и тугорастущих рыб из стада [17].

В целом же, наличие маточных стад на осетровых рыболовных заводах дает возможность результативно реализовывать работы по искусственному воспроизводству и решать проблему восстановления каспийского стада осетровых рыб в условиях отсутствия производителей естественной генерации.

Второй вопрос продиктован постановкой первого. В условиях использования самок и самцов, процесс созревания которых происходит в искусственных условиях, отражается на их репродуктивной функции, поэтому необходимо вносить коррективы на основные рыболовные показатели производителей и их потомства, а также соответствующие изменения в биотехнологические нормативы. Биотехнологические приемы заводского воспроизводства осетровых рыб, разработанные в середине прошлого века и основанные на использовании производителей естественной генерации, во многом устарели и несовершенны, не отвечают сегодняшним потребностям. К тому же, в нормативно-технологической документации, утверждённой Минсельхозом РФ в 2015 году, [18] не учитываются многие важные показатели, тем более что эти нормативы разрабатывались в то время, когда ОРЗ ещё использовали производителей, заготовленных в реке. Тут же следует отметить, что в условиях дефицита производителей, нужно изыскивать средства полнее использовать их репродуктивный потенциал, для чего предлагается вернуться к вопросу выпуска молоди укрупнённой навески, уходить от установленного стандарта (2–5 г.), а поднимать до 6–8 г. Такая молодь

более жизнеспособна и процент выживаемости её будет выше, что в итоге будет способствовать повышению промыслового возврата [19]. Следует также отметить, что при выпуске стандартной молоди осетровых рыб небольшой массы в реку до половины от общего объёма гибнет от многочисленных хищников и на кормовые места в море попадают незначительное количество.

Таким образом, за пять прошедших лет, когда ОРЗ работают с производителями из производственных стад, накоплены реальные практические результаты, которые следует собрать, проанализировать и обобщить для внесения корректив в нормативно-технологическую документацию, которая была издана 7 лет назад, как указывалось выше.

Третий вопрос. Давно назрел вопрос дифференцированного подхода к видовому составу выпускаемой молоди осетровых рыб, особенно в сложившихся условиях. По данным Волжско-Каспийского филиала ФГБНУ "ВНИРО" ("КаспНИРХ") биологически допустимые лимиты (БДЛ) на 2023 год установлены для русского осетра 16,8 тонн, белуги – 2,3 тонны и севрюги – 0,96 тонны. Эти данные свидетельствуют, что доминирующее положение у русского осетра (83,6%), депрессивное состояние у белуги (11,4%) и критическое положение у севрюги (4,8%) [20]. Досаева В.Г. и др. в своей статье приводят данные, что соотношение видов в общем объёме выпускаемой молоди не отвечает настоящему положению, например, на долю белуги и севрюги в 2020 году приходилось 6,99 и 2,89% соответственно, при том, что русский осётр составлял более 70% [21]. Это же подтверждается данными по количеству выпущенной молоди по видовому составу (табл. 2), так за три года заводами Астраханской области было выращено и выпущено общим количеством 106,546 млн шт. осетровых рыб, доля проходных составила 93,8%, из них белуга – 3,84%, севрюга – 0,66% и русский осётр – 95,4%.

Таблица 2. Видовой состав и количество молоди осетровых, выпущенных в водоёмы Астраханской области
Table 2. Species composition and number of sturgeon juveniles released into water bodies of the Astrakhan region

Виды / Species	Выпуск по годам, (млн штук) / Release by years, (million fry)		
	2019	2020	2021
Белуга / Beluga	0,97	1,008	1,854
Русский осетр / Russian sturgeon	31,11	33,707	30,301
Севрюга / Stellate sturgeon	0,24	0,172	0,243
Стерлядь / Sterlet	2,29	2,359	2,335
Всего / Total	34,608	37,246	34,742

Нетрудно представить, что при промысловом возврате менее 1%, полученные данные не вселяют оптимизма в решение вопроса по восстановлению численности исчезающих видов – севрюга и белуга. И, при этом, государственное финансирование работ по искусственному воспроизводству производится без учёта видового соотношения выпускаемой молоди, поэтому, как уже приводилось выше, преобладает русский осётр, что приводит к полной деградации белуги и севрюги. Это диктует необходимость

пересмотреть систему финансирования работ по искусственному воспроизводству, всячески стимулируя выпуск тех видов рыб, которые находятся на грани исчезновения.

Четвёртый вопрос. Необходимость увеличения эффективности искусственного воспроизводства осетровых рыб для повышения промыслового возврата путем активного внедрения вывоза выращенной молоди судном-аквариумом на кормовые места в северном Каспии, а не выпускать непосредственно в

реку. В регионе имеется одно такое судно «Рыбовод Мещеряков», которое одновременно может транспортировать до 0,5 млн экземпляров молоди, считаем, что было бы целесообразно вывозить хотя бы те виды рыб, запасы которых достигли критического уровня – севрюги и белуги.

И наконец, *пятый вопрос*. Имеющиеся заводские производственные стада формировались стихийно, бессистемно, без необходимого научного сопровождения, отсутствия нормативно-технологических требований по условиям содержания, кормления, срокам созревания, межнерестовым периодам и т.д. А ведь сформированные стада производителей – это золотой фонд осетроводства, который решает кардинальную задачу – восстановления природных популяций уникальных, реликтовых рыб в Каспийском бассейне. К тому же следует отметить, что для содержания стад осетровых рыб не выделяется достаточно средств, не создана соответствующая материально-технологическая база, финансирования таких работ осуществляется по остаточному принципу.

Также следует активизировать научно-исследовательские работы по изучению репродуктивной функции производителей, особенно самок, половое созревание которых происходит в искусственных условиях, результатами чего станут конкретные рекомендации по условиям содержания,

кормления и рациональной эксплуатации. Целями таких исследований будут предложения по сокращению сроков созревания самок осетровых рыб в искусственных условиях и межнерестовых циклов, что, безусловно, принесёт экономический эффект. Имеющиеся публикации по осетровым рыбам, искусственной генерации носят бессистемный характер, в сущности, в полной степени не отражают их современного состояния и не несут сравнительного анализа с природными видами рыб, что не даёт возможности объективных заключений. Для выполнения таких исследований необходимо специальное финансирование НИР по изучению производителей осетровых рыб, содержащихся в сформированных производственных стадах, что позволит значительно повысить результативность деятельности ОРЗ. В качестве примера можно привести следующее. Результаты выполненного сравнительного анализа, даже без глубоких научно-исследовательских работ по физиологическому состоянию самок осетровых рыб, при грамотном их использовании можно ежегодно выращивать до 55–60 млн шт. молоди осетровых рыб, что почти в 2 раза больше настоящих показателей.

Также хотим обратить внимание на такой факт, что основная нагрузка по искусственному воспроизводству приходится на российские ОРЗ, о чём свидетельствуют результаты по выпуску молоди осетровых рыб в прошедшем 2021 году (рис. 3).



Рисунок 3. Выпуск молоди осетровых рыб прикаспийскими государствами в 2021 г.

Figure 3. Release of juvenile sturgeon by the Caspian states in 2021

Общее количество выпущенной молоди осетровых рыб в Каспий составил 42,8 млн экземпляров, российская доля в нём – 81,3%, казахская – 17,5%, азербайджанская – 1,2%, туркменская – 0%. Астраханскими рыболовами выращено и выпущено 34,7 млн шт. молоди, ОРЗ Казахстана – 7,5 млн штук и Азербайджан – 0,6 млн шт.

Таким образом, основную нагрузку в вопросах сохранения и восстановления каспийского стада

осетровых рыб в современных условиях несёт, в основном, Россия и значительно в меньшей степени республика Казахстан, а также небольшой вклад вносит Азербайджан, Туркменистан от этой деятельности отстранялась.

Следует отметить, что в последнее время активизировалась работа по выпуску молоди осетровых рыб частными предприятиями в счёт компенсационных

средств для исчисления урона, нанесенного водным биологическим ресурсам и естественной среде их обитания, пользователями согласно российскому законодательству "О рыболовстве и сохранении водных биологических ресурсов" и приказа Министерства сельского хозяйства РФ от 31 марта 2020 г. №167 "Об утверждении методики исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам" [22]. В прошедшем году в России частными предприятиями выращено и выпущено в природную среду 17,4 млн экземпляров молоди осетровых рыб за счёт компенсационных средств. В Казахстане также действуют такие правила, и рыбоводные предприятия дополнительно выпускают в Каспий свыше 1 млн штук молоди осетровых ежегодно.

В целом, следует заключить, что сосредоточив и объединив усилия всех заинтересованных ведомств и международных организаций, можно решить одну из основных проблем по сохранению генетического биоразнообразия и восстановлению каспийского промыслового стада осетровых рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сложившаяся критическая ситуация с осетровыми рыбами в Каспийском бассейне, в котором сконцентрированы их основные мировые запасы, необходимо срочное принятие кардинальных мер по сохранению их популяций, для чего нужно всемерно повышать эффективность воспроизводства: естественного и искусственного, для успешного развития последнего нужно обеспечивать рыбоводные процессы качественными производителями осетровых рыб в требуемых количествах. Для чего следует грамотно формировать продукционные стада этих видов рыб в контролируемых условиях, создавать оптимальные режимы содержания и рационально их эксплуатирования. Маточные и ремонтные стада осетровых рыб, содержащиеся на осетровых рыбоводных заводах: белуги, русского осетра и севрюги – это золотой фонд, который позволяет решать проблему восстановления природных запасов, в условиях отсутствия производителей в естественной среде обитания. Для улучшения положения с искусственным воспроизводством осетровых рыб и увеличения промыслового возврата следует пересмотреть вопрос о навеске молоди, выпускаемой в природные водоёмы, увеличив её на 1–3 грамма, что позволит эффективнее использовать производителей и повысить процент рыб, достигших половозрелого состояния. Не вызывает сомнений, что особое внимание необходимо обращать на выпуск молоди осетровых рыб тех видов, которые находятся в критическом состоянии – белуги и севрюги, всячески стимулировать, в том числе и финансово, работников ОРЗ для увеличения количества молоди этих видов, выпускаемых в водоёмы. Кроме этого, следует также молодь этих видов осетровых рыб не выпускать непосредственно в Волгу, а вывозить с помощью судов-аквариумов на акваторию северного Каспия, что будет также способствовать их выживаемости. Для успешного решения вышеперечисленных задач необходимо увеличивать финансирование работ по искусственному воспроизводству, как производственного назначения, так и для выполнения научно-исследовательской деятельности. Восстановление каспийского стада осетровых рыб – очень важная задача общемирового

значения, но, в первую очередь, прикаспийских государств, и поэтому необходимо объединение плодотворных усилий всех, кто неравнодушен к участию этих уникальных реликтовых видов рыб. Таким образом, искусственное воспроизводство осетровых рыб, сыгравшее основную роль в восстановлении природных запасов проходных видов рыб после зарегулирования реки гидросооружениями, призвано снова, в непростых современных условиях, сохранить и преумножить естественные популяции этих реликтовых видов рыб в Волго-Каспийском бассейне.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Сергиева З.М., Бурлаченко И.В., Николаев А.И., Яхонтова И.В. Основные этапы становления искусственного воспроизводства водных биологических ресурсов в России // Труды ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 3-25.
2. Кокоза А.А. Искусственное воспроизводство осетровых рыб. Астрахань: АГТУ, 2004. 207 с.
3. Кокоза А.А., Григорьев В.А., Загребина О.Н. Искусственное воспроизводство каспийских осетровых с элементами его интенсификации. Астрахань: АГТУ, 2014. 216 с.
4. Кожин Н.И., Гербильский Н.Л., Казанский Б.Н. Биотехника разведения и принципиальная схема осетрового рыбоводного завода // Осетровое хозяйство в водоемах СССР. М.: АН СССР, 1963. С. 29-34.
5. Мильштейн В.В. Осетроводство. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982. 152 с.
6. Ходоревская Р.П., Некрасова С.О. Современное состояние и перспективы воспроизводства водных биологических ресурсов для промышленной аквакультуры в Астраханской области // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия: Рыбное хозяйство. 2019. N 3. С. 107-116.
7. Ходоревская Р.П., Красиков Е.В., Довгопол Г.Ф., Журавлева О.Л. Иктиологический мониторинг за состоянием запасов осетровых рыб в Каспийском море // Сборник докладов Международной конференции «Экосистемы Прикаспия XXI века», Элиста, 1999. С. 67-71.
8. Макаров Э.Д., Житенева Л.Д., Абросимова Н.А. Живые ископаемые близки к вымиранию: Научный очерк об осетровых. Ростов-на-Дону, 2000. 138 с.
9. Судаков Г.А., Власенко А.Д., Ходоревская Р.П. Состояние запасов водных биологических ресурсов Каспийского бассейна и меры по их сохранению в условиях развития нефтедобычи // Материалы III Международной научно-практической конференции «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 2009. С. 200-204.
10. Рубан Г.И., Ходоревская Р.П., Шатуновский М.И. Динамика популяций белуги, русского осетра и севрюги в условиях запрета их коммерческого лова в Волго-Каспийском бассейне // Вопросы рыболовства. 2015. N 3. С. 269-277.
11. Васильева Л.М. К вопросу восстановления популяций каспийских осетровых рыб // Материалы Международной научно-практической конференции «Социально-экономические и экологические аспекты развития Прикаспийского региона», Элиста, 2019. С. 531-535.
12. Мирзоян А.В., Васильева Л.М. Повышение эффективности искусственного воспроизводства – реальный путь восстановления природных популяций осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Рыбное хозяйство. 2018. N 5. С. 76-81.
13. Шипулин С.В. Состояние запасов водных биоресурсов Волжско-Каспийского бассейна и меры по их сохранению в

- условиях развития нефтедобычи // Материалы VIII научно-практической конференции с международным участием «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 2021. С. 306-309.
14. Судакова Н.В., Микодина Е.В., Васильева Л.М. Смена парадигмы искусственного воспроизводства осетровых рыб (Acipenseridae) в Волжско-Каспийском бассейне в условиях дефицита производителей естественных генераций // Сельскохозяйственная биология. 2018. Т. 53. N 4. С. 698-711.
15. Власенко С.А., Чавычалова Н.И., Фомин С.С. Состояние естественного воспроизводства осетровых в низовьях р. Волги // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 100-летию Астраханского государственного заповедника «Природные экосистемы Каспийского региона: прошлое, настоящее, будущее», Астрахань, 2019. С. 68-69.
16. Васильева Л.М., Наумов В.В., Судакова Н.В. Особенности современного состояния искусственного воспроизводства осетровых рыб в Волго-Каспийском бассейне // Естественные науки. 2015. N 4 (53). С. 90-95.
17. Казанцева Е.С., Ветров А.М. Искусственное воспроизводство водных биоресурсов Нижней Волги // Материалы Всероссийской научно-практической конференции «Водные биоресурсы и аквакультура Юга России», Краснодар, 2018. С. 331-336.
18. Приказ Министерства сельского хозяйства РФ от 31 марта 2020 г. N 167 «Об утверждении Методики исчисления размера вреда, причиненного водным биологическим ресурсам», 2020. 47 с.
19. Бурцев И.А. Рекомендации по повышению эффективности искусственного воспроизводства осетровых видов рыб // Труды ВНИРО. 2015. Т. 153. С. 165-174.
20. Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы в районе добычи (вылова) водных биологических ресурсов во внутренних водах Астраханской области, за исключением внутренних морских вод, на 2023 год (с оценкой воздействия на окружающую среду). Астрахань, 2022. URL: http://kaspnirh.vniro.ru/about/materiali_odu/ (дата обращения: 01.06.2022)
21. Досаева В.Г., Кириллов Д.Е., Никитушкина В.Е., Петрова О.Ф. Искусственное воспроизводство белуги и севрюги в целях сохранения биоразнообразия и численности водных видов биологических ресурсов // Материалы VIII научно-практической конференции с международным участием «Проблемы сохранения экосистемы Каспия в условиях освоения нефтегазовых месторождений», Астрахань, 2021. С. 100-104.
22. Приказ Минсельхоза России от 25.08.2015 N 377 «О внесении изменений в Методику расчета объема добычи (вылова) водных биологических ресурсов, необходимого для обеспечения сохранения водных биологических ресурсов и обеспечения деятельности рыболовных хозяйств, при осуществлении рыболовства в целях аквакультуры (рыбоводства), утвержденную приказом Минсельхоза России от 30 января 2015 г. N 25» (Зарегистрировано в Минюсте России 28.10.2015 N 39501).
- with elements of its intensification]. Astrakhan, ASTU Publ., 2014, 216 p. (In Russian)
4. Kozhin N.I., Gerbilsky N.L., Kazansky B.N. [Breeding biotechnics and a schematic diagram of a sturgeon hatchery]. In: *Osetrovoye khozyaistvo v vodoemakh SSSR* [Sturgeon farming in water bodies of the USSR]. Moscow, AN SSSR Publ., 1963, pp. 29-34. (In Russian)
5. Milshstein V.V. *Osetrovodstvo* [Sturgeon breeding]. Moscow, Legkaya i pishchevaya promyshlennost' Publ., 1982, 152 p. (In Russian)
6. Khodorevskaya R.P., Nekrasova S.O. Current state and prospects for the reproduction of aquatic biological resources for industrial aquaculture in the Astrakhan region. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya: Rybnoe khozyaistvo* [Bulletin of the Astrakhan State Technical University. Series: Fisheries]. 2019, no. 3, pp. 107-116. (In Russian)
7. Khodorevskaya R.P., Krasikov E.V., Dovgopol G.F., Zhuravleva O.L. Ikhtologicheskii monitoring za sostoyaniem zapasov osetrovyykh ryb v Kaspiiskom more [Ichthyological monitoring of the state of sturgeon stocks in the Caspian Sea]. *Sbornik dokladov Mezhdunarodnoi konferentsii «Ekosistemy Prikaspiya XXI veka* [Collection of reports of the International Conference "Ecosystems of the Caspian Sea for the XXI century"], Elista, 1999, pp. 67-71. (In Russian)
8. Makarov E.D., Zhiteneva L.D., Abrosimova N.A. *Zhivye iskopaemye blizki k vymiraniyu: Nauchnyi ocherk ob osetrovyykh* [Living fossils are close to extinction: A scientific essay on sturgeons]. Rostov-on-Don, 2000, 138 p. (In Russian)
9. Sudakov G.A., Vlasenko A.D., Khodorevskaya R.P. Sostoyanie zapasov vodnykh biologicheskikh resursov Kaspiiskogo basseina i mery po ikh sokhraneniyu v usloviyakh razvitiya nefteodobychi [The state of stocks of aquatic biological resources of the Caspian basin and measures for their conservation in the conditions of oil production]. *Materialy III Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Problemy sokhraneniya ekosistemy Kaspiya v usloviyakh osvoeniya neftegazovykh mestorozhdenii»* [Proceedings of the III International Scientific and Practical Conference "Problems of Preserving the Caspian Ecosystem in the Conditions of Development of Oil and Gas Fields"]. Astrakhan, 2009, pp. 200-204. (In Russian)
10. Ruban G.I., Khodorevskaya R.P., Shatunovsky M.I. Dynamics of populations of beluga, Russian sturgeon and stellate sturgeon in the conditions of the ban on their commercial fishing in the Volga-Caspian basin. *Voprosy rybolovstva* [Problems of fishing]. 2015, no 3, pp. 269-277. (In Russian)
11. Vasil'eva L.M. K voprosu vosstanovleniya populyatsii kaspiiskikh osetrovyykh ryb [On the issue of restoring the population of the Caspian sturgeon]. *Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Sotsial'no-ekonomicheskie i ekologicheskie aspekty razvitiya Prikaspiiskogo regiona»* [Proceedings of the international scientific-practical conference "Socio-economic and environmental aspects of the development of the Caspian region"]. Elista, 2019, pp. 531-535. (In Russian)
12. Mirzoyan A.V., Vasil'eva L.M. Increasing the efficiency of artificial reproduction - a real way to restore the natural populations of sturgeon in the Volga-Caspian basin. *Rybnoe khozyaystvo* [Fisheries]. 2018, no. 5, pp. 76-81. (In Russian)
13. Shipulin S.V. Sostoyanie zapasov vodnykh bioresursov Volzhsko-Kaspiiskogo basseina i mery po ikh sokhraneniyu v usloviyakh razvitiya nefteodobychi [State of stocks of aquatic biological resources of the Volga-Caspian basin and measures for their conservation in the conditions of oil production development]. *Materialy VIII nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Problemy sokhraneniya ekosistemy Kaspiya v usloviyakh osvoeniya neftegazovykh mestorozhdenii»* [Proceedings of the VIII scientific and practical conference with international

participation "Problems of preserving the Caspian ecosystem in the conditions of development of oil and gas fields"]. Astrakhan, 2021, pp. 306-309. (In Russian)

14. Sudakova N.V., Mikodina E.V., Vasil'eva L.M. Changing the paradigm of artificial reproduction of sturgeons (Acipenseridae) in the Volga-Caspian basin under conditions of a shortage of natural generation producers. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural Biology]. 2018, vol. 53, no. 4, pp. 698-711. (In Russian)

15. Vlasenko S.A., Chavychalova N.I., Fomin S.S. Sostoyanie estestvennogo vosproizvodstva osetrovyykh v nizov'yakh r. Volgi [The state of natural reproduction of sturgeons in the lower reaches of the river. Volga]. *Materialy Vserossiiskoi nauchnoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoi 100-letiyu Astrakhanskogo gosudarstvennogo zapovednika «Prirodnye ekosistemy Kaspiiskogo regiona: proshloe, nastoyashchee, budushchee»* [Proceedings of the All-Russian scientific conference with international participation dedicated to the 100th anniversary of the Astrakhan State Reserve "Natural ecosystems of the Caspian region: past, present, future"]. Astrakhan, 2019, pp. 68-69. (In Russian)

16. Vasil'eva L.M., Naumov V.V., Sudakova N.V. Features of the current state of artificial reproduction of sturgeons in the Volga-Caspian basin. *Estestvennye nauki* [Natural sciences]. 2015, no. 4 (53), pp. 90-95. (In Russian)

17. Kazantseva E.S., Vetrov A.M. Iskusstvennoe vosproizvodstvo vodnykh bioresursov Nizhnei Volgi [Artificial reproduction of aquatic biological resources of the Lower Volga]. *Materialy Vserossiiskoi. nauchno-prakticheskoi konferentsii «Vodnye bioresursy i akvakul'tura Yuga Rossii», Artificial reproduction of aquatic bioresources of the Lower Volga* [Materials of the All-Russian. scientific-practical conference "Water bioresources and aquaculture of the South of Russia"]. Krasnodar, 2018, pp. 331-336. (In Russian)

18. *Prikaz Ministerstva sel'skogo khozyaistva RF ot 31 marta 2020 g. N 167 «Ob utverzhenii Metodiki ischisleniya razmera vreda, prichinennogo vodnym biologicheskimi resursam»* [Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation of March 31, 2020 N 167 "On approval of the Methodology for calculating the amount of damage caused to aquatic biological resources"]. 2020, 47 p. (In Russian)

19. Burtsev I.A. Recommendations for improving the efficiency of artificial reproduction of sturgeon species. Trudy VNIRO

[Proceedings of VNIRO]. 2015, vol. 153, pp. 165-174. (In Russian)

20. *Materialy, obosnovyuyushchie obshchie dopustimye ulovy v raione dobychi (vylova) vodnykh biologicheskikh resursov vo vnutrennikh vodakh Astrakhanskoi oblasti, za isklyucheniem vnutrennikh morskikh vod, na 2023 god (s otsenkoi vozdeistviya na okruzhayushchuyu sredu)* [Materials substantiating the total allowable catches in the area of extraction (catch) of aquatic biological resources in the inland waters of the Astrakhan region, with the exception of inland sea waters, for 2023 (with an environmental impact assessment)]. Astrakhan, 2022. (In Russian) Available at: http://kaspnirh.vniro.ru/about/materiali_odu/ (accessed 01.06.2022)

21. Dosaeva V.G., Kirillov D.E., Nikitushkina V.E., Petrova O.F. Iskusstvennoe vosproizvodstvo belugi i sevryugi v tselyakh sokhraneniya bioraznoobraziya i chislennosti vodnykh vidov biologicheskikh resursov [Artificial reproduction of beluga and stellate sturgeon in order to preserve biodiversity and abundance of aquatic species of biological resources]. *Materialy VIII nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem «Problemy sokhraneniya ekosistemy Kaspiya v usloviyakh osvoeniya neftegazovykh mestorozhdenii»*, Astrakhan, 2021 [Proceedings of the VIII scientific and practical conference with international participation "Problems of preserving the Caspian ecosystem in the conditions of development of oil and gas fields", Astrakhan, 2021]. Astrakhan, 2021, pp. 100-104. (In Russian)

22. *Prikaz Minsel'khoza Rossii ot 25.08.2015 N 377 «O vnesenii izmenenii v Metodiku rascheta ob"ema dobychi (vylova) vodnykh biologicheskikh resursov, neobkhodimogo dlya obespecheniya sokhraneniya vodnykh biologicheskikh resursov i obespecheniya deyatel'nosti rybovodnykh khozyaistv, pri osushchestvlenii rybolovstva v tselyakh akvakul'tury (rybovodstva), utverzhennuyu prikazom Minsel'khoza Rossii ot 30 yanvarya 2015 g. N 25» (Zaregistrovano v Minyuste Rossii 28.10.2015 N 39501)* [Order of the Ministry of Agriculture of Russia dated August 25, 2015 N 377 "On Amendments to the Methodology for Calculating the Volume of Production (Catch) of Aquatic Biological Resources Necessary to Ensure the Conservation of Aquatic Biological Resources and Ensuring the Activities of Fish Farms, When Fishing for Aquaculture (Fish Farming), approved by the order of the Minsel] (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Лидия М. Васильева определила цель статьи, редактировала рукопись. Нухкади И. Рабазанов редактировал и подготовил рукопись к публикации. Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Lidia M. Vasilyeva set the purpose of the article and edited the manuscript. Nukhkadi I. Rabazanov edited the article and prepared for publication. Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Лидия М. Васильева / Lidia M. Vasilyeva <https://orcid.org/0000-0002-4927-2088>

Нухкади И. Рабазанов / Nukhkadi I. Rabazanov <https://orcid.org/0000-0001-7664-6308>

Оригинальная статья / Original article
УДК 595.767.29+574.38(479)
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

Трофические связи и экологические ниши жуков-чернотелок рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) на Кавказе и описание нового вида из Абхазии

Максим В. Набоженко^{1,2}, Людмила В. Гагарина³, Иван А. Чиграй⁴, Светлана В. Набоженко⁵

¹Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

³Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия

⁴Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

⁵Ростовское отделение Русского энтомологического общества, Ростов-на-Дону, Россия

Контактное лицо

Максим В. Набоженко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Прикаспийский институт биологических ресурсов – обособленное подразделение Дагестанского федерального исследовательского центра Российской академии наук; 367000 Россия, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45. Тел. +7(8722)674973
Email nalassus@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

Формат цитирования

Набоженко М.В., Гагарина Л.В., Чиграй И.А., Набоженко С.В. Трофические связи и экологические ниши жуков-чернотелок рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) на Кавказе и описание нового вида из Абхазии // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 16-34. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

Получена 12 июля 2022 г.
Прошла рецензирование 8 августа 2022 г.
Принята 15 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Выявить взаимоотношения видов рода *Nalassus* в одном таксоценозе и разделение экологических ниш при совместном обитании.

Материал и методы. Наблюдения и сбор имаго жуков и кормовых объектов проводили в 2020–2022 гг. на территории России в республиках Дагестан, Северная Осетия, Кабардино-Балкария, Карачаево-Черкесия, в Краснодарском крае и в Абхазии. За питанием жуков в природе наблюдали непосредственно при осмотре ночью с налобными фонарями, а в ряде случаев в лабораторных условиях методом тест-кафетерия. Подсчет численности жуков на определенной площади проводили на трансектах. Численность, половую структуру и активность (питание, спаривание) фиксировали с перерывами от 15 до 25 минут. Измерения температуры осуществляли логгерами в диапазоне от –4 до +40°C, влажности от 0 до 100% каждые 7 минут.

Результаты. Представлены сведения о новых местонахождениях для 7 известных ранее видов рода *Nalassus*. Описан новый вид *N. (Caucasonotus) ritsanus* M. Nabozhenko, sp. n. из окрестностей озера Рица в Абхазии и дана его сравнительная характеристика с другими абхазскими видами подрода *Caucasonotus*. Выявлены или дополнены трофические связи для 8 видов рода; для видов рода характерна лихенофагия, впервые установлена фитофагия и сапрофагия, 2 вида оказались альгофагами. Проанализированы численность, половая структура микропопуляций и диапазоны температуры и влажности воздуха в период активности имаго.

Заключение. Важнейшей и, возможно, единственной стратегией для снижения конкуренции при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Освоение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, но частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и сапрофагии.

Ключевые слова

Трофические связи, суточная активность, экологические ниши, *Nalassus*, Кавказ.

Trophic relations and ecological niches of darkling beetles of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Caucasus and description of a new species from Abkhazia

Maxim V. Nabozhenko^{1,2}, Ludmila V. Gagarina³, Ivan A. Chigray⁴ and Svetlana V. Nabozhenko⁵

¹Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

⁴Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

⁵Rostov Branch of the Russian Entomological Society, Rostov-on-Don, Russia

Principal contact

Maxim V. Nabozhenko, Doctor of Biological Sciences, leading researcher, Precaspian Institute of Biological Resources of the Daghestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences; 367000 Russia, Makhachkala, M. Gadzhiev str. 45, Republic of Dagestan. Tel. +7(8722)674973

Email nalassus@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

How to cite this article

Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A., Nabozhenko S.V. Trophic relations and ecological niches of darkling beetles of the genus *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Caucasus and description of a new species from Abkhazia. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 16-34. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-16-34

Received 12 July 2022

Revised 8 August 2022

Accepted 15 August 2022

Abstract

Aim. To reveal mutual relations between species of the genus *Nalassus* in taxocenes and the division of ecological niches during cohabitation.

Material and Methods. Observations and collection of adult beetles and food objects were carried out in 2020–2022 in Dagestan, North Ossetia, Kabardino-Balkaria, Karachay-Cherkessia, Krasnodar Region (Russia) and Abkhazia. The nutrition of beetles was observed directly in nature at night with headlamps, and in some cases in laboratory conditions using the test cafeteria method. The number of beetles per area was counted on 100 × 4 m transects. The number, sexual structure and diurnal activity (feeding, copulation) were observed with the pause of 15 to 25 minutes. We measured temperature (the range from –4 to +40°C) and humidity (the range from 0 to 100%) by loggers every 7 minutes.

Results. New localities for seven known species of *Nalassus* are presented. The new species *N. (Caucasonotus) ritsanus* M. Nabozhenko, sp. n. is described from environs of Ritsa Lake in Abkhazia and it is compared with other Abkhazian representatives of the subgenus *Caucasonotus*. We revealed or added information about trophic relations for eight species of the genus; lichenophagy is typical for the majority of species; phytophagy and saprophagy were registered for *Nalassus* for the first time; algophagy was fixed for two species. The number, sex structure in micropopulations and ranges of air temperature and humidity during the period of imagoes activity were analyzed.

Conclusion. The most important and perhaps the only strategy for reducing competition in the cohabitation of *Nalassus* in the Caucasus is a trophic specialization. An occupation of open landscapes by Caucasian *Nalassus* did not play a role in the subgeneric differentiation, but was partially accompanied by a transition from lichenophagy to phytophagy and saprophagy.

Key Words

Trophic relations, diurnal activity, ecological niches, *Nalassus*, Caucasus.

ВВЕДЕНИЕ

Жуки-чернотелки рода *Nalassus* Mulsant, 1854 (триба Helorini) широко распространены в Северном Полушарии [1; 2], с центрами разнообразия в Западной Палеарктике (от Атлантики до Ирана) и Восточной Азии [3]. К настоящему времени насчитывается 91 вид этого рода с учетом недавно описанного таксона и новой синонимии [3–5]. Диапазон ландшафтов, в которых обитают эти чернотелки, очень широк: широколиственные и хвойные леса, лесопосадки и лесопарки, альпийские, субальпийские и лесные луга, европейские степи, пустыни (Мююнкум). В Европе с севера ареал ограничен 59-й параллелью, в Азии 48-й параллелью, в Западном полушарии виды рода не встречаются северней 51-й параллели. Южная граница ареала рода проходит по 28-й параллели в Африке и Южном Иране, однако в Восточной Азии виды *Nalassus* распространены до Тропика Рака и даже немного южнее [3]. Виды данной обширной группы не характерны для тайги, тундры, сухих степей и полупустынь Центральной Азии.

Трофические связи видов этого рода изучены слабо. Имаго многих видов относятся к лихенофагам [5–9], известны также случаи альгофагии [10]. Имаго *Nalassus*, как и многие представители трибы Helorini, являются одними из основных потребителей лишайников среди макробеспозвоночных в Северном полушарии. К настоящему времени кормовые лишайники достоверно установлены только для 9 видов [5; 8]. Преимагинальные стадии развития проходят в почве, питание личинок не изучено [10–12]. До недавнего времени удалось частично выявить взаимоотношения видов разных родов этой трибы в одном таксоценозе, в лесах Восточного Средиземноморья [9; 13; 14], однако непонятными остаются механизмы распределения экологических ниш среди симпатричных видов одного рода. Так, в Анатолии и на Кипре чернотелки-лихенофаги образуют, как правило, политаксонные консорции, состоящие из видов 2–4 родов трибы Helorini. Данные виды, обитая на одном дереве, относятся к различным жизненным формам, питаются листоватыми и кустистыми эпифитными лишайниками, нередко активны в различное время суток. На Большом Кавказе известно всего лишь 4 рода трибы Helorini, 3 из которых представлены только одним видом, а род *Nalassus* отличается высочайшим разнообразием в большинстве ландшафтов. Нередко виды этого рода симпатричны, обитают в одном биотопе.

Мы задались целью выявить, каким образом симпатричные виды *Nalassus* сосуществуют, как они разделяют экологические ниши и какую роль в этом играют кормовые объекты. В процессе исследований в Ризинском реликтовом национальном парке был обнаружен новый для науки вид *Nalassus*, описываемый в этой работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования и сбор материала проводили в 2020–2022 гг. в Дагестане, Северной Осетии, Кабардино-Балкарии, Карачаево-Черкесии, Краснодарском крае (Россия) и в Абхазии. В сборах жуков участвовали первый, третий и четвертый соавторы, а также О.С. Гуськова (Азово-Черноморский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («АзНИИРХ»), Ростов-на-Дону, Россия),

поэтому в материале (кроме типового) мы сборщиков не указываем. Наблюдения за питанием жуков в природе проводили непосредственно при осмотре ночью с налобными фонарями, а в ряде случаев в лабораторных условиях методом тест-кафетерия (в энтомологических садках жукам предлагали разные виды лишайников на выбор). Самок и самцов определяли в темное время суток визуально, поскольку *Nalassus* обладают в различной степени выраженным половым диморфизмом. В случае с *N. sareptanus* и *N. abkhasicus* в Абхазии мы вели подсчет численности жуков без учета половой структуры микропопуляции, поскольку самки и самцы этого вида в темное время суток почти неразличимы и их можно достоверно зарегистрировать только во время спаривания. Подсчет численности жуков на площади 400 м² проводили на трансектах длиной 100 м и шириной 4 м. Численность, половую структуру и активность (питание, спаривание) фиксировали с перерывами от 15 до 25 минут в зависимости от численности жуков в определенный период. Лишь один раз в селе Нижний Унал (Северная Осетия) один из периодов между подсчетами составил около 50 минут, что связано с техническими причинами. Время в период подсчета численности колебалось от 15 до 55 минут; при высокой численности имаго подсчет жуков и регистрация соотношения полов занимали гораздо больше времени. Одновременно за пределами трансекты имаго были собраны для последующего морфологического анализа; часть смонтированных сухих экземпляров будет опрарвлена на хранение в Зоологический институт РАН (ZIN, Санкт-Петербург, Россия), большая часть экземпляров хранится в коллекции М.В. Набоженко (PCMN, Ростов-на-Дону, Россия).

Для контроля локальных температуры и влажности в период активности имаго применяли 3 регистратора TR-2V, которые представляют собой двухканальный микроконтроллер с полупроводниковым датчиком температуры и датчиком относительной влажности. Измерения температуры осуществляли в диапазоне от –4 до +40°C, влажности от 0 до 100% каждые 7 минут. Погрешность регистрации температуры и влажности составляла $\pm 0,5^\circ\text{C}$ и $\pm 0,04\%$ RH соответственно.

Образцы лишайников и микроводорослей хранятся в коллекции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, Россия). Методы сбора и определения лишайников описаны нами ранее [5].

Фотографирование жуков в природе осуществляли с помощью iPhone SE 2020. Фотографии жуков и общего вида субстрата с кормовыми объектами были выполнены с помощью фотоаппарата Canon EOS 5D Mark IV Body, объектива Canon MP-E65MM F2.8 Macro, трансмиттера со вспышками Canon Macro Twin Lite MT-26X-RT и двумя дополнительными вспышками Canon Speedlite 430EX III-RT, стэкинг проводили с помощью фокусируемых макрорельсов Stack-shot 3X s/n 3734, закрепленных на репродукционной установке Kaiser Copy Stand RS 1. Фокус-стэкинг изображений выполняли в программе Helicon Focus 7.7.4 Pro.

При описании нового таксона использованы следующие сокращения [5]: Y – отношение ширины головы на уровне глаз к расстоянию между глазами;

PH – отношение максимальной ширины переднеспинки к максимальной ширине головы; PwPI – отношение ширины переднеспинки в самом широком месте к ее длине посередине; EEW – отношение длины надкрылий (от основания скутеллюма) к их максимальной ширине; ENw – отношение максимальной ширины надкрылий к максимальной ширине головы; EPw – отношение максимальной ширины надкрылий к максимальной ширине переднеспинки; EPI – отношение длины надкрылий (от основания скутеллюма) к длине переднеспинки посередине.

Для представления жизненных форм лишайников использован «утилитарный» подход: жизненные формы приведены до классов, без более подробного деления.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономия, фауна

Состав, распространение кавказских видов рода *Nalassus*, а также коллекционный материал с XIX века по 2021 г. и определительные таблицы даны в предыдущих публикациях [5; 15]. Ниже мы приводим только сведения о жуках, собранных в 2022 г.

Nalassus (Caucasonotus) alanicus (Nabozhenko, 2000)

Material. 1♂, 2♀ (ZIN, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на кирпичной кладке с лишайниками, 25–26.04.2022; 1♂, 3♀ (ZIN), 2♂, 3♀ (в этаноле, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Цамад, 42°51'43"N, 44°10'25"E, 1450 м, на скалах, 25–26.04.2022.

Nalassus (Caucasonotus) diteras (Allard, 1876)

Material. 1♀ (PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на злаках, 25–26.04.2022; 10 ex. (в этаноле, PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Цамад, 42°51'43"N, 44°10'25"E, 1450 м, на злаках, 25–26.04.2022; 4♂, 5♀ (PCMN): Россия, Северная Осетия – Алания, Терский хребет выше Заманкул, 43°22'7"N, 44°24'6"E, 800 м, на пырее, 27.04.2022.

Nalassus (Caucasonotus) pharnaces Allard, 1876

Material. 1♂, 1♀ (PCMN): Россия, Краснодарский край, Мацеста, Мацестинский лесопарк, 43°33'42"N, 39°47'53"E, 100 м, на буках, 2.05.2022; 24♂, 15♀ (PCMN): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, 43°27'15"N, 41°44'04"E, 1340 м, на серой ольхе и дубе, 29–30.04.2022; 4♂ (PCMN): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, оз. Каракель, 43°26'13"N, 41°44'32"E, 1320–1340 м, на соснах, 30.04.2022. 4♂ (PCMN): Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°12'03"N, 40°19'02"E, 60 м, на буках, 4–5.05.2022.

Nalassus (Caucasonotus) ritsanus M. Nabozhenko, sp. n.

(рис. 1А–Е, 2А, С–F)

ZooBank species LSID:

urn:lsid:zoobank.org:act:70D45C9C-9266-49D0-B481-60AA3871809D

Типовой материал. Голотип (♂) и паратипы, 5♂, 4♀ (ZIN), 3♂, 2♀ (в этаноле, PCMN): Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, 700 м южнее озера Рица, смешанный лес, 43°27'59"N, 40°32'12"E, 920 м, на

Picea orientalis, 8.05.2022 (сб. М.В. Набоженко, С.В. Набоженко, И.А. Чиграй, О.С. Гуськова).

Описание. Самец. Тело коренастое, сверху черное (скутеллум бывает темно-бурый), слабо блестящее, снизу темно-бурое, блестящее. Длина тела 8–10 мм, ширина 3–4 мм. Промеры: Y = 1,57; PH = 1,7; PwPI = 1,32; EEW = 1,57; ENw = 2; EPw = 1,18; EPI = 2,5–2,52.

Голова. Передний край эпистомы прямой. Боковой край щек слабо закругленный в базальной трети и прямой в апикальной части, не угловидный, щеки сильно сходящиеся вперед. Выемка на стыке бокового края щек и эпистомы очень маленькая. Глаза крупные, выпуклые. Пунктировка головы сверху грубая, умеренно густая (диаметр точек примерно равен межточечному расстоянию), но неравномерная (на некоторых участках более разреженная). Голова с глубокой бороздкой вокруг глаз. Нижняя сторона головы с грубой поперечной морщинистостью посередине и редкой умеренно грубой пунктировкой по бокам. Антенны сравнительно длинные, с 4 вершинными антенномерами, заходящими за основание переднеспинки. Антенномеры не утолщенные, постепенно расширяются от основания к вершине, 9-й и 10-й наиболее широкие.

Проторакс. Переднеспинка поперечная, с наибольшей шириной в базальной трети; боковые края слабо равномерно закругленные от самой широкой части к переднему краю и слабо выемчатые у основания. Передний край почти прямой, возле углов выемчатый, основание двухвыемчатое, посередине прямое. Передние углы умеренно выступают вперед, на вершине закругленные, реже узко закругленные, прямые; задние углы тупые, на вершине узко закругленные. Диск переднеспинки слабо выпуклый, по бокам края широко уплощенные и слегка приподнятые. Пунктировка диска такая же, как на голове, медиальная гладкая линия выражена. Стернит переднегруди с редкой плохо заметной пунктировкой и сглаженными морщинами. Прогипомеры уплощенные по наружному краю, с продольной морщинистостью в базальной половине и беспорядочными морщинками в передней части. Простернальный отросток гладкий, с редкой тонкой пунктировкой, не выступающий, едва выпуклый.

Птероторакс. Надкрылья умеренно выпуклые (боковой отогнутый край виден сверху), удлинненные, со слабо закругленными боковыми краями, в передней четверти боковые края заметно выемчатые. Междурядья плоские, точки в рядах продольно удлинненные, соединяются тонкой бороздкой. Задние крылья редуцированные, составляют половину длины надкрылий; постмедиальная *Mr1+2* хорошо развита, апикальное поле короткое, радиальная ячейка (*rc*), первая (*1cCuA*) и вторая (*2cCuA*) кубитально-анальные ячейки, а также постанальная *Ap* выражены. Радиальная соединительная жилка (*r4*) выражена и соединяет пострадиальную жилку *Rp* и *rc*. Мезовентрит с очень грубой сливающейся пунктировкой в горизонтальной передней части, мезэпистерны и мезэпимеры с редкой сглаженной пунктировкой. Метавентрит с очень тонкой и редкой пунктировкой, метаэпистерны грубо, умеренно густо пунктированы.

Ноги. Про- и мезотрохантеры с одной длинной щетинкой, метатрохантеры с дополнительными короткими прилегающими щетинками. Бедрa с короткими прилегающими щетинками, голени прямые, густо опушенные, особенно на внутренней вершине.

Передние лапки не расширены, все тарзомеры с густой щеткой рыжих волосков на подошвенной стороне.

Абдомен. Пунктировка 1–4-го абдоминальных вентритов тонкая, умеренно густая, 5-го вентрита тоньше и гуще; 1-й вентрит посередине с очень грубой и редкой пунктировкой и крупной густой V-образной щеткой рыжих волосков; 5-й вентрит тонко окаймлен на вершине. VIII внутренний стернит с широко закругленной вершиной и глубокой вырезкой посередине, густо опушенный, гастральная спикула с

сильно изогнутыми стержнями, сливающимися на вершине в длинный общий ствол. Эдеагус типичный налассоидный [16], слабо склеротизованный, медиальная доля с широкими бакулями.

Самка. Тело более коренастое и нередко крупнее, волосная щетка на первом абдоминальном вентрите отсутствует, антенны короче. Длина тела 9,5–12 мм, ширина 4–5 мм. Некоторые крупные самки имеют более поперечную переднеспинку с сильно закругленными краями.

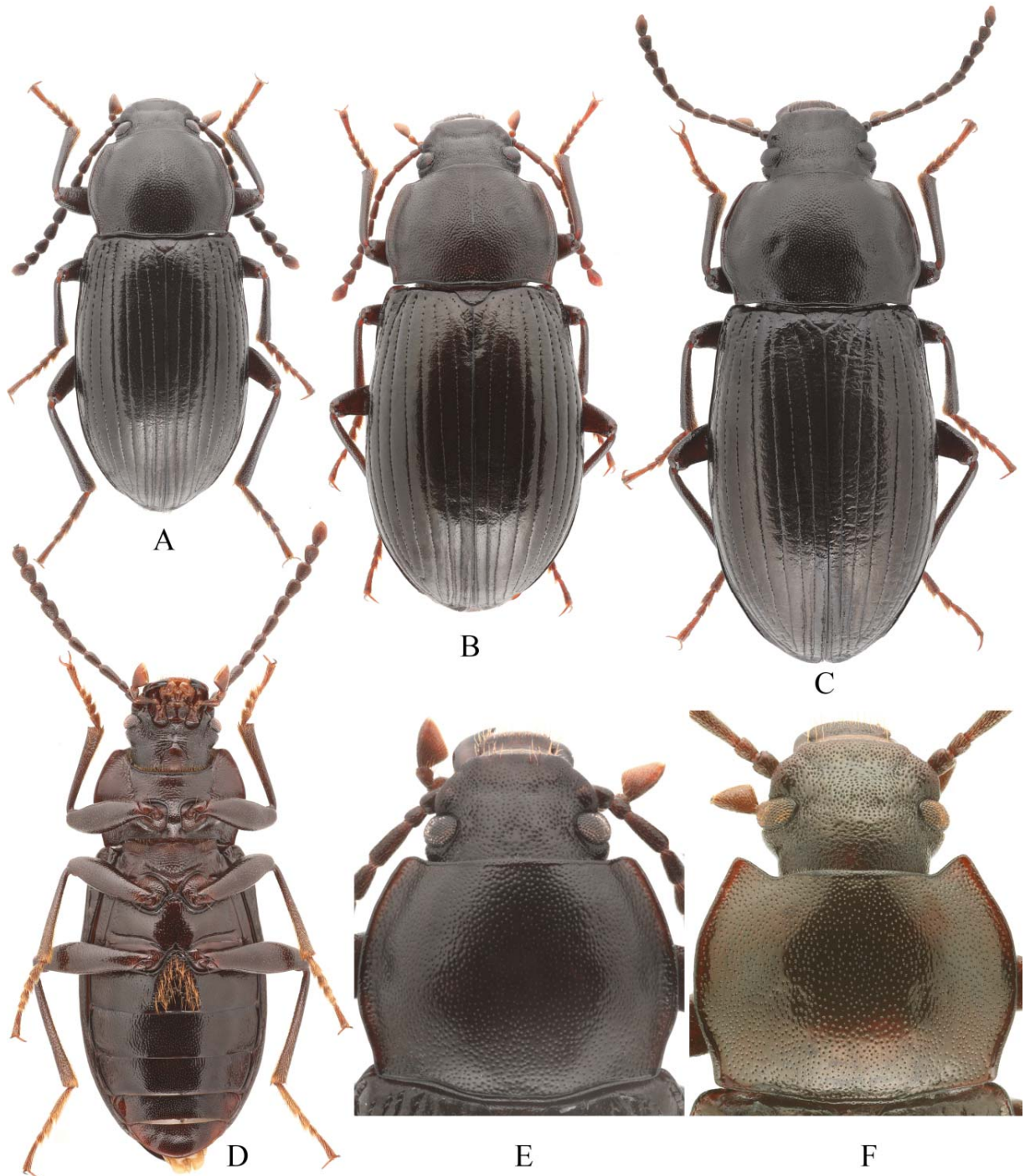


Рисунок 1. *Nalassus ritsanus* sp. n. (A–E) и *N. ludmilae* (F), габитус, детали строения: A – самец, дорсально; B – обычная самка, дорсально; C – крупная самка, дорсально; D – самец, вентрально; E, F – самец, голова и переднеспинка

Figure 1. *Nalassus ritsanus* sp. n. (A–E) and *N. ludmilae* (F), habitus, details of structure: A – male, dorsally; B – simple female, dorsally; C – large female, dorsally; D – male, ventrally; E, F – male, head and pronotum

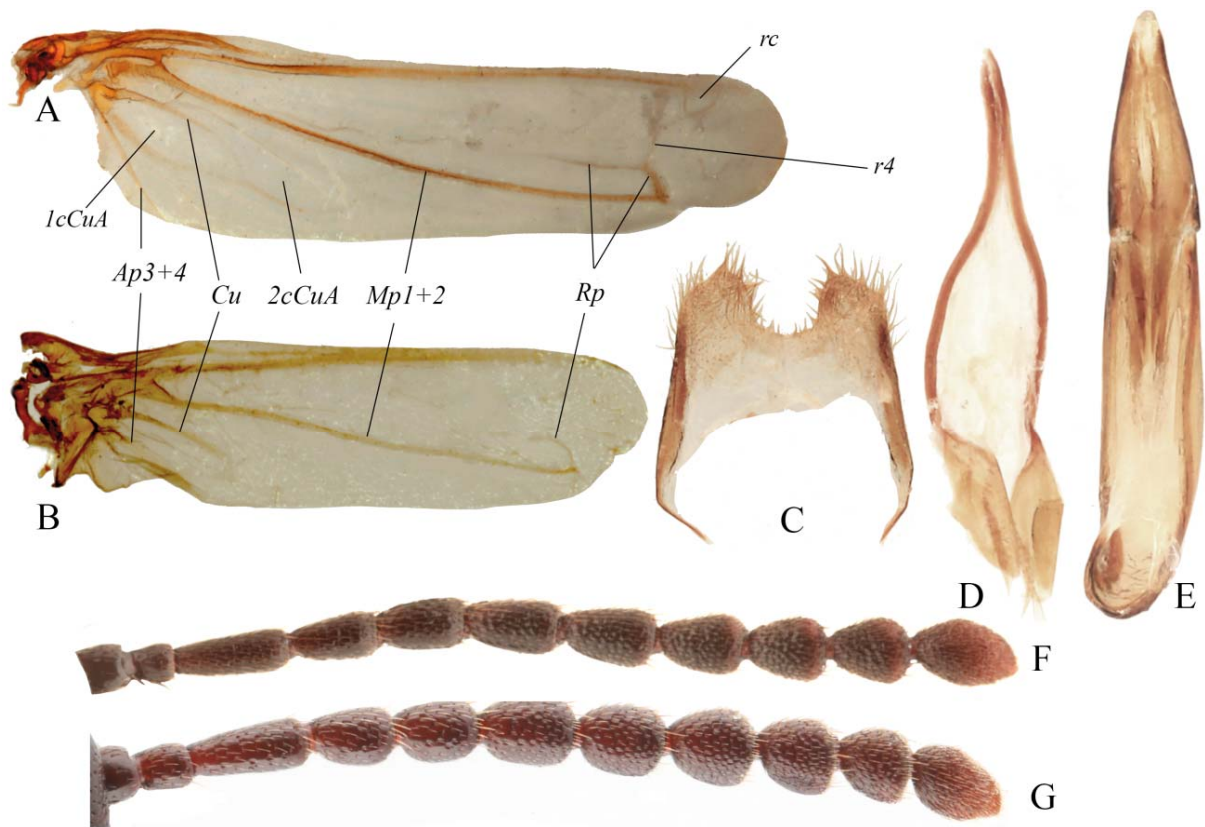


Рисунок 2. *Nalassus ritsanus* sp. n. (A, C–F), *N. ludmilae* (B) и *N. negrobovi* (G), детали строения: A, B – заднее крыло; C – VIII внутренний стернит самца; D – гастральная спикула; E – эдеагус; F, G – антенна самца.

Обозначения к жилкованию см. в описании вида

Figure 2. *Nalassus ritsanus* sp. n. (A, C–F), *N. ludmilae* (B) and *N. negrobovi* (G), details of structure: A, B – hind wing; C – inner male sternite VIII; D – spiculum gastrale; E – aedeagus; F, G – male antenna. Designations for venation see in the description of the species

Сравнительный диагноз

Новый вид наиболее похож на альпийские виды *N. adriani* (Reitter, 1922), *N. negrobovi* Nabozhenko, 2022 и *N. dombaicus* (Nabozhenko, 2000) слабо блестящим телом, закругленными передними углами переднеспинки, крупной V-образной щеткой из золотистых волосков на первом абдоминальном вентрите самца и отсутствием щетки на втором вентрите. От всех указанных видов *N. ritsanus* sp. n. отличается крупными глазами ($Y = 1,57$, у *N. negrobovi* – 1,5, у двух других видов глаза маленькие, широко расставленные: $Y = 1,42–1,45$). От первых двух видов (рис. 2G) новый таксон отличается также не утолщенными антеннами самца (рис. 2F). Обитающий выше оз. Рица лесной *N. ludmilae* Nabozhenko, 2001 также имеет уплощенные боковые стороны переднеспинки, но хорошо отличается металлически блестящим телом, сильно выступающими острыми передними углами переднеспинки с заостренной вершиной (рис. 1F), а также более редуцированными мелкими задними крыльями; у *N. ludmilae* отсутствуют *rc*, *r4*, *1cCuA* и *2cCuA*, а апикальное поле очень маленькое (рис. 2B). Три альпийских вида имеют еще более редуцированные крылья, чем *N. ludmilae*. Новый вид можно отличить от абхазских представителей подрода *Saucasonotus* Nabozhenko, 2000 с помощью признаков, приведенных в таблице 1.

Экология

Вид был обнаружен в смешанном разреженном лесу с преобладанием ели, питается эпифитными лишайниками семейства Parmeliaceae (табл. 2, рис. 3) (первый зарегистрированный случай для рода *Nalassus*).

Nalassus (s. str.) *brevicollis* (Krynicky, 1832)

Материал. 11♂, 11♀ (PCMН): Россия, Краснодарский край, Кабардинка, автокемпинг «Можжевеловая роща», 44°39'36"N, 37°55'23"E, 35 м, на дубах и рябинах, 9.05.2022; 2♀ (PCMН): Россия, Карачаево-Черкесия, Теберда, 43°27'15"N, 41°44'04"E, 1340 м, на грабе, 29–30.04.2022; 5♂, 14♀ (PCMН): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на штукатурке внешней стены дома и бетонных столбах с лишайниками, 25–26.04.2022; 1♂, 1♀ (PCMН): Россия, Кабардино-Балкария, Нальчик, г. Нартия (Лесистый хребет), терренкур «1000 ступеней», 43°27'9"N, 43°35'36"E, 580 м, на липе, 28–29.04.2022; 3♂, 1♀ (PCMН): Россия, Северная Осетия – Алания, Терский хребет выше Заманкула, 43°22'7"N, 44°24'6"E, 800 м, на камнях развалин аланской башни, 27.04.2022; 1♀ (PCMН): Абхазия, Пицунда, Пицундский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°09'26"N, 40°19'45"E, 10 м, на грабовнике, 4–5.05.2022; 18♂, 20♀ (сухие экз., PCMН, ZIN), 2♂, 2♀ (в этаноле, PCMН): Абхазия, слияние Бзыби и Геги, 43°22'07"N, 40°27'37"E, 150 м, на акации, клене, ольхе, 6–7.05.2022.

Таблица 1. Диагностические признаки видов подрода *Caucasonotus* рода *Nalassus* Абхазии**Table 1.** Diagnostic characters of species of the subgenus *Caucasonotus*, the genus *Nalassus* from Abkhazia

	<i>N. pharnaces</i> Allard, 1876	<i>N. ludmilaе</i>	<i>N. adriani</i>	<i>N. dombaicus</i>	<i>N. negrobovi</i>	<i>N. ritsanus</i>
Цвет и блеск тела Body colour and shine	Темно-бурый, с металлическим блеском Dark-brown, with metallic shine	Темно-бурый, с металлическим блеском Dark-brown, with metallic shine	Бурый Brown	Черный Black	Черный Black	Черный Black
Глаза Eyes	Крупные Large Y = 1,7	Крупные Large Y = 1,6	Мелкие Small Y = 1,4	Мелкие Small Y = 1,34	Мелкие Small Y = 1,5	Крупные Large Y = 1,57
Антенномеры самца Male antennomeres	Не утолщенные Not thickened	Не утолщенные Not thickened	Утолщенные Thickened	Не утолщенные Not thickened	Утолщенные Thickened	Не утолщенные Not thickened
Передние углы передне-спинки Anterior angles of pronotum	Закругленные Rounded	Заостренные Pointed	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded	Закругленные Rounded
Боковые стороны передне-спинки Lateral sides of pronotal disc	Не уплощенные Not flattened	Широко уплощенные Widely flattened	Широко уплощенные Widely flattened	Узко уплощенные Narrowly flattened	Не уплощенные Not flattened	Широко уплощенные Widely flattened
Волосная щетка на абдоминальных вентритах самца Hair brush on male abdominal ventrites	Маленькая, едва заметная, с редкими волосками, на 1-м вентрите Small, poorly visible, with sparse hairs on ventrite 1	Средних размеров V-образная на 1-м вентрите и маленькая овальная на 2-м вентрите Median, V-shaped on ventrite 1 and very small oval on ventrite 2	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1	Крупная на 1-м вентрите Large, on ventrite 1

Nalassus (s. str.) *dissonus* Nabozhenko, 2001

Material. 6♂, 4♀ (ZIN, РСМН), 5♂, 5♀ (в этаноле, РСМН): Россия, Северная Осетия – Алания, Нижний Унал, 42°51'57.19"N, 44°09'15.78"E, 900 м, на сухих экскрементах коров, сухих побегах злаков, 25–26.04.2022.

Nalassus (*Horistelops*) *abkhasicus* Nabozhenko, 2001

Material. 47♂, 19♀ (ZIN, РСМН), 10 экз. (в этаноле, РСМН): Абхазия, слияние Бзыби и Геги, 43°22'07"N, 40°27'37"E, 150 м, на пнях, камнях, дровах, деревянном заборе и акациях, 6–7.05.2022.

Nalassus (*Horistelops*) *sareptanus* (Allard, 1876) – лесная форма

Material. 2♂ (РСМН): Россия, Краснодарский край, Кабардинка, автокемпинг «Можжевельная роща», 44°39'36"N, 37°55'23", 35 м, на *Quercus robur*, 9.05.2022; 34♂, 17♀ (ZIN, РСМН): Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника (нагорная дубрава – дуб грузинский, граб), 43°12'03"N, 40°19'02"E, 60 м, на

грабах, 4–5.05.2022; 10♂, 6♀ (ZIN, РСМН), 10 экз. (в этаноле, РСМН): Абхазия, Пицунда, Пицундский участок Пицундо-Мюссерского заповедника, 43°09'26"N, 40°19'45"E, 10 м, на сосне пицундской и грабовнике, 4–5.05.2022.

Замечания. Ранее мы упоминали, что степная и лесная формы этого вида отличаются [5]. Представители степных популяций *N. sareptanus* более коренастые и овальные, а боковые края передне-спинки у них не выемчатые в основании. Лесная форма этого вида обитает в низкогорьях Западного Кавказа от Адыгеи до побережья Абхазии, не поднимаясь в горы выше 200 м. Статус этих двух форм может быть установлен с использованием молекулярно-генетического анализа, поскольку даже существенно различающиеся наружным и внутренним строением, биоэкологией, трофическими связями и распространением популяции могут демонстрировать относительно низкий уровень генетической дивергенции, как это показано для чернотелки-лихенофага рода *Odocoemus* Allard, 1876 [17].

Таблица 2. Кормовые объекты, зарегистрированные в природных биотопах для указанных выше видов *Nalassus*
Table 2. Trophic objects, registered in natural habitats for mentioned above species of *Nalassus*

Виды жуков Beetle species	Кормовые объекты Trophic objects	Таксономическая принадлежность кормовых объектов Taxonomic position of trophic objects	Субстрат Substrate	Жизненная форма лишайников Life form of lichen
<i>Nalassus ritsanus</i>	<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	Lichenes: Parmeliaceae	<i>Picea orientalis</i> (L.) Peterm., 1845	кустистые, эпифиты fruticose, corticolous
	<i>Parmelia sulcata</i> Taylor			листоватые, эпифиты foliose, corticolous
<i>Nalassus alanicus</i>	<i>Rusavskia elegans</i> (Link) S.Y. Kondr. & Kärnefelt	Lichenes: Teloschistaceae	Скалы (карбонатные породы) Rocks (carbonate)	листоватые, эпифиты foliose, saxicolous
<i>Nalassus pharnaces</i>	<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach. ex Lilj.) M. Choisy	Lichenes: Ophioparmaceae	<i>Pinus sylvestris</i> L., 1753	накипные, эпифиты crustose, corticolous
	<i>Physconia distorta</i> (With.) J. R. Laundon	Lichenes: Physciaceae	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench, 1794	листоватые, эпифиты foliose, corticolous
	<i>Melanelia subargentifera</i> (Nyl.) Essl.	Lichenes: Parmeliaceae	<i>Quercus robur</i> L., 1753	листоватые, эпифиты foliose, corticolous
<i>Nalassus brevicollis</i>	<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	Lichenes: Candelariaceae	бетонные столбы, камни антропогенного происхождения, штукатурка стен зданий concrete pillars, anthropogenic stones, plaster walls of buildings	накипные, эпифиты crustose, saxicolous
<i>Nalassus dissonus</i>	сухие листья, побеги и семена злаков dry leaves, shoots and seeds of cereals	Plantae: Poaceae	почва, сухой навоз крупного рогатого скота soil, dry dung from cattle	—
<i>Nalassus diteras</i>	молодые листья злаков young leaves of cereals	Plantae: Poaceae	почва soil	—
<i>Nalassus abkhasicus</i>	налет из плеврококковых водорослей plaque from pleurococcal algae	Chlorophyceae: Chaetophoraceae	стволы деревьев, пни, бревна, деревянные строения tree trunks, stumps, logs, wooden structures	—
<i>Nalassus sareptanus</i> (лесная форма)	налет из плеврококковых водорослей plaque from pleurococcal algae	Chlorophyceae: Chaetophoraceae	поверхность лишайников <i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. s.l. на <i>Carpinus</i> spp. Surface of <i>Graphis scripta</i> (L.) Ach. s.l. on <i>Carpinus</i> spp.	—
	фисциоидные лишайники physcioid lichens	Lichenes: Physciaceae	стволы <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba, 1985 trunks <i>Pinus brutia</i> var. <i>pityusa</i> (Steven) Silba, 1985	листоватые, эпифиты foliose, corticolous



Рисунок 3. Кормовые лишайники *Nalassus ritsanus* sp. n.: А – *Evernia mesomorpha*; В – *Parmelia sulcata*, общий вид; С – то же, с увеличением. Стрелки указывают на повреждения таллома жуками
Figure 3. Host lichens of *Nalassus ritsanus* sp. n.: А – *Evernia mesomorpha*; В – *Parmelia sulcata*, general view; С – the same with magnification. Arrows indicate damages of the thallus by beetles

Экологические особенности распределения *Nalassus* на Большом Кавказе

Ландшафтно-биотопическое распределение видов рода *Nalassus* на Большом Кавказе анализировалось в недавней статье [5], поэтому мы не будем заострять на этом внимание. Добавим лишь, что спектр биотопов, освоенных *N. diteras*, *N. abkhasicus* и *N. pharnaces*, оказался шире, чем известный ранее. Первый вид помимо субальпийских и альпийских лугов и буковых лесов населяет луга многих типов, в том числе и лесные, начиная с высоты 800 м. Местообитаниями второго таксона ошибочно полагались скальные обнажения в широколиственном лесу [5]. Отдельные особи *N. abkhasicus* выходят в темное время суток на скалы и камни, но вид связан с древесной растительностью или продуктами ее переработки (бревна, дрова, деревянные строения), поскольку питается плеврококковыми одноклеточными водорослями на их поверхностях. *Nalassus pharnaces* во всем ареале был многократно отмечен только на буках, однако в Теберде при очень высокой численности имаго массово заселяют ольху, дуб, сосну, различные

деревянные поверхности на человеческих строениях и выходят даже на металлоконструкции.

Ранее были описаны три стратегии снижения конкуренции в таксоценах жуков-чернотелок трибы Helopinini при распределении экологических ниш [9]. Первая стратегия направлена на сосуществование разных жизненных форм, хелопоидной и налассоидной. Все представители рода *Nalassus* относятся к налассоидной жизненной форме и образуют таксоцены только с одним представителем трибы Helopinini хелопоидной жизненной формы – *Helops caeruleus stevenii* Krynicki, 1834 – и исключительно в западной части Большого Кавказа. В данном случае это классические консорции, где налассоидные чернотелки питаются мелкими фисциоидными листоватыми лишайниками или плеврококковыми водорослями, а более крупный хелопоидный вид потребляет пармелиевые кустистые лишайники [9]. В Грузии (Уцера) известен также случай совместного обитания двух видов налассоидной формы из разных родов, *Nalassus* и *Odocnemis* (неопубликованные данные М.В. и С.В. Набоженко),

однако взаимоотношения этих таксонов не изучены. На остальной территории Большого Кавказа известны таксоцены, образуемые исключительно видами рода *Nalassus*. Рассмотрим подробнее две других стратегии: пищевую специализацию и суточную активность.

Трофические связи

Дополнительные исследования 2022 г. трофических связей видов этого рода (табл. 2) существенно расширяют наши знания о распределении экологических ниш в таксоценах. Большинство представителей рода *Nalassus*, как и было указано ранее [5; 9], относится к жукам, питающимся лишайниками. Трофический спектр отдельных таксонов лихенофагов расширен благодаря новым данным. Так, *Nalassus alanicus*, который в альпийском поясе был ранее отмечен при питании эпилитными лишайниками семейства Parmeliaceae [5], в среднегорных (900–1500 м) скальных выходах на лугах потребляет эпилитный лишайник *Rusavskia elegans* (табл. 2, рис. 4). Поскольку этот лишайник растет также на искусственных строениях (кладке из керамического

кирпича или известняковых камней) (рис. 4D), то среди некоторых микропопуляций (Нижний Унал) наблюдается синантропизация. Это третий зарегистрированный случай потребления лишайников семейства Teloschistaceae. Ранее питание эпифитными *Xanthoria* spp. было отмечено у *Nalassus faldermanni* (Faldermann, 1837) [8] и *Catomus hesperides* (Reiche, 1861) [13]. Расширение спектра кормовых лишайников у полифага *N. brevicollis* за счет эпилитов семейства Candelariaceae привело к синантропизации некоторых популяций этого вида в Северной Осетии (табл. 2, рис. 5A, E). *Nalassus pharnaces* был ранее указан как стенофаг, питающийся фисциоидными лишайниками на буке [5], однако при перенаселении (рис. 5G) этот вид существенно расширяет как диапазон занимаемых лесных биотопов, так и спектр кормовых лишайников. Например, в Теберде он кроме листоватых лишайников семейства Physciaceae (рис. 5B) потребляет также листоватые лишайники семейства Parmeliaceae (рис. 5C) и даже чешуйчатые виды семейства Orphioragmaceae (рис. 5D).



Рисунок 4. *Nalassus alanicus*, кормовые лишайники и местообитания: А – *Rusavskia elegans*, общий вид; В – часть таллома с поврежденным жуками участком; С – самка на кормовом лишайнике на скалах (Цамад, Северная Осетия); D – самец на кирпичной кладке (Нижний Унал, Северная Осетия)

Figure 4. *Nalassus alanicus*, host lichens and habitats: А – *Rusavskia elegans*, general view; В – part of the thallus with a site damaged by beetles; С – female on host lichen on rocks (Tsamad, North Ossetia); D – male on brickwork (Nizhniy Unal, North Ossetia)

Наиболее интересные данные были получены для видов *N. diteras*, *N. dissonus* и *N. abkhasicus*, ранее считавшихся исключительно и предположительно лихенофагами [5]. Первый вид был единожды отмечен при питании пармелиевыми эпилитными лишайниками в субальпийском поясе Центрального Кавказа, а особи

одной лесной популяции в Южном Дагестане (Табасаранский район) замечены при потреблении фисциоидных лишайников на стволе бука [5]. В Северной Осетии мы обнаружили, что имаго *N. diteras* активно поедают верхнюю часть листьев молодых злаков в среднегорьях Садон-Унальской субаридной

котловины на высотах от 900 до 1500 м (рис. 6А), а имаго из самой северной, изолированной, популяции на Терском хребте потребляют молодые листья пырея на лесных полянах. Вероятно, для субальпийских и альпийских популяций *N. diteras* лишайники являются факультативным кормовым ресурсом, а переход на фитофагию способствовал освоению большего спектра ландшафтов, в которых имеются луговые биотопы, и,

как следствие, расширению ареала: весь Большой Кавказ и западная часть Малого Кавказа от 800 до 3500 м. Расширение кормовой базы, в том числе за рамки лишенофагии, известно также для видов *N. brevicollis* [5; 18] и *N. faldermanni* [19]. В обоих этих случаях обогащение трофического спектра также способствовало существенному расширению ареала.

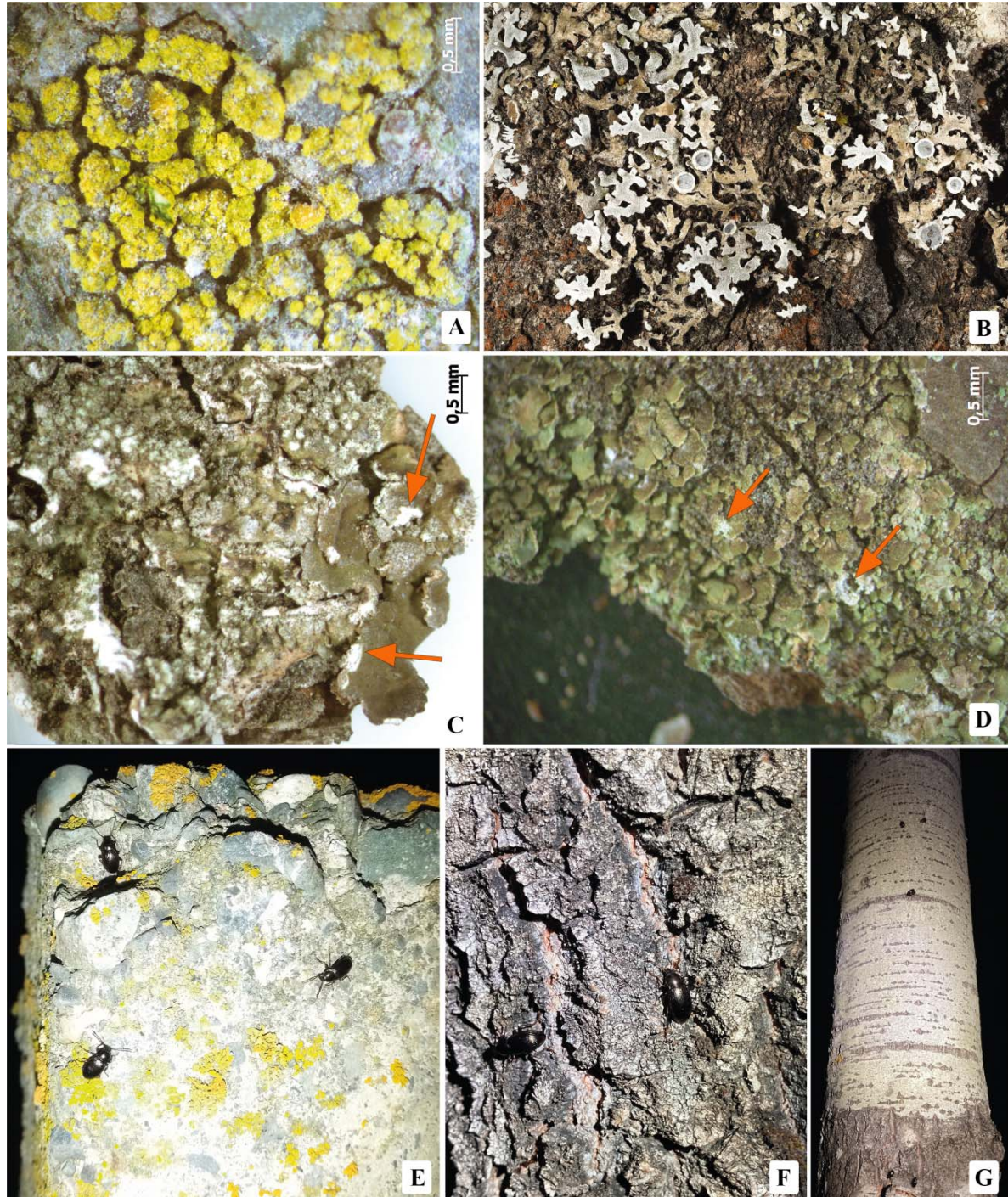


Рисунок 5. Кормовые лишайники и местообитания *Nalassus* spp.: А, Е – *N. brevicollis*, В–D, F, G – *N. pharnaces*; А – *Candelariella vitellina* (Нижний Унал, Северная Осетия); В – *Physconia distorta* (Теберда, Карачаево-Черкесия); С – *Melanelia subargentifera* (там же); D – *Hypocenomyce scalaris* (там же); Е – *N. brevicollis* на бетонном столбе с кормовым лишайником (Нижний Унал, Северная Осетия); F, G – *N. pharnaces* на стволе ольхи

Figure 5. Host lichens and habitats of *Nalassus* spp.: А, Е – *N. brevicollis*; В–D, F, G – *N. pharnaces*; А – *Candelariella vitellina* (Nizhniy Unal, North Ossetia); В – *Physconia distorta* (Teberda, Karachay-Cherkessia); С – *Melanelia subargentifera* (the same locality); D – *Hypocenomyce scalaris* (the same locality); Е – *N. brevicollis* on a concrete pole with fodder lichen (Nizhniy Unal, North Ossetia); F, G – *N. pharnaces* on alder bark (Teberda, Karachay-Cherkessia)



Рисунок 6. *Nalassus* spp., местообитания: А – самец *N. diteras* на злаках (длинная стрелка указывает на жука, короткие – на повреждения; Цамад, Северная Осетия); В – самец *N. dissonus*, питающийся на сухом навозе (Нижний Унал, Северная Осетия)

Figure 6. *Nalassus* spp., habitats: A – male of *N. diteras* feeding on a cereal (long arrow shows beetle, short arrows show damages; Tsamad, North Ossetia); B – male of *N. dissonus* feeding on dry dung (Nizhniy Unal, North Ossetia)

Второй вид, *N. dissonus*, обитающий в ксерофитной трагакантовой степи, перешел на питание сухими органами отмерших злаков, а также массово отмечен на потреблении сухого прошлогоднего навоза крупного рогатого скота, где имаго наиболее активно поедали перепревшие зерна злаков (рис. 6В). Это первый зарегистрированный случай сапрофагии среди видов рода *Nalassus*.

Необычный тип питания выявлен у видов подрода *Horistelops* Gozis, 1910. Так, *Nalassus abkhasicus* потребляет плеврококковые одноклеточные водоросли на стволах деревьев и их производных – бревнах, пнях, дровах и деревянных постройках (рис. 7А, С); кавказские популяции *N. sareptanus* отмечены при питании плеврококковыми водорослями на стволах различных видов грабов и пицундской сосны в Абхазии (рис. 7В, D). Ранее такая же альгофагия была зарегистрирована для *N. laevioctostriatus* (Goeze, 1777) в Великобритании [10].

Суточная активность

Суточная активность имаго *Nalassus* зависит от освещения, температуры и влажности. При умеренных диапазонах последних двух показателей жуки могут быть активны в течение всего темного времени суток и прятаться в укрытия только с наступлением рассвета. Результаты измерений представлены по районам исследований в 2022 г. по порядку времени регистрации климатических показателей (с конца апреля до второй трети мая), координаты – в материале для каждого вида в таксономическом разделе.

Центральный Кавказ. Северная Осетия, Цамад, 1450 м, 26.04.2022 (рис. 8). Виды *Nalassus*: *N. alanicus*, *N. diteras*. Влажность на этой высоте была выше, а температура ниже, чем в Нижнем Унале, поэтому

период активности был существенно короче. Жуки были активны в течение 2 часов начиная с 19:50, при этом имаго *N. diteras* не спрятались в укрытие и спустя 2 часа, но прекратили спариваться и питаться. Примечательно, что в половом составе у *N. alanicus* преобладали самки, которые вышли из укрытий раньше и спрятались позже самцов (это связано с необходимостью больше питаться для созревания яйцевой продукции), в то время как у *N. diteras*, как и у *N. dissonus*, преобладали самцы, что вообще характерно для эпигеобионтных *Nalassus*.

Центральный Кавказ. Северная Осетия, Нижний Унал, 900 м, 26.04–27.04.2022 (рис. 9А, В). Виды *Nalassus*: *N. alanicus*, *N. diteras*, *N. brevicollis*, *N. dissonus*. Четыре вида *Nalassus* были активны на протяжении 8 часов (начиная с 19:40) при влажности в этот период 59 % и температуре, не опускавшейся ниже +15 °С; на пиковых значениях влажность достигала 62 %. В этом случае колебаний численности у трех видов почти не происходило (пример на рис. 9А, В), только у *N. dissonus* наблюдалась тенденция к увеличению численности на высоких пиках влажности при одновременном снижении температуры. Соотношение полов у разных видов было различным. У *N. alanicus* преобладали самки (всего 5 особей, 2♂, 3♀), а у *N. diteras* самки и самцы были в равных количествах, но выборки слишком незначительны, поэтому данные не могут быть достоверными. В случае с более многочисленными *N. brevicollis* и *N. dissonus* у первого вида в большинстве периодов измерений преобладали самки, а у второго – самцы.

Западный Кавказ. Карачаево-Черкесия, Теберда, 1340 м, 29–30.04.2022 (рис. 9С). Виды *Nalassus*: *N. pharnaces*, *N. brevicollis*. Период активности жуков был коротким, всего 1 час 20 минут, что связано с

низкой температурой (в среднем $+11,2^{\circ}\text{C}$) и высокой влажностью (в среднем 84,4%). При повышении влажности до 90% и снижении температуры до $+10,5^{\circ}\text{C}$ имаго спрятались в укрытия. Подобное классическое сочетание условий для прекращения активности

Nelopini описано для различных видов в степной зоне европейской части России [8]. В половом составе ненамного преобладали самцы, но самки, как и в предыдущем случае с *N. alanicus*, имели более длительный период активности.

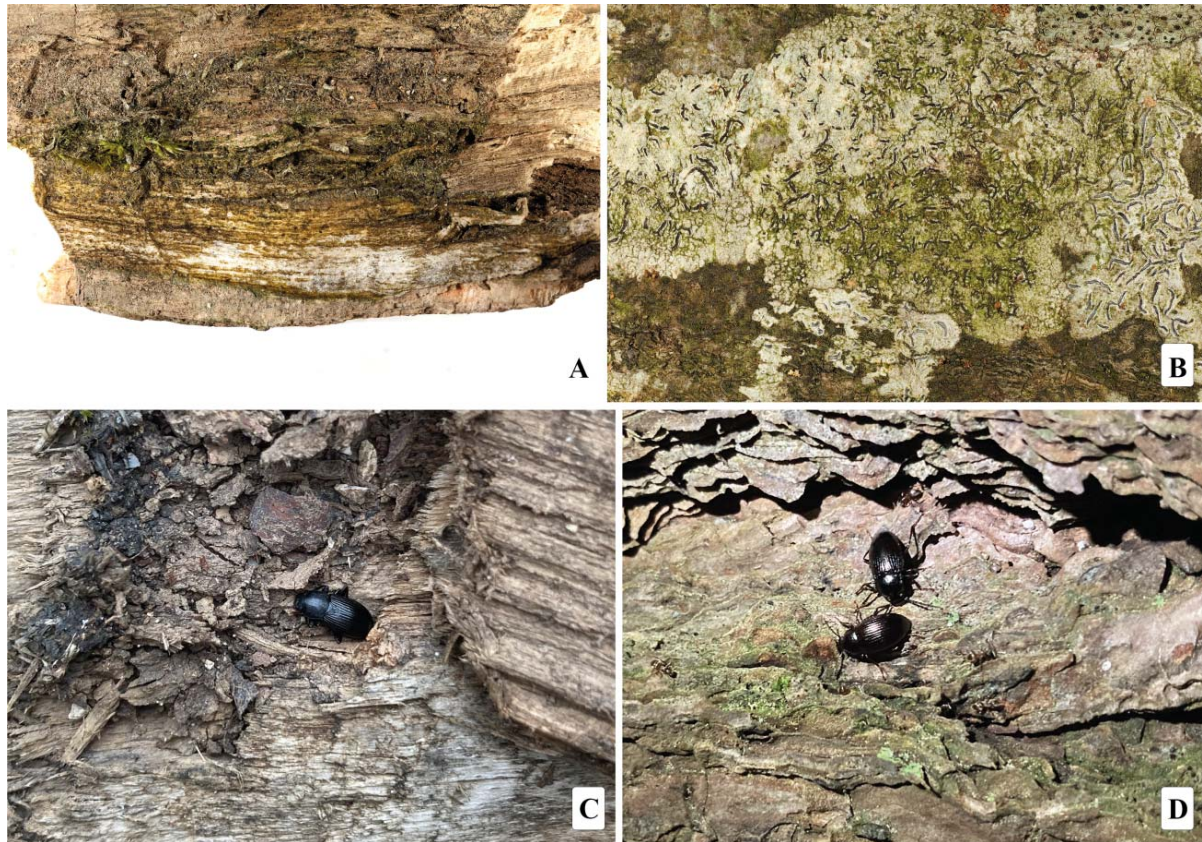


Рисунок 7. Кормовые объекты и местообитания видов *Nalassus* подрода *Horistelops*: А – налет из кормовых плеврококковых водорослей *N. abkhasicus* на пне (Абхазия, слияние Бзыби и Геги); В – налет из кормовых плеврококковых водорослей *N. sareptanus* на лишайнике *Graphis scripta* на стволе граба (Абхазия, Лидзавский участок Пицундо-Мюссерского заповедника); С – самец *N. abkhasicus* на бревне (Абхазия, слияние Бзыби и Геги); D – самец и самка *N. sareptanus* (лесная кавказская форма), питающиеся плеврококковыми водорослями на стволе пицундской сосны (Абхазия, Пицунда)

Figure 7. Feeding objects and habitats of *Nalassus* species of the subgenus *Horistelops*: А – plaque of host pleurococcal algae of *N. abkhasicus* on a stump (Abkhazia, Bzyb and Gega rivers confluence); В – plaque of host pleurococcal algae of *N. sareptanus* on the lichen *Graphis scripta* on the trunk of a hornbeam (Abkhazia, Lidzava section of the Pitsundo-Myussera Reserve); С – male of *N. abkhasicus* on a log (Abkhazia, Bzyb and Gega rivers confluence); D – male and female of *N. sareptanus* (forest Caucasian form) feeding on pleurococcal algae on the trunk of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Abkhazia, Pitsunda)

Западный Кавказ. Абхазия, Пицунда, 10 м, 4–5.05.2022 (рис. 9D). Вид: *Nalassus sareptanus* (лесная форма). Активность имаго продолжалась в течение 3 часов. Как и в предыдущем местонахождении, здесь наблюдалась классическая картина: снижение температуры воздуха с $+13,6$ до $+12,1^{\circ}\text{C}$ при одновременном повышении влажности с 87,7 до 94,4%. Наиболее высокая численность жуков зарегистрирована при температуре $+13^{\circ}\text{C}$ и влажности 89–90%.

Западный Кавказ. Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, слияние рек Бзыбь и Гега, 150 м, 6–7.05.2022 (рис. 9Е). Виды *Nalassus*: *N. abkhasicus*, *N. brevicollis*. Наблюдения велись только за первым видом, однако очень многочисленные имаго *N. brevicollis* были активны на стволах деревьев только до 0:30 до достижения показателя влажности 95%. Численность имаго *N. abkhasicus* была стабильной и

высокой на протяжении более чем 5 часов с тенденцией даже к незначительному увеличению при повышении влажности и понижении температуры. В целом картина не типичная для других видов *Nalassus* и можно предположить, что указанные факторы не оказывают существенного влияния на этот вид.

Западный Кавказ. Абхазия, Рицинский реликтовый национальный парк, 700 м южнее озера Рица, 920 м, 8.05.2022 (рис. 9F). Вид: *Nalassus ritsanus*. Период активности этого холодо- и влаголюбивого вида продолжался всего 1 час 40 минут вследствие низкой температуры и повышения влажности. Численность имаго росла с повышением влажности с 96,4 до 98,4% при в целом стабильной температуре $7,1$ – $7,6^{\circ}\text{C}$. С началом дождя и тумана влажность выросла до 100% и имаго спрятались в укрытия.

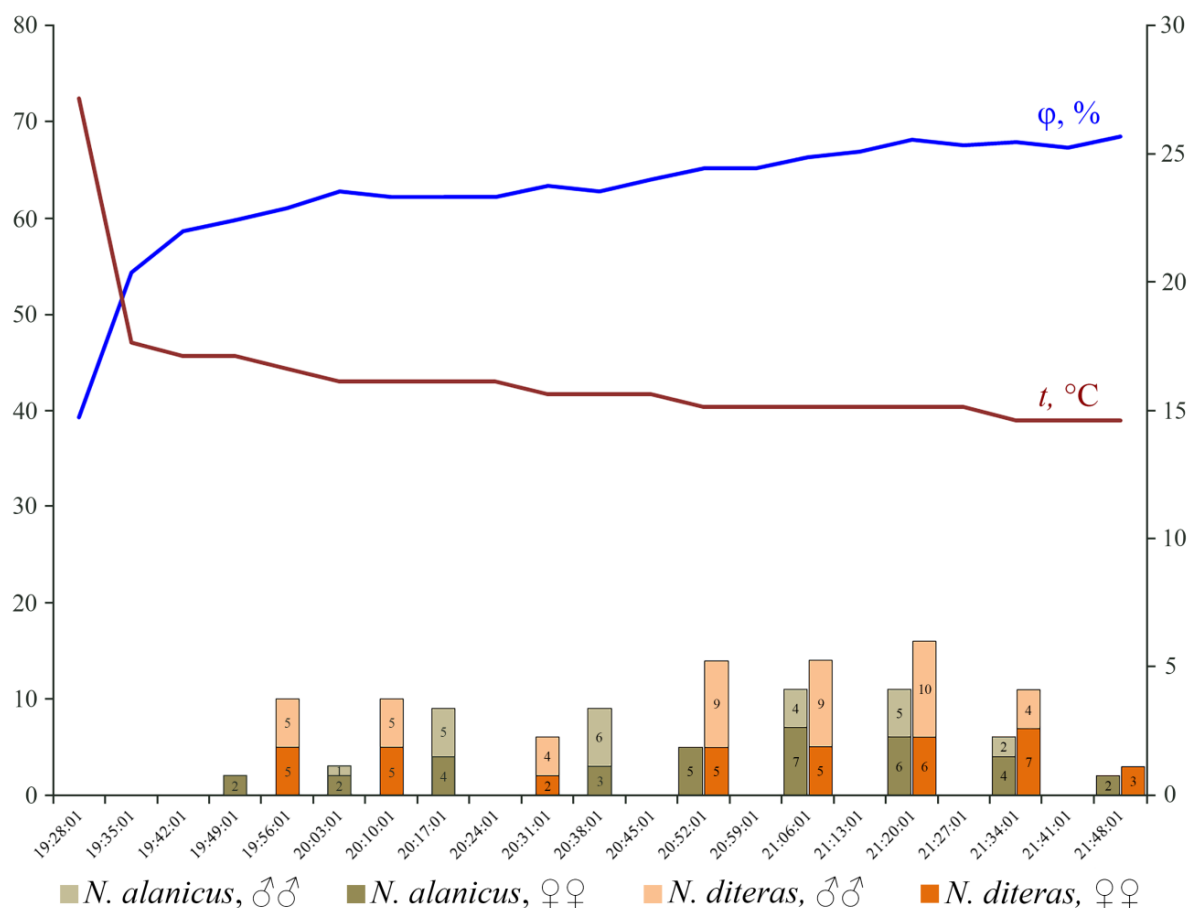


Рисунок 8. Показатели температуры и влажности воздуха, а также численность и половой состав двух видов *Nalassus* на трансекте около села Цамад (Северная Осетия)

Figure 8. Parameters of air temperature and humidity, as well as the abundance and sex composition of two *Nalassus* species on a transect in Tsamad village (North Ossetia)

При анализе таксоценов жуков-чернотелок трибы Helopini в средиземноморских экосистемах мы выяснили, что они могут включать до 4 видов-лихенофагов, взаимоотношения между которыми направлены на снижение конкуренции через распределение кормовых лишайников и смещение периодов активности имаго [9]. Иногда конкуренция снижается при раздельном обитании личинок и куколок. Например, у видов рода *Helops* они живут в трухлявой древесине, а у *Euboeus* Boieldieu, 1865 или *Nalassus* в почве под деревьями. В одном таксоцене в восточноевропейских биоценозах почти всегда обитают виды разных родов, среди которых есть как крупные жуки хелопоидной жизненной формы, потребляющие большие кустистые лишайники, так и мелкие налассоидные, питающиеся маленькими талломами листоватых лишайников. Кроме того, даже в случае совместного обитания двух видов одного рода они могут представлять разные жизненные формы, как *Odocnemis protina* (Reitter in Vodemeyer, 1900) и *O. operta* (Reitter, 1922) [20]. Немаловажным фактором снижения конкуренции в таксоценозах Helopini в Средиземноморье является разность в периоде суточной активности у видов хелопоидной и налассоидной жизненных форм. Так, указанные виды рода *Odocnemis* вообще не пересекаются во времени, обитая на одном и том же стволах дуба турецкого [20], во многих таксоценозах период активности различных видов пересекается, но существенно смещен (один вид активен в течение более раннего временного

диапазона, чем другой) или заметно отличается по длительности [16].

Как показали наши исследования, различные виды *Nalassus* в одном таксоцене имеют в целом одинаковый период суточной активности, и эта жизненная стратегия, характерная для средиземноморских таксоценозов Helopini, не играет почти никакой роли в консорциях *Nalassus* на Кавказе.

Таким образом, важнейшей и, возможно, единственной стратегией для снижения конкуренции при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Наиболее ярко это проявляется в политаксонных сообществах, таких как в Садон-Унальской субаридной котловине в Северной Осетии, где совместно могут обитать до 4 видов. Так, в Нижнем Унале на площади 0,5 га представлены лихенофаги *N. brevicollis* и *N. alanicus*, питающиеся эпилитными лишайниками из разных семейств, фитофаг *N. diteras*, обгрызающий вершины молодых листьев злаков, и сапрофаг *N. dissonus*, потребляющий в пищу сухие вегетативные и генеративные органы мертвых злаков. В таксоценозах *Nalassus* на Западном Кавказе виды также разделены трофически. Так, жуки-альгофаги подрода *Horistelops* в Абхазии, питающиеся плеврококковыми водорослями, обитают совместно с лихенофагами из других подродов, потребляющих в пищу листоватые лишайники из семейства Physciaceae: *N. (Horistelops) sareptanus* и *N. (Caucasonotus) pharnaces* в нагорных дубравах Лидзавского участка Пицундо-Мюссерского заповедника, *N. (Horistelops) abkhasicus* и

N. (s. str.) brevicollis в лесах долины Геги и Бзыби. При совместном обитании лесных лишенофагов трофическая специализации также играет ключевую роль при разделении экологических ниш. Питание различными видами лишайников на разных видах древесных растений (пихта Нордманна и бук восточный) отмечено для сообщества *N. (Caucasonotus) ludmilae* Nabozhenko, 2001 и *N. (Caucasonotus) pharnaces* в долине рек

Лашипсе и Авадхара в Абхазии [5]. Похожее разделение кормовых лишайников и деревьев отмечено и в таксоцено *N. (Caucasonotus) pharnaces* и *N. (Caucasonotus) ritsanus* sp. n. в долине реки Юлшара возле озера Рица. Первый вид отмечен только на стволах буков, где потребляет фисциоидные листоватые лишайники, а второй питается пармелиевыми лишайниками на стволах ели восточной (табл. 2).

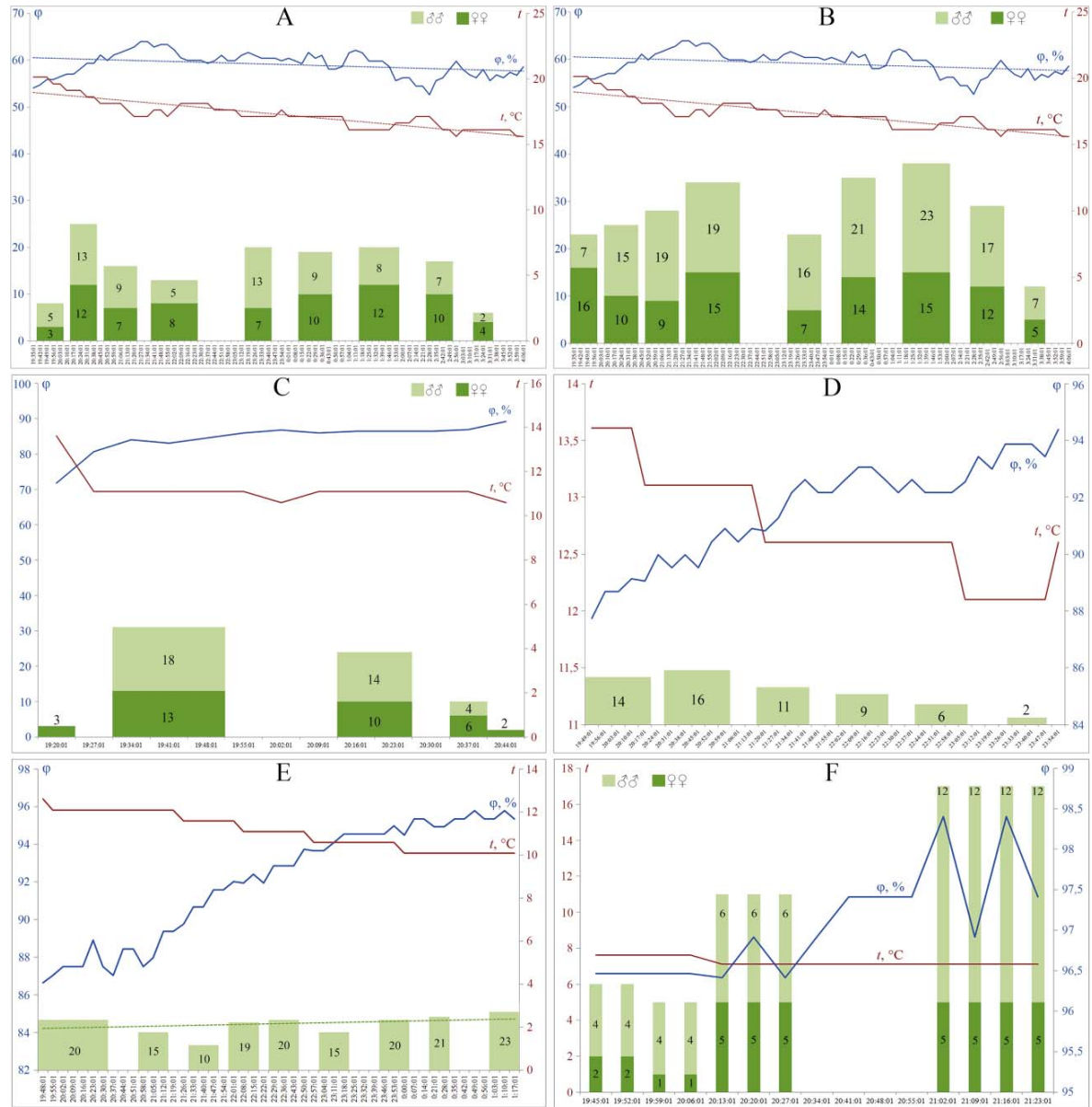


Рисунок 9. Показатели температуры и влажности воздуха, а также численность и половой состав (частично) разных видов *Nalassus* на трансектах: А – *N. brevicollis* (Нижний Унал, Северная Осетия); В – *N. dissonus* (там же); С – *N. pharnaces* (Теберда, Карачаево-Черкессия); Д – *N. sareptanus* (Пицунда, Абхазия); Е – *N. abkhasicus* (слияние Бзыби и Геги, Абхазия); F – *N. ritsanus* sp. n. (окр. оз. Рица, Абхазия). Пунктирными линиями обозначен тренд
Figure 9. Parameters of air temperature and humidity, as well as the abundance and sex composition (partially) of *Nalassus* species on transects: А – *N. brevicollis* (Nizhniy Unal, North Ossetia); В – *N. dissonus* (the same locality); С – *N. pharnaces* (Teberda, Karachay-Cherkessia); Д – *N. sareptanus* (Pitsunda, Abkhazia); Е – *N. abkhasicus* (Bzyb and Gega rivers confluence, Abkhazia); F – *N. ritsanus* sp. n. (Ritsa Lake environs, Abkhazia). Dotted lines indicate trends

Трансформация трофических связей в ряде случаев сыграла одну из ключевых ролей в дифференциации чернотелок трибы Helopini на уровне родов, при этом изменение кормовых объектов с лишайников на высшие растения сопровождалось переходом имаго от древесного образа жизни к наземному и освоением открытых, особенно субаридных, ландшафтов.

Например, филогенетический анализ на основе гена COI мДНК (неопубликованные данные М.В. Набоженко, Б. Кескина, А. Пападопуло) показал, что из предковых форм широко распространенного в Средиземноморье и на Кавказе рода *Helops*, виды которого обитают исключительно в лесах и питаются лишайниками, обособился генетически близкий монофилетичный род

Raiboscelis Allard, 1876, представители которого относятся к фитофагам и встречаются преимущественно в открытых луговых и горностепных ландшафтах. Некоторые другие группы также полностью перешли на фитофагию или фитосапрофагию (*Hedyphanes* Fischer von Waldheim, 1820, *Ectromopsis* Antoine, 1949, *Xanthomus* Mulsant, 1854). Отдельные роды все еще в состоянии перехода, например представители *Entomogonus* Solier, 1848, среди которых половина (виды-лихенофаги) обитает в хвойных лесах и лиственных редколесьях и питается на стволах деревьев, а половина (фитофаги) приурочена к нагорно-ксерофитным ландшафтам и полупустыням [21].

Освоение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, хотя также частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и фитосапрофагии. Среди представителей всех трех подродов встречаются как лесные мезофильные формы, так и обитатели различных безлесных ландшафтов. Холодо- и влаголюбивые виды подрода *Caucasonotus* представлены как в лиственных и темнохвойных лесах (рис. 10А), так и в поясе субальпийских и альпийских лугов до 3500 м, однако только один вид, *N. diteras* (кроме лесной восточнокавказской популяции), зарегистрирован в качестве фитофага на среднегорных

и субальпийских лугах. Для более теплолюбивых видов номинативного подрода характерен переход от лесных местообитаний к освоению ксерофитных ландшафтов, который лишь в некоторых случаях привел к смене трофической специализации. Так, имаго *N. brevicollis* даже из одной популяции могут потреблять как лишайники, так и генеративные органы сосны (Садон-Унальская котловина, Северная Осетия); некоторые виды, обитающие в трагакантовых нагорно-ксерофитных ландшафтах, сохранили трофические связи с лишайниками, как *N. kalashiani* Nabozhenko, 2001 в Дагестане и Чечне (рис. 10В) [5], а другие, как, например, *N. dissonus*, в трагакантниках Северной Осетии (рис. 10С) полностью перешли на сапрофагию, питаясь отмершими органами однодольных растений. Виды подрода *Horistelops* освоили широкий спектр местообитаний на Кавказе и прилегающих территориях Ирана и Турции – от влажных субтропических лесов до восточноевропейских степей, альпийских лугов Эльбурса и Закавказья, лесных лугов и даже скал во влажных лесах [22]. Случаи перехода к фитофагии среди представителей этого подрода не известны, однако для некоторых популяций и видов характерна альгофагия, позволяющая нивелировать конкуренцию с лишайниками.

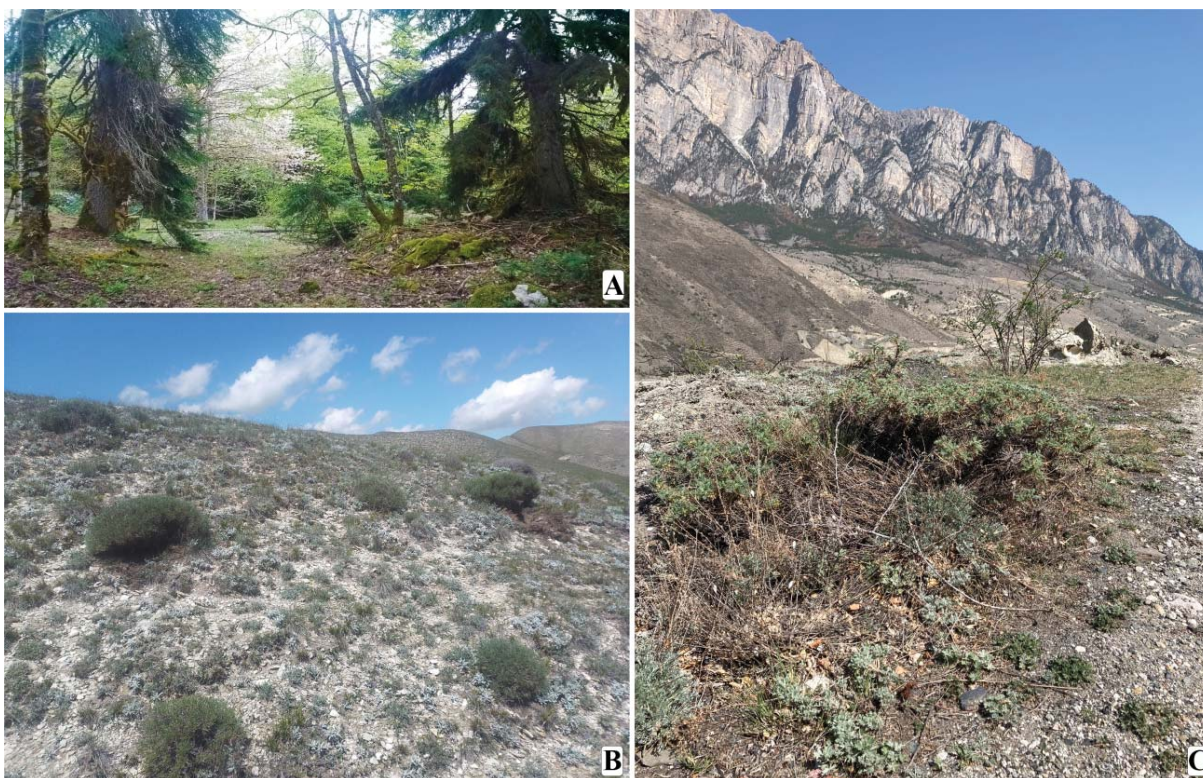


Рисунок 10. Местообитания *Nalassus* spp. на Кавказе: А – *N. ritsanus* sp. n., еловый лес, окрестности оз. Рица (Абхазия); В – трагакантниковая степь в окрестностях с. Леваша (Дагестан); С – трагакантниковая степь в окрестностях с. Нижний Унал (Северная Осетия)

Figure 10. Habitats of *Nalassus* spp. in the Caucasus: А – *N. ritsanus* sp. n., spruce forest, Ritsa Lake environs (Abkhazia); В – tragacanthic steppe in the vicinity of Levashi village (Dagestan); С – tragacanthic steppe in the vicinity of Nizhniy Unal village (North Ossetia)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из трех стратегий, направленных на снижение конкуренции между видами жуков-чернотелок трибы Helorini в одном таксоцене (разные жизненные формы, суточная активность, трофические связи), важнейшей и,

возможно, единственной стратегией при совместном обитании *Nalassus* на Кавказе является трофическая специализация. Заселение кавказскими *Nalassus* открытых ландшафтов не сыграло роли в подродовой дифференциации, как у некоторых средиземноморских

чернотелок трибы Helopini, но способствовало ей на видовом уровне и частично сопровождалось переходом от лихенофагии к фито- и сапрофагии.

БЛАГОДАРНОСТЬ

1. Авторы благодарны О.С. Гуськовой (Ростов-на-Дону) за неоценимую помощь в ходе экспедиции, в том числе по сбору жуков. Особую признательность выражаем сотрудникам Пицундо-Мюссерского заповедника, директору Д.Д. Джергении, старшему научному сотруднику С.Л. Лободе и лесничему Д.А. Махарию, за всестороннюю помощь и поддержку при работе на территории заповедника. Сердечную признательность выражаем сотрудникам Рижского реликтового национального парка за возможность проведения исследований: директору А.Ч. Багателии, старшему научному сотруднику И.В. Тании, главному лесничему Т.Н. Джергении.

2. Работа выполнена в рамках госпроектов АААА-А17-117081640018-5 (ПИБР ДФИЦ РАН) для М.В. Набоженко, 122031100272-3 (ЗИН РАН) для И.А. Чиграя и 121021600184-6 (БИН РАН) для Л.В. Гагариной, а также при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-54-25001 Кипр_а.

ACKNOWLEDGMENT

1. The authors are grateful to O.S. Guskova (Rostov-on-Don) for her invaluable help during the expedition, including the collection of beetles. We express our special gratitude to the staff of the Pitsundo-Myussera Reserve, director D.D. Dzhergenia, senior researcher S.L. Loboda and forester D.A. Makhariya for all-round assistance and support during work on the territory of the reserve. We express our cordial gratitude to the staff of the Ritsa National Park for the opportunity to conduct research: director A.Ch. Bagatelia, senior researcher I.V. Tanya, chief forester T.N. Dzhergenia.

2. The work was carried out within the framework of state projects АААА-А17-117081640018-5 (PIBR DRC RAS) for M.V. Nabozhenko, 122031100272-3 (ZIN RAS) for I.A. Chigray and 121021600184-6 (BIN RAS) for L.V. Gagarina, as well as with the financial support of the RFBR grant No. 19-54-25001 Kipr_a.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe *Cylindrinotina* (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) // *Zootaxa*. 2016. V. 4136. N 1. P. 155-164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
- Nabozhenko M. Tribe Helopini Latreille, 1802 // *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Volume 5. Tenebrionoidea (D. Iwan, I. Löbl eds.). Leiden: Brill, 2020. P. 314-339. DOI: 10.1163/9789004434998_004
- Nabozhenko M.V., Ando K. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic // *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2018. V. 64. N 4. P. 277-327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
- Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. *Catalogue of Tenebrionidae* (Coleoptera) of North America // *ZooKeys*. 2018. V. 728. P. 1-455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
- Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) from

Transcaucasia with a key to species from the Greater Caucasus and notes on the taxonomy, distribution, bionomics and trophic relations // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2022. V. 68. N 2. P. 119-158. DOI: 10.17109/AZH.68.2.119.2022

- Steiner W.E. Flightless beetles in Appalachian "deserts": studies on the distribution and localized habitats of some species of Tenebrionidae (Coleoptera) // *Virginia Museum of Natural History Special Publication*. 1999. V. 7. P. 125-144.
- Steiner W.E. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia // *Virginia Museum of Natural History Special Publication*. 2009. V. 16. P. 331-339.
- Набоженко М.В., Лебедева Н.В., Набоженко С.В., Лебедев В.Д. Таксоцен чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) в экотоне «лестепь» // *Энтомологическое обозрение*. 2016. Т. 95. Вып. 1. С. 137-152, 1 вкладка.
- Набоженко М.В., Кескин Б., Набоженко С.В. Жизненные формы и стратегии чернотелок-лихенофагов (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) // *Энтомологическое обозрение*. 2017. Т. 96. Вып. 3. С. 436-450, 4 вкладки.
- Green J. The food of *Cylindronotus laevioctostriatus* (Goeze) (Col., Tenebrionidae) and its larva // *Entomologist's Monthly Magazine*. 1951. V. 87. P. 19.
- Бызова Ю.Б., Гиляров М.С. Почвообитающие личинки чернотелок трибы Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae) // *Зоологический журнал*. 1956. Т. 35. Вып. 10. С. 1493-1509.
- Набоженко М.В., Артохин К.С. Описание личинки *Nalassus* (*Helopondrus*) *sareptanus* (Allard, 1876) и положение подрода *Helopondrus* Reitter, 1922 в системе трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Труды Русского энтомологического общества*. Т. 88. Вып. 1. Насекомые и паукообразные Приазовья. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2017. С. 72-79.
- Nabozhenko M.V., Keskin B., Alpogut Keskin N., Gagarina L.V., Nabozhenko S.V. Two new species and new records of lichen-feeding darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey with notes on bionomics and trophic relations // *Zootaxa*. 2021. V. 5057. N 1. P. 69-86. DOI: 10.11646/zootaxa.5057.1.4
- Nabozhenko M.V., Ntatsopoulos K., Gagarina L.V., Chigray I.A., Lagou L.J., Papadopoulou A. *Helops glabriventris glabriventris* (Coleoptera: Tenebrionidae), one of the primary consumers of corticolous lichens in the coniferous forests of Cyprus: bionomics, trophic associations and description of larvae // *Annales zoologici*. 2021. V. 71. N 4. P. 767-778. DOI: 10.3161/00034541ANZ2021.71.4.004
- Набоженко М.В. О системе трибы Helopini и обзор жуков-чернотелок родов *Nalassus* Mulsant и *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) Европейской части СНГ и Кавказа // *Энтомологическое обозрение*. 2001. Т. 80. Вып. 3. С. 627-668.
- Набоженко М.В. Жуки-чернотелки трибы Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) мировой фауны. Дисс. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: ЗИН РАН, 2019. 408 с. DOI: 10.5281/zenodo.5177194
- Nabozhenko M.V., Papadopoulou A., Chigray I.A., Ntatsopoulos K., Makris Ch., Gagarina L.V. Morphological variability, bionomics and trophic associations of the rare Cypriot endemic *Odocnemis intruscollis* (Seidlitz, 1895) (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Caucasian Entomological Bulletin*. 2022. V. 18. Iss. 1. P. 83-91. DOI: 10.23885/181433262022181-8391
- Никитский Н.Б. Жуки-чернотелки (Coleoptera: Tenebrionidae) Московской области // *Кавказский энтомологический бюллетень*. 2016. Т. 12. Вып. 1. С. 117-130. DOI: 10.23885/1814-3326-2016-12-1-117-130
- Nabozhenko M.V., Grimm R. New species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Western Palaearctic // *Caucasian*

- Entomological Bulletin. 2019. V. 15. Iss. 1. P. 107-116. DOI: 10.23885/181433262019151-107116
20. Nabozhenko M.V., Keskin B. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits // *Zootaxa*. 2016. V. 4202. N 1. P. 1-97. DOI: 10.11646/zootaxa.4202.1.1
21. Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V., Alpagut Keskin N., Papadopoulou A., Gagarina L.V., Ntatsopoulos K., Jelinscaia-Lagou L. The genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae): distribution, reasons for habitat fragmentation and the pathway from forest lichenophages to semi-desert phytophages // International Tenebrionidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021), Book of Abstracts. 2021. P. 20-21. URL: www.tenebrionidea.org (дата обращения: 10.06.2022)
22. Keskin B., Nabozhenko M., Alpagut-Keskin N. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and *Turkonalassus* gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae) // *Annales zoologici*. 2017. V. 67. N 4. P. 725-747. DOI: 10.3906/zoo-1509-1
- REFERENCES**
- Nabozhenko M.V., Nikitsky N.B., Aalbu R. Contributions to the knowledge of North American tenebrionids of the subtribe Cylindrinotina (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini). *Zootaxa*, 2016, vol. 4136, no. 1, pp. 155-164. DOI: 10.11646/zootaxa.4136.1.7
 - Nabozhenko M. Tribe Helopini Latreille, 1802. Catalogue of Palaearctic Coleoptera, Volume 5. Tenebrionidea (D. Iwan, I. Löbl eds.). Leiden: Brill, 2020. pp. 314-339. DOI: 10.1163/9789004434998_004
 - Nabozhenko M.V., Ando K. Subtribal, generic and subgeneric composition of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) in the Eastern Palaearctic. *Acta zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2018, vol. 64, no. 4, pp. 277-327. DOI: 10.17109/AZH.64.4.277.2018
 - Bousquet Y., Thomas D.B., Bouchard P., Smith A.D., Aalbu R.L., Johnston M.A., Steiner W.E., Jr. Catalogue of Tenebrionidae (Coleoptera) of North America. *ZooKeys*, 2018, vol. 728, pp. 1-455. DOI: 10.3897/zookeys.728.20602
 - Nabozhenko M.V., Gagarina L.V., Chigray I.A. A new *Nalassus* Mulsant, 1854 (Coleoptera: Tenebrionidae) from Transcaucasia with a key to species from the Greater Caucasus and notes on the taxonomy, distribution, bionomics and trophic relations. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 2022, vol. 68, no. 2, pp. 119-158. DOI: 10.17109/AZH.68.2.119.2022
 - Steiner W.E. Flightless beetles in Appalachian “deserts”: studies on the distribution and localized habitats of some species of Tenebrionidae (Coleoptera). Virginia Museum of Natural History Special Publication. 1999, vol. 7, pp. 125-144.
 - Steiner W.E. The Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of Virginia. Virginia Museum of Natural History Special Publication. 2009, vol. 16, pp. 331-339.
 - Nabozhenko M.V., Lebedeva N.V., Nabozhenko S.V., Lebedev V.D. The taxocene of lichen-feeding darkling Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini) in a forest- steppe ecotone. *Entomological Review*, 2016, vol. 96, no. 1, pp. 101-113. DOI: 10.1134/S0013873816010115
 - Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V. Life forms and strategies of lichen- feeding darkling beetles (Coleoptera, Tenebrionidae: Helopini). *Entomological Review*, 2017, vol. 97, no. 6, pp. 735-746. DOI: 10.1134/S0013873817060045
 - Green J. The food of *Cylindronotus laevioctostriatus* (Goeze) (Col., Tenebrionidae) and its larva. *Entomologist’s Monthly Magazine*. 1951, vol. 87, p.19.
 - Byzova Yu.B., Gilyarov M.S. Soil dwelling larvae of the tribe Helopini (Coleoptera, Tenebrionidae). *Zoologicheskii zhurnal*. 1956, vol. 35, no. 10, pp. 1493-1509. (In Russian)
 - Nabozhenko M.V., Artokhin K.S. Description of the larva of *Nalassus* (*Helopondrus*) *sareptanus* (Allard, 1876) and a position of the subgenus *Helopondrus* Reitter, 1922 in the system of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae). In: *Trudy Russkogo entomologicheskogo obshchestva*. T. 88, vyp. 1. *Nasekomye i paukoobraznye Priazov’ya* [Proceedings of the Russian Entomological Society. Vol. 88, no. 1. Insects and Arachnids of the Cis-Azov Region]. St Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2017, pp. 72-79. (In Russian)
 - Nabozhenko M.V., Keskin B., Alpagut Keskin N., Gagarina L.V., Nabozhenko S.V. Two new species and new records of lichen-feeding darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey with notes on bionomics and trophic relations. *Zootaxa*, 2021, vol. 5057, no. 1, pp. 69-86. DOI: 10.11646/zootaxa.5057.1.4
 - Nabozhenko M.V., Ntatsopoulos K., Gagarina L.V., Chigray I.A., Lagou L.J., Papadopoulou A. *Helops glabriventris glabriventris* (Coleoptera: Tenebrionidae), one of the primary consumers of corticolous lichens in the coniferous forests of Cyprus: bionomics, trophic associations and description of larvae. *Annales zoologici*, 2021, vol. 71, no. 4, pp. 767-778. DOI: 10.3161/00034541ANZ2021.71.4.004
 - Nabozhenko M.V. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*. 2001, vol. 81, iss. 8, pp. 909-942. (In Russian)
 - Nabozhenko M.V. *Zhuki-chernotelki triby Helopini* (Coleoptera: Tenebrionidae) *mirovoy fauny* [Darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) of the world fauna. SciD Thesis]. St Petersburg, Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2019, 408 p. (In Russian) DOI: 10.5281/zenodo.5177194
 - Nabozhenko M.V., Papadopoulou A., Chigray I.A., Ntatsopoulos K., Makris Ch., Gagarina L.V. Morphological variability, bionomics and trophic associations of the rare Cypriot endemic *Odocnemis intruscollis* (Seidlitz, 1895) (Coleoptera: Tenebrionidae). *Caucasian Entomological Bulletin*, 2022, vol. 18, iss. 1, pp. 83-91. DOI: 10.23885/181433262022181-8391
 - Nabozhenko M.V. On the classification of the tenebrionid tribe Helopini, with a review of the genera *Nalassus* Mulsant and *Odocnemis* Allard (Coleoptera, Tenebrionidae) of the European part of CIS and the Caucasus. *Entomological Review*. 2001, vol. 81, iss. 8, pp. 909-942.
 - Nikitsky N.B. Darkling beetles (Coleoptera: Tenebrionidae) of Moscow Region. *Caucasian Entomological Bulletin*, 2016, vol. 16, iss. 1, pp. 117-130. (In Russian). DOI: 10.23885/1814-3326-2016-12-1-117-130
 - Nabozhenko M.V., Grimm R. New species and new records of darkling beetles of the tribe Helopini (Coleoptera: Tenebrionidae) from the Western Palaearctic. *Caucasian Entomological Bulletin*, 2019, vol. 15, iss. 1, pp. 107-116. DOI: 10.23885/181433262019151-107116
 - Nabozhenko M.V., Keskin B. Revision of the genus *Odocnemis* Allard, 1876 (Coleoptera: Tenebrionidae: Helopini) from Turkey, the Caucasus and Iran with observations on feeding habits. *Zootaxa*, 2016, vol. 4202, iss. 1, pp. 1-97. DOI: 10.11646/zootaxa.4202.1.1
 - Nabozhenko M.V., Keskin B., Nabozhenko S.V., Alpagut Keskin N., Papadopoulou A., Gagarina L.V., Ntatsopoulos K., Jelinscaia-Lagou L. The genus *Entomogonus* Solier, 1848 (Coleoptera: Tenebrionidae): distribution, reasons for habitat fragmentation and the pathway from forest lichenophages to semi-desert phytophages. International Tenebrionidea Virtual Symposium VI (May 21–22, 2021), Book of Abstracts, 2021, pp.

20-21. Available at: www.tenebrionoidea.org (assecced 10.06.2022)

23. Keskin B., Nabozhenko M., Alpagut-Keskin N. Taxonomic review of the genera *Nalassus* Mulsant, 1854 and

Turkonalassus gen. nov. of Turkey (Coleoptera: Tenebrionidae). *Annales zoologici*, 2017, vol. 67, iss. 4, pp. 725-747. DOI: 10.3906/zoo-1509-1

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Максим В. Набоженко и Светлана В. Набоженко, а также Иван А. Чиграй собирали материал и проводили наблюдения на Кавказе. Людмила В. Гагарина определяла и фотографировала лишайники и водоросли. Максим В. Набоженко дополнительно описал новый вид. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Maxim V. Nabozhenko and Светлана В. Набоженко, as well as Ivan A. Chigray collected material and made observations in the Caucasus. Ludmila V. Gagarina identified and photographed lichens and algae. Maxim V. Nabozhenko additionally described a new species. All the authors equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Максим В. Набоженко / Maxim V. Nabozhenko <https://orcid.org/0000-0001-7914-7942>

Людмила В. Гагарина / Ludmila V. Gagarina <https://orcid.org/0000-0003-3213-1673>

Иван А. Чиграй / Ivan A. Chigray <https://orcid.org/0000-0002-3830-6860>

Светлана В. Набоженко / Svetlana V. Nabozhenko <https://orcid.org/0000-0002-1721-9047>

Оригинальная статья / Original article

УДК 595.771

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-35-53

Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) Дагестана: фауна, биология и распространение

Зоя А. Федотова¹, Гюльнара М. Нахибашева^{2,3}, Гюльнара М. Мухтарова², Азиза Г. Гасангаджиева²¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург-Пушкин, Россия²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия³Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Зоя А. Федотова, доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Всероссийский институт защиты растений Российской академии наук (ФГБНУ ВИЗР); 196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, д. 3.

Тел. +79313821113

Email zoya-fedotova@mail.ruORCID <https://orcid.org/0000-0002-8888-5979>

Формат цитирования

Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Гасангаджиева А.Г. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) Дагестана: фауна, биология и распространение // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 35-53. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-35-53

Получена 7 июля 2022 г.

Прошла рецензирование 1 августа 2022 г.

Принята 15 августа 2022 г.

Резюме

Цель. На основании оригинальных и библиографических данных составить обзор фауны галлиц Дагестана, с включением сведений о растениях-хозяевах, галлообразовании, жизненных циклах и распространении.

Материалы и методы. Основой для работы послужили материалы, собранные в равнинной и горной части Дагестана. Использовались стандартные методы: осмотр растения, поиск и массовый сбор галлов и повреждений растений, в которых развиваются личинки; выведение имаго; изготовление постоянных препаратов личинок и имаго.

Результаты. Впервые предлагается обзор галлиц Дагестана. Выявлено 67 видов галлиц 39 родов, из них 41 вид – новые для Дагестана, в том числе 13 – новые для Кавказа: *Asphondylia hornigi* Wachtl, 1880, *A. menthae* Kieffer, 1902, *A. salviaflorae* Fedotova, 2003, *Lasioptera eryngii* (Vallot, 1829), *Rosomyia spiraeae* Fedotova, 1987, *Dracunculomyia saissanica* Fedotova, 1999, *Dasineura plicatrix* (Loew, 1850), *D. sisymbrii* (Schrank, 1803), *D. trifolii* (Löw, 1874), *D. tamaricicarpa* Fedotova, 1983, *Asiodiplosis hodukini* Marikovskij, 1965, *A. petrosimoniae* (Fedotova, 1994), *Seriphidomyia butakovi* Fedotova, 2000, из них 4 последних – новые для России. Галлицы-фитофаги (64 вида 36 родов) выявлены на растениях, относящихся к 23 семействам, 46 родам и 56 видам. Из 36 родов галлиц 28 (77,8%) – специфические по отношению к семействам растений, в том числе 9 из 28 (32,1%) – монотипные. Основу фауны составляют западнопалеарктические и туранские виды.

Заключение. Предварительный обзор галлиц Дагестана, в сравнении с данными по сопредельным территориям, свидетельствует об очень слабой изученности галлиц в целом. Выявление видового разнообразия и трофических связей галлиц, развивающихся на адвентивных, инвазивных и хозяйственно важных растениях Кавказа, актуально как для охраняемых природных территорий, так и рекреационных зон.

Ключевые слова

Биоразнообразие, галлицы, галлы, растения-хозяева, распространение, фаунистическая находка, Дагестан, Россия.

Phytophagous gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of Dagestan: fauna, biology and distribution

Zoya A. Fedotova¹, Gyulnara M. Nakhibasheva^{2,3}, Gulnara M. Mukhtarova² and Aziza G. Gasangadzhieva²

¹All-Russian Institute for Plant Protection, Pushkin, Saint Petersburg, Russia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Precaspian Institute of Biological Research, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Zoya A. Fedotova, Dr. Sci., Professor, Senior Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, Russian Academy of Agricultural Sciences; 3 Podbelskogo hwy, Pushkin, Saint Petersburg, Russia 196608.

Tel. +79313821113

Email zoya-fedotova@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8888-5979>

How to cite this article

Fedotova Z.A., Nakhibasheva G.M., Mukhtarova G.M., Gasangadzhieva A.G. Phytophagous gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of Dagestan: fauna, biology and distribution. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 35-53. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-35-53

Received 7 July 2022

Revised 1 August 2022

Accepted 15 August 2022

Abstract

Aim. Based on original and bibliographic data, to compile a review of the fauna of gall midges in Dagestan, Russia, including information about host plants, gall formation, life cycles and distribution.

Materials and Methods. The basis for the work were materials collected in the flat and mountainous parts of Dagestan. Standard methods were used: inspection of the plants, search and mass collection of galls and damage to plants in which larvae develop; rearing imago; making permanent preparations of larvae and adults.

Results. For the first time, an overview of the gall midges of Dagestan is offered. 67 species of gall midges of 41 genera were identified, of which 39 species are new to Dagestan, including 13 species new to the Caucasus: *Asphondylia hornigi* Wachtl, 1880, *A. menthae* Kieffer, 1902, *A. salviaeflorae* Fedotova, 2003, *Lasioptera eryngii* (Vallot, 1829), *Rosomyia spiraeae* Fedotova, 1987, *Dracunculomyia saissanica* Fedotova, 1999, *Dasineura plicatrix* (Loew, 1850), *D. sisymbrii* (Schrank, 1803), *D. trifolii* (Löw, 1874), *D. tamaricicarpa* Fedotova, 1983, *Asiodiplosis hodukini* Marikovskij, 1965, *A. petrosimoniae* (Fedotova, 1994), *Seriphidomyia butakovi* Fedotova, 2000. Of these the last 4 are new to Russia. Phytophage gall midges (64 species of 36 genera) were found on plants belonging to 23 families, 46 genera and 56 species. Of the 36 genera of gall midges, 28 (77.8%) are plant-specific to plant families, including 9 out of 28 (32.1%) monotypic. The fauna is based on the Western Palearctic and Turanian species.

Conclusion. A preliminary review of gall midges in Dagestan in comparison with data on adjacent territories, indicates a very poor study of gall midges in general. Identification of the species diversity and trophic relationships of gall midges which develop on adventitious, invasive and economically important plants of the Caucasus is relevant both for protected natural areas and recreational areas.

Key words

Biodiversity, gall midges, galls, plant-hosts, distribution, faunal record, Dagestan, Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Галлицы одно из наиболее крупных семейств двукрылых. Согласно каталогу мировой фауны [1], в настоящее время известен 6651 вид из 832 родов. Принято считать, что большинство видов галлиц являются галлообразователями. Галлицы, развивающиеся на растениях, могут быть также негаллообразующими фитофагами, хищниками в колониях тлей, кокцид и клещей, а также мицетофагами или инквилинами в галлах галлиц или других насекомых и клещей. Для большинства видов галлиц характерно образование специфических по форме галлов на строго определенных органах растений, что является характерным признаком при определении вида. Основное видовое разнообразие составляют галлицы, питающиеся грибами, которые развиваются в почве, на гниющих органических субстратах, в соке растений, вытекающем на спиле деревьев, где вскоре также появляются грибы. Галлицы иногда развиваются в шляпочных грибах. Мицетофаги или детритофаги, развивающиеся в древесине, известны из Дагестана только по первоописаниям Б.М. Мамаева [2-4]. Многие виды галлиц являются вредителями лесных, сельскохозяйственных, декоративных и технических растений, а также фитофагами на сорных растениях. Особую группу составляют виды, повреждающие лесные насаждения в рекреационных зонах, что приводит к ухудшению их эстетических свойств. Для Дагестана по литературным данным известны лишь единичные виды из этих групп. Фаунистические списки галлиц по фауне Дагестана отсутствуют.

Высокая хозяйственная значимость галлиц и их слабая изученность в Дагестане определили актуальность данных исследований. Цель работы – изучить видовое разнообразие, трофические связи и биологические особенности галлиц, составить аннотированный обзор родов и видов галлиц и их растений-хозяев на основании библиографических данных и материалов, впервые собранных нами в Дагестане.

Многие виды галлиц, впервые найденные нами в Дагестане, оказались новыми для данной территории и Кавказа в целом. Основу фауны составили виды, широко распространенные в Европейской части России и окружающих странах [5]. Для некоторых стран, сопредельных с территорией России, в настоящее время опубликованы фаунистические обзоры галлиц – по Казахстану [6], Армении [7], Грузии [8], Ирану [9] и Турции [10].

Горы Кавказа являются типовым местообитанием для более чем 50 видов галлиц [1]. В целом, фауна галлиц Кавказа изучена очень слабо, а многие виды, найденные в Армении, Грузии, на Северном Кавказе, в южных областях России и на Украине, распространены более широко и в будущем также вероятно их нахождение в Дагестане.

В настоящее время видовой состав галлиц Дагестана составляют следующие группы галлиц:

1. Виды, известные по первоописаниям. Ранее было описано 4 вида галлиц – новых для науки: *Anarete flavitarsis* Mamaev, 1964; *Camptomys pinicola*, Mamaev, 1961; *Lasioptera umbelliferarum* Kieffer, 1909; *Winnertzia equestris* Mamaev, 1963. Вид *Loewiola centaureae* (Löw, 1875), личинка которого впервые была описана по

сборам из Дагестана, включен в данный обзор также по литературным данным [11].

2. Опасные сельскохозяйственно вредители – гессенский комарик (*Mayetiola destructor* (Say, 1817), пшеничная цветочная галлица (*Contarinia tritici* (Kirby, 1798), люцерновая цветочная галлица (*Contarinia medicaginis* Kieffer, 1895) и просяной комарик (*Stenodiplosis panici* Plotnikov, 1926), т. е. 4 вида галлиц из 6, включенных в Агроэкологический Атлас России и сопредельных государств [12], приводятся для Дагестана.

3. Галлицы, которые были выявлены на Северном Кавказе при изучении членистоногих лесных насаждений [13]. Данные по Дагестану были собраны только в Махачкале, относящейся к Дербентскому рекреационному подрайону Северного Кавказа. Особое внимание уделялось вредителям насаждений парков, зон отдыха и лесов зеленой зоны, т.к. поврежденные растения теряют эстетический вид. Всего на лесных насаждениях Северного Кавказа были отмечены членистоногие 326 видов, из них 16 – галлообразующие галлицы, повреждающие ель, пихту, тис, можжевельник, березу, бук, дуб, самшит, липу и иву. В работе [13] не указано, какие именно из этих видов галлиц были найдены в Дагестане, однако, все их растения-хозяева, вероятно, участвовали в озеленении Махачкалы [14]. Мы включили в обзор только виды галлиц, обычно встречающиеся в городах на декоративных деревьях, остальные приведены в таблице 1.

4. Инвазивные виды галлиц *Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken, 1866) и *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman 1847), широко встречающиеся в Дагестане и сопредельных территориях [15] на интродуцированных североамериканских декоративных деревьях – гледичии и белой акации. Ныне эти виды галлиц дополняют список массовых вредителей парков и других зеленых зон г. Махачкалы.

5. Виды галлиц-фитофагов, впервые найденные нами в районе исследования, развиваются на дикорастущих травах, деревьях и кустарниках, в т. ч. на дубе, эфедре, малине, таволге, шиповнике, лекарственных и кормовых растениях. Для Дагестана и Кавказа в целом, новыми видами оказались галлицы, широко встречающиеся в Западной Европе и сопредельных территориях. Также впервые обнаружены галлицы, описанные из Азии, и позже найденные в Сибири и Среднем Поволжье: *Tavolgomys karelini* (Fedotova, 1982), *Spiromys cystiphorae* (Fedotova, 1985), *Rosomyia spiraeae* Fedotova, 1987 и др. Дагестан в настоящее время оказался крайней западной точкой их распространения.

6. Нами впервые выявлено около 20 видов галлиц, которые вызывают неизвестные повреждения на растениях автохтонной кавказской флоры. Эти растения, выявленные в Дагестане, ранее не были известны как хозяева галлиц, или дополнили сведения о трофических связях для узких олигофагов.

Виды галлиц, зарегистрированные на сопредельных территориях (Армения, Грузия, Краснодарский край России и др.), вероятно, можно найти и в Дагестане, поэтому необходимо обращать внимание на их растения-хозяева, чтобы найти специфические по форме галлы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор галлов и иных повреждений, вызываемых галлицами на растениях, проводился нами в нескольких районах Низменного и Внутригорного Дагестана в июле 2021 и июне 2022 гг. Видовой состав галлиц был определен по имаго, выведенным из личинок, которые питались в галлах, а также по морфологии личинок или по форме галлов, если они были уже пустыми или недостаточно развитыми. Все сборы галлов сопровождалась гербарием кормовых растений галлиц, коллекцией галлов и их фотографиями, а также коллекцией имаго, личинок, куколок и экзубиев, хранящихся в 70° спирте. Для морфологических исследований имаго и личинок были изготовлены постоянные препараты с использованием канадского или пихтового бальзама. Сбор галлов и изготовление препаратов проводилось по общепринятым и усовершенствованным методикам [5; 6; 11].

Имаго галлиц рождаются с готовыми половыми продуктами, не питаются, откладывают яйца на свое кормовое растение и живут менее суток. Они лишь единично попадают в сачок, где сильно травмируются. Случайные сборы галлиц-фитофагов, когда нет сведений об их растениях, особенностях галлообразования (форма галла, его строение и расположение на растении) или иных связях с растениями, обычно не пригодны для изучения. Лёт галлиц происходит ранним утром или поздно вечером. Они вылетают из галлов или из почвы, где личинки окукливались вблизи растений-хозяев. Полноценный материал для изучения галлиц можно получить только при сборе галлов со зрелыми личинками и последующем выведении имаго.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе впервые представлен список галлиц, найденных в Дагестане, с включением известных ранее видов по литературным данным, а также оригинальных сведений о галлицах, развивающихся на дикорастущих растениях. Ранее указывались преимущественно виды галлиц, имеющих хозяйственное значение. Мы нашли в отдельных статьях сведения только о 28 видах галлиц из 26 родов. В настоящее время выявлено 67 видов 39 родов, из них 41 вид 21 рода, найденные авторами в 2021–2022 г., оказались новыми для Дагестана, в том числе 13 – новых для Кавказа и 4 – новых для России. Для всех видов галлиц Дагестана представлены сведения о биологии, трофических связях и распространении.

Систематическое положение таксонов и сведения об общем распространении видов приведены по КATALOGU мировой фауны галлиц [1], с дополнениями по малоизвестным и более поздним публикациям. Русские названия видов галлиц даны по монографии Т.П. Коломоец и др. [5]. Характеристика типов ареалов дана в отдельной работе [6].

*Обзор фауны галлиц Дагестана***Подсемейство Lestremiinae Rondani, 1940****Триба Lestremiini Rondani, 1940****Род Anarete Haliday, 1833****Anarete flavitarsis Mamaev, 1964**

Замечания. Описан по самцу, из Дагестана: Унцукский район, с. Аракани [2]. Мицетофаг.

Распространение. Россия.

Подсемейство Porricondylinae Kieffer, 1913**Триба Winnertziini Panellius, 1966****Род Winnertzia Rondani, 1860****Winnertzia equestris Mamaev, 1963**

Замечания. Описан из Дагестана, по самцу: Тляртинский район, с. Тлярата [3]. Мицетофаг.

Распространение. Германия, Россия.

Триба Asynaptini Rübсаamen et Hedicke, 1926**Род Camptomysia Kieffer, 1894****Camptomysia pinicola Mamaev, 1961**

Синонимия по КATALOGU [1]:

Camptomysia similis Mamaev, 1961, jun. prim. hom. – младший первичный омоним для *C. similis* Kieffer, 1894. *Camptomysia dubia* (Mamaev, 1966), новое название для *Camptomysia similis* Mamaev.

Замечания. *C. similis* описан из Дагестана, по самцу: Тляртинский район, с. Тлярата [4]. Мицетофаг.

Распространение. Финляндия, Латвия, Россия. Западнопалеарктический.

Подсемейство Cecidomyiinae Newman, 1934**Надтриба Contariniidi Rübсаamen et Hedicke, 1925****Триба Halodiplosini Fedotova, 1989****Род Asiodiplosis Marikovskij, 1955****Asiodiplosis hodukini Marikovskij, 1965**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 10 км юго-западнее перевала Буйнакский, на поташнике (*Kalidium capsicum* (L.) Ung.-Sternb., Amaranthaceae), 42°91'3675"N / 47°25'1759"E, 20.07.2021, вылет 25–31.07; 10 км сев. г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, 19.07.2021, вылет 23–25.07.

Экология. Монофаг. Образует округлые опушенные почковые галлы (рис. 1а, б). Окукливание в галле. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Описан из Казахстана, был известен только из низовьев р. Чарын (типовое местообитание). Новый для Кавказа и России.

Asiodiplosis petrosimoniae (Fedotova, 1994)

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 10 км юго-западнее перевала Буйнакский, на петросимонии (*Petrosimonia triandra* (Pall.) Simonk., Amaranthaceae), 42°91'3675"N / 47°25'1759"E, 20.07.2021, вылет 25–31.07; 10 км сев. г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, 19.07.2021, вылет 29.07.

Экология. Узкий олигофаг. Выявлен на *P. glaucescens* (Bunge) Iljin, *P. monandra* (Pall.) Bunge, *P. sibirica* (Pall.) Bunge, *P. squarrosa* (Schrenk) Bunge, *P. triandra* (Федотова, 2000). Личинки ярко-оранжевые, развиваются по две-три в скученных верхушечных почках, которые на ощупь отличаются от нормальных по утолщению. За год развивается два-три поколения. Окукливание и зимовка личинок в галлах. Описан из Казахстана (восточный берег оз. Балхаш).

Распространение. Широко встречается в Казахстане, в том числе на полуострове Мангышлак. Туранский [6]. Новый для Кавказа.

Триба Contariniini Rübсаamen et Hedicke, 1925**Contarinia medicaginis Kieffer, 1895 – люцерновая****цветочная галлица**

Замечание. Вид включен в Агроекологический атлас [12], широко встречается в Дагестане на полях люцерны (*Medicago falcata* L., *M. sativa* L., Fabaceae).

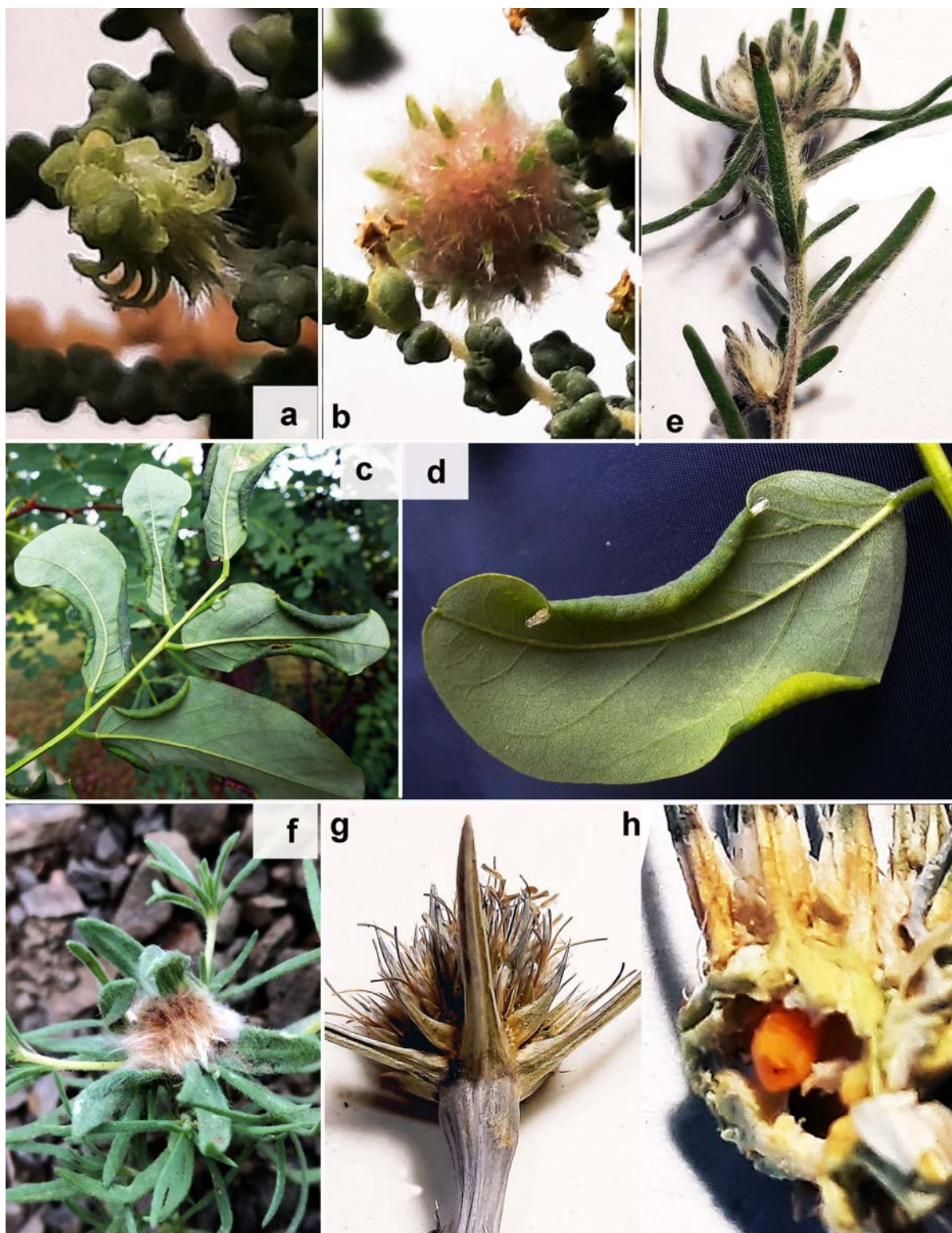


Рисунок 1. Галлы галлиц, найденных в Дагестане: а, б – почковые галлы *Asiodiplosis hodukini* на *Kalidium capsicum*; с, d – закрученные листовые галлы *Obolodiplosis robiniae* на *Robinia pseudoacacia* с экзувиями; е – почковые галлы *Pseudokochiomyia mesasiatica* на *Bassia prostrata*; ф – почковые галлы *P. viciae* на *Bassia prostrata*; г, h – стеблевые галлы *Lasioptera eryngii* на *Eryngium planum* с личинкой

Figure 1. Galls of gall midges found in Dagestan: а, b – bud galls of *Asiodiplosis hodukini* on *Kalidium capsicum*; с, d – folded leaf galls of *Obolodiplosis robiniae* on *Robinia pseudoacacia* with exuvia; е – bud galls of *Pseudokochiomyia mesasiatica* on *Bassia prostrata*; ф – bud galls of *P. viciae* on *Bassia prostrata*; г, h – stem galls of *Lasioptera eryngii* on *Eryngium planum* with larva

Экология. Узкий олигофаг, образует галлы на 6 видах люцерны [16]. Личинки бледно-желтые, развиваются в сильно вздутых деформированных цветочных галлах.

Части цветка изогнуты и деформированы, личинки скоплениями находятся между ними. Семена не формируются. За год развивается 2–3 поколения.

Окукливание в почве. Фаза куколки продолжается 12–16 дней. Окукливание личинок зимующего поколения происходит весной [17].

Распространение. Европа, Армения, Средняя Азия, в т. ч. Казахстан, Киргизия [6]. Инвазивный в Неарктической области. Россия: повсеместно, в т. ч. Кавказ, Урал, Среднее Поволжье, Сибирь, [5; 18]. Голарктический.

***Contarinia tiliarum* (Kieffer, 1890) – липовая черешковая галлица**

Замечание. Дербентский район, Дербент, 42°04'11"N / 48°17'42"E, на *Tilia dasystyla* subsp. *caucasica* (V. Engl.) Pigott, = *Tilia begoniifolia* (Malvaceae).

Экология. Узкий олигофаг, отмечен на 7 видах липы [1; 16]. Личинки лимонно-желтые, прыгающие, развиваются в округлых или удлинённых вздутых красноватых галлах, образующихся на черешках и жилках листьев, молодых побегах, почках, цветоножках и цветках липы. Окукливание в почве. Моновольтинный. Снижает эстетические свойства растения.

Распространение. Неарктическая область. Широкое в Европе; Япония. Россия: Европейская часть, Дальний Восток. Голарктический.

***Contarinia tritici* (Kirby, 1798) – желтая пшеничная галлица**

Материал. В Агроэкологическом атласе отмечен для Дагестана, вредит при выращивании пшеницы (*Triticum aestivum* L., Poaceae) [12].

Экология. Узкий олигофаг. Желтые личинки развиваются в цветках, зерно не образуется. Окукливание в почве, генерация одногодичная, редко – 2 поколения в году [5; 18].

Распространение. Голарктическое. Казахстан. Широкое в Европе, в т. ч. Украина, Армения, Грузия. Россия: повсеместно в зоне возделывания пшеницы [12].

**Род *Stenodiplosis* Reuter, 1895
Stenodiplosis bromicola Marikovskij et Agafonova, 1961 – костровая цветочная галлица**

Материал. Дербентский район, пос. Мамедкала, на костре (*Bromus* sp., Poaceae), 42°17'648"N / 48°07'7458"E, 7.VI.2021; Махачкала, Эльтавский лес, 42°99'2470"N / 47°44'7906"E, 7.06.2022.

Экология. Узкий олигофаг, выявлен на 4 видах костра [16]. Оранжевые личинки развиваются в соцветиях, уничтожают неоплодотворенную завязь и содержимое формирующихся незрелых зерновок. Зимует взрослая диапаузирующая личинка в коконе, в поле – в опавших семенах или с семенным материалом – в складах. Самка откладывает 80–130 яиц за колосковые и цветковые чешуйки в неоплодотворенные и оплодотворенные цветки [5; 18]. За год развивается 2 поколения. Фаза куколки продолжается 12–15 дней. Встречается часто. Одновременно в соцветиях развиваются желтые личинки *Contarinia* sp., уходящие на окукливание в почву.

Распространение. Широкое в Европе: Германия, Польша, Украина; Западная Азия; Казахстан. Иммигрант в Канаде и США. Россия: описан из Курской области, Ленинградская, Московская, Орловская, Рязанская, Воронежская, Краснодарский край,

Среднее Поволжье [5; 6; 17-19]. Голарктический. Новый для Дагестана.

***Stenodiplosis panici* Plotnikov, 1926**

Замечания. Дагестан, встречается повсеместно при выращивании проса (*Panicum miliaceum* L.) [12]; близ г. Дагестанские Огни, 42°07'00"N / 48°12'00"E.

Экология. Широкий олигофаг, выявлен на просо и ежовнике (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., Poaceae). Личинки желтые, развиваются в зерне. Поврежденные растения в поле хорошо заметны по побелевшим колоскам. В южных районах отмечен в 4–5 поколениях, с мая по сентябрь, причем, 1, 4, 5 – на ежовнике. Зимует в складах – в зерне; в поле – в опавшем зерне.

Распространение. Югославия, Украина, Узбекистан, Казахстан, широко встречается в Китае. Россия: юг европейской части, включая большую часть Центрально-Черноземного региона России, Предкавказье, Кавказ, Нижнее и Среднее Поволжье, Сибирь. Северная граница ареала проходит примерно между июльскими изотермами 19°C и 20°C. Западнопалеарктический [12; 18].

Надтриба *Cecidomyiidi* Rübсаamen et Hedicke, 1925

Триба *Cecidomyiini* Rübсаamen et Hedicke, 1925

Род *Loewiola* Kieffer 1896

***Loewiola centaureae* (Löw, 1875) – васильковая**

листовая галлица

Материал. Личинки описаны по сборам из Дагестана: Хунзахский район, с. Хунзах, на васильке (*Centaurea* spp., Asteraceae) [11].

Экология. Личинки вызывают образование паренхимных галлов на листьях васильков (*Centaurea scabiosa* L.; *C. jacea* L., *C. spp.*). Личинки светло-желтые, развиваются по одной в угловидной плоской личиночной камере, расположенной внутри листа на средней или боковых жилках. На верхней стороне листа галл заметен по светлым или бордовым пятнам с отчетливым окаймлением. Личинки окукливаются в почве. За год развивается 2 поколения. Окукливание личинок зимующего поколения происходит весной. Встречается редко.

Распространение. Казахстан [6]. Широко встречается в Европе, в т. ч. Грузии [8]. Россия: Дагестан, Среднее Поволжье [17]. Скифский.

Род *Macrodiplosis* Kieffer, 1895

***Macrodiplosis pustularis* (Bremi, 1847) – дубовая широколопастная галлица**

Материал. Дагестан, Кумторкалинский район, 2 км. юго-западнее пер. Буйнакский, на дубе черешчатом (*Quercus robur* L., Fagaceae), 42°94'1438"N / 47°36'6706"E, 20.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг, развивается в листовых галлах на 10 видах дубов [1; 16]. Белые личинки в галлах, образующихся при заворачивании боковых лопастей листа на его нижнюю сторону. Согнутая часть плотно примыкает к листу, становится бледной или пятнистой. Окукливание в почве. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Широкое в Палеарктике, в т. ч. Кавказ, Казахстан. Россия: северо-запад, центр и юг европейской части. Еврозападноазиатский. Новый для Дагестана.

Род *Monarthropalpis* Rübsaamen, 1892***Monarthropalpus buxi* Lab. – самшитовая галлица.**

Замечание. Дагестан, г. Махачкала, на самшите колхидском (*Vuxus colchica* Rojark., Vuxaceae) [13].

Экология. Узкий олигофаг. Личинки оранжевые, развиваются в паренхимных листовых галлах. Окукливание в галле. За год развивается 2–3 поколения.

Распространение. Широкое в Европе, Западная Азия. Иммигрант в США. Евразиазиатский.

Триба *Lopesiini* Gagné, 1994**Род *Obolodiplosis* Felt, 1908*****Obolodiplosis robiniae* (Haldeman 1847) –****белоакациевая листовая галлица**

Материал. В Дагестане ранее отмечался в Кизлярском районе, с. Садовое на робинии (*Robinia pseudoacacia* L., Fabaceae) [15]. Широко встречается в г. Махачкала, в парках и озеленении улиц: близ моря, 42°98'0917"N / 47°51'8375"E, 23.VII.2021, вылет 2–8.VIII; парк, 42°98'297"N / 47°51'29"E, 23.VII.2021; улица Чайковского, 43°00'2429"N / 47°45'9567"E, галлы и личинки, 14.06.2022.

Замечания. Североамериканский вид. Широко распространенный инвазивный вредитель робинии в Восточной Европе. В Европе впервые зарегистрирован на северо-востоке Италии в 2003 г. [20]. В Крыму отмечен в 2008 г. [21], в Краснодарском крае в 2010, в Ростовской области с 2015 г. Вторжение этого вида в экосистемы Нижнего Поволжья произошло в 2007–2008 г. [15; 22]. Инвазия вида в России происходила с восточных и западных границ. На Дальнем Востоке России (Владивосток) он появился в 2005 г., на Сахалине в 2013 г. Недавно впервые были приведены многочисленные местообитания вида в различных регионах Предкавказья и Кавказа: Ростовской области, Краснодарском и Ставропольском крае, Калмыкии, Северной Осетии, Ингушетии, Чечне, Дагестане и Калмыкии [15]. Выявлен в Грузии в 2013 г. [8], в Армении в 2020 г. [23].

Экология. Узкий олигофаг, развивается в краевых листовых валиковидных галлах (рис. 1с, d). Личинки оранжевые, окукливание в белых коконах в галлах. За год развивается 3–4 поколения. В России наиболее часто встречается на *R. pseudoacacia*, выявлен на многих интродуцированных видах – *Robinia hispida* L., *R. neotexicana* (A. Gray) и *R. viscosa* Vent.

Распространение. Неарктический, США (Нью-Йорк, Мэн, Пенсильвания, Мэриленд, Вирджиния), иммигрант. Широко инвазивный вид в Палеарктике. Отмечен в Корее и Японии в 2003 г., Китае в 2006 г. [1].

Надтриба *Asphondyliidi* Rübsaamen et Hedicke, 1925**Триба *Asphondyliini* Rübsaamen et Hedicke, 1925****Род *Asphondylia* Loew, 1850*****Asphondylia hornigi* Wachtl, 1880 – душицевая галлица**

Материал. Дагестан, Гумбетовский район, близ с. Мехельта, 42°80'4190"N / 46°46'6774"E, на *Origanum vulgare* L. (Lamiaceae), 20.07.2021.

Экология. Монофаг. Личинки розовые, развиваются по одной в цветках, которые снаружи почти не утолщаются. Окукливание и зимовка в цветках. За год развивается 2 поколения. Встречается в массе.

Распространение. Казахстан, Киргизия [6]. Европа: Польша, Республика Чехия, Австрия, Венгрия, Румыния, Болгария, Югославия. Россия: Европейская часть, Среднее Поволжье [5; 17]. Европейско-

западносибирско-горносреднеазиатский бореальный. Новый для Кавказа.

***Asphondylia menthae* Kieffer, 1902 – мятовая галлица**

Материал. Дагестан, Гумбетовский район, близ с. Мехельта, в цветках *Mentha arvensis* L. (Labiatae), 42°80'4190"N / 46°46'6774"E, 24.07.2021; Дербентский район, 2 км севернее пос. им. Мичурина, побережье, 42°21'5166"N / E 48°18'5217"E на *Mentha caucasica* Gand. (Lamiaceae), 17.07.2021, вылет 29.07; Кумторкалинский район, "Россия, Дагестан, Алмало, Н = -20 м, 43°08'40"N / 47°12'38"E, 22.04.1918, сбор Ильиной Е.В."; 1 ♂, 2 ♀, 5–19.05.2018 (в коллекции Зоологического института РАН).

Экология. Узкий олигофаг. Одиночная желтая личинка в увеличенном нераскрывшемся цветке. Окукливание и зимовка в галле. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Казахстан. Широко встречается в Европе на *Mentha pulegium*, *M. macrostachya*, *M. rotundifolia*. Россия: Среднее Поволжье [17]. Европейско-западносибирско-горносреднеазиатский бореальный. Новый для Кавказа.

***Asphondylia salviaflorae* Fedotova, 2003 – шалфейная цветочная галлица**

Материал. Россия, Дагестан, Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», на шалфее (*Salvia verticillata* L. Lamiaceae), 42°93'6507"N / 47°36'3462"E, 20.07.2021; Кайтагский р-он, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, 18.07.2021; вылет 29.07.

Экология. Узкий олигофаг. Единственная светло-розовая личинка развивается в едва вздутым, слегка опушенным нераскрытым цветкам или почти сформировавшимся плодам шалфея. Окукливание в галле, реже в почве. За год развивается 2 поколения. Личинки второго поколения уходят в почву, где зимуют, окукливание весной. Встречается в массе.

Распространение. Ранее был известен только по первоописанию из Среднего Поволжья, близ г. Самара, на *Salvia stepposa* Des.-Shost., *S. pratensis* L., *S. tesquicola* Klokov et Pobed. [17]. Евразиазиатский. Новый для Кавказа и Дагестана.

***Asphondylia serpylli* Kieffer 1898 – тимьяновая галлица**

Материал. Дагестан, Казбековский район, Сулакский каньон, близ пос. Дубки, 43°01'6606"N / 46°83'2452"E, на тимьяне (*Thymus marschallianus* Willd., Lamiaceae), 14.VI.2022, вылет 22.VI.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-розовые, развиваются во вздутых цветках, окукливаются в галле. За год развивается 2 поколения. Зимовка в галле. На стенках чашечки развивается мицелий [24].

Распространение. Широкое в Европе; в т. ч. Армения [7], Грузия [8]. В России вид был известен только из окрестностей Кисловодска на *T. serpyllum* L. [25]. Евразиазиатский. Новый для Дагестана.

***Asphondylia verbasci* (Vallot, 1827) – коровяковая галлица**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», 42°93'6507"N / 47°36'3462"E, на коровяке (*Verbascum* sp., Scrophulariaceae), галлы и личинки, 20.07.2021. Найден в Дербентском районе, 2 км сев. пос. им. Мичурина, побережье, 42°21'5166"N / 48°18'5217"E, 17.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки оранжевые, развиваются скоплениями в крупных округлых галлах, возникающих вместо цветков. Окукливание в галле. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Широкое в Европе; в т. ч. Украина, Армения, Грузия, Казахстан, Россия: Среднее Поволжье, юг Европейской части [5-8]. Еврозападноазиатский. Новый для Дагестана.

Asphondylia sp.

Материал. Россия, Дагестан, Дербентский район, 2 км сев. пос. им. Мичурина, побережье, 42°21'5166"N / 48°18'5217"E на дубровнике (*Teucrium polium* L., Lamiales), 17.07.2021, вылет 20.07–7.08; Кайтагский район, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, на *T. chamaedrys* L., 18.07.2021, вылет 19–20.07.

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в отдельных нераскрывшихся цветках *Teucrium*, не вызывая заметных повреждений. Окукливание и зимовка в галлах, за год развивается 2 поколения. Часто. Имаго в массе выведены из галлов.

Род *Pseudokochiomyia* Fedotova, 1984

Pseudokochiomyia camphorosmae (Fedotova, 1984)

Распространение. Дагестан, 10 км севернее г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, на камфоросме (*Camphorosma monspeliaca* L., Amaranthaceae), 19.07.2021, вылет 25.07; близ пос. Кривая балка, 43°18'1109"N / 47°47'2409"E, галлы, 11.06.2022.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко красно-розовые. Образует малозаметные однокамерные галлы на стебле, которые вызывают его слабое утолщение и резкий изгиб; поражает верхушечные почки – рост побега прекращается, на вершине образуется розетка из листьев. Окукливание в галле. За год развивается 3 поколения. Встречается часто.

Распространение. Описан из Казахстана с *C. monspeliaca*, выявлен в Армении на *C. lessingii* [7]. Туранский. Новый для Дагестана.

Pseudokochiomyia mesasiatica (Fedotova, 1982)

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 10 км юго-западнее перевала Буйнакский, на бассии (*Bassia prostrata* (L.) Beck, Amaranthaceae), 42°91'3675"N / 47°25'1759"E, 20.07.2021, вылет 25–31.07; 10 км севернее г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, 19.07.2021, вылет 26.07.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-оранжевые. Галлы однокамерные, тонкостенные овальные или округлые, слабо опушенные, образуются вместо боковых и верхушечных почек (рис. 1e). Окукливание и зимовка в галлах. Обычно развивается два поколения за год.

Распространение. Выявлен в Армении [7]. Широко встречается в Казахстане на *Bassia odontoptera* (Schrenk) Freitag et G. Kaderej, (= *K. iranica*), *B. prostrata*, *B. laniflora* (S. G. Gmel.) A. J. Scott, в том числе на полуострове Мангышлак [6]. Туранский. Новый для Дагестана.

Pseudokochiomyia viciae (Marikovskij, 1961)

Материал. Россия, Дагестан, Ахтинский район, окр. с. Ахты, на бассии (*Bassia prostrata*), 41°43'2342"N / 47°68'0522"E, 9.VI.2022, вылет 15–18.VI.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-оранжевые, развиваются в почковых боковых и верхушечных многокамерных галлах. Камеры погружены в стебель. Галлы крупные 1–1.5 см, хорошо заметны по густому белому или светло-коричневому опушению, напоминающему комочки ваты (рис. 1f). Окукливание в галле. За год развивается 2 поколения. Встречается редко.

Распространение. Выявлен в Армении на *Bassia prostrata* [7]. Широко встречается в Казахстане на *B. prostrata*; *B. odontoptera* [6]. Туранский. Новый для Дагестана.

Подсемейство Lasiopterinae

Rübsaamen et Hedicke, 1925

Надтриба Lasiopteridi Rübsaamen et Hedicke, 1925

Триба Lasiopterini Rübsaamen et Hedicke, 1925

Род *Careopalpis* Marikovskij, 1955

Careopalpis harenosa (Möhn, 1971)

Материал. Россия, Дагестан, 10 км сев. г. Махачкалы, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, на *Kalidium caspicum*, 19.07.2021, вылет 25.07.

Экология. Личинки вызывают утолщения на стеблях поташника (*Kalidium caspicum* L., Chenopodiaceae). Окукливание личинок и зимовка в галлах.

Распространение. Армения, Азербайджан, Иран, Туркменистан, Узбекистан, Казахстан. Россия: Западная Сибирь [1; 6; 7]. Тураноиранский. Новый для Дагестана.

Род *Lasioptera* Meigen, 1818

Lasioptera eryngii (Vallot, 1829) – синеголовниковая галлица

Материал. Дагестан, Кайтагский район, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, на синеголовнике (*Eryngium planum* L., Apiaceae.), 18.07.2021.

Экология. Широкий олигофаг. В основании соцветия в слабом затвердевшем утолщении стебля (или без утолщения) развиваются 2–6 ярко-оранжевых личинок в отдельных камерах (рис. 1g, h). Редко галлы на стеблях, черешках и жилках листьев [5]. Окукливание и зимовка личинок в галлах. За год развивается 1 поколение.

Распространение. Повсеместно в Западной Европе, Украина, Алжир [5]. Еврозападноазиатский. Новый для Кавказа.

Lasioptera umbelliferarum Kieffer, 1909

Замечание. Описан по галлам из Дагестана, Махачкала (Petrowsk), на жабрице (*Seseli* sp., Apiaceae). Ныне вид переописан по имаго, личинкам, куколкам и галлам, собранным в Израиле на растениях из иных родов [26]. Возможно, описание принадлежит другому виду.

Экология. Широкий олигофаг. Личинки вызывают удлинено-округлые вздутия на стеблях и черешках у видов рода *Hippotarathrum* и *Bilacunaria*. В галле много личиночных камер, покрытых изнутри мицелием. Личинки окукливаются в галле после зимовки. Моновольтинный.

Распространение. Юго-Западная Азия, вокруг Каспийского моря, Южная Италия, Грузия, Азербайджан, Иран, Израиль, по типу ареала характеризуется как евро-азиатский и ирано-туранский [9]. Россия: Дагестан, Дальний Восток.

***Lasioptera rubi* (Schrank, 1803) – малиновая
стеблевая галлица**

Материал. Дагестан, г. Махачкала, Эльтавский лес, 42°99'2470"N / 47°44'7906"E, на *R. caesius* L., прошлогодние галлы 7.06.2022.

Экология. Узкий олигофаг, развивается на 10 видах растений рода *Rubus* L. [16], в том числе на малине (*R. ideus* L.) и ежевике (*R. caesius* L.). Образует округлые, веретеновидные или односторонние неправильной формы галлы, расположенные, чаще всего, по-одному на побегах. Кора галла часто растрескавшаяся, изнутри галл с крупной извитой полостью, которая заселена мицелием и оранжевыми личинками. По 3–15 личинок развиваются в отдельных полостях, состоящих из рыхлого содержимого галлов, питаются мицелием и соком растения. Окукливание личинок в галлах происходит после зимовки, в паутинистых белых коконах. Моновольтинный.

Распространение. Широко распространен в Европе; Турция [10], Иран [9], Грузия [8], Казахстан [6], Япония. Россия: Крым, Кавказ, центр Европейской части, Среднее Поволжье [5; 17; 27]; Красноярский край [28]; Дальний Восток. Палеарктический. Новый для Дагестана.

Род *Ozirhincus* Rondani, 1840

***Ozirhincus millefolii* (Wachtl, 1884) – озиринкус
тысячелистниковый**

Материал. Дагестан, Кайтагский район, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, на тысячелистнике (*Achillea millefolium* L., Asteraceae), 18.07.2021, вылет 29–30.07; Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», 42°91'4296"N / 47°25'2241"E, 20.07.2021; там же, 12.VI. 2022, вылет 15.VI; Гумбетовский район, близ с. Мехельта, 2000 м над ур. м, 42°80'4190"N / 46°46'6774"E, 24.VII.2021, вылет 5–8.VIII; Ахтинский район, окр. с. Ахты, на *A. biebersteinii* Afan., 41°43'2342"N / 47°68'0522"E, 9.VI.2022, вылет 15–18.VI.

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются по одной в семянках, превращая их в личиночную камеру, которая деформируется, увеличивается в размерах. Окукливание и зимовка в семянках, полностью заполненных телом личинки. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Голарктический, инвазивный в Северной Америке; Казахстан, Армения. Россия: Среднее Поволжье, Сибирь, Дальний Восток [1; 5-8; 17; 26]. Новый для Дагестана.

Надтриба *Oligotrophidi* Rübsaamen et Hedicke, 1925

Триба *Dasineurini* Rübsaamen et Hedicke, 1925

***Dasineura aparines* (Kieffer, 1889)**

Материал. Материал. Дагестан, Кайтагский р-он, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, галлы на подмареннике (*Galium aparine* L., Rubiaceae), 18.07.21.

Экология. Узкий олигофаг. Галлы губчатые, белые или зеленоватые, образуются на верхушках стеблей, в боковых почках или в соцветиях. Ярко-оранжевые личинки развиваются по 1–5 в отдельных камерах. Отмечено 2 поколения за год. Личинки окукливаются в почве, зимнего поколения – после длительной диапаузы, весной.

Распространение. Широкое в Европе, Армения, Казахстан [1; 5-7]. Россия: центр Европейской части, Среднее Поволжье, Сибирь. Евразиазиатский. Новый для Дагестана.

***Dasineura asperulae* (Löw, 1875) – ясменниковая
галлица**

Материал. Материал. Дагестан, Кайтагский р-он, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, галлы на ясменнике (*Asperula humifusa* (Bieb.) Bess., Rubiaceae), 18.07.21.

Экология. Узкий олигофаг. Ярко-оранжевые личинки развиваются в губчатых белых цветочных многокамерных галлах. За год выявлено 2 поколения. Окукливание в почве.

Распространение. Европа, Казахстан. Россия: Среднее Поволжье [5; 6]. Палеоказахстанский. Новый для Дагестана.

***Dasineura bayeri* (Rübsaamen, 1914) – дазинеура Байера**

Материал. Дагестан, г. Махачкала, р. Тарнаирка, на гулявнике (*Sisymbrium loeselii* L., Brassicaceae), 17.07.2021; там же, 43°00'3685"N / 47°45'5881"E и 43.00'2771"N / 47.45'7318"E, 8.VI.2022, вылет 9–22.VI.

Экология. Монофаг. В соцветиях развиваются многочисленные светло-оранжевые личинки, превращающие их в многокамерные галлы, покрытые сероватым опушением из крепких коротких сероватых волосков (рис. 2а, б). Иногда галлы появляются на стеблях и в основании листьев, образуя общее бесформенное скопление галлов на верхушках побегов. Галлы второго и третьего поколения почти неопушенные, часто состоят из скоплений листовидных округлых блестящих клубочков. Каждая личинка окукливается в белом непрозрачном коконе, обычно в галле, часть личинок уходят в почву. Все личинки зимующего поколения образуют кокон в почве, окукливаются весной.

Распространение. Западная Европа [1], Грузия [8]. Россия: Среднее Поволжье [17]. Евразиазиатский. Новый для Дагестана.

***Dasineura euphorbium* (Kieffer, 1909)**

Материал. Дагестан, Кайтагский район, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, 18.07.2021, выведен из цветков молочая (*Euphorbia boissierana* (Woronow) Prokh., Euphorbiaceae), вылет имаго в массе 28–30.07.2021, отдельные особи летели до 20.VIII.

Экология. Монофаг. Личинки ярко-желтые, развиваются скоплениями по 3–8 в едва вздутых плодах, уходят на окукливание в почву. За год развивается 2–3 поколения. Новый для Дагестана, встречается в разных районах.

Распространение. Описан из Франции с *E. cyparissias* L. Найден в Армении, Грузии и Иране [7-9]. Западноевропейский. Евразиазиатский. Новый для Дагестана.

***Dasineura fraxini* (Bremi, 1847) – ясеневая галлица**

Замечание. Дагестан, г. Махачкала, на ясеневе (*Fraxinus excelsior* L., Oleaceae). Указан при изучении членистоногих лесных насаждений рекреационных зон [13].



Рисунок 2. Галлы галлиц: а, б – цветочные почковые галлы *Dasineura bayeri* на *Sisymbrium bayeri*; с, d – листовые галлы *Dasineura gleditchiae* на *Gleditsia triacanthos*; е – почковые шаровидные галлы *Dracunculomyia saissanica* на *Artemisia austriaca*; f – почковые опушенные галлы *Navasiella* sp. на *A. austriaca*; h, j – почковые округлые галлы *Ephedromyia* sp. на *Ephedra procera*

Figure 2. Galls of gall midges found in Dagestan: a, b – flower bud galls of *Dasineura bayeri* on *Sisymbrium bayeri*; c, d – leaf galls of *Dasineura gleditchiae* on *Gleditsia triacanthos*; e – bud spherical galls *Dracunculomyia saissanica* on *Artemisia austriaca*; f – bud pubescens galls *Navasiella* sp. on *A. austriaca*; h, j – bud round galls *Ephedromyia* sp. on *Ephedra procera*

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в листовых галлах, которые образуются вдоль средней жилки. Галлы в виде плотных толстоственных кармановидных прерывающихся валиковидных утолщений до 10 мм длиной, со щелью в верхней части листа, которая окаймлена волосистым валиком. Иногда галлы образуются на черешке листа. Окукливание личинок и зимовка в почве. Генерация одногодичная. Листья слабо повреждены.

Распространение. Широко встречается в Европе, в т. ч. Грузия; Иран, Алжир, Северная Африка. Россия: юг, центр и северо-запад Европейской части. Евразия-азиатский.

***Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken, 1866) – гледичиевая листовая галлица**

Материал. Дагестан, Кизлярский район, с. имени Карла Маркса [15]; Кайтагский район, пос. Родниковый, 7 км с.-в. с. Маджалис, 42°15'9054"N / 47°98'9374"E, на гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos* L., Fabaceae), 18.07.2021, вылет имаго 20–31.07; Махачкала, 43°00'1942"N / 47°46'3452"E, 6.06.2022, вылет 6–10.VI; Эльтавский лес, 42°99'2470"N / 47°44'7906"E, 7.VI.2022, вылет 8–22.VI. Имаго в массе выведены из галлов.

Экология. Монофаг, образует галлы в виде листа, сложенного вдоль средней жилки, его верхняя сторона обращена вовнутрь галла (рис. 2с, d). Иногда галлы едва расширены вдоль средней жилки. Обычно они сильно вздуты, почти округлые, охватывают весь лист, с желтоватыми и розоватыми пятнами на боковых сторонах. Молодые галлы часто темно-бордовые, образуют огромные скопления на верхушках побегов. Личинки оранжевые, развиваются по 1–5 в каждом листочке сложного листа, окукливаются в галлах, коконов не образуют. Часть личинок уходит в почву на окукливание.

Распространение. Североамериканский вид, завезенный в Европу. В Европе впервые зарегистрирован в 1970-х гг., на Украине в 2014 г., в Грузии с 2013 г. [8]. Найден в Казахстане в 2013 г., сначала в г. Алматы, затем в Алматинской области, в 2017 в Сайрам-Угамском государственном национальном природном парке, что обусловлено завозом зараженного посадочного материала [29]. Россия: в Крыму выявлен в 2008 г. [21], Краснодарском крае в 2011 г. [30], Ростовской области с 2015 г. [15]. Недавно опубликованы данные о многочисленных случаях его обнаружения в Ростовской области, Краснодарском и Ставропольском крае, Кабардино-Балкарии, Северной Осетии, Ингушетии, Чечне и Дагестане. На территории Северной Осетии отмечен в городских насаждениях (г. Верхний Фиагдон) на высоте 1255 м над ур. м. [15]. Голарктический.

***Dasineura lithospermi* (Loew 1850) – воробейниковая галлица**

Материал. Дагестан, Кумторкалинский район, Бархан Сарыкум, на воробейнике (*Lithospermum officinale* L., Boraginaceae), 43°00'4003"N / 47°23'6751"E, 14.06.2022, галлы и личинки.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-розовато-оранжевые, развиваются в почковых и цветочных опушенных розеточных галлах, обычно расположенных на верхушках побегов. Личинки

находятся в расширениях у основания листьев, вызывая их обесцвечивание. Окукливание в галле, часть личинок уходит в почву на окукливание. Зимовка в почве. За год развивается 2 поколения. Встречается редко. Повреждения в пустых галлах быстро чернеют.

Распространение. Широкое в Европе, в т. ч. Грузия [8]; Казахстан, Киргизия [6]. Россия: Западная Сибирь, Среднее Поволжье [17]. Европейско-западноевросибирско-горносреднеазиатский бореальный. Новый для Дагестана.

***Dasineura sisymbrii* (Schrank, 1803) – гулявниковая галлица**

Материал. Дагестан. Мамедкала, парк им. Наримана Алиева, 42°10'08" N / 48°07'09" E, на желтушнике (*Erysimum aureum* Bieb. (Brassicaceae), 17.07.2021

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в белых рыхлых губчатых галлах, образующихся в соцветиях Окукливание в галлах, зимующего поколения – в почве. За год развивается 2 или 3 поколения.

Распространение. Широкое в Европе, Казахстан. Россия: Среднее Поволжье. Европейско-западноевросибирско-горносреднеазиатский бореальный. Новый для Кавказа.

***Dasineura plicatrix* (Loew, 1850) – малинная листовая галлица**

Материал. Дагестан, Махачкала, Эльтавский лес, 42°99'2470"N / 47°44'7906"E, на ежевике сизой (*Rubus caesius* L., Rosaceae), 7.06.2022, галлы и личинки.

Экология. Узкий олигофаг. Белые личинки развиваются в массе в складках, образующихся на верхней поверхности листа. Окукливание в почве. В году отмечено 2 поколения. Встречается на 7 видах растений рода *Rubus* [16].

Распространение. Голарктическое. Широкое в Европе; Алжир, Турция, занесен в Канаду [1]. Россия: северо-запад, центр и юг Европейской части, Среднее Поволжье [5; 31]. Западнопалеарктический. Новый для Кавказа.

***Dasineura tamaricarpa* Fedotova, 1983**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», на гребенщике (*Tamarix ramosissima* Ledeb., Tamaricaceae), 42°91'3675"N / 47.2'1759"E, 20.07.2021; близ г. Махачкала, пос. Карамах-2, 43°04'7785"N / 47°45'8276"E, на *T. meyeri* Boiss., 10.06.2022, вылет 15–18.VII.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки оранжевые, развиваются в плодах, повреждения которых снаружи не видны. Окукливание в плодах. За год развивается 2 поколения. Семена не развиваются.

Распространение. Описан из Юго-Восточного Казахстана. Широко распространен в Казахстане [6]. Туранский. Новый для Кавказа и России.

***Dasineura trifolii* (Löw, 1874) – клеверная листовая галлица**

Замечание. Указан для территории Дагестана, развивается на клевере (*Trifolium canescens* Willd., *T. pratense*, Fabaceae) [18].

Экология. Оранжевые личинки развиваются в галле, который образуется при сворачивании листа пополам

вдоль средней жилки. Нижняя сторона листа образует наружные стенки галлы, которые сильно вздуваются около жилки и окрашиваются в красноватые тона. За год развивается 3–4 поколения. Личинки незимующих поколений окукливаются в галле, зимующего – в почве. Известен на 9 видах клевера [1; 5; 16; 18].

Распространение. Голарктическое. Широкое в Палеарктике. Иммигрант: США (Небраска, Мэрилэнд, Массачусетс). Россия: в европейской части встречается повсеместно, до Петрозаводска на севере. Известна на Северном Урале [5]. Западнопалеарктический. Новый для Кавказа.

Род *Didymomyia* Rübсаamen, 1912

**Didymomyia tiliacea* Vremi, 1847 – липовая галлица

Материал. Дагестан, в парках и в озеленении улиц [4]. Махачкала, парк, на липе (*Tilia dasystyla* subsp. *caucasica* (V. Engl.) Pigott, =*Tilia begoniifolia* Steven), 42°98'2970"N / 47°51'2900"E, галлы, 23.07.21.

Экология. Личинка желтая, развивается в однокамерном галле. На листьях образуются твердостенные овальные капсулы, округлые на нижней стороне листа, слегка заостренные – на верхней. Галл однокамерный, с желтой личинкой. После созревания галлы падают на землю. Моновольтинный, окукливание весной, в галле или в почве. Встречается очень редко. Галл в начале формирования похож на паренхимный, с сиреневым окаймлением на верхней стороне листа.

Распространение. Широкое в Палеарктике, в том числе Латвия, Грузия, Украина [1; 5; 8]. Россия: центр Европейской части, Кавказ, Дальний Восток. Панпалеарктический.

Род *Janetiella* Kieffer, 1898

Janetiella thymi (Kieffer, 1888) – тимьяновая цветочная галлица

Замечание. Указан для Дагестана, на тимьяне (*Thymus serpyllum* L., Lamiaceae) [18].

Экология. Узкий олигофаг. Личинки оранжевые, развиваются в листовых и цветочных галлах. Два последних листа побега утолщаются, смыкаются и образуют овальную камеру высотой 4 мм. Галл гладкий, желто-зеленый. Если личинки образуют цветочные галлы, то бутон не раскрывается и увеличивается в размерах. Окукливание в почве [5; 18].

Распространение. Средняя и Южная Европа, Англия. Украина [5]; Кавказ, в т. ч. Грузия [8]. Россия: юг европейской части. Еврозападнопалеарктический.

Род *Macrolabis* Kieffer, 1892

Macrolabis heraclei (Kathenbach, 1862)

Замечание. Приводится в списке фитофагов борщевика *Heracleum mantegazzianum* Sommier et Levier (Ariaceae) в инвазированных районах Европы и его ареале на Кавказе [32].

Экология. Широкий олигофаг, белые личинки развиваются на 8 видах растений 5 родов [16]. Основание молодого листа полностью не расправляется, в его складках, образующихся на верхней стороне листа вдоль жилок, рассеяны 3–15 личинок, которые после питания уходят в почву на окукливание. Позже лист полностью расправляется, но вдоль жилок остаются длинные широкие

обесцвеченные пятна. За год развивается 2 поколения. Встречается редко.

Распространение. Казахстан [6]. Широкое в Европе, в т. ч. Армения [7]; Россия: центр европейской части [18], Кавказ [32]. Панноно-казахстанский.

Род *Rosomyia* Fedotova, 1987

Rosomyia spiraeae Fedotova, 1987

Материал. Дагестан, Ботлихская котловина, близ с. Годобери, 42°62'4570"N / 46°14'4487"E, на таволге (*Spiraea hypericifolia* L., Rosaceae), 24.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг. Развивается в листовых верхушечных и боковых конических красных галлах. Галлы однокамерные, с открытой вершиной, с утолщенными стенками, гладкие снаружи, 8–12 мм в длину и 7–8 мм в ширину. В галле развивается по 1–3 крупных светло-оранжевых личинки. Окукливание в почве. Моновольтинный.

Распространение. Описан из Юго-Восточного Казахстана. Широко встречается в Казахстане и Киргизии. Россия: Среднее Поволжье [6; 17]. Новый для Кавказа. Западнопалеарктический.

Род *Tavolgomomyia* Fedotova, 1991

Tavolgomomyia karelini (Fedotova, 1982)

Материал. Дагестан, Ботлихская котловина, близ с. Годобери, 42°62'4570"N / 46°14'4487"E, на таволге (*Spiraea hypericifolia* L., Rosaceae), 24.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в листовых краевых валиковидных сильно вздутых, иногда хрящевидных галлах, расположенных на верхушках побегов с молодыми листьями. Галлы не утолщенные, с красноватыми и беловатыми пятнами. Личинки через щель в галле выходят в почву на окукливание, колыбельки не образуется. Зимует личинка, окукливание весной. За год развивается 2 поколения. Широко встречается в степях, предгорьях, на остепенных склонах, скалах и лесных опушках до среднегорий.

Распространение. Описан с юго-востока Казахстана. Широко встречается в Казахстане и Киргизии, где развивается на 5 видах таволги: *Spiraea chamaedryfolia* L., *S. hypericifolia*, *S. lasiocarpa* Kar. et Kir., *S. media* Franz Schmidt, *S. pilosa* Franch [6]. Найден в Армении и Грузии [7; 8]. Россия: Среднее Поволжье, Красноярский край, Тува, Восточные Саяны [17; 28]. Новый для Дагестана. Западнопалеарктический.

Род *Spiromomyia* Fedotova, 1991

Spiromomyia cystiphorae (Fedotova, 1985)

Материал. Дагестан, Ботлихская котловина, близ с. Годобери, 42°62'4570"N / 46°14'4487"E, на таволге (*Spiraea hypericifolia* L., Rosaceae), 24.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг. Светло-оранжевые личинки развиваются в маленьких округлых светло-зеленых плоских листовых паренхимных галлах. С нижней стороны листа через прозрачный эпидермис можно увидеть в галле по 1–2 личинки и очень тонкое отверстие, через которое они уходят на окукливание в почву. За год развивается 2 поколения. Повреждает таволгу 5 видов [6].

Распространение. Описан из Юго-Восточного Казахстана. Широко встречается в Казахстане, Киргизии, найден в Грузии [6; 8]. Россия: Сибирь, Среднее Поволжье [17]. Новый для Дагестана. Западнопалеарктический.

Триба Oligotrophini Rübsaamen et Hedicke, 1925**Род *Boucheella* Rübsaamen, 1914*****Boucheella artamisiae* (Bouché, 1834)**

Материал. Дагестан, Кумторкалинский район, вершина Бархана Сарыкум, 43°00'7931"N / 47°23'5270"E, на *Artemisia campestris* L. (Asteraceae), 22.07.2122.

Узкий олигофаг, развивается на полынях (*A. campestris*, *A. scoparia*). Бледно-оранжевые личинки развиваются в многокамерных, плотных розеточных верхушечных цветочных галлах, почти округлых, в диаметре 0.8–1.5 мм, едва сплюснутых дорсо-вентрально. Галл зеленый, почти полностью покрыт маленькими чешуевидными листочками, сложенными в виде шишечки с притупленной вершиной. За год развивается 2 поколения. Окукливание в галле. Обычно встречается на верхушке главного побега, реже – на боковых.

Распространение. Широко встречается в Европе, переописан из Казахстана [33]. Для Армении этот вид ошибочно приводится как *Rhopalomyia campestris* (Rübsaamen, 1916) [7]. Новый для Дагестана. Западнопалеарктический.

Род *Dracunculomyia* Fedotova, 1999***Dracunculomyia saissanica* Fedotova, 1999**

Материал. Дагестан, близ пос. Кривая балка, на полыни (*Artemisia austriaca* Jacq., Asteraceae), 43°18'1109"N / 47°47'2409"E, 11.06.2022, вылет 15–30.VI.

Экология. Монофаг. Личинки розовые, по 5–25 в округлых мелколиственных светло-серых, как и растение, галлах, где и окукливаются (рис. 2е). Галлы в диаметре достигают 20–25 мм, образуются на верхушках побегов и вместо боковых почек. Поверхность галла покрыта короткими плотно прижатыми друг к другу листочками, но между ними хорошо видно короткое опушение, которое кажется перепутанным в виде войлока. Галл кажется беловатым, листочки едва пробиваются сквозь опушение. Каждая личинка развивается в отдельной камере. В году отмечено 2–3 поколения. В месте заражения полыни галлы всегда в массе поражают растения.

Распространение. Описан из Казахстана (хр. Саур, близ пос. Зайсан), где широко распространен; Турция [10]. Россия: Среднее Поволжье [17]. Новый для Кавказа. Панноно-казахстанский.

Род *Ephedromyia* Marikovskij, 1953***Ephedromyia* sp.**

Материал. Дагестан, Ботлихская котловина, близ с. Годобери, 42°62'4570"N / 46°14'4487"E, на эфедре (*Ephedra procera* Fisch. et C.A. Mey., Ephedraceae), пустые галлы зимующего поколения и молодые галлы, 24.07.2021. Там же, 12.VI.2022, молодые галлы.

Экология. Узкий олигофаг. Личинки розовые, развиваются по 1–2 в одной центральной камере. Иногда галлы многокамерные, округлые, слегка удлинённые или слегка сплюснутые в продольном направлении, 10–13 мм в диаметре, гладкостенные, одноцветные – коричневатого или кирпичного цвета (рис. 2h, j). Покинутые галлы с отверстиями были обнаружены в июне. Генерация одногодичная. Галлы нового поколения к середине июля уже начали формироваться в виде рыжеватых цилиндрических утолщений, но включали личинок 1-го и 2-го возраста. Имаго не были выведены.

Замечание. Галлицы, развивающиеся на *E. procera*, еще не описаны. Галлы этого вида похожи на галлы *Xerephedromyia ustjurtensis* Fedotova, 1992, описанной из Западного Казахстана: Восточно-Мангышлакская котловина, 80 км северо-восточнее г. Новый Узень, из стеблевых галлов на *Ephedra distachya*. Найден также в Северо-Восточном Приаралье, 56 км северо-восточнее г. Казалинск; в песках Большие Барсуки, 100 км юго-западнее пос. Челкар. Известен также по сборам из Италии, Испании и Украины. В мире на 13 видах рода *Ephedra* развиваются 11 видов галлиц из 4 родов [1; 34]. **Распространение.** О находках пустых прошлогодних галлов аналогичного строения на *Ephedra procera* сообщалось по материалам из Грузии [8]. Новый для Дагестана.

Род *Marikovskiana* Fedotova, 1992***Marikovskiana dentipes* (Marikovskij, 1961)**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, в стеблевых галлах на *Tamarix ramosissima* Ledeb. (Tamaricaceae). Выявлен в Дербентском районе, Мамедкала, 17.07.2021.

Экология. Узкий олигофаг, развивается на гребенщиках (*T. ramosissima* Ledeb. и *T. meyeri* Boiss., Tamaricaceae). Оранжевые личинки развиваются в желто-красных узелках, расположенных на стеблях. Стебель деформируется, изгибается и отмирает после развития галла. Окукливание происходит в галлах. В году два поколения. Встречается редко.

Распространение. Описан из Юго-Восточного Казахстана, где широко распространен; Армения, Китай (Синьцзян). Новый для Дагестана. Ирано-туранский.

***Navasiella* sp.**

Материал. Дагестан, 10 км. севернее г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, на полыни (*Artemisia austriaca* Jacq., Asteraceae), 19.07.2021, вылет 20–28.VI. Там же, близ моря, близ пос. Кривая балка, 43°18'1109"N / 47°47'2409"E, 11.06.2022, вылет 15–30.VI. Узкий олигофаг, близок к *N. heteropalpis* (Marikovskij et Moiseeva, 1964), который развивается на полыни (*Artemisia cina* Berg.). Образует белые или бежевые опушенные округлые галлы в виде комочков хлопка, расположенных на верхушке побегов или вместо боковых почек (рис. 2f). В галлах по 4–5 личиночных камер, окукливание и зимовка в галлах. За год развивается 2 или 3 поколения.

Распространение. Казахстан [6], Армения [7]. Новый для Дагестана.

Род *Psectrosema* Kieffer 1904***Psectrosema barbatum* (Marikovskij, 1961)**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», в стеблевых галлах на *Tamarix ramosissima* Ledeb. (Tamaricaceae), 42°91'3675"N / 47°2'1759"E, 20.07.2021.

Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в слегка вздутых, с заостренной верхушкой галлах, покрытых маленькими листочками, которые возникают на однолетних побегах. В галлах длиной около 10 мм и шириной 3–4 мм только одна тонкостенная камера. Окукливание в галле. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Галлы описаны из Юго-Восточного Казахстана; Туркменистан, Армения, Грузия [6–8]. Новый для Дагестана. Ирано-туранский.

Psectrosema turkmenicum**Mamaev et Becknazharova, 1983**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 10 км юго-западнее перевала «Буйнакский», в почковых галлах на *Tamarix ramosissima* Ledeb. (Tamaricaceae), 42°91'3675"N / 47°2'1759"E, 20.07.2021.

Оранжевые личинки образуют почковый галл в виде маленького конуса, покрытого маленькими листочками. Галл тонкостенный, примерно 8 мм длины, 4 мм ширины, с единственной камерой внутри. Окукливание в галле. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Описан из Туркменистана, пустыни Каракумы. Переописан из Казахстана. Выявлен в Грузии, Китае [6; 8]. Новый для Дагестана. Ирано-туранский.

Род *Seriphidomyia* Fedotova, 2000***Seriphidomyia butakovi* Fedotova, 2000**

Материал. Дагестан, 10 км. севернее г. Махачкала, 43°11'5698"N / 47°46'7042"E, на полыни (*Artemisia austriaca* Jacq., Asteraceae), 19.07.2021, вылет 20–28.VI. Там же, близ моря, пос. Кривая балка, 43°18'1109"N / 47°47'2409"E, 11.06.2022, вылет 15–30.VI.

Экология. Монофаг. Личинки оранжевые, развиваются в верхушечных мутовчатых галлов, поражающих точку роста (рис. 2g). Личиночные камеры погружены в стебель, который здесь слегка расширяется и затвердевает. Окукливание и зимовка в галле. За год развивается 2–3 поколения.

Распространение. Описан из Западного Казахстана, пески Большие Барсуки. Новый для Кавказа и России. Панноно-казахстанский.

Триба *Roomyiini* Rübsaamen et Hedicke, 1925***Mayetiola destructor* (Say, 1817) – гессенский комарик**

Замечание. Выявлен в Дагестане, где не относится к сильно вредящим насекомым, согласно Агроэкологическому атласу [12].

Экология. Широкий олигофаг. Белые личинки вызывают вздутие нижней части стебля на зерновых: *Triticum aestivum* L. (= *T. vulgare* Vill., Poaceae), *Secale* L., *Hordeum vulgare* L. и различных видах кормовых и сорных трав. Обычно развивается в двух поколениях в году. Зимуют личинки в пупариях на растениях, где и окукливаются. Это второстепенный вредитель в Европе, но основной вредитель зерновых в Северной Америке [12; 18].

Распространение. Голарктическое. Широкое в Европе, выявлен в Армении [7]; Западная Азия, от Марокко до Туниса; иммигрант в Неарктику и Новую Зеландию. Широко известен в восточной части США – везде, где выращивается пшеница.

Таксономический состав

На основании библиографических данных мы выявили 28 видов галлиц из 26 родов, которые ранее указывались для Дагестана, в основном, в связи с изучением вредителей, повреждающих растения из хозяйственно важных групп. В результате маршрутных поездок, преимущественно в районы Низменного и Внутригорного Дагестана, были дополнительно выявлены галлицы 41 вида 21 родов. В настоящее время в Дагестане найдено 67 видов галлиц 39 родов. Из них 39 видов – новые для Дагестана, в том числе 13 – новые для Кавказа и 3 для России.

Почти все сведения о галлицах Дагестана получены при изучении фитофагов. Только 3 вида,

известные из Дагестана по первоописанию, – мицетофаги. Галлицы фитофаги 64 видов 36 родов развиваются на растениях 56 видов 46 родов и 23 семейств.

Растения 3 семейств оказались наиболее предпочитаемыми галлицами. На 7 видах 5 родов губоцветных (Lamiaceae) выявлены галлицы 6 видов 3 родов, на 4 видах 4 родов амарантовых (Amaranthaceae) – 6 видов 4 родов, на 4 видах 3 родов астровых (Asteraceae) – 6 видов 6 родов. Таким образом, 18 видов галлиц-фитофагов из 64 (18, 2%) развиваются на 3 семействах растений из 23. Галлицы, развивающиеся на астровых и амарантовых, представлены исключительно видами, специфическими по отношению к растениям-хозяевам. Напротив, растения разных родов из семейства Lamiaceae поражают галлицы, принадлежащие преимущественно к одному роду *Asphondylia* (5 видов из 6), виды которого широко встречаются на растениях разных семейств.

Большинство видов галлиц, принадлежащих к специфическим родам, развиваются на деревьях и кустарниках, обычно в листовых галлах. На буковых (Fagaceae) – 5 видов галлиц из родов *Hartigiola* и *Mikiola* выявлены на буке (*Fagus*) и 1 вид *Macrodiplosis pustularis* на дубе (*Quercus*). На кустарнике таволге (*Spiraea*, Rosaceae) 3 вида галлиц представлены специфическими родами – *Spiromyia*, *Tavolgomomyia* и *Rosomyia*. Также на можжевельнике (*Juniperus*, Cupressaceae) все виды галлиц представлены специфическим родом *Oligotrophus*. Большинство видов галлиц, развивающиеся на древесно-кустарниковых растениях – узкие олигофаги, которые очень широко распространены в пределах ареалов нескольких видов их растений-хозяев. Например, комплекс галлиц, развивающихся на таволге, ныне выявлен в Красноярском крае, на Алтае, в Поволжье и на Кавказе.

В Дагестане доминируют виды галлиц из родов, специфических по отношению к семействам растений, которые составляют 77,8% (28 родов из 36). Особенно интересны галлицы из монотипных родов, которые представлены одним видом, специфическим по отношению к одному роду растения. Доля монотипных родов среди специфических родов галлиц-фитофагов Дагестана, составляет 32,1% (9 родов из 28). Все выявлены на древесно-кустарниковых растениях: *Aschistonyx*, *Monarthropalpis*, *Obolodiplosis*, *Didymomyia*, *Semudobia*, *Spiromyia*, *Tavolgomomyia*, *Marikovskiana* и *Tachomyia*. Комплекс галлиц этих родов свидетельствует об архаичности фауны галлиц данного региона и его бореальном происхождении.

Специфические роды галлиц, развивающиеся только на растениях одного семейства, широко представлены и на травянистых, и на древесных растениях. В Дагестане доля специфических родов (27, в т. ч. 9 монотипных) в числе родов галлиц фитофагов (36) составляет 75%. Наибольшее разнообразие специфических родов галлиц выявлено на астровых (Asteraceae): *Boucheella*, *Dracunculomyia*, *Loewiola*, *Navasiella*, *Ozihincus* и *Seriphidomyia*, из них 4 рода из 6 развиваются только на полынях. Специфическими по отношению к мятликоцветным являются виды из родов *Mayetiola* и *Stenodiplosis*, третий вид из рода *Contarinia* развивается на пшенице (*Trithicum* sp.), но другие виды рода *Contarinia* широко встречаются на растениях разных семейств.

Высокая доля родов галлиц, специфических по отношению роду растений, свидетельствует о архаичных эволюционных связях между растением-хозяином и видом галлицы, а также о древнем происхождении фауны галлиц на данной территории. Подобные значения высокой специфичности галлиц были отмечены в зоне ирано-туранских пустынь, где преобладали виды галлиц, относящиеся к специфическим аридным родам. Группа галлиц, выявленная на амарантовых, сложноцветных и гребенчиковых (Tamaricaceae), произрастающих в Дагестане на участках солончаковых почв вдоль моря, а также в межгорных равнинах и предгорьях, свидетельствует об аридизации флоры. У видов галлиц развиваются морфологические адаптации при освоении растений. В Дагестане выявлено 9 родов галлиц, характерных для зоны пустынь Казахстана и Средней Азии: *Asiodiplosis*, *Careopalpis*, *Pseudokochiomyia*, *Marikovskiana*, *Psectrosema* и 4 рода, специфических по отношению к полыням (*Boucheella*, *Dracunculomyia*, *Navasiella*, *Seriphidomyia*), представленных видами из зоны пустынь и степей. В целом, доля аридных родов

галлиц в фауне Дагестана составляет 36,1% (13 от 36). Виды из этих родов обычно составляют наиболее крупные комплексы галлиц, развивающихся на одном виде растений в разных галлах, иногда одновременно.

Высокая доля специфичности среди гумидных родов галлиц, характерных для лесной зоны, обусловлена обилием видов галлиц, развивающихся на древесно-кустарниковых растениях, а также травянистых растениях зоны умеренного климата, которые доминируют среди растений-хозяев галлиц Дагестана.

Большая доля (43,8%) видов галлиц Дагестана относится к родам, неспецифическим по отношению к растению-хозяину: *Asphondylia* (6 видов), *Contarinia* (3), *Dasineura* (11), *Janetiella* (2), *Lasioptera* (4), *Macrolabis* (1) и *Resseliella* (1), т. е. 28 видов из 64. Эти роды составляют только 16,7% от родового состава галлиц Дагестана (6 из 36), что косвенно свидетельствует о вытеснении этой фауны галлиц более специализированной по отношению к автохтонной растительности, а также об относительно архаичном происхождении фауны галлиц Кавказа в целом (табл. 1).

Таблица 1. Трофические связи галлиц фитофагов Дагестана
Table 1. Trophic relationships of phytophagous gall midges of Dagestan

Семейство и вид растения Family and species of plant	Вид галлицы Species of gall midge	Семейство и вид растения Family and species of plant	Вид галлицы Species of gall midge
Amaranthaceae <i>Bassia prostrata</i>	<i>Pseudokochiomyia mesasiatica</i> П, <i>P. viciae</i> П	Fagaceae <i>Fagus orientalis</i> Lipsky	<i>Hartigiola annulipes</i> (Hartig, 1839)* Л, <i>Mikiola fagi</i> (Hartig, 1839)* Л, М. sp. 1, 2, 3* Л,
<i>Camphorosma monspeliaca</i>	<i>P. camphorosmae</i> П, С	<i>Quercus robur</i>	<i>Macrodiplosis pustularis</i> Л
<i>Kalidium capsicum</i>	<i>Asiodiplosis hodukini</i> П, <i>Careopalpis harenosa</i> Л	Lamiaceae <i>Mentha caucasica</i>	<i>Asphondylia menthae</i> Ц
<i>Petrosimonia triandra</i>	<i>Asiodiplosis petrosimoniae</i> П	<i>Salvia verticillata</i>	<i>A. salviaeflorae</i> Ц
Asteraceae <i>Achillea millefolium</i>	<i>Ozirhincus millefolii</i> Пл	<i>Origanum vulgare</i>	<i>A. hornigi</i> Ц
<i>Artemisia austriaca</i>	<i>Dracunculomyia saissanica</i> П, <i>Navasiella</i> sp. П, <i>Seriphidomyia butakovi</i> П	<i>Thymus marschallianus</i>	<i>A. serpylli</i> Ц
<i>A. campestris</i>	<i>Boucheella artemisiae</i> Ц	<i>T. serpyllum</i>	<i>Janetiella thymi</i> Ц, Л
<i>Centaurea sp</i>	<i>Loewiola centaureae</i> Л	<i>Teucrium chamaedrys</i> , <i>T. polium</i>	<i>A. sp.</i> Ц
Apiaceae <i>Eryngium planum</i>	<i>Lasioptera eryngii</i> С	Oleaceae <i>Fraxinus excelsior</i>	<i>D. fraxini</i> * Л
<i>Heracleum mantegazzianum</i>	<i>Lasioptera umbelliferarum</i> Л, С, <i>Macrolabis heraclei</i> Л	Malvaceae <i>Tilia dasystyla</i> subsp. <i>caucasica</i>	<i>Didymomyia reamuriana</i> * Л
<i>Seseli</i> sp.	<i>L. umbelliferarum</i> Л, С	<i>T. dasystyla</i>	<i>Contarinia tiliarum</i> * Л
Betulaceae <i>Betula litwinowii</i> Doluch., <i>B. pendula</i> Roth	<i>Semudobia betulae</i> (Winnertz, 1853)* Пл	Pinaceae <i>Abies normanniana</i> Spach.	<i>Resseliella piceae</i> Seitner, 1906* Пл
<i>Carpinus betulus</i> (=C. <i>caucasica</i> Grossh.), <i>C. orientalis</i> Mill.	<i>Aschistonyx carpiniculus</i> Rübсаamen, 1917* Л	<i>Picea orientalis</i>	<i>Kaltenbachiola strobi</i> (Winnertz, 1853)* Пл
Boraginaceae <i>Lithospermum officinale</i>	<i>Dasineura lithospermi</i> П	Poaceae <i>Triticum aestivum</i>	<i>Mayetiola destructor</i> Л, <i>Contarinia tritici</i> Ц
Brassicaceae <i>Erysimum aureum</i>	<i>D. sisymbrii</i> Ц	<i>Bromus</i> sp.	<i>Stenodiplosis bromicola</i> Ц
<i>Sisymbrium loeselii</i>	<i>D. bayeri</i> Ц	<i>Echinochloa crus-galli</i> , <i>Panicum miliaceum</i>	<i>S. panici</i> П

Buxaceae <i>Buxus colchica</i> Pojark.	<i>Monarthropalpus flavus</i> (Schrank, 1776)* Л	Rubiaceae <i>Asperula humifusa</i>	<i>D. asperulae</i> Ц, С
Cupressaceae <i>Juniperus foetidissima</i> Willd., <i>J. excelsa</i> Bieb., <i>J. oxycedrus</i> L.	<i>Oligotrophus juniperus</i> (L., 1758)* П	<i>Galium aparine</i>	<i>D. aparines</i> П, С, Ц
Ephedraceae <i>Ephedra procera</i>	<i>Ephedromyia</i> sp. С	Rosaceae <i>Rubus caesius</i>	<i>D. plicatrix</i> Л, <i>Lasioptera rubi</i> С
Euphorbiaceae <i>Euphorbia boissieriaba</i>	<i>D. euphorbium</i> Пл	<i>Spiraea hypericifolia</i>	<i>Rosomyia spiraeae</i> Л, <i>Spiromyia cystiphorae</i> , Л <i>Tavolgomomyia karelini</i> Л
Fabaceae <i>Gleditsia triacanthos</i>	<i>D. gleditchiae</i> * Л	Salicaceae <i>Salix alba</i> L.	<i>Iteomyia caprea</i> (Winnertz, 1853)* Л
<i>Medicago falcata</i> , <i>M. sativa</i>	<i>Contarinia medicaginis</i> Ц	Scrophulariaceae <i>Verbascum</i> sp.	<i>Asphondylia verbasci</i> Ц
<i>Robinia pseudoacacia</i>	<i>Obolodiplosis robiniae</i> * Л	Tamaricaceae <i>Tamarix ramosissima</i>	<i>D. tamaricicarpa</i> Пл, <i>Marikovskiana dentipes</i> С, <i>Psectrosema barbatum</i> С, <i>P. turkmenicum</i> П
<i>Trifolium canescens</i> , <i>T. pratense</i>	<i>D. trifolii</i> Л	Taxaceae <i>Taxacum baccata</i> L.	<i>Taxomyia taxi</i> (Inchbald, 1861)* П

Примечание: * Виды галлиц, отмеченные в рекреационных зонах г. Махачкалы. Типы галлов: Л – листовые, П – почковые, Пл – плодовые или семенные, С – стеблевые, Ц – цветочные

Note: * Species of gall midges recorded in the recreational areas of Makhachkala. Types of galls: Л – leafy, П – bud, Пл – fruit or seed, С – stem, Ц – flower

Разнообразие галлов и уровни пищевой специализации галлиц

Галлицы являются, в основном, узкими олигофагами и монофагами, поэтому нахождение на растениях узнаваемых галлов часто служит вполне достаточным основанием для диагностики вида галлицы. Наиболее характерными по форме являются стеблевые, листовые и почковые галлы, образующиеся из вегетативных почек. Цветочные галлы хорошо заметны по вздувшимся нераспустившимся бутонам в период массового цветения растения. Лепестки бутонов кажутся хрящевидными, белёсыми или, наоборот, покрываются красноватыми пятнами, что также характерно и для некоторых листовых галлов (табл. 1).

Галлицы в Дагестане найдены в листовых галлах (22 вида), цветочных (15), почковых (14), стеблевых (10) и плодовых (5). Определение цветочных галлиц по галлам может быть ошибочным, так как в одинаковых по форме галлах могут развиваться виды галлиц из разных родов. Часто повреждения цветков снаружи незаметны, когда личинки развиваются в корзинках сложноцветных, метелках и колосках злаковых, или иных цветках и соцветиях, которые не изменяются по форме и цвету. Из 5 плодовых галлов – 3 связаны с изменением семени, вместо которого образуется крупное вздутие, полностью заполненное телом личинки (*Ozirhincus millefolii*, *D. euphorbium*, *Resseliella piceae*), при этом оболочка семени не утолщается. Иногда семя деформируется, а его летучки почти редуцируются (*Semudobia betulae*) или на чешуйке шишки образуется специфический галл (*Kaltenbachiola strobili*). Во всех случаях поврежденное семя не формируется.

Разнообразие листовых галлов особенно велико: от паренхимных миноподобных у *Loewiola centaureae* и *Monarthropalpus flavus*; складок листа у *Macrolabis heraclei* и *Dasineura tortrix*; закрученного края листа у *Tavolgomomyia karelini* и *Obolodiplosis robiniae*; до специфических самостоятельных конических толстостенных галлов, как у *Mikiola fagi* и *Rosomyia*

spiraeae. Так же велико разнообразие форм почковых галлов в виде самостоятельных крупных шишковидных наростов специфической формы (*Taxomyia taxi*) или опушения, которое может быть похожим, как на полыни (*Navasiella* sp.), так и на бассии (*Pseudokochiomyia viciae*). В некоторых случаях галлы могут появляться на разных органах растений. Они не имеют постоянной характерной формы, но легко отличимы по цвету и структуре. В фауне Дагестана к таким галлообразователям относится *Dasineura aparines*, повреждающая почки, стебли и цветки на подмареннике (*Galium aparine*), образуя бесформенные беловатые губчатые галлы. Так же разнообразны галлы *Dasineura bayeri*.

Среди галлиц-фитофагов Дагестана можно выделить 4 группы видов, которые отличаются по уровням пищевой специализации. Отмечено 10 видов монофагов, каждый из которых найден только на одном виде растения, 45 – узких олигофагов, встречающихся на нескольких растениях одного рода и 3 – широких олигофага, развивающихся на растениях нескольких родов из одного семейства (табл. 1). Галлиц полифагов, повреждающих растения разных семейств, здесь не обнаружено.

Основу фауны галлиц Дагестана составляют виды с широкими ареалами: голарктическими, панпалеарктическими, еврозападнопалеарктическими, европейско-западносибирско-горносреднеазиатскими бореальными, панноказахстанскими, среди которых доминируют европейские виды.

Анализ видового состава галлиц-фитофагов, выявленных на Кавказе и сопредельных с ним территориях [7-10], свидетельствует об отсутствии родового и видового эндемизма и очень слабой изученности галлиц Кавказа в целом. В данной работе мы не приводим сведений о новых находках более 20 видов галлиц, требующих дополнительного изучения в связи с особенностями их галлообразования на растениях, которые ранее были неизвестны как хозяева галлиц.

В дальнейшем велика вероятность нахождения в Дагестане как широко распространенных европейских видов на ещё неизвестных видах растений автохтонной флоры, так и новых видов на реликтовых, эндемичных и редких растениях Кавказа. Например, находка *Asphondylia menthae* на *Mentha caucasica* позволила установить новые трофические связи для вида – нового для фауны Дагестана и малоизвестного для Кавказа. Так же *Salvia verticillata* L. – ранее неизвестное растение для нового для Кавказа *A. salviaflorae* Fedotova, 2003.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна галлиц Дагестана очень слабо изучена, как и Кавказа в целом. В дальнейшем перспективно выявление разнообразия родов и видов галлиц и уточнение их растений-хозяев, особенно принадлежащих к автохтонной флоре. Основу фауны составляют виды, имеющие западнопалеарктические, европейско-западносибирско-горносреднеазиатские бореальные, туранские и ирано-туранские ареалы с обилием еще неизученных видов ксерофильной фауны.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы искренне признательны Р.А. Муртазалиеву за определение растений-хозяев галлиц; М.М. Мухтарову и С.М. Нахибашеву за организацию полевых поездок и помощь в сборе материала (г. Махачкала) и А.В. Каплиной (г. Санкт-Петербург) за помощь в сборе галлов и выведении имаго.

ACKNOWLEDGMENT

The authors are sincerely grateful to R.A. Murtazaliev for identification of host plants for gall midges; M.M. Mukhtarov and S.M. Nakhbashev for organizing field trips and assistance in collecting material (Makhachkala) and A.V. Kaplina (St. Petersburg) for their help in collecting galls and breeding adults.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Gagné R.J., Jaschhof M. A Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 5th Edition. Digital. 2021, P. 1-813. URL: https://www.ars.usda.gov/ARUserFiles/80420580/Gagne_Jaschhof_2021_World_Cat_5th_Ed.pdf (дата обращения 30.07.2022)
- Мамаев Б.М. Галлицы СССР. 4. Новые виды трибы Lestremiini (Itonididae, Diptera) // Зоологический журнал. 1964. Т. 42. N 5. С. 776-779.
- Мамаев Б.М. Галлицы СССР. 3. Новые виды рода *Winnertzia* Rondani, развивающиеся в почве, мицелии грибов и под разлагающейся корой хвойных деревьев (Itonididae, Diptera) // Зоологический журнал. 1963. Т. 42. N 4. С. 562-573.
- Мамаев Б.М. Галлицы СССР. Новые виды рода *Samptomysia* Kieffer (Itonididae, Diptera) // Зоологический журнал. 1961. Т. 40. N 9. С. 1677-1690.
- Коломеец Т.П., Мамаев Б.М., Зерова М.Д., Нарчук Э.П., Ермоленко В.М., Дьякончук Л.А. Насекомые – галлообразователи культурных и дикорастущих растений европейской части СССР. Двукрылые. Киев: Наукова думка, 1989. 168 с.
- Федотова З.А. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) пустынь и гор Казахстана: морфология, биология, распространение, филогения и систематика. Самара: Самарская ГСХА, 2000. 803 с.

- Miriamian L. Phytophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2011. V. 75. P. 87-106.
- Skuhřavá M., Skuhřavý V., Buhr H.J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Georgia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2013. V. 77. P. 99-137.
- Skuhřavá M., Karimpour Y., Sadeghi H., Gol A., Joghataie M. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Iran: annotated list and zoogeographical analysis // Acta Societatis zoologicae Bohemicae. 2014. V. 78. P. 269-301.
- Skuhřavá M. Checklist of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2016. V. 80. P. 197-199.
- Мамаев Б.М., Кривошеина Н.П. Личинки галлиц. (Сравнительная морфология, биология, определительные таблицы). М.: Наука, 1965. 279 с.
- Афонин А.Н.; Грин С.Л.; Дзюбенко Н.И.; Фролов А.Н. (ред.) Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [DVD-версия]. 2008. URL: <http://www.agroatlas.ru> (дата обращения: 26.07.2022)
- Ширяева Н.В. Членистоногие лесных насаждений Северного Кавказа и управление их численностью. Сочи, 2004. 253 с.
- Магомедова А.А., Сапукова А.Ч., Мурсалов С.М. Озеленение города Махачкалы // Научный журнал КубГАУ. 2015. N 112. С. 99-112. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ozelenenie-goroda-mahachkaly> (дата обращения: 22.07.2022)
- Мартынов В.В., Никулина Т.В., Шохин И.В., Терсков Е.Н. Материалы к фауне инвазивных насекомых Предкавказья // Полевой журнал биолога. 2020. Т. 2. N 2. С. 99-122.
- Ellis W.N. Leafminers and plant galls of Europe. Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi. 2020, Amsterdam, The Netherlands. URL: <https://bladmineerders.nl> (дата обращения: 21.07.2022)
- Федотова З.А. К фауне галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) Среднего Поволжья // Бюллетень Самарская Лука. 1999. N 9-10. С. 61-82.
- Мамаева Х.П., Мамаев Б.М. Галлицы. В кн.: Насекомые и клещи вредители сельскохозяйственных культур. Т. 4. Перепончатокрылые и двукрылые. Л.: Наука, 1981. С. 68-98.
- Агафонова З.Я. Биологический контроль в защите растений. М: Россельхозиздат, 1968. 104 с.
- Duso C., Skuhřavá M. First record of *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera Cecidomyiidae) galling leaves of *Robinia pseudoacacia* L. (Fabaceae) in Italy and Europe // Frustula Entomologica. 2003. V. 25 (2002). N 38. P. 117-122.
- Стрюкова Н.М. Аборигенные и инвазивные членистоногие и их естественные враги в парках Республики Крым // Биология растений и садоводство: теория, инновации. 2016. N 142. С. 186-193.
- Белицкая М.Н., Грибуст И.П., Блюм К.Я. Инвазивные вредители древесных растений сем. Fabaceae в насаждениях Нижневолжского региона // Научно-агрономический журнал. 2019. N 3. С. 19-23. DOI: 10.34736/FNC.2019.106.3
- Gubin A.I. Four invasive alien phytophagous insects new to Armenia // Phytoparasitica. 2001. V. 49. P. 163-166. DOI: 10.1007/s12600-020-00853-0
- Zimowska B., Viggiani G., Nicoletti R., Furmańczyk A., Vecchimanzi A., Kot I. First report of the gall midge *Asphondylia serpylli* on thyme (*Thymus vulgaris*), and identification of the associated fungal symbiont // Annals of Applied Biology. 2017. V. 171. P. 89-94.
- Аникин В.В., Никельшпарг М.И. Первая находка в России галлицы-галлообразователя *Asphondylia serpylli* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) с тимьяна *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae) // Бюллетень ботанического сада

- Саратовского государственного университета. 2017. Т. 15. N 4. С. 57-59. DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-57-5927
26. Dorchin N., Freidberg A. The gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Apiaceae in Israel // *Zootaxa*. 2011. V. 3044. N 1. P. 28-48. DOI: 10.11646/zootaxa.3044.1.2
27. Yegorenkova E., Yefremova Z. Notes on *Lasioptera rubi* (Schrank) (Diptera: Cecidomyiidae) and its larval parasitoids (Hymenoptera) on raspberries in Russia // *Entomologica Fennica*. 2016. V. 27. N 1. P. 15-22. DOI: 10.33338/ef.84655
28. Баранчиков Ю.Н., Скуграва М., Скуграви В. Дендрофильные галлицы (Diptera, Cecidomyiidae) юга Красноярского Края и Республик Хакасия и Тыва // *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии*. 2012. Т. 200. С. 16-26.
29. Темрешев И.И. Адвентивные виды насекомых Сайрам-Угамского государственного национального природного парка, Казахстан // *Acta Biologica Sibirica*. 2017. N 3. С. 12-22. DOI 10.14258/abs.v3i3.3626
30. Щуров В.И. Новые насекомые-инвайдеры (Arthropoda: Insecta) в лесонасаждениях Северо-Западного Кавказа // *Горные экосистемы и их компоненты: Материалы IV Международной конференции, посвященной 80-летию основателя ИЭГТ КБНЦ РАН чл.-корр. РАН А.К. Темботова и 80-летию Абхазского государственного университета*. Нальчик: Издательство М. и В. Котляровых (ООО «Полиграфсервис и Т»), 2012. С. 172-174.
31. Федотова З.А. Новые и малоизвестные для фауны России виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) из Среднего Поволжья // *Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества*. 2019. Т. 15. С. 20-32.
32. Hansen S.O., Hattendorf J., Wittenberg R., Reznik S.Ya., Nielsen C., Ravn N.P., Nentwig W. Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus // *European Journal of Entomology*. 2006. N 103. P. 387-395. DOI: 10.14411/eje.2006.052
33. Федотова З.А. Обзор галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся на полянах в Палеарктике, с описанием новых таксонов по материалам из Казахстана и Туркменистана. Сообщение 1. *Boucheilla* и *Arenaromyia* gen.n. // *Зоологический журнал*. 1999. Т. 78. N 5. С. 580-595.
34. Федотова З.А. Фауна, трофические связи и распространение галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся на растениях класса гнетовых (Gnetopsida) // *Промышленная ботаника*. 2019. Т. 19. N 3. С. 27-39.
- of cultivated and wild plants in the European part of the USSR. Diptera]. Kiev, Naukova Dumka Publ., 1989, 168 p. (In Russian)
6. Fedotova Z.A. *Gallitsy-fitofagi (Diptera, Cecidomyiidae) pustyn' i gor Kazakhstana: morfologiya, biologiya, rasprostraneniye, filogeniya i sistematika* [Phytophage gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of deserts and mountains of Kazakhstan: morphology, biology, distribution, phylogeny and systematics]. Samara, Samara State Agricultural Academy Publ., 2000, 803 p. (In Russian)
7. Mirumian L. Phytophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2011, vol. 75, pp. 87-106.
8. Skuhrová M., Skuhrový V., Buhr H.J. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Georgia. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2013, vol. 77, pp. 99-137.
9. Skuhrová M., Karimpour Y., Sadeghi H., Gol A., Joghataie M. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Iran: annotated list and zoogeographical analysis. *Acta Societatis zoologicae Bohemicae*. 2014, vol. 78, pp. 269-301.
10. Skuhrová M. Checklist of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Turkey. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2016, vol. 80, pp. 197-199.
11. Mamaev B.M., Krivosheina N.P. *Lichinki gallits. (Sravnitel'naya morfologiya, bio-logiya, opredelitel'nyye tablitsy)* [Larvae of gall midges. (Comparative morphology, biology, key tables)]. Moscow, Nauka Publ., 1965, 279 p. (In Russian)
12. Afonin A.N., Green S.L., Dzyubenko N.I., Frolov A.N. (ed.) *Agroekologicheskiy atlas Rossii i sopredel'nykh stran: ekonomicheski znachimyye rasteniya, ikh vrediteli, bolezni i sornyye rasteniya* [Agroecological atlas of Russia and neighboring countries: economically significant plants, their pests, diseases and weeds [DVD version]. 2008. (In Russian) Available at: <http://www.agroatlas.ru> (accessed 26.07.2022)
13. Shiryaeva N.V. *Chlenistonogiye lesnykh nasazhdeniy Severnogo Kavkaza i upravleniye ikh chislennost'yu* [Arthropods of forest plantations of the North Caucasus and their population management]. Sochi, 2004, 253 p. (In Russian)
14. Magomedova A.A., Sapukova A.Ch., Mursalov S.M. Landscaping of the city of Makhachkala. *Nauchnyy zhurnal KubGAU* [Scientific journal of KubGAU]. 2015, no. 112, pp. 99-112. (In Russian) Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ozelenenie-gorodamahachkaly> (accessed 22.07.2022)
15. Martynov V.V., Nikulina T.V., Shokhin I.V., Terskov E.N. Materials on the fauna of invasive insects of Ciscaucasia. *Polevoy zhurnal biologa* [Field journal of a biologist]. 2020, vol. 2, no. 2, pp. 99-122. (In Russian)
16. Ellis W.N. Leafminers and plant galls of Europe. *Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi*. 2020, Amsterdam, The Netherlands. Available at: <https://bladmineers.nl> (accessed 21.07.2022)
17. Fedotova Z.A. To the fauna of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of the Middle Volga. *Byulleten' Samarskaya Luka* [Bulletin Samarskaya Luka]. 1999, no. 9-10, pp. 61-82. (In Russian)
18. Mamaeva Kh.P., Mamaev B.M. [Gall midges]. In: *Nasekomye i kleshchi vrediteli sel'sko-khozyaystvennykh kul'tur. T. 4. Pereponchatokrylyye i dvukrylyye* [In: Insects and mites pests of agricultural crops. T. 4. Hymenoptera and Diptera]. Leningrad, Nauka Publ., 1981, pp. 68-98. (In Russian)
19. Agafonova Z.Ya. *Biologicheskiy kontrol' v zashchite rasteniy* [Biological control in plant protection]. Moscow, Rosselkhozizdat Publ., 1968, 104 p. (In Russian)
20. Duso C., Skuhrová M. First record of *Obolodiplosis robiniae* (Haldeman) (Diptera Cecidomyiidae) galling leaves of Robinia pseudoacacia L. (Fabaceae) in Italy and Europe. *Frustula Entomologica*. 2003, vol. 25 (2002), no. 38, pp.117-122.
21. Stryukova N.M. Native and invasive arthropods and their natural enemies in the parks of the Republic of Crimea.

- Biologiya rasteniy i sadovodstvo: teoriya, innovatsii [Plant Biology and Gardening: Theory, Innovations]. 2016, no. 142, pp. 186-193.
22. Belitskaya M.N., Gribust I.R., Blyum K.Ya. Invasive pests of woody plants of the family. Fabaceae in plantations of the Lower Volga region. Scientific and agronomic journal, 2019, no. 3, pp. 19-23. (In Russian) DOI: 10.34736/FNC.2019.106.3
23. Gubin A.I. Four invasive alien phytophagous insects new to Armenia. *Phytoparasitica*. 2001, vol. 49, pp. 163-166. DOI: 10.1007/s12600-020-00853-0
24. Zimowska B., Viggiani G., Nicoletti R., Furmańczyk A., Becchimanzi A., Kot I. First report of the gall midge *Asphondylia serpylli* on thyme (*Thymus vulgaris*), and identification of the associated fungal symbiont. *Annals of Applied Biology*. 2017, vol. 171, pp. 89-94.
25. Anikin V.V., Nickelsparg M.I. The first discovery in Russia of gall midge *Asphondylia serpylli* Kieffer (Diptera, Cecidomyiidae) from thyme *Thymus serpyllum* L. (Lamiaceae). *Bulletin of the Botanical Garden of the Saratov State University*, 2017, vol. 15, no. 4, pp. 57-59. (In Russian) DOI: 10.18500/1682-1637-2017-15-4-57-5927
26. Dorchin N., Freidberg A. The gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Apiaceae in Israel. *Zootaxa*, 2011, vol. 3044, no 1, pp. 28-48. DOI: 10.11646/zootaxa.3044.1.2
27. Yegorenkova E., Yefremova Z. Notes on *Lasioptera rubi* (Schrank) (Diptera: Cecidomyiidae) and its larval parasitoids (Hymenoptera) on raspberries in Russia. *Entomologica Fennica*, 2016, vol. 27, no. 1, pp. 15-22. DOI: 10.33338/ef.84655
28. Baranchikov Yu.N., Skuhravá M., Skughavý V. Dendrophilic gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of the south of the Krasnoyarsk Territory and the Republics of Khakassia and Tyva. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii* [Bulletin of the St. Petersburg Forestry Academy]. 2012, vol. 200, pp. 16-26. (In Russian)
29. Temreshev I.I. Adventive insect species of the Sairam-Ugam State National Natural Park, Kazakhstan. *Acta Biologica Sibirica*, 2017, no. 3, pp. 12-22. (In Russian) DOI: 10.14258/abs.v3i3.3626
30. Shchurov V.I. Novyye nasekomye-invydery (Arthropoda: Insecta) v lesonasazhdeniyakh Severo-Zapadnogo Kavkaza [New Insect Invaders (Arthropoda: Insecta) in Forest Plantations of the Northwestern Caucasus]. *Gornyye ekosistemy i ikh komponenty: Materialy IV Mezhdunarodnoy konferentsii, posvyashchennoy 80-letiyu osnovatelya IEGT KBNTS RAN chl.-korr. RAN A.K. Tembotova i 80-letiyu Abkhazskogo gosudarstvennogo universiteta* [Mountain Ecosystems and Their Components: Proceedings of the IV International Conference dedicated to the 80th anniversary of the founder of IEGT KBNTs RAS Corresponding Member. RAS A.K. Tembotov and the 80th anniversary of the Abkhaz State University]. Nalchik, M. and V. Kotlyarov Publ., 2012, pp. 172-174. (In Russian)
31. Fedotova Z.A. New and little-known for the fauna of Russia species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from the Middle Volga region. In: *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva* [Proceedings of the Stavropol branch of the Russian Entomological Society]. 2019, vol. 15, pp. 20-32. (In Russian)
32. Hansen S.O., Hattendorf J., Wittenberg R., Reznik S.Ya., Nielsen C., Ravn H.P., Nentwig W. Phytophagous insects of giant hogweed *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) in invaded areas of Europe and in its native area of the Caucasus. *European Journal of Entomology*, 2006, no. 103, pp. 387-395. DOI: 10.14411/eje.2006.052
33. Fedotova Z.A. A review of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) developing on polynyas in the Palearctic, with a description of new taxa based on materials from Kazakhstan and Turkmenistan. Message 1. *Boucheella* and *Arenaromyia* gen.n. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological journal]. 1999, vol. 78, no. 5, pp. 580-595. (In Russian)
34. Fedotova Z.A. Fauna, trophic relationships and distribution of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) developing on plants of the Gnetopsida class. *Promyshlennaya botanika* [Industrial Botany]. 2019, vol. 19, no. 3, pp. 27-39. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Зоя А. Федотова, Гульнара М. Нахибашева, Гульнара М. Мухтарова и Азиза Г. Гасангаджиева приняли участие в сборе галлов, выведении имаго и провели анализ полученных данных. Зоя А. Федотова определила видовой состав галлиц и написала рукопись.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Zoya A. Fedotova, Gylunara M. Nakhibasheva, Gulnara M. Mukhtarova and Aziza G. Gasangadzhiyeva took part in the collection of galls, rearing adults and analyzed the data obtained. Zoya A. Fedotova determined the species composition of gall midges and wrote the manuscript.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Зоя А. Федотова / Zoya A. Fedotova <https://orcid.org/0000-0002-8888-5979>

Гульнара М. Нахибашева / Gylunara M. Nakhibasheva <https://orcid.org/0000-0001-9356-9033>

Гульнара М. Мухтарова / Gulnara M. Mukhtarova <https://orcid.org/0000-0001-8232-2115>

Азиза Г. Гасангаджиева / Aziza G. Gasangadzhiyeva <https://orcid.org/0000-0002-7210-6571>

Оригинальная статья / Original article
УДК 597/599;591.343
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-54-62

Влияние pH на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis*

Джамия М. Гамидова, Аминат И. Рабаданова
Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Джамия М. Гамидова, аспирант кафедры зоологии и физиологии, Дагестанский государственный университет; 367000 Россия, г. Махачкала, ул. Дзержинского, 12.
Тел. +79896747149
Email djamka_90@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0460-9895>

Формат цитирования

Гамидова Дж.М., Рабаданова А.И. Влияние pH на эмбриональное и личиночное развитие малоазиатской лягушки, *Rana macrocnemis* // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 54-62. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-54-62

Получена 3 февраля 2022 г.
Прошла рецензирование 26 апреля 2022 г.
Принята 24 мая 2022 г.

Резюме

Цель. Изучить влияние различных значений pH на особенности эмбрионального и личиночного развития *Rana macrocnemis*.

Материал и методы. В работе использовались фрагменты из 6–7 кладок *R. macrocnemis*, собранных на территории Предгорного Дагестана. Эксперимент включал две серии опытов: в 1-й серии изучался весь цикл эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки, а во 2-й – только постэмбриональное развитие *R. macrocnemis*. Икринки поштучно размещались в контейнеры с различными значениями pH (4.0, 5.0 и 9.0).

Результаты. Наиболее уязвимыми периодами в развитии *R. macrocnemis* являются стадии нейрулы, формирования конечностей и метаморфоза. При pH 4.0 снижается потребление кислорода личинками, что сопровождается угнетением пищевого поведения и снижением интенсивности обменных процессов. Кроме того, pH 4.0 оказывает негативное влияние на выживаемость эмбрионов и личинок. При pH 5.0 отмечены изменения, несущие в основном адаптивный характер. На фоне ускоренного развития эмбрионов при этих значениях pH отмечается значительное снижение длины и массы их тела. С переходом к личиночному развитию наблюдается увеличение размеров тела на фоне небольшого прироста массы. Отмечено также удлинение продолжительности периода от начала формирования конечностей до окончания метаморфоза.

Заключение. Полученные данные могут быть использованы при мониторинге уровня кислотности среды и содержания кислорода в естественных водоемах в период нереста, что поможет внести ясность в вопрос о сокращении численности малоазиатской лягушки на территории Дагестана.

Ключевые слова

Эмбриональное развитие, личинки, *Rana macrocnemis*, онтогенез, абиотические факторы, pH.

The effect of pH on embryonal and larval development of the Caucasian Brown Frog, *Rana macrocnemis*

Jamilya M. Gamidova and Aminat I. Rabadanova

Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Jamilya M. Gamidova, post-graduate student, Department of Zoology and Physiology, Dagestan State University; 12 Dzerzhinsky St, Makhachkala, Russia 367000.

Tel. +79896747149

Email djamka_90@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0460-9895>

How to cite this article

Gamidova J.M., Rabadanova A.I. The effect of pH on embryonal and larval development of the Caucasian Brown Frog, *Rana macrocnemis*. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 54-62. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-54-62

Received 3 February 2022

Revised 26 April 2022

Accepted 24 May 2022

Abstract

Aim. To study the effect of different pH values on the characteristics of the embryonic and larval development of *Rana macrocnemis*.

Material and methods. Fragments from 6–7 clutches of *R. macrocnemis* collected on the territory of Foothill Dagestan were used in the work. The experiment included two series of experiments: in the 1st series, the entire cycle of embryonic-larval development of the *R. macrocnemis* frog was studied, and in the 2nd, only the postembryonic development of *R. macrocnemis* was studied. Eggs were individually placed in containers with different pH values (4.0, 5.0, and 9.0).

Results. The most vulnerable periods in the development of *R. macrocnemis* are the stages of neurula, limb formation, and metamorphosis. At pH 4.0, oxygen consumption by larvae decreases, accompanied by suppression of feeding behavior and a decrease in the intensity of metabolic processes. In addition, pH 4.0 has a negative effect on the survival of embryos and larvae. At pH 5.0, changes are noted that are mainly of an adaptive nature. Against the background of the accelerated development of embryos at these pH values, a significant decrease in the length and weight of their body is noted. With the transition to larval development, an increase in body size is observed against the background of a small increase in weight. An elongation of the duration of the period from the beginning of the formation of limbs to the end of metamorphosis was also noted.

Conclusion. The data obtained can be used in monitoring the level of acidity of the environment and the oxygen content in natural water bodies during the spawning period, which will help clarify the issue of the reduction in the number of *R. macrocnemis* frogs in Dagestan.

Key Words

Embryonic development, larvae, *Rana macrocnemis*, ontogenesis, abiotic factors, pH.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы во многих странах отмечено сокращение численности некоторых видов земноводных в окрестностях населенных пунктов [1; 2]. Поскольку остается непонятным обусловлено ли это изменением климатическими факторами, приводящими к аридизации климата, или антропогенным влиянием, сопровождающимся загрязнением окружающей среды [3-5], возникает необходимость поиска возможных причин этого явления. Одним из важнейших абиотических факторов, влияющих на развитие обитателей водоемов, является кислотность среды, сезонные колебания которой отражают биологические процессы в водоемах. Антропогенное воздействие, повышающее кислотность водоемов, относят к одной из причин глобального сокращения численности земноводных, вследствие закисления поверхностных вод кислотными дождями, содержащими до 90% соединений серы техногенного происхождения. Кислотность атмосферных осадков определяется концентрацией ионов водорода, а основным кислотным агентом является серная кислота [3; 6; 7].

Амфибии очень чувствительны к изменениям факторов окружающей среды, что связано с их широким распространением, двухфазностью жизненного цикла и высокой проницаемостью покровов. Большинство амфибий размножаются в небольших прудах, где могут подвергаться воздействию повышенных концентраций ионов водорода особенно ранней весной во время и сразу после таяния снега. Поскольку именно на это время приходится размножение и начало развития многих видов амфибий, то становится очевидным, что кислотность среды может влиять на их численность. Тем более, что ранее на бесхвостых земноводных было установлено, что особенно восприимчивы к кислотности их эмбриональные стадии [8].

Исследования различных авторов свидетельствуют об увеличении эмбриональной смертности и снижении процента успешного вылупления при низких значениях pH [9-11]. Помимо повышенной смертности, у головастика могут проявляться различные сублетальные реакции при хроническом и остром воздействии низких pH, что ставит под угрозу долгосрочную выживаемость амфибий в подкисленных местах обитания. Важным следствием влияния pH также является мобилизация токсичных металлов в водной среде (алюминия, кадмия), повышенная концентрация которых может влиять как на эмбриональное, так и на личиночное развитие у бесхвостых амфибий [12-14].

Несмотря на наличие сведений о негативном влиянии низких значений pH на развитие земноводных, данный вопрос остается плохо изученным, поскольку многие авторы указывают на специфичность чувствительности некоторых видов амфибий к действию высоких концентраций ионов водорода в среде [7; 15]. В изученной нами литературе мы не обнаружили данных об особенностях влияния pH на развитие такого широко распространенного вида, как малоазиатская лягушка (*Rana macracnemis* Boulenger, 1885). Важно отметить, что в последние годы явно намечается тенденция к сокращению численности этого вида в некоторых районах Дагестана [16; 17]. В связи с вышеизложенным актуальным представляется изучение вопроса о влиянии pH на выживаемость этого вида, а также возможность использования *R. macracnemis* в качестве тест-объекта биоиндикации окружающей среды на основе изучения

влияния различных значений pH на особенности ее эмбрионального и личиночного развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Условия содержания и выращивания эмбрионов и личинок Rana macracnemis

Для понимания механизмов формирования адаптаций у амфибий к существованию в изменяющихся условиях среды нами была изучена жизнеспособность эмбрионов и личинок малоазиатской лягушки на основе оценки темпов их роста, развития и выживаемости. Исследования проводились с конца февраля по июль 2020 г. В работе использовались фрагменты из 6–7 только что отложенных кладок *R. macracnemis* (3200 икринок), собранных на территории Предгорного Дагестана (с. Ерс, Табасаранский район, высота 600 м над ур. м. и с. Дылым Казбековского района, 860 м над ур. м.). Эксперимент включал две серии опытов, в которых использовалось по восемь контейнеров, размером 35x25x35 (42 л). В первой серии изучался весь цикл эмбрионально-личиночного развития малоазиатской лягушки от недавно отложенных икринок до окончания метаморфоза (полная резорбция хвоста). Для этого икринки размещались поштучно в шесть экспериментальных контейнеров с различными значениями пониженной (4.0 и 5.0) и повышенной (9.0) pH, а также в два контрольных контейнера с обычной для природных водоемов pH (7.5–8.2). Во второй серии исследовалось только постэмбриональное развитие *R. macracnemis*, для чего личинки (выращивались при нормальной pH) сразу после их перехода к активному питанию размещались в контейнеры с различными значениями pH (4.0, 5.0 и 9.0). Плотность посадки составила 200 икринок (в первой серии) и 200 головастиков (во второй серии) на 25 л воды.

Объекты содержались в фильтрованной воде, полностью заменявшейся каждый день. Личинок после перехода на экзогенное питание кормили листьями шпината, предварительно ошпаренными кипятком, и аквариумным кормом для рыб. Во время вылупления личинок из икринок, при их переходе к активному питанию и на стадиях формирования конечностей производили измерение следующих параметров воды: процент насыщения кислородом (с помощью микропроцессорного портативного оксиметра Hanna "HI 9145"), температуру (с помощью аквариумных термометров "Barbus"), а также кислотность (с использованием карманного pH метра – pH Meterrange 0.00–14.00). Поскольку известно, что уровень pH постоянно меняется в зависимости от многих факторов, тестовые значения pH создавались и поддерживались путем добавления H_2SO_4 и NaOH, которые готовились из 0,1N стандарт/фильтров фиксаналя после каждой смены воды. Измерение pH в контейнерах производилось 4 раза в день. При этом его изменения были незначительными.

В ходе эксперимента температура в помещении увеличивалась от 18°C в начале развития до 26°C – в конце. Подобное изменение температурного режима характерно и для природных условий. Концентрация кислорода в чистой фильтрованной воде в контейнерах при температуре около 24°C составляла 7.9 мг/л. Дополнительное снабжение воды кислородом не производилось, поскольку по литературным данным такая процедура не улучшает условий для развития икры и головастиков, так как связана с их сильным

стрессом [18]. При измерении содержания кислорода было учтено количество особей на единицу объема (250 мл на 2 головастика). Это соотношение поддерживалось на протяжении всего эксперимента.

Измерение морфометрических параметров

На стадиях эмбриогенеза и личиночного развития у 20 случайно выловленных икринок и личинок в каждой серии при различных рН производилось измерение линейно-весовых параметров. Для измерения общей длины икринок и эмбрионов использовали видеочувствительный "TourCam 14.0 MP", который встраивали в стереоскопический микроскоп МСП-1 "ЛОМО". Полученные изображения обрабатывались с помощью программного обеспечения TopView. Для измерения общей длины личинок использовали штангенциркуль Electronic Digitalcaliper "ДЕКО" (с точностью 0.1 мм). Масса тела икринок измерялась с помощью торсионных весов "VT-500", вес личинок определялся с помощью электронных весов "Масса-К" (с погрешностью 0.005 г) [19]. Стадии развития (12 – гастрюла, 13 – нейрула, 25–42 – формирование конечностей и 43–46 – резорбция хвоста) определяли по К.Л. Госнеру [20]. Наш выбор именно этой таблицы стадий развития обусловлен простотой её использования в наших условиях. После окончания экспериментов сеголетки лягушек были выпущены в природные биотопы.

Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программного инструмента Microsoft Excel 7.0. Вычислялись средние значения и стандартное отклонение ($M \pm SD$). Статистическая значимость различий средних значений оценивалась при помощи критерия Стьюдента. Использовался метод малых выборок.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Уже на ранних стадиях развития икры (2-е сутки) малоазиатской лягушки нами были отмечены различия в темпах её развития. На этом этапе при нормальной кислотности (контроль) 92% икринок находилось на стадии 12 (поздняя гастрюла). В средах с повышенными и пониженными значениями рН на этой стадии находилось значительно меньшее число икринок. Причем, чем ниже был уровень рН, тем меньший процент икринок находился на этой стадии: рН 9.0 (50%) → рН 5.0 (42%) → рН 4.0 (30%).

У значительной части эмбрионов, содержащихся в средах с экспериментальными значениями рН, начало нейруляции (стадия 13) происходило в ускоренном темпе. Так, уже через 40 часов после начала инкубации икры при рН = 4.0, 5.0

и 9.0 было зафиксировано 70, 58 и 50% эмбрионов (соответственно), находящихся на этой стадии. В то время как в контрольных условиях в этот же период на стадии нейруляции находились всего 6% эмбрионов.

Содержание икринок в средах с различными значениями рН оказывало влияние и на сроки вылупления личинок. В экспериментальных условиях начало вылупления приходилось на более ранние сроки (спустя 53 часа после начала инкубации), чем в контроле. Так, к этому времени в контроле отмечалось лишь незначительное число вылупившихся личинок (2.5%), в то время как при рН = 5.0 и 9.0 число вылупившихся личинок оказалось намного выше и составило 22.0 и 14.0% соответственно. В среде с рН 4.0 вылупления личинок вообще не наблюдалось. Наибольшее число личинок вылуплялось спустя 81 час после начала инкубации. В контроле и при рН 9.0 их число было 98 и 95% соответственно, а при рН 5.0 – только 80%.

Активное питание головастика начинается после расходования запасов желтка и прорыва рта (стадия 21). Начиная с этого периода, головастики интенсивно потребляют пищу, необходимую для их дальнейшего роста и развития. По полученным нами данным пик перехода к активному питанию в двух контрольных сериях опыта был отмечен на 5-е сутки (точнее спустя 105 часов после начала инкубации).

Средняя длительность периода формирования передних и задних конечностей (стадии 25–42) у личинок *R. macrocnemis* в первой серии опытов при рН 5.0 и 9.0 была удлинённой и составила 31 и 24 дня соответственно (против 19 дней в контроле). Средняя длительность периода от начала формирования конечностей до окончания метаморфоза (стадии 25–46) в среде с рН 5.0 составляла 36 дней, рН 9.0 – 30 дней, а в контроле – всего 24 дня.

Во второй серии опытов средняя длительность периода формирования конечностей (стадии 25–42) имела сходные с первой серией значения. Она убывала в следующем ряду: рН 4.0 (36 дней) → рН 5.0 (32 дня) → рН 9.0 (30 дней) → контроль (24 дня). Во второй серии средняя длительность периода от начала формирования конечностей до окончания метаморфоза была несколько выше, чем в первой, в обоих и в кислой (рН 5.0) и щелочной средах (рН 9.0). В среде с наиболее низкой рН (4.0) все головастики погибли, не дожив до окончания метаморфоза.

Выживаемость головастика малоазиатской лягушки в контроле и в экспериментальных растворах различной рН представлена в таблице 1.

Таблица 1. Выживаемость (%) эмбрионов и личинок малоазиатской лягушки при их содержании в средах с различными значениями рН

Table 1. Survival (%) of embryos and larvae of the *Rana macrocnemis* when kept in media with different pH values

Кислотность Acidity	1-я серия опытов 1st series of experiments						2-я серия 2nd series		
	Д / С	Г / G	Н / N	В / H	А / A	Ф / L	М / M	Ф / L	М / M
рН = 7.5–8.2	100	100	100	98	98	65	50	80	50
рН = 4.0	100	90	50	0	0	0	0	50	0
рН = 5.0	100	98	80	80	80	50	26	50	25
рН = 9.0	100	100	100	98	98	65	45	80	45

Примечание: Д – дробление, Г – гастрюла, Н – нейрула, В – вылупление, А – активное питание,

Ф – формирование конечностей, М – метаморфоз

Note: C – cleavage, G – gastrula, N – neurula, H – hatching, A – active feeding, L – limb formation, M – metamorphosis

Во всех экспериментальных растворах, кроме pH 4.0, отмечался достаточно высокий процент выживаемости эмбрионов. Переломными этапами в развитии *R. macrocnemis* являлись стадии нейрулы и формирования конечностей. Именно на этих стадиях происходило резкое снижение выживаемости эмбрионов и личинок. Начиная со стадии нейрулы, в среде с pH 5.0 (1-я серия опытов) 20% яиц переставали развиваться. В этой же серии опытов на стадии формирования конечностей (25–42) гибнет ещё 30% особей. До окончания метаморфоза вообще доживали лишь 26%. Во второй серии опытов к концу стадии формирования конечностей выживаемость головастика была 50%, а к окончанию метаморфоза – 25%.

В среде с наиболее кислой средой (pH 4.0) в первой серии опытов только половина яиц продолжала развиваться после прохождения стадии нейрулы, и никто не доживал до окончания эмбриогенеза. Во второй серии до окончания стадии формирования конечностей доживало лишь 50% головастика, а на метаморфозе вообще никто не выживал.

Изменения в размерах и весе у икринок, эмбрионов и головастика при различных pH в двух сериях опыта отображены на рисунке 1. Некоторое увеличение размеров эмбрионов на стадии нейрулы наблюдалось при pH 9.0. В других вариантах опыта на этой стадии отмечалось лишь снижение линейно-весовых параметров.

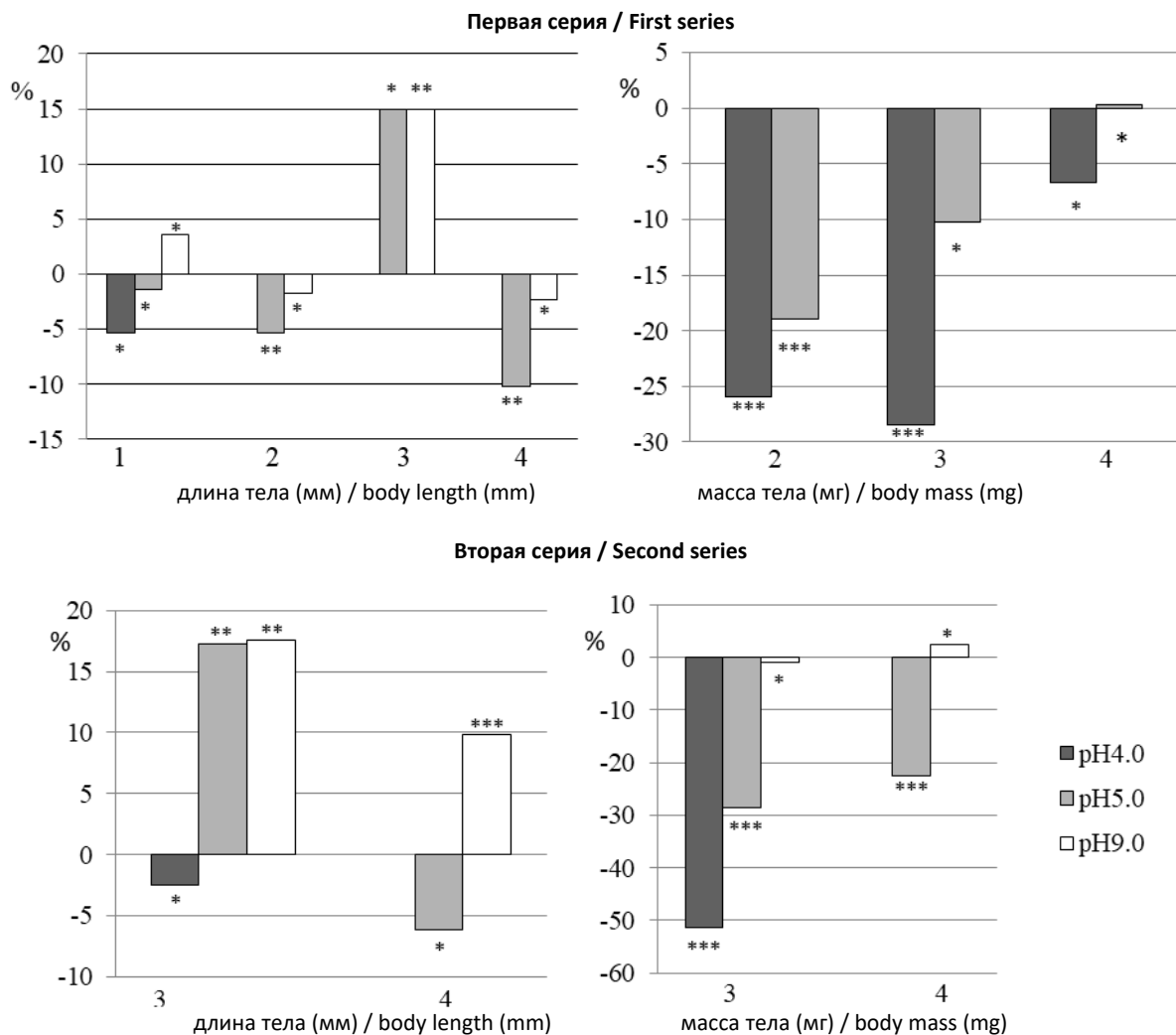


Рисунок 1. Влияние различных значений pH на общую длину и вес эмбрионов и головастика *Rana macrocnemis* (% по отношению к контролю)

1 – Нейрула; 2 – Вылупление; 3 – Формирование конечностей; 4 – Метаморфоз. Различия достоверны при * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$ и *** $p < 0.001$

Figure 1. Influence of different pH values on the total length and weight of *Rana macrocnemis* embryos and tadpoles (% relative to control)

1 – Neurula; 2 – Hatching; 3 – Formation of limbs; 4 – Metamorphosis. Differences are significant at * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, and *** $p < 0.001$

В первой серии опытов в экспериментальных растворах наиболее существенные отклонения от нормы по общей длине головастика были отмечены к окончанию стадии формирования конечностей. В этот

период при pH 5.0 и 9.0 их размеры были выше контрольных значений в среднем на 15% ($p < 0.05$). Однако к завершению метаморфоза у головастика, содержащихся в более кислой среде (pH 5.0), длина

тела уменьшалась по сравнению с контролем на 10.2% ($p < 0.001$), тогда как в щелочной среде (pH 9.0) отличия от контроля были недостоверными.

Во второй серии опытов отмечалась сходная картина, за исключением того, что к окончанию стадии формирования конечностей длина тела у головастика, содержащегося в среде с pH 9.0, была достоверно выше контрольных значений (9.8%; $p < 0.01$).

По весовым параметрам нами также были отмечены существенные отличия от контроля. Так, в первой серии опытов сразу же после вылупления личинок их средние значения веса были достоверно ($p < 0.001$) ниже контроля (на 25.9% при pH 5.0 и на 19.0% при pH 9.0). В среде с pH 5.0 к окончанию стадии формирования конечностей личинки имели

пониженные средние значения массы тела (на 15.0% от нормы; $P < 0.01$), тогда как при pH 9.0 весовые параметры головастика были близки к таковым у контроля. Однако к завершению метаморфоза масса тела при обеих экспериментальных значениях pH существенно не отличалась от контроля. Во второй серии опытов динамика массы тела имела схожий, но более выраженный характер.

Содержание кислорода в воде при всех значениях кислотности постепенно снижалось по мере развития головастика вплоть до начала их метаморфоза. Однако при разных значениях pH эта тенденция была выражена в различной степени. В контрольных и щелочных растворах это снижение было выражено более сильно, чем в кислых (рис. 2).

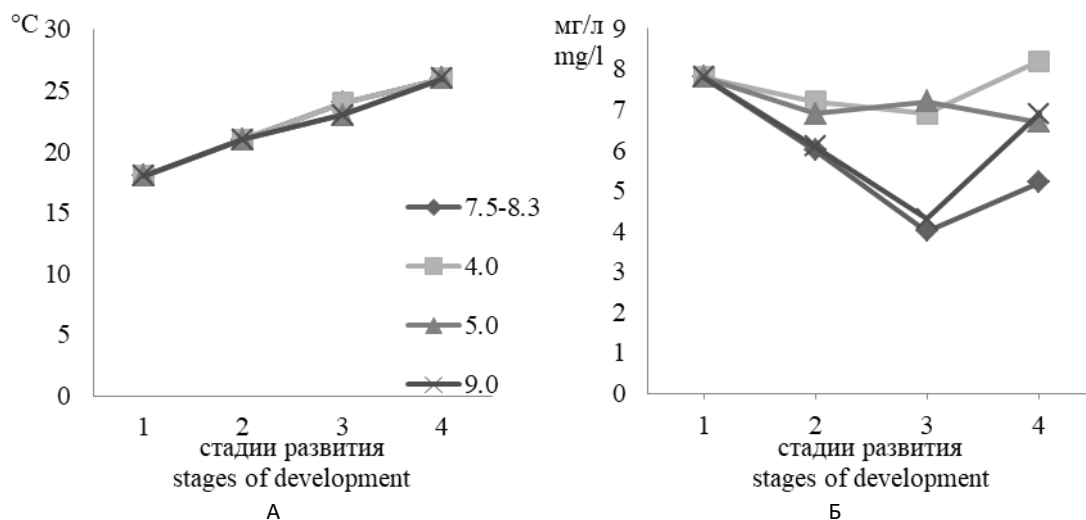


Рисунок 2. Изменение температуры (А) и содержания кислорода (Б) на различных этапах эмбрионального и личиночного развития *Rana macrocnemis* в зависимости от содержания ионов водорода 1 – Вылупление; 2 – Активное питание; 3 – Формирование конечностей; 4 – Метаморфоз. Квадраты – pH 4.0, треугольники – pH 5.0, крестики – pH 9.0, ромбы – контроль

Figure 2. Changes in temperature (A) and oxygen content (B) at different stages of embryonic and larval development of *Rana macrocnemis*, depending on the content of hydrogen ions 1 – Hatching; 2 – Active feeding; 3 – Formation of limbs; 4 – Metamorphosis. Squares – pH 4.0, triangles – pH 5.0, crosses – pH 9.0, diamonds – control

Во время метаморфоза эти изменения в первых двух растворах носили разнонаправленный характер. В контроле уровень кислорода в воде менялся незначительно, указывая на усиленное его потребление метаморфизирующими особями. При pH 9.0 данный показатель резко повысился, указывая на резкое понижение его потребления.

Наши эксперименты убедительно показали, что на протекание эмбрионального и личиночного развития малоазиатской лягушки могут оказывать сильное влияние такие факторы, как концентрация ионов водорода в воде. Так, на этом виде было показано, что повышенные и пониженные значения pH замедляют гастрологию икринок, но ускоряют нейруляцию. Особенно ярко эта тенденция проявлялась в очень кислой среде (pH 4.0). Нами также было отмечено, что отклоняющиеся от нормы значения pH отрицательно влияют на успех вылупления личинок из яиц. Это может быть связано с ингибированием фермента вылупления как пониженными, так и повышенными значениями pH или с нарушениями в процессе формирования камеры первителлинового пространства. Как следствие возникает плотное сворачивание и деформация

эмбрионов. Сходные результаты были получены и в исследованиях на других видах хвостатых и бесхвостых амфибий [9-11]. Более того, например, эмбрионы *Ambystoma texanum* (Matthes, 1855) начинают скручиваться уже при pH 4.5 [15]. Сравнение строения эмбриональных мембран и механизмов вылупления у разных видов амфибий может пролить свет на то, почему этот эффект при одних и тех же значениях pH может проявляться неодинаково.

Повышенные и пониженные значения pH могут оказывать влияние и на скорость личиночного развития. Результаты наших исследований указывают на удлинении этого периода при воздействии отличных от контроля значений pH, что хорошо согласуется с литературными данными, полученными на близкородственном виде *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 [21]. Обнаруженная нами повышенная смертность эмбрионов и личинок, а также удлинении сроков личиночного развития при пониженных значениях pH (4.0 и 5.0) указывает на негативный эффект воздействия высоких концентраций ионов водорода на выживаемость и процесс их развития.

Ранее также было показано [22], что при изменении pH в нерестовых водоёмах, могут происходить разнообразные нарушения в нормальном развитии головастика, задерживаться их рост и развитие. Нами на примере *R. macrocnemis* было показано, что pH может влиять на изменение линейно-весовых параметров. Во время эмбриогенеза низкие значения pH приводят к замедлению прироста их длины и массы. Влияние pH на личиночные стадии оказалось не столь однозначным. Так нами было отмечено ускорение роста личинок (стадия формирования конечностей) как при низком (5.0), так и при высоком (9.0) значениях pH. Однако во время метаморфоза ярко проявилось негативное влияние кислой среды.

Ярко выраженное негативное воздействие пониженной pH было отмечено нами и в отношении весовых параметров на всех стадиях личиночного развития. Полученные нами результаты хорошо согласуются с литературными данными, указывающими на уменьшение массы тела у бесхвостых амфибий под влиянием воздействия низких значений pH [8; 11; 12]. В ряде работ также было показано, что периодические колебания кислотности в природных водоёмах могут положительно отражаться на морфофункциональных характеристиках личинок амфибий [23; 24]. Однако, как отмечают другие авторы [8; 25], отклонения, выходящие за пределы оптимальной зоны, могут сопровождаться уменьшением линейных размеров тела личинок земноводных.

Отклонения в сроках наступления различных стадий развития и по выживаемости в нашем исследовании могли быть связаны либо с непосредственным влиянием pH, либо опосредованы через изменения других физико-химических параметров воды, таких как температура или концентрация кислорода. По результатам исследований некоторых авторов [7], изучивших влияние pH на выживаемость и развитие бесхвостых амфибий, известно, что температура в исследуемых ими водоёмах оказывала более значительное влияние на темпы развития, тогда как кислотность воды являлась ингибирующим фактором, влияющим на выживаемость и развитие. Также показано, что недостаток кислорода является основным лимитирующим жизнеспособность абиотическим фактором [18]. Причем отмечена обратная зависимость между плотностью посадки и уровнем кислорода, что приводит к замедлению процессов развития и к гибели особей. При этом установлено, что разные виды реагируют неодинаково на воздействие различных абиотических факторов (pH, O₂, t°C). Так, например, у личинок серой жабы отмечена меньшая лабильность онтогенетических реакций под воздействием этих факторов по сравнению с травяной лягушкой [26].

В наших исследованиях потребление кислорода эмбрионами и личинками менялось на всем протяжении развития и зависело от кислотности среды. Это согласуется с данными З.С. Токтамысовой [13], согласно которой потребление кислорода головастиками меняется в соответствии с изменениями pH воды. Подобного рода эффекты могут быть связаны как напрямую с влиянием pH на функционирование ключевых ферментов метаболизма, так и посредством изменения уровня усвоения кислорода личинкам *R. macrocnemis*. Результаты наших исследований, с одной стороны, указывают на значительное снижение

потребления кислорода в кислых средах, которое может быть связано с угнетением дыхания, способствующим снижению интенсивности обменных процессов, и приводящим к удлинению сроков развития (вторая серия опытов). С другой стороны, негативное влияние кислой среды на успех вылупления эмбрионов указывает на угнетение фермента вылупления (первая серия опытов), активность которого непосредственно зависит от pH.

Кроме того, обнаруженные нами отклонения линейно-весовых параметров могут свидетельствовать о гормональных перестройках. Так, увеличение длины тела и замедление метаморфоза при pH 5.0 и pH 9.0 может быть обусловлено усилением выработки липотропина (ЛТГ), который активирует липолиз и мобилизацию жирных кислот [27; 28; 29]. Энергия, которая при этом вырабатывается, используется на реализацию адаптивных механизмов, обеспечивающих дальнейшую жизнедеятельность и выживаемость. К таким механизмам может, например, относиться преимущественное перераспределение тирозина с образованием меланина на синтез гормона тироксина, необходимого для реализации стресс-реакции. Это сопровождается неравномерным распределением меланина и осветлением окраски тела головастика, что мы и наблюдали в наших исследованиях при уровне pH 5.0. Положительная динамика в щелочной среде (pH 9.0) может быть связана с активным потреблением кислорода головастиками на всех стадиях развития.

Негативный эффект pH 4.0 на выживаемость эмбрионов и личинок может свидетельствовать об отсутствии возможности включения компенсаторных реакций на ключевых стадиях их развития, на что указывает относительно стабильная скорость начальных этапов развития и гибель всех эмбрионов на стадии нейрулы и личинок перед метаморфозом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, при воздействии различных значений pH на развитие *R. macrocnemis* обнаруживается реализация стресс-реакции. При этом при pH 5.0 и 9.0 эта реакция проходит стадии тревоги и резистентности, не доходя до стадии истощения, что указывает на адаптивный характер отмеченных изменений. Очевидно, что рассматриваемые значения pH лежат вне оптимального диапазона и организм стремится компенсировать влияние фактора за счет работы адапционных механизмов, действие которых приводит к дополнительным энергозатратам. Необходимость приспособления к изменению уровня pH требует от организма дополнительной работы, которая благодаря гиперкомпенсации затрат сопровождается ускорением роста и развития, а также приводит к повышению устойчивости к действию неблагоприятных факторов. Размер энергетических затрат организма возрастает пропорционально с удалением значений фактора от оптимального значения [30] и при pH 4.0 стресс-реакция доходит до стадии истощения, что в конечном итоге и приводит к гибели всех особей.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Мы благодарны С.Н. Литвинчуку (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург) за ценные комментарии и пометки, которые были учтены при работе над рукописью и

А.Д. Аскендерову (Дагестанский государственный университет, Махачкала) за его помощь в сборе материала.

ACKNOWLEDGMENT

We are grateful to S.N. Litvinchuk (Institute of Cytology, RAS, St. Petersburg) for valuable comments and remarks that were taken into account when working on the manuscript and to A.D. Askenderov (Dagestan State University, Makhachkala) for his help in collecting the material.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Pounds J.A. Climate and amphibian declines // *Nature*. 2001. V. 4. P. 639-640.
2. Hamer A.J. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: a review // *Biological Conservation*. 2008. N 141. P. 2432-2449.
3. Natchev N. Green frog invasion in the Black Sea: habitat ecology of the *Pelophylax esculentus* complex (Anura, Amphibia) population in the region of Shablenska Tuzla lagoon in Bulgaria // *Herpetology Notes*. 2011. V. 4. P. 347-351.
4. Steven D.M., Vance L.T. Growth, development and incidence of deformities in amphibian larvae exposed as embryos to naphthenic acid concentrations detected in the Canadian oil sands region // *Environmental Pollution*. 2012. V. 167. P. 178-183.
5. Bernabo I., Bonaccia A., Coscarelli F., Tripepi M., Brunelli E. Effects of salinity stress on *Bufo balearicus* and *Bufo bufo* tadpoles: Tolerance, morphological gill alterations and Na⁺/K⁺-ATPase localization // *Aquatic Toxicology*. 2013. V. 132-133. P. 119-133.
6. Muths E. Hatching success in salamanders and chorus frog at two sites in Colorado USA: effects of acidic deposition and climate // *Amphibia-Reptilia*. 2003. V. 24. N 1. P. 27-36.
7. Brunelli E., Tripepi S. Effects of Low pH acute exposure on survival and gill morphology in *Triturus italicus* larvae // *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*. 2005. V. 303. N 11. P. 946-957.
8. Dunson W.A., Travis J. Interaction of pH density and priority effects on the survivorship and growth of two species of hylid tadpoles // *Oecologia*. 1991. V. 88. N 3. P. 331-339.
9. Griffiths R.A., de Wijer P. Differential effect of pH and temperature on embryonic development in the *British newts* (*Triturus*) // *Journal of Zoology*. 1994. V. 234. P. 613-622.
10. Vignoli L., Bologna M., D'Amen M. The effects of temperature and pH on the embryonic development of two species of *Triturus* (Caudata: Salamandridae) // *Amphibia-Reptilia*. 2007. V. 28. N 2. P. 295-300. DOI: 10.1163/156853807780202521
11. Barth B.J., Wilson R.S. Life in acid: interactive effects of pH and natural organic acids on growth, development and locomotor performance of larval striped marsh frogs *Limnodynastes peronii* // *Experimental Biology*. 2010. V. 213. N 8. P. 1293-1300. DOI: 10.1242/jeb.028472
12. Cummins C.P. Effects of aluminium and low pH on growth and development in *Rana temporaria* tadpoles // *Oecologia*. 1986. V. 69. N 2. P. 248-252.
13. Миронова А.П., Андроников В.Б. Эмбриональное развитие обыкновенной лягушки // *Цитология*. 1992. N 34(8). С. 96-101.
14. Thaban C.M. Morphological alterations in the external gills of some tadpoles in response to pH // *Journal of Morphological Sciences*. 2018. V. 35 (02). P. 142-152. DOI: 10.1055/s-0038-1669476
15. Pierce B.A., Wooten D.K. Acid tolerance of *Ambystoma texanum* from central Texas // *Journal of Herpetology*. 1992. V. 26. N 2. P. 230-232.
16. Mazanaeva L.F. The distribution of Amphibians in Daghestan // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sophia. 2000. V. 5. P. 141-156.
17. Аскендеров А.Д., Мазанаева Л.Ф., Михайлов Р.А., Файзулин А.И. Изучение нерестовых водоемов и их роли в сохранении редких видов амфибий предгорий Республики

Дагестан (Россия) // *Nature Conservation Research*. Заповедная наука. 2018. Т. 3. Приложение 1. С. 83-97. DOI: 10.24189/ncr.2018.057

18. Сурова Г.С. Изменение абиотических условий при содержании головастика с разной плотностью (на примере личинок травяной лягушки *Rana temporaria* и серой жабы *Bufo bufo*) // *Современная герпетология*. 2010. Т. 10. N 1/2. С. 26-39.
19. Hayek L.A. Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians. Washington DC: Smithsonian Institution Press, 1994. P. 21-38.
20. Gosner K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification // *Herpetologica*. 1960. V. 16. P. 183-190.
21. Фоминых А.С. Экспериментальное изучение воздействия высоких показателей щелочной среды на динамику личиночного развития земноводных // *Экология*. 2008. N 2. С. 155-157.
22. Dmitrieva E.V. Influence of the Concentration of Dissolved Oxygen on Embryonic Development of the Common Toad (*Bufo bufo*) // *Russian Journal of Developmental Biology*. 2015. V. 46. N 6. P. 368-380. DOI: 10.1134/S1062360415060041
23. Константинов А.С., Вечканов В.С., Кузнецов В.А., Ручин А.Б. Астатичность абиотической среды как условие оптимизации роста и развития личинок травяной лягушки // *Доклады РАН*. 2000. Т. 371. N 4. С. 559-562.
24. Кузнецов В.А., Ручин А.Б. Влияние колебаний pH и освещенности на рост и развитие озерной лягушки *Rana ridibunda* // *Зоологический журнал*. 2001. Т. 80. N 10. С. 1246-1251.
25. Kuznetsov V.A. Influencing of oscillations of ecological factors on growth, development and fertility *Lymnaea stagnalis* // *Материалы международной конференции «Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов», Петрозаводск, 2004. С. 198.*
26. Seymour R.S., Roberts J.D., Mitchell N.J., Blaylock A.J. Influence of environmental oxygen on development and hatching of aquatic eggs of the Australian frog, *Crinia georgiana* // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2000. V. 73. N 4. P. 501-507.
27. Розен В.Б. Основы эндокринологии. Москва: Издательство Московского университета, 1994. 385 с.
28. Божко А.П., Городецкая И.В. Обоснование общебиологического характера адаптивного эффекта тиреоидных гормонов // *Тезисы докладов научной сессии «Актуальные вопросы теоретической и практической медицины и фармации», Витебск, 2001. С. 8-9.*
29. Смирнов С.В. Метаморфоз хвостатых амфибий: особенности, механизм регуляции и эволюции // *Журнал общей биологии*. 2006. Т. 67. N 5. С. 323-334.
30. Шилов И.А. Экология. Москва: Высшая школа, 2001. 512 с.

REFERENCES

1. Pounds J.A. Climate and amphibian declines. *Nature*. 2001, vol. 4, pp. 639-640.
2. Hamer A.J. Amphibian ecology and conservation in the urbanising world: a review. *Biological Conservation*. 2008, no. 141, pp. 2432-2449.
3. Natchev N. Green frog invasion in the Black Sea: habitat ecology of the *Pelophylax esculentus* complex (Anura, Amphibia) population in the region of Shablenska Tuzla lagoon in Bulgaria. *Herpetology Notes*. 2011, vol. 4, pp. 347-351.
4. Steven D.M., Vance L.T. Growth, development and incidence of deformities in amphibian larvae exposed as embryos to naphthenic acid concentrations detected in the Canadian oil sands region. *Environmental Pollution*. 2012, vol. 167, pp. 178-183.
5. Bernabo I., Bonaccia A., Coscarelli F., Tripepi M., Brunelli E. Effects of salinity stress on *Bufo balearicus* and *Bufo bufo* tadpoles: Tolerance, morphological gill alterations and Na⁺/K⁺-ATPase localization. *Aquatic Toxicology*. 2013, vol. 132-133, pp. 119-133.

6. Muths E. Hatching success in salamanders and chorus frog at two sites in Colorado USA: effects of acidic deposition and climate. *Amphibia-Reptilia*. 2003, vol. 24, no. 1, pp. 27-36.
7. Brunelli E., Triepi S. Effects of Low pH acute exposure on survival and gill morphology in *Triturus italicus* larvae. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*. 2005, vol. 303, no. 11, pp. 946-957.
8. Dunson W.A., Travis J. Interaction of pH density and priority effects on the survivorship and growth of two species of hybrid tadpoles. *Oecologia*. 1991, vol. 88, no. 3, pp. 331-339.
9. Griffiths R.A., de Wijer P. Differential effect of pH and temperature on embryonic development in the *British newts* (*Triturus*). *Journal of Zoology*. 1994, vol. 234, pp. 613-622.
10. Vignoli L., Bologna M., D'Amen M. The effects of temperature and pH on the embryonic development of two species of *Triturus* (Caudata: Salamandridae). *Amphibia-Reptilia*, 2007, Vol. 28, no. 2, pp. 295-300. DOI: 10.1163/156853807780202521
11. Barth B.J., Wilson R.S. Life in acid: interactive effects of pH and natural organic acids on growth, development and locomotor performance of larval striped marsh frogs *Limnodynastes peronei*. *Experimental Biology*, 2010, vol. 213, no. 8, pp. 1293-1300. DOI: 10.1242/jeb.028472
12. Cummins C.P. Effects of aluminium and low pH on growth and development in *Rana temporaria* tadpoles. *Oecologia*. 1986, vol. 69, no. 2, pp. 248-252.
13. Mironova A.P., Andronikov V.B. Embryonic development of an ordinary frog. *Citologiya [Cytology]*. 1992, no. 34(8), pp. 96-101. (In Russian)
14. Thaban C.M. Morphological alterations in the external gills of some tadpoles in response to pH. *Journal of Morphological Sciences*, 2018, vol. 35 (02), pp. 142-152. DOI: 10.1055/s-0038-1669476
15. Pierce B.A., Wooten D.K. Acid tolerance of *Ambystoma texanum* from central Texas. *Journal of Herpetology*. 1992, vol. 26, no. 2, pp. 230-232.
16. Mazanaeva L.F. The distribution of Amphibians in Daghestan. *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. Sophia. 2000, vol. 5, pp. 141-156.
17. Askenderov A.D., Mazanaeva L.F., Mikhailov R.A., Fayzulin A. I. Study of spawning water bodies and their role in the conservation of rare amphibian species in the foothills of the Republic of Dagestan. *Nature Conservation Research. Reserved science*, 2018, vol. 3, suppl. 1, pp. 83-97. (In Russian) DOI: 10.24189/ncr.2018.057
18. Surova G.S. Changes in abiotic conditions when keeping tadpoles with different densities (on the example of the larvae of the common frog-*Rana temporaria* and the gray toad-*Bufo bufo*). *Sovremennaya Herpetologiya [Temporary Herpetology]*. 2010, vol. 10, no. 1/2, pp. 26-39. (In Russian)
19. Hayek L.A. Measuring and monitoring biological diversity. *Standard methods for amphibians*. Washington DC, Smithsonian Institution Press, 1994, 384 p.
20. Gosner K.L. A simplified table for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*. 1960, vol. 16, pp. 183-190.
21. Fominykh A.S. Experimental study of the impact of high levels of alkaline environment on the dynamics of larval development of amphibians. *Ekologiya [Ecology]*. 2008, no. 2, pp. 155-157. (In Russian)
22. Dmitrieva E.V. Influence of the Concentration of Dissolved Oxygen on Embryonic Development of the Common Toad (*Bufo bufo*). *Russian Journal of Developmental Biology*, 2015, vol. 46, no. 6, pp. 368-380. DOI: 10.1134/S1062360415060041
23. Konstantinov A.S., Vechkanov V.S., Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. Astaticity of the abiotic environment as a condition for optimizing the growth and development of common frog larvae. *Doklady RAN [Reports of the Russian Academy of Sciences]*. 2000, vol. 371, no. 4, pp. 559-562. (In Russian)
24. Kuznetsov V.A., Ruchin A.B. Influence of pH and light fluctuations on the growth and development of the lake frog *Rana ridibunda*. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological journal]*. 2001, vol. 80, no. 10, pp. 1246-1251.
25. Kuznetsov V.A. Influencing of oscillations of ecological factors on growth, development and fertility *Lymanea stagnalis*. *Materialy mezhdunarodnoy konferentsii «Sovremennyye problemy fiziologii i biokhimii vodnykh organizmov»*, Petrozavodsk, 2004 [Proceedings of the international conference "Modern problems of physiology and biochemistry of aquatic organisms", Petrozavodsk, 2004]. Petrozavodsk, 2004, pp. 198.
26. Seymour R.S., Roberts J.D., Mitchell N.J., Blaylock A.J. Influence of environmental oxygen on development and hatching of aquatic eggs of the Australian frog, *Crinia georgiana*. *Physiological and Biochemical Zoology*. 2000, vol. 73, no. 4, pp. 501-507.
27. Rozen V.B. *Osnovy endocrinology [Fundamentals of endocrinology]*. Moscow, Moscow University Publ., 1994, 385 p. (In Russian)
28. Bozhko A.P., Gorodetskaya I.V. Obosnovaniye obshchebiologicheskogo kharaktera adaptiv-nogo effekta tireoidnykh gormonov [Substantiation of the general biological nature of the adaptive effect of thyroid hormones]. *Tezisy dokladov nauchnoy sessii «Aktual'nyye vo-prosy teoreticheskoy i prakticheskoy meditsiny i farmatsii»*, Vitebsk, 2001 [Abstracts of the scientific session "Actual issues of theoretical and practical medicine and pharmacy", Vitebsk, 2001]. Vitebsk, 2001, pp. 8-9. (In Russian)
29. Smirnov S.V. Metamorphosis of tailed amphibians: features, mechanism of regulation and evolution. *Zhurnal obshchei biologii [Journal of General Biology]*. 2006, vol. 67, no. 5, pp. 323-334. (In Russian)
30. Shilov I.A. *Ekologiya [Ecology]*. Moscow, Vysshaya shkola Publ., 2001, 512 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Джамиля М. Гамидова и Аминат И. Рабаданова вместе провели эксперименты и написали рукопись. Оба автора в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Эксперименты проведены с соблюдением этических норм работы с животными, установленными Комиссией по биоэтике Дагестанского государственного университета.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Jamilya M. Gamidova and Aminat I. Rabadanova conducted experiments together and wrote the manuscript. Both authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgression.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest. The experiments were carried out in compliance with the ethical standards of work with animals established by the Commission on Bioethics of Dagestan State University.

ORCID

Джамиля М. Гамидова / Jamilya M. Gamidova <https://orcid.org/0000-0003-0460-9895>
Аминат И. Рабаданова / Aminat I. Rabadanova <https://orcid.org/0000-0002-9041-6880>

Оригинальная статья / Original article
УДК 598.2 (571.15)
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-63-77

Большой подорлик *Aquila clanga* в Алтайском крае и Республике Алтай

Сергей В. Важов¹, Александр В. Мацюра², Виктор М. Важов¹

¹Алтайский государственный гуманитарно-педагогический университет им. В.М. Шукшина, Бийск, Россия

²Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

Контактное лицо

Александр В. Мацюра, доктор биологических наук, профессор, кафедра зоологии и физиологии, Алтайский государственный университет; 656049, Россия, г. Барнаул, ул. Ленина, 61.
Тел. +79640837711
Email amatsyura@gmail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9553-001X>

Формат цитирования

Важов С.В., Мацюра А.В., Важов В.М. Большой подорлик *Aquila clanga* в Алтайском крае и Республике Алтай // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 63-77. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-63-77

Получена 20 апреля 2022 г.
Прошла рецензирование 14 июня 2022 г.
Принята 27 июля 2022 г.

Резюме

Цель. Провести анализ обобщённых сведений, позволяющих составить современное представление о гнездовых ареалах, численности и гнездовой биологии большого подорлика *Aquila clanga*, редкого вида в Алтайском крае и Республике Алтай.

Материал и методы. При изучении распространения, численности и гнездовой биологии большого подорлика использовались общепринятые методики и их модификации. Подорлик отмечался в ходе работ, как на пеших, так и на автомобильных маршрутах. Для составления представления о распространении подорлика в регионе, проведён анализ доступных источников, включающих материалы Красной книги Алтайского края и другие релевантные информационные ресурсы.

Результаты. Гнездовые группировки пернатого хищника характеризуется неравномерностью пространственного размещения. Это связано с тяготением подорлика к водно-болотным и пойменным угодьям в высокоствольных смешанных лесах, чередующихся с лугово-пастбищными и полевыми ландшафтами. В ленточных и приобских борах, а также в заказниках, расположенных на их территории, наметилась стремительная тенденция сокращения популяция вида, прежде всего, из-за выборочных рубок и беспокойства птиц в гнездовый период. В связи с этим, возникла необходимость расширения и углубления орнитологических исследований, направленных на совершенствование природоохранных мер для большого подорлика.

Выводы. Охрана этого вида должна сочетаться с неотвратимостью уголовного или административного наказания браконьеров и лесопользователей, причастных к деструктивной экологической деятельности на территории региона. В противном случае вымирание популяции большого подорлика на Алтае в ближайшие годы достигнет критической точки.

Ключевые слова

Большой подорлик, *Aquila clanga*, Алтайский край, Республика Алтай, распространение, численность, гнездование.

The Great spotted eagle *Aquila clanga* in the Altai Territory and Altai Republic, Russia

Sergey V. Vazhov¹, Alex V. Matsyura² and Viktor M. Vazhov¹

¹Shukshin Altai State University for Humanities and Pedagogy, Biysk, Russia

²Altai State University, Barnaul, Russia

Principal contact

Alex V. Matsyura, Doctor of Biological Sciences, Professor, Department of Zoology and Physiology, Altai State University; 61 Lenin St, Barnaul, Russia 656049.

Tel. +79640837711

Email amatsyura@gmail.com

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-9553-001X>

How to cite this article

Vazhov S.V., Matsyura A.V., Vazhov V.M. The Great spotted eagle *Aquila clanga* in the Altai Territory and Altai Republic, Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 63-77. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-63-77

Received 20 April 2022

Revised 14 June 2022

Accepted 27 July 2022

Abstract

Aim. To summarise information provided so as to allow us to compile a modern understanding of the breeding ranges, abundance and breeding biology of the Great Spotted Eagle *Aquila clanga*, a rare species in the Altai Territory and the Altai Republic.

Material and Methods. While studying the distribution, abundance and nesting biology of the Great Spotted Eagle, we used generally accepted methods with certain modifications. The species was observed during foot and car surveys. To get an idea of the distribution of the spotted eagle in the region, an analysis of available sources was carried out, including materials from the Red Data Book of the Altai Territory and other relevant information resources.

Results. Nesting groups of a feathered predator are characterised by uneven spatial distribution. This is due to the habit of the spotted eagle to gravitate to wetlands and floodplain lands in high-trunk mixed forests, alternating with meadow-pasture and field landscapes. In ribbon and acquisition forests, as well as in wildlife sanctuaries located on their territory, there has been a rapid trend towards a decrease in the population of the species, primarily due to selective felling of vegetation and disturbance of the birds during the nesting period. In this regard, there is a need to expand and deepen ornithological studies aimed at improving environmental measures for the Great Spotted Eagle.

Conclusions. Protection of this species should be combined with inevitable criminal or administrative punishment of poachers and illegal forest users, who are involved in destructive environmental activities in the region discussed. Otherwise, the progressive extinction of the Great Spotted Eagle population in Altai will reach a critical point in forthcoming years.

Key Words

Great spotted eagle, *Aquila clanga*, Altai Territory, Altai Republic, distribution, abundance, nesting.

ВВЕДЕНИЕ

Дневные хищные птицы, в особенности, такие редкие как большой подорлик (*Aquila clanga*), в силу антропогенных и естественных причин подвержены многим угрозам, поэтому сведения о пернатых хищниках требуют постоянного дополнения. Под Алтаем понимается административная территория Алтайского края (168 тыс. км²) и Республики Алтай (92,6 тыс. км²), имевшей статус Горно-Алтайской автономной области в составе Алтайского края РСФСР до 1991 г. в нынешних границах [1].

Большой подорлик – это редкий, гнездящийся вид, занесён в Красные книги: Алтайского края [2], Республики Алтай [3], Кемеровской [4], Новосибирской [5] областей и других регионов в пределах ареала. Данный хищник входит в число 15 видов соколообразных птиц Алтай-Саянского экорегиона, занесённых в Красную книгу Российской Федерации [6].

Наиболее подробные опубликованные данные о большом подорлике, касающиеся территории Алтайского края (рис. 1), относятся к концу XX века. Так в 80-х годах А.П. Кучин [7] многократно наблюдал молодых самостоятельных птиц в бору у Бийска и в окрестностях сёл Клепиково и Воеводское. Подорлик отмечен 18 мая, 24 и 25 августа 1998 года на луговых угодьях и низинных болотах у сёл Нижняя Ненинка и Сайдып в Солтонском районе, зарегистрирован 10 июня

1999 г. у юго-западной границы Тигирекского заповедника.

Два больших подорлика были встречены на маршруте по опушкам Касмалинской и Барнаульской боровых лент 17–18 сентября 2009 г. [8]. Утром 17 сентября наблюдали пролетевшего подорлика в сторону кромки бора. Плотность большого подорлика на маршруте составила 0,096 ос./км, на территории – 1,37 (0,92–1,71) ос./100 км². На трассе по направлению к г. Алейску, в 6 км от п. Боровское, видели одиночного подорлика. Встреча произошла в 5 км от опушки бора, птица летала над берёзовым колком вблизи крупного заболоченного участка [8]. Подорлик наблюдался А.Л. Эбелем [9] в Обской пойме у Барнаула 11 апреля и 21 сентября (2011), а также 8 июля (2012); 17 августа (2012) в урочище Касалгач (Ключевской район) отмечены три молодые птицы; 21 сентября (2013) в окрестностях п. Украинский видели летящую особь; 5 апреля (2014) большой подорлик встречен в окрестностях пос. Тумановский (Завьяловский район); 9 октября (2014) три орла зарегистрированы у дороги Овечкино – Завьялово в Завьяловском заказнике [9].

Проведенные исследования 03–09 августа 2013 г. по р. Большая Речка в пределах заказника “Большереченский” позволяют заключить, что на обследованной территории обитают пока ещё значительные по численности популяции большого подорлика [10].

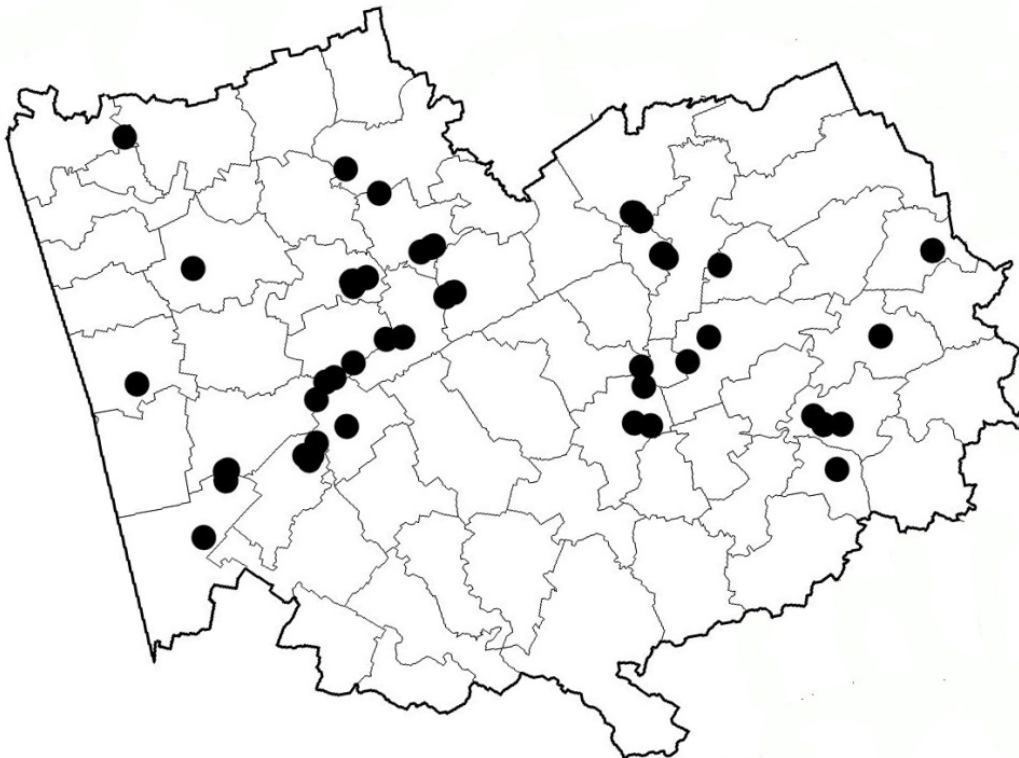


Рисунок 1. Распространение большого подорлика в Алтайском крае
Точками отмечены известные гнёзда

Figure 1. Distribution of the Greater Spotted Eagle in the Altai Territory
Known nests are marked with dots

Вблизи Алтайского края, в 15 км от восточной кромки Семипалатинского ленточного бора, 12 апреля 2015 г. произошла редчайшая встреча с подорликом ярко-

рыжей окраски оперения *Aquila clanga var. fulvescens* в 2 км северо-восточнее села Новая Шульба (50°33'49" с.ш., 81°22'42" в.д.). Птица сидела на кусте

лоха, растущего на склоне холма среди сельхозугодий [11].

В Завьяловском районе 6 августа 2018 г. две птицы наблюдались у оз. Мостовое, третья – на столбе в райцентре Угловское [12].

В Республике Алтай (рис. 2, табл. 1) большой подорлик характеризуется как вид с сокращающейся численностью и мозаичным ареалом [3]. Редкий гнездящийся перелётный вид на территории Северо-Восточного Алтая, избегает сплошную тайгу и высокогорья [7; 13]. Известны единичные кочевки подорлика в других провинциях Горного Алтая [14-17].

Весенний прилёт подорлика на Алтай отмечается в ранние сроки [3]. Так в долинах нижнего течения рек Бии и Катунь первые птицы регистрировались в апреле: 11 (1939), 12 (1959), 17 (1973), 18 (1957), 21 (1974), 24 (1958); в северо-восточных предгорьях в бассейне р. Лебедь – 26 апреля (1982). Сроки прилёта подорлика закономерно сочетаются с завершением спячки и выходом из нор краснощёких сусликов, основного корма подорликов. По данным А.П. Кучина [7] в

1962–1995 годах в Кулундинской и Приалейской степях средний срок выхода краснощёких сусликов из нор отмечался 5 апреля, ранний – 20 марта (1968), поздний – 13 апреля (1966), соответственно, первые подорлики появились здесь также 13 апреля и в 1988 году. В Бие-Чумышской лесостепи и на Приобском плато с более глубоким снежным покровом, суслики из нор выходят позже: в 1962–1994 гг. средняя дата – 7 апреля, ранняя – 25 марта (1963), поздняя – 19 апреля (1969). В связи с этим, первое появление подорлика наблюдалось в средние и ранние весны 11 апреля (1939), 12 апреля (1958), поздние – 24 апреля (1958), 26 апреля (1982). Таким образом, время появления подорлика на местах гнездования зависит от условий весны, соответственно, и от выхода сусликов и других грызунов из нор. Важное значение имеет и то, что выход грызунов из нор совпадает с освобождением от снега жнивья, валков и копен соломы на полях – мест обитания мышей и полевок, дополняющих кормовую базу подорликов [7].

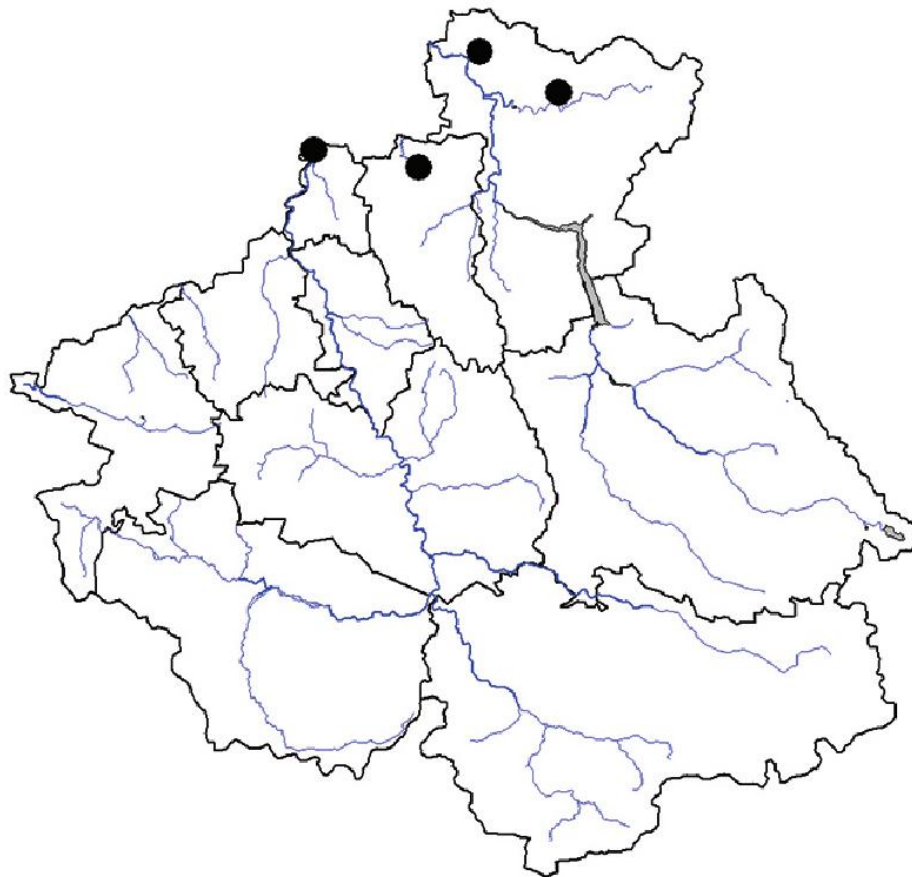


Рисунок 2. Распространение большого подорлика в Республике Алтай [18]

Точками отмечены известные гнёзда

Figure 2. Distribution of the Greater Spotted Eagle in the Altai Republic [18]

Known nests are marked with dots

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При изучении распространения, численности и гнездовой биологии большого подорлика использовались общепринятые методики и их модификации [10; 17-20]. Подорлик отмечался в ходе работ, как на пеших, так и на автомобильных

маршрутах. Для составления представления о распространении подорлика в регионе проведён анализ доступных источников, включающих материалы Красной книги Алтайского края [21]; информационные ресурсы [21-23] и научные сведения из открытых публикаций.

Таблица 1. Характеристика гнездовых участков большого подорлика *Aquila clanga*, обследованных авторами в Алтайском крае**Table 1.** Characteristics of nesting areas of the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* surveyed by the authors in the Altai Territory

N	Дата обнаружения Date of detection	Местоположение Location	Координаты Coordinates	Характеристика Characteristics
1	24.05.2014	Окрестности озера Горносталево Ключевского района Surroundings of Lake Gornostalevo	51.961720 N, 79.166830 E	Пустое гнездо, посещается птицами Empty nest, frequented by birds
2	26.05.2012	У озера Черняжье Волчихинского района Lake Chernyazhe, Volchikhinskiy District	52.265051 N, 81.023115 E	Пустое гнездо Empty nest
3	21.06.2011	Неподалёку от села Угловское Угловского района Not far from Uglovskoe village, Uglovskiy District	51.435390 N, 80.285360 E	Старое гнездо Old nest
4	22.06.2011	Окрестности села Валовой, Кордон Угловского района Surroundings of Valovoi village, Cordon Uglovskiy District	51.755475 N, 80.385192 E	Жилое гнездо, взрослая птица на гнезде с пуховыми птенцами Residential nest, adult bird on the nest with downy chicks
5	11.06.2013	Егорьевский заказник Егорьевского района Egorevskiy Reserve, Egorevskiy District	51.964682 N, 81.005069 E	Старое гнездо Old nest
6	25.05.2014	Вблизи озера Урлапёнок Егорьевского района Near Lake Urlapyonok, Egorevskiy District	51.972860 N, 81.073920 E	Пустое гнездо, в этом году подновлялось (в лотке свежие веточки) Empty nest, Refurbished this year (fresh twigs in the structure)
7	14.07.2015	На берегу озера Вавилон Егорьевского района On the shore of Lake Vavilon, Egorevskiy District	52.040402 N, 81.090524 E	Старое гнездо на жилом участке. Альтернативные гнезда тоже старые, но везде есть остатки пищи An old nest in a residential area. Alternative nests are also old, but there are food remains everywhere
8	16.04.2011	Неподалёку от села Новичиха Новичихинского района Not far from Novichikha village, Novichikhinskiy District	52.174250 N, 81.273330 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
9	15.04.2011	В окрестностях озера Тобольное Новичихинского района Surroundings of Lake Tobolnoe, Novichikhinskiy District	51.435390 N, 80.285360 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
10	15.04.2011	На южном берегу озера Горькое Новичихинского района On southern shore of Lake Gorkoe, Novichikhinskiy District	52.202080 N, 81.307390 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
11	23.05.2012	Вблизи села Сидоровка Топчихинского района Near Sidorovkavillage, Topchikhinskiy District	52.990390 N, 82.959220 E	Жилое гнездо, взрослая птица насиживает кладку Residential nest, adult bird incubating clutch
12	23.07.2012	Вблизи села Чаузово Топчихинского района Near Chauzovo village, Topchikhinskiy District	52.710830 N, 83.774540 E	Гнездо большого подорлика, занятое длиннохвостой неясытью Greater Spotted Eagle nest occupied by an owl
13	27.05.2012	У озера Малое Горькое Романовского района Lake Maloe Gorkoe, Romanovskiy District	52.646780 N, 81.526580 E	Старое гнездо Old nest
14	12.07.2019	Западный берег озера Лаптевых Тюменцевского района Western shore of Lake Laptevikh, Tyumentsevskiy District	53.406158 N, 81.175653 E	Старое гнездо вероятно, пустует с 2015 г. из-за проведённой в непосредственной близости добровольно-выборочной рубки Old nest, probably empty since 2015 due to voluntary selective felling in the immediate vicinity
15	12.07.2019	Восточный берег озера Лаптевых Тюменцевского района Eastern shore of Lake Laptevikh,	53.406158 N, 81.204672 E	Пустое гнездо, подновлено свежими веточками. Вероятно, в этом году была попытка

Tyumentsevskiy District			размножения An empty nest, refurbished with fresh twigs. There was probably a breeding attempt this year	
16	06.08.2013	Большереченский заказник (нижнее течение реки Большая Речка) Троицкого района Bolsherechenskiy Reserve (lower course of the Bolshaya River), Troitskiy District	52.787661 N, 84.232361 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
17	06.08.2013	Большереченский заказник (нижнее течение реки Большая Речка) Троицкого района Bolsherechenskiy Reserve (lower course of the Bolshaya River), Troitskiy District	52.774420 N, 84.171910 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
18	24.04.2012	Окрестности села Многоозёрное Троицкого района Surroundings of Mnogoozernoe, village Troitskiy District	52.732840 N, 84.262474 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds
19	22.05.2012	Вблизи озера Карасёво Троицкого района Near Lake Karacevo, Troitskiy District	52.918559 N, 84.331880 E	Пустое гнездо Empty nest
20	22.05.2014	Кислухинский заказник вблизи села Озёрки Тальменского района Kislukhinskiy Reserve near Ozerki village, Talmenskiy District	53.632100 N, 83.611910 E	Старое гнездо Old nest
21	03.06.2014	Кислухинский заказник у озера Барсуково Тальменского района Kislukhinskiy Reserve at Lake Barsukovo, Talmenskiy District	53.543500 N, 83.425370 E	Пустое гнездо Empty nest
22	12.10.2014	Кислухинский заказник, согра Большая Тальменского района Kislukhinskiy Reserve, Bolshaya Swamp, Talmenskiy District	53.542280 N, 83.445030 E	Пустое гнездо Empty nest
23	26.05.2015	Кислухинский заказник, согра Поперечная Тальменского района Kislukhinskiy Reserve, Poperechnaya Swamp, Talmenskiy District	53.513980 N, 83.536600 E	Старое гнездо Old nest
24	26.06.2014	Кислухинский заказник вблизи села Кислуха Тальменского района Kislukhinskiy Reserve near Kislukha, Talmenskiy District	53.480350 N, 83.590880 E	Жилое гнездо, взрослая птица на гнезде с пуховыми птенцами Residential nest, adult bird on nest with downy chicks
25	13.08.2013	В долине р. Уксунай неподалёку от села Верхняя Коптелка Тогульского района In the Uksunai River valley not far from Verkhnyaya Koptelka village, Togulskiy District	53.509830 N, 86.213020 E	Жилое гнездо с одним полностью оперенным птенцом Residential nest, containing one fully feathered chick
26	28.07.2015	Окрестности села Светлоозерское Бийского района Surroundings of Cvetloozerskoe village, Biyiskiy District	52.541570 N, 85.574480 E	Жилое гнездо с одним полностью оперенным птенцом Residential nest, it contains one fully feathered chick
27	07.07.2011	Окрестности села Усыатское Бийского района Surroundings of Ucyatskoe village, Biyiskiy District	52.549020 N, 85.700450 E	Старое гнездо Old nest
28	01.08.2011	Вблизи посёлка Боровой Бийского района Near settlement of Borovoi, Biyiskiy District	52.569420 N, 85.324870 E	Старое гнездо Old nest
29	30.07.2013	Вблизи посёлка Семеновод Бийского района Near settlement of Semenobod Biyiskiy District	52.527700 N, 85.419130 E	Гнездо с мертвой кладкой одного яйца Nest with a dead clutch of one egg
30	31.07.2014	Долина р. Неня у села Ненинка Солтонского района Nena River valley near Neninka village, Soltonskiy District	52.652850 N, 86.095350 E	Территориальная пара птиц Territorial pair of birds

Примечание: при характеристике гнездовых участков нами использованы следующие термины: «жилое гнездо» – гнездо с кладкой или выводком, «пустое гнездо» – гнездо, занимавшееся птицами в этом году, либо подновлённое ими, «старое гнездо» – гнездобез признаков пребывания птиц в этом году, «территориальная пара» – пара птиц, проявляющая явные признаки беспокойства по отношению к другим птицам или человеку

Note: In characterising nesting sites, we have used the following terms: "residential nest" – a nest with a clutch or brood; "empty nest" – a nest occupied by birds in the current year or renewed by them; "old nest" – a nest without signs of birds staying in the current year; "territorial pair" – a pair of birds showing clear signs of anxiety towards other birds or humans

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ*Численность*

Тенденции изменения численности большого подорлика на Алтае в последние годы не совсем ясны, но увеличение площадей выборочных рубок леса в борах, и связанное с этим беспокойство птиц, привело в последнее время к исчезновению целого ряда гнездовых участков [18]. Поэтому можно констатировать, что динамика численности группировки подорликов, гнездящихся в борах Алтайского края, за последние 10 лет отрицательная. В Северо-Восточном Алтае в 1998 г. во второй половине мая подорлик был обычен на предгорных лугах речных долин, поросших кустарником (2 ос./км²); во второй половине августа – редок (0,5 ос./км²) [24]. В среднем в подтаёжных лесах Западной Сибири в летнее время 2006–2011 гг. большой подорлик был очень редок (0,02–0,05) [25]. По мнению В.К. Рябичева [13], основная угроза большому подорлику заключается в мелиоративном преобразовании водно-болотных угодий. Снижение численности вида объяснимо также браконьерством и беспокойством на гнёздах, в сочетании с низкой плодовитостью.

Для площади гнездопригодных биотопов в бассейне Бии (300 км²) численность большого подорлика может быть оценена в 10–15 пар. Возможно, что около 5 пар гнездится в лесоболотных ландшафтах на западе Горного Алтая. В целом для Республики Алтай этот показатель может составлять 15–20 пар [26]. Увеличение численности большого подорлика проблематично, даже несмотря на возрастающие масштабы вторичного остепнения из-за сокращения площади распаханых земель. Ранее трансформированные природные экосистемы во времена подъёма целины претерпели глубокое разрушение, как следствие – деградировали кормовые объекты подорлика, что за короткий период времени восстановить невозможно. К тому же, наблюдается тенденция сокращения численности подорлика в местах его зимнего обитания [27].

Большую озабоченность орнитологов в Алтайском крае вызывают масштабы уничтожения гнёзд редких видов хищных птиц в борах, не имеющих аналогов в России. Это связано не только с мировой уникальностью алтайских боров, но и с беспрецедентной корруппированностью чиновников [26].

И.В. Карякин и Э.Г. Николенко [26] приводят пример, когда в борах Алтайского края, в том числе и на особо охраняемых природных территориях, только за 12 лет (2000–2011 гг.) рубками уничтожено 22 гнездовых участка редких пернатых хищников, включая места гнездования большого подорлика. Практически все факты уничтожения гнёзд редких видов были проверены прокурорскими и ведомственными организациями. В результате подтверждены нарушения природоохранного законодательства, однако лесопользователи, допустившие это, ушли от ответственности при содействии или банальном попустительстве соответствующих органов, обязанных контролировать соблюдение законодательства в сфере охраны природы и объектов животного мира. Наоборот, после 2004 года интенсивность рубок в ленточных борах даже многократно возросла, и лишь заказники подверглись несколько меньшему прессу рубок, по сравнению с сопредельными участками боров [28–30].

Позднее, в 2015 году в ходе мониторинга редких видов хищных птиц в боровых заказниках Алтайского края Карякиным и Николенко [26] установлены другие нарушения законодательства путём рубок в Касмалинском, Мамонтовском, Завьяловском и Корниловском заказниках. Подтверждено уничтожение гнёзд филина и большого подорлика, выявлены отводы под рубку на 2015–2016 гг. гнездовых участков редких видов птиц. Причём эти участки внесены в государственный кадастр редких видов Алтайского края, в том числе и в уже утверждённой зоне особой охраны на территории Завьяловского заказника.

Особенно заметно влияет на снижение численности сибирских птиц-мигрантов реальная угроза – неблагоприятие на южно-азиатских зимовках [27]. Тем не менее, большой подорлик является представителем высоко адаптированной к антропогенным изменениям, экологической группировки птиц для Алтай-Саянского экорегиона [2]. А.В. Мацюра и А.А. Зимарова также приходят к мнению, что трансформация условий обитания птиц способствует приобретению новых адаптаций и изменению характера территориального распределения [28].

Гнездовая биология

Гнездовые участки подорлика связаны со старовозрастными пойменными лесами [29–30], с близостью озёр [30] и болот [13; 31], с дельтами и поймами рек [32–33]. В Алтайском крае подорлик населяет территории вблизи водно-болотных угодий в высокоствольных смешанных лесах, чередующихся с лугово-пастбищными и полевыми ландшафтами, в ленточных борах, в Приобских лесных массивах, имеющих открытые пространства, на пойме Оби, в бору по р. Бие, в лесах Салаирского кряжа и на Бие-Чумышской возвышенности [7; 34–35]. На местах гнездования в Алтайском крае подорлик появляется в конце марта – начале апреля [18; 34; 36]. Наблюдался хищник на гнездовании в Бие-Чумышской лесостепи, в бору по Бие, на Приобском плато в Корниловском бору [7].

Северная часть Республики Алтай является южным пределом границы вида в Западной Сибири [7]. Вглубь Горного Алтая большой подорлик не проникает. В гнездовое время хищник отмечен только по окраине предгорной тайги [13], обнаружен в бассейне среднего течения р. Лебедь и в Северном Алтае [7]. В июне–августе 2008 года в приречном бору у с. Заозёрного локализован вероятный гнездовый участок. Пару птиц постоянно видели у южной границы леса. Гнездо очевидно удалено от опушки. Здесь же наблюдался летящий подорлик с добычей, который скрылся над лесом [1; 4].

Пары подорликов постоянны и могут занимать гнездовой участок в течение многих лет. Гнездо пернатый хищник устраивает на деревьях (рис. 3). Иногда занимает пустующие гнездовые сооружения орлана-белохвоста, беркута [13; 22–23] и, вероятно, других ястребиных птиц.

В настоящее время в Алтайском крае известно 150 гнездовых участков большого подорлика [1; 14; 22; 23].

Гнездовые участки этого хищника могут быть различными – от 2 до 5 тыс. га [12; 17]. В лесостепных ландшафтах смешанного леса в бассейне Бии в

верховьях р. Шубенки на площади 25 км² в 1965 г. гнездились две пары подорликов на расстоянии между гнёздами примерно 2 км. В следующем году (1966) здесь гнездилась только одна пара. За прошедшие десятилетия (1967–2000 гг.) гнёзда подорликов на этой

территории вообще не найдены. Эти птицы покинули местность, по-видимому, из-за депрессии краснощёкого суслика и начавшегося здесь искусственного лесовосстановления [7].



Рисунок 3. Гнездо большого подорлика. Алтайский край, бор по р. Бия. 1 августа 2011 г. Фото С.В. Важова
Figure 3. Great Spotted Eagle's nest. Altai Territory, in forest along the Biya River. 1 August 2011. Photo by S.V. Vazhov

К опушкам, в отличие от могильника, не привязан: гнёзда могут располагаться на значительном расстоянии от ближайшего открытого пространства [14; 34; 36]. В основном, они удалены до 100 м вглубь леса, иногда до 100–300 м и более, но не далее 1000 м [19; 26; 35]. В Северо-Восточном Алтае подорлик гнёзда устраивает на угнетённых деревьях в переувлажнённой местности [13]. Использование большим подорликом относительно малопродуктивных территорий предположительно обусловлено полифагией вида, что позволяет ему легко переходить на питание разными кормовыми объектами, имеющимися в наличии. Однако гнездовые участки подорлика характеризуются широким разнообразием местообитаний разных типов, расположенных на ограниченной местности. Эта особенность повышает разнообразие кормовых объектов и предопределяет вероятность роста обилия хотя бы одного из них. В результате создаются предпосылки использования гнездового участка в течение ряда смежных лет [27].

После прилёта большого подорлика на места гнездования, спустя примерно 10–12 дней, птица чаще всего подновляет старое гнездо, добавляет новые ветки, лоток выстилает сухой травяной ветошью [7]. Гнёзда подорлики строят на деревьях в 3,5–20 м от

земли, из веток, с выстилкой из свежей древесной зелени лиственных или хвойных пород. Гнездо обычно многолетнее, но ежегодно птицы его достраивают. Гнездовые постройки располагаются в развилках главного ствола или в месте отхождения от ствола крупных ветвей [13; 32]. Наиболее часто гнёзда находятся в середине ствола, иногда – в верхней трети и реже – в нижней трети ствола [26; 35]. Известно 7-летнее гнездовье подорликов в Курганской области [31].

В.И. Телегин, В.В. Николаев [37] приводят следующие размеры гнездовых построек большого подорлика в Западной Сибири ($n = 2$): ширина гнезда 82,5; 120,1 см; ширина лотка 43; 94 см; глубина лотка 6,5; 7,9 см; высота гнезда 94,6; 141,2 см. Большинство гнёзд располагаются на соснах, меньше – на берёзах. Многолетнее гнездо найдено на берёзе в Обь-Иртышском междуречье на высоте 4–5 м 28 мая 2010 г. [25].

Разнообразие видового состава кормовых объектов для хищника и высокая их численность способствовали концентрации подорлика в отдельных местах Алтая. Так, в двух лесных массивах Бие-Чумышской лесостепи в среднем течении р. Чемровка и в верховьях р. Шубенки на площади 30 км² в

1964–1981 гг. гнездились многие виды хищных птиц, среди них – 2 пары больших подорликов. При высокой плотности гнёзда некоторых видов располагались в 70–100 м друг от друга [7]. В Белорусском Поозерье расстояние между гнёздами двух пар больших подорликов составляло 10 км. На расстоянии 100–500 м от гнёзд большого подорлика гнездились черный аист, канюк, осоед, длиннохвостая и бородастая неясыти [38-39].

В 50-е годы в бору нижнего течения р. Бии на площади около 50 км² отмечалось по одной-две гнездящихся пары, в последующие 20 лет, вплоть до 1983 г., подорлик на гнездовании здесь не встречен [7]. В Бийском бору в окрестностях с. Светлоозерное А.П. Кучиным [7] наблюдались гнёзда большого подорлика: в 1958 г., начиная с 24 апреля; в 1960 г. – с 7 мая по 15 августа; в 1961 г. – с 15 апреля по 3 июля. В незначительном количестве большой подорлик гнезился по всему Приобью с сокращающейся численностью. Обнаружено жилое гнездо подорлика на Приобском плато в Корниловском бору 15 мая в 1995 года [7]. В прошлые годы на Салаирском краже подорлик отмечался как обычный гнездящийся вид [13]. Найдено гнездо 7 июня 1963 г. на болоте в долине р. Нени (предгорья Алтая), сооружённое на берёзе [8; 16].

Гнездование большого подорлика в Алтайском крае установлено в следующих районах:

- Ключевском (озёра Петухово, Горносталево);
- Михайловском (оз. Вшивка);
- Волчихинском (окрестности сёл Усть-Волчиха, Селиверстово, оз. Черняжье, р. Сухая);
- Угловском (окрестности сёл Угловское, Вальной Кордон, Ляпуново, Круглое, пос. Новоугловский);
- Рубцовском (окрестности с. Б. Шелковка, оз. Сумное);
- Егорьевском (Егорьевский заказник, окрестности сёл Новоегорьевское, Сросты, Титовка, Шубинка, Лебяжье, Петухов Лог, Жерновцы, озёра Горькое-Перешеечное, Вавилон, Урлапово, Урлапёнок, Воробьёвское);
- Новичихинском (окрестности сёл Новичиха, Весёлая Дубрава, Токарево, оз. Чебачье, болото Лопушное);
- Шипуновском (оз. Загайново);
- Топчихинском (окрестности сёл Ракиты, Сидоровка, Чаузово);
- Романовском (окрестности сёл Гуселетово, Казанцево, озёра Молоково, Б. Горькое, М. Горькое);
- Мамонтовском (Мамонтовский заказник, окрестности сёл Мамонтово, Островное, Чёрная Курья);
- Ребрихинском (Касмалинский заказник, окрестности сёл Ребриха и Зелёная Роща, реки Трубачиха, Верхняя Речка);
- Завьяловском (Завьяловский заказник, окрестности сёл Гилёвка, Добрая Воля, Гонохово);
- Тюменцевском (Кулундинский заказник, окрестности сёл Шарчино, Грязново, оз. Лаптевых);
- Каменском (Корниловский заказник, окрестности с. Корнилово);
- Крутихинском (Алеусский заказник, окрестности сёл Волчно-Бурлинское, Долганка, Маловолчанка, Прыганка, озёра М. Пустынное, Стеклянное, Лаврушино, Киприно, Гагайка);
- Быстроистокском (окрестности с. Быстрый Исток);

- Усть-Пристанском (Обской заказник, окрестности с. Клепиково, оз. Шибаево);
 - Троицком (Большереченский заказник, окрестности с. Многоозерное, оз. Карасёво);
 - Первомайском (окрестности с. Бобровка);
 - Тальменском (Кислухинский заказник, окрестности с. Озёрки и станции Озёрки, с. Кислуха, оз. Барсуково);
 - Косихинском (окрестности с. Филатово);
 - Тогульском (р. Уксунай, окрестности с. Верхняя Коптелка);
 - Бийском (окрестности сёл Светлоозерское, Усятское, пос. Боровой, Семеновод, Заозёрный);
 - Солтонском (р. Неня, окрестности с. Ненинка).
- Весьма вероятно гнездование большого подорлика на болоте Большом близ с. Точильное [10], в пойме Чарыша у с. Ельцовка (личн. сообщ. И. Смелянского, А. Барашковой), в заказниках: Ондатровом, Суетском и Благовещенском [22], а также в окрестностях с. Благовещенка (А. Баздырев, Е. Мурзаханов, личн. сообщ.), где птицы наблюдались в гнездовое время. Найдено гнездо 3 августа (2014) с одним птенцом примерно 2-х недельного возраста у пос. Клюквенный [9].

По многолетним данным А.А. Котлова [33] большой подорлик гнезился в лесном массиве на юго-западе Кулунды вблизи сёл Чернокоровниково и Вал-Кордон. Найдено жилое гнездо подорлика в 2013 г. на Салаире в пойме р. Уксунай в Тогульском заказнике [40]. Видимо, хищник гнездится в лесоболотных местах долины Бии и её притоков на северо-западе Республики Алтай. На остальной территории он либо отсутствует, либо размножается, но нерегулярно [26; 35]. Отдельные пары подорликов спорадично гнездятся в предгорьях и низкогорьях Алтая [14], в частности, в Горной Колывани [35].

На основании имеющейся опубликованной и иной информации, касающейся обширной территории равнинного и Горного Алтая, а также других регионов, можно выделить некоторые основные особенности гнездовой биологии большого подорлика:

- кладка яиц начинается в конце первой или в начале второй декады мая [7], так первые яйца в гнёздах найдены 8, 10, 12 и 14 мая в 1956–1961 гг. на территории нижнего течения р. Бии, в эти же даты – в Бие-Чумышской лесостепи в 1965 и 1966 гг. Из 10 осмотренных А.П. Кучиным гнёзд, только в одном было 1 яйцо, в остальных – по 2. Яйца имели белую окраску с рыжеватыми, коричневыми, бурными пестринами разной интенсивности и величины. Размеры яиц (n = 6): длина 63,1–71,0 мм; диаметр 52,1–58,4 мм; масса из гнёзд – 88–99 г. [7; 13; 37]. Поверхность скорлупы крупнозернистая, матовая [38-39].
- насиживание кладки начинает самка с первого яйца, второе появляется через 4–5 дней. Самка насиживает 40–45 дней. В гнездо во время насиживания, вплоть до вылета птенцов, систематически добавляются зелёные ветки хвойных или лиственных пород, а также травянистые растения [3; 31; 34; 35; 41].
- первый птенец появляется в конце второй – начале третьей декады июня. Период от начала наклевывания птенцов до окончательного их вылупления составляет около двух суток. Птенцы разновозрастные – первый появляется раньше второго

на 4–5 дней, поэтому возникает пищевая конкуренция, которая может способствовать ослаблению младшего птенца и привести к последующей его гибели.

Вылупившийся птенец имеет массу 65–75 г, покрыт длинным грязно-белым пухом, впоследствии сменяющимся на серовато-белый (рис. 4, 5).



Рисунок 4. Пуховой птенец большого подорлика в гнезде. Алтайский край, бор по р. Бия. 16 июля 2011 г. Фото С.В. Важова

Figure 4. Downy chick of the Greater Spotted Eagle in the nest. Altai Territory, forest along the Biya River. 16 July 2011. Photo by S.V. Vazhov

В 3-х недельном возрасте у птенцов появляются трубки маховых, птенцы затаиваются, обороняются лапой, сидят в гнезде от 45 до 50 дней. Перед вылетом из гнезда, примерно через неделю, птенцы перебираются на соседние с гнездом сучья и находятся на них длительное время. Период полного оперения птенцов наступает в 2-х месячном возрасте, однако летать они ещё не в состоянии [3; 35; 41].

В Западной Сибири максимальное количество гнёзд и лётных выводков с 2 птенцами (64,3%) обнаружено в Алтайском крае в 2003–2006 гг., где наблюдалась максимальная численность гнездящихся подорликов [35] (рис. 6).

Вылет птенцов из гнезда происходит в конце второй декады августа. Первое время после вылета слётки от 4 до 7 дней держатся вблизи гнездового сооружения в лесу вместе с родителями. Впоследствии посещают открытые места, где учатся добывать себе пищу. В разные годы это наблюдал на Алтае А.П. Кучин в первой половине сентября. Отлёт осенью начинается со второй половины августа и может длиться до середины октября, в зависимости от природной зоны [7].

Питание

По типу питания подорлик относится к неспециализированному хищнику. Основу пищевого рациона составляют водяные полёвки, мелкие мышевидные грызуны, околотовные и водоплавающие птицы размером до утки, ящерицы, змеи, подорлик ловит также лягушек и небольших рыб.

При случае поедает падаль. В годы с обилием мышевидных грызунов переходит на питание ими [7; 13; 38; 39]. В 1964–1981 гг. в гнездовой период в добыче большого подорлика на Алтае основу питания составляли, в основном, краснощёкие суслики и хомяки [7].

Миграции

В период миграций, осенью и ранней весной, большой подорлик встречается практически по всей территории Алтайского края, в предгорьях Северного и Северо-Восточного Алтая [9; 15; 18; 22; 23]. Имеющиеся данные позволяют составить представление о миграциях пернатого хищника на Южном Байкале [28; 38].



Рисунок 5. Оперяющийся птенец большого подорлика в гнезде. Алтайский край, бор по р. Бия. 1 августа 2011 г. Фото С.В. Важова

Figure 5. A feathered chick of the Greater Spotted Eagle in the nest. Altai region, forest along the Biya River. 1 August 2011. Photo by S.V. Vazhov



Рисунок 6. Гнездо большого подорлика с выводком из одного птенца. Алтайский край, бор по р. Бия. 1 августа 2011 г. Фото С.В. Важова

Figure 6. Nest of the Greater Spotted Eagle with a brood of a single chick. Altai region, forest along the Biya River. 1 August 2011. Photo by S.V. Vazhov

Разный характер пребывания подорлика описан для других регионов:

- в некоторых районах Республики Бурятия птица находится на периферии ареала с различным характером пребывания: от гнездящегося до залётного [42];

- редкий перелётный гнездящийся вид на юге Восточной Сибири, где отмечена северная граница ареала [30];

- возможно гнездящийся перелётный вид в Омском Прииртышье [43];

- редкая гнездящаяся и пролётная птица в Оренбургской области [32; 44].

Редкий гнездящийся перелётный и немногочисленный пролётный вид в северной Монголии [29; 42].

Большой подорлик внесён в Приложение II Конвенции СИТЕС, Приложение 2 Боннской Конвенции, Приложение 2 Бернской Конвенции, Приложения двусторонних соглашений, заключённых между Российской Федерацией, Индией и КНДР. Обитает в большинстве боровых заказников Алтайского края, однако режим этих охраняемых территорий в части рубок леса не обеспечивает сохранения вида [14].

ВЫВОДЫ

Краткий обзор данных, касающихся Алтая и отдельных субъектов федерации, позволяет сделать суждение о том, что необходимо остановить губительный процесс снижения численности подорлика в местах обитания, на путях миграции и зимовках. Для этого требуется безусловное соблюдение природоохранного законодательства, неотвратимость уголовного и административного наказания его нарушителей, поиск соответствующих ресурсов для создания новых охраняемых территорий, расширение разноплановых орнитологических исследований, природоохранное просвещение населения. В противном случае современная тенденция роста скорости вымирания и уничтожения большого подорлика в результате деструктивной экологической деятельности человека будет углубляться.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Сбор материала осуществлён при помощи и содействии многих исследователей, которые делились своими наблюдениями, участвовали в экспедициях по Алтаю.

Авторы выражают свою благодарность сотрудникам Сибирского экологического центра И.В. Карякину и Э.Г. Николенко; канд. биол. наук Р.Ф. Бахтину; канд. с.-х. наук В.Н. Козилу; канд. с.-х. наук, доценту А.В. Одинцеву; охотоведу А.Е. Фомину; егерю С.Н. Байдукову; учителям Н.В. Зайцевой и А.А. Чухлову, внесшим свой вклад в эту работу. А.В. Мацюра был финансово поддержан грантом РФФИ и Республики Алтай в рамках научного проекта № 20-45-040016.

ACKNOWLEDGMENT

The study material was collected with the help and assistance of many researchers who shared their observations and participated in expeditions in the Altai. The authors express their gratitude to I.V. Karyakin and E.G. Nikolenko, employees of the Siberian Environmental Centre; Dr. R.F. Bakhtin; Dr. V.N. Kozil; Dr. A.V. Odintsev, docent; huntsman A.E. Fomin; gamekeeper S.N. Baidukov; teachers N.V. Zaitseva and A.A. Chuhlov, who contributed to this work. A.V. Matsyura was financially supported by a

grant from the Russian Foundation for Basic Research and the Republic of Altai No. 20-45-040016.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Важов В.М., Бахтин Р.Ф. К изучению могильника на Алтае // Acta Biologica Sibirica. 2019. N. 5(3). С. 1-11. DOI: 10.14258/abs.v5.i3.6350
2. Баранов А.А. Птицы Алтай-Саянского экорегиона: пространственно-временная динамика биоразнообразия. Т. 1. Красноярск: Изд-во Красноярского гос. пед. ун-т им. В.П. Астафьева, 2012. С. 1-464.
3. Красная книга Республики Алтай (животные). Горно-Алтайск, 2017. 368 с.
4. Красная книга Кемеровской области. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Т. 2. Кемерово, 2012. С. 1-192.
5. Красная книга Новосибирской области: Животные, растения и грибы. Новосибирск, 2018. 588 с.
6. Красная книга Российской Федерации: Животные. М.: АСТ: Астрель, 2001. 860 с.
7. Кучин А.П. Птицы Алтая. Горно-Алтайск, 2004. 777 с.
8. Николенко Е.Г., Важов С.В. Встречи редких пернатых хищников в Республике Алтай и Алтайском крае в сентябре 2009 г., Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2010. N. 18. С. 153-162.
9. Эбель А.Л. О некоторых фаунистических и фенологических наблюдениях птиц в Алтайском крае (неворобьиные) // Русский орнитологический журнал. 2015. N 24(1104). С. 427-450.
10. Vazhov S.V. Distribution and abundance of carnivorous birds (Falconiformes, Strigiformes) in the valley of the Bolshaya Rechka River (the "Bolsherechensky" state reserve, the Altai Territory, Russia) // Biosciences Biotechnology Research Asia. 2015, N 12(2). P. 1495-1502.
11. Фельдман А.С., Березовиков Н.Н. Документированная встреча большого подорлика рыжей морфы *Aquila clanga* var. *fulvescens* в Семипалатинском Прииртышье // Русский орнитологический журнал. 2015. N 24(1204). С. 3790-3793.
12. Гончаров А.И., Дубиковский Д.В. К орнитофауне Алтайского края и республики Алтай // Русский орнитологический журнал. 2018. N 27(1702). С. 5851-5865.
13. Рябицев В.К. Птицы Сибири: справочник-определитель в двух томах. Т. 1. М: Екатеринбург, 2014. 438 с.
14. Важов С.В., Бахтин Р.Ф. Большой подорлик – *Aquila clanga* Pallas, 1811. Красная книга Алтайского края. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Барнаул, 2016. С. 157-159.
15. Важов С.В., Бахтин Р.Ф., Байдуков С.Н. К изучению соколообразных и совообразных Кислухинского заказника (Алтайский край) // Алтайский зоологический журнал. 2015. N 9. С. 59-61.
16. Митрофанов О.Б. Дополнительные сведения о редких видах Республики Алтай. Редкие животные Республики Алтай: Материалы по подготовке второго издания Красной книги Республики Алтай. Горно-Алтайск: РИО ГАГН, 2006. С. 154-166.
17. Важов С.В., Карякин И.В., Барашкова А.Н., Бахтин Р.Ф., Бекмансуров Р.Х., Николенко Е.Г., Смелянский И.Е. Распространение, численность и статус орлов в Республике Алтай // Исчезающие, редкие и слабоизученные виды животных и их отражение в Красной книге Республики Алтай прошлых и будущего изданий (критика и предложения): Материалы Всероссийской науч.-практ. конф. по подготовке третьего издания Красной книги Республики Алтай (животные). Горно-Алтайск, 2015. С. 88-93.
18. Важов С.В., Митрофанов О.Б., Кучин А.П. Большой подорлик – *Aquila clanga* Pallas, 1811. Красная книга

- Республики Алтай (животные, 3-е изд.). Горно-Алтайск, 2017. С. 166-167.
19. Карякин И.В. Пернатые хищники (методические рекомендации по изучению соколообразных и совообразных). Нижний Новгород: Поволжье, 2004. С. 1-351.
20. Bibby C.J., Jones M., Marsden S. Expedition Field Techniques. Bird Surveys. London: Royal Geographical Society, 1998. 143 p.
21. Красная книга Алтайского края (Веб-ГИС «Фаунистика»). 2019. URL: <http://altayredbook.wildlifemonitoring.ru> (дата обращения 01.12.2019)
22. Пернатые хищники Мира (Веб-ГИС «Фаунистика»). URL: <http://raptors.wildlifemonitoring.ru>. (дата обращения: 01.12.2019)
23. Птицы Сибири. URL: <http://sibirbirds.ru/> (дата обращения: 01.12.2019)
24. Торопов К.В., Граждан К.В. Птицы Северо-Восточного Алтая: 40 лет спустя. Новосибирск: Наука, 2010. 396 с.
25. Торопов К.В., Бочкарева Е.Н. Птицы подтаежных лесов Западной Сибири: 30-40 лет спустя. Новосибирск: Наука-Центр, 2014. 394 с.
26. Карякин И.В., Николенко Е.Г. Результаты проекта по выделению зон особой охраны в борových заказниках Алтайского края на основании данных мониторинга мест гнездования пернатых хищников, Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2015. N 31. С. 75-102.
27. Мельников Ю.И., Купчинский А.Б. Новые регистрации редких и малочисленных видов птиц на озере Байкал // Байкальский зоологический журнал. 2018. N 2(23). С. 46-49.
28. Мацюра А.В., Зимарова А.А. Синантропизация врановых и особенности их адаптаций к антропогенным ландшафтам // Acta Biologica Sibirica. 2016. N 2(1). С. 150-199.
29. Звонов Б.М., Букреев С.А., Болдбаатар Ш. Птицы Монголии. Часть II. Неворобьиные (Non-Passeriformes). Москва: Сельскохозяйственные технологии, 2017. 396 с.
30. Попов В.В. Кадастр позвоночных животных Иркутской области не относящихся к объектам охоты и водным биологическим ресурсам, обитавших на территории Иркутской области. Иркутск, 2018. 98 с.
31. Тарасов В.В., Рябицев А.В. Результаты мониторинга гнездовой некоторых редких птиц в Курганской области // Фауна Урала и Сибири. 2018. N 2. С. 113-119.
32. Корнев С.В., Коршиков Л.В. О большом подорлике *Aquila clanga* на Оренбургской области // Русский орнитологический журнал. 2017. N 26(1394). С. 213-214.
33. Котлов А.А. К распространению редких птиц на юго-западе Кулунды // Алтайский зоологический журнал. 2015. N 9. С. 69-71.
34. Бахтин Р.Ф., Важов С.В. О встречах редких хищных птиц на Салаире в 2013 году // Успехи современного естествознания. 2014. N 5(2). С. 190.
35. Карякин И.В., Смелянский И.Е., Бакка С.В., Грабовский М.А., Рыбенко А.В., Егорова А.В. Крупные пернатые хищники Алтайского края // Пернатые хищники и их охрана. 2005. N 3. С. 28-51.
36. Бахтин Р.Ф., Важов С.В. Новые данные о гнездовании большого подорлика в окрестностях г. Бийска, Алтайский край, Россия // Пернатые хищники и их охрана. 2010. N 20. С. 204-207.
37. Телегин В.И., Николаев В.В. Материалы по гнездованию птиц в Западной Сибири // Алтайский зоологический журнал. 2010. N 4. С. 67-77.
38. Ивановский В.В. Хищные птицы Белорусского Поозерья. Витебск: НО «ВГН им. П.М. Машерова», 2012. С. 1-209.
39. Ивановский В.В., Захарова Г.А. Использование оологических параметров для определения яиц хищных птиц // Русский орнитологический журнал. 2014. N 23(1058). С. 3151-3161.
40. Важов С.В., Важов В.М., Черемисин А.А. Материалы к изучению ястребиных птиц Салаирского кряжа // Русский орнитологический журнал. 2018. N 27(1664). С. 4393-4403.
41. Тарасов В.В., Гашек В.А., Рябицев А.В., Грачев С.В. К фауне птиц лесостепной зоны Челябинской области // Фауна Урала и Сибири. 2018. N 2. С. 106-112.
42. Доржиев Ц.З., Бадмаева Е.Н. Неворобьиные Non-Passeriformes птицы Республики Бурятия: аннотированный список // Природа Внутренней Азии. 2016. N 1. С. 7-60.
43. Соловьев С.А. Хищные птицы и совы Омского Прииртышья // Русский орнитологический журнал. 2018. N 27(1713). С. 6260-6268.
44. Красная книга Алтайского края. Т. 2. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных. Барнаул, 2016. 312 с.

REFERENCES

- Vazhov V.M., Bakhtin R.F. To the study of Eastern imperial eagle in the Altai. *Acta Biologica Sibirica*, 2019, no. 5(3), pp. 1-11. (In Russian) DOI: 10.14258/abs.v5.i3.6350
- Baranov A.A. *Ptitsy Altai-Sayanskogo ekoregiona: prostranstvenno-vremennaya dinamika bioraznoobraziya* [Birds of the Altai-Sayan ecoregion: spatial and temporal dynamics of biodiversity]. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State Pedagogical University Publ., 2012, vol. 1, 464 p. (In Russian).
- Krasnaya kniga Respubliki Altai (zhivotnye)* [Red Book of the Republic of Altai (Animals)]. Gorno-Altai, 2017, 368 p. (In Russian)
- Krasnaya kniga Kemerovskoi oblasti. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh* [Red Book of the Kemerovo region. Rare and endangered animal species]. Kemerovo, 2012, vol. 2, 192 p. (In Russian)
- Krasnaya kniga Novosibirskoi oblasti: Zhivotnye, rasteniya i griby* [Red Book of the Novosibirsk region: Animals, plants and fungi]. Novosibirsk, 2018, 588 p. (In Russian)
- Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii: Zhivotnye* [Red Book of the Russian Federation: Animals]. Moscow, AST, Astril Publ., 2001, 60 p. (In Russian)
- Kuchin A.P. *Ptitsy Altaya* [Birds of Altai]. Gorno-Altai, 2004, 777 p. (In Russian)
- Nikolenko E.G., Vazhov S.V. Encounters of rare raptors in the Altai Republic and Altai Territory in September 2009, Russia. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Raptors and their protection]. 2010, no. 18, pp. 153-162. (In Russian)
- Ebel A.L. On some faunistic and phenological observations of birds in the Altai Territory (Non-passerines). *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2015, no. 24(1104), pp. 427-450. (In Russian)
- Vazhov S.V. Distribution and abundance of carnivorous birds (Falconiformes, Strigiformes) in the valley of the Bolshaya Rechka River (the "Bolsherechensky" State Reserve, the Altai Territory, Russia). *Biosciences Biotechnology Research Asia*. 2015, no. 12(2), pp. 1495-1502. (In Russian)
- Feldman A.S., Berezovikov N.N. Documented sighting of the Greater Spotted Eagle of the red-breasted morph *Aquila clanga* var. *fulvescens* in the Semipalatinsk Priirtysh. [Russian Ornithological Journal]. 2015, no. 24(1204), pp. 3790-3793. (In Russian)
- Goncharov A.I., Dubikovskiy D.V. To the ornithofauna of Altai Krai and the Altai Republic. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2018, no. 27(1702), pp. 5851-5865. (In Russian)
- Ryabitsev V.K. *Ptitsy Sibiri: spravochnik-opredelitel' v dvukh tomakh* [Birds of Siberia: a reference book in two volumes]. Moscow, Ekaterinburg, 2014, vol. 1, 438 p. (In Russian)
- Vazhov S.V., Bakhtin R.F. [Great Spotted Eagle – *Aquila clanga* Pallas, 1811]. In: *Krasnaya kniga Altaiskogo kraya*.

- Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh* [Red Data Book of Altai Krai. Rare and endangered animal species]. Barnaul, 2016, pp. 157-159. (In Russian)
15. Vazhov S.V., Bakhtin R.F., Baidukov S.N. To the study of falconers and owls of Kisluhinsky preserve (Altai Territory). *Altayskiy Zoologicheskii Zhurnal* [Altai Zoological Journal]. 2015, no. 9, pp. 59-61. (In Russian)
16. Mitrofanov O.B. [Additional information about rare species of the Altai Republic]. In: *Redkie zhivotnye Respubliki Altai: Materialy po podgotovke vtorogo izdaniya Krasnoi knigi Respubliki Altai* [Rare animals of the Altai Republic: Materials for the preparation of the second edition of the Red Book of the Altai Republic]. Gorno-Altaysk, RIO GAGN Publ., 2006, 166 p. (In Russian)
17. Vazhov S.V., Karyakin I.V., Barashkova A.N., Bakhtin R.F., Bekmansurov R.H., Nikolenko E.G., Smelyansky I.E. Rasprostraneniye, chislennost' i status orlov v Respublike Altai [Distribution, abundance and status of eagles in the Altai Republic]. *Ischezayushchie, redkie i slaboizuchennyye vidy zhivotnykh i ikh otrazhenie v Krasnoi knige Respubliki Altai prashlykh i budushchego izdaniya (kritika i predlozheniya): Materialy Vserossiyskoi nauch.-prakt. konf. po podgotovke tret'ego izdaniya Krasnoi knigi Respubliki Altai (zhivotnye)* [Extinct, rare and poorly studied animal species and their reflection in the Red Book of the Altai Republic of past and future editions (critique and proposals): Materials of the All-Russian scientific and practical conference on preparation of the third edition of the Red Book of the Republic of Altai (animals)]. Gorno-Altaysk, 2015, pp. 88-93. (In Russian)
18. Vazhov S.V., Mitrofanov O.B., Kuchin A.P. [Great Spotted Eagle - *Aquila clanga* Pallas, 1811]. In: *Krasnaya kniga Respubliki Altai (zhivotnye)* [Red Data Book of the Republic of Altai (Animals)]. Gorno-Altaysk, 2017, 167 p. (In Russian)
19. Karyakin I.V. *Pernatye khishchniki (metodicheskoe rekomendatsii po izucheniyu sokolobraznykh i sovoobraznykh)* [Feathered raptors (methodological recommendations for the study of falconers and owls)]. Nizhny Novgorod, Povolzhye Publ., 2004, 351 p. (In Russian)
20. Bibby C.J., Jones M., Marsden S. *Expedition Field Techniques. Bird Surveys*. London: Royal Geographical Society, 1998, 143 p. (In Russian)
21. *Krasnaya kniga Altaiskogo kraya (Veb-GIS «Faunistika»)* [Red Data Book of Altai Krai (WebGIS Faunistics)]. Available at: <http://altayredbook.wildlifemonitoring.ru> (accessed 01.12.2019)
22. *Pernatye khishchniki Mira (Veb-GIS «Faunistika»)* [Feathered raptors of the World (WebGIS "Faunistics")]. Available at: <http://raptors.wildlifemonitoring.ru>. (accessed 01.12.2019)
23. *Ptitsy Sibiri* [Birds of Siberia]. Available at: <http://sibirds.ru> (accessed 01.12.2019)
24. Toropov K.V., Grazhdan K.V. *Ptitsy Severo-Vostochnogo Altaya: 40 let spustya* [Birds of the North-Eastern Altai: 40 years later]. Novosibirsk, Nauka Publ., 2010, 396 p. (In Russian)
25. Toropov K.V., Bochkareva E.N. *Ptitsy podtaezhnykh lesov Zapadnoi Sibiri: 30-40 let spustya* [Birds of subtaiga forests of Western Siberia: 30-40 years of observations]. Novosibirsk, Nauka-Center Publ., 2014, 394 p. (In Russian)
26. Karyakin I.V., Nikolenko E.G. Results of the project on the allocation of special protection zones in wildlife refuges of Altai Krai based on monitoring data of raptor nesting sites, Russia. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Raptors and their protection]. 2015, no. 31, pp. 75-102. (In Russian)
27. Melnikov Y.I., Kupchinskiy A.B. New registrations of rare and small bird species on Lake Baikal. *Baikalskiy Zoologicheskii Zhurnal* [Baikal Zoological Journal]. 2018, no. 2(23), pp. 46-49. (In Russian)
28. Matsyura A.V., Zimaroeva A.A. Synanthropization of ravens and features of their adaptations to anthropogenic landscapes. *Acta Biologica Sibirica*. 2016, no. 2(1), pp. 150-199. (In Russian)
29. Zvonov B.M., Boukreev S.A., Boldbaatar S. *Ptitsy Mongolii. Chast' II. Nevorob'inye (Non-Passeriformes)* [Birds of Mongolia. Part II. Non-Passeriformes]. Moscow, Agricultural Technologies Publ., 2017, 396 p. (In Russian)
30. Popov V.V. *Kadastr pozvonochnykh zhivotnykh Irkutskoi oblasti ne otnosyashchikhsya k ob"ektam okhoty i vodnym biologicheskim resursam, obitavshikh na territorii Irkutskoi oblasti* [Cadastre of vertebrate animals of the Irkutsk region not related to the objects of hunting and aquatic biological resources that inhabited the territory of the Irkutsk region]. Irkutsk, 2018, 98 p. (In Russian)
31. Tarasov V.V., Ryabitsev A.V. Results of monitoring of nesting sites of some rare birds in Kurgan region. *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. 2018, no. 2, pp. 113-119. (In Russian)
32. Kornev S.V., Korshikov L.V. On the Greater Spotted Eagle *Aquila clanga* in the Orenburg Region. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2017, no. 26(1394), pp. 213-214. (In Russian)
33. Kotlov A.A. To the distribution of rare birds in the southwest of Kulunda. *Altayskiy Zoologicheskii Zhurnal* [Altai Zoological Journal]. 2015, no. 9, pp. 69-71. (In Russian)
34. Bakhtin R.F., Vazhov S.V. On encounters of rare birds of prey on Salair in 2013. *Uspehi Sovremennoy Estestvennoy Nauki* [Advances in Modern Natural Science]. 2014, no. 5(2), p. 190. (In Russian)
35. Karyakin I.V., Smelyansky I.E., Bakka S.V., Grabovsky M.A., Rybenko A.V., Egorova A.V. Large feathered raptors of Altai region. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Raptors and their protection]. 2005, no. 3, pp. 28-51. (In Russian)
36. Bakhtin R.F., Vazhov S.V. New data on nesting of the Greater Spotted Eagle in the vicinity of Biysk, Altai Territory, Russia. *Pernatye khishchniki i ikh okhrana* [Raptors and their protection]. 2010, no. 20, pp. 204-207. (In Russian)
37. Telegin V.I., Nikolaev V.V. Materials on the nesting of birds in Western Siberia. *Altayskiy Zoologicheskii Zhurnal* [Altai Zoological Journal]. 2010, no. 4, pp. 67-77. (In Russian)
38. Ivanovsky V.V. *Khishchnyye ptitsy Belorusskogo Poozer'ya* [Birds of prey of the Belarusian Lakeland]. Vitebsk, VGNN named after P.M. Masherov Publ., 2012, 209 p. (In Russian)
39. Ivanovsky V.V., Zakharova G.A. Using oological parameters to determine eggs of birds of prey. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2014, no. 23(1058), pp. 3151-3161. (In Russian)
40. Vazhov S.V., Vazhov V.M., Cheremisin A.A. Materials for the study of hawk birds of the Salair Ridge. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2018, no. 27(1664), pp. 4393-4403. (In Russian)
41. Tarasov V.V., Gashek V.A., Ryabitsev A.V., Grachev S.V. To the bird fauna of the forest-steppe zone of the Chelyabinsk Region. *Fauna Urala i Sibiri* [Fauna of the Urals and Siberia]. 2018, no. 2, pp. 106-112. (In Russian)
42. Dorzhiev Ts.Z., Badmaeva E.N. Non-Passeriformes birds of the Republic of Buryatia: An annotated list. *Priroda Srednyy Aziy* [Nature of Inner Asia]. 2016, no. 1, pp. 7-60. (In Russian)
43. Soloviev S.A. Birds of prey and owls of the Omsk Priirtyshye. *Russkiy Ornitologicheskii Zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 2018, no. 27(1713), pp. 6260-6268. (In Russian)
44. *Krasnaya kniga Altaiskogo kraya. Redkie i nakhodyashchiesya pod ugrozoi ischeznoveniya vidy zhivotnykh* [Red Data Book of Altai Krai. Rare and endangered animal species]. Barnaul, 2016, vol. 2, 312 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Виктор М. Важов и Сергей В. Важов собрали фактический материал. Александр В. Мацюра проводил анализ распределения и обрабатывал информационные источники. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Viktor M. Vazhov and Sergey V. Vazhov collected factual material. Alex V. Matsyura conducted distributional analysis and processed information sources. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Сергей В. Важов / Sergey V. Vazhov <http://orcid.org/0000-0003-0987-XXXX>

Александр В. Мацюра / Alex V. Matsyura <http://orcid.org/0000-0001-9553-001X>

Виктор М. Важов / Viktor M. Vazhov <https://orcid.org/0000-0001-6582-XXXX>

Оригинальная статья / Original article
УДК 591.151:636.32/.38.082.13
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-78-84

Полиморфизм генов *GH/HaeIII* и *GDF9/AspIEI*, генетическая изменчивость, ассоциация их генотипов с иммунным статусом у овец разных пород, разводимых в различных природно-географических зонах

Алимсолтан А. Оздемиров¹, Александр И. Суров², Евгения С. Суржикова²,
Абдусалам А. Хожожов¹, Закир К. Гаджиев², Дарья Д. Евлагина²,
Етар М. Алиева¹, Рабият А. Акаева¹

¹ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Республики Дагестан», Махачкала, Россия

²ФГБНУ «Северо-Кавказский федеральный научный аграрный центр», Михайловск, Россия

Контактное лицо

Алимсолтан А. Оздемиров, заведующий лабораторией геномных исследований, селекции и племенного дела, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр РД»; 367014, Россия, г. Махачкала, ул. А. Шахбанова, 30.
Тел. +79094806199
Email alim72@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-2150-2192>

Формат цитирования

Оздемиров А.А., Суров А.И., Суржикова Е.С., Хожожов А.А., Гаджиев З.К., Евлагина Д.Д., Алиева Е.М., Акаева Р.А. Полиморфизм генов *GH/HaeIII* и *GDF9/AspIEI*, генетическая изменчивость, ассоциация их генотипов с иммунным статусом у овец разных пород, разводимых в различных природно-географических зонах // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 78-84. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-78-84

Получена 19 апреля 2022 г.

Прошла рецензирование 14 мая 2022 г.

Принята 24 мая 2022 г.

Резюме

Цель. Одной из важных задач в решении проблемы повышения эффективности ведения овцеводства является рациональное использование кормовых угодий Северного Кавказа и Юга России, значительная часть которых располагается в разных природно-климатических условиях. В недостаточной изученности механизмов адаптации сельскохозяйственных животных, в частности овец, к эколого-географическим особенностям этих регионов заключается и сложность их решений. Целью настоящих исследований стало изучение полиморфизма генов, степени генетической изменчивости и иммунного статуса у овец разных пород, так как генетический полиморфизм является мерой его адаптивности, а в основе жизнедеятельности организма лежит гемопоэтическая функция крови.

Материал и методы. Генетическая структура генов *GH/Hae III*, *GDF9/AspIEI*, иммунный статус, изучен методами генетико-статистического и иммунного анализа у овец разных пород, содержащихся в различных природно-климатических зонах Дагестана и Краснодарского края.

Результаты. В результате ДНК-генотипирования исследуемых выборок овец разных пород было установлено, что полиморфизм генов *GH/HaeIII*, *GDF9/AspIEI* представлен тремя вариантами генотипов: гомозиготными *GH/HaeIII^{AA}*, *GH/HaeIII^{BB}*; *GDF9/AspIEI^{AA}*, *GDF9/AspIEI^{GG}*; гетерозиготными *GH/HaeIII^{AB}*; *GDF9/AspIEI^{AG}* и двумя аллелями: А и В – гена *GH/HaeIII*; А и G – гена *GDF9/AspIEI* с разной частотой встречаемости, соответственно.

Заключение. Впервые изучена генетическая изменчивость в контексте с иммунным статусом популяций овец разных пород, разводимых в условиях предгорья Республики Дагестан и Краснодарского края. Полученная информация о роли степени генетической изменчивости и иммунного статуса овец разных пород дает ответ при формировании приспособительно-компенсаторных механизмов к определенным условиям среды разведения. Более глубоко изучить адаптивные характеристики овец разных пород для дальнейшего его совершенствования позволяют использование молекулярно-генетических и гематологических методов.

Ключевые слова

Адаптация, популяция, овцы, генетическая изменчивость, иммунный статус, условия разведения.

Polymorphism of *GH/HaeIII* and *GDF9/AspI* genes, genetic variation and association of their genotypes with immune status in sheep of different breeds ranches in different natural and geographic areas

Alimsoltan A. Ozdemirov¹, Alexander I. Surov², Evgeniya S. Surzhikova²,
Abdusalam A. Khozhokov¹, Zakir K. Gadzhiev², Darya D. Evlagina²,
Etar M. Alieva¹ and Rabiya A. Akaeva¹

¹Federal Agrarian Scientific Centre of the Republic of Dagestan, Makhachkala, Russia

²North Caucasus Federal Scientific Agrarian Centre, Mikhaylovsk, Russia

Principal contact

Alimsoltan A. Ozdemirov, Hea, Laboratory of Genomic Research, Selection and Breeding, Federal Agrarian Research Centre of the Republic of Dagestan; 30A, Shakhbanova St, Makhachkala, Russia 367014.
Tel. +79094806199

Email alim72@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-2150-2192>

How to cite this article

Ozdemirov A.A., Surov A.I., Surzhikova E.S., Khozhokov A.A., Gadzhiev Z.K., Evlagina D.D., Alieva E.M., Akaeva R.A. Polymorphism of *GH/HaeIII* and *GDF9/AspI* genes, genetic variation and association of their genotypes with immune status in sheep of different breeds ranches in different natural and geographic areas. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 78-84. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-78-84

Received 19 April 2022

Revised 14 May 2022

Accepted 24 May 2022

Aim. One of the important tasks in solving the problem of improving the efficiency of sheep breeding is the rational use of fodder lands in the North Caucasus and the South of Russia, a significant part of which is located in different natural and climatic conditions. The complexity of solutions lies in insufficient knowledge of the mechanisms of adaptation of farm animals, in particular sheep, to the ecological and geographical features of these regions. The purpose of this research was to study the genetic polymorphism of genes, the degree of genetic variability and immune status in sheep of different breeds, since genetic polymorphism is a measure of its adaptability and the hematopoietic function of blood is the basis of the life of the organism.

Material and Methods. The genetic structure of the *GH/Hae III*, *GDF9/AspI* genes and immune status, was studied by the methods of genetic-statistical and immune analysis in sheep of different breeds kept in different climatic zones of Dagestan and the Krasnodar Territory.

Results. As a result of DNA genotyping of the studied samples of sheep of different breeds, it was found that polymorphism of *GH/HaeIII*, *GDF9/AspI* genes is represented by three genotype variants: homozygous *GH/HaeIII*^{AA}, *GH/HaeIII*^{BB}; *GDF9/AspI*^{AA}, *GDF9/AspI*^{GG}; heterozygous *GH/HaeIII*^{AB}; *GDF9/AspI*^{AG} and two alleles: A and B – of the *GH/HaeIII* gene; A and G – *GDF9/AspI* gene with different frequency of occurrence, respectively.

Conclusion. For the first time, genetic variability has been studied in the context of the immune status of sheep populations of different breeds bred in the foothills of the Republic of Dagestan and Krasnodar Territory. The information obtained about the role of the degree of genetic variability and the immune status of sheep of different breeds is answered in the formation of adaptive-compensatory mechanisms to specific conditions of the breeding environment. A deeper study of the adaptive characteristics of sheep of different breeds for their further improvement allows the use of molecular genetic and hematological methods.

Key Words

Adaptation, population, sheep, genetic variability, immune status, breeding conditions.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время овцеводство базируется на промышленном разведении племенных овец с целью обеспечения различных сфер производства сырьём. В овцеводческой отрасли появились новые виды направлений: мясо-шерстно-молочное, мясо-шерстное, мясо-сальное, смушковое, шубное овцеводство. Каждому из этих направлений разведения овец соответствует своя климатическая зона. На территориях с мягким климатом и богатыми лугами преобладает полутонкорунное направление, а в горных районах с холодным климатом можно отметить, что преобладают хозяйства, ориентированные на разведение мясо-шерстно-молочных и грубошерстных пород овец [1].

Поскольку при выведении, дальнейшем совершенствовании новой породы с одной стороны под воздействием селекционного давления и условием внешней среды обитания, с другой формируется определенная генетическая структура, а также своеобразный уклад генов, характерный каждой отдельной породе. Информация о генофонде различных пород, их филогенезе, направленности и динамике генетических процессов, происходящих в организме животных, позволяет получить объективную оценку физиологического состояния особей.

Для овцеводства Северного Кавказа и Юга России изучение адаптивных способностей животных имеет важное практическое значение, так как значительную часть этих территорий занимают предгорья и горы. По литературным данным отечественных и зарубежных исследователей процесс адаптации животных в различных условиях среды, сопровождается изменениями функциональной деятельности различных систем [2; 3]. Свойство иммунной защиты возникло как функция живой системы, обеспечивающей сохранение биологической индивидуальности, сохранение гомеостаза. Контроль за обеспечением динамического постоянства внутренней среды организма отводится В-, Т-клеткам и их субпопуляциям, к которым относятся Т-хелперы и Т-супрессоры. Хороший иммунный статус животного не только обеспечивает защиту организма, но и является важным фактором при создании пород, хорошо адаптированных к окружающей среде при это не теряющих свою высокую продуктивность в процессе адаптации. Отсюда следует, что предположительно изменения реакций естественной резистентности в живых организмах можно рассматривать, как один из факторов их адаптации к условиям окружающей среды [4; 5].

Метод молекулярной генетики позволяет выявлять, изучать и оценивать адаптационно-компенсаторные механизмы, обеспечивающие разведения животных в разных природно-географических зонах. Также способен выявлять тот спектр адаптационных преобразований, образованные в условиях среды обитания, обеспечивают жизнедеятельность организма [6].

Особая роль в адаптационном процессе отводится генетическому полиморфизму, что является мерой генетической изменчивости и при этом обеспечивая организму ту пластичность, которая необходима для выживания в создавшихся условиях [7]. В практической селекции методы молекулярной генетики дают возможность выявить особо ценные генотипы, адаптированные к существующим условиям содержания [8].

Северный Кавказ и Юг России являются традиционными регионами разведения племенного овцеводства. В настоящее время нет полной информации об особенностях их генофонда и генетической дифференциации по генам. В связи с этим целью настоящего исследования послужило изучение генетической изменчивости и иммунного статуса, овец разных пород, разводимого в различных эколого-географических зонах Дагестана и Юга России.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

С использованием молекулярно-генетических методов были исследованы овцы (ярки) дагестанской горной породы ($n = 34$) и лакон ($n = 36$), разводимых в разных эколого-географических зонах Республики Дагестан и Краснодарского края. Биологическим материалом для выделения геномной ДНК и определения иммунного статуса являлась цельная кровь, взятая в асептических условиях из яремной вены. Выделение геномной ДНК из крови проводилась согласно протокола при использовании специализированного коммерческого набора реагентов *DIAtomtm DNA Prep 100* (ИЗОГЕН, Россия). Для проведения и постановки реакции амплификации методом ПЦР использовались коммерческие *Gene Pak PCR Core* (ИЗОГЕН, Россия) наборы [9-11].

Методом ПЦР (полимерно-цепной реакции) с использованием синтезируемых специфических наборов олигонуклеотидов (праймеров) на термоциклере «Терцик» фирмы «ДНК-технология» (Россия) проведено генотипирование исследуемых популяций овец разных пород по изучению полиморфизма генов *GH/HaeIII* (соматотропин), *GDF9/AspIEI* (дифференциальный фактор роста) (табл. 1).

Таблица 1. Индивидуальные характеристики условий ПЦР-ПДРФ**Table 1.** Individual characteristics of PCR-RFLP conditions

Олигонуклеотидная последовательность Nucleotide sequences	Участок амплификации, (п.н.) Amplification site, (p.n.)	Отжиг, Т°С Annealing, T°C,	Генотип Genotypes	Эндонуклеаза/ сайт узнавания Endonuclease/ Recognition site
<i>GH/Hae III</i>				
F: 5'-GGAGGCAGGAAGGGATGAA-3' R: 5'-CCAAGGGAGGGAGACAGA-3'	934	60	AA/AB/BB	<i>Hae III</i> GG [^] CC
<i>GDF9/AspIEI</i>				
F:5'- GAAGACTGGTATGGGGAAATG -3' R:5'- CCAATCTGCTCTACACACCT -3'	462	63	AA/AG/GG	<i>AspIEI</i> GCG [^] C

Анализ ПДРФ включал обработку амплификата сайт-специфической эндонуклеазой *HaeIII*, *AspI* (СИБЭНЗИМ, Россия), после проведения ПЦР-амплификации, с последующим разделением полученных фрагментов при помощи метода горизонтального гель-электрофореза с разной концентрацией от 1,8 до 2,5% агарозного геля, после окрашивания этидием бромистым. В ультрафиолетовом свете определялось число и длина фрагментов рестрикции [12; 13].

По содержанию Т-, В-лимфоцитов в периферической крови согласно методическим рекомендациям с использованием микрометода образования Е-розеток (Е-РОК и ЕАС-РОК) определяли уровень клеточного и гуморального иммунитета (Т-, В-лимфоцитов, Т-супрессоров, Т-хелперов).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате ДНК-генотипирования исследуемых выборок овец разных пород было установлено, что

полиморфизм генов *GH/HaeIII*, *GDF9/AspI* представлен тремя вариантами генотипов: гомозиготными *GH/HaeIII^{AA}*, *GH/HaeIII^{BB}*; *GDF9/AspI^{AA}*, *GDF9/AspI^{GG}*; гетерозиготными *GH/HaeIII^{AB}*; *GDF9/AspI^{AG}* и двумя аллелями: А и В – гена *GH/HaeIII*; А и G – гена *GDF9/AspI* с разной частотой встречаемости, соответственно.

При анализе полиморфизмов генов *GH/HaeIII*, *GDF9/AspI* в исследованной выборке ярок дагестанской горной породы, разводимой в предгорной зоне Республики Дагестан, характерна высокая (0,97; 0,78) концентрация аллелей *GH/HaeIII^A*; *GDF9/AspI^G* и низкая (0,03; 0,22) аллелей *GH/HaeIII^B*, *GDF9/AspI^A*. У ярок данной породы преобладал гомозиготный *GH/HaeIII^{AA}*; *GDF9/AspI^{GG}* (0,94; 0,74) генотип. Практически одинаковая (0,06) *GH/HaeIII^{AB}* и (0,09) *GDF9/AspI^{AG}* отмечена частота встречаемости гетерозиготного генотипа изучаемых генов (табл. 2).

Таблица 2. Частота встречаемости аллелей и генотипов по генам *GH/Hae III* *GDF9/AspI* у ярок дагестанской горной породы

Table 2. Frequency of occurrence of alleles and genotypes for the *GH/Hae III* *GDF9/AspI* genes in Dagestan yams

Генотип Genotype	n	Частота встречаемости ± sp Frequency of occurrence ± sp		χ ²	Ho	He	TG
		генотипов genotypes	аллелей alleles				
<i>GH/Hae III</i>							
<i>GH/HaeIII^{AA}</i>	32	0,94±0,042	A – 0,97±0,019	0,03	0,062	0,060	+0,002 Ho > He
<i>GH/HaeIII^{AB}</i>	2	0,06±0,040	B – 0,03±0,020				
<i>GH/HaeIII^{BB}</i>	0	0,0					
<i>GDF9/AspI</i>							
<i>GDF9/AspI^{AA}</i>	6	0,18±0,066	A – 0,22±0,050	18,79	0,100	0,520	-0,420 Ho < He
<i>GDF9/AspI^{AG}</i>	3	0,09±0,049	G – 0,78±0,051				
<i>GDF9/AspI^{GG}</i>	25	0,74±0,075					

Количество животных-носителей гомозиготных *GH/HaeIII^{AA}*, *GH/HaeIII^{BB}*; *GDF9/AspI^{AA}*, *GDF9/AspI^{GG}* генотипов в популяции дагестанской горной породы составило 32 и 31 гол., гетерозиготных *GH/HaeIII^{AB}* и *GDF9/AspI^{AG}* – 2 и 3 головы.

Уровень наблюдаемой гетерозиготности (Ho) генов *GH/HaeIII* и *GDF9/AspI^{GG}* был сравнительно одинаковым и составил 0,062–0,100, а ожидаемой (He) варьировался от 0,060 до 0,520.

Анализ встречаемости разных вариантов генотипов и аллелей изучаемых генов показал, что в изучаемой выборке исследуемой породе овец преобладали аллели *GH/HaeIII^A*, *GDF9/AspI^G* и гомозиготные *GH/HaeIII^{AA}*, *GDF9/AspI^{GG}* генотипы, из этого следует, что снижение гетерозиготных особей отмечается в ожидаемом распределении и это подтверждается тестом на гетерозиготность (TG), который был положительным и отрицательным +0,002 и -0,420 для генов *GH/HaeIII* *GDF9/AspI*. С целью выявления соответствия фактических частот генотипов теоретически ожидаемым, согласно закону Харди-Вайнберга, для оценки значимости селективного различия между генотипами, был рассчитан критерий соответствия Пирсона (χ²). Полученное значение χ² для гена *GDF9/AspI* составило 18,79, что свидетельствует о том, что за счет преобладания гомозиготных

особей фактическое распределение генотипов не соответствует теоретически ожидаемому.

Анализом исследований, проведенных с помощью метода ПЦР-ПДРФ по локусам генов *GH/HaeIII*, *GDF9/AspI* у ярок породы лакон, разводимых в условиях предгорья Краснодарского края, было выявлено также три генотипа и два аллеля с разными частотами встречаемости. В гене *GH/HaeIII* отмечается почти в два раза (0,61) преобладание аллеля – *GH/HaeIII^A* над аллелем *GH/HaeIII^B* (0,39). Что касается частоты встречаемости аллеля *GDF9/AspI^G* гена *GDF9/AspI*, то она была наивысшей – 0,97. Количество животных-носителей гомозиготных *GH/HaeIII^{AA}* *GH/HaeIII^{BB}*; *GDF9/AspI^{GG}* генотипов составило 24 и 34 головы, из них с генотипом *GH/HaeIII^{AA}* – 45,0% (n = 16), *GH/HaeIII^{BB}* – 22,0% (n = 8) и *GDF9/AspI^{GG}* 94,0% (n = 34), отсутствие *GDF9/AspI^{AA}* (0). Присутствие гетерозиготных *GH/HaeIII^{AB}*, *GDF9/AspI^{AG}* генотипов составило 33,0% (n = 12) и 6,0% (n = 2) (табл. 3).

Аналогичная тенденция наблюдалась по уровню (Ho) наблюдаемой и (He) ожидаемой гетерозиготности изучаемых генов у ярок породы лакон в сравнении с овцами дагестанской горной породы. Об уровне генетического разнообразия популяции в генах *GH/HaeIII*, *GDF9/AspI* свидетельствует тест гетерозиготности (TG) который

имел как отрицательное, так и положительное значение. Показателя хи-квадрат (χ^2) свидетельствовал о том, что генетическое равновесие по изучаемым генам соблюдается ($\chi^2 = 3,21; 0,03$).

Сравнительный анализ констант изученных полиморфизмов генов *GH/HaeIII*, *GDF9/AspIEI* в исследуемых

популяциях, характеризующих генетическую структуру, а также иммунного статуса, свидетельствует о неоднозначности величины сравниваемых показателей, зависящей в свою очередь не только от гена, но и от разведения животных, среды обитания (табл. 4).

Таблица 3. Частота встречаемости аллелей и генотипов по генам *GH/Hae III* *GDF9/AspIEI* у ярок породы лакон
Table 3. Frequency of occurrence of alleles and genotypes for the *GH/Hae III* *GDF9/AspIEI* genes in Laconian ewes

Генотип Genotype	n	Частота встречаемости ± sp Frequency of occurrence ± sp		χ^2	Ho	He	ТГ
		генотипов genotypes	аллелей alleles				
<i>GH/Hae III</i>							
<i>GH/HaeIII^{AA}</i>	16	0,45±0,032	A – 0,61±0,057 B – 0,39±0,058	3,21	0,500	0,906	-0,406 Ho < He
<i>GH/HaeIII^{AB}</i>	12	0,33±0,059					
<i>GH/HaeIII^{BB}</i>	8	0,22 ±0,059					
<i>GDF9/AspIEI</i>							
<i>GDF9/AspIEI^{AA}</i>	0	0,0	A – 0,03±0,020 G – 0,97±0,019	0,03	0,059	0,057	+0,002 Ho > He
<i>GDF9/AspIEI^{AG}</i>	2	0,06±0,039					
<i>GDF9/AspIEI^{GG}</i>	34	0,94±0,040					

Таблица 4. Генетическая структура овец разных пород, содержащихся в различных эколого-географических зонах
Table 4. Genetic structure of sheep of different breeds kept in different ecological and geographical zones

Порода Breed	Ген Gene	Показатель / Indicator				
		Количество гомозигот Number of homozygotes	Количество гетерозигот Number of heterozygotes	Ca, %	V, %	Na
Дагестанская горная Dagestan mountain	<i>GH/Hae III</i>	32	2	94,3	2,77	1,06
	<i>GDF9/AspIEI</i>	31	3	65,6	31,4	1,52
	Среднее / Average			79,9	17,0	1,29
Лакон Lacaune	<i>GH/Hae III</i>	24	8	52,5	44,7	1,90
	<i>GDF9/AspIEI</i>	34	2	94,5	2,62	1,05
	Среднее / Average			73,5	23,7	1,47

Анализируя результаты показателей генетической структуры, нами было установлено, что константа степени гомозиготности (Ca) изучаемых локусах *GH/Hae III* и *GDF9/AspIEI* в выборках разных пород овец, была значительно выше (на 6,4%) у ярок дагестанской горной породы (Республика Дагестан) по сравнению с породой лакон (Краснодарский край), составившей, в среднем, в предгорье Дагестана – 79,9, в предгорье Краснодарского края – 73,5%. При этом число эффективно действующих аллелей (Na), в исследуемых популяциях, варьировало от 1,29 до 1,47. Уровень генетической изменчивости в популяции овец породы лакон оказался достаточно высоким и составил – 23,7, против 17,0% – у овец дагестанской горной, с разницей в 39,4%. О недостатке гетерозигот в обеих популяциях свидетельствует и показатель теста гетерозиготности (ТГ). Полиморфизм генов *GH/HaeIII* и *GDF9/AspIEI*, как известно по описанию многими исследователями, влияет на множество процессов в организме. Однако информации об изучаемых полиморфизмах генов и участие в формировании иммунного статуса, реактивности не много, а на овцах разных пород, разводимых в различных природно-географических зонах, это вовсе не исследовалось. Также известно, что от иммунной реактивности организма напрямую зависят интенсивность роста и развития, что в период активного развития и роста овец особенно важно.

Так как становление иммунного статуса и процесса индивидуального развития находится под генетическим контролем [13], то о формировании защитного потенциала судили по уровню генетически детерминированных T-, B-клеток и их субпопуляций в периферической крови ярок овец дагестанской горной породы и лакон с разными генотипами по генам *GH/HaeIII* и *GDF9/AspIEI*. Анализируя полученные показатели, характеризующие иммунную реактивность (T-, B-клеток), было установлено, что у ярок дагестанской горной породы с гомозиготными *GH/HaeIII^{BB}* и *GDF9/AspIEI^{AA}* генотипами количество T- и B-лимфоцитов было сравнительно выше, по сравнению с аналогами *GH/HaeIII^{AA}* и *GDF9/AspIEI^{GG}* и составило: 0,71 и 0,55; 0,65 и 0,37 $\times 10^{9/n}$ – против 0,62 и 0,48; 0,57 и 0,32 $\times 10^{9/n}$, соответственно (табл. 5).

Относительно взаимоотношений между субпопуляциями (T-хелперами и T-супрессорами) было установлено, что в крови ярок дагестанской горной породы *GH/HaeIII^{BB}* и *GDF9/AspIEI^{AA}* генотипов, по сравнению с аналогами *GH/HaeIII^{AA}* и *GDF9/AspIEI^{GG}*, мигрировало T-хелперов больше 0,26; 0,27 и 0,28; 0,34 $\times 10^{9/n}$, но меньше T-супрессоров 0,23; 0,24 и 0,33; 0,39 $\times 10^{9/n}$. Между субпопуляциями такое относительное взаимоотношение оказало влияние на величину ИРИ (иммунорегуляторный индекс). В крови ярок дагестанской горной породы с *GH/HaeIII^{BB}* и *GDF9/AspIEI^{AA}* генотипами показатель ИРИ был выше, чем у *GH/HaeIII^{AA}*

и $GDF9/AspIE^{GG}$, составив 0,93 и 0,79 против 0,70 и 0,69. Также было установлено, что в крови ярок породы лакон носителей желательных гомозиготных генотипов $GH/HaeIII^{BB}$ и $GDF9/AspIE^{AA}$ циркулировало большее количество Т- и В-лимфоцитов, по сравнению с

аналогами $GH/HaeIII^{AA}$ и $GDF9/AspIE^{GG}$ на 22,2 и 24,4%, соответственно. У ярок породы лакон с гетерозиготным $GDF9/AspIE^{AG}$ и гомозиготным $GH/HaeIII^{AA}$ генотипами по сравнению с аналогами ($GDF9/AspIE^{GG}$, $GH/HaeIII^{AB}$) величина (ИРИ) была выше на 17,0 и 6,0%.

Таблица 5. Показатели иммунной реактивности у овец разных пород

Table 5. Indicators of immune reactivity in sheep of different breeds

Генотипы по генам Genotypes by genes	Показатель / Indicator				ИРИ / IRI
	Иммунная реактивность / Immune reactivity, 10 ⁹ /л				
	Т-клетки T-cells	В-клетки B-cells	Т-супрессоры T-suppressors	Т-хелперы T-helpers	
Дагестанская горная порода / Dagestan mountain breed, (n = 26)					
$GH/HaeIII^{AA}$	0,62±0,11	0,48±0,07	0,33±0,04	0,23±0,09	0,70
$GH/HaeIII^{BB}$	0,71±0,21	0,55±0,08	0,28±0,05	0,26±0,07	0,93
$GH/HaeIII^{AB}$	0,67±0,18	0,52±0,13	0,31±0,08	0,25±0,06	0,81
$GDF9/AspIE^{GG}$	0,57 ±0,07	0,32±0,05	0,39±0,06	0,24±0,07	0,61
$GDF9/AspIE^{AA}$	0,65 ±0,06	0,37±0,08	0,34±0,05	0,27±0,06	0,79
$GDF9/AspIE^{AG}$	0,59±0,13	0,35±0,07	0,36±0,07	0,25±0,06	0,69
Порода Лакон / Lakon breed (n = 36)					
$GH/HaeIII^{AA}$	0,54±0,08	0,45±0,05	0,33±0,03	0,35±0,05	1,06
$GH/HaeIII^{BB}$	0,67±0,10	0,54±0,07	0,36±0,02	0,38±0,03	1,05
$GH/HaeIII^{AB}$	0,62±0,05	0,51±0,09	0,37±0,05	0,37±0,06	1,00
$GDF9/AspIE^{GG}$	0,51±0,10	0,39±0,06	0,30±0,01	0,35±0,04	1,17
$GDF9/AspIE^{AA}$	0,64±0,02	0,48±0,01	0,28±0,01	0,30±0,02	1,07
$GDF9/AspIE^{AG}$	0,57±0,02	0,47±0,02	0,34±0,02	0,34±0,02	1,00

Анализ полученных данных свидетельствует о том, что у каждого генотипа иммунная реактивность индивидуальна и вероятнее всего зависит от генетической программы организма, которая в свою очередь позволяет реагировать ему на негативные факторы окружающей среды. В процессе формирования фенотипа, на всех этапах онтогенеза у особей может, путём интенсивной выработки, корректироваться большее количества лимфоцитов (Т- и В-клеток), Т-хелперов, но меньшее количества Т-супрессоров при недостатке адаптивно-компенсаторных механизмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных исследований, их анализа можно заключить, что полученная информация о степени генетической изменчивости, иммунном статусе изучаемых популяций особо важны для получения ответа особенностей формирования приспособительно-компенсаторных механизмов в изменяющихся условиях среды обитания и разведения животных.

На основании молекулярно-генетических и иммунного анализа, с целью дальнейшего их совершенствования, проводимые исследования позволяют более глубоко изучить адаптивные (приспособительные) характеристики у овец разных пород.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Селионова М.И., Чижова Л.Н., Михайленко А.К., Суржикова Е.С., Шарко Г.Н. Оценка адаптационной перестройки овец в разных условиях на основе биомаркеров // Вестник АПК Ставрополя. 2019. N 2(34). С. 19-25.
2. Абдулмуслимов А.М., Хожожов А.А., Бейшова И.С., Юлдашбаев Ю.А., Арилов А.Н., Хататаев С.А. Анализ

3. полиморфизма генов CAST, GH и GDF9 у овец Дагестанской горной породы // Зоотехния. 2020. N 11. С. 5-8.
3. Ozdemirov A.A., Akaeva P.A., Alieva P.O., Alieva E.M., Gamzatova S.K., Guseynova Z.M., Daveteeva M.A. Районированная порода овец Дагестана // Вестник Российской сельскохозяйственной науки. 2021. N 4. С. 67-69.
4. Ozdemirov A.A., Anaev M.S. Биохимический статус молодняка овец в разные периоды их физиологического состояния при стационарно-пастбищном ведении отрасли // Ветеринарный врач. 2012. N 1. С. 51-54.
5. Силкина С.Ф., Барнаш Е.Н. Морфо-биохимические показатели крови овец каракаевской породы в разных условиях содержания // Овцы, козы, шерстяное дело. 2012. N 2. С. 83.
6. Абонеев В.В., Шумаенко С.Н., Скорых Л.Н. Возрастные особенности морфологического состава крови молодняка овец разных генотипов в онтогенезе // Овцы, козы, шерстяное дело. 2015. N 2. С. 41-42.
7. Лушников В.П., Сазонова И.А., Шпуль С.В. Некоторые гематологические и биохимические показатели крови баранчиков эдильбаевской породы в зависимости от природно-климатической зоны Поволжья // Вестник СГАУ. 2013. N 11. С. 34-38.
8. Горлов И.Ф., Сложенкина М.И., Колосов Ю.А., Широкова Н.В. Генетическая структура стада по генам GDF9, GH у овец Волгоградской и эдильбаевской пород // Аграрно-пищевые инновации. 2021. N 2(14). С. 51-59.
9. Kolosov Yu.A., Getmantseva L.V., Shirockova N.V. et al. Polymorphism of the GDF9 Gene in Russian Sheep Breeds // Cytol. & Histol. 2015. V. 6. Iss. 1. Article number: 305. DOI: 10.4172/2157-7099.1000305
10. Лушников В.П., Фетисова Т.О., Селионова М.И., Чижова Л.Н., Суржикова Е.С. Полиморфизм генов соматотропина (GH), кальпастина (CAST), дифференциального фактора роста (GDF 9) у овец татарстанской породы // Овцы, козы, шерстяное дело. 2020. N 1. С. 2-3.

11. Широкова Н.В., Колосов А.Ю., Гетманцева Л.В. Полиморфизм гена дифференциального фактора роста (GDF9) у овец сальской породы // Главный зоотехник. 2014. N 11. С. 22-28.
12. Селионова М.И., Чижова Л.Н., Суржикова Е.С., Подкoryтов Н.А., Подкoryтов А.Т. Полиморфизм генов CAST, GH, GDF9 овец горно-алтайской породы // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2020. Т. 50. N 1. С. 92-100.
13. Чижова Л.Н., Суржикова Е.С., Забелина М.В., Луцива Е.Д., Ефимова Н.И. Полиморфизм генов GH, CAST у овец в связи с показателями резистентности // Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова. 2020. N 12. С. 75-77.

REFERENCES

1. Selionova M.I., Chizhova L.N., Mikhailenko A.K., Surzhikova E.S., Sharko G.N. Evaluation of the adaptive restructuring of sheep under different conditions based on biomarkers. *Vestnik APK Stavropol'ya* [Bulletin of the APK of Stavropol]. 2019, no. 2(34), pp. 19-25. (In Russian)
2. Abdulmuslimov A.M., Khozhokov A.A., Beishova I.S., Yuldashbaev Yu.A., Arilov A.N., Khatataev S.A. Analysis of the polymorphism of the CAST, GH and GDF9 genes in sheep of the Dagestan mountain breed. *Zootekhnika* [Zootechhnics]. 2020, no. 11, pp. 5-8. (In Russian)
3. Ozdemirov A.A., Akaeva R.A., Alieva P.O., Alieva E.M., Gamzatova S.K., Huseynova Z.M., Daveteeva M.A. Zoned sheep breed of Dagestan. *Vestnik Rossiiskoi sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Bulletin of the Russian agricultural science]. 2021, no. 4, pp. 67-69. (In Russian)
4. Ozdemirov A.A., Anaev M.S. Biochemical status of young sheep in different periods of their physiological state in stationary-pasture management of the industry. *Veterinarnyi vrach* [Veterinary vrach]. 2012, no. 1, pp. 51-54. (In Russian)
5. Silkina S.F., Barnash E.N. Morpho-biochemical parameters of the blood of sheep of the Karachay breed in different conditions of detention. *Ovtsy, kozy, sherstyanoe delo* [Sheep, goats, woolen business]. 2012, no. 2, p. 83. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Абдусалам А. Хожоков, Александр И. Сувор отобрали биоматериала для исследований. Алимсолтан А. Оздемиров, Евгения С. Суржикова, Закир К. Гаджиев, Дарья Д. Евлагина провели гематологические и ДНК-исследования, проанализировали данные. Етар М. Алиева и Рабият А. Акаева провели гематологические исследования. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

6. Aboneev V.V., Shumaenko S.N., Skorykh L.N. Age features of the morphological composition of the blood of young sheep of different genotypes in ontogenesis. *Ovtsy, kozy, sherstyanoe delo* [Sheep, goats, wool business]. 2015, no. 2, pp. 41-42. (In Russian)
7. Lushnikov V.P., Sazonova I.A., Shpul S.V. Some hematological and biochemical parameters of the blood of lambs of the Edilbaev breed depending on the natural and climatic zone of the Volga region. *Vestnik SGAU* [Bulletin of the SSAU]. 2013, no. 11, pp. 34-38. (In Russian)
8. Gorlov I.F., Slozhenkina M.I., Kolosov Yu.A., Shirokova N.V. Genetic structure of the herd by genes GDF9, GH in sheep of the Volgograd and Edilbaev breeds. *Agrarno-pishchevye innovatsii* [Agrarian and food innovations]. 2021, no. 2(14), pp. 51-59. (In Russian)
9. Kolosov Yu.A., Getmantseva L.V., Shirokova N.V. et al. Polymorphism of the GDF9 Gene in Russian Sheep Breeds. *Cytol. & Histol.*, 2015, vol. 6, iss. 1, article number: 305. DOI: 10.4172/2157-7099.1000305
10. Lushnikov V.P., Fetisova T.O., Selionova M.I., Chizhova L.N., Surzhikova E.S. Polymorphism of somatotropin (GH), calpastatin (CAST), differential growth factor (GDF 9) genes in sheep of the Tatarstan breed. *Ovtsy, kozy, sherstyanoe delo* [Sheep, goats, wool business]. 2020, no. 1, pp. 2-3. (In Russian)
11. Shirokova N.V., Kolosov A.Yu., Getmantseva L.V. Polymorphism of the differential growth factor gene (GDF9) in sheep of the Sal breed. *Glavnyi zootekhnik* [Chief livestock specialist]. 2014, no. 11, pp. 22-28. (In Russian)
12. Selionova M.I., Chizhova L.N., Surzhikova E.S., Podkorytov N.A., Podkorytov A.T. Polymorphism of the CAST, GH, GDF9 genes in sheep of the Gorno-Altai breed. *Sibirskii vestnik sel'skokhozyaistvennoi nauki* [Siberian Bulletin of Agricultural Science]. 2020, vol. 50, no. 1, pp. 92-100. (In Russian)
13. Chizhova L.N., Surzhikova E.S., Zabelina M.V., Lutsiva E.D., Efimova N.I. Polymorphism of GH, CAST genes in sheep in connection with resistance indicators. *Saratovskii gosudarstvennyi agrarnyi universitet imeni N. I. Vavilova* [Saratov State Agrarian University named after N. I. Vavilov]. 2020, no. 12, pp. 75-77. (In Russian)

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Abdusalam A. Khozhokov and Alexander I. Surov selected biomaterial for research. Alimsoltan A. Ozdemirov, Evgeniya S. Surzhikova, Zakir K. Gadzhiev and Darya D. Evlagina conducted DNA and hematological research and analysed the data. Etar M. Alieva and Rabiat A. Akaeva undertook hematological research. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Алимсолтан А. Оздемиров / Alimsoltan A. Ozdemirov <https://orcid.org/0000-0003-2150-2192>
 Александр И. Сувор / Alexander I. Surov <https://orcid.org/0000-0002-3892-6621>
 Евгения С. Суржикова / Evgeniya S. Surzhikova <https://orcid.org/0000-0002-3955-0902>
 Абдусалам А. Хожоков / Abdusalam A. Khozhokov <https://orcid.org/0000-0002-7303-0222>
 Закир К.Гаджиев / Zakir K. Gadzhiev <https://orcid.org/0000-0003-1966-7000>
 Дарья Д. Евлагина / Darya D. Evlagina <https://orcid.org/0000-0001-6101-7293>
 Етар М. Алиева / Etar M. Alieva <https://orcid.org/0000-0002-7437-9231>
 Рабият А. Акаева / Rabiat A. Akaeva <https://orcid.org/0000-0002-5682-6712>

Оригинальная статья / Original article
УДК 591.592
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-85-92

Биоразнообразие некоторых беспозвоночных (Insecta, Mollusca) ущелья реки Азат и их биоэкологические особенности

Варужан С. Оганесян¹, Людмила С. Мирумян¹, Рузанна Г. Арутюнян¹,
Аида А. Аветисян¹, Лаура Д. Арутюнова¹, Армен С. Гаспарян²,
Мадина З. Магомедова³, Патимат Д. Магомедова³

¹Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА, Ереван, Республика Армения

²Армянский государственный педагогический университет им. Х. Абовяна, Ереван, Республика Армения

³Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Варужан С. Оганесян, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА; 0014 Республика Армения, г. Ереван, ул. П. Севака, 7. Тел. +374091363839
Email varugh_zool52@mail.ru
ORCID <http://orcid.org/0000-0002-1029-8379>

Формат цитирования

Оганесян В.С., Мирумян Л.С., Арутюнян Р.Г., Аветисян А.А., Арутюнова Л.Д., Гаспарян А.С., Магомедова М.З., Магомедова П.Д. Биоразнообразие некоторых беспозвоночных (Insecta, Mollusca) ущелья реки Азат и их биоэкологические особенности // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 85-92. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-85-92

Получена 20 июня 2022 г.
Прошла рецензирование 24 июля 2022 г.
Принята 11 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Целью работы является изучение биоразнообразия некоторых беспозвоночных (Insecta, Mollusca) ущелья реки Азат и их эколого-биологических особенностей.

Материал и методы. Материалом послужили беспозвоночные, собранные в отрезке Гарни-Гохт-Гегард ущелья реки Азат в период 2015–2021 гг.

Работа выполнена в Научном Центре зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения. Материалом послужили собственные сборы, а также коллекции по насекомым и моллюскам Института зоологии.

Результаты. В результате исследований видового состава беспозвоночных ущелья р. Азат (Гегард, Гохт, Гарни) нами обнаружено: 25 видов слепней (Tabanidae: Diptera), 24 вида галлиц-фитофагов (Cecidomyiidae: Diptera); 13 видов тлей (Aphididae: Hymenoptera); 17 видов огневок (Crambidae: Lepidoptera) из 5 подсемейств (Crambinae, Evergestinae, Pyraustinae, Spilomerlinae, Glaphyriinae); 19 видов моллюсков (Mollusca): 3 вида пресноводных моллюсков из 3 семейств (Physidae, Planorbidae, Ancylidae), 16 видов наземных моллюсков из 10 семейств (Succineidae, Vertiginidae, Orculidae, Pupillidae, Valloniidae, Enidae, Vitrinidae, Endodontidae, Limacidae, Helicidae). Изучены биоэкологические особенности насекомых и моллюсков, распределение по биотопам, выявлены изменения видового состава некоторых групп в связи с антропогенным фактором.

Заключение. В результате проведенных исследований выявлено большое разнообразие беспозвоночных. Они занимают все экологические ниши и встречаются во всех растительных формациях ущелья реки Азат. Большая часть видов насекомых имеет хозяйственное значение. Исследования беспозвоночных ущелья реки Азат очень перспективны, работы в этом направлении будут продолжены с привлечением новых групп.

Ключевые слова

Слепни, галлицы-фитофаги, тли, травяные огневки, моллюски, ущелье р. Азат, Гарни, Гохт, Гегард, ущелье Гарни.

Biodiversity of certain invertebrates (Insecta, Molluska) of the Azat River gorge, Armenia and their bioecological features

Varuzhan S. Hovhannisyan¹, Lyudmila S. Mirumyan¹, Ruzanna G. Harutyunyan¹,
Aida A. Avetisyan¹, Laura D. Harutyunova¹, Armen S. Gasparyan²,
Madina Z. Magomedova³ and Patimat D. Magomedova³

¹Scientific Center of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia, Yerevan, Republic of Armenia

²Kh. Abovyan, Armenian State Pedagogical University, Yerevan, Republic of Armenia

³Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Varuzhan S. Hovhannisyan, Doctor of Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory of Entomology and Soil Zoology, Institute of Zoology, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia; 7 P. Sevak St, Yerevan, Republic of Armenia 0014.

Tel. +37491363849

Email varugh_zool52@mail.ru

ORCID <http://orcid.org/0000-0002-1029-8379>

How to cite this article

Hovhannisyan V.S., Mirumyan L.S., Harutyunyan R.G., Avetisyan A.A., Harutyunova L.D., Gasparyan A.S., Magomedova M.Z., Magomedova P.D. Biodiversity of certain invertebrates (Insecta, Molluska) of the Azat River gorge, Armenia and their bioecological features. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 85-92. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-85-92

Received 20 June 2022

Revised 24 July 2022

Accepted 11 August 2022

Aim. The aim of the work is to study the biodiversity of certain invertebrates (Insecta, Molluska) of the Azat River gorge and their ecological and biological features.

Material and Methods. Invertebrates collected in the Garni-Goght-Geghard section of the Azat River gorge in the period from 2015 to 2021 served as study material.

The work was carried out at the Scientific Center for Zoology and Hydroecology of the National Academy of Sciences of the Republic of Armenia. Our own collections have been used as material, as well as collections of insects and mollusks of the Institute of Zoology.

Results. As a result of studies of the species composition of invertebrates of the Azat River gorge (Geghard, Goght, Garni) we found: 25 species of horseflies (Tabanidae: Diptera), 24 species of phytophagous gall midges (Cecidomyiidae: Diptera); 13 aphid species (Aphididae: Hymenoptera); 17 pyralid moth species (Crambidae: Lepidoptera) from 5 subfamilies (Crambinae, Evergestinae, Pyraustinae, Spilomerlinae, Glaphyriinae); 19 species of mollusks (Molluska): 3 species of freshwater mollusks from 3 families (Physidae, Planorbidae, Ancyliidae), 16 species of terraneous mollusks from 10 families (Succineidae, Vertiginidae, Orculidae, Pupillidae, Valloniidae, Enidae, Vitrinidae, Endodontidae, Limacidae, Helicida). The bioecological features of these insects and mollusks have been studied and distribution by biotopes, revealing changes in the species composition of some groups due to anthropogenic factors.

Conclusion. As a result of the researches undertaken, a wide variety of invertebrates has been revealed. They occupy all ecological niches and are found in all plant formations of the Azat River gorge. Most of the insect species are of economic importance. Research on invertebrates of the Azat river gorge is very promising. Works in this direction will be continued with the involvement of new research groups.

Key Words

Horseflies, phytophagous gall midges, aphids, pyralid moths, mollusks, Azat River gorge, Garni, Goght, Geghard, Garni gorge.

ВВЕДЕНИЕ

Река Азат берет начало на высоте 3200 м южного склона г. Спитакасар Гегамского хребта и, протекая 55 км по территории Котайской области (1200–2000 м н.у.м.), переходит в Араратскую область и впадает в р. Аракс (815 м н.у.м.). Река Азат является одним из важнейших водотоков Армении и играет важную роль в ирригационной системе орошения полей Араратской долины. Весенние паводковые воды накапливаются в водохранилище «Азат», которые используются для орошения полей и садов Араратской равнины, разведения промысловых рыб и в энергетических целях.

Ландшафты ущелья реки Азат, в особенности в верхнем ее течении (участок Гегард, Гохт, Гарни), отличаются своими уникальными биоклиматическими и экологическими условиями. Разнообразие экологических условий определяет богатую флору и фауну ущелья реки Азат, откуда известно более 1075 видов растений [1], которые служат кормовой базой для многих видов насекомых и моллюсков. Роль растений в жизни моллюсков также очень велика, подавляющее большинство моллюсков обитают среди растений или растительного покрова, благодаря им сглаживаются колебания температуры и влажности.

На территории участка Гарни-Гохт-Гегард находятся множество чистых родниковых ключей, снабжающие питьевой водой население Араратской

равнины. Большие территории ущелья заняты плодовыми культурами: яблоня, груша, слива, персик и др. Все вышеотмеченное определяет необходимость изучения биоразнообразия беспозвоночных указанного участка ущелья реки Азат.

Целью работы является изучение биоразнообразия некоторых беспозвоночных (Insecta, Mollusca) ущелья р. Азат и их эколого-биологических особенностей, выявление изменений видового состава в связи с антропогенным воздействием, распределение по биотопам.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили некоторые беспозвоночные, собранные в отрезке Гарни-Гохт-Гегард ущелья реки Азат (рис. 1) на высоте от 1240 до 1740 м н.у.м. (табл. 1) в период с 2015–2021 гг.

Работа выполнена в Научном Центре зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения. Материалом послужили собственные сборы, а также коллекции по насекомым и моллюскам Института зоологии НЦЗГЭ НАН РА. Сбор и определение насекомых и моллюсков проводился по общепринятым методикам: слепни [2; 3], галлицы-фитофаги [4; 5], тли [6], огневки [7-10], моллюски [11-13].

Научный материал хранится в коллекционном фонде Института зоологии НЦЗГЭ НАН РА.



Рисунок 1. Карта ущелья реки Азат: 1 – Гарни, 2 – Гохт, 3 – Гегард (монастырь)

Figure 1. Map of Azat River gorge: 1 – Garni gorge, 2 – Goght, 3 – Geghard Monastery

Таблица 1. Координаты и высота точек сбора

Table 1. Coordinates and altitude of collection points

N	Место сбора Collection area	Координаты Coordinates	Высота н.у.м. Height ASL
1	Гарни / Garni gorge	40° 6'37.07"C 44°43'45.55"B	1240 m
2	Гохт / Goght	40° 7'52.06"C 44°47'6.32"B	1460 m
3	Гегард / Geghard Monastery	40° 8'21.61"C 44°49'5.75"B	1740 m

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**Слепни (*Diptera, Tabanidae*)**

В исследованных участках ущелья р. Азат встречаются 25 видов слепней:

1. *Silvius (Nemorius) caucasicus molitor* Bogachev et Samedov, 1949
2. *Chrysops (Heterochrysops) sejunctus* Szilady, 1917
3. *Philipomyia aprika* Meigen, 1820
4. *Tabanus guatournotatus araxis* Olsufjev, 1972
5. *Tabanus bromius bromius* Linne, 1761
6. *Tabanus brom. flavefomeratus* Strobl, 1908
7. *Tabanus spectabilis* Loew, 1858
8. *Tabanus cordiger* Meigen, 1820
9. *Tabanus indrae indrae* Hauser, 1939
10. *Tabanus. bifarius tarjukini* Hausep, 1941
11. *Tabanus. miki* Braeur, 1880
12. *Tabanus. lunatus* Fabricius, 1794
13. *Tabanus shelkovnikovi* Paramonov, 1933
14. *Tabanus unifasciatus* Loew, 1858
15. *Tabanus olsufjevi hausufjevi* Hauser, 1960
16. *Tabanus anthrax* Olsufjev, 1937
17. *Tabanus. caucasicus* Kröber, 1924
18. *Tabanus. armeniacus* Kröber, 1928
19. *Tabanus autumnalis brunnescens* Szilady, 1914
20. *Tabanus portchinskii* Olsufjev, 1937
21. *Tabanus atropathenicus* Olsufjev, 1937
22. *Theriopectes tricolor tricolor* Zeller, 1842
23. *Hybomitra (s.str.) caucasica* Ederlein, 1925
24. *Atylotus (s. str.) fulvus aureus*, Haus, 1941
25. *Haematopota subcylindrica* Pandellè, 1883

Из вышеуказанных слепней, 6 видов (*Tabanus shelkovnikovi*, *T. olsufjevi*, *T. anthrax*, *T. portchinskii*, *T. atropathenicus*, *Th. tricolor tricolor*) ранее не были известны из Гарнийского ущелья. Эти виды встречались в Хосровском заповеднике (Гарнийском участке), где сохранялось небольшое поселение и недалеко от заповедника находилось летнее пастбище животноводческих ферм Араратской равнины, в которых и кормились эти крупные виды слепней. В середине 90-х годов животноводческие фермы закрылись, а из заповедника вывели частные дома, вследствие чего количество крупного рогатого скота – прокормителей слепней, резко снизилось. В конце 90-х годов в результате приватизации земель эти виды слепней стали появляться в селах Гарни-Гохт-Гегард, Артиз и в Гарнийском ущелье, где раньше они не были зарегистрированы.

В ксерофильных лесах ущелья Гарни-Гохт-Гегард (1400–1450 м н.у.м.) активность слепней невелика. В начале июня в учетный период было поймано 7–15 слепней (*T. brom. bromius*, *T. brom. flavefomeratus*, *T. spectabilis*, *T. bifarius*, *T. miki*, *T. shelkovnikovi*, *T. olsufjevi*). В III декаде июля в окр. с. Гарни в учетный период удалось поймать до десяти экземпляров слепней.

В среднегорных участках (ущ. Гохт-Гегард) наиболее рано завершает свой лет *T. indrae*. В течение июля постепенно падает численность, и заканчивают свой лет *T. indrae*, и *A. (s. str.) fulvus aureus*. В августе снижается численность ряда видов и до II декады этого месяца прекращает лет *H. subcylindrica*, *T. caucasicus*, *T. armeniacus*. К концу августа в этом поясе исчезают *T. bifarius*, *T. autumnalis brunnescens* и др. Наиболее поздний лет отмечается у *T. cordiger*, *T. bromius bromius*, *T. portchinskii*, *T. anthrax*, *T. atropathenicus*, которые сохраняют свою активность в начале сентября и

постепенно прекращают свой лет до I декады этого месяца. В наиболее высокогорных участках (1600–1800 м н.у.м. и выше) лет слепней обычно начинается в первой половине июня (*T. bifarius*, *T. cordiger*, *T. brom. bromius* и др.), а во второй половине июня появляются *T. atropathenicus*, *T. portchinskii* и др. Высокогорный пояс характеризуется тем, что активный лет у большинства слепней завершается во II и III декадах июля, и лишь немногие виды нападают на сельскохозяйственных животных до II декады сентября; что касается двух видов: *T. brom. bromius* и *T. portchinskii*, то они встречаются в природе до III декады сентября.

Галлицы-фитофаги (*Diptera: Cecidomyiidae*)

Из ущелья р. Азат было известно 22 вида галлиц-фитофагов [14]. Для Гарнийского участка (Гарнийское лесничество) Хосровского заповедника приводится 17 видов галлиц-фитофагов [15]. В результате исследований последних лет (2015–2021) число видов галлиц в отрезке Гарни-Гохт-Гегард составляет 24, из них два вида *Dasineura mali*, *Contarinia pyrivora* впервые указываются для прибрежной зоны р. Азат, а для трех видов *Asphondylia pruniperda*, *Rabdophaga terminalis*, *Sophoromyia armenica* указаны новые локалитеты. Изучены эколого-биологические особенности галлиц: их кормовые растения, локализация галлов, распределение по биотопам.

Видовой состав галлиц-фитофагов, их кормовые растения и их локализация:

1. *Asphondylia pruniperda* Rondani, 1867 – в почковых галлах на сливе *Prunus spinosa* L. (Rosaceae), сс. Гарни, Гохт, плодовый сад.
2. *Asphondylia scrophulariae* Schiner, 1856 – в цветочных почках на норичнике *Scrophulariae decipiens* Boiss et Kotschy (Scrophulariaceae), сс. Гарни, Гохт.
3. *Contarinia medicaginis* (Kieffer, 1904) – в цветочных галлах на люцерне *Medicago sativa* L. (Fabaceae), с. Гарни.
4. *Contarinia molluginis* (Rübsaamen, 1889) – в верхушечных листьях на подмареннике *Galium aparine* L. (Rubiaceae), ущ. Гарни.
5. *Contarinia pyrivora* (Riley, 1886) – в плодах на груше *Pyrus* sp. (Rosaceae), с. Гарни.
6. *Contarinia steini* (Karch, 1881) – в цветочных бутонах на дрёме *Melandrum album* L. (Caryophyllaceae), ущ. Гарни.
7. *Cystiphora taraxaci* (Kieffer, 1888) – в паренхимных листовых галлах на латуке *Lactuca orientalis* (Boiss.) Boiss. (Asteraceae), ущ. Гарни.
8. *Dasineura acrophila* (Winnertz, 1853) – в листовых галлах на ясени *Fraxinus excelsior* L. (Oleaceae), с. Гарни.
9. *Dasineura aparines* (Kieffer, 1889) – в многокамерных стеблевых галлах на подмареннике *Galium aparine* L. (Rubiaceae), ущ. Гарни.
10. *Dasineura asperulae* (Löw, 1875) – в цветочных галлах на ясеннике *Asperula humifusa* (Bieb.) Bess. (Rubiaceae), ущ. Гарни.
11. *Dasineura bayeri* (Rübsaamen, 1914) – в губчатых цветочных галлах на гулявнике *Sisymbrium loeselii* L. (Brassicaceae), сс. Гарни, Гохт, Гегард.
12. *Dasineura clematidina* (Kieffer, 1913) – в цветочных почках на ломоносе *Clematis vitalba* L. (Rubiaceae), ущ. Гарни, каменистые склоны.

13. *Dasineura mali* (Kieffer, 1904) – в листовых галлах на яблоне *Malus domestica* Borkh. (Rosaceae), с. Гарни, плодовый сад.
14. *Dasineura rosae* (Bremi, 1847) – в верхушечных листовых галлах на шиповнике *Rosa canina* L. (Rosaceae), ущ. и окр. сс. Гарни, Гохт.
15. *Dasineura tortrix* (Löw, 1877) – в плодах на сливе *Prunus divaricata* Ledeb. (Rosaceae), с. Гарни, плодовый сад.
16. *Dasineura urticae* (Perris, 1840) – в листовых галлах на крапиве *Urtica dioica* L. (Urticaceae), сс. Гарни, Гегард.
17. *Dasineura* sp. – в верхушечных листовых галлах на котловнике *Nepeta mussini* C. Koch (Lamiaceae), ущ. Гарни.
18. *Jaapiella thalictri* (Rübsaamen, 1895) – в листовых галлах в виде сосочков на василистнике *Thalictrum minus* L. (Ranunculaceae), сс. Гарни, Гегард.
19. *Ozirhincus millefolii* (Wachtl, 1884) – в соцветиях на тысячелистнике *Achillea biebersteinii* Afan. (Asteraceae), сс. Гарни, Гохт.
20. *Primofavilla initialis* Mamaev, 1972 – на лебеде *Atriplex tatarica* L. (Chenopodiaceae), ущ. Гарни: щербнистые склоны.
21. *Rabdophaga terminalis* (Loew, 1850) – на иве *Salix triandra* L. (Salicaceae), сс. Гарни, Гохт.
22. *Rhopalomyia millefolii* (Loew, 1850) – в стеблевых галлах на тысячелистнике *Achillea biebersteinii* Afan. (Asteraceae), сс. Гарни, Гохт.
23. *Sophoromyia armenica* Mamaev et Mirumian, 1989 – на солодке голый *Glycyrrhiza glabra* L. (Fabaceae), ущ. и окр. с. Гарни.
24. *Spurgia euphorbiae* (Vallot, 1827) – на молочае *Euphorbia sequierana* Neck. (Euphorbiaceae), сс. Гарни, Гегард.

Отмеченные виды встречаются на 23 видах растений из 13 семейств. Все указанные виды развиваются как на мезофильной, так и на ксерофильной растительности, характерной для этой местности, встречаются в разных биотопах горно-степного пояса (высота 1400–1880 н.у.м.). Они зарегистрированы на всех жизненных формах растений: деревьях, кустарниках и травах, образуют почковые, цветочные, плодовые и стеблевые галлы. У видов, связанных с ксерофильной растительностью (*Primofavilla initialis*) развитие всех стадий происходит на кормовом растении, зимовка в фазе яйца или предкуколки, ранне-весенний период активного развития, одно поколение в году. Для видов, связанных с мезофильной (ксеро-мезофильной) растительностью (*Contarinia medicaginis*, *Dasineura rosae*, *Sophoromyia armenica* и др.), характерна зимовка в стадии предкуколки, окукливание в почве, летний (летне-осенний) период активного развития, несколько поколений в году.

Следует отметить, что за прошедшие годы сохранились виды галлиц, развивающиеся на дикорастущей ксерофильной растительности ущелья: на каменистых, щербнистых склонах, в прибрежной зоне р. Азат, а для некоторых видов (*Asphondylia pruniperda*, *Rabdophaga terminalis*, *Sophoromyia armenica*) указаны новые локалитеты. В связи с приватизацией земель в прибрежной зоне появились виды (*Dasineura mali*, *Contarinia pyrivora*), развивающиеся на плодовых деревьях (яблоня, груша). Виды галлиц, развивающиеся на плодовых культурах (яблоня, груша, слива), ценных древесных породах (ясень) и на травах (кормовых, лекарственных, сорных) имеют хозяйственное значение

Таким образом, из ущ. р. Азат (Гарни, Гохт, Гегард) указываются 24 вида галлиц-фитофагов, из отмеченных видов два вида *Dasineura mali*, *Contarinia pyrivora* впервые указывается для прибрежной зоны р. Азат, для трех видов *Asphondylia pruniperda*, *Rabdophaga terminalis*, *Sophoromyia armenica* указаны новые локалитеты.

Тли (Hymenoptera: Aphididae)

Нами были исследованы тли на плодовых культурах ущелья реки Азат: грецкий орех, яблоня, груша, слива и абрикос. В результате проведенных исследований выявлено 13 видов тлей:

1. *Panaphis juglandis* Goeze, 1778 – верхняя ореховая тля на орехе *Juglans regia* L., монофаг.
2. *Chromaphis juglandicola* Kaltenbach, 1843 – ореховая малая тля на орехе *Juglans regia* L., монофаг.
3. *Brachycaudus cardui* Linnaeus, 1758 – чертополоховая тля на сливе *Prunus divaricata* Led. и абрикосе *Prunus armeniaca* Mill., полифаг.
4. *Brachycaudus prunicola* Kaltenbach, 1983 – полосатая персиковая тля на сливе *Prunus divaricata* Led. и абрикосе *Prunus armeniaca* Mill., полифаг.
5. *Brachycaudus helichrysi* Kaltenbach, 1843 – гелихризовая тля на сливе *Prunus divaricata* Led. и персике *Persica* sp., полифаг.
6. *Hyalopterus pruni* Geoffroy, 1762 – сливовая опыленная тля на сливе *Prunus divaricata* Led., абрикосе *Prunus armeniaca* Mill., полифаг.
7. *Rhopalosiphum nymphaeae* Linnaeus, 1761 – кувшинковая тля на сливе *Prunus divaricata* Led., персике *Persica* sp., полифаг.
8. *Phorodon humuli* Schrank, 1801 – хмелевая тля на сливе *Prunus divaricata* Led., абрикосе *Prunus armeniaca* Mill., полифаг.
9. *Aphis pomi* de Geer, 1773 – зеленая яблоневая тля на яблоне *Malus domestica* Borkh., груше *Pyrus* sp., полифаг.
10. *Eriosoma lanigerum* (Hausmann, 1802) – кровавая тля на яблоне *Malus domestica* Borkh., боярышнике *Crataegus* sp., полифаг.
11. *Dysaphis reaumari* Mordvilko, 1928 – грушевая тля листокрутка на груше *Pyrus* sp., монофаг.
12. *Eriosoma lanuginosum* Hartig, 1839 – вязовая грушевая тля на груше *Pyrus* sp., вязе *Ulmus* sp., полифаг.
13. *Pterochloroides persicae* Cholodskovsky, 1899 – большая персиковая тля на абрикосе *Prunus armeniaca* Mill., сливе *Prunus divaricata* Led., персике *Persica* sp., полифаг.

Выявленные виды тлей обитают на разных частях растений: стволах, побегах, в пазухах листьев и предцветковой части. Наиболее интенсивное размножение тлей на деревьях и кустарниках происходит в конце весны.

На грецком орехе обнаружено 2 вида, на сливе – 6 видов, на яблоне – 2 вида, на груше – 2 вида, на абрикосе – 1 вид. Из указанных видов серьезный вред наносят яблоне – зеленая яблоневая тля, широко распространённая в республике и вредящая молодым деревьям [16], груше – грушевая тля-листокрутка, которая, скручивая листья в точках роста, задерживает и нарушает рост самого дерева, абрикосу и сливе – сливовая опыленная тля, которая приводит к быстрому опаданию листьев [17], грецкому ореху – ореховая малая тля и верхняя ореховая тля, которая снижает урожайность и декоративные качества растений.

Огневки (Lepidoptera: Crambidae)

Материалом послужили собственные сборы, а также коллекция чешуекрылых Института зоологии НЦЗГ НАН РА.

В результате проведенных исследований выявлено 17 видов травяных огневок семейства Crambidae из 5 подсемейств: Crambinae, Evergestinae, Spilomerlinae, Glaphyriinae, Pyraustinae.

Семейство Crambidae

Подсемейство Crambinae

1. *Chilo phragmitella* (Hübner, [1805]) – окр. Гарни, гусеницы в стеблях *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. (Poaceae).

2. *Chrysoteuchia culmella* (Linnaeus, 1758) – то же.

3. *Crambus pratella* (Linnaeus, 1758) – гусеницы в шелковинной трубке, в нижних частях стеблей *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. (Poaceae).

4. *Catoptria pinella* (Linnaeus, 1758) – гусеницы в маленькой шелковинной трубке у корней *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv. (Poaceae).

5. *Thisanotia chrysonuchella* (Scopoli, 1763) – гусеницы живут в шелковинной трубке у основания стеблей *Festuca pratensis* Huds. (Poaceae).

6. *Pediasia fascelinella* (Hübner, 1813) – гусеницы в шелковинной трубке на корнях *Elytrigia repens* (L.) Nevski (Poaceae).

Подсемейство Evergestinae

7. *Evergestis forficalis* (Linnaeus, 1758) – гусеницы питаются листьями *Sisymbrium loeselii* L. (Brassicaceae), *Rumex* L. (Polygonaceae).

Подсемейство Spilomerlinae

8. *Nomophila noctuella* (Denis et Schiffermüller, 1775) – гусеницы между сплетенными стеблями и листьями, скелетируют, а затем дырявят листья *Trifolium pratense* L., *Medicago falcata* L. (Fabaceae), *Poa* L. (Poaceae).

Подсемейство Glaphyriinae

9. *Prochoristis capparidis* (Christoph, 1877) – гусеницы скелетируют листья *Capparis herbacea* Willd. (Capparaceae).

Подсемейство Pyraustinae

10. *Loxostege sticticalis* (Linnaeus, 1761) – гусеницы сначала дырявят листья, в старших возрастах объедают их, повреждают также стебли, цветки, завязи *Trifolium pratense* L., *Medicago falcata* L. (Fabaceae).

11. *Pyrausta cingulata* (Linnaeus, 1758) – гусеницы живут в шелковинных трубках на почве и среди приземных листьев *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae).

12. *Pyrausta aurata* (Scopoli, 1763) – гусеницы живут группами в небольших трубках из шелковицы в сплетенных листьях, соцветиях и стеблях на *Mentha longifolia* (L.) Huds., *Thymus vulgaris* L. (Lamiaceae).

13. *Pyrausta despicata* (Scopoli, 1763) – гусеницы живут в шелковинных ходах на нижней стороне листьев *Plantago atrata* Hoppe (Plantaginaceae).

14. *Sitochroa verticalis* (Linnaeus, 1758) – гусеницы живут между сплетенными листьями *Cirsium* Mill. (Asteraceae), *Rumex* L. (Polygonaceae), *Urtica dioica* L. (Urticaceae).

15. *Ostrinia nubilalis* (Hübner, 1796) – гусеницы живут внутри стеблей, где выгрызают полости и ходы с отверстиями *Artemisia vulgaris* L., *Ambrosia artemisiifolia* L. (Asteraceae).

16. *Anania verbascalis* (Denis et Schiffermüller, 1775) – гусеницы на листьях *Teucrium polium* L. (Lamiaceae).

17. *Mecyna flavalis* (Denis et Schiffermüller, 1775) – гусеницы на листьях *Artemisia vulgaris* L. (Asteraceae), *Urtica dioica* L. (Urticaceae).

Обнаруженные виды – все гербифаги, живут на дикорастущих травянистых растениях. Огневки отмечены на 18 видах растений из 9 семейств. Наибольшее количество видов – 8 филлофаги, 2 – голофаги, 5 – повреждают стебли, 2 – ризофаги.

Моллюски (Mollusca)

На участке Азат Гарни-Гохт-Гегард нами собрано 19 видов моллюсков: 3 вида пресноводных моллюсков из 3 семейств, 16 видов наземных моллюсков из 10 семейств:

Пресноводные моллюски

1. Семейство Physidae

Physella acuta (Draparnaud, 1805) – физа заостренная, со средиземноморским ареалом, проникла в Восточное Закавказье, сначала в Грузию и Азербайджан, а с 1959 г. в Армению. Интродуцированный вид.

2. Семейство Planorbidae

Planorbis planorbis sieversi Mousson, 1873 – встречается в мелких водоемах на медленном течении или при слабом движении воды.

3. Семейство Ancyliidae

Ancylus fluviialis Muller, 1774 – обитает в реках, ручьях, богатых известью.

Моллюски наземной фауны

1. Семейство Succineidae

Oxyloma elegans pfeifferi (Rossmassler, 1835) – амфибиотический вид. Обитает в непосредственном соседстве с водой, на водяных растениях, на берегах рек и ручьев.

2. Семейство Vertiginidae

Truncatellina callicratis (Scacchi, 1833) – встречается повсюду в мезофильных и ксерофильных местообитаниях всякого типа.

Truncatellina costulata (Nilsson, 1822) – обитает в сухих местах, среди травы и растительных остатков.

3. Семейство Orculidae

Orcula doliolum (Brugilere, 1792) – в лиственной подстилке и на покрытом мхом скалах.

4. Семейство Pupillidae

Pupilla inops (Reinhardt, 1877) – обитает в степной, субальпийской и альпийской зонах.

Pupilla triplicata (Studer, 1820) – повсеместно, во всех поясах, от полупустынного до нижнеальпийской полосы.

5. Семейство Valloniidae

Vallonia costata (Muller, 1774) – обитает в сильно влажных местах, среди травы, мха, под камнями, как на равнине, так и в горах.

6. Семейство Enidae

Chondrula tridens (Muller, 1774) – обитает в ксерофильных биотопах, на почве и траве.

7. Семейство Vitrinidae

Vitrina pellucida pellucida (Muller, 1774) – обитает в лиственной подстилке, на камнях и в деревьях, но при низкой температуре встречается и в сухих местах.

Phenocolimax annularis (Studer, 1820) – обитает в горах: под камнями и в траве.

8. Семейство Endodontidae

Discus ruderatus ruderatus (Ferussac, 1821) – во влажных лесных местообитаниях, под опавшей корой, под гниющими деревьями, под камнями.

9. Семейство Limacidae

Deroceras caucasicum (Simroth, 1901) – повсеместно, обитает преимущественно в лесах, но также в садах, и по берегам водоемов.

Limax flavus Linnaeus, 1758 – повсеместно, обитает в лесу: в дуплах, в трухлявых пнях и в полостях у основания стволов.

Vitrinoides monticola armeniaca (Simroth, 1880) – обитает в лесном поясе, под камнями, у основания стволов, в лесной подстилке; в горноостепном поясе и нижнеальпийской полосе – в скальных трещинах и в осыпях.

10. Семейство Helicidae

Helicella derbentina (Крупни́к, 1936) – обитает на скалах, на лесных опушках, в кустарниках, на лугах.

Helix lucorum Крупни́к, 1833 – обитает в светлых лесах, садах, в лесу и в кустарнике.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате проведенных исследований из ущелья реки Азат (отрезок Гарни-Гохт-Гегард) нами выявлено большое разнообразие беспозвоночных: насекомых и моллюсков и к настоящему времени здесь зарегистрировано 25 видов слепней, 6 из которых впервые указываются для фауны ущелья р. Азат; 24 вида галлиц-фитофагов, из которых 2 вида впервые отмечены для фауны ущелья Гарни, 13 видов тлей; 17 видов огневков; 19 видов моллюсков, из которых 3 вида пресноводных моллюсков и 16 видов наземных моллюсков. В результате антропогенной деятельности произошли изменения в видовом составе двукрылых, появились виды, которые ранее не отмечались здесь (из слепней – *T. sherkovnikovi*, *T. olsuffjevi*, *T. anthrax*, *T. portchinskii*, *T. atropathenicus*, *Therioptectes tricolor tricolor*, из галлиц-фитофагов – *Dasineura mali*, *Contarinia pyrivora*). Изучены эколого-биологические особенности отмеченных групп беспозвоночных, их распределение по биотопам: они занимают все экологические ниши и встречаются во всех растительных формациях ущелья реки Азат. Большая часть видов насекомых имеет хозяйственное значение. Исследования беспозвоночных ущелья реки Азат очень перспективны, работы в этом направлении будут продолжены с привлечением новых групп.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Չափաբայան Ա.Ս., Սամվելյան Ն.Ի. Ազատ գետի պաշտպանի ֆլորիստական բազմազանությունը և բուսականության կենսաառտուրսների դասակարգումը // Խ. Արսլանյանի անվան ՀԳԱՀ Գիտական տեղեկագիր. 2017. Դ. 30. N 1. Էջ 80-88.
2. Скуфьин К.В. Методы сбора и изучения слепней. Ленинград: Наука, 1973. 104 с.
3. Оганесян В.С., Тертерян А.Е. Устройство для ловли реофильных и гемигидробионтных личинок слепней (Diptera, Tabanidae) // Биологический журнал Армении. 1986. Т. 39. N 7. С. 620-622.
4. Мамаев Б.М. Эволюция галлообразующих насекомых-галлиц. Ленинград: Наука, 1968. 236 с.
5. Коломоец Т.П., Мамаев Б.М., Зерова М.Д., Нарчук Э.П., Ермоленко В.М., Дьякончук Л.А. Насекомые-галлообразователи культурных и дикорастущих растений европейской части СССР. Киев: Наукова думка, 1989. 166 с.
6. Шапошников Г.Х. Подотряд Aphidinea–Тли. Определитель насекомых европейской части СССР. Москва: Наука, 1964. С. 489-616.
7. Палий В.Ф. Методика изучения фауны и фенологии насекомых. Воронеж: Центр.-Чернозем. кн. изд-во, 1970. 191 с.

8. Синева С.Ю. (ред.) Каталог чешуекрылых (Lepidoptera) России. Издание 2-е. Санкт-Петербург: изд-во Зоологического института РАН, 2019. 448 с.
9. Hannemann H.J. Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera II. Die Wickler (s.l.) (Cochylidae und Carposinidae). Die Zünslerartigen (Pyraloidea). Jena: Gustav Fischer, 1964. 401 p.
10. Bleszyński S. Crambinae. Microlepidoptera Palaearctica. Bd 1, Wien: Georg Fromme and Co., 1965. 553 p.
11. Акрамовский Н.Н. Моллюски. Фауна Армянской ССР. Изд. Акад. наук Арм. ССР. Ереван, 1976. 267 с.
12. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Изд. Акад. наук СССР. Москва-Ленинград, 1952. 374 с.
13. Лихарев И.М., Раммельмейер Е.С. Наземные моллюски фауны СССР. Изд. Акад наук СССР. Москва-Ленинград, 1952. 511 с.
14. Mirumian L. Phitophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2011. V. 75. P. 87-106.
15. Оганесян В.С., Мирумян Л.С. Фауна и экология двукрылых Государственного заповедника «Хосровский лес» // Научные труды Государственного природного заповедника «Присурский», Чебоксары. 2015. Т. 30. Вып. 1. С. 197-202.
16. Аветисян А.А., Матинян Т.К. Эколого-фаунистическая характеристика тлей, повреждающих плодовые культуры в окрестностях Еревана // Тезисы IV конференции молодых зоологов, посвященные 70-летию Великой Октябрьской Социалистической Революции, Ереван, 17-18 ноября, 1987. С. 3-4.
17. Матинян Т.К., Аветисян А.А. Поражаемость некоторых видов плодовых тлей паразитами и хищниками в природных условиях // Материалы III конференции молодых зоологов, посвященной 40-летию Великой Победы, Ереван, 11-12 мая, 1985. С. 31-32.

REFERENCES

1. Gasparyan A.S., Samvelyan N.I. Floristic diversity of Azat river's basin and economic classification of the vegetational potential. Kh. Abovyan anvan HPMH Gitakan teghekagir [ASPU after Kh.Abovyan Scientific News]. 2017, vol. 30, no. 1, pp. 80-88. (In Armenian)
2. Skufyin K.V. *Metody sbora i izucheniya slepney* [Methods of collecting and studying horseflies]. Leningrad, Nauka Publ., 1973, 104 p. (In Russian)
3. Hovhannisyan V.S., Terteryan A.E. New construct for the catching of horseflies (Diptera, Tabanidae). Biologicheskij zhurnal Armenii [Biological Journal of Armenia]. 1986, vol. 39, no 7, pp. 620-622. (In Russian)
4. Mamaev B.M. *Evolutsia galloobrazuyushikh nasekomikh-gallits* [Evolution of gall-forming gall midges.]. Leningrad, Nauka Publ., 1968, 236 p. (In Russian)
5. Kolomoets T.P., Mamaev B.M., Zerova M.D., Narchuk E.P., Yermolenko V.M., Dyakonchuk L.A. *Nasekomiye galloobrazovately kulturnikh i dikorastushchikh rasteniy evropeiskoi chasti SSSR* [Gall forming insects of cultivated and wild growing plants of the European part of the USSR]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1989, 166 p. (In Russian)
6. Shaposhnikov G.Kh. *Podotriad Aphidinea - Tli. Opredelitel nasekomikh evropeiskoi chasti SSSR* [Aphids. Identifiers of insects of the European part of the USSR]. Moscow, Nauka Publ., 1964, pp. 489-616. (In Russian)
7. Paliy V.F. *Metodika izucheniya faunyi i fenologii nasekomikh* [Methods for studying the fauna and phenology of insects] Voronezh, Central-Chernozem. Kniga Publ., 1970, 191 p. (In Russian)
8. Sinev S.Y., ed. *Katalog cheshuekrylykh (Lepidoptera) Rossii* [Catalogue of the Lepidoptera of Russia. Second edition].

- St. Petersburg, Zoological Institute RAS Publ., 2019, 448 p. (In Russian)
9. Hannemann H.J. Kleinschmetterlinge oder Microlepidoptera II. Die Wickler (s.l.) (Cochylidae und Carposinidae). Die Zünslerartigen (Pyraloidea). Jena, Gustav Fischer Publ., 1964, 401 p.
 10. Bleszyński S. Crambinae. Microlepidoptera Palaearctica. Bd 1, Wien, Georg Fromme and Co. Publ., 1965, 553 p.
 11. Akramovskiy N.N. *Molluski. Fauna Armianskoi SSR* [Mollusks. Fauna of the Armenian SSR] Yerevan, AS ASSR Publ., 1976, 267 p. (In Russian)
 12. Shadin V.I. *Molluski presnykh i solonovatykh vod SSSR* [Mollusks of fresh and brackish waters of the USSR] Moscow-Leningrad, AS USSR Publ., 1952, 374 p.
 13. Likharev I.M., Rammelmeyer E.S. *Nazemnyye molluski fauny SSSR* [Terrestrial molluscs of the fauna of the USSR]. Moscow-Leningrad, AS USSR Publ., 1952, 511 p. (In Russian)
 14. Mirumian L. Phitophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia. Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2011, vol. 75, pp. 87-106. (In Russian)
 15. Hovhannisyán V.S., Mirumyan L.S. [Fauna and ecology of Diptera of the State Reserve "Khosrov Forest"]. In: *Nauchnie trudi Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika "Prisurskiy"* [Scientific Works of the State Nature Reserve "Prisurskiy"]. Cheboksary, 2015, vol. 30. iss. 1, pp. 197-202. (In Russian)
 16. Avetisyan A.A., Matinyan T.K. Ekologo-faunisticheskaya kharakteristika tley, povrezhdayushchikh plodovye kul'tury v okrestnostyakh Yerevana [Ecological and faunistic characteristics of aphids damaging fruit bearing plants in the vicinity of Yerevan]. *Tezisy IV konferentsii molodikh zoologov, posvyashchonnoy 70-letiyu Velikoi Oktyabrskoi Sotsialisticheskoi Revolyutsii, Yerevan, 17-18 noyabrya 1987* [Theses of the IV conference of young zoologists dedicated to the 70th anniversary of the Great October Socialist Revolution, Yerevan, 17-18 November, 1987]. Yerevan, 1987, pp. 3-4. (In Russian)
 17. Matinyan T.K., Avetisyan A.A. Porazhaemost nekotorykh vidov plodovyykh tlei parazitami i khishnikami v prirodnykh usloviyakh [The susceptibility of some species of fruit-bearing aphids by parasites and predators in natural conditions]. *Materialy III konferentsii molodikh zoologov, posvyashchonnoy 40-letiyu Velikoi Pobedy, Yerevan, 11-12 maya, 1985* [Proceedings of the III conference of young zoologists dedicated to the 40th anniversary of the Great Victory, Yerevan, 11-12 May, 1985]. Yerevan, 1985, pp. 31-32. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Варужан С. Оганесян проводил определение собранного материала по слепням (Diptera, Tabanidae). Людмила С. Мирумьян проводила определение собранного материала по галлицам (Diptera, Cecidomyiidae). Рузанна Г. Арутюнян проводила определение собранного материала по огневкам (Lepidoptera, Crambidae). Аида А. Аветисян проводила определение собранного материала по тлям (Hymenoptera, Aphidoidea). Армен С. Гаспарян проводил определение видового состава растений. Лаура Д. Арутюнова, Мадина З. Магомедова, Патимат Д. Магомедова проводили определение собранного малакофаунистического материала. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Varuzhan S. Hovhannisyán carried out the determination of the material collected of horseflies (Diptera, Tabanidae). Lyudmila S. Mirumyan carried out the determination of the material collected on gall-midges (Diptera, Cecidomyiidae). Ruzanna G. Harutyunyan carried out the determination of the material collected of pyralid moths (Lepidoptera, Crambidae). Aida A. Avetisyan carried out the determination of the material collected faphids (Hymenoptera, Aphidoidea). Armen S. Gasparyan carried out the determination of the species composition of plants. Laura D. Harutyunova, Madina Z. Magomedova, Patimat D. Magomedova carried out the determination of the malacofaunistic material collected. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Варужан С. Оганесян / Varuzhan S. Hovhannisyán <http://orcid.org/0000-0002-1029-8379>
 Людмила С. Мирумьян / Lyudmila S. Mirumyan <http://orcid.org/0000-0003-2821-9795>
 Рузанна Г. Арутюнян / Ruzanna G. Harutyunyan <http://orcid.org/0000-0002-9992-7142>
 Аида А. Аветисян / Aida A. Avetisyan <http://orcid.org/0000-0002-9749-4208>
 Лаура Дж. Арутюнова / Laura J. Harutyunova <http://orcid.org/0000-0001-7814-6577>
 Армен С. Гаспарян / Armen S. Gasparyan <http://orcid.org/0000-0002-9498-0761>
 Мадина З. Магомедова / Madina Z. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-8425-1664>
 Патимат Д. Магомедова / Patimat D. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-6072-1094>

Оригинальная статья / Original article

УДК 632.937.3

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-93-100

Криптолемус в интегрированной борьбе с австралийским желобчатым червецом

Людмила Н. Бугаева, Евгения В. Кашутина, Татьяна Н. Игнатьева

Лазаревская опытная станция защиты растений – филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений», Сочи, Россия

Контактное лицо

Евгения В. Кашутина, кандидат технических наук, старший научный сотрудник, Лазаревская опытная станция защиты растений – филиал ФГБНУ «Федеральный научный центр биологической защиты растений»; 354200 Россия, г. Сочи, ул. Сочинское шоссе, 77.
Тел. +79054753513
Email kashutinaev@mail.ru
ORCID <http://orcid.org/0000-0002-6179-2019>

Формат цитирования

Бугаева Л.Н., Кашутина Е.В., Игнатьева Т.Н. Криптолемус в интегрированной борьбе с австралийским желобчатым червецом // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 93-100. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-93-100

Получена 6 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 4 августа 2022 г.

Принята 15 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Изучить возможность применения криптолемуса в интегрированной системе борьбы с австралийским желобчатым червецом в условиях Южного берега Крыма.

Материал и методы. Заселенность растений *Icerya purchasi* Mackell, определялась в ходе маршрутных обследований агробиоценозов подсчетом количества особей вредителей на единицу площади. Биологическую эффективность криптолемуса из Уникальной научной установки «Государственная коллекция живых энтомоакарифагов и энтомопатогенов» в отношении австралийского желобчатого червца на питтоспоруме в условиях Южного берега Крыма изучали в вариантах: выпуск жуков, выпуск личинок и совместный выпуск имаго и личинок хищника. Возможность совместного применения биоагента и пестицидов изучали в лабораторных условиях по общепринятым методикам.

Результаты. Установлено, что биологическая эффективность *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. в отношении *Icerya purchasi* Mackell в условиях Южного берега Крыма составила 50–75%; также показана возможность совместного применения энтомофага с рядом пестицидов.

Заключение. Экспериментально доказана потенциальная возможность контролирования численности вредителя биоагентом без применения химических средств защиты, что особенно важно в условиях рекреационной зоны.

Ключевые слова

Австралийский желобчатый червец (*Icerya purchasi* Mackell.), криптолемус (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.), родолия (*Rodolia cardinalis* Muls.), интегрированная защита, энтомофаги.

Cryptolemus in the integrated fight against the Australian Grooved Worm (*Icerya purchasi* Mackall)

Ludmila N. Bugaeva, Evgeniya V. Kashutina and Tatyana N. Ignateva

Lazarevskaya Experimental Plant Protection Station, Branch of the Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection, Sochi, Russia

Contact person

Evgeniya V. Kashutina, Candidate of Technical Sciences, Senior Researcher, Lazarevskaya Experimental Plant Protection Station, Branch of the Federal Research Center for Biological Plant Protection; 77 Sochinskoe Sh. St, Sochi, Russia 354200.

Tel. +79054753513

Email kashutinaev@mail.ru

ORCID <http://orcid.org/0000-0002-6179-2019>

How to cite this article

Bugaeva L.N., Kashutina E.V., Ignateva T.N. Cryptolemus in the integrated fight against the Australian Grooved Worm (*Icerya purchasi* Mackall). *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 93-100. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-93-100

Received 6 June 2022

Revised 4 August 2022

Accepted 15 August 2022

Abstract

Aim. To study the possibility of using cryptolemus in an integrated system for combating the Australian grooved worm in the conditions of the southern coast of Crimea.

Material and Methods. The population of *Icerya purchasi* Mackall on plants was determined during regular surveys of agrobiocenoses by counting the number of pest individuals per unit area. The biological effectiveness of cryptolemus from the unique scientific installation «State collection of living entomocariphages and entomopathogens» in relation to the Australian grooved worm on pittosporum in the conditions of the Southern Coast of Crimea was studied in the following variants: beetle release, larval release and joint release of imago and predator larvae. The possibility of joint use of bioagent and pesticides was studied in the laboratory according to generally accepted methods.

Results. It was established that the biological efficacy of *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. in relation to *Icerya purchasi* Mackall in the conditions of the Southern Coast of Crimea amounted to 50–75% and the possibility of joint use of an entomophage with a number of pesticides is also shown.

Conclusion. The potential possibility of controlling the pest population with a bioagent, without the use of chemical means of protection, which is especially important in the conditions of a resort area, has been experimentally proven.

Key Words

Australian grooved worm (*Icerya purchasi* Mackall.), *Cryptolaemus* (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.), rodolia (*Rodolia cardinalis* Muls.), integrated protection, entomophages.

ВВЕДЕНИЕ

На территории республик бывшего Советского Союза citrusовые возделываются с XII века, наибольшее развитие citrusоводство получило после интродукции мандарина Уншиу из Японии. Завоз посадочного материала продолжается и в настоящее время. По мере интродукции citrusовых и новых для наших агроценозов декоративных растений проникают и их вредители. По числу особей и биомассе преобладают сосущие фитофаги, среди которых доминирующее положение занимают червецы и щитовки. Слабая восприимчивость этих вредителей к пестицидам, а также многочисленные отрицательные последствия химических обработок, заставляют специалистов обращаться к биологическому или интегрированному методу защиты растений. Изучение, интродукция, разведение и сохранение полезных организмов, осуществляющих регулирование плотности популяции других организмов составляют содержание биологической борьбы с вредителем.

Первой удачной межконтинентальной интродукцией энтомофага для использования в защите растений был завоз хищной коровки-родолии из Австралии в США в 1888 году. Тем самым в защите растений было положено начало направлению, которое получило название классического биологического метода [1]. Биологическая борьба с насекомыми вредителями состоит из полезного действия энтомофагов, паразитоидов и энтомопатогенных микроорганизмов [2].

В нашей стране временем зарождения классического биометода можно считать 1926 год, с завозом в Азербайджан паразита кровяной тли – афелинуса мали – (*Aphelinus mali* Nald).

В 1931–1933 гг. Всесоюзным институтом защиты растений в целях борьбы с опаснейшим фитофагом ценных сельскохозяйственных и декоративных культур австралийским желобчатым червцом (*Icerya purchasi* Mackell) были интродуцированы энтомофаги родолия и криптолемус, которые до настоящего времени не потеряли своего практического значения.

Австралийский желобчатый червец (*Icerya purchasi* Mackell) – вид родом из Австралии, космополит, распространен в субтропических зонах всех континентов. В СССР завезен из Палестины. Впервые обнаружен в Сухуми на citrusовых в 1927 году. В Аджарии очаги *Icerya purchasi* Mackell (ицерии) (рис. 1) были обнаружены в 1948 году, затем вредитель распространился по всей Западной Грузии. Полифаг. Первоначально описан в 1878 году по образцам, собранным в Новой Зеландии как вредитель *Acacia paradoxa*, родина Австралия, распространился по всему миру с посадочным материалом [3; 4].

Анализ современного процесса инвазии фитофагов на Южном берегу Крыма показал, что с 2002 года – начала активной интродукции растений зарубежной селекции выявлено пятнадцать видов вредителей ранее не зарегистрированных в регионе [5]. Очаги австралийского желобчатого червца в Крыму нами были выявлены в 2010 году на смолосемяннике (*Pittosporum*). В настоящее время вредитель отмечен во многих парках Южного берега Крыма.

Вредитель повреждает более 200 видов растений, в том числе такие ценные культуры, как citrusовые, эвкалипт, авокадо, лавр, чай, инжир, фейхоа, питтоспорум, олеандр. Предпочитаемыми кормовыми культурами ицерии являются citrusовые и австралийские акации.

При массовом заселении растения вредителем листья опадают, растения ослабевают, часто погибают.

В течение года вредитель развивается в 2–3 поколениях, зимуют самки и личинки старших возрастов. Самка длиной 4–6,5 мм, овальная красновато-коричневая, ноги и усики черные или темно-коричневые. В мае–июне самки формируют яйцевые мешки-овисаки, вмещающие до 2000 яиц. Личинки развиваются около 50 дней, питаются на листьях. Размножение, в основном, партеногенетическое, нередок гермафродитизм.

В биологической борьбе с вредителями растений, в том числе и с кокцидами широко используются кокцинеллиды, или божьи коровки. Существуют различные способы применения хищных коровок в борьбе с вредными насекомыми, одним из наиболее распространенных и перспективных является интродукция и акклиматизация. В борьбе с ицерией были испытаны *Rodolia cardinalis* Muls и другие виды *Rodolia fausti* Ws. и *Rodolia rufopilosa* Ws. интродуцированные из Китая в 1955 году. Оба вида жуков питались ицерией, однако наиболее эффективна *Rodolia cardinalis* Muls., хорошо переносящая условия разреженных популяций ицерии.

В Уникальной научной установке (УНУ) «Государственная коллекция живых энтомоакарифагов и энтомопатогенов» Лазаревской опытной станции [6] содержится один из наиболее эффективных кокцидофагов, применяемых для биологической защиты растений от червцов и щитовок – криптолемус (*Cryptolaemus montrouzieri* Muls.) (рис. 2).

В настоящее время хищник применяется в качестве кокцидофага на территории многих стран, в том числе России, США, Франции, Португалии, Турции и др. Объектами защиты являются такие высокоценные тропические и субтропические культуры, как citrusовые, виноград, чай, кофе, коллекционные растения в ботанических садах, отличающиеся значительным флористическим разнообразием.

Это тропический вид, который не имеет в своем жизненном цикле диапаузы. Поэтому его акклиматизация в природной среде возможна только в зоне субтропиков или тропиков. В странах с более холодным климатом криптолемуса применяют методом сезонной колонизации.

Естественным местом обитания этого вида является побережье Австралии и Новой Каледонии [7]. Возможности обновления культуры криптолемуса за счет насекомых из природной среды ограничены. Поэтому единственным доступным способом поддержания высокого качества маточных культур является селекция криптолемуса. На Лазаревской опытной станции защиты растений содержатся популяции криптолемуса, в которых селекционным методом повышена в несколько раз репродуктивная способность.

История интродукции и применения этого вида насчитывает более 120 лет. В Россию криптолемус завезен из Египта в 1932 году. Интродуцированные жуки принадлежали к южно-французской расе, которая отличалась повышенной холодоустойчивостью. Размножали энтомофага в оранжереях ВИЗР. За год объем разведения составил 11 тыс. жуков, часть которых была отправлена Сухумской карантинной лаборатории, часть – Лазаревской опытной станции. За это время получено более 300 генераций хищника. Обновления культуры *Cryptolaemus montrouzieri* Muls. из иных лабораторных культур не проводилось. При этом не отмечено каких-либо признаков вырождения, что свидетельствует о высоком уровне генотипического разнообразия.



Рисунок 1. *Icerya purchasi* Mackell
Figure 1. *Icerya purchasi* Mackell



Рисунок 2. Жуки и личинки *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.
Figure 2. Imago and Larvae *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

Биологическая эффективность криптолемуса в отношении мучнистых червецов высокая, при выпуске личинок в соотношении хищник-жертва 1:50 в среднем составляет 70%. Однако устойчивое контролирование численности вредителя отмечается на третий-четвертый год массовых выпусков.

Попытки акклиматизировать популяцию криптолемуса на Черноморском побережье предпринимались неоднократно. При этом на протяжении ряда лет давали положительный результат только на территории Абхазии. У жуков криптолемуса, обитающих в природных условиях влажных субтропиков Черноморского побережья (Новый Афон, Сухуми), в осенний период отмечено некоторое повышение устойчивости в отношении кратковременного действия отрицательных температур. Обнаруженная в 2010 г. в Центральном районе города-курорта Сочи, на значительном удалении от места содержания лабораторной популяции или мест возможных выпусков, колония криптолемуса, и дальнейшие наблюдения подтвердили факт его акклиматизации не только на территории Абхазии, но и города Сочи.

Накопленные данные свидетельствуют о перспективности селекции криптолемуса на повышение холодоустойчивости, в том числе методом естественного отбора в природных условиях.

Весной жуки активизируются рано, до массового выхода вредителей из мест зимовки. Иногда, при временном потеплении, жуки пробуждаются зимой и гибнут от отсутствия пищи, что влечет за собой общее снижение численности природной популяции криптолемуса и его эффективности в летний период, особенно при массовом размножении червецов и пульвинарий. В

связи с этим, для эффективного контроля численности вредителей необходимы дополнительные выпуски хищника, размноженного в биолaborаториях.

Многолетними исследованиями, проведенными на Лазаревской станции, установлено, что криптолемус питается различными видами мучнистых червецов, в том числе австралийским желобчатым червецом, без существенного снижения жизненных показателей.

Руководствуясь полученными результатами, сотрудники станции заложили опыт по оценке биологической эффективности хищного жука криптолемуса в отношении австралийского желобчатого червеца на питтоспоруме в условиях Южного берега Крыма.

С целью оценки сложившейся в агробиоценозе экологической ситуации проведен фитосанитарный мониторинг садово-парковых насаждений.

В результате выявлена заселенность питтоспорума австралийским желобчатым червецом (*Icerya purchasi* Maskell.) в сильной степени. Подтверждено предположение о завозе желобчатого червеца с посадочным материалом [8; 9].

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ.

Заселенность растений *Icerya purchasi* Mackell определялась в ходе маршрутных обследований агробиоценозов подсчетом количества особей вредителей на единицу площади. На каждом растении осматривали по 10 побегов длиной 10 сантиметров, с четырех сторон, фиксируя количество вредителя. Степень заселенности растения устанавливали в баллах:

- 1 балл – 5–10 особей/побег;
- 2 балл – 11–20 особей /побег;
- 3 балл – 21–30 особей /побег;
- 4 балл – более 30 особей /побег.

Для оценки биологической эффективности хищного жука криптолемуса в отношении австралийского желобчатого червеца на питтоспоруме в условиях Южного берега Крыма, был заложен опыт, в вариантах: выпуск жуков, выпуск личинок и совместный выпуск имаго и личинок хищника.

Закладка опыта произведена 31 мая 2019 года на отдельно стоящих растениях питтоспорума в трех вариантах:

1-й вариант – выпуск имаго криптолемуса – 1 тыс. особей/растение

2-й вариант – выпуск личинок криптолемуса – 500 особей/растение

3-й вариант – совместный выпуск 500 имаго и 500 личинок хищника/растение.

Жуков и личинок криптолемуса выпускали непосредственно в крону растения.

Эффективность хищного жука криптолемуса оценивали по его способности сдерживать рост численности вредителя в условиях открытого грунта.

Для оценки возможности включения криптолемуса в интегрированную систему защиты растений от вредителей были проведены исследования по воздействию пестицидов на энтомофага.

Объектами исследований по оценке действия пестицидов служили жуки и личинки лабораторных популяций криптолемуса.

Опытные насекомые после обработок содержались в лабораторных условиях при температуре 20–22°C и относительной влажности воздуха 75%.

Исследования проводили с использованием материально-технической базы УНУ «Государственная коллекция живых энтомоакарифагов и энтомопатогенов» (<http://ckp-rf.ru/>, реестровый номер: 793030) по общепринятым методикам оценки токсичности пестицидов для членистоногих Сухорученко Г.И.

Оценивалось действие Конфидора 200 ВРК в отношении личинок криптолемуса. Обработанных препаратом личинок криптолемуса переносили в емкость на растения сои, заселенные мучнистым червецом. опыты закладывались в четырехкратной повторности. Контрольные насекомые обрабатывались водопроводной водой.

Учет смертности проводили в динамике. Наблюдение за действием препаратов и поведением опытных насекомых велись ежедневно. Погибших насекомых учитывали через 1–4 суток после обработки.

Оценивалось влияние биопрепаратов инсектоакарицидного действия – Фитоверм КЭ 2 г/л в концентрации 0,02% и Вертимек КЭ 18 г/л в концентрации 0,01%.

Для изучения действия биопрепаратов на личинок и жуков криптолемуса опыт закладывался в следующих вариантах:

1. Обработка насекомых препаратом заданной концентрации без корма.

2. Обработка корма и посадка насекомых через 1 сутки.

3. Обработка насекомых и корма одновременно.

4. Контроль-обработка насекомых и корма водой.

Выборка насекомых в каждом варианте составляла 40 особей – по 10 особей в 4-х повторностях. Учеты смертности проводились в течение 20 суток. Действие препарата оценивалось по количеству погибших особей.

Оценивалось действие на энтомофага 4 пестицидов из разных химических групп – Актара ВДГ 250 г/кг, Моспилан РП 200 г/кг, Конфидор экстра ВГ 700 г/кг, 440 г/л, Вертимек КЭ 18 г/л.

Жуков криптолемуса вместе с фильтровальной бумагой опрыскивали из ручного опрыскивателя препаратами в концентрациях рекомендованных производству и отсаживали в чистые чашки Петри. Чтобы установить продолжительность токсического действия, жуков лабораторной популяции подсаживали в чашки Петри с фильтровальной бумагой через одни сутки и трое суток после обработки. Токсичность препаратов определяли по проценту смертности насекомых. Учеты проводились в течение 4 суток.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Закладка опыта произведена 31 мая 2019 года на отдельно стоящих растениях питтоспорума в трех вариантах. Степень заселения опытных растений ицирией перед выпуском хищника составляла 4 балла.

Учет, проведенный 2 июня, показал, что личинки активно хищничают, заметный защитный эффект отмечен на отдельных побегах, жуки активно расселяются по растению. Отмечено появление куколок криптолемуса от 2 до 7 куколок на ветку, что свидетельствует о возможности полноценного питания личинок хищника австралийским желобчатым червецом.

В первых числах октября проведено осеннее фитосанитарное обследование опытных растений. Жуки хищника дали яйцекладку, отродившиеся личинки питались ицирией, окуклились, отмечен лет второго поколения жуков криптолемуса полученного на Южном берегу Крыма. Полученные результаты свидетельствуют о снижении плотности заселенности растений фитофагом (табл. 1).

Таблица 1. Эффективность криптолемуса в отношении *Icerya purchasi* Mackell.

Table 1. Efficacy of cryptolemus against *Icerya purchasi* Mackell.

Вариант Option	Заселенность растения вредителем (балл) Pest infestation of the plant (point)		Биологическая эффективность (%) Biological efficiency (%)
	До выпуска энтомофага Before the release of the entomophagus	Через 120 дней после выпуска 120 days after release	
	1	4	
2	4	2	50
3	4	1	75

При колонизации криптолемуса в стадии имаго или личинок отмечен заметный защитный эффект – 50%, наилучший результат 75% получен при совместной колонизации имаго и личинок 2–3 возрастов (вариант 3).

Учитывая наличие кормовой базы для хищника, остающейся на зимовку популяции, и данные по акклиматизации хищного жука криптолемуса можно

предположить возможность акклиматизации (перезимовки) криптолемуса в условиях Крыма [10].

Однако наличие полезной энтомофауны не должно заставить нас забыть, что в некоторых случаях необходимо применять и другие методы борьбы, в том числе и с сопутствующими вредителями и болезнями, применение основного биообъекта должно стать частью большой программы интегрированной защиты. Для этого необходимы экспериментальные данные по эффективности пестицидов (биологических и химических) в отношении, как вредителей, так и энтомофагов.

В результате проведенных исследований по оценке действия препарата Конфидор 200 ВРК в отношении личинок криптолемуса получены следующие результаты: личинки криптолемуса оказались устойчивыми к действию препарата в проверяемых концентрациях, закончили развитие, окуклились, наблюдался лет жуков.

По результатам исследований можно рекомендовать совместное применение личинок и имаго криптолемуса с препаратом Конфидор.

Неоникотиноиды – Актара ВДГ, Конфидор экстра ВГ, Моспилан РП и абамектин – Вертимек КЭ оказались

малотоксичными для имаго криптолемуса. Смертность его на 4 сутки не превышала 20%, при смертности в контроле 10%.

Устойчивость имаго криптолемуса к пестицидам подтвердилась и при их посадке в чашки Петри на фильтровальную бумагу на 1 и 3 сутки после её обработки.

Полученные данные являются основанием для регламентации сроков совместного применения изученных пестицидов и криптолемуса при защите растений.

Для оценки криптолемуса, как биоагента экологически безопасных систем защиты растений, изучалось токсическое действие биопрепаратов Фитоверм, КЭ 2г/л и Вертимек, КЭ 18г/л на имаго и личинок хищника.

Испытанные препараты, в концентрациях рекомендованных производству, оказались нетоксичными в отношении личинок и имаго криптолемуса и не влияли на их выживаемость. Обработанные личинки в течение 20 суток активно питались, окуклились, вылет имаго составил на разных вариантах от 85 до 95%, при вылете в контроле 95% (табл. 2.)

Таблица 2. Токсичность современных пестицидов в отношении криптолемуса *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

Table 2. Toxicity of modern pesticides in relation to cryptolemus *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

Препарат Medication	Производственная концентрация, % Production concentration, %	Смертность имаго по суткам после обработки, % Imago mortality by day after treatment, %			
		1	2	3	4
Актара ВДГ (250 г/кг) Aktara VDG (250 g/kg)	0,03	0	7,0	10,0	15,0
Вертимек КЭ (18 г/л) Vertimek CE (18 g/l)	0,1	2,0	5,5	10,0	11,0
Конфидор экстра ВГ (700 г/кг) Confidor extra EDG (700 g/kg)	0,01	17,0	17,0	20,0	30,0
Моспилан РП (200 г/кг) Mospilan RP (200 g/kg)	0,03	12,0	22,0	22,0	30,0
Контроль / Control	обработка водой water treatment	0	0	0	10,0

Для имаго криптолемуса испытанные биопрепараты также не оказали токсического действия. Смертность

жуков на всех вариантах опыта сохранялась на контрольном уровне 5–10% (табл. 3).

Таблица 3. Действие биопрепаратов на личинок *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

Table 3. The effect of biological preparations on larvae *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

N	Варианты опыта Experience options	Кол-во особей в варианте Number of individuals in the variant	Смертность / Mortality			Вылет / Departure	
			Живых (шт.) Live (pcs.)	Погибших (шт.) Dead (pcs.)	% погибших % dead	Вылетевших жуков (шт.) Flying beetles (pcs.)	% вылетевших % flying beetles
Фитоверм КЭ 2г/л 0,02% / Fitoverm CE 2g/l 0.02%							
1.	Обработка личинок Processing of larvae	40	40	0	0	36	90,0
	Обработка корма Feed processing	40	40	0	0	38	95,0
	Обработка личинок и корма Processing of larvae and feed	40	38	2	5	34	85,0

Вертимек КЭ 18г/л 0,01% / Vertimek CE 18g/L 0.01%							
	Обработка личинок Processing of larvae	40	40	0	0	36	90,0
2.	Обработка корма Feed processing	40	40	0	0	38	95,0
	Обработка личинок и корма Processing of larvae and feed	40	39	2	5	35	87,5
3.	Контроль Control	40	40	1	2,5	38	90,0

В результате проведенных исследований установлена высокая устойчивость криптолемуса к биопрепаратам Фитоверм КЭ 2г/л и Вертимек КЭ 18г/л, что открывает

перспективу для применения в интегрированных экологически безопасных системах защиты растений (табл. 4).

Таблица 4. Действие биопрепаратов на жуков *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

Table 4. The effect of biological products on beetles *Cryptolaemus montrouzieri* Muls.

N	Варианты опыта Experimental actions	Всего в варианте Total in the variant	Смертность / Mortality		
			Живых Alive	Погибших Dead	% погибших % of dead
Фитоверм КЭ 2г/л 0,02% / Fitoverm CE 2g/l 0.02%					
	Обработка жуков Beetle processing	40	40	0	0
1.	Обработка корма Feed processing	40	38	2	5
	Обработка жуков и корма Beetle and feed processing	40	36	4	10
Вертимек КЭ 18г/л 0,01% / Vertimek CE 18g/L 0.01%					
	Обработка жуков Beetle processing	40	0	0	0
2.	Обработка корма Feed processing	40	0	0	0
	Обработка жуков и корма Beetle and feed processing	40	37	3	7,5
3.	Контроль / Control	40	38	2	5

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных обследований парковой зоны Южного берега Крыма выявлена заселенность питтоспорула австралийским желобчатым червецом (*Icerya purchasi*) в сильной степени.

Экспериментально доказана потенциальная возможность контролирования численности вредителя биоагентом без применения химических средств защиты, что особенно важно в условиях курортной зоны.

Учитывая наличие кормовой базы для хищника, остающейся на зимовку, вероятно возможность акклиматизации (перезимовки) криптолемуса в условиях Южного берега Крыма.

Установлена высокая устойчивость криптолемуса к биопрепаратам Фитоверм КЭ и Вертимек КЭ; инсектицидам – Актара ВДГ, Конфидор экстра ВГ, Моспилан РП, что открывает перспективу для его применения в интегрированных системах защиты растений.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках Государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме № FGRN-2022-0003.

ACKNOWLEDGMENT

The research was carried out in accordance with the State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of research on the topic No FGRN-2022-0003.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ижевский С.С. Итоги интродукции в СССР энтомофагов вредных растительных насекомых // Энтомологическое обозрение. 1988. Т. 67. Вып. 3. С. 449-456.
- Pirih P., Llic M, Rudolf J., Stavehga D.G., Belusic G. The giant butterfly-moth *Paysandisia archon* has spectrally rich apposition eyes with unique light-dependent photoreceptor dynamics // Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology. 2018. V. 204(7). P. 639-651. DOI: 10.1007/s00359-018-1267-z
- Almeida L.F.V., Peronti A.L.B.G., Martinelli N.M., Wolff V.R.S. A survey of scale insects (Hemiptera: Coccoidea) in citrus orchards in São Paulo, Brazil // Florida Entomologist. 2018. V. 101(3). P. 353-363. DOI: 10.1653/024.101.0324
- Sinha R., Kumar A., Kumar J., Jamwal S., Gupta V. Managing *Icerya purchasi* and *Planococcus citri* menace in Aonla under rainfed conditions of Jammu subtropics International Journal of Tropical Insect Science // International Journal of Tropical Insect

Science. 2022. V. 42(2). P. 1851-1858. DOI: 10.1007/s42690-021-00712-3

5. Sharmagiy A.K., Balykina E.B., Trikoz N.N., Korzh D.A., Yatskova E.V. Dynamics of phytophage invasions and peculiarities of their phenology in the parks of the south coast of the Crimea // E3S Web of Conferences. International Scientific and Practical Conference "Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations" (FARBA 2021). 2021. V. 254. Article number: 06005. 8 p. DOI: 10.1051/e3sconf/202125406005

6. Бугаева Л.Н., Кашутина Е.В., Слободянюк Г.А., Игнатьева Т.Н. Результаты многолетних исследований эффективности криптолемуса – энтомофага вредителей сельскохозяйственных и декоративных культур // Субтропическое и декоративное садоводство. Сочи. 2015. Вып. 53. С. 133-141.

7. Бугаева Л.Н., Кашутина Е.В., Игнатьева Т.Н., Андреев О.Н., Ясюк Л.В. Динамика акклиматизации хищного жука криптолемуса на Черноморском побережье Кавказа // Земледелие. 2021. N 8. С. 41-45. DOI: 10.24412/0044-3913-2021-8-41-44

8. Карпун Н.Н., Игнатова Е.А., Журавлева Е.Н. Новые виды вредной энтомофауны на декоративных древесных растениях во влажных субтропиках Краснодарского края // Известия Санкт-петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2015. Вып. 21. С.189-203.

9. Ширяева Н.В. Новые виды вредной энтомофауны на декоративных древесных растениях во влажных субтропиках Краснодарского края // Известия Санкт-петербургской лесотехнической академии. СПб.: СПбГЛТУ, 2015. Вып. 21. С.24-245.

10. Кашутина Е.В., Бугаева Л.Н., Игнатьева Т.Н., Хейшко И.В. Экологически безопасная защита чайных плантаций юга России // Юг России: экология, развитие. 2021. N 4. С. 27-36. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-27-36

REFERENCES

1. Izhevsky S.S. The results of the introduction of entomophages of harmful herbivorous insects into the USSR. Entomologicheskoe obozrenie [Entomological Review]. 1988, vol. 67, iss. 3, pp. 449-456. (In Russian)
2. Pirih P., Llic M., Rudolf J., Stavehga D.G., Belusic G. The giant butterfly-moth Paysandisia archon has spectrally rich apposition eyes with unique light-dependent photoreceptor dynamics. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory,*

Neural, and Behavioral Physiology, 2018, vol. 204(7), pp. 639-651. DOI: 10.1007/s00359-018-1267-z

3. Almeida L.F.V., Peronti A.L.B.G., Martinelli N.M., Wolff V.R.S. A survey of scale insects (Hemiptera: Coccoidea) in citrus orchards in São Paulo, Brazil. *Florida Entomologist*, 2018, vol. 101(3), pp. 353-363. DOI: 10.1653/024.101.0324

4. Sinha R., Kumar A., Kumar J., Jamwal S., Gupta V. Managing Icerya purchasi and Planococcus citri menace in Aonla under rainfed conditions of Jammu subtropics *International Journal of Tropical Insect Science*, 2022, vol. 42(2), pp. 1851-1858 DOI: 10.1007/s42690-021-00712-3

5. Sharmagiy A.K., Balykina E.B., Trikoz N.N., Korzh D.A., Yatskova E.V. Dynamics of phytophage invasions and peculiarities of their phenology in the parks of the south coast of the Crimea // E3S Web of Conferences. International Scientific and Practical Conference "Fundamental and Applied Research in Biology and Agriculture: Current Issues, Achievements and Innovations" (FARBA 2021). 2021, vol. 254, article number: 06005, 8 p. DOI: 10.1051/e3sconf/202125406005

6. Bugaeva L.N., Kashutina E.V., Slobodyanyuk G.A., Ignateva T.N. The results of long-term studies of the effectiveness of cryptolemus - an entomophage of pests of agricultural and ornamental crops. In: *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo* [Subtropical and ornamental gardening]. Sochi, 2015, iss. 53, pp. 133-141. (In Russian)

7. Bugaeva L.N., Kashutina E.V., Ignateva T.N., Andrienko O.N., Yasyuk L.V. Dynamics of acclimatization of the predatory beetle cryptolemus on the Black Sea coast of the Caucasus. *Agriculture*, 2021, no. 8, pp. 41-45. DOI: 10.24412/0044-3913-2021-8-41-44

8. Karpun N.N., Ignatova E.A., Zhuravleva E.N. New types of harmful entomofauna on ornamental woody plants in the humid subtropics of the Krasnodar Territory. *Izvestiya Sankt-peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii* [Proceedings of the St. Petersburg Forestry Academy]. St. Petersburg, 2015, iss. 21, pp. 189-203. (In Russian)

9. Shiryayeva N.V. New types of harmful entomofauna on ornamental woody plants in the humid subtropics of the Krasnodar Territory. In: *Izvestiya Sankt-peterburgskoi lesotekhnicheskoi akademii* [Proceedings of the St. Petersburg Forestry Academy]. St. Petersburg, 2015, iss. 21, pp. 24-245. (In Russian)

10. Kashutina E.V., Bugaeva L.N., Ignatieva T.N., Heishkho I.V. Environmentally safe protection of tea plantations in the South of Russia. *South of Russia: ecology, development*, 2021, no. 4, pp. 27-36. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-27-36

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Людмила Н. Бугаева, Евгения В. Кашутина и Татьяна Н. Игнатьева собрали материал в ходе фитосанитарных обследований, провели лабораторные исследования, обработку и анализ экспериментальных данных. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ludmila N. Bugaeva, Evgeniya V. Kashutina and Tatyana N. Ignateva collected material during phytosanitary surveys and conducted laboratory studies, processed and analysed experimental data. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Людмила Н. Бугаева / Ludmila N. Bugaeva <http://orcid.org/0000-0002-2159-9652>

Евгения В. Кашутина / Evgeniya V. Kashutina <http://orcid.org/0000-0002-6179-2019>

Татьяна Н. Игнатьева / Tatyana N. Ignateva <http://orcid.org/0000-0002-0595-2882>

Оригинальная статья / Original article
УДК 582.916.16:57.017.6:581.14(477.75)
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Стратегия генезиса мужской генеративной сферы зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) в условиях Южного берега Крыма

Татьяна Н. Кузьмина

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Ялта, Россия

Контактное лицо

Татьяна Н. Кузьмина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, сектор структурной ботаники и репродуктивной биологии, лаборатория биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН; 298648 Россия, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52. Тел. +79787391412

Email tnkuzmina@rambler.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>

Формат цитирования

Кузьмина Т.Н. Стратегия генезиса мужской генеративной сферы зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) в условиях Южного берега Крыма // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 101-111. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Получена 7 октября 2021 г.

Прошла рецензирование 16 декабря 2021 г.

Принята 15 февраля 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ динамики роста и развития пыльников зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* в условиях Южного берега Крыма в связи с определением адаптивной стратегии генезиса мужской генеративной сферы вида.

Материалы и методы. Определение стадий генезиса пыльников *Jasminum nudiflorum* проводили в ходе еженедельного анализа временных и постоянных препаратов бутонов, собранных период с июня по декабрь 2018–2020 гг. Динамику роста пыльников рассчитывали, исходя из фактических данных их длин, как величину прироста за промежутки времени, отнесенную к единице времени.

Результаты. Генезис пыльников *J. nudiflorum* занимает 6–7 месяцев и характеризуется чередованием периодов снижения и повышения интенсивности роста. Установлена высокая положительная корреляция длин пыльников *J. nudiflorum* и стадий их развития ($r=0,94$). Премейотический период длится с II декады июня по III декады августа. В нем можно выделить фазу покоя, которая приходится на III декаду июля – I декаду августа, после чего активизируется рост и дифференциация тканей пыльников. В период микроспорогенеза (I–II декады октября) интенсивность роста достигает максимальных значений. Среднесуточная температура воздуха в этот период составляет +16...+18°C. В постмейотический период (II декада октября – III декада декабря), когда происходит дифференциация гаметофита, отмечается снижение относительной скорости роста пыльников. Зимой пыльники находятся на стадии вакуолизованных микроспор, которые выдерживают кратковременные заморозки без снижения качества продуцируемой пыльцы.

Выводы. Стратегия генезиса мужской генеративной сферы у зимнецветущего кустарника характеризуется чередованием периодов усиления и снижения интенсивности их роста, которые приурочены к определенным стадиям развития и сезонам года и носят адаптивный характер, направленный на снижение стрессового влияния метеоклиматических факторов, что важно для образования фертильного гаметофита.

Ключевые слова

Пыльник, сезонная динамика, рост, развитие, генезис, микроспорогенез, *Jasminum*.

The strategy of the genesis of the male generative sphere of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) under the conditions of the Southern coast of Crimea

Tatyana N. Kuzmina

Nikita Botanical Gardens, National Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Principal contact

Tatyana N. Kuzmina, Candidate of Biology Sciences, Senior Research Fellow, Sector of Structural Botany and Plant Reproductive Biology, Laboratory of Biochemistry, Physiology and Plants Reproductive Biology, Nikita Botanical Gardens, National Scientific Centre, Russian Academy of Sciences; 52 Nikitsky Spusk St, Yalta, Crimea, Russia 298648. Tel. +79787391412
Email tnkuzmina@rambler.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>

How to cite this article

Kuzmina T.N. The strategy of the genesis of the male generative sphere of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) under the conditions of the Southern coast of Crimea. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 101-111. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-101-111

Received 7 October 2021

Revised 16 December 2021

Accepted 15 February 2022

Abstract

Aim. Analysis of the dynamics of growth and development of anthers of the winter-flowering shrub *Jasminum nudiflorum* in the conditions of the Southern coast of Crimea in connection with the determination of an adaptive strategy for the genesis of the male generative sphere of the species.

Material and Methods. The stages of genesis of *Jasminum nudiflorum* anthers were determined during the weekly analysis of temporary and permanent preparations of buds collected from June to December 2018–2020. The dynamics of the growth of anthers was determined by calculating the relative growth rate (R), based on the actual data of their lengths.

Results. The genesis of *J. nudiflorum* anthers takes 6–7 months and is characterized by alternating periods of decreasing and increasing growth intensity. A high positive correlation was established between the lengths of *J. nudiflorum* anthers and their development stages ($r=0,94$). The premeiotic period lasts from the 2nd decade of June to the 3rd decade of August. In it, it is possible to distinguish the resting phase, which falls on the 3rd decade of July – I decade of August, after which the growth and differentiation of anther tissues is activated. During the period of microsporogenesis (1st – 2nd decades of October), the growth intensity reaches its maximum values. The average daily air temperature during this period is +16...+18°C. In the post-arctic period (2nd decade of October – 3rd decade of December), when the differentiation of the gametophyte occurs, there is a decrease in the relative growth rate of anthers. In winter, the anthers are at the stage of vacuolated microspores, which can tolerate short-term freezing without reducing the quality of pollen.

Conclusions. The strategy of the genesis of the male generative sphere in the winter-flowering shrub is characterized by alternating periods of increase and decrease of the intensity of their growth, which are timed to certain stages of development and seasons of the year and are adaptive in nature, aimed at reducing the influence of stress from meteorological and climatic factors, which is important for the production of a fertile gametophyte.

Key Words

Anther, seasonal dynamics, growth, development, genesis, microsporogenesis, *Jasminum*.

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что ритмы цветения покрытосеменных растений являются результатом эволюционно сложившейся адаптивной реакции растения на колебания сезонных и суточных экологических факторов. В зависимости от времени года, когда начинается функциональная активность генеративных элементов цветка (пыльников и семязачатков), выделяют весеннее, летнее, осеннее и зимние цветение, а также различные межсезонные его варианты [1]. Переход растений к цветению генетически детерминирован и проходит под контролем эндогенных (гормональных) и экзогенных (экологических) факторов, которые приводят к экспрессии генов цветения и роста [2; 3]. Однако для объяснения адаптивной стратегии репродуктивной сферы к сезонным процессам важно учитывать не только переход растения к цветению, но и характер динамики основных и критических стадий генезиса генеративных элементов. Так, для древесных растений умеренной климатической зоны выделяют три типа адаптации генезиса мужской генеративной сферы в зависимости от сезона, когда проходит микроспорогенез и созревание пыльцевых зерен. Показано, что чем раньше начинается цветение вида, тем более сформирован у него мужской гаметофит в осенне-зимний период [4-6]. При этом для растений, цветущих зимой и ранней весной, не редки случаи, когда при заморозках происходит повреждение бутонов, цветков и генеративных побегов [7]. В связи с тем, что основная функция генеративной сферы любого вида заключается в продуцировании фертильных гаметофитов, то интерес вызывает наличие адаптивных процессов, направленных на снижение вероятных метео-климатических стрессовых факторов, главным образом, для критических стадий развития у зимнецветущих видов.

На Южном берегу Крыма произрастает более 100 видов и форм растений, у которых цветение приходится на зимний и ранне-весенний периоды, большинство из которых являются интродуцентами [8]. К их числу относится листопадный кустарник – *Jasminum nudiflorum* Lindl., или жасмин голоцветковый, из семейства Oleaceae. Его естественным ареалом является территория областей Китая: Гансу (Gansu), Шэньси (Shaanxi), Сычуань (Sichuan), юго-восточный Тибет (SE Xizang), северо-западный Юньнань (NW Yunnan) [9]. Растение широко используют для озеленения. Кустарник наиболее привлекателен с декабря по апрель, когда на его безлиственных голых побегах распускаются ярко-желтые цветки [9; 10]. У *J. nudiflorum* при понижении температуры воздуха до $-5^{\circ}\text{C} \dots -7^{\circ}\text{C}$ отмечаются повреждение цветков, однако для бутонов такие заморозки не являются критическими [3; 11; 12].

Целью данного исследования был анализ динамики роста и развития пыльников зимнецветущего кустарника *Jasminum nudiflorum* в соответствии с метео-климатическими условиями Южного берега Крыма в связи с определением адаптивной стратегии генезиса генеративной сферы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования были пыльники *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae), произрастающие на территории арборетума Никитского ботанического

сада (Республика Крым, г. Ялта; $44^{\circ}30'$ с.ш., $34^{\circ}14'$ в.д.). Сбор генеративных почек и бутонов для анализа их пыльников проходил еженедельно в период с июня по декабрь в 2018–2020 гг.

Для морфометрических измерений и определения стадии генезиса пыльника собранные почки или бутоны фиксировали в уксусном спирте (alcohol 96% : acetic acid – 3:1). Зафиксированный материал использовали для приготовления временных препаратов пыльников, окрашенных 1% ацетоорсеином. Еженедельно анализировали пыльники из 18–24 бутов.

Фиксацию материала для цитоэмбриологических исследований проводили смесью Ф.А.А. (ООО «ПЛК», Россия). Детальный анализ особенностей генезиса пыльника осуществляли на постоянных препаратах, для приготовления которых растительный материал обезвоживали с помощью ряда смен изопропилового спирта. Для перевода материала в парафин в качестве промежуточной среды использовали ксилол. Срезы делали толщиной 7–10 μm , используя ротационный полуавтоматический микротом RMD-3000 (ООО «МедТехникаПоинт», Россия). Окраску постоянных препаратов проводили гематоксилином и алциановым синим [13].

Стадии развития пыльника определяли на временных и постоянных препаратах с помощью микроскопа AxioScope A.1 (Zeiss, Германия). Микрофотографии срезов пыльников получены системой анализа изображений AxioCamERc5s (Carl Zeiss, Germany). Морфометрические измерения пыльников делали с помощью программного приложения AxioVision Rel. 4.8.2. (Zeiss, Германия).

Динамику ростовых процессов оценивали по относительной скорости роста (R), вычисление которой проводили, исходя из данных длин пыльников. Вычисляли относительную скорость роста (R) пыльников как величину прироста за промежуток времени, отнесенную к единице времени по формуле:

$$R = \frac{l_2 - l_1}{l_1 t},$$

где l_1 , l_2 – предыдущая и последующая величины; t – интервал времени в сутках [14].

Основываясь на метеоданных агроклиматической станции «Никитский ботанический сад» (форма ТСХ-8), на рисунке 1 представлены среднесуточные температуры воздуха и количество осадков в период проведения исследования (2018–2020 гг.). Соотношение продолжительности дня и ночи определяли согласно данным сайта <http://world-weather.ru> для п.г.т. Никита ($44^{\circ}30'$ с.ш. и $34^{\circ}14'$ в.д.). Статистическую обработку данных, корреляционный анализ, построение кривых роста и относительной скорости роста, а также их аппроксимация методом наименьших квадратов осуществлялась с помощью программного приложения Statistica 10.0 (StatSoft. Ins., США). Доверительная вероятность $P=0.95$.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что для выполнения своей дефинитивной функции – образования фертильного гаметофита – в пыльнике проходит ряд процессов, связанных с

формированием и созреванием стенки микроспорангия и пыльцевых зерен. Согласно современной терминологии, в развитии пыльника выделяют три периода: премеитического, мейотического и постмейотического [15]. Премеитический период характеризуется закладкой археспориальной ткани и рядом последовательных митотических делений клеток, в ходе которых образуются слои стенки микроспорангия и спорогенная ткань. В мейотический период развития пыльника происходит микроспорогенез, в результате которого формируются гаплоидные микроспоры, а также дальнейшая дифференциация клеточных слоев микроспорангиев. Для постмейотического периода

характерна дегенерация слоев клеток стенки микроспорангия, а микроспоры переходят к дифференцирующему митозу, приводящему к образованию двухклеточных пыльцевых зерен. Завершается созревание пыльцевых зерен делением генеративной клетки на два спермия. На рисунке 2 представлена кривая роста пыльников *J. nudiflorum* от их закладки до созревания и начала пыления. Установлена тесная положительная зависимость стадии развития пыльника и его длины ($r=0,94$). В таблице 1 указаны длины пыльников, соответствующие основным стадиям его генезиса.

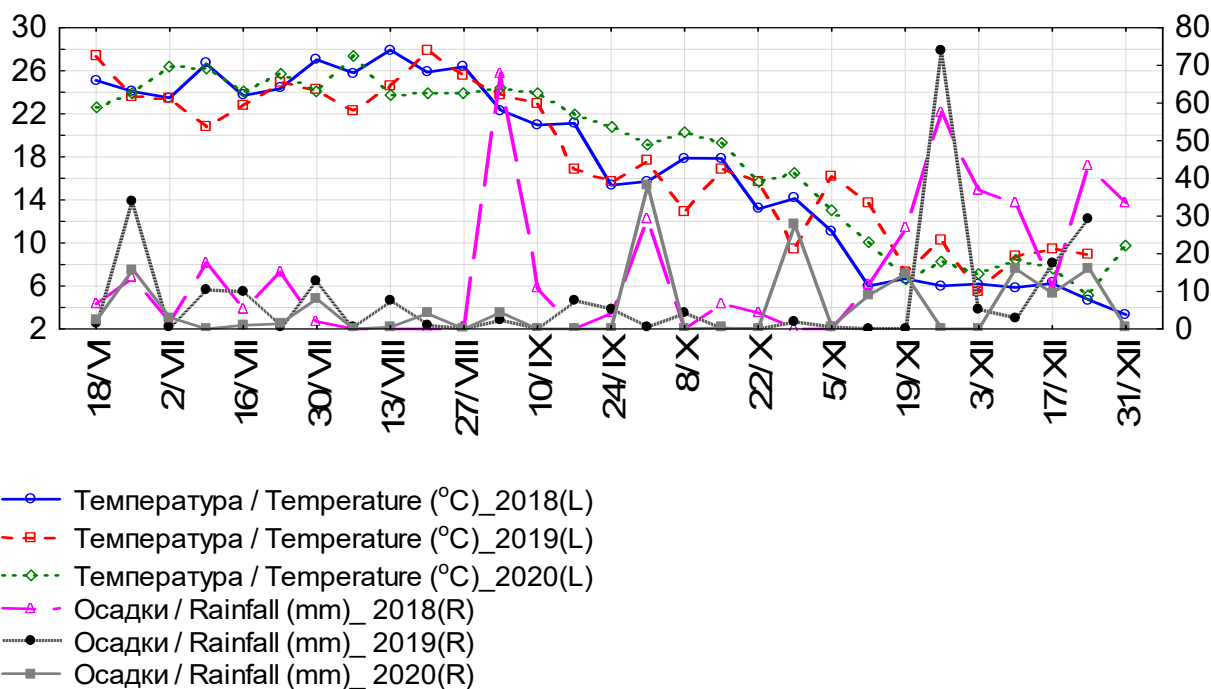


Рисунок 1. Среднесуточная температура воздуха и количество осадков в период формирования пыльников *J. nudiflorum* на Южном берегу Крыма в 2018–2020 гг.

Ось X – даты наблюдений; Ось Y: правая (R) – температура воздуха (°C); левая (L) – количество осадков (мм)

Figure 1. Daily mean temperature of air and rainfall during in the anthers formation of *J. nudiflorum* on the Southern Coast of the Crimea in 2018–2020

X axis – dates of observations; Y axis: right (R) – air temperature (°C); left (L) – rainfall (mm)

Выявлено, что к числу внешних факторов, оказывающих влияние на рост и развитие пыльников, относятся: среднесуточные температуры воздуха за неделю, предшествующую наблюдению ($r=-0,92$); продолжительность светового дня ($r=-0,86$); продолжительность солнечного сияния за неделю ($r=-0,85$). Слабее выражена зависимость стадии развития пыльника от влажности воздуха ($r=0,73$) и количества осадков ($r=0,40$).

Генеративные почки у *J. nudiflorum* закладываются в пазухах листьев в III декаде мая – I декаде июня, а формирование примордиев пыльников у *J. nudiflorum* происходит в II декаде июня. На этом этапе развитие пыльника сопровождается дифференциацией инициальной клетки в субэпидермальном слое примордия. Деление инициальной клетки приводит к образованию первичной париетальной и археспориальной клеток. Деление клеток первичного париетального слоя дает начало клеткам вторичного париетального слоя и тапетума. Вторичный париетальный слой, в свою очередь, участвует в закладке эндотеция и среднего слоя стенки микроспорангия. Спорогенная

ткань является производной археспориальных клеток (рис. 3).

Характерно, что с момента закладки примордиев до III декады июля – I декады августа пыльники находятся на стадии инициальной клетки и первых ее делений. Ростовая активность пыльника в это время снижена, что позволяет определить этот период как пассивную фазу, или период покоя (рис. 4). В конце августа – первых числах сентября наблюдается активизация роста пыльников, которая сопровождается митотическими делениями как клеток слоев стенки пыльника, так и спорогенной ткани. Тенденция повышения прироста продолжается до стадии сформированного пыльника. В целом продолжительность премеитического периода составляет 3–3,5 месяца. Микроспороциты переходят к мейотическому делению, как правило, в I декаде октября, когда среднесуточная температура воздуха составляет +16...+18°C. В этот период у *J. nudiflorum* отмечается максимальная интенсивность роста пыльников (см. рис. 2). Микроспорогенез у *J. nudiflorum* сопровождается транс-

формацией клеток тапетальной ткани и облитерацией средних слоев стенки микроспорангия (рис. 5).

Во II–III декадах октября пыльники *J. nudiflorum* переходят в постмейотический период развития, который характеризуется снижением ростовой активности пыльников. Процессы, происходящие в пыльниках, направлены на созревание

микроспорангиев и мужского гаметофита, в том числе происходит лизис тапетальных клеток, а в эндотеции формируются фиброзные утолщения клеточных стенок эндотеция (рис. 6). Созревание гаметофитов у *J. nudiflorum* происходит в I–III декадах декабря, когда температура воздуха составляет $+7,65 \pm 0,90^\circ\text{C}$ и продолжительности светового дня составляет 8 часов.

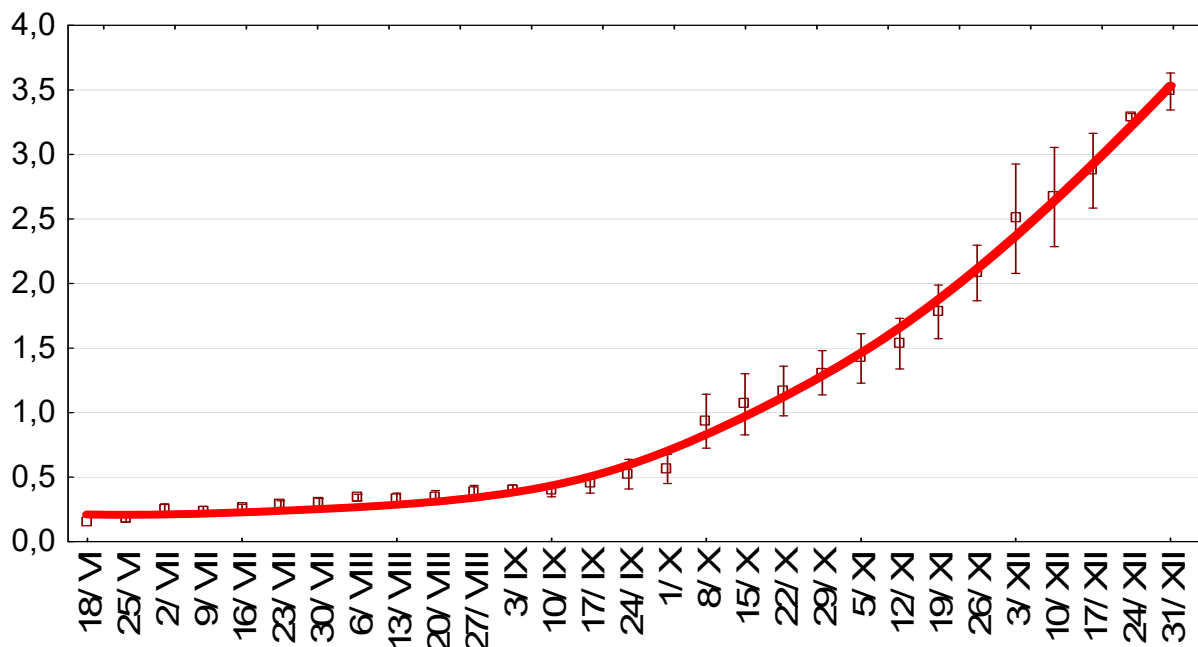


Рисунок 2. Средние фактические значения длин пыльников *J. nudiflorum* и линия тренда их роста. Ось X – даты наблюдения; Ось Y – средние значения длин пыльников (мм) \pm стандартная ошибка среднего; красная линия – линия тренда

Figure 2. Average actual values of anthers lengths of *J. nudiflorum* and a line of a trend of their growth. X-axis – dates of observations; Y-axis – averages value of lengths anthers (mm) \pm a standard error of an average; a red line – a trend line

Таблица 1. Длины пыльника *J. nudiflorum* на различных стадиях развития

Table 1. Lengths of anthers of *J. nudiflorum* at various stages of development

Стадия развития	Длина пыльника (мм)	Количество	Минимальная длина (мм)	Максимальная длина (мм)	Стандартное отклонение	Стандартная ошибка
Development stage	Length of anther (mm)	Amount	The minimum length (mm)	The maximum length, (mm)	Standard deviations	Standard error
1	0,18	270	0,07	0,26	0,04	0,00
2	0,41	837	0,25	0,88	0,13	0,00
3	0,97	48	0,90	1,10	0,05	0,01
4	1,14	34	0,99	1,29	0,07	0,01
5	1,24	89	1,13	1,33	0,05	0,01
6	1,46	152	1,24	1,71	0,09	0,01
7	1,89	217	1,55	2,39	0,19	0,01
8	3,08	194	2,15	4,06	0,46	0,03

Примечание: Стадии развития: 1 – археспориальные клетки; 2 – спорогенные клетки; 3 – микроспорогенез;

4 – молодые микроспоры; 5 – вакуолизованные микроспоры; 6 – дифференцирующий митоз;

7 – двухклеточные пыльцевые зерна; 8 – трехклеточные пыльцевые зерна

Note: Development stages: 1 – archesporial cell; 2 – sporogenous cell; 3 – microsporogenesis; 4 – the stage of young microspores;

5 – vacuolized of microspores; 6 – the stage of differentiating mitosis; 7 – two-celled pollen grains; 8 – three-celled pollen grains

Более 80% пыльцевых являются морфологически нормальными [12]. Следовательно, продолжительность постмейотического периода у *J. nudiflorum* составляет 3 месяца. Однако, бутоны *J. nudiflorum* могут находиться на стадии вакуолизованных микроспор продолжительное время, что обеспечивает продолжительное цветение вида в течение всей зимы и в весенние месяцы, что позволяет им переносить

заморозки и возобновлять цветение без снижения качества пыльцевых зерен.

Таким образом, генезис пыльников *J. nudiflorum* сопровождается чередованием усиления и снижения ростовой активности, что позволяет выявить фазы покоя, которые приходятся на премейотический и постмейотический период. Так, в премейотический период с закладки примордиев пыльников до

формирования спорогенной ткани, рост пыльников *J. nudiflorum* замедляется. Известно, что для растений умеренной климатической зоны наибольшие риски для формирования репродуктивной сферы представляют низкие температуры, характерные для осенне-зимнего сезона. В этих условиях, у ряда видов в холодное время года пыльники находятся на стадии спорогенной ткани, что отмечают, в частности, у *Ribes nigrum* [5]. Устойчивость спорогенной ткани к стрессовым воздействиям связана с низкой метаболической активностью её клеток. Известно, что эндоплазматический ретикулум клеток спорогенной ткани находится в неактивном состоянии. Аналогичные образования отмечают и в клетках тапетума ряда древесных

растений в период покоя [4-6; 16]. Для растений в условиях западного южнобережного субтропического района Крыма с жарким и засушливым летом и слабо выраженным зимним периодом, наиболее неблагоприятным по метеорологическим факторам является лето. Так, среднесуточные температуры июля и августа, самых теплых месяцев для ЮБК, составляют +23...+25°C, когда максимальные температуры воздуха могут достигать +37...+40°C, а коэффициент увлажнения может снижаться до 0,26–0,30 [17; 18]. Поэтому, приуроченность стадии спорогенной ткани пыльников *J. nudiflorum*, к летнему сезону можно рассматривать как одну из ключевых черт адаптации вида к гидротермическим условиям региона.

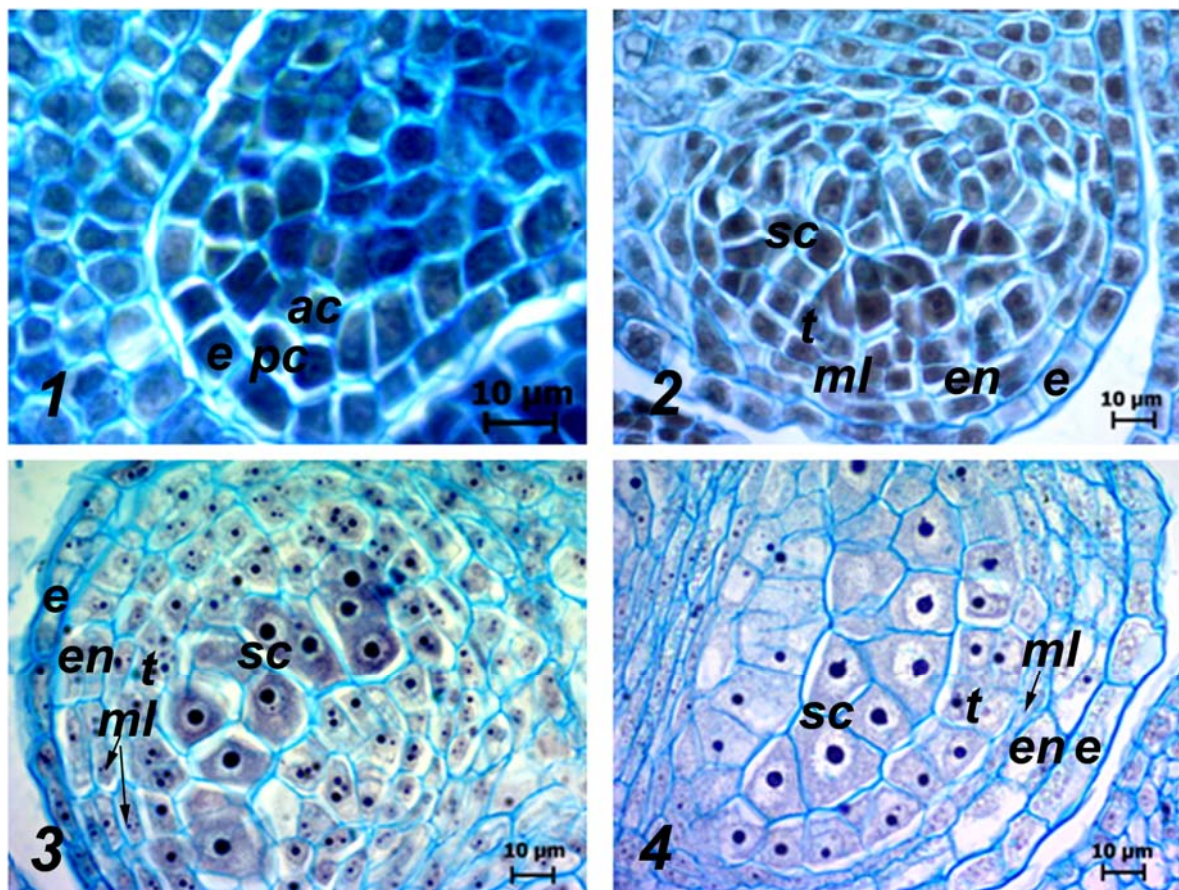


Рисунок 3. Поперечные срезы пыльников *J. nudiflorum* в премейотический период: 1 – деление париетальных клеток; 2, 3 – дифференциация стенки микроспорангия и спорогенной ткани; 4 – сформированный микроспорангий с микроспороцитами (*ac* – archesporial cell; *pc* – parietal cell; *sc* – sporogenous cell; *ml* – middle layer; *e* – epiderma; *en* – endotecium; *t* – тапетум)

Figure 3. Cross section of anthers of *J. nudiflorum* during premeiotic period of development: 1 – division of parietal cells; 2, 3 – differentiation of the microsporangium wall and sporogenous tissue; 4 – formed microsporangium with microsporocytes (*ac* – archesporial cell; *pc* – parietal cell; *sc* – sporogenous cell; *ml* – middle layer; *e* – epiderma; *en* – endotecium; *ml* – middle layer; *t* – tapetum)

Переход микроспороцитов к мейотическому делению у *J. nudiflorum* происходит I–II декадам октября, когда среднесуточная температура воздуха находится в пределах +16...+18°C, и увеличивается количество осадков. Характерно, что продолжительность светового дня составляет 11 ч. Микроспорогенез, завершающийся формированием микроспор, сопровождается усилением интенсивности роста пыльников. Аналогичное изменение динамики процессов наблюдается при оценке массы и дыхания развивающегося пыльника *Petunia hybrida* L. (Solanaceae Juss.) [19]. Усиление

интенсивности дыхания в период микроспорогенеза объясняют повышением динамики морфогенетических процессов, в результате трансформации тканей стенки микроспорангия и образования микроспор [19]. Мейотический период, завершающийся образованием микроспор, является чрезвычайно важным преобразующим этапом перехода от диплоидной спорогенной ткани к гаплоидным микроспорам, который сопряжен с трансформацией тканей стенки микроспорангия. В целом, интенсивная физиологическая и структурная активность клеток пыльника в этот период повышают

чувствительность микроспороцитов, вступивших в мейотическое деление (микроспорогенез), к воздействиям неблагоприятных факторов, что при воздействии стрессовых факторов на этой стадии несет определенные риски возникновения аномалий в ходе формирования гаметофита [20]. Поэтому важной

характеристикой стратегии адаптации репродуктивной сферы покрытосеменных растений является приуроченность данного периода к определенному сезону, для которого типичны наиболее благоприятные метеоклиматические факторы, что создает предпосылки для формирования фертильного гаметофита.

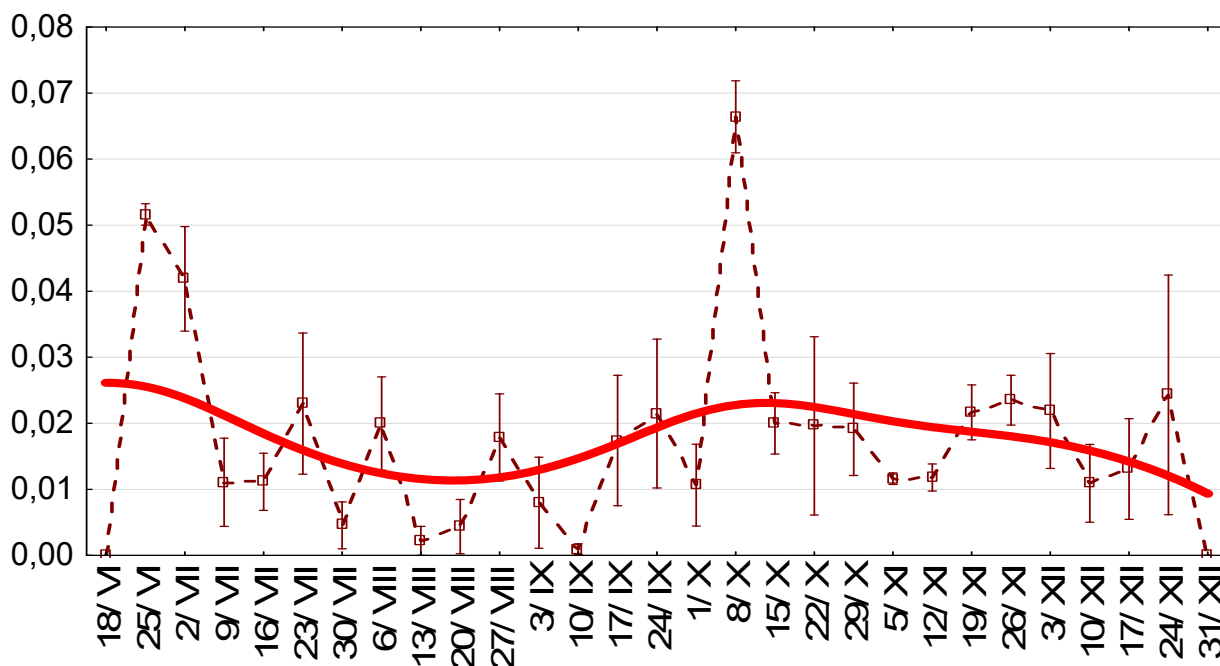


Рисунок 4. Средние значения и тренд относительной скорости роста (R) пыльников *J. nudiflorum* в ходе их генезиса (2018–2020 гг.)

Ось X – даты наблюдения; ось Y – относительная скорость роста (R , сут $^{-1}$) \pm стандартная ошибка среднего; сплошная линия – тренд

Figure 4. Average values and a trend of relative growth rate (R) of anthers of *J. nudiflorum* during their genesis (2018–2020) X -axis – supervision dates; Y -axis – relative growth rate (R , days $^{-1}$) \pm a standard error; a continuous line – a trend

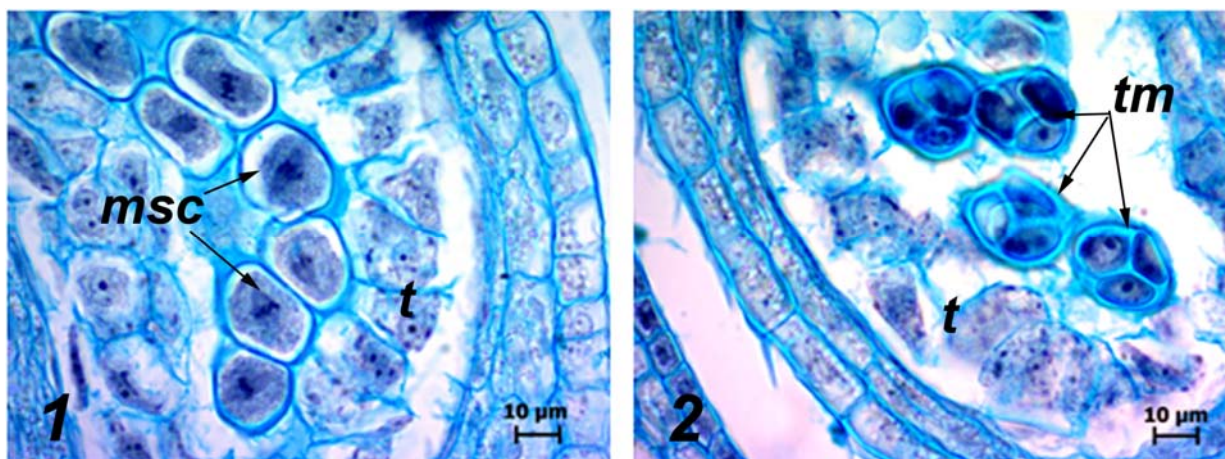


Рисунок 5. Фрагменты микроспорангиев *J. nudiflorum* в период мейотического деления микроспороцитов (микроспорогенез): 1 – редукционное деление микроспороцитов; 2 – тетрады микроспор (msc – микроспороцит; t – тапетум; tm – тетрада микроспор)

Figure 5. Fragments of microsporangium *J. nudiflorum* during the period meiotic divisions of microsporocytes (microsporogenesis): 1 – редукционное division of microsporocytes; 2 – tetrads of microspores; (msc – microsporocytes; t – tapetum; tm – tetrad of microspore)

Не менее важным этапом генезиса мужского гаметофита является постмейотический период развития пыльника. У *J. nudiflorum* этот период начинается во II декаде октября и продолжается до

цветения, которое начинается в декабре. Особенностью развития пыльников *J. nudiflorum* является возможность пролонгации постмейотического развития в зимний период. Благодаря устойчивости микроспор, бутоны

J. nudiflorum способны переносить воздействие низких температур воздуха, без повреждения генеративных элементов. Приуроченность постмейотической стадии развития пыльников низкотемпературному сезону описана для весеннецветущих видов *Rhododendron catawbiense*, *R. luteum* (Ericaceae) [6]. Как отмечалось ранее, в ходе этого этапа микроспоры проходят стадию вакуолизации, дифференцирующего деления, двухклеточных пыльцевых зерен. Завершает развитие мужского гаметофита спермиогенное деление, в результате которого образуется трехклеточное пыльцевое зерно. Вакуолизация микроспор является функционально важной стадией генезиса пыльцевых зерен. С образованием вакуолей связывают устойчивость гаплоидного поколения к водному стрессу [21]. Кроме того, у видов, перезимовывающих на стадии вакуолизованных микроспор, отмечают фибриллярный матрикс, липидные включения и амиллопласты [6]. Известно, что морозостойкость растений связана с углеводным обменом. В этом процессе

важную роль играют сахара, образующиеся в результате гидролиза крахмала [22]. В пыльниках *Petunia hybrida* в постмейотический период повышается содержания растворимых сахаров (сахарозы, фруктозы, глюкозы) [19]. Можно предположить, что высокое содержание сахаров микроспорах в постмейотический период, способствует поддержанию осмотического давления, что делает их устойчивыми к низким температурам в зимний период. В то же время установлено, что метаболизм сахаров индуцирует экспрессию генов, ответственных за запуск защитных механизмов клетки и регулирует процессы деления клеток, вегетативный рост, цветение и другие процессы [23–27]. В целом, у растений, постмейотический период которых приходится на зимний период, воздействие низких температур является неотъемлемым фактором, необходимым для полноценного генезиса фертильного гаметофита. В ином случае в пыльниках отмечаются деструктивные процессы [28; 29].

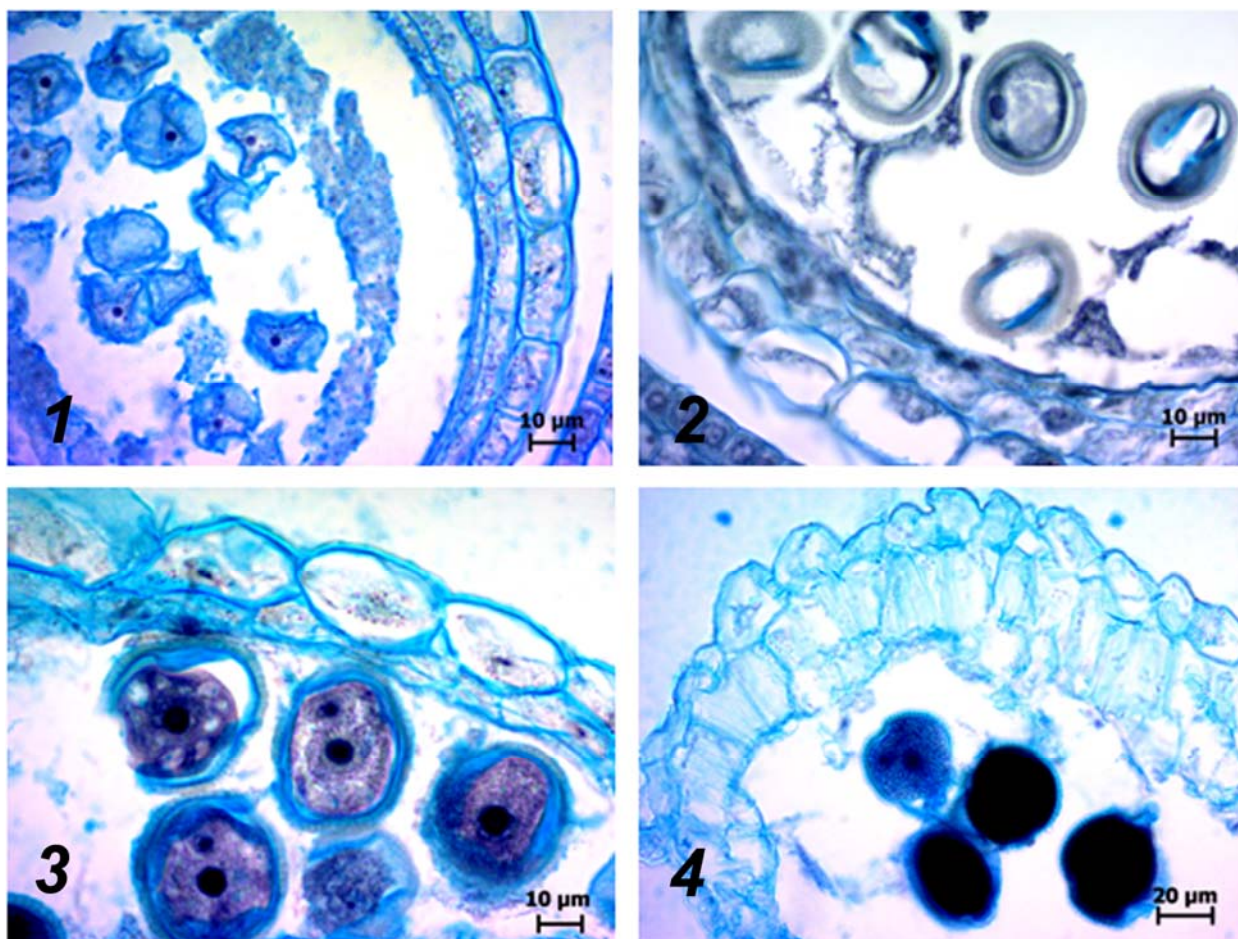


Рисунок 6. Микроспорангии *J. nudiflorum* в постмейотический период: 1 – молодые микроспоры; 2 – вакуолизованные микроспоры; 3 – двухклеточные пыльцевые зерна; 4 – фрагмент зрелого пыльника с пыльцевыми зернами

Figure 6. Microsporangium *J. nudiflorum* in the postmeiotic period: 1 – young microspores; 2 – vacuolized microspores; 3 – two-celled pollen grains; 4 – a fragment of a mature anther with pollen grains

Известно, что у растений нет единой реакции на изменения температуры. В качестве сенсорных систем, участвующих в восприятии температурных воздействий, могут выступать клеточные мембраны, цитоскелет, хроматин, фитохромы, ДНК, РНК, белки, также сахара [24; 30; 31]. В реакции растений на сезонные изменения

температуры главная роль принадлежит фитохромам, которые запускают программу перестройки метаболических реакции, ведущих к повышению устойчивости организма [32]. Важно, что для растений информативными являются дневные температуры, а не ночные [24], что свидетельствует о наличии биологических

ритмов в реакции растений на понижение температуры. Установленная для *J. nudiflorum* зависимость стадии развития пыльника от продолжительности светового дня подтверждает сезонный характер генезиса мужского генеративной сферы.

Сезонная зависимость периодов генезиса пыльников, характерная для вида, является эволюционно сложившимся механизмом его адаптации к условиям среды произрастания, за счет которого снижаются риски возникновения аномалий в ходе формирования гаметофитов, а, следовательно, повышается вероятность успешного семенного возобновления.

ВЫВОДЫ

Стратегия генезиса мужской генеративной сферы у зимнецветущего кустарника характеризуется чередованием периодов усиления и снижения интенсивности их роста, которые приурочены определенным стадиям развития и сезонам года и носят адаптивный характер, направленный на снижение стрессового влияния метеоклиматических факторов, что важно для продуцирования фертильного гаметофита.

Установлена высокая положительная корреляция длин пыльников *J. nudiflorum* и стадий их развития ($r=0,94$). К числу внешних факторов, определяющих стадию развития мужской генеративной сферы, относятся: среднесуточные температуры воздуха за неделю, предшествующую наблюдению ($r=-0,92$); продолжительность светового дня ($r=-0,86$); продолжительность солнечного сияния за неделю ($r=-0,85$).

Установлено, что генезис пыльников *J. nudiflorum* занимает 6–7 месяцев и характеризуется чередованием периодов снижения и повышения интенсивности роста. В генезисе пыльников зимнецветущего кустарника *J. nudiflorum* прослеживается сопряженность стадий развития определенным временем года.

Премейотический период длится с II декады июня по III декады августа. В нем можно выделить фазу покоя, которая приходится до III декады июля – I декады августа, после чего активизируется рост и дифференциация тканей пыльников.

Микроспорогенез (мейотический период развития) у *J. nudiflorum* приходится на I–II декады октября, когда среднесуточная температура воздуха находится в пределах $+16...+18^{\circ}\text{C}$ и повышается вероятность осадков, что является важным условием, снижающим риски негативных воздействий на формирования гаплоидного поколения. Данный этап характеризуется повышением интенсивности роста пыльников.

В постмейотический период, когда происходит дифференциация гаметофита, отмечается снижение относительной скорости роста пыльников. В зимний период пыльник находятся на стадии вакуолизованных микроспор, что позволяет им переносить кратковременные заморозки и возобновлять цветение без снижения качества пыльцы.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Голубев В.Н., Волокитин Ю.С. Методические рекомендации по изучению антропоэкологических особенностей цветковых растений. Функционально-экологические

принципы организации репродуктивной структуры. Ялта, НБС, 1986. 37 с.

2. MacDonald C.C., McMahon K.W. The Flowers that Bloom in the Spring: RNA Processing and Seasonal Flowering // Cell. 2003. V. 113. N. 6. P. 671–672. DOI: 10.1016/S0092-8674(03)00426-4

3. Bratzel F., Turck F. Molecular memories in the regulation of seasonal flowering: From competence to cessation // Genome Biology. 2015. V. 16. N 1. P. 192–206. DOI: 10.1186/s13059-015-0770-6

4. Мирославов Е.А., Бармичева О.М., Миргородская О.Е. Значение пониженных температур осеннего и зимнего периода для развития растений умеренных широт // Растительные ресурсы. 2010. Т. 46. N. 3. С. 1–12.

5. Котеева Н.К., Миргородская О.Е., Булышева М.М., Мирославов Е.А. Формирование пыльцы *Ribes nigrum* (Grossulariaceae) в связи с периодом пониженных температур // Ботанический журнал. 2015. Т. 100. N 10. С. 1001–1014. DOI: 10.1134/S0006813615100014

6. Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Volchanskaya A.V., Miroslavov E.A. Pollen development in *Rhododendron* in relation to winter dormancy and bloom time // Protoplasma. 2015. vol. 252. P. 1313–1323. DOI: 10.1007/s00709-015-0764-y

7. Bertel C., Hacker J., Neuner G. Protective role of ice barriers: how reproductive organs of early flowering and mountain plants escape frost injuries // Plants. 2021. N 10. P. 1031–1049. DOI: 10.3390/plants10051031

8. Голубева И.В. Деревья и кустарники, цветущие в зимний период на Южном берегу Крыма // Труды Государственного Никитского ботанического сада. 1972. Т. 50. С. 71–93.

9. Flora of China. URL: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200017786 (дата обращения: 20.08.2021)

10. Коба В.П., Герасимчук В.Н., Папельбу В.В., Сахно Т.М. Аннотированный каталог дендрологической коллекции Никитского ботанического сада / под. общ. ред. чл.-корр. РАН Плугатаря Ю.В. Симферополь: ИТ «Ариал», 2018. 304 с.

11. Губанова Т.Б., Браилко В.А., Палий А.Е. Морозостойкость некоторых вечнозеленых видов семейств Oleaceae и Saprotiaceae на Южном берегу Крыма // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2017. N 125. С. 103–108.

12. Кузьмина Т.Н. Формирование мужской генеративной сферы у *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae) // Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки. 2018. Т. 160. N 3. С. 436–444.

13. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. О методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 2000. Т. 85. N 6. С. 168–171.

14. Vasilyeva V.E., Batygina T.B., Titova G.E. Morpho-physiological correlation in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. // Phytomorphology: An International Journal of Plant Morphology. 1987. V. 37. P. 349–357.

15. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета, 2002. 232 с.

16. Миргородская О.Е., Мирославов Е.А. Микроспорогенез и развитие клеток тапетума *Rhododendron luteum* (Ericaceae) // Ботанический журнал. 2012. Т. 97. N 3. С. 356–365.

17. Антофеев В.В., Казимирова Р.Н., Евтушенко А.П. Агротиматические, микроклиматические и почвенные условия в приморской полосе Южного берега Крыма.

Теоретические основы и практические рекомендации для рационального размещения растений при реконструкции насаждений // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 2014. Т. 137. 88 с.

18. Адамень Ф.Ф., Плугатарь Ю.В., Сташкина А.Ф. Наука и опытное дело как основа развития аграрного производства Крыма. Симферополь: АРИАЛ, 2015. 252 с.

19. Добровольская А.А., Родионова Г.Б., Воронков А.С., Ковалева Л.В. Спорофитно-гаметофитные взаимодействия в

- системе пыльник-мужской гаметофит у петунии // Физиология растений. 2009. Т. 56. N 3. С. 437-444.
20. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods // Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica. 2003. V. 45. N 1. P. 27-36.
21. Pacini E., Jacquard C., Clément C. Pollen vacuoles and their significance // Planta. 2011. T. 234. N 2. P. 217-227. DOI: 10.1007/s00425-011-1462-4
22. Губанова Т.Б., Мазур Е.А. Морозостойкость некоторых вечнозеленых видов рода *Berberis* L., интродуцированных в Никитском ботаническом саду // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2012. N 105. С. 87-91.
23. Xiao W., Sheen J., Jang J.C. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development // Plant Molecular Biology. 2000. V. 44. P. 451-461.
24. Марковская Е.Ф., Шибаева Т.Г. Низкотемпературные сенсоры у растений: гипотезы и предположения // Известия РАН. Серия Биологическая. 2017. N 2. С. 120-128. DOI: 10.7868/S000233291702014X
25. Ciereszko I. Regulatory roles of sugars in plant growth and development // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2018. V. 87. N 2. P. 3583-3596. DOI: 10.5586/asbp.3583
26. Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms // Annual Review of Plant Biology. 2006. V. 57. P. 675-709. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
27. Ramon M., Rolland F., Sheen J. Sugar sensing and signaling // American Society of Plant Biologists. 2008. N. 22. e0117. DOI: 10.1199/tab.0117
28. Frenguelli G., Ferranti F., Tedeschini E., Andreutti R. Volume changes in the pollen grain of *Corylus avellana* L. (Corylaceae) during development // Grana. 1997. V. 36. N 5. P. 289-292. DOI: 10.1080/00173139709362619
29. Khodorova N.V., Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes // Plants. 2013. N 2. P. 699-711. DOI: 10.3390/plants2040699
30. Robertson F.C., Skeffington A.W., Gardner M.J., Webb A.A.R. Interactions between circadian and hormonal signaling in plants // Plant Molecular Biology. 2008. V. 69. N 4. P. 419-427. DOI: 10.1007/s11103-008-9407-4
31. Atamian H.S., Harmer S.L. Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology // Plant Molecular Biology. 2016. N 91. P. 691-702. DOI: 10.1007/s11103-016-0477-4
32. Halliday K.J., Salter M.G., Thingnaes E., Whitelam G.C. Phytochrome control of flowering is temperature sensitive and correlates with expression of the floral integrator FT // The Plant Journal. 2003. V. 33. N 5. P. 875-885. DOI: 10.1046/j.1365-313X.2003.01674.x
- REFERENCES**
1. Golubev V.N., Volokitin Yu.S. *Metodicheskie rekomendatsii po izucheniyu antekologicheskikh osobennostei tsvetkovykh rastenii. Funktsional'no-ekologicheskie printsipy organizatsii reproductivnoi struktury* [Methodological recommendations for the study of antecological features of flowering plants. Functional and ecological principles of the organization of the reproductive structure]. Yalta, 1986, 37 p. (In Russian)
2. MacDonald C.C., McMahon K.W. The Flowers that Bloom in the Spring: RNA Processing and Seasonal Flowering. *Cell*, 2003, vol. 113, no. 6, pp. 671-672. DOI: 10.1016/S0092-8674(03)00426-4
3. Bratzel F., Turck F. Molecular memories in the regulation of seasonal flowering: From competence to cessation. *Genome Biology*, 2015, vol. 16, no. 1, pp. 192-206. DOI: 10.1186/s13059-015-0770-6
4. Miroslavov E.A., Barmicheva E.M., Mirgorodskaya O.E. A role of low temperature in autumn and winter for ontogenesis of plant in temperate climate zone. *Rastitelnye resursy* [Plant resources]. 2010, vol. 46, no. 3, pp. 1-12. (In Russian)
5. Koteyeva N.K., Mirgorodskaya O.E., Bulisheva M.M., Miroslavov E.A. Pollen Development in *Ribes nigrum* (*Grossulariaceae*) in Relation to the Low Temperature Period. *Botanicheskii Zhurnal*, 2015, vol. 100, no. 10, pp. 1001-1014. (In Russian) DOI: 10.1134/S0006813615100014
6. Mirgorodskaya O.E., Koteeva N.K., Volchanskaya A.V., Miroslavov E.A. Pollen development in *Rhododendron* in relation to winter dormancy and bloom time. *Protoplasma*, 2015, vol. 252, pp. 1313-1323. DOI: 10.1007/s00709-015-0764-y
7. Bertel C., Hacker J., Neuner G. Protective role of ice barriers: how reproductive organs of early flowering and mountain plants escape frost injuries. *Plants*, 2021, no. 10, pp. 1031-1049. DOI: 10.3390/plants10051031
8. Golubeva I.V. Trees and shrubs flowering in winter season in the Southern Coast of the Crimea. In: *Trudy Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of the State Nikitsky Botanical Garden]. 1972, vol. 50, pp. 71-93. (In Russian)
9. Flora of China. Available at: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=2&taxon_id=200017786 (accessed 20.08.2021)
10. Koba V.P., Gerasimchuk V.N., Papelbu V.V., Sakhno T.M. *Annotirovannyi katalog dendrologicheskoi kolleksii Nikitskogo botanicheskogo sada* [Annotated catalog of the dendrological collection of the Nikitsky Botanical Gardens]. Simferopol, IT "ARIAL" Publ., 2018, 304 p. (In Russian)
11. Gubanova T.B., Brailko V.A., Paliy A.E. Frost resistance in some evergreen species of Oleaceae and Caprifoliaceae families on the Southern coast of the Crimea. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Bulletin of the State Nikita Botanical Garden]. 2017, no. 125, pp. 103-108. (In Russian)
12. Kuzmina T.N. Development of the male generative sphere in *Jasminum nudiflorum* Lindl. (Oleaceae). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki* [Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series]. 2018, vol. 160, no. 3, pp. 436-444. (In Russian)
13. Zhinkina N.A., Voronova O.N. On staining technique of embryological. *Botanicheskii zhurnal*. 2000, vol. 85, no. 6, pp. 168-171. (In Russian)
14. Vasilyeva V.E., Batygina T.B., Titova G.E. Morpho-physiological correlation in the development of the reproductive structures of *Nelumbo nucifera* Gaertn. *Phytomorphology: An International Journal of Plant Morphology*. 1987, vol. 37, pp. 349-357.
15. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. *Razmnozhenie rastenii* [Reproduction of plants]. St. Petersburg, St. Petersburg University Publ., 2002, 232 p. (In Russian)
16. Mirgorodskaya O.E., Miroslavov E.A. Microsporogenesis and tapetal cells development in *Rhododendron luteum* (*Ericaceae*). *Botanicheskii Zhurnal*. 2012, vol. 97, no. 3, pp. 356-365. (In Russian)
17. Antyufeev V.V., Kazimirova R.N., Yevtushenko A.P. Agroclimatic, microlimatic and soil conditions on seaside of South coast of the Crimea. Theoretical base and practical recommendations for rational placing of plants during reconstruction of plantations. In: *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Proceedings of the State Nikitsky Botanical Garden]. 2014, vol. 137, 88 p. (In Russian)
18. Adamen F.F., Plugatar Yu.V., Stashkina A.F. *Nauka i opytnoe delo kak osnova razvitiya agrarnogo proizvodstva Kryma* [Science and experimental business as the basis for the development of agricultural production in the Crimea]. Simferopol, IT "ARIAL" Publ., 2015, 252 p. (In Russian)
19. Dobrovol'skaya A.A., Rodionova G.B., Voronkov A.S., Kovaleva L.V. Sporophyte-gametophyte interactions between anther and male gametophyte in petunia. *Fiziologiya rastenii* [Russian Journal of Plant Physiology]. 2009, vol. 56, no. 3, pp. 437-444. (In Russian)
20. Batygina T.B., Vasilyeva V.E. Periodization in the development of flowering plant reproductive structures: critical periods. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. 2003, vol. 45, no 1, pp. 27-36.

21. Pacini E., Jacquard C., Clément C. Pollen vacuoles and their significance. *Planta*, 2011, vol. 234, no. 2, pp. 217-227. DOI: 10.1007/s00425-011-1462-4
22. Gubanova T.B., Mazur E.A. Frost resistance of some evergreen species from genus *Berberis* L., introduced in Nikitsky. Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada [Bulletin of the State Nikita Botanical Garden]. 2012, no. 105, pp. 87-91. (In Russian)
23. Xiao W., Sheen J., Jang J.C. The role of hexokinase in plant sugar signal transduction and growth and development. *Plant Molecular Biology*. 2000, vol. 44, pp. 451-461.
24. Markovskaya E.F., Shibaeva T.G. Low temperature sensors in plants: hypotheses and assumption. *Proceedings of the Russian academy of Sciences. Biological Series. Biology Bulletin*, 2017, no. 2, pp. 120-128. (In Russian) DOI: 10.7868/S000233291702014X
25. Ciereszko I. Regulatory roles of sugars in plant growth and development. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 2018, vol. 87, no. 2, pp. 3583-3596. DOI: 10.5586/asbp.3583
26. Rolland F., Baena-Gonzalez E., Sheen J. Sugar sensing and signaling in plants: conserved and novel mechanisms. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, vol. 57, pp. 675-709. DOI: 10.1146/annurev.arplant.57.032905.105441
27. Ramon M., Rolland F., Sheen J. Sugar sensing and signaling. *American Society of Plant Biologists*, 2008, no. 22, e0117. DOI: 10.1199/tab.0117
28. Frenguelli G., Ferranti F., Tedeschini E., Andreutti R. Volume changes in the pollen grain of *Corylus avellana* L. (Corylaceae) during development. *Grana*, 1997, vol. 36, no. 5, pp. 289-292. DOI: 10.1080/00173139709362619
29. Khodorova N.V., Boitel-Conti M. The role of temperature in the growth and flowering of geophytes. *Plants*, 2013, no. 2, pp. 699-711. DOI: 10.3390/plants2040699
30. Robertson F.C., Skeffington A.W., Gardner M.J., Webb A.A.R. Interactions between circadian and hormonal signaling in plants. *Plant Molecular Biology*, 2008, vol. 69, no. 4, pp. 419-427. DOI: 10.1007/s11103-008-9407-4
31. Atamian H.S., Harmer S.L. Circadian regulation of hormone signaling and plant physiology. *Plant Molecular Biology*, 2016, no. 91, pp. 691-702. DOI: 10.1007/s11103-016-0477-4
32. Halliday K.J., Salter M.G., Thingnaes E., Whitelam G.C. Phytochrome control of flowering is temperature sensitive and correlates with expression of the floral integrator FT. *The Plant Journal*, 2003, vol. 33, no. 5, pp. 875-885. DOI: 10.1046/j.1365-313X.2003.01674.x

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Татьяна Н. Кузьмина собрала растительный материал, провела пробоподготовку и приготовление временных и постоянных препаратов; сделала морфометрические измерения и анализ препаратов; проанализировала данные, оформила рукопись. Автор написала рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Tatyana N. Kuzmina collected plant material, conducted sample preparation and preparation of temporary and permanent preparations; performed out morphometric measurements and analysis of preparations; analyzed the data, designed the manuscript. The author wrote the manuscript and is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

Татьяна Н. Кузьмина / Tatyana N. Kuzmina <https://orcid.org/0000-0003-0625-8961>

Оригинальная статья / Original article
УДК 551.46, 574.52
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

Фитопланктон Среднего Каспия: анализ изменений структуры сообщества за последние десятилетия

Сергей В. Востоков¹, Лариса А. Паутова¹, Инна В. Салинг¹, Анастасия С. Востокова¹, Джамия А. Устарбекова², Евгений Н. Лобачев², Бехруз Абтахи³, Мехди Г. Шозаи⁴

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва, Россия

²Прикаспийский институт биологических ресурсов Дагестанский федеральный исследовательский центр РАН, Махачкала, Россия

³Факультет наук о жизни и биотехнологии, Университет имени Шахида Бехешти, Тегеран, Иран

⁴Факультет природных ресурсов и морских наук, Университет Тарбиат Модарес, Нур, Иран

Контактное лицо

Сергей В. Востоков, к.б.н., ст. научный сотрудник, Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва; 117997 Россия, г. Москва, Нахимовский проспект, 36. Тел. +79096236875
Email vostokov_s@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

Формат цитирования

Востоков С.В., Паутова Л.А., Салинг И.В., Востокова А.С., Устарбекова Д.А., Лобачев Е.Н., Абтахи Б., Шозаи М.Г. Фитопланктон Среднего Каспия: анализ изменений структуры сообщества за последние десятилетия // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 112-124. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

Получена 29 июня 2022 г.
Прошла рецензирование 25 июля 2022 г.
Принята 15 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ изменения количественных и структурных показателей фитопланктона в западной и центральной части Среднего Каспия за последние десятилетия, в том числе по данным дистанционного зондирования.

Материал и методы. Материал получен в 2004–2008 гг. и 2019–2022 гг. в различные сезоны года на 40 станциях в центральной и западной части Среднего Каспия. Пробы фитопланктона отбирали с 4–6 горизонтов. Всего проанализировано 300 проб фитопланктона. Определение видов и подсчет числа клеток проводили под световым микроскопом «Эргавал». В вопросах номенклатуры руководствовались WoRMS.

Результаты. В весенних фитоценозах исследованного района доминируют традиционных для Каспийского моря – диатомей *Cyclotella caspia* и динофлагелляты *Prorocentrum micans*. Максимум численности *C. caspia* ($5,0 \times 10^4$ кл/л), фиксировался на глубинах 35–40 м. Летом максимум биомассы фитопланктона ($2,2 \text{ г/м}^3$) отмечен в сезонном термоклине и формировался за счет мелких флагеллят и динофлагеллят. Биомасса фитопланктона в период зимних цветений достигала $4,5\text{--}5,0 \text{ г/м}^3$ и определялась развитием диатомовых (до 96–99%). Зимние цветения формировались традиционными для моря видами диатомовых, так и видами-вселенцами *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*.

Заключение. Показано, что в Среднем Каспии для зимнего и осеннего сезонов характерен высокопродуктивный статус. В январе–феврале, отмечаются периодические цветения диатомовых водорослей, что подтверждается спутниковыми данными и наблюдениями *in situ*. В летний период биомассу фитопланктона определяет массовое развитие динофлагеллят в слое сезонного термоклина, что не фиксируется дистанционными методами. В осеннем фитопланктоне основную роль играет диатомовая компонента, представленная в основном видами-вселенцами.

Ключевые слова

Фитопланктон, дистанционное зондирование, диатомовые, виды-вселенцы, Средний Каспий.

Phytoplankton of the middle Caspian Sea: analysis of changes in the structure of the community over the past decades

Sergey V. Vostokov¹, Larisa A. Pautova¹, Inna V. Saling¹, Anastasia S. Vostokova¹,
Dzhamilya A. Ustarbekova², Evgeny N. Lobachev², Behrooz Abtahi³ and Mehdi G. Shojaei⁴

¹P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Caspian Institute of Biological Resources of the Dagestan Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

³Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran

⁴Faculty of Natural Resources and Marine Sciences, Tarbiat Modares University, Noor, Iran

Principal contact

Sergey V. Vostokov, Senior Scientist, Department of Biology, P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences; 36 Nakhimovskiy Prospekt, Moscow, Russia 117997.

Tel. +79096236875

Email vostokov_s@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>

How to cite this article

Vostokov S.V., Pautova L.A., Saling I.V., Vostokova A.S., Ustarbekova D.A., Lobachev E.N., Abtahi B., Shojaei M.G. Phytoplankton of the middle Caspian Sea: analysis of changes in the structure of the community over the past decades. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 112–124. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-112-124

Received 29 June 2022

Revised 25 July 2022

Accepted 15 August 2022

Abstract

Aim. Analysis of changes in quantitative and structural indicators of phytoplankton in the western and central part of the middle Caspian Sea over the past decades, including according to remote sensing data.

Material and Methods. The data was obtained in 2004–2008 and 2019–2022 at different seasons of the year at 40 stations in the central and western part of the middle Caspian Sea. Phytoplankton samples were taken from 4–6 layers. A total of 300 samples of phytoplankton were analyzed. Determination of species and counting of the number of cells was carried out under the “Ergaval” light microscope. WoRMS guided matters of nomenclature.

Results. The spring phytoplankton is dominated by the species traditional for the Caspian Sea – *Cyclotella caspia* diatoms and *Prorocentrum micans* dinoflagellates. The maximum abundance of *C. caspia* (5.0×10^4 cell/l) was recorded at depths of 35–40 m. In summer, the maximum phytoplankton biomass (2.2 g/m^3) was noted in the seasonal thermocline and was formed due to small flagellates and dinoflagellates. Phytoplankton biomass during winter blooms reached $4.5\text{--}5.0 \text{ g/m}^3$ and was determined by the development of diatoms (up to 96–99%). Winter blooms were formed by the diatom species traditional for the sea, as well as by the *Pseudo-nitzschia seriata* and *Cerataulina pelagica* species.

Conclusion. It is shown that in the middle Caspian Sea, the winter and autumn seasons are characterized by a highly productive status. In January–February, periodic blooms of diatoms are observed, as confirmed by satellite data and *in situ* observations. In summer, phytoplankton biomass is determined by the mass development of dinoflagellates in the seasonal thermocline layer, which has not been recorded by remote methods. In the autumn phytoplankton the main role is played by the diatom component, represented mainly by alien species.

Key Words

Phytoplankton, remote sensing, diatoms, dinoflagellates, alien species, Middle Caspian.

ВВЕДЕНИЕ

Функционирование экосистемы Каспийского моря во многом определяется режимом речного стока [1-3]. Объем и химический состав речного стока влияет на первичное продукционное звено морской экосистемы, определяя структуру и функциональные характеристики фитопланктона. Особенно ярко это влияние проявляется в Северном Каспии и западной части Среднего Каспия [4-7]. В последние десятилетия, в связи с глобальными изменениями климата, увеличением антропогенной нагрузки и появлением инвазивных видов, наблюдается трансформация физико-химических условий морской среды. Как следствие, происходят существенные изменения в биотической компоненте экосистемы [8-15].

Исследования фитопланктона Среднего Каспия имеют давнюю историю [16-28]. Благодаря вкладу отечественных специалистов были определены фундаментальные основы формирования структуры и закономерности функционирования Каспийского фитопланктона, сукцессионные процессы, уровень продуктивности, доминирующие формы. Была изучена роль видов-вселенцев [29-35]. При этом исследования сезонной изменчивости фитопланктона немногочисленны и недостаточно обеспечены натурными наблюдениями. В последнее десятилетие известны единичные исследования фитопланктона Каспийского моря.

Применение данных спутникового зондирования [36-38] для исследования сезонных и многолетних изменений фитопланктона восполняет значительные пробелы в изучении динамики Каспийских фитоценозов и создает возможность привязать локальные наблюдения к общей экологической ситуации в море. Использование сравнительного материала [39-40] позволит изучить влияние климатических и антропогенных факторов на динамику хлорофилла в Каспийском море и оценить закономерности развития фитопланктона в современный период.

Целью настоящего исследования был анализ изменения количественных показателей фитопланктона в западной и центральной части Среднего Каспия за последние десятилетия, в том числе по данным дистанционного зондирования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы фитопланктона были собраны в различные сезоны года в периоды исследований 2004–2008 гг. и 2019–2022 гг. на 40 станциях в глубоководных районах Среднего Каспия и 17 станциях в западной части Российского сектора Среднего Каспия (рис. 1). Пробы отбирали пластиковыми батометрами (Ocean Test Equipment) с 3–6 горизонтов после предварительного CTD-зондирования профилографом Seabird 19 plus. В качестве фиксатора использовался 40% формалин, до конечной концентрации в пробе 1%. Всего обработано и проанализировано 300 проб фитопланктона.

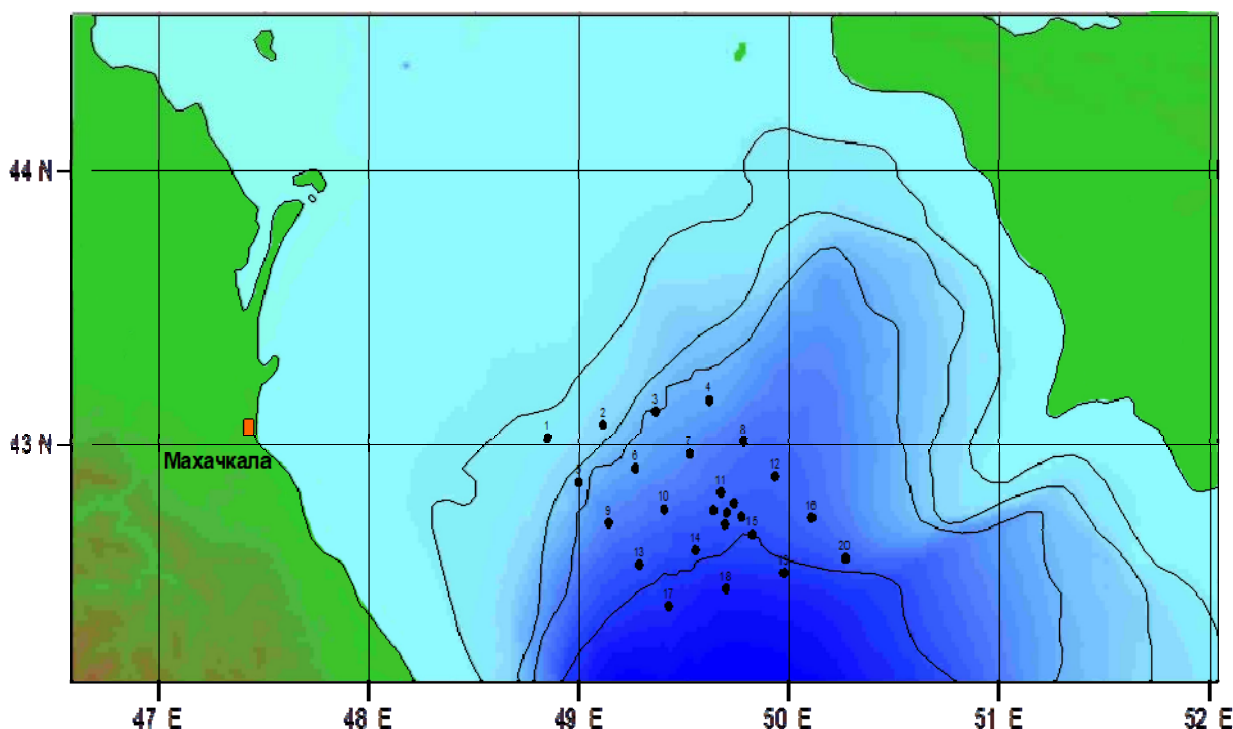


Рисунок 1. Точки комплексных исследований фитопланктона в Среднем Каспии
Figure 1. Stations of complex studies of phytoplankton in the middle Caspian Sea

Определение видов и подсчет числа клеток микропланктона проводили после сгущения проб до объема 50 мл под световым микроскопом «Эргавал» («Карл Цейс») в счетных камерах Наумана объемом 1,0 мл. Нано-фитопланктон учитывался в камерах

Нажотта объемом 0,05 мл. Учитывались водоросли всех систематических и размерных групп от 2 мкм и выше. В группу мелких флагеллат включали клетки неустановленной систематической принадлежности с линейными размерами 4–10 мкм. Биомассу опре-

деляли методом «истинного объема» [41], приравнивая клетку по конфигурации к геометрической фигуре (цилиндру, шару, эллипсоиду вращения). При пересчете единиц сырой биомассы в углеродные единицы использовали формулы для конкретной систематической группы [42]. В вопросах номенклатуры руководствовались WoRMS [43].

Для оценки изменчивости фитопланктона по концентрациям хлорофилла «а» были использованы данные сканеров цвета SeaWiFS (1998–2002 г.) и MODIS-Aqua (2002–2021 г.) второго уровня [44]. Исходные данные позволяют изучать изменчивость полей биооптических характеристик с дискретностью в один день с пространственным разрешением 1 км. Для решения поставленных задач был создан банк биооптических характеристик поверхности моря за период 1998–2021 гг. Для оценки концентрации хло-

рофилла «а» на акватории Каспийского моря использован региональный алгоритм, разработанный в ИО РАН [45]. Региональный алгоритм был верифицирован по данным предшествующих экспедиционных исследований и результатов контактных измерений в современный период.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Весенний период

По спутниковым данным развитие фитопланктона в поверхностном слое в течение года характеризуется летним периодом стагнации, который начинается в мае (рис. 2), что подтверждается натурными наблюдениями. В этот период с мая по июль происходит поступательное обеднение поверхностного слоя, перестройка структуры и вертикального распределения фитопланктона.

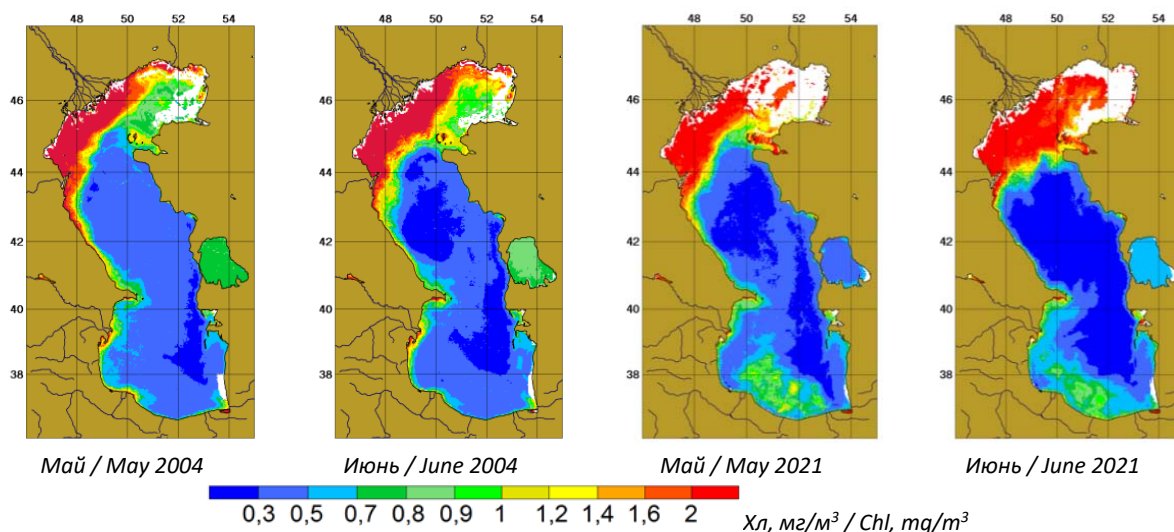


Рисунок 2. Распределение хлорофилла «а» (mg/m^3) в Каспийском море в период летней стагнации в развитии фитопланктона

Figure 2. Distribution of chlorophyll "a" (mg/m^3) in the Caspian Sea during the summer stagnation in the development of phytoplankton

Сравнительный материал поздне-весеннего периода представлен данными собранными в мае 2004 и 2021 гг. В современный период (2021 г.) структура фитопланктона исследованного района в мае определялась формированием сезонного термоклина препятствующего вертикальному перемешиванию вод и популяции поверхностного слоя биогенными элементами. Традиционная для моря мелкоклеточная диатомея *Cyclotella caspia*, формирующая зимне-весеннее цветение, оседала в нижние слои (45–50 м), где наблюдался максимум численности этого вида ($1,6 \times 10^4$ кл/л). По числу видов в сообществе доминировали диатомеи и динофлагелляты (табл. 1).

В поверхностном слое воды весной отмечалась более поздняя стадия сукцессии фитопланктона с доминированием *Diplopsalis lenticula* и существенным развитием крупных диатомовых *Coscinodiscus perforatus* и *Cyclotella comta* (табл. 2). По числу видов в сообществе доминировали диатомеи и динофлагелляты (см. табл. 1).

Максимальный уровень биомассы в мае 2021 г. фиксировался в поверхностном слое воды и определялся динофлагеллятами (табл. 3). По срав-

нению с весенним периодом 2004 года максимальная биомасса фитопланктона была в 2 раза ниже. Исследования, проведенные в мае 2021 г., также свидетельствуют о доминировании в весенних фитоценозах исследованного района традиционных для моря форм – диатомеи *Cyclotella caspia* и динофлагелляты *Prorocentrum micans*. Максимум численности *C. caspia* ($5,0 \times 10^4$ кл/л), как и в 2021 году, фиксировался на глубинах 35–40 м.

В мае 2004 г. доминирующими видами фитопланктона были диатомовые – вселенцы *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*, формировавшие зимне-весеннее диатомовое цветение. Кроме того, к числу доминант по биомассе относилась крупная диатомея *Pseudosolenia calcaravis* ($4,0 \times 10^4$ кл/л). Основная масса этих водорослей фиксировалась в слое сезонного термоклина на глубине 25 м. В поверхностном слое воды доминировали динофлагелляты ($4,0 \times 10^5$ кл/л) прежде всего, традиционный для моря вид *Prorocentrum cordatum* (табл. 2). Высокая численность данного вида на 50% определяла максимум биомассы фитопланктона, соответствующий эвтрофным водам ($1,1 \text{ г}/\text{m}^3$, гор. 0 м).

Таблица 1. Таксономический состав фитопланктона (N – число видов; % – процент от общего числа видов)
Table 1. Taxonomic composition of phytoplankton (N – number of species; % of the total number)

Год Year	Диатомовые Diatoms	Динофлагеллаты Dinoflagellates	Синезеленые Blue-green	Зеленые Green	Криptomonады Cryptomonads	Эвгленовые Euglena	Кокколиитофориды Coccolova	Золотистые Golden	Всего Total											
N	%	N	%	N	%	N	%	N	%											
Весна / Spring																				
2004	21	48.8	14	32.6	0	0	2	4.7	1	2.3	0	0	0	0	3	7	1	2.3	43	100
2021	11	44	32	44	4	16	2	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	25	
Лето / Summer																				
2004	22	29.7	30	40.5	11	14.9	5	6.8	2	2.7	2	2.7	2	2.7	0	0	1	1.3	74	100
2019	11	39.3	7	25	7	25	3	10.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	100
Осень / Autumn																				
2004	22	37.9	24	41.4	5	8.6	3	5.2	1	1.7	0	0	0	0	3	7.1	0	0	58	100
2020	16	55.2	6	20.7	3	10.4	2	6.9												
Зима / Winter																				
2005																				
2021	17	51.5	9	27.3	5	15.2	1	3	0	0	1	3	1	3	0	0	0	0	33	100

Таблица 2. Доминирующие виды фитопланктона

Table 2. Dominant species of phytoplankton

Весна (май) Spring (May)	Лето (август) Summer (August)	Осень (октябрь) Autumn (October)	Зима (февраль) Winter (February)
2004	2004	2004	2008
Доминанты Dominant <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Pseudo-nitzschia seriata</i> , <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	Доминанты Dominant <i>Gonyaulax spinifera</i> , <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>	Доминанты мелкие флагелляты Dominant small flagellates <i>Cyclotella caspia</i> , <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i>	Доминанты Dominant <i>Cerataulina pelagica</i>
Субдоминанты Subdominant <i>Chaetoceros peruvianus</i> <i>Cyclotella caspia</i>	Субдоминанты Subdominant <i>Dactyliosolen fragillissimus</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Prorocentrum scutellum</i> , <i>Cryptomonas</i> sp.	Субдоминанты Subdominant <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	Субдоминанты Subdominant <i>Pseudosolenia calcar-avis</i>
2021	2019	2020	2021
Доминанты мелкие флагелляты Dominant small flagellates <i>Cyclotella caspia</i> , <i>Diplopsalis lenticular</i>	Доминанты Dominant <i>Lyngbya limnetica</i> , <i>Phormidium</i> sp., <i>Aphanizomenon flosaque</i>	Доминанты мелкие флагелляты Dominant small flagellates <i>Lyngbya limnetica</i> <i>Binuclearia lauterbornii</i>	Доминанты Dominant <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Pseudo-nitzschia seriata</i> , <i>Cerataulina pelagica</i>
Субдоминанты Subdominant <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Coscinodiscus perforates</i> , <i>Binuclearia lauterbornii</i> , <i>Phormidium</i> sp.	Субдоминанты Subdominant <i>Phormidium</i> sp., <i>Anabaena spiroides</i> , <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Diplopsalis lenticular</i>	Субдоминанты Subdominant <i>Chaetoceros peruvianus</i> , <i>Thalassionema nitzschioides</i> , <i>Cyclotella comta</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Phormidium</i> sp.	Субдоминанты Subdominant <i>Dactyliosolen fragillissimus</i> , <i>Coscinodiscus perforates</i>

Летний период

По спутниковым данным в августе начинается летне-осенний период вегетации фитопланктона, что отражается на распределении хлорофилла в поверхностном слое моря (рис. 3). Возрастание

концентраций ХЛ постепенно распространяется от западной части Среднего Каспия, в открытые районы моря. Сроки и интенсивность летне-осенней вегетации фитопланктона различаются от года к году.

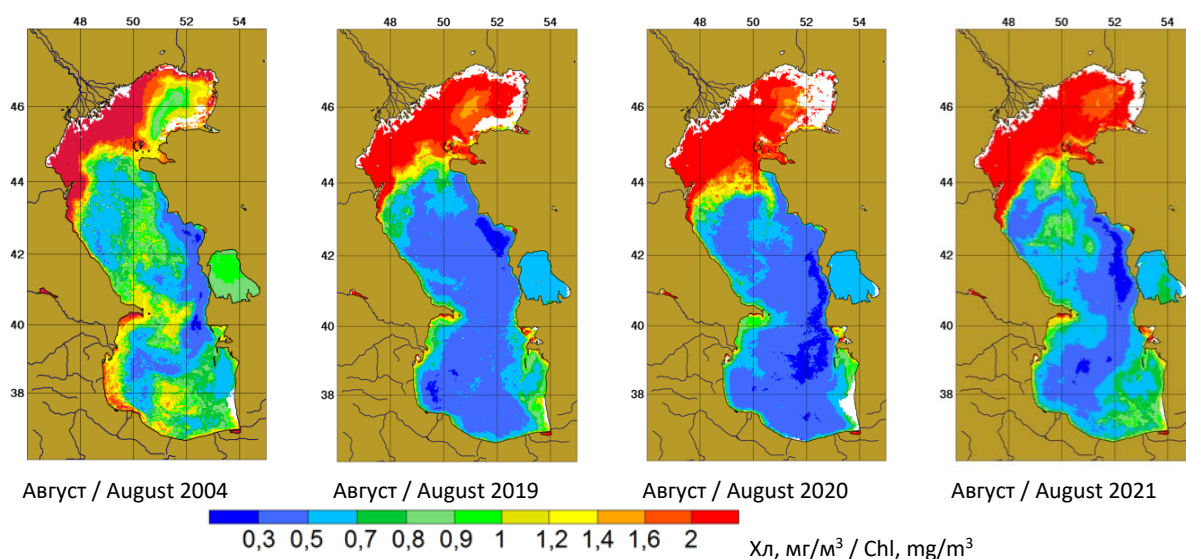


Рисунок 3. Среднемесячное распределение хлорофилла «а» (мг/м³) в поверхностном слое Каспийского моря в начале летне-осенней вегетации фитопланктона

Figure 3. Monthly averaged distribution of chlorophyll "a" (mg/m³) in the Caspian Sea during the summer-autumn vegetation of phytoplankton

Таблица 3. Максимальные значения общей биомассы фитопланктона В (мг/м³) и биомассы основных систематических и размерных групп, их вклад в общую биомассу (%) и глубина залегания максимума биомассы Н (м)

Table 3. Maximum values of the total biomass of phytoplankton and biomass (mg/m³) of the main systematic and dimensional groups (%), their contribution to the total biomass and the depth of the maximum biomass (M)

Год Year	Диатомовые Diatoms		Дино-флагеллаты Dinoflagellates		Синезеленые Blue-green		Зеленые Green		Мелкие Жгутиковые Small flagellates		Пикопланктон Picoplankton		Общая Aggregate	
	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m	В, мг/м ³ mg/m ³	Н, м m
Весна / Spring														
2004	879	50 м	534	0 м	0	0 м	0	0 м	167,0	25 м	115,2	0 м	1114	0 м
	84,3		48,0						15,0		6,4			
2021	242	10 м	369,0	0 м	15,6	20 м	1,9	20 м	39,1	10 м	*		612	10 м
	39,5		82,4		8,2		1,0		28,6					
Лето / Summer														
2004	17,0	0 м	820,0	0 м	*		*		1269,1	10 м	51,4	0 м	2245	25 м
	3,4		65,0						56,0		11,4			
2019	43,2	0 м	15,3	5 м	5207,2	45 м	0		228,6	5 м	*		5500	45 м
	43,8		2,0		945				29,2					
Осень / Autumn														
2004	566	25 м	144,7	50 м	*		*		441,3	50 м	115,2	50 м	1124	0 м
	41,4		8,7						45,2		14,2			
2020	22,7	30 м	58,7	0 м	1623	10 м	4,8	10 м	94,2	10 м	*		282	0 м
	35,0		34,0		74,0		3,0		78,0					
Зима / Winter														
2008	4900	0-50 м	*		*		*		*		*		5000	0-50 м
	99,0													
2021	4600	0-47 м	48,0	0 м	16,4	7 м	4,0	0 м	128,0	47 м	*		4800	0-47 м
	96,0		2,4		0,5		0,1		6					

Примечание: * – Отдельные клетки
Note: * – separate cell

В современный период (август 2019), в северо-западной части Среднего Каспия, ведущая роль в формировании структуры фитопланктона принадлежала синезеленым водорослям *Lyngbya limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Phormidium* sp. (табл. 2). При этом максимальный уровень биомассы этих видов (до 5 г/м³) зафиксирован на глубинах 45–50 м. В поверхностном слое биомасса сообщества была невелика и определялась мелкими флагаеллятами неустановленной систематической принадлежности и диатомовыми, в том числе *P. calcar-avis* (табл. 2; табл. 3).

В августе 2004 года синезеленые водоросли в фитопланктоне развивались локально. В основном, это был один вид *Microcystis aeruginosa*. Основную роль играли динофлагелляты, и, прежде всего, *Gonyaulax spinifera*, максимальная численность которого была отмечена у поверхности воды, где вид создавал до 65% от общей биомассы. Максимум биомассы фитопланктона была отмечен в слое сезонного термоклина (2,2 г/м³, табл. 3) и формировался за счет мелких флагаеллят и динофлагеллят. В нижних горизонтах, под термоклином, до глубины 75 м локально встречались диатомовые и, прежде всего, вид – вселенец

Chaetoceros peruvianus (табл. 2), однако вклад диатомовых в общую биомассу был очень мал и не превышал 3% (табл. 3).

Таким образом, в летний сезон 2019–2021 гг. видовое разнообразие диатомовых и динофлагеллят оставалось на одном и том же уровне, от весны к лету несколько увеличивалось число видов синезеленых и зеленых водорослей. В начале лета 2004 г. неизменным оставалось только число видов диатомовых. Во всех остальных систематических группах число видов увеличивалось, особенно у динофлагеллят. В целом на данной стадии сукцессии, в 2004 г. видовое разнообразие фитопланктона было примерно в 2 раза выше по сравнению с 2019–2021 гг. (табл. 1).

Осенний период

Осенний сезон является одним из наиболее продуктивных периодов года. Интенсивность и сроки осеннего цветения меняются от года к году (рис. 4). В целом октябрь 2004 и 2005 отличаются более высокими продукционными показателями фитопланктона, чем в 2019–2021 гг. (рис. 4).

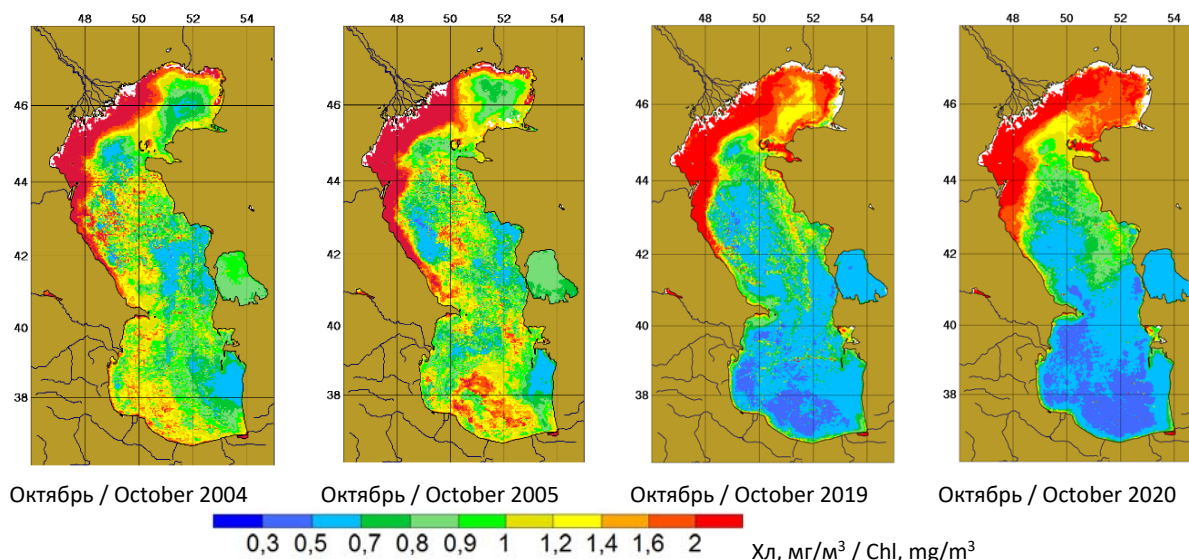


Рисунок 4. Содержание хлорофилла «а» (мг/м³) в поверхностном слое Каспийского моря в осенний продукционный период

Figure 4. The content of chlorophyll "a" (mg/m³) in the surface layer of the Caspian Sea in the autumn production period

В современный период данные по количественным характеристикам фитопланктона были получены в начале октября 2019 г. Уровень количественного развития фитопланктона был невелик и не превышал 280 мг/м³. Основную роль в формировании биомассы поверхностного слоя воды продолжали играть синезеленые водоросли, прежде всего, *Lyngbya limnetica*, и мелкие флагаелляты, а также локально динофлагеллята *Prorocentrum micans*. В слое сезонного термоклина в это же время возрастала роль диатомовой компоненты сообщества, представленная как традиционными для моря видами *Thalassioneta nitzschioides* и *Cyclotella comta*, так и видом-вселенцем *Chaetoceros peruvianus* (табл. 2, 3).

Данные полученные более десятилетия назад (2004–2005 г.) свидетельствуют о том, что в конце октября биомасса фитопланктона достигала 1 г/м³ и более. В данный сезон ее основу составляли

диатомовые водоросли, как традиционные для моря *Cyclotella caspia* (до 2,7 x 10⁵ кл/л) и *Cylindrotheca closterium* (1,0 x 10⁵ кл/л), так и вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus* (1,7 x 10⁵ кл/л) (табл. 2). Эти виды преобладали в верхнем 25-метровом слое воды. В нижних горизонтах была велика роль мелких флагаеллят и, локально, динофлагеллят. Видовое разнообразие диатомовых и динофлагеллят продолжало оставаться высоким (табл. 1). По сравнению с 2020 г. роль динофлагеллят в формировании общей биомассы была невелика (табл. 3). Синезеленые в составе фитопланктона практически отсутствовали. Таким образом, структурная перестройка в сообществе от летнего состояния к осеннему в исследованном районе происходит в конце октября, что связано с разрушением сезонного термоклина и поступлением биогенных элементов в верхний продуцирующий слой. Рост

биомассы до уровня цветения осуществляется за счет диатомовой компоненты.

Зимний период

Зимний сезон за двадцатилетний период в Среднем Каспии неоднократно наблюдались зимние цветения фитопланктона, выявленные по спутниковым данным (рис. 5). При этом примерно в половине зима случаев характеризуется низкой продуктивностью. Некоторые

из зимне-весенних цветений, наблюдаемых в Среднем Каспии в 2004, 2012, 2015, 2019, 2021 гг. по уровню концентраций Хл были сопоставимы с осенними пиками развития фитопланктона.

Нами были изучены структурные характеристики фитопланктона в период зимних цветений наблюдавшихся в феврале 2004 и 2021 гг. (см. табл. 2, 3).

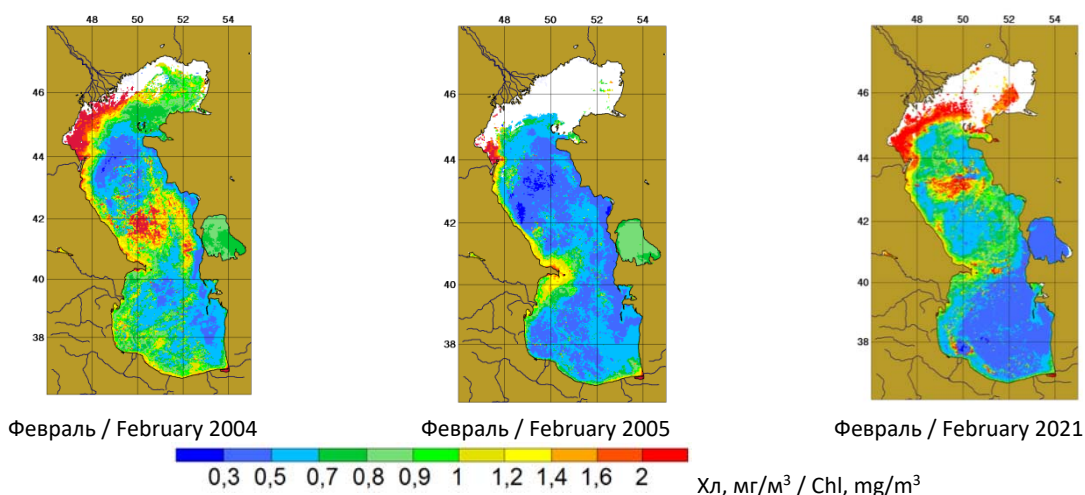


Рисунок 5. Содержание хлорофилла «а» ($\text{мг}/\text{м}^3$) в поверхностном слое Каспийского моря в период зимних цветений фитопланктона 2004 и 2021 гг.

Figure 5. The content of chlorophyll "a" (mg/m^3) in the surface layer of the Caspian Sea during the winter blooms of phytoplankton in 2004 and 2021

Как в исторический, так и современный период биомасса сообщества фитопланктона в период зимних цветений достигала $4,8\text{--}5,0 \text{ г}/\text{м}^3$ (табл. 3) и полностью определялась развитием диатомовых (до 96–99%). В феврале 2021 г. цветение было сформировано как традиционными для моря видами диатомовых водорослей *Thalassionema nitschioides*, *Cyclotella comta*, *Dactyliosolen fragilissimus*, так и видами-вселенцами *Pseudo-nitzschia seriata* и *Cerataulina pelagica*. В качестве субдоминантного вида выступала крупная центрическая диатомея *Coscinodiscus perforatus* (см. табл. 2). Цветение охватывало всю толщу воды от поверхности до глубины 50 м. Представители динофлагеллят, зеленых и синезеленых водорослей в небольшом количестве отмечались в поверхностном слое воды. В придонном слое повышенную численность демонстрировали мелкие флагелляты неустановленной систематической принадлежности. В конце февраля 2008 г. зимнее цветение в районе исследований было сформировано исключительно за счет вида-вселенца *Cerataulina pelagica* и также охватывало весь верхний 50-метровый слой воды (табл. 2, 3). Анализ видовой структуры фитопланктона свидетельствует о том, что для зимнего периода характерно наибольшее видовое разнообразие сообщества, прежде всего, за счет диатомовых водорослей (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в исследованном районе фитопланктон наиболее стабильно развивается в зимний период. Поступление биогенных элементов из нижних слоев воды в верхний продуцирующий слой вследствие зимней конвекции – это основной механизм, обеспечивающий стабильно высокий уровень количественного развития сообщества, а

локализация цветений вблизи палеорула р. Волги позволяет фитопланктону в своем количественном развитии достигать уровня, соответствующего эвтрофным водам. Столь высокий уровень биомассы обеспечивается за счет развития исключительно диатомовой компоненты сообщества. Интересен тот факт, что если в 2008 г. зимнее цветение формировалось видом-вселенцем *Cerataulina pelagica*, то в 2021 г. усилилась роль традиционных для моря видов, что могло быть связано с изменением условий среды, и, возможно, солёности. Поскольку все виды-вселенцы являются представителями средиземноморско-черноморской флоры, то можно предположить, что их массовому развитию в Каспийском море может способствовать повышение солёности и, наоборот, с ее понижением может быть связано развитие аборигенных видов. Объем волжского стока во время зимних сбросов воды из волжских водохранилищ в данном случае может иметь определяющее значение. Таким образом, помимо характерных для бореальных морей весенних и осенних максимумов численности и биомассы фитопланктона, формирующихся за счет диатомовых водорослей, для данного района Каспийского моря установлен еще один, зимний максимум, в несколько раз превышающий максимальный уровень биомассы в весенний и осенний периоды и также формирующийся за счет диатомовой компоненты. Над северным склоном Дербентской впадины, в районе древнего русла р. Волги, этот максимум формируется единственным видом – центрической диатомеей *Cerataulina pelagica*, которая ответственна и за осеннее цветение в этом участке моря [7].

В остальные сезоны года структура планктонных фитоценозов определяется наличием сезонного термоклина. Во второй половине мая с установлением термической стратификации, зимне-весеннее цветение

диатомовых прекращается. Биомасса сформировавшаяся в зимнюю стадию сезонной сукцессии, концентрируются в нижних горизонтах, в то же время в верхнем продуцирующем слое, обедненном биогенными элементами, развиваются миксотрофные динофлагеллаты, относящиеся к массовым каспийским формам (*Prorocentrum cordatum*, *Prorocentrum micans*, *Diplopsalis lenticula*), а также крупноклеточные диатомеи из рода *Coscinidiscus* (вторая стадия сукцессии).

В летний период по направлению на север, к фронтальной зоне на границе вод Северного и Среднего Каспия, возрастает роль синезеленых водорослей и, прежде всего, широко распространенных по акватории моря пресноводно-солонатоводных форм. В этих участках акватории уровень трофности в летний период за счет представителей данной систематической группы может достигать показателей эвтрофных вод.

Кроме того, для летних фитоценозов Среднего Каспия описан феномен цветения крупноклеточной динофлагеллаты *Gonyaulax polygramma* в слое сезонного термоклина в периоды релаксации ветрового апвеллинга [30], когда максимальная общая сырая биомасса фитопланктона достигала 15,0 г/м³, что также может быть связано с накоплением растворенного органического вещества за предшествующий продукционный период [29].

В начале октября в водах исследованного района сохраняется остроградиентный термоклин а, следовательно, и летнее состояние фитоценоза с доминированием динофлагеллат. Та же ситуация описана и в работах других авторов, где показана важная роль в формировании количественных показателей фитоценозов поверхностного слоя воды крупной динофлагеллаты *Gonyaulax spinifera* [25].

В конце октября, с началом осенней конвекции и разрушением сезонного термоклина биогенные элементы вновь поступают в верхний продуцирующий слой, инициируя осеннее цветение диатомовых. Обращает на себя внимание тот факт, что в 2004 году одним из доминирующих видов данного цветения был вид-вселенец *Chaetoceros peruvianus*, в то время как в 2020 году доминировали мелкие флагаеллаты, а уровень количественного развития *C. peruvianus* был на два порядка ниже (до 7,0 x 10³ кл/л) и не превышал численности каждого из субдоминантных видов (*Thalassionema nitzschioides*, *Cyclotella comta*), традиционных для Каспийского моря.

В наших исследованиях в весенний, летний и осенний периоды отмечено снижение видового разнообразия водорослей, а весной и осенью – уменьшение максимальной биомассы фитопланктона в 2019–2021 гг. по сравнению с 2004–2005 гг. (см. табл. 1, 3). Эти различия могут объясняться разными стадиями сукцессии в период наших наблюдений (накануне «цветения», во время «цветения», после «цветения»). Как и другие авторы [31; 32] мы констатируем резкое снижение численности основного каспийского вида – крупной диатомовой водоросли *Pseudosolenia calcar-avis*, которая до 2000-х годов в основном формировала биомассу фитопланктона. По данным наших наблюдений, максимальная численность данного вида с 2004 по 2021 год в районе исследований снизилась примерно на порядок (с 1,0 x 10⁴ кл/л до 1,0 x 10³ кл/л). Кроме того, за этот же

период резко снизилась численность вида-вселенца *Chaetoceros peruvianus* (с 1,0 x 10⁵ до 1,0 x 10³ кл/л) – основного доминанта осенних цветений фитопланктона этого района моря в предшествующие годы. В весенних фитоценозах в настоящее время этот вид встречается только единично.

В целом проведенный анализ свидетельствует о том, что высокопродуктивный статус района исследований полностью подтверждается для зимнего и летне-осеннего периода. Нами впервые показано, что зимой, в феврале, происходят регулярные цветения диатомовых водорослей у северного и западного края Дербентской впадины, что подтверждается спутниковыми данными. Распределение хлорофилла по исследованной акватории Среднего Каспия на снимках, полученных со спутников, во все сезоны года адекватно отражает ситуацию *in situ*. Исключение составляют районы восточной части моря, где в летний период наблюдалось массовое развитие динофлагеллат в слое сезонного термоклина, что не может быть зафиксировано спутниковыми наблюдениями по техническим причинам. В данном случае при оценке развития фитопланктона по спутниковым данным необходима корректировка результатов с учетом вертикального распределения водорослей.

Виды-вселенцы продолжают участвовать в формировании лидирующего комплекса видов в фитопланктоне Среднего Каспия. Однако за последние десятилетия их роль в формировании структуры весенних и осенних фитоценозов снизилась на фоне одновременного увеличения численности крупных динофлагеллат из родов *Diplopsalis* и *Gonyaulax* в весенне-летний период. Можно полагать, что это является следствием увеличения доли растворенного органического вещества в исследованном районе моря.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы выражают благодарность д.б.н. Силкину В.А. за полезное обсуждение результатов. Работа выполнена по теме госзадания N FMWE-2021-0004, финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта N 20–54–56053 и гранта ННФИ N 99003103.

ACKNOWLEDGMENT

The authors express their gratitude to Professor V.A. Silkin for a useful discussion of the results. This work was funded by RFBR according to research project N 20–54–56053, by INSF, project number N99003103 and State Assignment, project N 0128–2021-0004.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК рус проверен

1. Барсукова Л.А. Многолетний биогенный сток р. Волги у г. Астрахани // Труды КаспНИИРХа. 1971. Т. 26. С. 42–53.
2. Биологическая продуктивность Каспийского моря. М.: Наука, 1974. 245 с.
3. Рыбохозяйственные исследования на Каспии. (Результаты НИР за 2000 год). Астрахань: Изд-во КаспНИРХа, 2001. 453 с.
4. Левшакова В.Д. Фитопланктон // Каспийское море. Фауна и биологическая продуктивность. М.: Наука, 1985. С. 23–54.
5. Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // Морские гидробиологические исследования / Отв. ред. Нейман А.А., Тарвердиева М.И. М.: ВНИРО, 2000. С. 22–38.
6. Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Клювиткин А.А., Артемьев В.А., Вазюля С.В., Буренков В.И. Диатомовые виды

- вселенцы в осеннем фитопланктоне Каспийского моря: роль в формировании общей биомассы и распределение в поле солёности // Российский журнал биологических инвазий. 2022. Т. 15. N 2. С. 68-82.
7. Kosarev A.N. Physico-Geographical Conditions of the Caspian Sea // The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry / eds. Kostianoy A., Kosarev A. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005. V. 5P. P. 5-31. DOI: 10.1007/698_5_002
8. Сапожников В.В., Мордасова Н.В., Метревели М.П. Трансформация экосистемы Каспийского моря в период опускания и подъема уровня // Океанология. 2010. Т. 50. N 4. С. 524-533.
9. Амбросимов А.К., Лукашин В.Н., Буренков В.И. и др. Комплексные исследования системы Каспийского моря в 32-м рейсе научно-исследовательского судна "Рифт" // Океанология. 2011. Т. 51. N 4. С. 751-757.
10. Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea. Water Resources. 2014. V. 41 (5). P. 488-495. DOI: 10.1134/S0097807814050078
11. Chen J.L., Pekker T., Wilson C.R., Tapley B.D., Kostianoy A.G., Cretaux J.-F., Safarov E.S. Longterm Caspian Sea level change // Geophysical Research Letters. 2017. V. 44. P. 6993-7001. DOI: 10.1002/2017GL073958
12. Kostianoy A.G., Ginzburg A.I., Lavrova O.Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2019 V. Barale and M. Gade (eds.), Remote Sensing of the Asian Seas. P. 505-521. DOI: 10.1007/978-3-319-94067-0_28
13. Востоков С.В., Ушивцев В.Б., Лисицын Б.Е., Соловьев Д.М. Летнее состояние популяции гребневика *Mnemiopsis leidyi* – вселенца в Каспийском море и его связь с условиями среды обитания // Океанология. 2004. Т. 44. N 1. С. 101-109.
14. Востоков С.В., Гаджиев А.А., Востокова А.С., Рабазанов Н.И. Гребневик *Верое cf. ovata* в Каспийском море. Начало нового этапа эволюции Каспийской экосистемы? // Юг России: экология, развитие. 2020. Т. 15. N 4. С. 21-35. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35
15. Макарова И.В. Диатомовые водоросли планктона Среднего и Южного Каспия // Ботанический журнал. 1957. Т. 42. N 2. С. 54-58.
16. Кун М.С. Планктон Каспийского моря в условиях зарегулирования стока Волги // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. (Отв. Ред. Л.А. Зенкевич). М.: Наука, 1965. С. 54-97.
17. Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 291 с.
18. Бабаев Г.Б. Состав и распределение фитопланктона в Среднем и Южном Каспии // Биология Среднего и Южного Каспия. (Ред. Г.М. Беляева и др.). М.: Наука, 1968. С. 50-63.
19. Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // Труды КаспНИРХа. 1971. Т. 26. С. 67-82.
20. Левшакова В.Д., Санина Л.В. Летний фитопланктон Среднего Каспия до и после вселения ризосолении // Тр. ВНИРО. 1973. Т. 80. С. 18-27.
21. Левшакова В.Д., Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Фитопланктон и первичная продукция планктона // Фауна и биологическая продуктивность. Каспийское море. М.: Наука, 1985. С. 5-54.
22. Салманов М.А. Роль микрофлоры и фитопланктона в продукционных процессах Каспийского моря. М.: Наука, 1987. 214 с.
23. Салманов М.А. Экология и биологическая продуктивность Каспийского моря. (Отв. Ред. Ю.И. Сорокин). Баку: Изд-во Ин-та микробиологии АН Азербайджана, 1990. 398 с.
24. Бородин В.Е. Летний фитопланктон разных размерных групп Среднего и Южного Каспия // Рыбохозяйственные исследования планктона. Часть 2. Каспийское море. (Отв. Ред. В.И. Кузьмичева). М.: Изд-во ВНИРО, 1991. С. 102-110.
25. Санина Л.В., Левшакова В.Д., Татаринцева Т.А. Летний фитопланктон Среднего Каспия в период подъема уровня моря и в сравнении с предшествующими годами // Рыбохозяйственные исследования планктона. Часть 2. Каспийское море. (Отв. Ред. В.И. Кузьмичева). М.: Изд-во ВНИРО, 1991. С. 77-95.
26. Ардабьева А.Г., Татаринцева Т.А. Характеристика летнего фитопланктона Каспийского моря // Морские гидробиологические исследования / Отв. ред. Нейман А.А., Тарвердиева М.И. М.: ВНИРО, 2000. С. 22-38.
27. Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton. In: Caspian Sea Biodiversity Project; 2006. URL: http://www.zin.ru/projects/caspdiv/caspian_phytoplankton.html (дата обращения: 08.07.2022)
28. Кравчишина М.Д., Новигатский А.Н., Политова Н.В., Зернова В.В., Мошаров С.А., Дара О.М., Клювиткин А.А. Исследование биогенной и абиогенной части взвеси дельты реки Волги в период весеннего половодья, май 2008 г. // Водные ресурсы. 2013. Т. 40. N 2. С. 151-164.
29. Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Востоков С.В. и др. Особенности вертикальной структуры летнего фитопланктона глубоководных районов Каспийского моря // Доклады РАН. 2015. Т. 462. N 4. С. 479-483.
30. Татаринцева Т.А. Нахождение нового в Каспийском море вида *Nitzschia seriata* Cleve (Bacillariophyta) // Биологические науки. 1992. N 6. С. 55-77.
31. Карпинский М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий // Российский журнал биологических инвазий. 2009. N 2. С. 2-8.
32. Карпинский М.Г. *Pseudosolenia calcar-avis* (Bacillariophyta, Centrorhizaceae) в Каспии // Российский журнал биологических инвазий. 2010. N 1. С. 2-11.
33. Зарбалиева Т.С., Ахундов М.М., Касимов А.М., Надилов С.Н., Гусейнова Г.Г. Воздействие инвазивных видов на аборигенную фауну Каспийского моря в прибрежных водах Азербайджана // Российский журнал биологических инвазий. 2016. N 2. С. 33-48.
34. Паутова Л.А., Кравчишина М.Д., Силкин В.А., Лисицын А.П. Феномен массового развития инвазивной потенциально токсичной динофлагелляты *Gonyaulax polygramma* в глубоководных районах Каспийского моря // Доклады РАН. 2017. Т. 474. N 2. С. 657-661. DOI: 10.1134/S1028334X17060071
35. Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D., Vostokov S.V. The domination of invasive species in the present phytoplankton of the Caspian Sea // 42 Congress CIESM. Cascais, Portugal, 7-11 October 2019. P. 19-21.
36. Nezhlin N.P. Patterns of Seasonal and Interannual Variability of Remotely Sensed Chlorophyll The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry Kostianoy A.G and Kosarev A.N Berlin: Springer, 2005. pp. 143-157.
37. Silkin V.A., Pautova L.A., Giordano M., Chasovnikov V.K., Vostokov S.V., Podymov O.I., Pakhomova S.V., Moskalenko L.V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea // Marine Pollution Bulletin. 2019. V. 138. P. 274-284. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.042
38. Востоков С.В., Лобковский Л.И., Востокова А.С., Соловьев Д.М. Сезонная и многолетняя изменчивость фитопланктона в Чёрном море по данным дистанционного зондирования и контактными измерениями хлорофилла а // Доклады РАН. Науки о Земле. 2019. N 1. С. 99-103.
39. Востокова А.С., Лобковский Л.И., Востоков С.В. Аномальные явления в развитии фитопланктона Черного моря, зафиксированные методами дистанционного зондирования // Доклады РАН. Науки о Земле. 2021. N 1. С. 69-73.
40. Vostokov S.V., Vostokova A.S., Vazyulya S.V. Seasonal and Long-Term Variability of Coccolithophores in the Black Sea According to Remote Sensing Data and the Results of Field

Investigations // J. Mar. Sci. Eng. 2022. V. 10. N 1. P. 97. DOI: 10.3390/jmse10010097

41. Киселев И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука, 1969. 657 с.
42. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* 2000. N 45. P. 569-579.
43. World Register of Marine Species (WoRMS). URL: <http://www.marinespecies.org> (дата обращения: 20.06.2022)
44. Ocean Color Web. URL: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov> (дата обращения: 28.06.2022)
45. Копелевич О.В., Салинг И.В., Вазюля С.В., Глуховец Д.И., Шеберстов С.В., Буренков В.И., Каралли П.Г., Юшманова А.В. // Биооптические характеристики морей, омывающих берега западной половины России, по данным спутниковых сканеров цвета 1998-2017 гг. М.: ООО «ВАШ ФОРМАТ», 2018. 140 с.

REFERENCES

1. Barsukova L.A. Long-term biogenic runoff of the Volga River near Astrakhan. *Trudy Kaspiiskhkh* [Proceedings of CaspNIRKh]. Astrakhan, 1971, vol. 26, pp. 42-53. (In Russian)
2. *Biologicheskaya produktivnost' Kaspiiskogo morya* [Biological productivity of the Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1974, 245 p. (In Russian)
3. *Rybkhozyaistvennyye issledovaniya na Kaspii. Rezul'taty NIR za 2000 god* [Fisheries research in the Caspian Sea. Research results for 2000]. Astrakhan, CaspNIRKh Publ., 2001, 453 p. (In Russian)
4. Levshakova V.D. Phytoplankton. In: *Kaspiiskoe more. Fauna i biologicheskaya produktivnost'* [The Caspian Sea. Fauna and biological productivity]. Moscow, Nauka Publ., 1985, pp. 23-54. (In Russian)
5. Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Characteristics of summer phytoplankton of the Caspian Sea. *Marskie gidrobiologicheskie issledovaniya* [Marine hydrobiological research]. Moscow, VNIRO Publ., 2000, pp. 22-38. (In Russian)
6. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Silkin V.A., Klyuvitkin A.A., Artemyev V.A., Vazulya S.V., Burenkov V.I. Diatomaceous alien species in the autumn phytoplankton of the Caspian Sea: role in the formation of total biomass and distribution in the salinity field. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii* [Russian Journal of Biological Invasions]. 2022, vol. 15, no. 2, pp. 68-82. (In Russian)
7. Kosarev A.N. Physico-Geographical Conditions of the Caspian Sea. The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry (eds.), Kostianoy A., Kosarev A. Berlin, Heidelberg: Springer, 2005, vol. 5P, pp. 5-31. DOI: 10.1007/698_5_002
8. Sapozhnikov V.V., Mordasova N.V., Metreveli M.P. Transformation of the ecosystem of the Caspian Sea during the lowering and rising of the level. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2010, vol. 50, no. 4, pp. 524-533. (In Russian)
9. Ambrosimov A.K., Lukashin V.N., Burenkov V.I. et al. Comprehensive studies of the Caspian Sea system in the 32nd voyage of the research vessel "Rift". *Okeanologiya* [Oceanology]. 2011, vol. 51, no. 4, pp. 751-757. (In Russian)
10. Panin G.N., Solomonova I.V., Vyruchalkina T.Yu. Regime of Water Balance Components of the Caspian Sea. *Water resources*, 2014, vol. 41, no. 5, pp. 488-495. (In Russian) DOI: 10.1134/S0097807814050078
11. Chen J.L., Pekker T., Wilson C.R., Tapley B.D., Kostianoy A.G., Cretaux J.-F., Safarov E.S. Longterm Caspian Sea level change. *Geophysical Research Letters*, 2017, vol. 44, pp. 6993-7001. DOI: 10.1002/2017GL073958
12. Kostianoy A.G., Ginzburg A.I., Lavrova O.Yu., Lebedev S.A., Mityagina M.I., Sheremet N.A., Soloviev D.M. Comprehensive Satellite Monitoring of Caspian Sea Conditions. Springer International Publishing AG, part of Springer Nature 2019 V. Barale and M. Gade (eds.), Remote Sensing of the Asian Seas. P. 505-521. DOI: 10.1007/978-3-319-94067-0_28
13. Vostokov S.V., Ushvitshev V.B., Lisitsyn B.E., Soloviev D.M. The summer state of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* population in the Caspian Sea and its relationship with habitat conditions. *Okeanologiya* [Oceanology]. 2004, vol. 44, no. 1, pp. 101-109. (In Russian)
14. Vostokov S.V., Gadzhiev A.A., Vostokova A.S., Rabazanov N.I. Grebnevik *Beroe cf. ovata* in the Caspian Sea. The beginning of a new stage in the evolution of the Caspian ecosystem? *South of Russia: ecology, development*, 2020, vol. 15, no. 4, pp. 21-35. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2020-4-21-35
15. Makarova I.V. Diatoms of the plankton of the Middle and Southern Caspian. *Botanicheskii zhurnal* [Journal of Botany]. 1957, vol. 42, no. 2, pp. 54-58. (In Russian)
16. Kuhn M.S. Plankton of the Caspian Sea in the conditions of the Volga flow regulation. In: *Izmenenie biologicheskikh kompleksov Kaspiiskogo morya za poslednie desyatiletiya* [Changes in biological complexes of the Caspian Sea over the past decades]. Moscow, Nauka Publ., 1965, pp. 54-97. (In Russian)
17. Proshkina-Lavrenko A.I., Makarova I.V. *Vodorosli planktona Kaspiiskogo morya* [Algae of the plankton of the Caspian Sea]. Leningrad, Nauka Publ., 1968, 291 p. (In Russian)
18. Babaev G.B. Composition and distribution of phytoplankton in the Middle and Southern Caspian *Biologiya Srednego i Yuzhnogo Kaspiya* [Biology of the Middle and Southern Caspian]. Moscow, Nauka Publ., 1968, pp. 50-63. (In Russian)
19. Levshakova V.D. [Some ecological features of the phytoplankton of the Northern Caspian]. In: *Trudy Kaspiiskhkh* [Proceedings of CaspNIRKh]. 1971, vol. 26, pp. 67-82. (In Russian)
20. Levshakova V.D., Sanina L.V. [Summer phytoplankton of the Middle Caspian Sea before and after the introduction of rice salting]. In: *Trudy VNIRO* [Proceedings of VNIRO]. 1973, vol. 80, pp. 18-27. (In Russian)
21. Levshakova V.D., Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Phytoplankton and primary production of plankton. In: *Fauna i biologicheskaya produktivnost'. Kaspiiskoe more* [Fauna and biological productivity. The Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1985, pp. 5-54. (In Russian)
22. Salmanov M.A. *Rol' mikroflory i fitoplanktona v produktivnykh protsessakh Kaspiiskogo morya* [The role of microflora and phytoplankton in the production processes of the Caspian Sea]. Moscow, Nauka Publ., 1987, 214 p. (In Russian)
23. Salmanov M.A. *Ekologiya i biologicheskaya produktivnost' Kaspiiskogo morya* [Ecology and biological productivity of the Caspian Sea]. Baku, Institute of Microbiology of the Academy of Sciences of Azerbaijan Publ., 1990, 398 p. (In Russian)
24. Borodin V.E. Summer phytoplankton of different size groups of the Middle and Southern Caspian. In: *Rybkhozyaistvennyye issledovaniya planktona. Chast' 2. Kaspiiskoe more* [Fisheries research of plankton. Part 2. The Caspian Sea]. Moscow, VNIRO Publ., 1991, pp. 102-110. (In Russian)
25. Sanina L.V., Levshakova V.D., Tatarintseva T.A. Summer phytoplankton of the Middle Caspian Sea during sea level rise and in comparison with previous years. In: *Rybkhozyaistvennyye issledovaniya planktona. Chast' 2. Kaspiiskoe more* [Fisheries research of plankton. Part 2. The Caspian Sea]. Moscow, VNIRO Publ., 1991, pp. 77-95. (In Russian)
26. Ardabyeva A.G., Tatarintseva T.A. Characteristics of summer phytoplankton of the Caspian Sea. In: *Marskie gidrobiologicheskie issledovaniya* [Marine hydrobiological research]. Moscow, VNIRO Publ., 2000, pp. 22-38. (In Russian)
27. Gogorev R. Check-list for Caspian Sea phytoplankton. Caspian Sea Biodiversity Project. Available at: http://www.zin.ru/projects/caspidiv/caspian_phytoplankton.html (accessed 08.07.2022)
28. Kravchishina M.D., Novigatsky A.N., Politova N.V., Zernova V.V., Mosharov S.A., Dara O.M., Klyuvitkin A.A. Investigation of the biogenic and abiogenic part of the suspension of the Volga River delta during the spring flood, May 2008. *Vodnye resursy* [Water resources]. 2013, vol. 40, no. 2, pp. 151-164. (In Russian)
29. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Vostokov S.V. et al. Features of the vertical structure of the summer phytoplankton of the deep-water areas of the Caspian Sea. *Doklady akademii nauk*

- [Reportes of Russian Academy of Sciences]. 2015, vol. 462, no. 4, pp. 479-483. (In Russian)
30. Tatarintseva T.A. Finding a new species of *Nitzschia seriata Cleve (Bacillariophyta)* in the Caspian Sea. *Biologicheskii zhurnal [Biological Sciences]*. 1992, no. 6, pp. 55-77. (In Russian)
31. Karpinsky M.G. On the peculiarities of the introduction of marine species into the Caspian Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2009, no. 2, pp. 2-8. (In Russian)
32. Karpinsky M.G. *Pseudosolenia calcar-avis (Bacillariophyta, Centropygeae)* in the Caspian Sea. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2010, no. 1, pp. 2-11. (In Russian)
33. Zarbaliyeva T.S., Akhundov M.M., Kasimov A.M., Nadirov S.N., Huseynova G.G. The impact of invasive species on the native fauna of the Caspian Sea in the coastal waters of Azerbaijan. *Rossiiskii zhurnal biologicheskikh invazii [Russian Journal of Biological Invasions]*. 2016, no. 2, pp. 33-48. (In Russian)
34. Pautova L.A., Kravchishina M.D., Silkin V.A., Lisitsyn A.P. The phenomenon of mass development of invasive potentially toxic dinoflagellate *Gonyaulax polygramma* in deep-water areas of the Caspian Sea. *Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences*, 2017, vol. 474, no. 2, pp. 657-661. (In Russian) DOI: 10.1134/S1028334X17060071
35. Pautova L.A., Silkin V.A., Kravchishina M.D., Vostokov S.V. The domination of invasive species in the present phytoplankton of the Caspian Sea. 42 Congress CIESM. Cascais, Portugal, 7-11 October 2019, pp. 37-39.
36. Nezhlin N.P. Patterns of Seasonal and Interannual Variability of Remotely Sensed Chlorophyll The Caspian Sea Environment. The Handbook of Environmental Chemistry Kostianoy A.G and Kosarev A.N eds. (Berlin: Springer). 2005, pp. 143-157.
37. Silkin V.A., Pautova L.A., Giordano M., Chasovnikov V.K., Vostokov S.V., Podymov O.I., Pakhomova S.V., Moskalenko L.V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 2019, vol. 138, pp. 274-284. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2018.11.042
38. Vostokov S.V., Lobkovsky L.I., Vostokova A.S., Soloviev D.M. Seasonal and long-term variability of phytoplankton in the Black Sea according to remote sensing data and contact measurements of chlorophyll a". *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o Zemle [Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences]*. 2019, no. 1, pp. 99-103. (In Russian)
39. Vostokova A.S., Lobkovsky L.I., Vostokov S.V. Anomalous phenomena in the development of phytoplankton of the Black Sea, recorded by remote sensing methods. *Doklady Rossiiskoi akademii nauk. Nauki o Zemle [Reports of Russian Academy of Sciences. Earth sciences]*. 2021, no. 1, pp. 69-73. (In Russian)
40. Vostokov S.V., Vostokova A.S., Vazyulya S.V. Seasonal and Long-Term Variability of Coccolithophores in the Black Sea According to Remote Sensing Data and the Results of Field Investigations. *Journal of Marine Science and Engineering*, 2022, vol. 10, no. 1, p. 97. DOI: 10.3390/jmse10010097
41. Kiselev I.A. *Plankton morei i kontinental'nykh vodoemov [Plankton of seas and continental reservoirs]*. Leningrad, Nauka Publ., 1969, vol. 1, 657 p. (In Russian)
42. Menden-Deuer, S., Lessard, E.J., Carbon to volume relationship for dinoflagellates, diatom, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*. 2000, no. 45, pp. 569-579.
43. World Register of Marine Species (WoRMS). Available at: (<http://www.marinespecies.org>) (accessed 20.06.2022)
44. Ocean Color Web. Available at: <https://oceancolor.gsfc.nasa.gov>. (accessed 28.06.2022)
45. Kopelevich O.V., Saling I.V., Vazyulya S.V., Glukhovets D.I., Sheberstov S.V., Burenkov V.I., Karalli P.G., Yushmanova A.V. *Bioopticheskie kharakteristiki morei, omyvayushchikh berega zapadnoi poloviny Rossii, po dannym sputnikovyykh skanerov tsveta 1998-2017 gg [Bio-optical characteristics of the seas washing the shores of the western half of Russia, according to satellite color scanners 1998-2017]*. Moscow, LLC "YOUR FORMAT" Publ., 2018, 140 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Сергей В. Востоков собрал, обработал полевые данные и проанализировал результаты. Лариса А. Паутова обработала полевые данные и проанализировала результаты. Инна В. Саллинг собрала и обработала спутниковые данные. Джамия А. Устарбекова проанализировала результаты и исторические данные. Анастасия С. Востокова собрала, обработала и проанализировала полевые данные и подготовила иллюстрации. Евгений Н. Лобачев собрал и обработал полевые данные. Бехруз Абтахи, Мехди Г. Шозаи обработали и проанализировали данные дистанционного зондирования. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Sergey V. Vostokov collected, processed field data and analysed results. Larisa A. Pautova processed field data, analysed results. Inna V. Saling collected and processed satellite data. Dzhamilya A. Ustarbekova analysed the results and historical data. Anastasia S. Vostokova collected, processed and analyzed field data and prepared illustrations. Evgeny N. Lobachev collected and processed field data. Behrooz Abtahi and Mehdi G. Shojaei processed and analyzed satellite data. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Сергей В. Востоков / Sergey V. Vostokov <https://orcid.org/0000-0002-0754-9325>
 Лариса А. Паутова / Larisa A. Pautova <https://orcid.org/0000-0002-0830-9358>
 Инна В. Саллинг / Inna V. Saling <https://orcid.org/0000-0001-9603-3920>
 Анастасия С. Востокова / Anastasia S. Vostokova <https://orcid.org/0000-0002-8547-3776>
 Джамия А. Устарбекова / Dzhamilya A. Ustarbekova <https://orcid.org/0000-0003-4237-7909>
 Евгений Н. Лобачев / Evgeny N. Lobachev <https://orcid.org/0000-0001-7688-8454>
 Бехруз Абтахи / Behrooz Abtahi <https://orcid.org/0000-0002-4049-0505>
 Мехди Годрати Шозаи / Mehdi G. Shojaei <https://orcid.org/0000-0002-5594-3730>

Оригинальная статья / Original article
УДК 582.29
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-125-134

Анализ разнообразия и функциональных признаков эпифитных лишайников в лесах Дагестана разных формаций

Азиз Б. Исмаилов

Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Азиз Б. Исмаилов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории интродукции и генетических ресурсов древесных растений, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН; 367000 Россия, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45.
Тел. +79285664236
Email i.aziz@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0563-0004>

Формат цитирования

Исмаилов А.Б. Анализ разнообразия и функциональных признаков эпифитных лишайников в лесах Дагестана разных формаций // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 125-134. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-125-134

Получена 23 мая 2022 г.
Прошла рецензирование 14 июля 2022 г.
Принята 5 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Вдоль высотного градиента меняется структура лесных сообществ, что влечет за собой изменения в составе эпифитных лишайников. Цель исследования – сравнительный анализ видового состава и функциональных признаков эпифитных лишайников в лесах Дагестана разных формаций для выявления ключевых отличий лишенофлоры.

Материал и методы. Данные по разнообразию и структуре 334 видов эпифитных лишайников, выявленных в ходе полевых исследований за период с 2015 по 2019 годы, послужили материалом для работы. Статистическая обработка данных и их визуализация выполнены в программах Statistica 13.3, PAST 4.0.

Результаты. Наибольшее число эпифитов выявлено в лесах со сложной структурой древостоя с участием сосны. С увеличением высоты над уровнем моря отмечено уменьшение специфичных видов и родов. Кластерный анализ на уровне видов, родов, репродуктивных стратегий и типов таллома показал близость горных лесов (*Pineta kochiana* и *Fageta orientalis*) и отдаленность их от низменных (*Carpineta betulus*). В лесах горного кластера возрастает доля видов с вегетативными диаспорами. Обособленность изученных формаций наблюдается по показателю «фотобионт». Наибольший вклад в разделение общей выборки вносит различие по высоте, группируя выборку на горные и низменные.

Заключение. Выявленные различия в видовом составе эпифитов являются результатом не только разнообразия компонентов, формирующих структуру лесного сообщества, но и специфических микроклиматических условий, меняющихся с высотой, а также степени антропогенной нарушенности.

Ключевые слова

Лишайники, лесные формации, высотный градиент, биоразнообразие, Восточный Кавказ, эпифиты.

Analysis of diversity and functional traits of epiphytic lichens in Dagestan forests of different formations

Aziz B. Ismailov

Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Aziz B. Ismailov, Candidate of Biology, Senior Researcher, Laboratory of Introduction and Genetic Resources of Woody plants, Mountain Botanical Garden, Dagestan Federal Scientific Centre, Russian Academy of Sciences; 45 M. Gadzhieva St, Makhachkala, Russia 367000.

Tel. +79285664236

Email i.aziz@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-0563-0004>

How to cite this article

Ismailov A.B. Analysis of diversity and functional traits of epiphytic lichens in Dagestan forests of different formations. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 125-134. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-125-134

Received 23 May 2022

Revised 14 July 2022

Accepted 5 August 2022

Abstract

Aim. The structure of forest communities changes along the altitude gradient, which determines the composition of epiphytic lichens. The aim of the study is to compare the species composition and functional characteristics of epiphytic lichens in Dagestan forests of different formations to identify key differences in the lichen flora.

Material and Methods. Data on diversity and structure of 334 species of epiphytic lichens revealed during in field work from 2015 to 2019 were used as material for the work. Statistical analysis and data visualization were performed in Statistica 13.3 and PAST 4.0.

Results. The highest number of epiphytic lichens was revealed in forests with complex tree structure with the participation of pine. A decrease of specific species and genera was noted with altitude increase. Cluster analysis of species, genera, reproductive strategies and growth forms showed the proximity of mountain forests (*Pineta kochiana* and *Fageta orientalis*) and their distance from lowland forests (*Carpineta betulus*). The percent of species forming vegetative diaspores increases in mountain cluster forests. The "photobiont" indicator is clearer separated of studied formations. The greatest contribution to the division of the total sample is caused by difference in altitude, grouping the samples into mountainous and lowland.

Conclusion. The differences in lichens species composition are results not only of diversity of the components which form the structure of the forest community, but also of specific microclimatic conditions which change with altitude, as well as the degree of anthropogenic disturbance.

Key Words

Lichens, forest formations, altitude gradient, biodiversity, East Caucasus, epiphytes.

ВВЕДЕНИЕ

Леса сосредотачивают огромное разнообразие организмов, которые объединены в единую экосистему. Как известно, лишайники являются неотъемлемой частью лесных экосистем. Их распределение так же зависит от условий среды, как и у сосудистых растений. В силу своей уникальной симбиотической биологии они одними из первых реагируют на любые изменения в структуре лесов. Вследствие этого, лишайники являются хорошими индикаторами климатических и экологических изменений. Их реакция на изменения в окружающей среде прослеживается не только по формированию определенных лишайниковых сообществ, но и проявлением анатомических и фенотипических признаков-адаптаций [1]. К таким, наиболее легко идентифицируемым признакам, относятся форма роста (тип таллома), тип фотобионта и репродуктивная стратегия [2]. Эти признаки непосредственно связаны с антропогенными нарушениями, климатом и структурой леса. Например, кустистые лишайники требуют более благоприятных условий освещения, чем виды другой морфологии [3]. Тип фотобионта связан со светом, температурой и влажностью среды [4]. Репродуктивная стратегия определяет расселение и колонизацию. В суровых и экстремальных условиях обитания преобладает формирование спороношений, а в более благоприятных – вегетативных пропагул [2].

В этой связи, наряду с разнообразием, ученые стали уделять внимание изучению и функциональных особенностей эпифитных лишайников не только как индикаторов степени нарушенности лесов, но и как предикторов изменения качества среды обитания. Например, результаты, полученные в горных тропических лесах на юге Эквадора, показали структурные изменения функциональных признаков лишайников вдоль градиента нарушения леса. В первичных лесах авторы отмечали произрастание цианобионтных лишайников, лишайников с желатинозной и нитевидно-кустистой формами роста, а в нарушенных лесах были наиболее распространены кустистые и листоватые виды с узкими лопастями, а также виды с лирелловидными плодовыми телами [1]. В дубовых лесах Испании, в экотонной зоне умеренного и средиземноморского климата, получена важная информация о том, как сменяются сообщества лишайников с определенными функциональными признаками на территориях, где с большей вероятностью произойдет сдвиг в сторону более сухого климата [2]. Функциональные признаки эпифитов, как потенциальных индикаторов состояния лесных экосистем, были изучены в лесах Италии разных формаций [3]. Авторами установлено, что форма роста наиболее надежный индикатор для оценки реакции эпифитных лишайников на климат, антропогенное воздействие и условия, связанные с изменением структуры древостоя. Специальные исследования по изучению влияния структуры древостоя на разнообразие лишайников в горных лесах умеренного пояса были проведены в Германии [5]. В результате установлено, что структура древостоя обуславливает разнообразие и сообщества эпифитных лишайников.

Некоторые исследования по данному направлению проводились и на Кавказе. При изучении состава эпифитов в лесах с доминированием *Abies nordmanniana* и *Fagus orientalis* на Западном Кавказе,

было отмечено наибольшее разнообразие на участке со сложной структурой древостоя [6]. На связь структуры древостоя с разнообразием эпифитных лишайников указывают и результаты, полученные в высокогорно-лесном поясе на градиенте Западный – Центральный – Восточный Кавказ. Здесь выявлен тренд снижения числа видов с запада на восток, что связано с упрощением структуры древостоя, как следствие общеклиматической тенденции снижения количества осадков и влажности воздуха вдоль изученного градиента [7].

Таким образом, комплексное изучение разнообразия и функциональных признаков эпифитных лишайников поможет понять насколько те или иные факторы абиотической и биотической природы определяют состав и структуру лишайниковых сообществ. Опираясь на эти данные можно оценить и качество лесов, определить их биологическую ценность, выявить ключевые участки разнообразия и уязвимые элементы. Но все затронутые вопросы практически не были разработаны для территории Восточного Кавказа. В частности, не изучено, как и в связи с чем меняется состав и структура эпифитных лишайников в лесах разных формаций вдоль высотного градиента. В этой связи, на основе полученных ранее данных, мы провели сравнительный анализ видового состава и функциональных признаков эпифитных лишайников с целью выявления ключевых отличий лишенофлоры в лесах Дагестана разных формаций, как следствие различий условий среды и степени нарушенности сообществ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили результаты анализа разнообразия (334 вида) и структуры эпифитной лишенофлоры, включая эпиксилы, лишенофильные и лишенофитные грибы, связанные с древесным субстратом, полученные в ходе полевых исследований за период с 2015 по 2019 годы [8-10] на модельных лесных территориях, расположенных вдоль высотного градиента в разных флористических районах (Самурский, Центрально-Дагестанский, Бейтинско-Дидойский) и охватывающих разные физико-географические районы Дагестана: Приморская низменность (Самурский лес), Внутригорный район (Гунибское плато), Высокогорный район (окр. перевала Мушак). Характеристика исследованных территорий приведена в таблице 1. Статистическая обработка данных и их визуализация выполнены в программах Statistica 13.3, PAST 4.0, Microsoft Office Excel 2010.

В Самурском лесу исследования проводились в широколиственных сообществах формации *Carpineta betulus* и *Querceta robur* [8]. Наибольшие площади приходятся на формацию *Carpineta betulus*, где наиболее распространены ассоциации *Carpinetum lianoso-compositum* и *Carpinetum euphorbosum* [12]. Обе ассоциации характеризуется сложным составом древостоя, где преобладает *Carpinus betulus*, и высокой сомкнутостью древесного яруса – 90–95%. Формула древостоя для первой ассоциации – 5Г 1,5Д 1,5Тч 1,5Я 0,5В, Клп + Ол, для второй – 7Г 1Я 1Д 1Клп + Ол, Тч, Ор. Первая ассоциация характеризуется высоким значением обилия лиан – до 75% (доминирует *Smilax excelsa*) и преобладанием в травяном ярусе *Euphorbia amygdaloides* (покрытие до 45%). Для второй ассоциации характерно более низкое обилие лиан (до

25%) с доминированием *Hedera pastuchowii*, но покрытие травяного яруса выше – до 80% (преобладает *E. amygdaloides*). Максимальная высота деревьев 37 м [12].

На Гунибском плато исследованы сосновые леса в центральной части плато [9]. Они относятся к формации *Pineta kochiana*. Ассоциация – *Pinetum kochianae herboso-caricosum* [13]. Средняя сомкнутость древостоя – 70%. В древесном ярусе преобладает сосна

Коха, единично представлены виды берез (*Betula litwinowii*, *B. pendula*, *B. raddeana*) и ива козья (*Salix caprea*). Формула древостоя 9С1Б+Ива. Сосна представлена двумя поколениями: 70–80 и 120–130 лет. Сомкнутость подлеска 3–5%. В подлеске встречаются *Juniperus oblonga*, *Rosa oxyodon*, *R. pimpinifolia*, *Cotoneaster integerrimus*, *Berberis vulgaris*. Травяной ярус разреженный [13].

Таблица 1. Физико-географическая характеристика районов исследования [11]

Table 1. Physical-geographical characteristics of the study areas [11]

Район исследования Study area	Высота над ур. м. (м) Altitude (m)	Среднегодовые показатели / Annual average values			
		Осадки (мм) Rainfall (mm)	Испаряемость (мм) Evaporation (mm)	Температура (°С) Temperature (°C)	Продолжительность солнечного сияния (час.) Sunshine duration (hr.)
Самурский лес Samurskiy forest	0–35	400	1000	12,6	1900
Гунибское плато Gunib Plateau	1800–1900	600	600	6,6	2100
Перевал Мушак Mushak pass	1800–1900	1200	<500	4	1800

В Высокогорном Дагестане исследования проводились в Цунтинском р-не (окр. перевала Мушак) в сообществах формации *Fageta orientalis* [10]. Ассоциация – *Fagetum compositum filicoso-varioherbosum* [14]. Сомкнутость древесного яруса – 90%, травяного – 85%. Отличительной особенностью является мощно развитое субальпийское разнотравье. Формула древостоя 8Бк 0,5Клпл 0,5Клт 0,5Бр 0,5С (Р6). Средний возраст бука в первом подъярусе составляет 160 лет, максимальный – 420 лет [14].

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В лесах разных формаций выявлено от 139 до 209 видов лишайников-эпифитов (табл. 2). Наиболее богатыми оказались горные леса формации *Pineta kochiana*. Наличие в древостое хвойных и лиственных пород способствует произрастанию представителей разных таксономических групп. Многие выявленные здесь виды растут только на коре хвойных пород.

Таблица 2. Сравнительная характеристика показателей разнообразия и функциональных признаков эпифитных лишайников в лесах разных формаций

Table 2. Comparative characteristics of diversity and functional traits of the epiphytic lichens in forests of various formation

Показатели Index	Формация леса, район исследований Forest formation, study area		
	<i>Carpineta betulus</i> Самурский лес Samurskiy forest	<i>Pineta kochiana</i> Гунибское плато Gunib plateau	<i>Fageta orientalis</i> перевал Мушак Mushak pass
Лишайников всего Total number of species	139	209	140
Число семейств / родов Number of families / genera	33 / 70	39 / 84	39 / 80
Микролишайники (накипные) Microlichens (crustose)	111	115	64
Макролишайники (кустистые, листоватые) Macrolichens (fruticose, foliose)	28	94	76
% микро / макролишайники % micro / macrolichens	79,8 / 20,2	55 / 45	45,7 / 54,3
% цианобионтных лишайников % cyanolichens	2,3	4	15
% лишайников с <i>Trentepohlia</i> -фотобионтом % lichens with trentepohlioid photobiont	27,8	3	10,4
% лишайников с зелеными одноклеточными водорослями % lichens with green globose cells	69,9	93	74,6
% лишайников с соредиями и изидиями % lichens with soredia and isidia	25,4	49,7	36,5
% лишайников, образующих плодовые тела % lichens with ascomata	74,6	50,3	63,5

Для низменных лесов формации *Carpineta betulus* отмечено наименьшее таксономическое разнообразие, но высокая доля видов с водорослью *Trentepohlia* (27,8% от выявленного видового состава) и преобладание накипных лишайников, образующих споры, над кустистыми и листоватыми видами с вегетативными пропугулами. Вероятно, низкая освещенность под пологом густого широколиственного леса, а также антропогенная нарушенность, наряду с минимальным количеством осадков, негативно влияют на произрастание макролишайников (кустистые и листоватые), вследствие чего их общее разнообразие здесь низкое. В горных сосновых лесах формации *Pineta kochiana* крайне низка (3%) доля лишайников с водорослью *Trentepohlia*, но заметно возрастает доля макролишайников, образующих вегетативные пропугулы (соредии, изидии). Низкая сомкнутость крон в сосновых лесах благоприятно влияет на развитие видов из группы макролишайников, более требовательных к освещенности. Высокогорные буковые леса формации *Fageta orientalis* также отличаются увеличением доли макролишайников, но это виды другой экологии. Здесь высокая влажность местообитаний (до 1200 мм/год) нивелирует недостаток освещения под пологом букового леса с высокой сомкнутостью (90%). Как следствие, нами отмечено обилие листоватых лишайников с циано-бионтным фотобионтом, многие из которых являются элементами редкого сообщества лишайников *Lobarion pulmonariae* Ochsner. Эта группа видов с океаническим/субокеаническим, горно-океаническим распространением (например, представители родов *Cetrelia*, *Collema*, *Leptogium*, *Lobaria*, *Nephroma*, *Ricasolia*)

более требовательна к повышенной влажности, что является характерным для данных сообществ.

В целом, изученные формации отличаются произрастанием характерных таксономических групп: *Carpineta betulus* (Самурский лес) – наличие в ядре лишенофлоры теплолюбивых видов из класса Arthoniomycetes (например, виды семейств *Arthoniaceae*, *Lecanographaceae*, *Roccellaceae*); *Pineta kochiana* (Гунибское плато) – виды бореальной зоны из семейств *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae*; *Fageta orientalis* (перевал Мушак) – *Collemataceae*, *Lobariaceae*, *Nephromataceae* – группа влаголюбивых, циано-бионтных видов.

Данные различия в видовом составе эпифитной лишенофлоры можно рассматривать как результат разнообразия компонентов, формирующих структуру лесного сообщества, т. е. видов деревьев и специфичного субстрата (валеж, сухостой и т.д.), так и специфических микроклиматических условий, например, инсоляции, влажности, температуры, меняющихся с высотой, а также степени антропогенной нарушенности.

С увеличением высоты над уровнем моря отмечено уменьшение специфичных видов и родов (рис. 1): Самурский лес – 29 видов из 24 специфичных родов, Гунибское плато – 27 видов из 20 родов, перевал Мушак – 20 видов из 17 родов. Несмотря на монодоминантные сообщества формации *Fageta orientalis*, число специфичных видов и родов здесь достаточно велико для таковых. Присутствие сосны на Гунибском плато выделяет формацию *Pineta kochiana* по числу специфичных семейств (11), так как на хвойных произрастают отличные от лиственных группы видов.

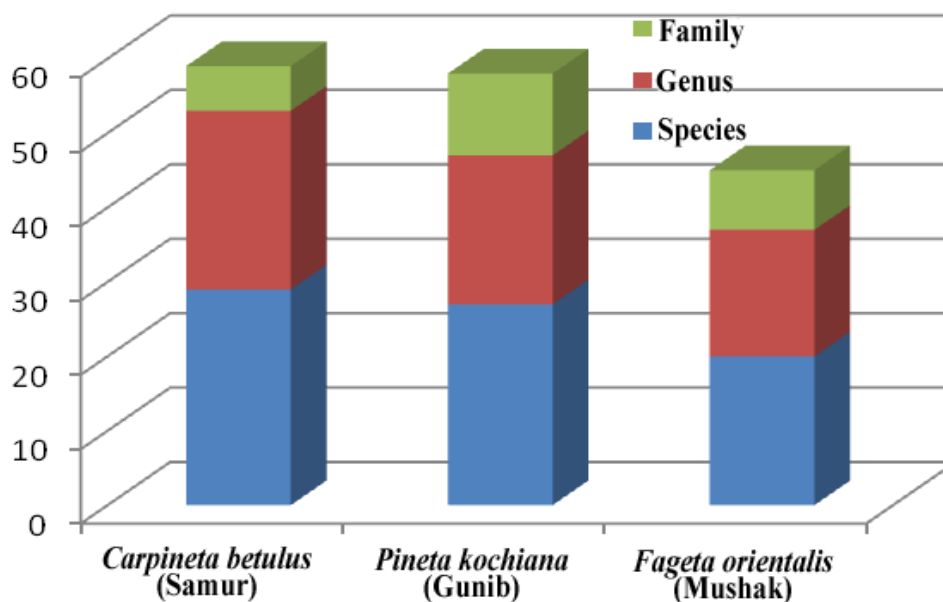


Рисунок 1. Количественное распределение специфичных видов, родов и семейств по формациям
Figure 1. The number of specific species, genus and families according to formations

Кластерный анализ на уровне видов и родов по формациям показал близость горных лесов (*Pineta kochiana* и *Fageta orientalis*) и отдаленность их от низменных (*Carpineta betulus*) (рис. 2А), что мы связываем с естественными орографическими барьерами. Анализ распределения видового состава эпифитов по древесным породам выявил три кластера: бук-береза, сосна (горные кластеры), граб-дуб

(низменный) (рис. 2В). Здесь мы отмечаем некоторую субстратспецифичность – сосна формирует отдельный кластер по набору видов.

По типу таллома (накипные, листоватые, кустистые) была отмечена низкая специализация к древесным породам (рис. 3А). Но по доли участия макролишайников (кустистые и листоватые) леса горного кластера сближаются (доля таких видов в составе более

45%), а низменные леса (доля макролишайников – 20%) формируют отдельный кластер (рис. 3В). Подобное распределение, вероятно, связано с факторами

нарушенности низменных лесов и влажности, что негативно сказывается на произрастании здесь видов из группы макролишайников.

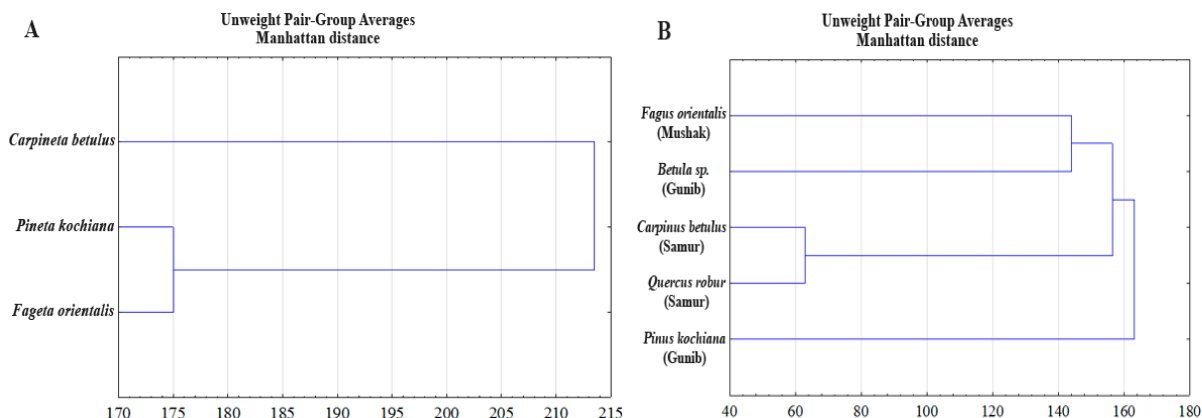


Рисунок 2. Кластерный анализ видового состава по формациям (А) и по видам деревьев (В), произрастающих в них
Figure 2. Cluster analysis of species by formations (A) and tree species (B) growing there

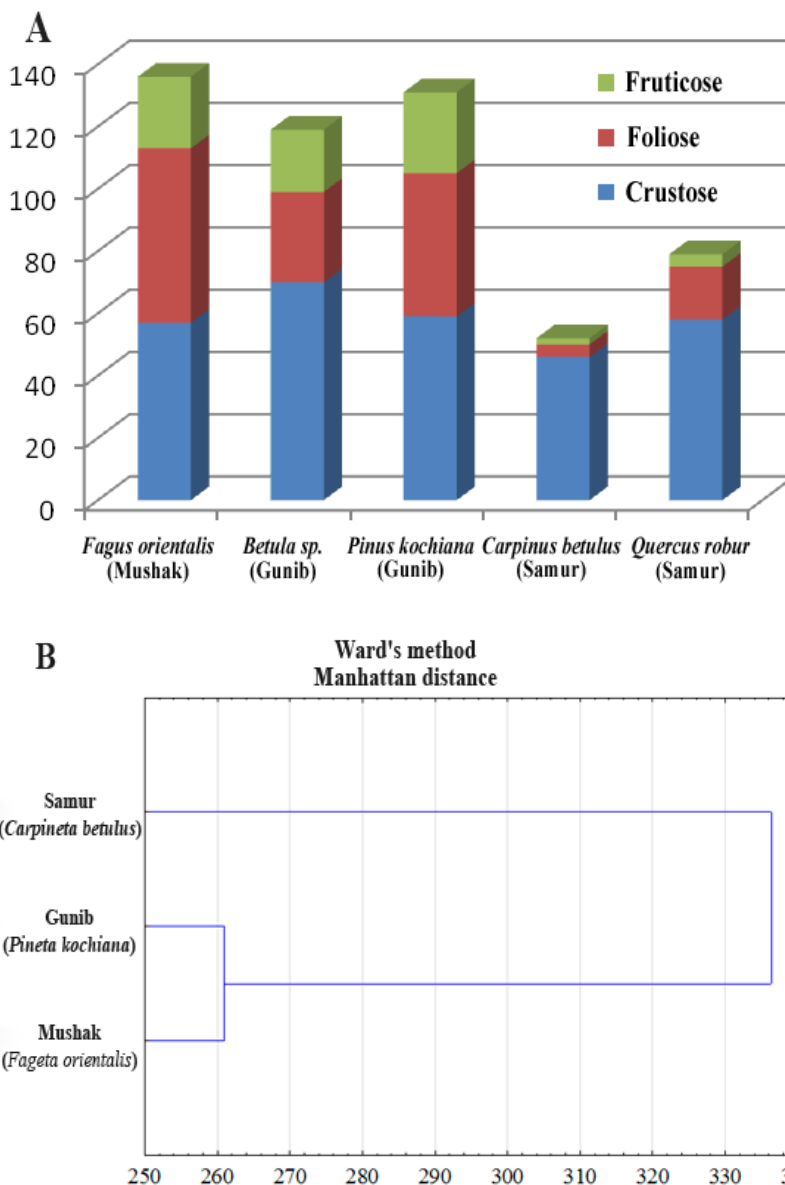


Рисунок 3. Количественное распределение видов с разной жизненной формой по древесным породам (А); кластерный анализ видового состава по показателю «тип таллома» (В)

Figure 3. Number of species with different growth forms according to tree species (A); cluster analysis of species composition by growth form indicator (B)

Схожее распределение выявлено и при анализе репродуктивных стратегий. Наличие видов с вегетативными диаспорами или образующих плодовые тела в большей степени зависит от подходящих условий среды и не связано с конкретным видом дерева в сообществе. Доля видов (более 35%), формирующих вегетативные диаспоры (соредии, изидии), возрастает в лесах горного кластера (*Pineta kochiana*, *Fageta orientalis*), что характеризует их как более стабильные местообитания (табл. 2).

Полученные данные по типам таллома и репродуктивным стратегиям лишайников отражают близость горных лесов и отдаленность их от низменных, что является следствием значительных различий условий среды.

Наличие видов с тем или иным фотобионтом, показало связь как с древесной породой (рис. 4А) (всего около 3% от состава видов с водорослью *Trentepohlia* и цианобионтных видов отмечено на сосне), так и с определенной формацией, вследствие различий микроклиматических условий (рис. 5). Максимальная доля видов с *Trentepohlia* отмечена на низменности в формации *Carpineta betulus* (около 28% состава; табл. 2),

что связано с требовательностью к более высоким температурным условиям, а цианобионтные лишайники, относящиеся к поздне-сукцессионным видам, наибольшей доли достигают во влажных, малонарушенных местообитаниях формации *Fageta orientalis* (15% состава; табл. 2) высокогорного физико-географического района. Виды с зеленой одноклеточной водорослью преобладают во всех изученных формациях, но наибольшей доли (93%) достигают в формации *Pineta kochiana*. Лишайники с зелеными одноклеточными водорослями относятся к пионерным видам и распространены более широко, при этом их адаптационный потенциал к нарушенным местообитаниям, а также характеризующимся высокой интенсивностью освещения и низкой влажностью выше [1; 15]. В свою очередь отмечается, что высокая доля видов с водорослью *Trentepohlia* характерна для низменных пойменных лесов и их разнообразие уменьшается с увеличением высоты над уровнем моря [16]. По результатам кластерного анализа эпифитов по показателю «фотобионт» (рис. 4В) наблюдается более четкая обособленность изученных формаций.

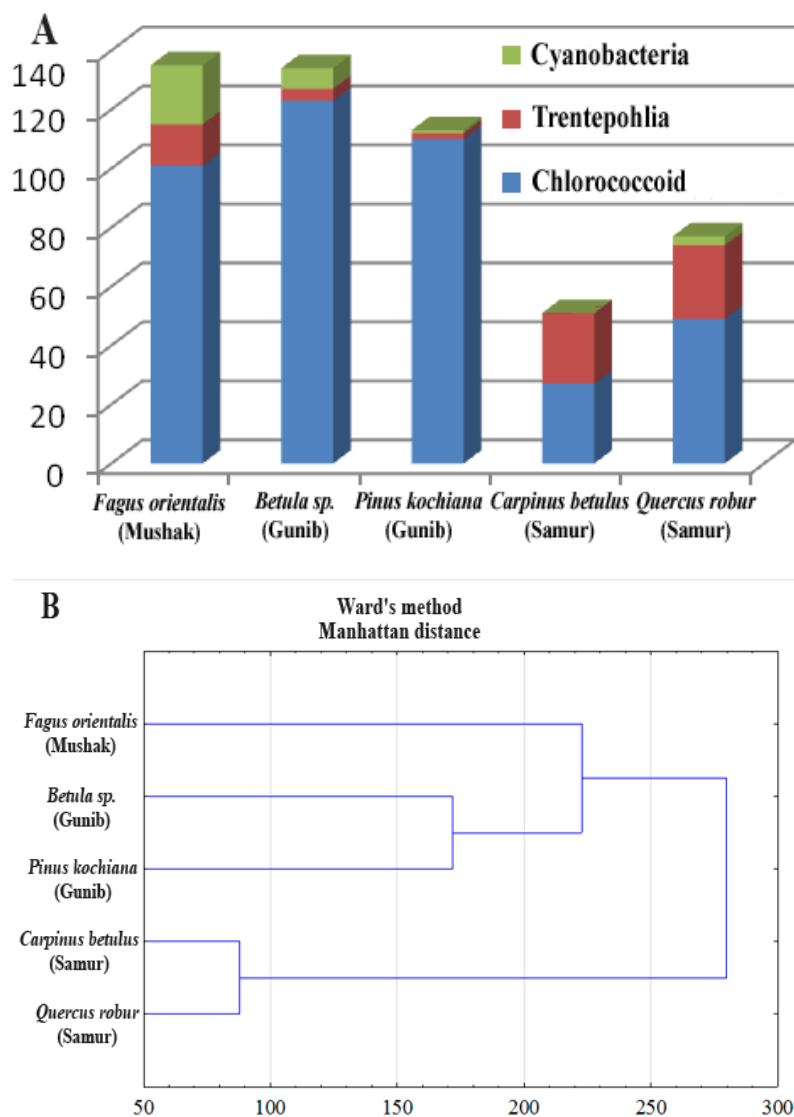


Рисунок 4. Количественное распределение видов с разным фотобионтом по древесным породам (А); кластерный анализ видового состава по показателю «фотобионт» (В)

Figure 4. Number of species with different photobiont according to tree species (А); cluster analysis of species composition by photobiont indicator (В)

Анализ методом главных компонент (рис. 5) показал, что наибольший вклад в разделение общей выборки вносит первая компонента, которая в большей степени отражает различия по высоте, группируя выборки на горные и низменные (на рисунке 5 обозначены как 1 и 2, соответственно). Вторая компонента связана с функциональными признаками лишайников. Здесь мы

видим разделение по типу таллома и фотобионту: листоватые лишайники с цианобионтным фотобионтом (*Nostoc*) выделяют выборку «Мушак»; кустистые виды с зеленой одноклеточной водорослью (*Trebouxia*) – «Гуниб», накипные лишайники с водорослью *Trentepohlia* – «Самур».

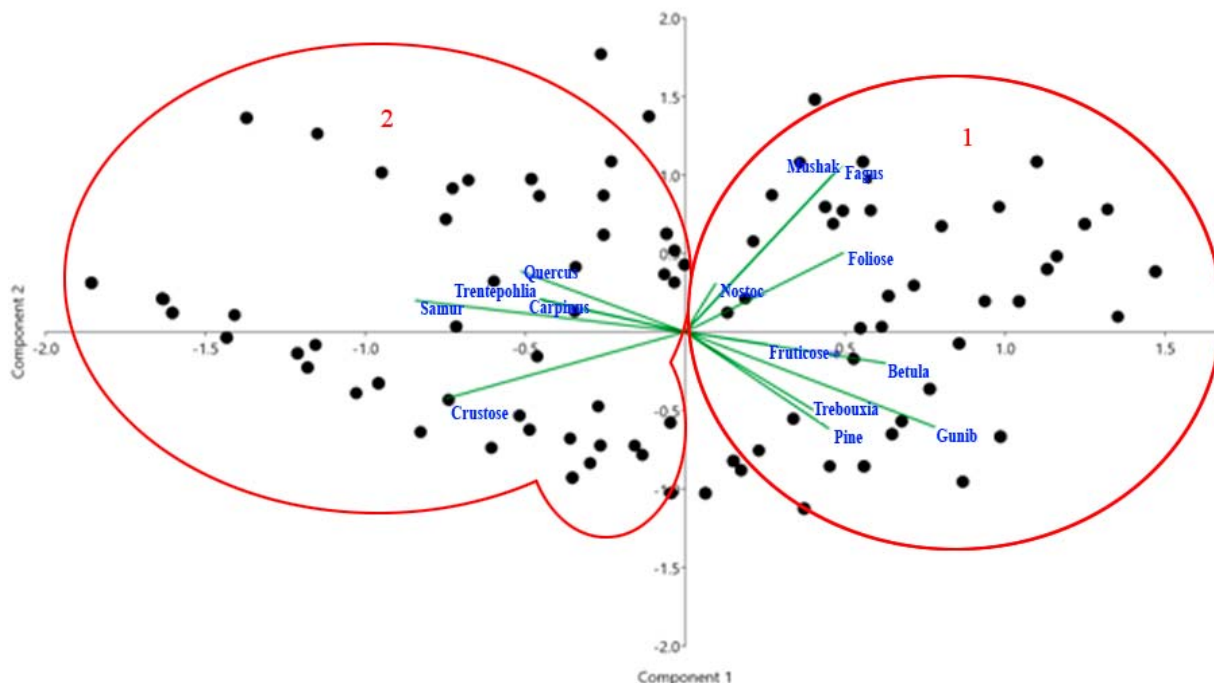


Рисунок 5. Двумерная ординация видового состава лишайников методом главных компонент

Figure 5. Ordination of species composition based on principal component analysis

В итоге отметим, что по функциональным признакам виды группируются в большей степени в связи с микроклиматическими факторами, складывающимися в сообществе, а видовой состав лишайников-эпифитов зависит, в целом, от состава древесных пород, различающихся по формациям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучен видовой состав и функциональные признаки эпифитных лишайников в лесах Дагестана разных формаций. По видовому составу эпифитов доминанты, формирующие древесный ярус формаций, образовали три кластера: бук-береза, сосна (горные кластеры), граб-дуб (низменный). Здесь мы отмечаем субстратспецифичность лишайников-эпифитов сосны.

При оценке распространения лишайников в зависимости от типа таллома отмечена низкая их специализация к конкретным древесным породам. Доля участия макролишайников в горных лесах выше (45%), а в низменных лесах значительно ниже (20%), что, вероятно, связано с факторами инсоляции и влажности. Анализ репродуктивных стратегий показал, что в горных лесах возрастает доля видов (более 36%), формирующих вегетативные диаспоры, что характеризует их как более стабильные местообитания. Виды лишайников по составу фотобионтов показали связь, как с древесной породой, так и с формацией. Например, доля видов с *Trentepohlia* больше в сообществах лиственных пород на низменности (около 28% от видового состава), что связано с требовательностью к более стабильным условиям по темпе-

ратуре, а цианобионтные лишайники ограничены во влажных высокогорных широколиственных лесах и относятся к поздне-сукцессионным видам (15%). В целом, по типу таллома и фотобионту прослеживается специфика состава эпифитов для каждой из изученных формаций: *Fageta orientalis* – листоватые лишайники с цианобионтным фотобионтом; *Pineta kochiana* – кустистые виды с зеленой одноклеточной водорослью; *Carpineta betulus* – накипные лишайники с водорослью *Trentepohlia*.

Условия среды и структура сообществ отражают наличие в ядре лишенофлоры каждой из формаций специфичных таксономических групп. Теплолюбивые виды из класса Arthoniomycetes характерны для формации *Carpineta betulus*; виды бореальной зоны из семейств *Parmeliaceae*, *Cladoniaceae* – *Pineta kochiana*; группа влаголюбивых видов из семейств *Collemataceae*, *Lobariaceae*, *Nephromataceae* – *Fageta orientalis*.

Анализируя общую выборку, мы установили, что по таким показателям, как таксономический состав, репродуктивные стратегии и тип таллома наблюдается близость лесов горного кластера из формаций *Pineta kochiana* и *Fageta orientalis*. Отдалённость их от низменных лесов формации *Carpineta betulus*, можно объяснить естественными орографическими барьерами и значительными различиями условий среды.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор выражает благодарность Д.М. Анатову (ГорБС ДФИЦ РАН) за помощь в проведении статистической

обработки данных. Работа выполнена в рамках плановой темы ГорБС ДФИЦ РАН № АААА–А19–119020890099–4.

ACKNOWLEDGMENT

The author is grateful to Anatov D.M. (MBG DFRC RAS) for help with statistical analysis. The study was carried out within the framework of the research project of Mountain Botanical Garden, DFRC RAS, number АААА–А19–119020890099–4.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Benítez A., Aragón G., González Y., Prieto M. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity // *Ecological Indicators*. 2018. V. 86. P. 18-26. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.12.021
- Trobajo S., Fernández-Salegui A., Terrón A., Martínez I. Functional traits of epiphytic lichen communities in a Temperate-Mediterranean fragmented landscape: Importance of patch size, tree diameter and summer rainfall // *Fungal Ecology*. 2022. V. 57-58. Article number: 101160. DOI: 10.1016/j.funeco.2022.101160
- Giordani P., Brunialti G., Bacaro G., Nascimbene J. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems // *Ecological Indicators*. 2012. V. 18. P. 413-420. DOI: 10.1016/j.ecolind.2011.12.006
- Marini L., Nascimbene J., Nimis P.L. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure // *Science of the Total Environment*. 2011. V. 409. Iss. 20. P. 4381-4386. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2011.07.010
- Moning C., Werth S., Dziöck F., Bässler C., Bradtka J., Hothorn T., Müller J. Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate // *Forest Ecology and Management*. 2009. V. 258. Iss. 5. P. 745-751. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.05.015
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia) // *Herzogia*. 2020. V. 33. N 1. P. 90-138. DOI: 10.13158/hea.33.1.2020.90
- Урбанавичюс Г.П., Урбанавичене И.Н., Вондрак Я., Исмаилов А.Б. Эпифитные лишайники национального парка «Приэльбрусье» (Северный Кавказ, Россия) // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. 2021. Т. 6. N 4. С. 77-94. DOI: 10.24189/ncr.2021.048
- Ismailov A., Urbanavichus G., Vondrák J., Pouska V. An old-growth forest at the Caspian Sea coast is similar in epiphytic lichens to lowland deciduous forests in Central Europe // *Herzogia*. 2017. V. 30. N 1. P. 103-125. DOI: 10.13158/hea.30.1.2017.103
- Исмаилов А.Б., Вондрак Я., Урбанавичюс Г.П. Оценка разнообразия эпифитных лишайников экспресс-методом // *Лесоведение*. 2019. N 4. С. 294-303. DOI: 10.1134/S0024114819030045
- Исмаилов А.Б. Лишайники высокогорных буковых лесов Республики Дагестан // *Новости систематики низших растений*. 2020. Т. 54. N 2. С. 413-427. DOI: 10.31111/nsnr/2020.54.2.413
- Физическая география Дагестана / отв. ред. Б.А. Акаев. Махачкала: Школа, 1996. 382 с.
- Алиев Х.У., Исмаилов А.Б., Маллалиев М.М., Садыкова Г.А. Классификация и структура сообществ с участием охраняемых видов дендрофлоры Самурского реликтового леса (Низменный Дагестан) // *Материалы международной школы-конференции молодых ученых «Лесная наука, молодежь, будущее»*. Гомель, 2017. С. 19-23.

- Абдурахманова З.И., Садыкова Г.А. Ценофлористический анализ сообществ с доминированием *Pinus kochiana* Klotzsch ex K. Koch. Гунибского плато (Внутригорный Дагестан) // *Фиторазнообразие Восточной Европы*. 2015. Т. 9. N 2. С. 112-122.
- Алиев Х.У. Фитоценотическая и созологическая оценка буковых лесов Дагестана // *Ботанический вестник Северного Кавказа*. 2020. N 2. С. 7-17. DOI: 10.33580/2409-2444-2020-6-2-7-17
- Hedenas H., Ericson L. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands // *Biological Conservation*. 2000. V. 93. Iss. 1. P. 43-53. DOI: 10.1016/S0006-3207(99)00113-5
- Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Coppins B., Kukwa M., Czarnota P., Sanderson N., Acton A. Methods for obtaining more complete species lists in surveys of lichen biodiversity // *Nordic Journal of Botany*. 2016. V. 34. Iss. 5. P. 619-626. DOI: 10.1111/njb.01053

REFERENCES

- Benítez A., Aragón G., González Y., Prieto M. Functional traits of epiphytic lichens in response to forest disturbance and as predictors of total richness and diversity. *Ecological Indicators*, 2018, vol. 86, pp. 18-26. DOI: 10.1016/j.ecolind.2017.12.021
- Trobajo S., Fernández-Salegui A., Terrón A., Martínez I. Functional traits of epiphytic lichen communities in a Temperate-Mediterranean fragmented landscape: Importance of patch size, tree diameter and summer rainfall. *Fungal Ecology*, 2022, vol. 57-58, article number: 101160. DOI: 10.1016/j.funeco.2022.101160
- Giordani P., Brunialti G., Bacaro G., Nascimbene J. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems. *Ecological Indicators*, 2012, vol. 18, pp. 413-420. DOI: 10.1016/j.ecolind.2011.12.006
- Marini L., Nascimbene J., Nimis P.L. Large-scale patterns of epiphytic lichen species richness: photobiont-dependent response to climate and forest structure. *Science of the Total Environment*, 2011, vol. 409, iss. 20, pp. 4381-4386. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2011.07.010
- Moning C., Werth S., Dziöck F., Bässler C., Bradtka J., Hothorn T., Müller J. Lichen diversity in temperate montane forests is influenced by forest structure more than climate. *Forest Ecology and Management*, 2009, vol. 258, iss. 5, pp. 745-751. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.05.015
- Urbanavichus G., Vondrák J., Urbanavichene I., Palice Z., Malíček J. Lichens and allied non-lichenized fungi of virgin forests in the Caucasus State Nature Biosphere Reserve (Western Caucasus, Russia). *Herzogia*, 2020, vol. 33, no. 1, pp. 90-138. DOI: 10.13158/hea.33.1.2020.90
- Urbanavichus G.P., Urbanavichene I.N., Vondrak J., Ismailov A.B. Epiphytic lichen biota of Prielbrusie national park (Northern Caucasus, Russia). *Nature Conservation Research*, 2021, vol. 6, no. 4, pp. 77-94. (In Russian) DOI: 10.24189/ncr.2021.048
- Ismailov A., Urbanavichus G., Vondrák J., Pouska V. An old-growth forest at the Caspian Sea coast is similar in epiphytic lichens to lowland deciduous forests in Central Europe. *Herzogia*, 2017, vol. 30, no. 1, pp. 103-125. DOI: 10.13158/hea.30.1.2017.103
- Ismailov A.B., Vondrak J., Urbanavichus G.P. The express-method of estimation of epiphytic lichens diversity. *Russian Journal of Forest Science*, 2019, no. 4, pp. 294-303. (In Russian) DOI: 10.1134/S0024114819030045
- Ismailov A.B. Lichens of high mountainous beech forests of the Republic of Dagestan. *Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*, 2020, vol. 54, no. 2, pp. 413-427. (In Russian) DOI: 10.31111/nsnr/2020.54.2.413
- Akaev B.A., ed. *Fizicheskaya geografiya Dagestana* [Physical geography of Dagestan]. Makhachkala, Shkola Publ., 1996, 382 p. (In Russian)

12. Aliev Kh.U., Ismailov A.B., Mallaliev M.M., Sadykova G.A. Klassifikatsiya i structura soobshchestv s uchastiem okhranyaemykh vidov dendroflory Samurskogo reliktoivogo lesa (Nizmennyi Dagestan) [Classification and structure of communities with protected tree species of the Samur Relic forest (Lowland Dagestan)]. *Materialy Mezhdunarodnoy shkoly-konferentsii molodykh uchenykh "Lesnaya nauka, molodezh', budushchee", Gomel', 2017* [Proceedings of the International school-conference "Forest science, young people, future", Gomel, 2017]. Gomel', 2017, pp. 19-23. (In Russian)
13. Abdurakhmanova Z.I., Sadykova G.A. Cenofloristic analysis of communities with dominance of *Pinus kochiana* Klotsch ex K. Koch. of the Gunib Plateau (Inner-mountain Dagestan). Fitoraznoobrazie Vostochnoi Evropy [Phytodiversity of Eastern Europe]. 2015, vol. 9, no. 2, pp. 112-122. (In Russian)
14. Aliev Kh.U. Phytocenotic and zoological assessment of the beech forests of Dagestan. *Botanical herald of the North Caucasus*, 2020, no. 2, pp. 7-17. (In Russian) DOI: 10.33580/2409-2444-2020-6-2-7-17
15. Hedenas H., Ericson L. Epiphytic macrolichens as conservation indicators: successional sequence in *Populus tremula* stands. *Biological Conservation*, 2000, vol. 93, iss. 1, pp. 43-53. DOI: 10.1016/S0006-3207(99)00113-5
16. Vondrák J., Malíček J., Palice Z., Coppins B., Kukwa M., Czarnota P., Sanderson N., Acton A. Methods for obtaining more complete species lists in surveys of lichen biodiversity. *Nordic Journal of Botany*, 2016, vol. 34, iss. 5, pp. 619-626. DOI: 10.1111/njb.01053

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Автор написал рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

The author wrote the manuscript and is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The author declares no conflict of interest.

ORCID

Азиз Б. Исмаилов / Aziz B. Ismailov <https://orcid.org/0000-0003-0563-0004>

Оригинальная статья / Original article

УДК 578.7

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-135-152

Ингибирующая активность водных экстрактов чайных композиций, индивидуальных ингредиентов для их составления и некоторых растений на репликацию вируса простого герпеса 2 типа *in vitro*

Елена И. Казачинская¹, Александр А. Чепурнов¹, Арсения А. Шелемба¹,
Сакинат А. Гусейнова², Магомед Г. Магомедов³, Юлия В. Кононова¹,
Владимир В. Романюк⁴, Александр М. Шестопалов¹

¹Научно-исследовательский институт вирусологии Федерального исследовательского центра фундаментальной и трансляционной медицины» Сибирского отделения Российской Академии наук (ФИЦ ФТМ СО РАН), Новосибирск, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

³Дагестанский государственный медицинский университет, Махачкала, Россия

⁴Научно-производственная фирма (НПФ) «Золотая долина», Новосибирск, Россия

Контактное лицо

Елена И. Казачинская, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФИЦ ФТМ СО РАН; 630559 Россия, г. Новосибирск, р/п Кольцово 32-1. Тел. +79095307441

Email lena.kazachinskaia@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1856-6147>

Формат цитирования

Казачинская Е.И., Чепурнов А.А., Шелемба А.А., Гусейнова С.А., Магомедов М.Г., Кононова Ю.В., Романюк В.В., Шестопалов А.М. Ингибирующая активность водных экстрактов чайных композиций, индивидуальных ингредиентов для их составления и некоторых растений на репликацию вируса простого герпеса 2 типа *in vitro* // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 135-152. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-135-152

Получена 27 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 1 августа 2022 г.

Принята 15 августа 2022 г.

Список сокращений

HSV-2 – Herpes simplex virus type 2; HSVs – Herpes Simplex Viruses; COVID-19 – coronavirus disease, 2019; SARS-CoV-2 – severe acute respiratory syndrome coronavirus 2; CMV – Cytomegalovirus; VZV – Herpes Zoster virus (Varicella Zoster virus); HIV – Human Immunodeficiency Virus; ЦПД – цитопатическое действие; БОЕ – бляшкообразующая единица; ТЦПД₅₀/мл – тканевая цитопатическая доза; СС₅₀ – 50%-ная цитотоксическая концентрация (50% cytotoxic concentration), ЕС₅₀ – 50%-ная эффективная концентрация (50% effective concentration); ЕС₁₀₀ – 100%-ная эффективная концентрация.

Резюме

Цель. Анализ *in vitro* ингибирующей активности водных экстрактов готовых чайных композиций, растительного сырья, а также растений из разных семейств на репликацию вируса простого герпеса 2 типа (HSV-2).

Материал и методы. Вирусный штамм MS HSV-2 был пассирован на культуре клеток *Vero*. Противовирусную (ингибирующую) активность водных экстрактов исследовали *in vitro* по классической схеме нейтрализации (инактивации) вируса.

Результаты. При сравнении с контрольными образцами водных экстрактов чаги и травы манжетки обыкновенной с 50%-ми эффективными концентрациями, равными 21,36±3,92 и 39,67±8,75 мкг/мл (по сухому сырью) против 10³ БОЕ/мл HSV-2, превосходящая ингибирующая активность (от 15,25±3,92 до 1,71±0,54 мкг/мл) выявлена для экстрактов чайных композиций на основе черного и зеленого чая, а также индивидуальных ингредиентов для их составления – черного чая, листьев мяты перечной, цветов лаванды узколистной и специи гвоздики. Из экстрактов, полученных из растений, не входящих в состав готовых чайных композиций, интерес представляют ферментированные листья кипрея узколистного (*Epilobium angustifolium* L., *Onagraceae*) и трава молочая двух видов *Euphorbia pilosa* L. и *E. esula* L. (*Euphorbiaceae*) с ингибирующей активностью в концентрациях 10,675±1,96; 2,29±0,57 и 1,71±0,54 мкг/мл, соответственно.

Заключение. Представленные результаты могут стать основой для поиска индивидуальных биологически активных веществ растительного происхождения, ингибирующих репликацию HSV-2, а также для разработки эффективных лекарственных препаратов в виде чайных напитков и/или составов для местного применения для снижения рецидивов хронического герпеса.

Ключевые слова

Чайные композиции, растительное сырье, водные экстракты, антивирусная активность, вирус простого герпеса 2 типа (Herpes simplex virus type 2, HSV-2).

Inhibitory activity of aqueous extracts of tea compositions, individual ingredients for their preparation and some plants against replication of *Herpes simplex virus type 2 in vitro*

Elena I. Kazachinskaia¹, Alexander A. Chepurnov¹, Arseniya A. Shelemba¹, Sakinat A. Guseinova², Magomed G. Magomedov³, Yulia V. Kononova¹, Vladimir V. Romanyuk⁴ and Alexander M. Shestopalov¹

¹Research Institute of Virology, Federal Research Centre of Fundamental and Translational Medicine, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Dagestan State Medical University, Makhachkala, Russia

⁴Zolotaya Dolina Research and Production Company, Novosibirsk, Russia

Principal contact

Elena I. Kazachinskaia, Doctor of Biology, Leading Researcher of the Research Institute of Virology, Federal Research Centre of Fundamental and Translational Medicine, Siberian Branch of Russian Academy of Sciences; r/p Koltsovo 32-1, Novosibirsk, Russia 630559.

Tel. +79095307441

Email lena.kazachinskaia@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1856-6147>

How to cite this article

Kazachinskaia E.I., Chepurnov A.A., Shelemba A.A., Guseinova S.A., Magomedov M.G., Kononova Yu.V., Romanyuk V.V., Shestopalov A.M. Inhibitory activity of aqueous extracts of tea compositions, individual ingredients for their preparation and some plants against replication of *Herpes simplex virus type 2 in vitro*. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 135-152. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-135-152

Received 27 June 2022

Revised 1 August 2022

Accepted 15 August 2022

Abbreviations list

HSV-2 – Herpes simplex virus type 2; HSVs – Herpes Simplex Viruses; COVID-19 – coronavirus disease, 2019; SARS-CoV-2 – severe acute respiratory syndrome coronavirus 2; CMV – Cytomegalovirus; VZV – Herpes Zoster virus (Varicella Zoster virus); HIV – Human Immunodeficiency Virus; CE – cytopathic effect; PFU – plaque - forming units; TCPD₅₀/ml – 50% tissue cytopathic doses; CC₅₀ – % cytotoxic concentration, EC₅₀ – 50% effective concentration; EC₁₀₀ – 100% effective concentration.

Abstract

Aim. *In vitro* analysis of the inhibitory activity of aqueous extracts of tea compositions, plant raw materials and as well as plants from different families against replication of Herpes simplex virus type 2.

Material and Methods. The viral strain MS of HSV-2 was passivated on *Vero* cell culture. Antiviral (inhibitory) activity of aqueous extracts was studied *in vitro* according to the classical scheme of neutralization (inactivation) of the virus.

Results. For comparison we used control samples of aqueous extracts of Chaga mushroom (*Inonotus obliquus*) and grass of *Alchemilla vulgaris* L. with EC₅₀ equal to 21.36±3.92 and 39.67±8.75 µg/ml (for dry raw materials) versus 10³ PFU/ml HSV-2. As a result the prevailing activity (from 15.25±3.92 to 1.71±0.54 µg/ml) was identified for extracts of tea compositions based on black and green tea, as well as individual ingredients for their composition – black tea, leaves of *Mentha piperita* L., flowers of *Lavandula angustifolia* Mill. and clove spices (*Syzygium aromaticum* L.). Extracts obtained from plants that are not part of tea compositions of interest are fermented leaves of *Epilobium angustifolium* L. (*Onagraceae*) and grass of two species *Euphorbia* (*E. pilosa* L. and *E. esula* L., *Euphorbiaceae*) with inhibitory activity at concentrations of 10.675±1.96; 2.29±0.57 and 1.71±0.54 µg/ml, respectively.

Conclusion. The results presented can become the basis for the search for individual biologically active substances of plant origin that inhibit HSV-2 replication as well as for the development of effective medicines in the form of tea beverages and/or formulations for topical use to reduce relapses of chronic herpes.

Key Words

Tea compositions, raw materials of herbs, aqueous extracts, antiviral activity, Herpes simplex virus type 2, HSV-2.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время на фоне продолжающейся борьбы с COVID-19 и глобальным распространением новых генетических вариантов SARS-CoV-2 [1] появились данные о том, что иммуносупрессивная терапия с использованием кортикостероидов и блокаторов цитокинов для контроля синдрома «цитокинового шторма» в тяжелых случаях коронавирусной болезни повышает риск проявления оппортунистических инфекций, вызванных такими микроорганизмами как высшие аэробные плесневые грибы рода *Aspergillus* spp., дрожжеподобные грибы родов *Candida* spp., *Cryptococcus neoformans* и *Pneumocystis jiroveci* (carinii), круглые черви рода *Strongyloides stercoralis*, туберкулезные микобактерии *Mycobacterium tuberculosis*, внутриклеточный паразитический одноклеточный эукариот *Toxoplasma gondii*, а также герпесвирусы (HSVs) разных видов, например, Цитомегаловирус (CMV) и Herpes Simplex Virus (HSV) [2; 3]. У переболевших COVID-19 отмечается увеличение числа диагнозов опоясывающего лишая, вызываемого герпесвирусом вида *Varicella Zoster* (VZV) [4]. Активация человеческого герпеса 6 типа (Human Herpes 6, HHV-6) способствует усугублению иммунодефицитных состояний у переболевших COVID-19 и проявлению розового отрубевидного лишая (*Pityriasis rosea*), вызываемого дрожжеподобным грибом *Malassezia furfur* [5]. Seeßle с соавт. обнаружили высокую частоту реактивации HSV-1 (83,3%, 15 из 18 случаев) у пациентов COVID-19, подключенных к аппарату искусственной вентиляции легких [6]. Описан герпесный энцефалит при активации HSV-1 с подозрением на предшествующую инфекцию COVID-19 [7] и ко-инфекция HSV-2 с HIV на фоне коронавирусной болезни [8]. Кроме того, Al-Dwairi с соавт. сообщили о клиническом случае герпетического кератита, который произошел через 2 дня после вакцинации мРНК SARS-CoV [9].

Вирусы простого герпеса (HSVs) эволюционировали совместно с человеком в течение многих тысяч лет и имеют высокую распространенность среди населения во всем мире [10]. HSV-1, HSV-2 и VZV относятся к роду *Simplexviruses* (подсемейства *Alphaherpesvirinae*) семейства *Herpesviridae* и имеют односегментный линейный ДНК-геном с низкой частотой мутаций [11]. Инфицирование людей HSV-1 (с лабиальной формой инфекции) во всем мире составляет 67%, в то время как HSV-2 (с генитальной формой инфекции) встречается реже – этим вирусом заражено ~11% населения мира с самой высокой распространенностью в Африке [12]. Тем не менее, HSV-2 вызывает одну из наиболее распространенных инфекций, передающихся половым путем. По данным ВОЗ, во всем мире почти 492 миллиона человек в возрасте 15–49 лет хронически инфицированы HSV-2 [13]. HSV-2 вызывает рецидивирующие болезненные поражения гениталий, что часто связано с негативными психосоциальными последствиями, такими как стыд, тревога и депрессия [14]. Женщины в два раза чаще заражаются HSV-2 [15] и инфекция может передаваться при родах от матери к младенцу с тяжелыми последствиями для него [16]. HSV-2 в значительной степени связан с повышенным риском приобретения и передачи ВИЧ (HIV). По оценкам, в 2009–2018 гг. во всем мире 5,6 (4,5–7,0) миллиона случаев гетеросексуальной ВИЧ-инфекции были обусловлены рецидивами HSV-2 [17]. Есть предположение, что HSV-2

является кофактором высокого риска развития инвазивной карциномы шейки матки при сопутствующем заражении вирусом папилломы человека (Human papillomavirus, HPV) [18]. Несмотря на успех в разработке вакцин для профилактики ветряной оспы (у детей) и снижения риска проявления, опоясывающего лишая (у взрослых), вызываемых одним и тем же этиологическим агентом – Herpes Zoster virus (VZV), на сегодняшний день не существует эффективной вакцины против HSV-1 или HSV-2 [19]. Многочисленные наружные гликопротеины вирусных частиц способствуют уклонению HSV-1 и HSV-2 от факторов иммунного ответа [10]. Эти патогены устанавливают пожизненную латентную инфекцию в тройничных или пояснично-крестцовых ганглиях, которая может быть реактивирована при определенных физиологических и психологических стрессах, усталости, ультрафиолетовом облучении, физических травмах, аномальном уровне гормонов, иммуносупрессии, менструации, лихорадке и инфекциях верхних дыхательных путей, вызванных другими патогенами. Не существует средств для полной элиминации HSV-1 и HSV-2 из организма. Известные противовирусные препараты (ацикловир и родственные ему синтетические нуклеозидные аналоги, а также ингибиторы ДНК-полимеразы) обычно используются для предотвращения, сокращения или уменьшения тяжести реактивации латентных герпесвирусов [20]. В последнее время сообщается о некоторых ограничениях использования этих препаратов, в основном, связанных как с их долгосрочной токсичностью, так и вирусной резистентностью [20; 21].

На основании научных данных известно, что растительные препараты могут быть эффективными средствами лечения, поскольку содержащиеся в них компоненты действуют через различные механизмы, подавляя экспрессию вирусных генов на поздней стадии вирусной инфекции или ингибируя кальцевые каналы, что потенциально усложняет развитие резистентности патогенов [22]. Например, противовирусная активность флавоноидов (растительных полифенолов) изучается с 1990-х гг., после получения Mucisc соавт.: результатов на клеточной культуре (*in vitro*) по синергическому эффекту на подавление репликации HSV-1 и HSV-2 ацикловира с такими веществами как кверцетин, кверцитрин (кверцетин-3-L-рамнозид) и апигенин [23], выделяемыми из различных видов растений. Биологически активные полифенольные соединения (катехины и теафлавины) в изобилии содержатся в сырье зеленого и черного чая [24], а также и других растениях [25].

Исследование противовирусных свойств природных веществ, получаемых при употреблении чая, может также стать прогрессом в поиске эффективных средств альтернативного лечения при HSV-2. В нескольких исследованиях было показано, что сложный эфир эпигаллокатехина и галловой кислоты – эпигаллокатехин-3-галлат (Epigallocatechin-3-Gallate, EGCG), который является основным и наиболее биологически активным полифенолом, содержащимся в экстрактах чая, обладает противовоспалительными свойствами и защитным действием против повреждения нейронов [26]. Кроме того, есть сообщения об ингибирующем эффекте растительных полифенольных соединений на репликацию некоторых герпесвирусов, в том числе HSV-1 и HSV-2, Epstein-Barr virus (Human gammaherpesvirus 4), а также вирусов из других

семейств – птичьего гриппа H5N1, гепатитов В и С, HIV-1, денге серотипа 2 (DENV-2), Сендай (Sendai virus), Коксаки (Coxsackie B virus type 1), Чикунгунья (Chikungunya virus), вируса Японского энцефалита (Japanese encephalitis virus) [27], а также SARS-CoV [28] и SARS-CoV-2 [29].

Целью данного исследования был анализ *in vitro* ингибирующей активности водных экстрактов готовых чайных композиций и растительного сырья (индивидуальных ингредиентов для их составления), а также растений из разных семейств на репликацию HSV-2.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Чайные композиции и растительное сырье (ингредиенты для чайных композиций) использовали такие же, как описано нами ранее [30]. Разработка и производство чайных композиций ООО НПФ «Золотая долина», г. Новосибирск. Шесть готовых чайных композиций, не содержащих ароматизаторов, из них два вида на основе зеленого чая, три вида на основе черного чая и один на основе цветов *гибискуса* с добавлением растительного сырья: листьев *мяты перечной*, цветов *лаванды*, кожуры апельсина, семян *аниса* и *тмина*, травы *тимьяна алтайского*, специй *гвоздики* и *корицы*, корня *дягиеля*, ягод *клюквы*, лишайника вида *цетрария*. Все растительное сырье и специи (2020 г. заготовки и закупки) предоставлены ООО НПФ «Золотая долина» (г. Новосибирск). Места сбора или стран-поставщик растительного сырья указаны в работе [30].

Растения, не входящие в состав готовых чайных композиций, были собраны авторами в летние сезоны 2019–2020 гг. Плодовое тело базидиального гриба *чага* (*Inonotus obliquus*, *Basidiomycota*) и листья *кипрея узколистного* (*Epilobium angustifolium* L., *Onagraceae*) – Салаирский кряж, Маслянинский район Новосибирской области). Плодовое тело базидиального гриба *рейши* (*Ganoderma lucidum*, *Basidiomycota*) – Алтайский край. Трава *молочая* (*Euphorbia pilosa* L. (*Euphorbiaceae*)), трава *манжетки обыкновенной* (*Alchemilla vulgaris* L., *Rosaceae*), трава *водосбора* (*Aquilegia* L., *Ranunculaceae*), первые молодые листья *чемерицы* (*Veratrum* L., *Melanthiaceae*), трава *шувльци косматой* (*Schulzia crinita* Pall., *Apiaceae*), хвоя с «колосками» *пыльцы можжевельника сибирского* (*Juniperus sibirica* Burgsd., *Cupressaceae*) – Горный Алтай, урочище Манас (выше села Эдиган). Трава *полыни сизой* (*Artemisia glauca* Pall., *Asteraceae*), трава *донника лекарственного* (*Melilotus officinalis* L., *Fabaceae*), трава *молочая* (*E. esula* L., *Euphorbiaceae*) – село Уртам Томской области. Трава *молочая* (*E. esula* L., *Euphorbiaceae*) – берег озера Хорошее в Карасукском районе Новосибирской области. Ферментация листьев *кипрея узколистного* проведена сотрудниками ООО НПФ «Золотая долина» (г. Новосибирск). Под определением «трава» подразумевается наземная часть растения, состоящая из стебля, листьев и соцветий.

Приготовление водных экстрактов описано в работе [30].

Контрольные образцы

Использовали водные экстракты измельченного плодового тела базидиального гриба *чага* (*Inonotus*

obliquus, *Basidiomycota*) и травы *манжетки обыкновенной* (*Alchemilla vulgaris* L., *Rosaceae*), т.к. для таких препаратов описана активность против HSV-2 *in vitro* [31; 32].

Культура клеток

Перевиваемую культуру клеток *Vero* (клетки почки *африканской зеленой мартишки*) из собственной коллекции ФИЦ ФТМ СО РАН культивировали на питательной среде Игла MEM с L-глутамином (Биолот, Россия) с добавлением 1% Antibiotic Antimycotic Solution (SIGMA Life Science, Израиль) и 10% эмбриональной сыворотки крови крупного рогатого скота (КРС) (Capricorn Scientific, ФРГ).

Вирус

Штамм MS HSV-2, полученный из Американской коллекции вирусных штаммов и описанный в работе [33], ранее был любезно предоставлен авторам д.-ром М.А. Суслопаровым для исследования ингибирующей активности растительных и химически синтезированных препаратов [31; 34]. HSV-2 хранился в виде мозговой суспензии инфицированных мышечных сосунков линии Balb/c при минус 80°C. Вирусный препарат нарабатывали «слепым» пассажем на перевиваемой культуре клеток *Vero*, выращенных до монослоя в полистироловых культуральных флаконах объемом 175 см² на питательной среде с 2% прогретой эмбриональной сыворотки крови крупного рогатого скота (КРС).

Цитотоксичность приготовленных экстрактов определяли по значениям 50%-ной цитотоксической концентрации как описано [30].

Противовирусную (ингибирующую) активность

приготовленных экстрактов против HSV-2 исследовали *in vitro* (в четырех повторах в двух независимых экспериментах) по классической схеме нейтрализации (инактивации) вируса, как нами описано недавно для исследования таких же препаратов на ингибирующую активность против SARS-CoV-2 [30]. Кратко: перед нанесением на монослой клеток *Vero*, выращенных в 96-луночных планшетах, растительные экстракты в объеме 100 мкл/лунка (с разведения от 1/2 двойным шагом, т.е. с 50 мг/мл исходной концентрации по сухому веществу) предварительно инкубировали с инфекционным вирусом в течение 1 часа при 37°C, а затем наносили на монослой клеток. После инкубации на клетках смеси экстрактов с вирусом в течение 1 часа при 37°C, монослой отмывали и оставляли в поддерживающей питательной среде до появления ЦПД в контрольных лунках.

Учет результатов по ингибированию репликации HSV-2 проводили визуально при наблюдении в инвертированный микроскоп (Микромед, Россия) при 10-кратном увеличении. Результат оценивали в соответствии с «Руководством....» [35].

Статистическую обработку результатов проводили с применением общепринятого метода Спирмена-Кербера в программе Excel при 95%-ном уровне надежности ($p \leq 0.05$).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ**1. Оценка цитотоксичности приготовленных водных экстрактов**

Согласно данным литературы, цитотоксичность любых препаратов проверяется на культуре клеток, чувствительных к вирусу, выбранному для анализа ингибирования его репликации [36]. Мы использовали культуру клеток *Vero* (рис. 1 а), подходящую для эффективной репликации HSV-2 как описано нами ранее [34] и наблюдали токсичное влияние растительных экстрактов на клеточный монослой в течение 5-ти суток. Определение CC_{50} в мл на 2-е сутки наблюдения (это время совпадает с проявлением ЦПД вируса на клетки с выбранной для работы инфекционной дозой в 50% лунок) показало, что, в основном, водные экстракты оказались мало токсичны для клеток *Vero* в концентрациях по сухому веществу – в диапазоне 100,0–25,0 мг/мл медианных значений или

от 18750,0±4629,98 до 93750,0±12249,77 мкг/мл средних значений с доверительными интервалами при 95%-ном уровне надежности ($p \leq 0.05$) (рис. 2, табл. 1). Тем не менее, наиболее цитотоксичными из всех тестируемых препаратов оказались экстракты специи гвоздики (с $CC_{50}=18750,0 \pm 4629,98$ мкг/мл); травы *молочая* вида *E. esula* L., собранной рядом с селом Уртам Томской обл. ($CC_{50}=20312,5 \pm 4482,96$ мкг/мл); черного чая из Непала ($CC_{50}=21875,0 \pm 4009,68$ мкг/мл); черного чая из Шри-Ланка ($21875,0 \pm 4009,68$ мкг/мл); черного чая из Аргентины ($CC_{50}=28125,0 \pm 6124,89$ мкг/мл). Для остальных экстрактов отмечена менее заметная токсичность для клеток – от 31250,0±8019,36 мкг/мл для черного чая из Вьетнама и Индии и до 93750,0±12249,77 мкг/мл, например, для экстрактов листьев *мяты перечной*, зеленого чая из Китая, семян *тмина* и травы *водосбора* (рис. 2, табл. 1).

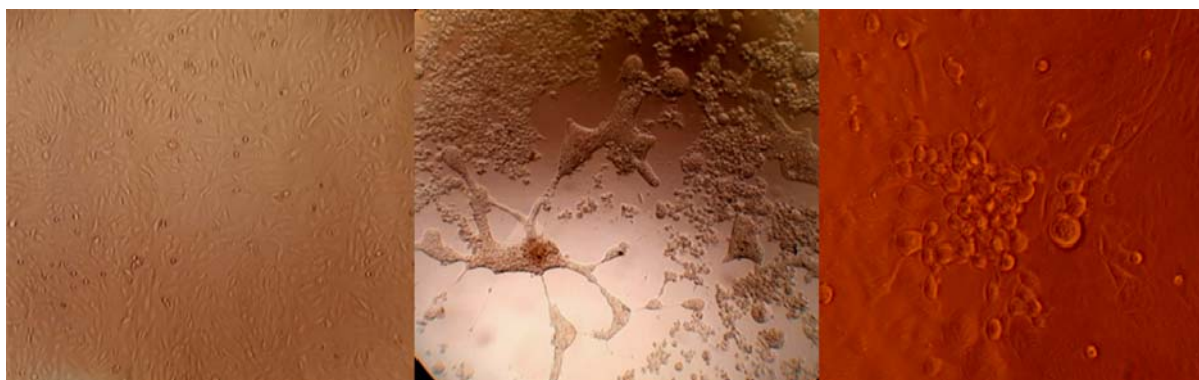
а**б****с**

Рисунок 1. Культура клеток *Vero* (фото авторов).

Примечание: **а** – монослой чистой культуры клеток; **б** – 100%-цитопатический эффект HSV-2 на инфицированные клетки;

с – одна БОЕ в лунке 96-луночного культурального планшета при наблюдении в световой микроскоп при 10-кратном увеличении

Figure 1. *Vero* cell culture (photo by the authors).

Note: **a** – monolayer of *Vero* cell culture; **b** – 100% cytopathic effect of the HSV-2 on infected cells; **c** – one PFU in the well of a 96-well culture plate when observed in a light microscope at 10x magnification

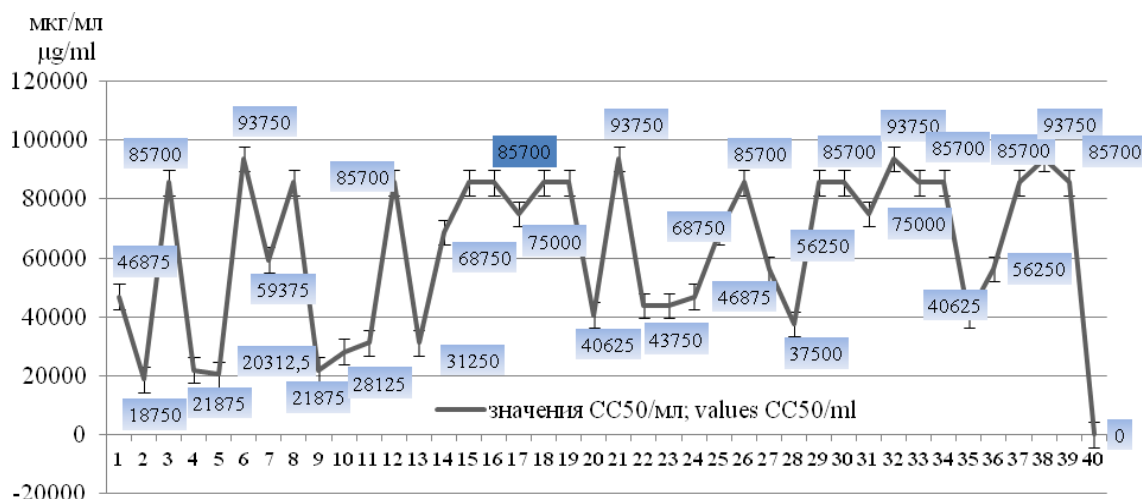


Рисунок 2. Результаты исследования цитотоксичности водных экстрактов чайных композиций и растительного сырья на культуре клеток *Vero*

Figure 2. Results of the study of cytotoxicity of aqueous extracts of tea compositions and plant raw materials on *Vero* cell culture

Примечание: значения CC_{50} представлены в мкг/мл средних значений с доверительными интервалами при уровне надежности 95% ($p \leq 0,05$). Цифры на горизонтальной линии соответствуют следующим образцам: 1 – трава *молочая* (*Euphorbia pilosa* L., *Euphorbiaceae*), место сбора Горный Алтай, урочище Манас (выше села Эдиган); 2 – специя гвоздика (*Syzygium aromaticum* L.,

Myrtaceae); 3 – цветы лаванды (*Lavandula angustifolia* MILL., Lamiaceae); 4 – черный чай из Непала; 5 – трава молочая (*E. esula* L., Euphorbiaceae), место сбора Томская обл., село Уртам); 6 – листья мяты перечной (*Mentha piperita* L., Lamiaceae); 7 – чайная композиция №3 (черный чай+трава тимьяна алтайского+специя гвоздика); 8 – чайная композиция №1 (зеленый чай+листья мяты перечной+цветы лаванды); 9 – черный чай из Шри-Ланка; 10 – черный чай из Аргентины; 11 – черный чай из Вьетнама; 12 – ферментированные листья кипрея узколистного (*Epilobium angustifolium* L., Onagraceae); 13 – черный чай из Индии; 14 – чайная композиция №4 (черный чай+семена тмина+корень дягиля); 15 – чайная композиция №5 (черный чай+ягоды клюквы+цетрария); 16 – измельченное плодовое тело чаги *Inonotus obliquus* (Basidiomycota); 17 – чайная композиция №2 (зеленый чай+кожура апельсина+семена аниса); 18 – трава тимьяна алтайского (*Thymus altaicus*, Lamiaceae); 19 – трава манжетки обыкновенной (*Alchemilla vulgaris* L., Rosaceae); 20 – специя корица (*Cinnamomum cassia* L., Lauraceae); 21 – зеленый чай из Китая; 22 – ягоды клюквы (*Oxycoccus*, Ericaceae); 23 – трава молочая (*E. esula* L., Euphorbiaceae), место сбора Карасукский район Новосибирской области, берег озера Хорошее); 24 – гриб рейши (*Ganoderma lucidum*, Basidiomycota); 25 – семена бадьяна (*Illicium anisatum* L., Illiciaceae); 26 – корень дягиля (*Angelica archangelica* L., Apiaceae); 27 – трава полыни серой (*Artemisia glauca* Pall., Asteraceae); 28 – чайная композиция №6 (цветы гибискуса+кожура апельсина+специя корица); 29 – семена аниса (*Pimpinella anisum* L., Apiaceae); 30 – хвоя с «колосками» пыльцы можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd., Cupressaceae); 31 – лишайник цетрария (*Cetraria islandica* L., Parmeliaceae); 32 – семена тмина (*Carum carvi* L., Apiaceae); 33 – первые листья чемерицы (*Veratrum* L., Melanthiaceae); 34 – цветы гибискуса (*Hibiscus sabdariffa* L., Malvaceae); 35 – корка апельсина (*Citrus sinensis* L., Rutaceae); 36 – корень солодки голой (*Glycyrrhiza glabra* L., Fabaceae); 37 – трава шульци косматой (*Schulzia crinite* Pall., Apiaceae); 38 – трава водосбора (*Aquilegia* L., Ranunculaceae); 39 – трава донника лекарственного (*Melilotus officinalis* L., Fabaceae); 40 – отрицательный контроль: кипяченая дистиллированная вода и ростовая среда для клеток Vero (1/1 по объему). Под определением «трава» подразумевается наземная часть растения, состоящая из стебля, листьев и соцветий. На темном фоне представлен показатель CC_{50} в мкг/мл контрольных образцов: 16 – измельченное плодовое тело чаги (*Inonotus obliquus*, Basidiomycota) и 19 – трава манжетки обыкновенной (*Alchemilla vulgaris* L., Rosaceae), соответственно

Note: CC_{50} values are presented in $\mu\text{g/ml}$ of average values with confidence intervals at 95% reliability level ($p < 0.05$). The numbers on the horizontal line correspond to the following samples: 1 – grass of *Euphorbia pilosa* L. (Euphorbiaceae), gathering place Gorny Altai, Manas tract (above the village of Edigan); 2 – spice clove (*Syzygium aromaticum* L., Myrtaceae); 3 – flowers of *Lavandula angustifolia* Mill. (Lamiaceae); 4 – black tea from Nepal; 5 – grass of *Euphorbia esula* L. (Euphorbiaceae), gathering place Tomsk region (near with village of Urtam); 6 – leaves of *Mentha piperita* L., Lamiaceae); 7 – tea compositions №3 (black tea+grass of *Thymus altaicus*+spice clove); 8 – tea compositions №1 (green tea+leaves of *Mentha piperita* L.+flowers of *Lavandula angustifolia* MILL.); 9 – black tea from Sri Lanka; 10 – black tea from Argentina; 11 – black tea from Vietnam; 12 – fermented leaves of *Epilobium angustifolium* L. (Onagraceae); 13 – black tea from India; 14 – tea compositions №4 (black tea+seeds of *Carum carvi* L.+root of *Angelica archangelica* L.); 15 – tea compositions №5 (black tea+berries of *Oxycoccus*+lichen *Cetraria islandica* L.); 16 – crushed fruit body of *Inonotus obliquus* (Basidiomycota); 17 – tea compositions №2 (green tea+peel of *Citrus sinensis* L.+seeds of *Pimpinella anisum* L.); 18 – grass of *Thymus altaicus* (Lamiaceae); 19 – grass of *Alchemilla vulgaris* L. (Rosaceae); 20 – spice cinnamon (*Cinnamomum cassia* L., Lauraceae); 21 – green tea from China; 22 – berries of *Oxycoccus* (Ericaceae); 23 – grass of *E. esula* L. (Euphorbiaceae), the gathering place is Karasuksky district of Novosibirsk region, the shore of lake Khoroshee); 24 – *Ganoderma lucidum* (Basidiomycota); 25 – seeds of *Illicium anisatum* L. (Illiciaceae); 26 – root of *Angelica archangelica* L. (Apiaceae); 27 – grass of *Artemisia glauca* Pall. (Asteraceae); 28 – tea compositions № 6 (flowers of *Hibiscus sabdariffa* L.+peel of *Citrus sinensis* L.+ spice cinnamon; 29 – seeds of *Pimpinella anisum* L. (Apiaceae); 30 – «paws» with pollen of *Juniperus sibirica* Burgsd., (Cupressaceae); 31 – lichen species *Cetraria islandica* L. (Parmeliaceae); 32 – seeds of *Carum carvi* L. (Apiaceae); 33 – young first leaves of *Veratrum* L. (Melanthiaceae); 34 – flowers of *Hibiscus sabdariffa* L. (Malvaceae); 35 – peel of *Citrus sinensis* L. (Rutaceae); 36 – root of *Glycyrrhiza glabra* L. (Fabaceae); 37 – grass of *Schulzia crinite* Pall. (Apiaceae); 38 – grass of *Aquilegia* L. (Ranunculaceae); 39 – grass of *Melilotus officinalis* L. (Fabaceae); 40 – negative control: boiled distilled water and growth medium for Vero cells (1/1 by volume). The definition of «grass» refers to the ground part of the plant, consisting of a stem, leaves and inflorescences. The CC_{50}/ml values in $\mu\text{g/ml}$ of control samples are presented on a dark background: No.16 – crushed fruit body of *Inonotus obliquus* (Basidiomycota) and No.19 – grass of *Alchemilla vulgaris* L. (Rosaceae), accordingly

Известно, что природные вещества обладают меньшей токсичностью, чем фармакологические химически синтезированные препараты [21]. Выявленные нами значения $CC_{50}/\text{мл}$ для готовых чайных композиций на основе черного и зеленого чая оказались в диапазоне концентраций от $87500,0 \pm 16038,37$ до $37500,0 \pm 9259,96$ мкг/мл (рис. 2 табл. 1), что подтверждает низкую цитотоксичность водных растительных экстрактов. По данным литературы, например, при исследовании ингибирующей активности против HSV-1 и HSV-2 водных экстрактов, содержащих полынь метельчатую (*Artemisia capillaries* Thunb., Asteraceae), ревень лекарственный (*Rheum officinale* Baillon, Polygonaceae) и гардению жасминовидную (*Gardenia jasminoids* Ellis, Rubiaceae), показано, что эти препараты не проявляли цитотоксического эффекта на культуру клеток при концентрации 500 мкг/мл или ниже и имели среднее значение $CC_{50} = 850,7 \pm 1,7$ мкг/мл [37].

2. Исследование ингибирующей активности водных экстрактов растительного сырья на репликацию HSV-2 «Урожай» HSV-2 от «слепого пассажира» при инфицировании монослоя клеток Vero, выращенных в культуральных флаконах объемом 175 см², 10%-ной суспензией мозга инфицированных мышей-сосунков

линии Valb/c, собирали при 100%-ном цитопатическом действии вируса на чувствительные клетки, когда они округляются и/или сливаются в синцитии (рис. 1 b), но еще прикреплены к поверхности ростового флакона или лунки планшета. Инфекционный титр HSV-2 в супернатанте питательной среды от разрушенных 3-х кратным замораживанием/оттаиванием инфицированных клеток Vero выражали в БОЕ/мл, т.к. цитопатическое действие этого вируса легко идентифицируется на монослое инфицированных клеток до одной БОЕ, состоящей из нескольких инфицированных клеток (рис. 1 c). Мы использовали HSV-2 в разведении 10^{-3} супернатанта, что в данных экспериментах соответствовало инфекционному титру 10^3 БОЕ/мл или 100 тканевых цитопатических доз (ТЦПД₅₀) в 50% лунок в объеме 100 мкл лунки 96-луночного планшета, как принято в соответствии с «Руководством...» [35]. Оценивали как общепринятую 50%-ную ингибирующую (эффективную) концентрацию (EC_{50} в мкг/мл), так и 100%-ный антивирусный эффект, т.к. этот показатель также встречается в научной литературе при описании подходов к поиску растительных препаратов, подавляющих инфекционность HSV-2 [38].

В качестве основного контрольного образца использовали водный экстракт измельченного плодового тела *чагу* (*I. obliquus*) с ранее выявленной нами активностью аналогичного препарата *in vitro* против используемого штамма MS HSV-2 [31]. По литературным данным широкая биологическая активность *I. obliquus* связана с полисахаридами, но механизмы их действия пока находятся на стадии изучения. При этом отмечается низкая цитотоксичность препаратов этого гриба из семейства *Basidiomycota* и факт, что из-за различий в среде обитания и методах экстракции состав и концентрации полученных полисахаридов не одинаковы [39]. В качестве дополнительного контрольного образца использовали водный экстракт травы *манжетки обыкновенной* (*Alchemilla vulgaris* L.), собранной в горном Алтае (Чемальский район Республики Алтай, выше села Эдиган в урочище Манас у подножия горы Кабарга (51°5'22"N 86°32'1"E), т.к. ранее Мазурковой с соавт. описана противогерпетическая активность экстрактов разных частей этого растения, собранного также в горном Алтае, но на Семинском перевале (51°2'43"N 85°36'13"E) [32].

В результате, по данным, представленным на рис. 3 а и в табл. 1 видно, что при сравнении с контрольными образцами водных экстрактов *I. obliquus* и *A. vulgaris* L. с EC_{50} равной 21,36±3,92 и 39,66±8,75 мкг/мл, соответственно, против 10^3 БОЕ/мл HSV-2, приблизительно равная ингибирующая активность выявлена для экстрактов готовой чайной композиции №2 на основе зеленого чая с добавлением кожуры *апельсина* и семян *аниса* (с EC_{50} =22,88±2,99 мкг/мл), а также экстрактов сырья для приготовления чайных композиций – это трава *тимьяна алтайского* с EC_{50} =30,51±7,82 мкг/мл, зеленый чай из Китая и кора корицы (пряность) с EC_{50} =61,03±15,66 мкг/мл.

Превосходящая ингибирующая активность экстрактов *I. obliquus* и *A. vulgaris* L. против 10^3 БОЕ/мл HSV-2 обнаружена как для экстрактов готовых чайных композиций: состав №3 (черный чай+трава *тимьяна алтайского*+специя гвоздика) с EC_{50} =3,81±1,38 мкг/мл; состав №1 (зеленый чай+листья *мяты перечной*+цветы *лаванды*) с EC_{50} =5,34±0,98 мкг/мл; состав №4 (черный чай+семена *тмина*+корень *дягиеля*) с EC_{50} =13,73±2,99 мкг/мл и состав №5 (черный чай+ягоды *клюквы*+*цетрария*) с EC_{50} =15,25±3,92 мкг/мл, так и для экстрактов используемого растительного сырья для составления чайных композиций – это пряность гвоздика и цветы *лаванды* с EC_{50} =1,71±0,54 мкг/мл, черный чай из Непала с EC_{50} =1,90±0,49 мкг/мл, листья *мяты перечной* с EC_{50} =2,476±0,55 мкг/мл; черные чаи из Шри-Ланка, Аргентины, Вьетнама и Индии с EC_{50} =7,63±1,96, 9,15±2,26, 9,15±2,26 и 12,20±3,92 мкг/мл, соответственно (рис. 3 а, табл. 1).

Для экстрактов других растений, не входящих в состав готовых чайных композиций и исследованных в рамках антивирусной активности против 10^3 БОЕ/мл HSV-2, превосходящая ингибирующая активность контрольных образцов выявлена для экстракта ферментированных листьев *кипрея узколистного* (*Epilobium angustifolium* L., *Onagraceae*) с EC_{50} =10,675±1,96 мкг/мл. Но более высокая антигерпетическая активность с EC_{50} =1,71±0,54 и 2,285±0,57 мкг/мл (рис. 3 а, табл. 1), соответственно, обнаружена для экстрактов травы *молочая* двух видов – *Euphorbia pilosa* L. и *E. esula* L. (*Euphorbiaceae*),

собранных в урочище Манас Горного Алтая и рядом с селом Уртам в Томской области.

Результаты по низкой ингибирующей активности других экстрактов со значениями EC_{50} , превышающими 100,0 мкг/мл, т.е. в диапазоне концентраций от 134,27±35,02 до 5078,13±1120,74 мкг/мл и от 9375,0±2314,99 до 40625,0±8965,92 мкг/мл, соответственно, представлены на рис. 3 б, с. и в табл. 1.

По данным, представленным на рис. 4 а, б и в табл. 1 также видно, что 100%-ный ингибирующий эффект на 10^3 БОЕ/мл HSV-2 и выявленные показатели EC_{100} /мл водных экстрактов, в основном, коррелировали с показателями EC_{50} /мл этих препаратов. При сравнении с диапазоном показателей инактивации вируса экстрактами травы *манжетки обыкновенной* (EC_{100} =366,20±47,85 мкг/мл) и *чагу* (EC_{100} =683,59±125,30 мкг/мл), по убывающей активности препараты можно распределить следующим образом: экстракты *молочая* вида *E. pilosa* L., произрастающего в горном Алтае (с EC_{100} =42,71±7,83 мкг/мл), специи гвоздики (с EC_{100} =79,39±17,51 мкг/мл), цветов *лаванды* (с EC_{100} =91,55±11,96 мкг/мл), ферментированных листьев *кипрея узколистного* и травы *молочая* вида *E. esula* L., произрастающего в Томской области (с EC_{100} =183,10±23,93 мкг/мл), травы *тимьяна алтайского* и пряности корицы с EC_{100} =341,79±62,65 мкг/мл, листьев *мяты перечной* (с EC_{100} =683,59±125,30 мкг/мл). Противовирусная активность экстрактов черного чая из Непала, Шри-Ланка, Индии Шри-Ланка, Индии, Вьетнама и Аргентины оказалась выявлена с показателями EC_{100} =85,44±15,66, 170,90±31,32, 170,90±31,32, 195,31±62,65 и 207,52±56,47 мкг/мл, соответственно.

Готовые чайные композиции, кроме №6 (состав: цветы *гибискуса*+кожура *апельсина*+специя корица), свежеприготовленные в объеме 150 мл в стеклянных емкостях и используемые для исследования при остывании до комнатной температуры в объеме 1 мл (т.е. 13,33 мг/мл или 13333,33 мкг/мл) в лунках 24-луночных планшетов с добавлением 1 мл питательной среды для монослоя клеток, на 100% ингибировали репликацию препарата HSV-2 с инфекционным титром 10^3 БОЕ/мл. Этот результат соотносится с показателями цитотоксичности (CC_{50} /мл) (рис. 2) и данными по эффективным концентрациям (EC_{50} /мл и EC_{100} /мл) этих чайных композиций, представленными на рис. 3 а,б,с, рис. 4 а,б и табл. 1, соответственно.

Появление устойчивых к лекарственным препаратам штаммов HSV-2 определяет острую необходимость в разработке новых противогерпетических препаратов с различными механизмами действия [22]. Идет постоянный поиск альтернативной или дополнительной стратегии в лечении этой инфекции. Исследуются вещества, способные ингибировать репликацию HSV-2 *in vitro* с эффективностью, сравнимой с эффективностью референтного антигерпетического препарата ацикловира [40]. Hassan с соавт. показали, что эфирное масло, полученное из травы *тимьяна* вида *Thymus bovei* Benth., произрастающего в Египте, обладает *in vitro* очевидным ингибирующим действием с EC_{50} =1,92 мкг/мл на репликацию HSV-2 (с инфекционным титром 10^2 ТЦПД₅₀/мл) в культуре клеток *Vero* при сравнении с активностью ацикловира с EC_{50} =1,94 мкг/мл против такой же инфекционной дозы вируса.

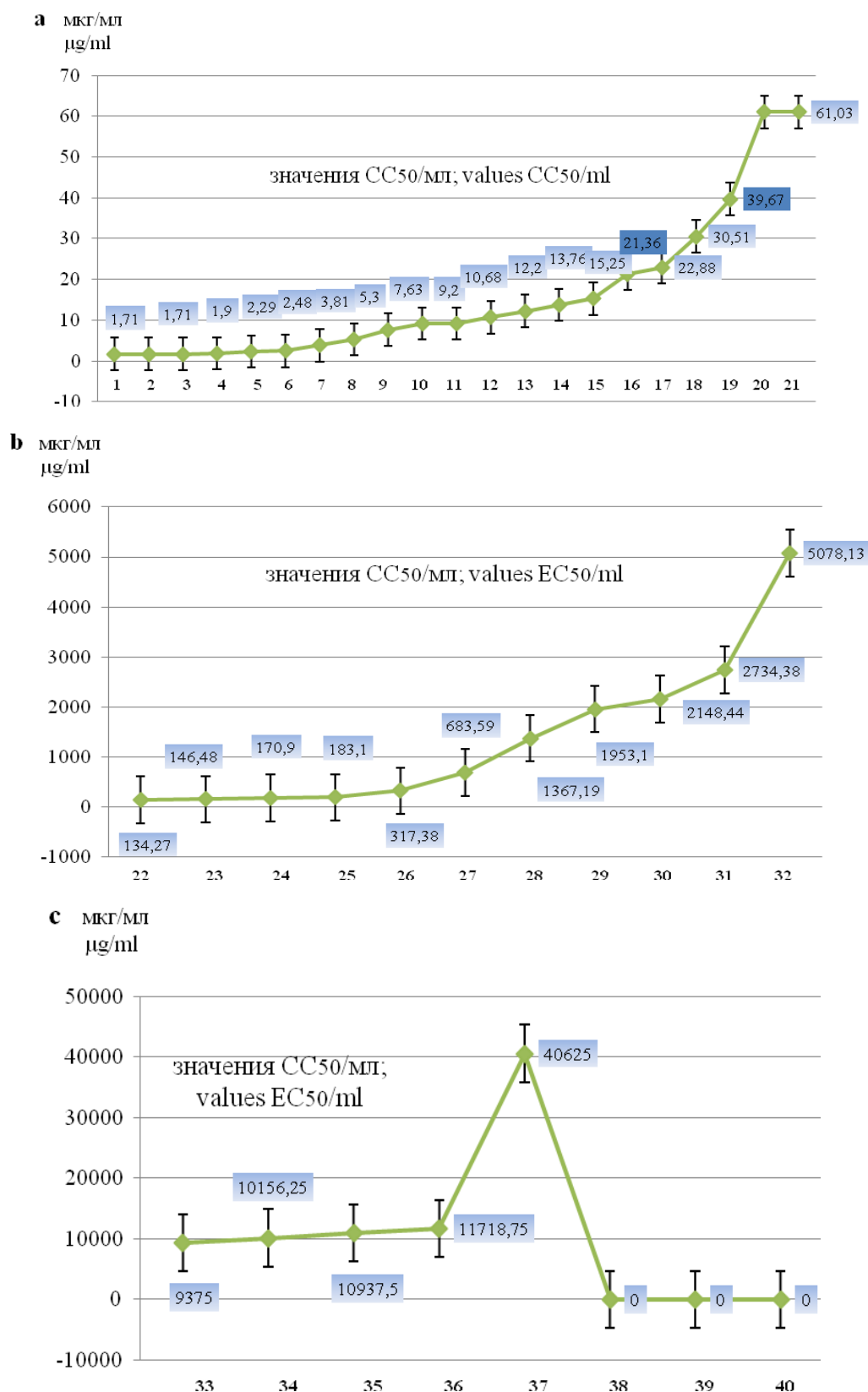


Рисунок 3. Результаты по определению 50%-ной ингибирующей (эффективной) концентрации (EC_{50} в мкг/мл) водных экстрактов против 10^3 БОЕ/мл HSV-2

Примечание: **а** – экстракты под номерами 1 – 21; на темном фоне представлены показатели EC_{50} в мкг/мл контрольных образцов (№16 – *I. obliquus* и № 19 – *A. vulgaris* L.); **б** – экстракты под номерами 22 – 32; **в** – экстракты под номерами 33 – 39 и отрицательный контроль (№40). Номера образцов соответствуют их нумерации в рис. 2 и табл. 1.

Figure 3. Results on determination of 50% inhibitory (effective) concentration (EC_{50} in µg/ml) of water extracts against 10^3 PFU HSV-2

Note: **a** – extracts No. 1 – 21; EC_{50} values in µg/ml of control samples are presented on a dark background (No. 16 – *I. obliquus* and No. 19 – *A. vulgaris* L.); **b** – extracts No. 22 – 32; **c** – extracts numbered 33 – 39 and negative control (No. 40). The sample numbers correspond to their numbering in Fig. 2 and Table 1.

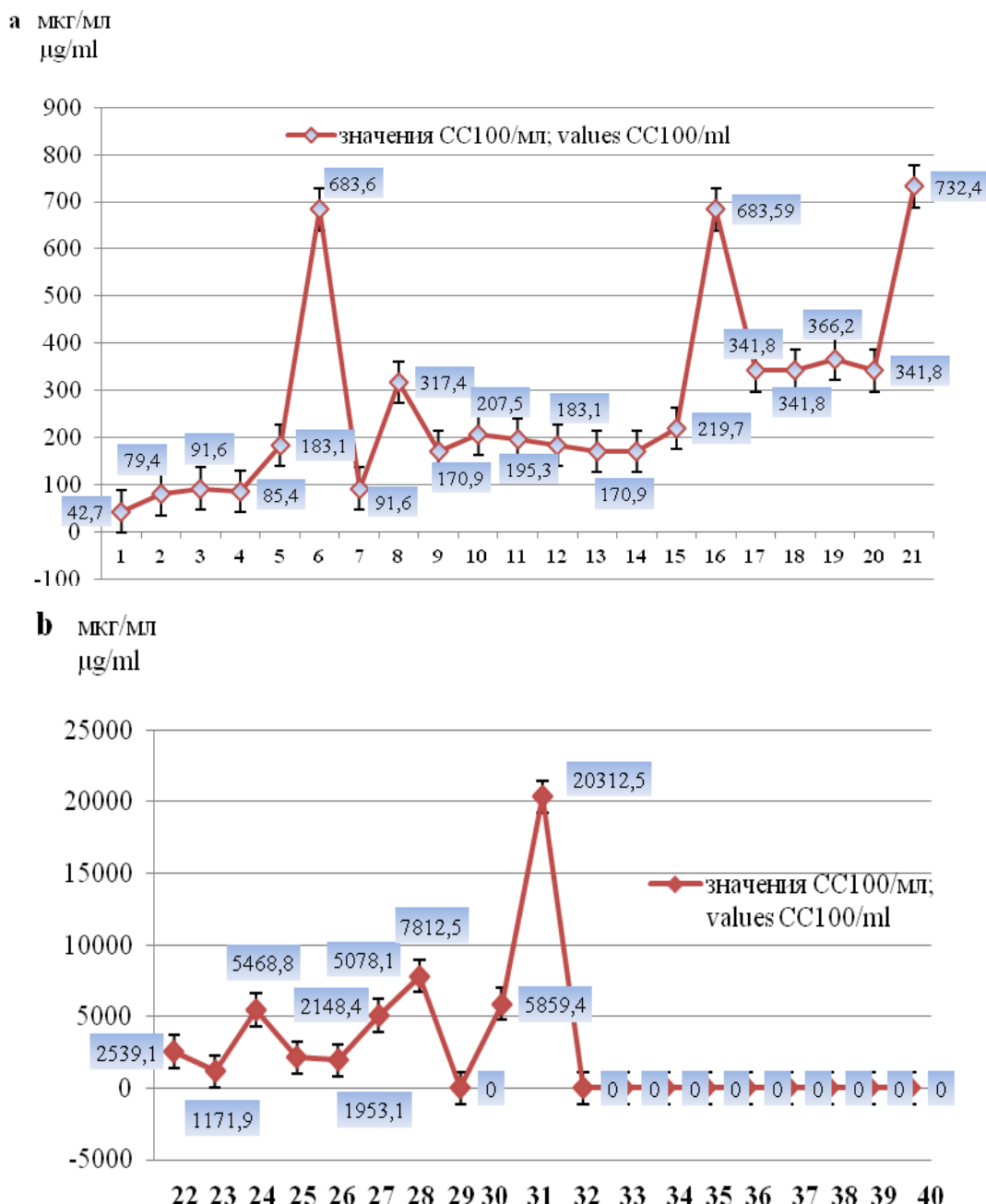


Рисунок 4. Результаты по определению 100%-ной ингибирующей (эффективной) концентрации (EC_{100} в мкг/мл) водных экстрактов против 10^3 БОЕ/мл HSV-2.

Примечание: **а** – экстракты под номерами 1–21; **б** – экстракты под номерами 22–39 и отрицательный контроль (№40). Номера образцов соответствуют их нумерации в рис. 2 и табл. 1.

Figure 4. Results of determination of 100% inhibitory (effective) concentration (EC_{50} in µg/ml) of water extracts against 10^3 PFU HSV-2.

Note: **a** – extracts No.1–21; **b** – extracts No. 22–39 and negative control (No. 40). The sample numbers correspond to their numbering in Fig. 2 and Table 1.

Ингибирующую активность препаратов авторы определяли по снижению титра вируса при инфицировании монослоя клеток Vero после предварительной их обработки разведениями эфирного масла (т.е. по «профилактической» схеме эксперимента). С использованием метода молекулярного докинга (виртуального скрининга аффинности молекул) этими авторами определен механизм действия гераниола, выделенного из водно-этанольного экстракта надземных частей этого растения методом газовой хроматографии – это связывание с

активным сайтом вирусной сериновой протеазы, которая важна для репликации HSV-2 и, следовательно, представляет собой одну из вирусных мишеней для терапевтического вмешательства [36]. Эти же авторы ранее по «профилактической» схеме эксперимента *in vitro* показали почти равную с ацикловиром ингибирующую активность против HSV-2 концентрированного выпариванием водного экстракта цветов *Hibiscus sabdariffa* L. за счет его биоактивного соединения – протокатехиновой кислоты [41].

Таблица 1. Результаты по цитотоксичности и ингибирующей (инактивирующей) активности растительных экстрактов в 50% и 100%-ных эффективных концентрациях на репликацию HSV-2 *in vitro*
Table 1. Results of cytotoxicity and inhibitory (inactivating) the activity of plant extracts in 50% and 100% effective concentrations on HSV-2 replication *in vitro*

Номер образца Number in order	Название растительного сырья Name of the raw materials of herbs	CC ₅₀ мкг/мл CC ₅₀ µg/ml	EC ₅₀ мкг/мл EC ₅₀ µg/ml	EC ₁₀₀ мкг/мл EC ₁₀₀ µg/ml
1	трава <i>молочая</i> (<i>Euphorbia pilosa</i> L.)* grass of <i>E. pilosa</i> L.*	46875,0±6124,89	1,71±0,54	42,71±7,83
2	гвоздика (специя) spice clove (<i>Syzygium aromaticum</i> L.)	18750,0±4629,98	1,71±0,54	79,39±17,51
3	цветы <i>лаванды</i> flowers of <i>Lavandula angustifolia</i> MILL.	85700,0±16038,72	1,71±0,54	91,55±11,96
4	черный чай из Непала black tea from Nepal	21875,0±4009,68	1,90±0,49	85,44±15,66
5	трава <i>молочая</i> (<i>E. esula</i> L.)** grass of <i>E. esula</i> L.**	20312,5±4482,96	2,29±0,57	183,10±23,93
6	листья <i>мяты перечной</i> leaves of <i>Mentha piperita</i> L.	93750,0±12249,77	2,48±0,55	683,59±125,30
7	чайная композиция №3 (черный чай+трава <i>тумьяна алтайского</i> +специя гвоздика) tea compositions №3 (black tea+grass of <i>Thymus altaicus</i> +spice clove)	59375,0±18374,66	3,81±1,38	91,55±11,96
8	чайная композиция №1 (зеленый чай+листья <i>мяты перечной</i> +цветы <i>лаванды</i>) tea compositions №1 (green tea+leaves of <i>Mentha piperita</i> L.+flowers of <i>Lavandula angustifolia</i> MILL.)	85700,0±16038,72	5,34±0,98	317,37±70,04
9	черный чай из Шри-Ланка black tea from Sri Lanka	21875,0±4009,68	7,63±1,96	170,90±31,32
10	черный чай из Аргентины black tea from Argentina	28125,0±6124,89	9,15±2,26	207,52±56,47
11	черный чай из Вьетнама black tea from Vietnam	31250,0±8019,36	9,15±2,26	195,31±62,65
12	ферментированные листья <i>кипрея узколистного</i> fermented leaves of <i>Epilobium angustifolium</i> L.	85700,0±16038,72	10,68±1,96	183,10±23,93
13	черный чай из Индии black tea from India	31250,0±8019,36	12,20±3,92	170,90±31,32
14	чайная композиция №4 (черный чай+семена <i>тмина</i> +корень <i>дягиля</i>) tea compositions №4 (black tea+seeds of <i>Carum carvi</i> L.+ root of <i>Angelica archangelica</i> L.)	68750,0±17931,83	13,73±2,99	170,90±31,32
15	чайная композиция №5 (черный чай+ягоды <i>клюквы</i> + <i>цетрария</i>) tea compositions №5 (black tea+berries of <i>Oxycoccus</i> + <i>Cetraria islandica</i> L.)	85700,0±16038,72	15,25±3,92	219,72±47,85
16	чага <i>Inonotus obliquus</i>	85700,0±16038,72	21,36±3,92	683,59±125,30
17	чайная композиция №2 (зеленый чай+кожура апельсина+семена <i>аниса</i>) tea compositions №2 (green tea+peel of <i>Citrus sinensis</i> L.+ seeds of <i>Pimpinella anisum</i> L.)	75000,0±18519,92	22,88±2,99	341,79±62,65
18	трава <i>тумьяна алтайского</i> grass of <i>Thymus altaicus</i> (<i>Lamiaceae</i>)	85700,0±16038,72	30,51±7,82	341,79±62,65

19	трава манжетки обыкновенной grass of <i>Alchemilla vulgaris</i> L.	85700,0±16038,72	39,67±8,75	366,20±47,85
20	корица (специя) spice cinnamon (bark of <i>Cinnamomum cassia</i> L.)	40625,0±8965,92	61,03±15,66	341,79±62,65
21	зеленый чай из Китая green tea from China	93750,0±12249,77	61,03±15,66	732,42±95,70
22	ягоды клюквы berries of <i>Oxycoccus</i>	43750,0±8019,36	134,27±35,02	2539,06±560,37
23	трава молочая (<i>E. esula</i> L.)*** grass of <i>E. esula</i> L.***	43750,0±8019,36	146,48±36,17	1171,88±289,37
24	гриб рейши <i>Ganoderma lucidum</i>	46875,0±6124,89	170,90±31,33	5468,75±1002,42
25	семена бадьяна seeds of <i>Illicium anisatum</i> L.	68750,0±17931,83	183,10±23,93	2148,44±560,37
26	корень дягиля root of <i>Angelica archangelica</i> L.	85700,0±16038,72	317,38±70,04	1953,13±501,21
27	полынь серая (сузая) grass of <i>Artemisia glauca</i> Pall.	56250,0±12249,77	683,59±125,30	5078,13±1120,74
28	чайная композиция №6 (цветы гибискуса+кожура апельсина+специя корица) tea compositions №6 (flowers of <i>Hibiscus sabdariffa</i> L.+ peel of <i>Citrus sinensis</i> L.+ spice cinnamon)	37500,0±9259,96	1367,19±250,60	7812,5±2004,84
29	семена аниса seeds of <i>Pimpinella anisum</i> L.	85700,0±16038,72	1953,13±501,21	0
30	хвоя и «колоски» с пыльцой можжевельника сибирского «raws» with pollen of <i>Juniperus sibirica</i> Burgsd.	85700,0±16038,72	2148,44±560,37	5859,38±765,61
31	лишайник цетрария <i>Cetraria islandica</i> L.	75000,0±18519,92	2734,38±501,21	20312,5±4482,96
32	семена тмина seeds of <i>Carum carvi</i> L.	93750,0±12249,77	5078,13±1120,74	0
33	молодые первые листья чемерицы young first leaves of <i>Veratrum</i> L.	85700,0±16038,72	9375,0±2314,99	0
34	цветы гибискуса flowers of <i>Hibiscus sabdariffa</i> L.	85700,0±16038,72	10156,25±2241,48	0
35	корка апельсина peel of <i>Citrus sinensis</i> L.	40625,0±8965,92	10937,5±3273,59	0
36	корень солодки root of <i>Glycyrrhiza glabra</i> L.	56250,0±12249,77	11718,75±1531,22	0
37	трава шалфея коломатоу grass of <i>Schulzia crinite</i> Pall.	85700,0±16038,72	40625,0±8965,92	0
38	трава водосбора grass of <i>Aquilegia</i> L.	93750,0±12249,77	0	0
39	трава донника лекарственного grass of <i>Melilotus officinalis</i> L.	85700,0±16038,72	0	0
40	negative control: boiled distilled water and growth medium for <i>Vero cells</i>	0	0	0

Примечание: * трава молочая (*Euphorbia pilosa* L.), место сбора Горный Алтай, урочище Манас; ** трава молочая (*E. esula* L.), место сбора Томская обл., село Уртам; *** трава молочая (*E. esula* L.), место сбора Карасукский район Новосибирской области, берег озера Хорошее)

Note: * grass of *Euphorbia pilosa* L., gathering place Gorny Altai, Manas tract (above the village of Edigan); ** grass of *E. esula* L., gathering place Tomsk region (near with village of Urtam); *** grass of *E. esula* L. (*Euphorbiaceae*), the gathering place is Karasuksky district of Novosibirsk region, the shore of the lake with name Good)

Известно, что HSVs поражают не только эпителиальные клетки и нейроны, но и практически любой тип клеток в организме, включая иммунные клетки, такие как дендритные (dendritic cells, DCs) и натуральные киллеры (natural killer cells, NK cells), благодаря тому, что основные рецепторы для этих патогенов широко распространены в тканях и клетках человека [42].

Частица вириона HSVs заключена в оболочку из липидного бислоя, содержащую, по меньшей мере, 20 вирусных белков, из которых 13 являются гликопротеинами [43]. Интерактивный комплекс вирусных гликопротеинов gB, gD/gH/gL, gK и других оболочечных белков опосредует связывание со специфическими клеточными рецепторами для проник-

новения HSVs в клетки за счет слияния вирусной оболочки с плазматической мембраной. Аналогичным образом, вирусные гликопротеины, экспрессируемые на поверхности клеток, опосредуют межклеточное слияние и способствуют распространению вируса в организме [44]. Прямое действие биологически активных молекул на гликопротеины на стадии прикрепления вирионов к рецепторам также может быть механизмом ингибирования вирусной репликации [45; 46] Поэтому мы использовали метод классической реакции нейтрализации вируса (т.е. прямой инактивации вирионов перед нанесением на монослой клеток *Vero*) для первичного анализа ингибирующей активности экстрактов готовых чайных композиций и растительного сырья (индивидуальных ингредиентов для их составления), а также растений из разных семейств на репликацию HSV-2 *in vitro*. В результате, при сравнении с показателями EC_{50} /мл приготовленных контрольных образцов водных экстрактов измельченного плодового тела чагу (*I. obliquus*) и травы манжетки обыкновенной (*A. vulgaris* L.) – 21,36±3,92 и 39,67±8,75 мкг/мл, соответственно, против 10^3 БОЕ/мл HSV-2, эффективность которых была ранее описана как нами в работе [31], так и другими авторами [32], превосходящая ингибирующая активность (от 15,25±3,92 до 1,71±0,54 мкг/мл) выявлена для экстрактов готовых чайных композиций на основе черного и зеленого чая, а также индивидуальных ингредиентов для их составления – это сырье черного чая (импортированное из Индии, Вьетнама, Аргентины, Шри-Ланка и Непала), листья мяты перечной (*Mentha piperita* L., *Lamiaceae*), цветы лаванды (*Lavandula angustifolia* Mill., *Lamiaceae*) и специи гвоздики (*Syzygium aromaticum* L., *Myrtaceae*). Из растительного сырья, не входящего в состав данных чайных композиций, интерес представляют экстракты ферментированных листьев кипрея узколистного (*Epilobium angustifolium* L., *Onagraceae*) и травы молочая двух видов – *Euphorbia pilosa* L. и *E. esula* L. (*Euphorbiaceae*) с 50%-ной ингибирующей активностью в концентрациях 10,675±1,96; 2,29±0,57 и 1,71±0,54 мкг/мл против 10^3 БОЕ/мл HSV-2 (рис. 3 а,б,с, табл. 1).

100%-ный ингибирующий эффект и выявленные показатели EC_{100} водных экстрактов, в основном, коррелировали с показателями EC_{50} этих препаратов. При сравнении с диапазоном показателей инактивации вируса экстрактами травы манжетки обыкновенной (EC_{100} =366,20±47,85 мкг/мл) и чагу (EC_{100} =683,59±125,30 мкг/мл), по убывающей активности можно распределить экстракты следующих растений: молочай вида *E. pilosa* L., произрастающий в горном Алтае (с EC_{100} =42,71±7,83 мкг/мл), специю гвоздика (с EC_{100} =79,39±17,51 мкг/мл), цветы лаванды (с EC_{100} =91,55±11,96 мкг/мл), ферментированные листья кипрея узколистного и траву молочая вида *E. esula* L., произрастающего в Томской области (с EC_{100} =183,10±23,93 мкг/мл), траву тимьяна алтайского и пряность корица (с EC_{100} =341,79±62,65 мкг/мл), листья мяты перечной (с EC_{100} =683,59±125,30 мкг/мл). Противовирусная активность экстрактов черного чая из Непала, Шри-Ланка, Индии Шри-Ланка и Индии, Вьетнама и Аргентины оказалась выявлена с показателями EC_{100} =85,44±15,66, 170,90±31,32 и 170,90±31,32, 195,31±62,65 и 207,52±56,47 мкг/мл, соответственно (рис. 4 а,б, табл. 1). Исследованные экстракты готовых чайных композиций, кроме №6

(состав: (цветы *гибискуса*+кожура *апельсина*+специя корица), свежеприготовленные в объеме стандартной чайной чашки – 150 мл на 100% ингибировали репликацию препарата HSV-2 с инфекционным титром 10^3 БОЕ/мл. Эти результаты соотносятся с показателями цитотоксичности (CC_{50} /мл) (рис. 2, табл. 1) и данными по эффективным концентрациям (EC_{50} /мл и EC_{100} /мл) этих чайных композиций (при титровании с 50 мкг/мл исходной концентрации по сухому веществу), представленными на рис. 3 а,б,с, рис. 4 а,б и в табл. 1, соответственно.

Ранее Cheng H.-Y. с соавт. показали, что при обработке чувствительной культуры клеток как по «профилактической» схеме эксперимента (т.е. перед их инфицированием HSV-1 или HSV-2), а также предварительная инкубация с вирусной суспензией (т.е. прямая инактивация вирионов) водных экстрактов *полыни метельчатой* (*A. capillaries* Thunb.), *ревеня лекарственного* (*R. officinale* Baillon) и *гардении жасминовидной* (*G. jasminoids* Ellis), значения 50%-ных и 90%-ных ингибирующих концентраций на вирусную репликацию составили в диапазоне концентраций 142,5–150,1 и 191,3–393,9 мкг/мл против 10^3 ТЦПД₅₀/мл HSV-1 и в диапазоне 19,6–29,4 и 42,2–97,7 мкг/мл против HSV-2, соответственно [37]. Есть сообщение, что экстракт прополиса (смолистого вещества, которое пчелы собирают с растений и модифицируют своими ферментами) может обладать большей активностью против герпесвирусов, чем ацикловиру [47].

В обзоре по широкому анализу литературы с 1975 по 2020 гг. по антивирусному потенциалу растительного сырья против HSVs (1 и 2 типа), из 66-ти видов растений, экстракты которых активны против HSV-1, только по препаратам 10-ти растений описана ингибирующая активность против HSV-2 – это экстракты семян *гармалы обыкновенной* (*Peganum harmala* L., *Zygophyllaceae*), травы *центеллии азиатской* (*Centella asiatica* L., *Apiaceae*), смолы *фисташкового дерева* (*Pistacia lentiscus* L., *Anacardiaceae*), коры корня и стебля *сумаха душистого* (*Rhus aromatica*, *Anacardiaceae*), корней и стебля *хвоща ветвистого* (*Equisetum giganteum*, *Equisetaceae*), листьев *копайферы* (*Copaifera reticulate*, *Fabaceae*), коры *акаци* (*Vachellia nilotica*, *Fabaceae*), листьев кустарникового молочая *педилантыса* (*Pedilanthus tithymaloides*, *Euphorbiaceae*) и коры *птерокария* (*Pterocarya stenoptera*, *Juglandaceae*) [48]. Показано, что метанольный экстракт семян *гармалы обыкновенной* (*P. harmala*), произрастающей в Тунисе, на культуре клеток проявил активность против 10^4 БОЕ/мл HSV-2 при концентрации 3,2 мкг/мл как во время «проникновения» вируса в чувствительные клетки, так и при «выходе» новообразованных вирионов. А индивидуальное химическое соединение, выделенное хроматографическим методом и идентифицированное как гармин (Harmine), проявило синергический эффект с ацикловирином, поэтому авторы рекомендуют использовать это сочетание препаратов для пациентов с ослабленным иммунитетом при активации у них герпесвирусной инфекции [49]. Метанольный экстракт свежей коры *акаци* вида *V. nilotica* (это растение используется в традиционной медицине азиатских и африканских стран для лечения многих заболеваний, включая заболевания, передающиеся половым путем), оказался эффективным против 10^5 БОЕ/мл HSV-2 при концентрации 4,71 мкг/мл, а к вирусному штамму,

резистентному к ацикловиру, – при концентрации 6,71 мкг/мл. Исследование механизма действия показало, что метанольный экстракт непосредственно инактивировал инфекционность вирусных частиц [50]. По мнению индийских ученых, метанольный экстракт листьев ботанического вида кустарникового молочая *педилантуса* (*P. tithymaloides*), оказывает мощную ингибирующую активность против 10^3 БОЕ/мл HSV-2 с EC_{50} в диапазоне 8–52 мкг/мл. Индивидуальное химическое соединение, выделенное методом хроматографии и идентифицированное как лютеолин (Luteolin), проявило еще более высокую активность с показателями $EC_{50}=22-27$ мкг/мл и $EC_{100}=40-49$ мкг/мл [51]. Водно-этанольный экстракт корня и стеблей *хвоща ветвистого* *E. giganteum* (это растение используется женщинами племени Такана в Боливийской Амазонии для гигиены половых органов, а также для лечения инфекции или воспаления половых органов) был эффективен на культуре клеток *in vitro* против 10^2 БОЕ/мл HSV-2 с $EC_{50}=18$ мкг/мл, а 100%-ное ингибирование вирусной репликации наблюдалось при концентрации 100 мкг/мл на стадии прикрепления вируса и его «входа» в клетки. Далее в экспериментах *in vivo* на мышах показано, что у животных при одновременном введении им вируса и экстракта, не было клинических проявлений заболевания и репликации HSV-2 в половых путях и спинном мозге [38].

В настоящее время появляются сообщения об одновременном исследовании ингибирующей активности растительных препаратов против нового коронавируса и герпесвирусов. Например, Zannella с соавт. показали, что метанольный экстракт листьев

виноградной лозы *Vitis vinifera* (*Vitaceae*) был способен ингибировать репликацию как HSV-1, так и SARS-CoV-2 *in vitro* на ранних стадиях инфекции путем прямой инаktivации вирионов при очень низкой концентрации – 10 мкг/мл [52]. Из исследованных нами водных экстрактов против HSV-2, некоторые из них ранее проявили высокую ингибирующую активность и на репликацию SARS-CoV-2 [30]. При сравнении с основным контрольным образцом водного экстракта чаги (*I. obliquus*), для которого описана ингибирующая активность *in vitro* против этих двух патогенов [31; 53], в наших экспериментах наиболее эффективными против 10^3 БОЕ/мл HSV-2 и 10^3 ТЦПД₅₀/мл SARS-CoV-2 (по значениям EC_{50} до 100 мкг/мл) оказались водные экстракты следующего растительного сырья: специи гвоздики (1,71±0,54 и 10,67±1,95 мкг/мл), цветков лаванды (1,71±0,54 и 18,30±4,51 мкг/мл), листьев мяты перечной (2,48±0,55 и 16,77±4,37 мкг/мл), ферментированных листьев кипрея узколистного (10,68±1,96 и 33,56±8,75 мкг/мл), травы тимьяна алтайского (30,51±7,82 и 67,13±17,51), а также сырья черного чая, экспортированного из Непала (1,90±0,49 и 11,43±1,48 мкг/мл), из Шри-Ланка (7,63±1,96 и 30,51±6,56 мкг/мл), из Аргентины (9,15±2,26 и 16,77±4,37 мкг/мл), из Вьетнама (9,15±2,26 и 30,51±6,56 мкг/мл), из Индии (12,20±3,92 и 15,25±3,91 мкг/мл) и зеленого чая из Китая (61,03±15,66 и 39,66±8,75 мкг/мл, соответственно) (табл. 2). Эти результаты очень многообещающие и подтверждают, что натуральные экстракты могут быть использованы при разработке противовирусных препаратов широкого спектра действия.

Таблица 2. Сравнение ингибирующей активности водных экстрактов растительного сырья (по значениям EC_{50} /мл) на репликацию 10^3 БОЕ/мл HSV-2 и 10^3 ТЦПД₅₀/мл SARS-CoV-2 (по данным [30])

Table 2. Comparison of the inhibitory activity of aqueous extracts of plant raw materials (values of EC_{50} /ml) on replication of 10^3 PFU/ml HSV-2 and 10^3 TCPD₅₀/ml SARS-CoV-2 (according to [30])

Номер образца Number in order	Название растительного сырья Name of the herbal raw materials	10^3 БОЕ/мл HSV-2 10^3 PFU/мл HSV-2	10^3 ТЦПД ₅₀ /мл SARS-CoV-2 10^3 TCPD ₅₀ /мл SARS-CoV-2
1	гвоздика (специя) spice clove (<i>Syzygium aromaticum</i> L.)	1,71±0,54	10,67±1,95
2	цветы лаванды flowers of <i>Lavandula angustifolia</i> Mill.	1,71±0,54	18,30±4,51
3	черный чай из Непала black tea from Nepal	1,90±0,49	11,43±1,48
4	листья мяты перечной leaves of <i>Mentha piperita</i> L.	2,48±0,55	16,77±4,37
5	черный чай из Шри-Ланка black tea from Sri Lanka	7,63±1,96	30,51±6,56
6	черный чай из Аргентины black tea from Argentina	9,15±2,26	16,77±4,37
7	черный чай из Вьетнама black tea from Vietnam	9,15±2,26	30,51±6,56
8	ферментированные листья кипрея узколистного fermented leaves of <i>Epilobium angustifolium</i> L.	10,68±1,96	33,56±8,75
9	черный чай из Индии black tea from India	12,20±3,92	15,25±3,91

10	чага <i>Inonotus obliquus</i>	21,36±3,92	13,72±2.99
11	трава <i>тимьяна алтайского</i> grass of <i>Thymus altaicus (Lamiaceae)</i>	30,51±7,82	67,13±17,51
12	корица (специя) spice cinnamon (bark of <i>Cinnamomum cassia L.</i>)	61,03±15,66	134,25±35,02
20	зеленый чай из Китая green tea from China	61,03±15,66	39,66±8,75
21	ягоды <i>клюквы</i> berries of <i>Oxycoccus</i>	134,27±35,02	39,66±8,75
22	корень <i>дяделя</i> root of <i>Angelica archangelica L.</i>	317,38±70,04	61,02±15,66
23	семена <i>аниса</i> seeds of <i>Pimpinella anisum L.</i>	1953,13±501,21	61,02±15,66
24	лишайник <i>цетрария</i> <i>Cetraria islandica L.</i>	2734,38±501,21	33,56±8,75
25	семена <i>тмина</i> seeds of <i>Carum carvi L.</i>	5078,13±1120,74	366,20±47,84
26	цветы <i>гибискуса</i> flowers of <i>Hibiscus sabdariffa L.</i>	10156,25±2241,48	0
33	корка <i>апельсина</i> peel of <i>Citrus sinensis L.</i>	10937,5±3273,59	341,79±62,64
34	корень <i>солодки голой</i> root of <i>Glycyrrhiza glabra L.</i>	11718,75±1531,22	30,51±7,82

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты по ингибирующей (инактивирующей) активности исследованных водных экстрактов против HSV-2 может стать основой для поиска индивидуальных биологически активных веществ растительного происхождения, ингибирующих репликацию этого патогена, а также для разработки эффективных лекарственных препаратов виде чайных напитков и/или составов для местного применения для снижения рецидивов хронического герпеса. Выявленное инактивирующее действие водных экстрактов некоторых растений на репликацию двух вирусов – ДНК-содержащего HSV-2 и РНК-содержащего SARS-CoV-2, может предполагать их широкую биологическую активность, связанную, скорее всего, с полифенольными соединениями. По литературным данным, спиртовые экстракты демонстрируют высокие уровни общего содержания флавоноидов, в том числе полифенольных соединений. Но полученные нами результаты согласуются с сообщениями, в которых вода также описывается как подходящий растворитель для извлечения этих веществ из растительного материала [36]. Предполагается дальнейшее исследование с использованием этанольных экстрактов растений и определением профиля биологически активных соединений.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Aleem A., Akbar Samad A.B., Slenker A.K. Emerging Variants of SARS-CoV-2 And Novel Therapeutics Against Coronavirus (COVID-19). 2022 May 12. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2022.
2. Abdoli A., Falahi S., Kenarkoohi A. COVID-19-associated opportunistic infections: a snapshot on the current reports // Clin Exp Med. 2022. V. 22. P. 327-346. DOI: 10.1007/s10238-021-00751-7
3. Franceschini E., Cozzi-Lepri A., Santoro A., Bacca E., Lancellotti G., Menozzi M., Gennari W., Meschiari M., Bedini A., Orlando G., Puzzolante C., Digaetano M., Milic J., Codeluppi M., Pecorari M.,

- Carli F., Cuomo G., Alfano Gaetano, Corradi L., Tonelli R., De Maria N., Busani S., Biagioni E., Coloretto I., Guaraldi G., Sarti M., Luppi M., Cline E., Girardis M., Gyssens I.C., Mussini C. Herpes Simplex Virus Re-Activation in Patients with SARS-CoV-2 Pneumonia: A Prospective, Observational Study // Microorganisms. 2021. V. 9. N 9. P. 1896. DOI: 10.3390/microorganisms9091896
4. Maia C.M.F., Marques N.P., de Lucena E.H.G., de Rezende L.F., Martelli D.R.B., Martelli-Júnior H. Increased number of Herpes Zoster cases in Brazil related to the COVID-19 pandemic // Int. J. Infect. Dis. 2021. N 104. P. 732-733. DOI: 10.1016/j.ijid.2021.02.033
5. Dursun R., Temiz S.A. The clinics of HHV-6 infection in COVID-19 pandemic: Pityriasis rosea and Kawasaki disease // Dermatol. Ther. 2020. N 33. e13730. DOI: 10.1111/dth.13730
6. Seeßle J., Hippchen T., Schnitzler P., Gsenger J., Giese T., Merle U. High rate of HSV-1 reactivation in invasively ventilated COVID-19 patients: Immunological findings // PLoS ONE. 2021. V. 16. N 7. e0254129. DOI: 10.1371/journal.pone.0254129
7. Lovati C., Osio M., Pantoni L. Diagnosing herpes simplex-1 encephalitis at the time of COVID-19 pandemic // Neurol Sci. 2020. V. 41. N 6. P. 1361-1364. DOI: 10.1007/s10072-020-04461-y
8. Alharthy A., Faqih F., Noor A., Memish Z.A., Karakitsos D. Co-infection of human immunodeficiency virus, herpes simplex virus-2 and SARS-CoV-2 with false-negative real-time polymerase chain reaction // Singapore Med J. 2022. V. 63(6). P. 345-347. DOI: 10.11622/smedj.2020158
9. Al-Dwairi R.A., Aleshawi A., Adi S., Abu-Zreig L. Reactivation of Herpes Simplex Keratitis on a Corneal Graft Following SARS-CoV-2 mRNA Vaccination // Med Arch. 2022. V. 76. N 2. P. 146-148. DOI: 10.5455/medarh.2022.76.146-148
10. Tognarelli E.I., Palomino T.F., Corrales N., Bueno S.M., Kalgiris A.M., González P.A. Herpes Simplex Virus Evasion of Early Host Antiviral Responses // Front Cell Infect Microbiol. 2019. V. 9. pp. 127. DOI: 10.3389/fcimb.2019.00127
11. Koelle D.M., Norberg P., Fitzgibbon M.P., Russell R.M., Greninger A.L., Huang M.-L., Stensland L., Jing L., Magaret A.S., Diem K., Selke S., Xie H., Celum C., Lingappa J.R., Jerome K.R., Wald A., Johnston C. Worldwide circulation of HSV-2 × HSV-1 recombinant strains // Sci Rep. 2017. N 7. P. 44084. DOI: 10.1038/srep44084

12. Forni D., Pontremoli C., Clerici M., Pozzoli U., Cagliani R., Sironi M. Recent out-of-Africa migration of human herpes simplex viruses // *Mol. Biol. Evol.* 2020. N 37. P. 1259-1271. DOI: 10.1093/molbev/msaa001
13. James C., Harfouche M., Welton N.J., Turner K.M., Abu-Raddad L.J., Gottlieb S.L., Looker K.J. Herpes simplex virus: Global infection prevalence and incidence estimates, 2016 // *Bull. World Health Organ.* 2020. N 98. P. 315-329. DOI: 10.2471/BLT.19.237149
14. Tremblay J., Gazdová M., Šmejkal K., Šudomová M., Kubatka P., Hassan Sherif T.S. Natural Products-Derived Chemicals: Breaking Barriers to Novel Anti-HSV Drug Development // *Viruses.* 2020. V. 12. N 2. pp. 154. DOI: 10.3390/v12020154
15. McQuillan G., Kruszon-Moran D., Flagg E.W., Paulose-Ram R. Prevalence of Herpes Simplex Virus Type 1 and Type 2 in Persons Aged 14-49: United States, 2015-2016 // *NCHS Data Brief.* 2018. N 304. P. 1-8.
16. Egan K.P., Wu S., Wigdahl B., Jennings S.R. Immunological control of herpes simplex virus infections // *J. Neurovirol.* 2013. N 19. P. 328-345. DOI: 10.1007/s13365-013-0189-3
17. Silhol R., Coupland H., Baggaley R.F., Miller L., Staadegaard L., Gottlieb S.L., Stannah J., Turner K.M.E., Vickerman P., Hayes R., Mayaud P., Looker K.J., Boily M.-C. What is the burden of heterosexually-acquired HIV due to HSV-2? Global and regional model-based estimates of the proportion and number of HIV infections attributable to HSV-2 infection // *J Acquir Immune Defic Syndr.* 2021. V. 88. Iss. 1. P. 19-30. DOI: 10.1097/QAI.0000000000002743
18. Mrazova V., Golais F.B. A Possible Role of Human Herpes Viruses Belonging to the Subfamily Alphaherpesvirinae in the Development of Some Cancers // *Klin Onkol.* Spring. 2018. V. 31. N 3. P. 178-183. DOI: 10.14735/amko2018178
19. Aschner C.B., Herold B.C. Alphaherpesvirus Vaccines // *Curr Issues Mol Biol.* 2021. N 41. P. 469-508. DOI: 10.21775/cimb.041.469
20. Whitley R., Baines J. Clinical management of herpes simplex virus infections: Past, present, and future // *F1000 Res.* 2018. no. 7. F1000 Faculty Rev-1726. DOI: 10.12688/f1000research.16157.1
21. Garber A., Barnard L., Pickrell C. Review of Whole Plant Extracts With Activity Against Herpes Simplex Viruses In Vitro and In Vivo // *J Evid Based Integr Med.* 2021. N 26. Article number: 2515690X20978394. DOI: 10.1177/2515690X20978394
22. Ding L., Jiang P., Xu X., Lu W., Yang C., Li L., Zhou P., Liu S. T-type calcium channels blockers inhibit HSV-2 infection at the late stage of genome replication // *Eur J Pharmacol.* 2021. N 892. Article number: 173782. DOI: 10.1016/j.ejphar.2020.173782
23. Mucsi L., Gyulai Z., Béliádi I. Combined effects of flavonoids and acyclovir against herpesviruses in cell cultures // *Acta Microbiol Hung.* 1992. V. 39. N 2. P. 137-47.
24. Mhatre S., Srivastava T., Naik S., Patravale V. Antiviral activity of green tea and black tea polyphenols in prophylaxis and treatment of COVID-19: A review // *Phytomedicine.* 2020. V. 85. Article number: 153286. DOI: 10.1016/j.phymed.2020.153286
25. Musarra-Pizzotti M., Pennisi R., Ben-Amor I., Smeriglio A., Mandalari G., Sciortino M.T. In Vitro Anti-HSV-1 Activity of Polyphenol-Rich Extracts and Pure Polyphenol Compounds Derived from Pistachio Kernels (*Pistacia vera* L.) // *Plants (Basel).* 2020. V. 9. N 2. P. 267. DOI: 10.3390/plants9020267
26. Cascella M., Bimonte S., Muzio M.R., Schiavone V., Cuomo A. The efficacy of Epigallocatechin-3-gallate (green tea) in the treatment of Alzheimer's disease: an overview of pre-clinical studies and translational perspectives in clinical practice // *Infect Agent Cancer.* 2017. N 12. P. 36. DOI: 10.1186/s13027-017-0145-6
27. Zakaryan H., Arabyan E., Oo A., Zandi K. Flavonoids: promising natural compounds against viral infections // *Arch Virol.* 2017. V. 162. N 9. P. 2539-2551. DOI: 10.1007/s00705-017-3417-y
28. Jo S., Kim S., Shin D.H., Kim M.-S. Inhibition of SARS-CoV 3CL protease by flavonoids // *J Enzyme Inhib Med Chem.* 2020. V. 35. N 1. P. 145-151. DOI: 10.1080/14756366.2019.1690480
29. Mhatre S., Srivastava T., Naik S., Patravale V. Antiviral activity of green tea and black tea polyphenols in prophylaxis and treatment of COVID-19: A review // *Phytomedicine.* 2021. N 85. Article number: 153286. DOI: 10.1016/j.phymed.2020.153286
30. Казачинская Е.И., Чепурнов А.А., Кононова Ю.В., Шелемба А.А., Романюк В.В., Магомедов М.Г., Шестопалов А.М. Ингибирующая активность чайных композиций и их составляющих ингредиентов на репликацию SARS-CoV-2 *in vitro* // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17. N 2. С. 76-90. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-2-76-9
31. Разумов И.А., Косонова Т.А., Казачинская Е.И., Пучкова Л.И., Щербакова Н.С., Горбунова И.А., Михайловская И.Н., Локтев В.Б., Теплякова Т.В. Противовирусная активность водных экстрактов и полисахаридных фракций, полученных из мицелия и плодовых тел высших грибов // *Антибиотики и химиотерапия.* 2010. Т. 55. N 9-10. С. 14-18.
32. Мазуркова Н.А., Кукушкина Т.А., Высочина Г.И., Ибрагимов Ж.Б., Лобанова И.Е., Филиппова Е.И., Мазуркова О.Ю., Макаревич Е.В., Шишкина Л.Н., Агафонов А.П. Изучение противогерпетической активности экстрактов манжетки обыкновенной (*Alchemilla vulgaris* L.) // Разработка и регистрация лекарственных средств. 2016. Т. 1. N 14. С. 118-127.
33. Сулопаров М.А., Глотов А.Г., Глотова Т.И. Изучение эффективности лечебно-профилактического действия сверхмалых доз антител к гамма интерферону на экспериментальной мышинной модели герпес-вирусной инфекции // *Антибиотики и химиотерапия.* 2004. Т. 49. N 10. С. 3-6.
34. Шаполова Е.Г., Ломовский О.И., Казачинская Е.И., Локтев В.Б., Теплякова Т.В. Антивирусная активность композитов диоксида кремния с полифенолами, полученного механохимическим методом из растительного сырья // *Химико-фармацевтический журнал.* 2016. Т. 50. N 9. С. 25-29.
35. Фисенко В.П. Руководство по экспериментальному (доклиническому) изучению новых фармакологических веществ / Под ред. Минздрав РФ, ЗАО «ИИА «Ремедиум», Москва. 2000. 398 с.
36. Hassan S.T.S., Berchova-Bimova K., Šudomova M., Malanik M., Smejkal K., Rengasamy K.R.R. In Vitro Study of Multi-Therapeutic Properties of *Thymus bovei* Benth. Essential Oil and Its Main Component for Promoting Their Use in Clinical Practice // *J. Clin. Med.* 2018. N 7. P. 283. DOI: 10.3390/jcm7090283
37. Cheng H.-Y., Lin L.-T., Huang H.-H., Yang C.-M., Lin C.-C. Yin Chen Hao Tang, a Chinese prescription, inhibits both herpes simplex virus type-1 and type-2 infections in vitro // *Antiviral Res.* 2008. V. 77. N 1. P. 14-19. DOI: 10.1016/j.antiviral.2007.08.012
38. Churqui M.P., Lind L., Thörn K., Svensson A., Savolainen O., Aranda K.T., Kristina E. Extracts of *Equisetum giganteum* L. and *Copaifera reticulata* Ducke show strong antiviral activity against the sexually transmitted pathogen herpes simplex virus type 2 // *J Ethnopharmacol.* 2018. N 210. P. 192-197. DOI: 10.1016/j.jep.2017.08.010
39. Lu Y., Jia Y., Xue Z., Li N., Liu J., Chen H. Recent Developments in *Inonotus obliquus* (Chaga mushroom) Polysaccharides: Isolation, Structural Characteristics, Biological Activities and Application // *Polymers (Basel).* 2021. V. 13. N 9. P. 1441. DOI: 10.3390/polym13091441
40. Luginani A., Sibille G., Moggetti B., Sainas S., Pippione A.C., Giorgis M., Boschi D., Lolli M.L., Griabudo G. Effective deploying of a novel DHODH inhibitor against herpes simplex type 1 and type 2 replication // *Antiviral Res.* 2021. V. 189. Article number: 105057. DOI: 10.1016/j.antiviral.2021.105057
41. Hassan S.T.S., Švajdlenka E., Berchová-Bímová K. Hibiscus sabdariffa L. and Its Bioactive Constituents Exhibit Antiviral Activity against HSV-2 and Anti-enzymatic Properties against Urease by an ESI-MS Based Assay // *Molecules.* 2017. V. 22. N 5. P. 722. DOI: 10.3390/molecules22050722
42. Krummenacher C., Baribaud F., de Leon M.P., Baribaud I., Whitbeck J.C., Xu R., Cohen G. H., Eisenberg R.J. Comparative

usage of herpesvirus entry mediator A and nectin-1 by laboratory strains and clinical isolates of herpes simplex virus // *Virology*. 2004. V. 322. N 2. P. 286-299. DOI: 10.1016/j.virol.2004.02.005

43. Arduino P.G., Porter S.R. Herpes Simplex Virus Type 1 infection: Overview on relevant clinico-pathological features // *J. Oral Pathol. Med.* 2008. V. 37. P. 107-121. DOI: 10.1111/j.1600-0714.2007.00586.x

44. Jambunathan N., Clark C.M., Musarrat F., Chouljenko V.N., Rudd J., Kousoulas K.G. Two Sides to Every Story: Herpes Simplex Type-1 Viral Glycoproteins gB, gD, gH/gL, gK, and Cellular Receptors Function as Key Players in Membrane Fusion // *Viruses*. 2021. V. 13. N 9. P. 1849. DOI: 10.3390/v13091849

45. Smith G.A. Navigating the Cytoplasm: Delivery of the Alphaherpesvirus Genome to the Nucleus // *Curr Issues Mol Biol.* 2021. N 41. P. 171-220. DOI: 10.21775/cimb.041.171

46. Connolly S.A., Jardetzky T.S., Longnecker R. The structural basis of herpesvirus entry // *Nat Rev Microbiol.* 2021. V. 19. N 2. P. 110-121. DOI: 10.1038/s41579-020-00448-w

47. Demir S., Atayoglu A.T., Galeotti F., Garzarella E.U., Zaccaria V., Volpi N., Karagoz A., Sahin F. Antiviral activity of different extracts of standardized propolis preparations against HSV // *Antivir Ther.* 2020. V. 25. N 7. P. 353-363. DOI: 10.3851/IMP3383

48. Mohan S., Taha M.M.E., Makeen H.A., Alhazmi H.A., Bratty M.A., Sultana S., Ahsan W., Najmi A., Khalid A. Bioactive Natural Antivirals: An Updated Review of the Available Plants and Isolated Molecules // *Molecules*. 2020. V. 25. N 21. P. 4878. DOI: 10.3390/molecules25214878

49. Benzekri R., Bouslama L., Papetti A., Hammami M., Smaoui A., Limam F. Anti HSV-2 activity of *Peganum harmala* (L.) and isolation of the active compound // *Microb Pathog.* 2018. N 114. P. 291-298. DOI: 10.1016/j.micpath.2017.12.017

50. Donalizio M., Cagno V., Civra A., Gibellini D., Musumeci G., Rittà M., Ghosh M., Lembo D. The traditional use of *Vachellia nilotica* for sexually transmitted diseases is substantiated by the antiviral activity of its bark extract against sexually transmitted viruses // *J Ethnopharmacol.* 2018. N 213. P. 403-408. DOI: 10.1016/j.jep.2017.11.039

51. Ojha D., Das R., Sobia P., Dwivedi V., Ghosh S., Samanta A., Chattopadhyay D. Pedilanthus tithymaloides Inhibits HSV Infection by Modulating NF- κ B Signaling // *PLoS One.* 2015. V. 10. N 9. e0139338. DOI: 10.1371/journal.pone.0139338

52. Zannella C., Giugliano R., Chianese A., Buonocore C., Vitale G.A., Sanna G., Sarno F., Manzin A., Nebbioso A., Termolino P., Altucci L., Massimiliano G., de Pascale D., Franci G. Antiviral Activity of *Vitis vinifera* Leaf Extract against SARS-CoV-2 and HSV-1 // *Viruses*. 2021. V. 13. N 7. P. 1263. DOI: 10.3390/v13071263

53. Теплякова Т.В., Пьянков О.В., Скарнович М.О., Бормотов Н.И., Потешкина А.Л., Овчинникова А.С., Косогова Т.А., Магеррамова А.В., Маркович Н.А., Филиппова Е.И. Ингибитор репликации коронавируса SARS-CoV-2 на основе водного экстракта гриба *Inonotus obliquus*. // Пат. РФ N 2741714C1; опубл. 28.01.2021 в Бюл. N 4.

REFERENCES

1. Aleem A., Akbar Samad A.B., Slenker A.K. Emerging Variants of SARS-CoV-2 And Novel Therapeutics Against Coronavirus (COVID-19). 2022 May 12. In: StatPearls [Internet]. Treasure Island (FL): StatPearls Publishing; 2022.

2. Abdoli A., Falahi S., Kenarkoohi A. COVID-19-associated opportunistic infections: a snapshot on the current reports. *Clin Exp Med.* 2022, vol. 22, pp. 327-346. DOI: 10.1007/s10238-021-00751-7

3. Franceschini E., Cozzi-Lepri A., Santoro A., Bacca E., Lancellotti G., Menozzi M., Gennari W., Meschiari M., Bedini A., Orlando G., Puzzolante C., Digaetano M., Milic J., Codeluppi M., Pecorari M., Carli F., Cuomo G., Alfano Gaetano, Corradi L., Tonelli R., De Maria N., Busani S., Biagioni E., Coloretto I., Guaraldi G., Sarti M., Luppi M., Clini E., Girardis M., Gyssens I.C., Mussini C. Herpes Simplex Virus Re-Activation in Patients with SARS-CoV-2 Pneumonia: A

Prospective, Observational Study. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 9, pp. 1896. DOI: 10.3390/microorganisms9091896

4. Maia C.M.F., Marques N.P., de Lucena E.H.G., de Rezende L.F., Martelli D.R.B., Martelli-Júnior H. Increased number of Herpes Zoster cases in Brazil related to the COVID-19 pandemic. *Int. J. Infect. Dis.*, 2021, no. 104, pp. 732-733. DOI: 10.1016/j.ijid.2021.02.033

5. Dursun R., Temiz S.A. The clinics of HHV-6 infection in COVID-19 pandemic: Pityriasis rosea and Kawasaki disease. *Dermatol. Ther.*, 2020, no. 33, e13730. DOI: 10.1111/dth.13730

6. Seeßle J., Hippchen T., Schnitzler P., Gsenger J., Giese T., Merle U. High rate of HSV-1 reactivation in invasively ventilated COVID-19 patients: Immunological findings. *PLoS ONE*, 2021, vol. 16, no. 7, e0254129. DOI: 10.1371/journal.pone.0254129

7. Lovati C., Osio M., Pantoni L. Diagnosing herpes simplex-1 encephalitis at the time of COVID-19 pandemic. *Neurol Sci.*, 2020, vol. 41, no. 6, pp. 1361-1364. DOI: 10.1007/s10072-020-04461-y

8. Alharthy A., Faqih F., Noor A., Memish Z.A., Karakitsos D. Co-infection of human immunodeficiency virus, herpes simplex virus-2 and SARS-CoV-2 with false-negative real-time polymerase chain reaction. *Singapore Med J.*, 2022, vol. 63(6), pp. 345-347. DOI: 10.11622/smedj.2020158

9. Al-Dwairi R.A., Aleshawi A., Adi S., Abu-Zreig L. Reactivation of Herpes Simplex Keratitis on a Corneal Graft Following SARS-CoV-2 mRNA Vaccination. *Med Arch.*, 2022, vol. 76, no. 2, pp. 146-148. DOI: 10.5455/medarh.2022.76.146-148

10. Tognarelli E.I., Palomino T.F., Corrales N., Bueno S.M., Kalergis A.M., González P.A. Herpes Simplex Virus Evasion of Early Host Antiviral Responses. *Front Cell Infect Microbiol.*, 2019, vol. 9, pp. 127. DOI: 10.3389/fcimb.2019.00127

11. Koelle D.M., Norberg P., Fitzgibbon M.P., Russell R.M., Greninger A.L., Huang M.-L., Stensland L., Jing L., Magaret A.S., Diem K., Selke S., Xie H., Celum C., Lingappa J.R., Jerome K.R., Wald A., Johnston C. Worldwide circulation of HSV-2 \times HSV-1 recombinant strains. *Sci Rep.*, 2017, no. 7, pp. 44084. DOI: 10.1038/srep44084

12. Forni D., Pontremoli C., Clerici M., Pozzoli U., Cagliani R., Sironi M. Recent out-of-Africa migration of human herpes simplex viruses. *Mol. Biol. Evol.*, 2020, no. 37, pp. 1259-1271. DOI: 10.1093/molbev/msaa001

13. James C., Harfouche M., Welton N.J., Turner K.M., Abu-Raddad L.J., Gottlieb S.L., Looker K.J. Herpes simplex virus: Global infection prevalence and incidence estimates, 2016. *Bull. World Health Organ.*, 2020, no. 98, pp. 315-329. DOI: 10.2471/BLT.19.237149

14. Tremblay J., Gazdová M., Šmejkal K., Šudomová M., Kubatka P., Hassan Sherif T.S. Natural Products-Derived Chemicals: Breaking Barriers to Novel Anti-HSV Drug Development. *Viruses*, 2020, vol. 12, no. 2, pp. 154. DOI: 10.3390/v12020154

15. McQuillan G., Kruszon-Moran D., Flagg E.W., Paulose-Ram R. Prevalence of Herpes Simplex Virus Type 1 and Type 2 in Persons Aged 14-49: United States, 2015-2016. *NCHS Data Brief.*, 2018, no. 304, pp. 1-8.

16. Egan K.P., Wu S., Wigdahl B., Jennings S.R. Immunological control of herpes simplex virus infections. *J. Neurovirol.*, 2013, no. 19, pp. 328-345. DOI: 10.1007/s13365-013-0189-3

17. Silhol R., Coupland H., Baggaley R.F., Miller L., Staadegaard L., Gottlieb S.L., Stannah J., Turner K.M.E., Vickerman P., Hayes R., Mayaud P., Looker K.J., Boily M.-C. What is the burden of heterosexually-acquired HIV due to HSV-2? Global and regional model-based estimates of the proportion and number of HIV infections attributable to HSV-2 infection. *J Acquir Immune Defic Syndr.*, 2021, vol. 88, iss. 1, pp. 19-30. DOI: 10.1097/QAI.0000000000002743

18. Mrazova V., Golais F.B. A Possible Role of Human Herpes Viruses Belonging to the Subfamily Alphaherpesvirinae in the Development of Some Cancers. *Klin Onkol. Spring.*, 2018, vol. 31, no. 3, pp. 178-183. DOI: 10.14735/amko2018178

19. Aschner C.B., Herold B.C. Alphaherpesvirus Vaccines. *Curr Issues Mol Biol.*, 2021, no. 41, pp. 469-508. DOI: 10.21775/cimb.041.469

20. Whitley R., Baines J. Clinical management of herpes simplex virus infections: Past, present, and future. *F1000 Res.*, 2018, no. 7. F1000 Faculty Rev-1726. DOI: 10.12688/f1000research.16157.1
21. Garber A., Barnard L., Pickrell C. Review of Whole Plant Extracts With Activity Against Herpes Simplex Viruses In Vitro and In Vivo. *J Evid Based Integr Med.*, 2021, no. 26, article number: 2515690X20978394. DOI: 10.1177/2515690X20978394
22. Ding L., Jiang P., Xu X., Lu W., Yang C., Li L., Zhou P., Liu S. T-type calcium channels blockers inhibit HSV-2 infection at the late stage of genome replication. *Eur J Pharmacol.*, 2021, no. 892, article number: 173282. DOI: 10.1016/j.ejphar.2020.173282
23. Mucsi I., Gyulai Z., Béládi I. Combined effects of flavonoids and acyclovir against herpesviruses in cell cultures. *Acta Microbiol Hung.*, 1992, vol. 39, no. 2, pp. 137-47.
24. Mhatre S., Srivastava T., Naik S., Patravale V. Antiviral activity of green tea and black tea polyphenols in prophylaxis and treatment of COVID-19: A review. *Phytomedicine*, 2020, vol. 85, article number: 153286. DOI: 10.1016/j.phymed.2020.153286
25. Musarra-Pizzo M., Pennisi R., Ben-Amor I., Smeriglio A., Mandalari G., Sciortino M.T. In Vitro Anti-HSV-1 Activity of Polyphenol-Rich Extracts and Pure Polyphenol Compounds Derived from Pistachios Kernels (*Pistacia vera* L.). *Plants (Basel)*, 2020, vol. 9, no. 2, pp. 267. DOI: 10.3390/plants9020267
26. Cascella M., Bimonte S., Muzio M.R., Schiavone V., Cuomo A. The efficacy of Epigallocatechin-3-gallate (green tea) in the treatment of Alzheimer's disease: an overview of pre-clinical studies and translational perspectives in clinical practice. *Infect Agent Cancer.*, 2017, no. 12, pp. 36. DOI: 10.1186/s13027-017-0145-6
27. Zakaryan H., Arabyan E., Oo A., Zandi K. Flavonoids: promising natural compounds against viral infections. *Arch Virol.*, 2017, vol. 162, no. 9, pp. 2539-2551. DOI: 10.1007/s00705-017-3417-y
28. Jo S., Kim S., Shin D.H., Kim M.-S. Inhibition of SARS-CoV 3CL protease by flavonoids. *J Enzyme Inhib Med Chem.*, 2020, vol. 35, no. 1, pp. 145-151. DOI: 10.1080/14756366.2019.1690480
29. Mhatre S., Srivastava T., Naik S., Patravale V. Antiviral activity of green tea and black tea polyphenols in prophylaxis and treatment of COVID-19: A review. *Phytomedicine*, 2021., no. 85, article number: 153286. DOI: 10.1016/j.phymed.2020.153286
30. Kazachinskaia E.I., Chepurnov A.A., Kononova Yu.V., Shelemba A.A., Romanyuk V.V., Magomedov M.G., Shestopalov A.M. Inhibitory activity of tea compositions and their constituent ingredients on SARS-COV-2 replication in vitro. *South of Russia: ecology, development*, 2022, vol. 17, no. 2, pp. 76-90. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-2-76-90
31. Razumov I.A., Kosogova T.A., Kazachinskaia E.I., Puchkova L.I., Shcherbakova N.C., Gorbunova I.A., Mikhailovskaya I.N., Loktev V.B., Teplyakova T.V. Antiviral activity of aqueous extracts and polysaccharide fractions obtained from mycelium and fruiting bodies of higher fungi. *Antibiotiki i khimioterapiya [Antibiotics and chemotherapy]*. 2010, vol. 55, no. 9-10, pp. 14-18. (In Russian)
32. Mazurkova N.A., Kukushkina T.A., Vysochina G.I., Ibragimova G.B., Lobanova I.E., Filippova E.I., Mazurkova O.Ju., Makarevich E.V., Shishkina L.N., Agafonov A.P. The study of the antiherpetic activity of extracts of the common cuff (*Alchemilla vulgaris* L.). *Razrabotka i registratsiya lekarstvennykh sredstv [Drug development & registration]*. 2016, vol. 1, no. 14, pp. 118-127. (In Russian)
33. Susloparov M.A., Glotov A.G., Glotova T.I. To study the effectiveness of the therapeutic and prophylactic effect of ultra-low doses of antibodies to gamma interferon on an experimental mouse model of herpes virus infection. *Antibiotiki i khimioterapiya [Antibiotics and chemotherapy]*. 2004, vol. 49, no. 10, pp. 3-6. (In Russian)
34. Shapolova E.G., Lomovsky O.I., Kazachinskaia E.I., Loktev V.B., Teplyakova T.V. Antiviral Activity of Silicon Dioxide Composites with Polyphenols Obtained by Mechanochemical Method from Plant Raw Materials. *Khimiko-farmatsevticheskii zhurnal [Chemico-pharmaceutical J.]*. 2016, vol. 50, no. 9, pp. 25-29. (In Russian)
35. Fisenko V.P. *Rukovodstvo po eksperimental'nomu (doklinicheskomu) izucheniyu novykh farmakologicheskikh veshchestv* [Guidelines for experimental (preclinical) study of new pharmacological substances]. Moscow, 2000, 398 p. (In Russian)
36. Hassan S.T.S., Berchova-Bimova K., Šudomova M., Malanik M., Smejkal K., Rengasamy K.R.R. In Vitro Study of Multi-Therapeutic Properties of *Thymus bovei* Benth. Essential Oil and Its Main Component for Promoting Their Use in Clinical Practice. *J. Clin. Med.*, 2018, no. 7, pp. 283. DOI: 10.3390/jcm7090283
37. Cheng H.-Y., Lin L.-T., Huang H.-H., Yang C.-M., Lin C.-C. Yin Chen Hao Tang, a Chinese prescription, inhibits both herpes simplex virus type-1 and type-2 infections *in vitro*. *Antiviral Res.*, 2008, vol. 77, no. 1, pp. 14-19. DOI: 10.1016/j.antiviral.2007.08.012
38. Churqui M.P., Lind L., Thörn K., Svensson A., Savolainen O., Aranda K.T., Kristina E. Extracts of *Equisetum giganteum* L. and *Copaifera reticulata* Ducke show strong antiviral activity against the sexually transmitted pathogen herpes simplex virus type 2. *J Ethnopharmacol.*, 2018, no. 210, pp. 192-197. DOI: 10.1016/j.jep.2017.08.010
39. Lu Y., Jia Y., Xue Z., Li N., Liu J., Chen H. Recent Developments in *Inonotus obliquus* (Chaga mushroom) Polysaccharides: Isolation, Structural Characteristics, Biological Activities and Application. *Polymers (Basel)*, 2021, vol. 13, no. 9, pp. 1441. DOI: 10.3390/polym13091441
40. Luginani A., Sibille G., Moggetti B., Sainas S., Pippione A.C., Giorgis M., Boschi D., Lolli M.L., Griboudo G. Effective deploying of a novel DHODH inhibitor against herpes simplex type 1 and type 2 replication. *Antiviral Res.*, 2021, vol. 189, article number: 105057. DOI: 10.1016/j.antiviral.2021.105057
41. Hassan S.T.S., Švajdenka E., Berchová-Bimová K. Hibiscus sabdariffa L. and Its Bioactive Constituents Exhibit Antiviral Activity against HSV-2 and Anti-enzymatic Properties against Urease by an ESI-MS Based Assay. *Molecules*, 2017, vol. 22, no. 5, pp. 722. DOI: 10.3390/molecules22050722
42. Krummenacher C., Baribaud F., de Leon M.P., Baribaud I., Whitbeck J.C., Xu R., Cohen G. H., Eisenberg R.J. Comparative usage of herpesvirus entry mediator A and nectin-1 by laboratory strains and clinical isolates of herpes simplex virus. *Virology*, 2004, vol. 322, no. 2, pp. 286-299. DOI: 10.1016/j.virol.2004.02.005
43. Arduino P.G., Porter S.R. Herpes Simplex Virus Type 1 infection: Overview on relevant clinico-pathological features. *J. Oral Pathol. Med.*, 2008, vol. 37, pp. 107-121. DOI: 10.1111/j.1600-0714.2007.00586.x
44. Jambunathan N., Clark C.M., Musarrat F., Chouljenko V.N., Rudd J., Kousoulas K.G. Two Sides to Every Story: Herpes Simplex Type-1 Viral Glycoproteins gB, gD, gH/gL, gK, and Cellular Receptors Function as Key Players in Membrane Fusion. *Viruses*, 2021, vol. 13, no. 9, pp. 1849. DOI: 10.3390/v13091849
45. Smith G.A. Navigating the Cytoplasm: Delivery of the Alphaherpesvirus Genome to the Nucleus. *Curr Issues Mol Biol.*, 2021, no. 41, pp. 171-220. DOI: 10.21775/cimb.041.171
46. Connolly S.A., Jardetzky T.S., Longnecker R. The structural basis of herpesvirus entry. *Nat Rev Microbiol.*, 2021, vol. 19, no. 2, pp. 110-121. DOI: 10.1038/s41579-020-00448-w
47. Demir S., Atayoglu A.T., Galeotti F., Garzarella E.U., Zaccaria V., Volpi N., Karagoz A., Sahin F. Antiviral activity of different extracts of standardized propolis preparations against HSV. *Antivir Ther.*, 2020, vol. 25, no. 7, pp. 353-363. DOI: 10.3851/IMP3383
48. Mohan S., Taha M.M.E., Makeen H.A., Alhazmi H.A., Bratty M.A., Sultana S., Ahsan W., Najmi A., Khalid A. Bioactive Natural Antivirals: An Updated Review of the Available Plants and Isolated Molecules. *Molecules*, 2020, vol. 25, no. 21, pp. 4878. DOI: 10.3390/molecules25214878
49. Benzekri R., Bouslama L., Papetti A., Hammami M., Smaoui A., Limam F. Anti HSV-2 activity of *Peganum harmala* (L.) and isolation of the active compound. *Microb Pathog.*, 2018, no. 114, pp. 291-298. DOI: 10.1016/j.micpath.2017.12.017
50. Donalisio M., Cagno V., Civra A., Gibellini D., Musumeci G., Rittà M., Ghosh M., Lembo D. The traditional use of *Vachellia nilotica* for

sexually transmitted diseases is substantiated by the antiviral activity of its bark extract against sexually transmitted viruses. *J Ethnopharmacol*, 2018, no. 213, pp. 403-408. DOI: 10.1016/j.jep.2017.11.039

51. Ojha D., Das R., Sobia P., Dwivedi V., Ghosh S., Samanta A., Chattopadhyay D. *Pedilanthus tithymaloides* Inhibits HSV Infection by Modulating NF- κ B Signaling. *PLoS One*, 2015, vol. 10, no. 9, e0139338. DOI: 10.1371/journal.pone.0139338

52. Zannella C., Giugliano R., Chianese A., Buonocore C., Vitale G.A., Sanna G., Sarno F., Manzin A., Nebbioso A., Termino P.,

Altucci L., Massimiliano G., de Pascale D., Franci G. Antiviral Activity of *Vitis vinifera* Leaf Extract against SARS-CoV-2 and HSV-1.

Viruses, 2021, vol. 13, no. 7, pp. 1263. DOI: 10.3390/v13071263

53. Teplyakova T.V., Pyankov O.V., Skarnovich M.O., Bormotov N.I., Poteshkina A.L., Ovchinnikova A.S., Kosogova T.A., Magerramova A.V., Markovich N.A., Filippova E.I. An inhibitor of SARS-CoV-2 coronavirus replication based on an aqueous extract of the fungus *Inonotus obliquus*. Patent of the Russian Federation no. 2741714C1 published in Bulletin of Inventions no. 4 28.01.2021. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Елена И. Казачинская внесла идею исследования, оформила литературный обзор, подготовила водные экстракты растительного сырья, провела эксперименты по реакции нейтрализации (инактивации) вируса и обработку результатов. Александр А. Чепурнов и Арсения А. Шелемба культивировали инфекционный HSV-2, проводили титрование вируса и подготовку аликвот с определенным инфекционным титром. Юлия В. Кононова культивировала *Vero* и проводила эксперименты по анализу цитотоксичности экстракта. Владимир В. Романюк разработал чайные композиции. Сакинат А. Гусейнова и Магомед Г. Магомедов участвовали в поиске литературных источников и корректировали рукопись до подачи в редакцию. Александр М. Шестопалов руководил организационной частью исследования. Все вышеуказанные авторы участвовали в обсуждении полученных результатов в формате научной дискуссии. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Elena I. Kazachinskaia developed the concept of the study, designed a literary review, prepared aqueous extracts of plant raw materials, conducted experiments on the virus neutralisation (inactivation) reaction and processed the results. Alexander A. Chepurinov and Arseniya A. Shelemba cultivated infectious HSV-2, titrated the virus and prepared aliquots with a certain infectious titer. Yulia V. Kononova cultivated *Vero* and conducted experiments to analyse the cytotoxicity of extracts. Vladimir V. Romanyuk developed tea compositions. Sakinat A. Guseinova and Magomed G. Magomedov participated in the search for literary sources and corrected the manuscript before submission to the editor. Alexander M. Shestopalov the organisational part of the study. All authors participated in the discussion of the results obtained in the format of a scientific discussion. All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Елена И. Казачинская / Elena I. Kazachinskaia <https://orcid.org/0000-0002-1856-6147>

Александр А. Чепурнов / Alexander A. Chepurinov <https://orcid.org/0000-0002-5966-8633>

Юлия В. Кононова / Yulia V. Kononova <https://orcid.org/0000-0002-3677-3668>

Арсения А. Шелемба / Arseniya A. Shelemba <https://orcid.org/0000-0001-7840-1478>

Сакинат А. Гусейнова / Sakinat A. Guseinova <https://orcid.org/0000-0001-5634-2737>

Магомед Г. Магомедов / Magomed G. Magomedov <https://orcid.org/0000-0003-1897-6784>

Владимир В. Романюк / Vladimir V. Romanyuk <https://orcid.org/0000-0002-6860-9168>

Александр М. Шестопалов / Alexander M. Shestopalov <https://orcid.org/0000-0002-9734-0620>

Обзорная статья / Review article

УДК 504.062.4

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-153-162

Природно-ландшафтные, исторические и градостроительные факторы развития Хабаровска

Юлия И. Ермакова, Борис И. Кочуров

Институт географии Российской академии наук, Москва, Россия

Контактное лицо

Юлия И. Ермакова, аспирант, Отдел физической географии и проблем природопользования, Институт географии РАН; 119017 Россия, г. Москва, Старомонетный переулок, д. 29.
Тел. +7(495)9590022
Email ermakova@igras.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1485-8871>

Формат цитирования

Ермакова Ю.И., Кочуров Б.И. Природно-ландшафтные, исторические и градостроительные факторы развития Хабаровска // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 153-162. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-153-162

Получена 8 декабря 2021 г.

Прошла рецензирование 10 марта 2022 г.

Принята 19 апреля 2022 г.

Резюме

Цель. Комплексный анализ развития среды жизни населения города Хабаровска.

Обсуждение. В статье рассматриваются этапы становления города Хабаровска в условиях взаимного влияния природно-ландшафтных, исторических и градостроительных факторов. Территория Хабаровска существует под воздействием ряда взаимодействующих факторов, сочетание которых определяет пониженное качество жизни населения. Эти факторы обеспечивают уникальность территории, часто выполняя компенсаторную роль, но также определяют экологическую уязвимость города, ограничивают его развитие. В категории природно-ландшафтных факторов выделяются 4 принципиальных воздействия: приуроченность Хабаровска к межгорной впадине, что способствует застою атмосферных загрязнений; господство Сибирского антициклона в холодный сезон, что создаёт неблагоприятные условия для рассеивания вредных примесей в атмосфере; потенциальная подверженность территории наводнениям; потенциальная пожароопасность. Основной исторический фактор развития Хабаровска – включение Дальнего Востока в пространство России и осознание его геостратегической важности. Однако освоение региона всегда сопровождалось сложностями, обусловленными отдалённостью от центральных районов России и соседством с Китаем. Обозначены градостроительные факторы развития городской территории. Их влияние неравномерно прослеживается на различных этапах формирования Хабаровска, закрепляясь в планировке города, снижая комфортность среды. Лишь на современном этапе намечается баланс факторов, который задаёт перспективы устойчивого развития урбогеосистемы.

Заключение. Устойчивость развития Хабаровска возможна при условии создания жизнеспособной модели опережающего экономического развития Дальнего Востока.

Ключевые слова

Юг Дальнего Востока, Среднеамурская низменность, город Хабаровск, среда жизни населения, качество жизни населения, пониженная комфортность городской среды, урбогеосистема, факторы развития.

Natural landscape, historical and town-planning factors of Khabarovsk development

Yulia I. Ermakova and Boris I. Kochurov

Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Principal contact

Yulia I. Ermakova, graduate student, Department of Physical Geography and Environmental Management Problems, Institute of Geography, Russian Academy of Sciences; 29 Staromonetny L., Moscow, Russia 119017.

Tel. +7(495)9590022

Email ermakova@igras.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1485-8871>

How to cite this article

Ermakova Yu.I., Kochurov B.I. Natural landscape, historical and town-planning factors of Khabarovsk development. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 153-162. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-153-162

Received 8 December 2021

Revised 10 March 2022

Accepted 19 April 2022

Abstract

Aim. A comprehensive analysis of the development of the living environment of the city of Khabarovsk, Russia.

Discussion. The article discusses the stages of the formation of the city of Khabarovsk under the conditions of the mutual influence of natural landscape, historical and town planning factors. The territory of Khabarovsk exists under the influence of a number of interacting factors, the combination of which determines the low quality of life of the population. These factors ensure the uniqueness of the territory, which often fulfill a compensatory role, but also determine the ecological vulnerability of the city and limit its development. In the category of natural landscape factors there are 4 principal impacts: Khabarovsk is associated with an intermountain depression, which contributes to atmospheric pollution stagnation and the domination of the Siberian anticyclone during the cold season, which creates unfavourable conditions for the dispersion of harmful impurities in the atmosphere; potential exposure to flooding; and potential fire hazard. The main historical factor in the development of Khabarovsk is the inclusion of the Far East in the space of Russia and the awareness of its geostrategic importance. However, the development of the region has always been accompanied by difficulties due to remoteness and vicinity to China. For all urban systems there are specific general urban development factors. Their influence is unevenly traced at different stages of the formation of Khabarovsk's territory, at times fixing errors in the layout of the city, and at others reducing the comfort of the environment. Only at the present stage is a balance of factors taking shape that sets the prospects for the comprehensive improvement of the population's living space.

Conclusion. Sustainability of Khabarovsk development is possible under the condition of creating a viable model of advanced economic development of the Far East.

Key Words

The south of the Far East, Middle Amur lowland, the city of Khabarovsk, the living environment of the population, the quality of life of the population, reduced comfort of the urban environment, urban geosystem, development factors.

ВВЕДЕНИЕ

Южные территории Дальнего Востока России обладают мощным потенциалом для экономического развития, что повышает интерес к городу Хабаровску. Активное освоение Дальневосточного региона и политика создания здесь территорий опережающего социально-экономического развития (ТОСЭР) интенсифицируют процессы урбанизации. Несмотря на статус культурного центра и спад экономики в постсоветский период, Хабаровск остаётся городом индустриальной направленности. Это существенно снижает комфортность среды проживания населения на его территории [1-4].

Высокие темпы роста Хабаровска в XX веке, продиктованные требованиями плановой экономики СССР, не позволили до конца произвести комплексные изыскания под проектирование города. Вследствие неучёта потенциально неблагоприятных факторов, были допущены планировочные ошибки, последствия которых сегодня ставят проблему перед учёными, проектировщиками, специалистами городского хозяйства и местными властями. Возникает противоречие между необходимостью сбалансированного развития и недостаточным пониманием закономерностей формирования города [5].

По мере исторического развития в Хабаровске дифференцировались функциональные зоны: производственные, жилые, озеленённые. Промышленный сектор и общая ориентированность на индустрию определили специфику города, заложили базис экологических, градостроительных и социальных проблем на годы вперёд. В данном контексте выделяются: проблема пространственной организации и транспортного сообщения между частями города, как следствие – заторы на дорогах; функциональная и эстетическая бедность микрорайонов, отдалённых от центра [6-8].

Современное состояние Хабаровска в результате индустриального пути развития довольно точно характеризуется трактовкой «урбосистемы», данной Н.Ф. Реймерсом: неустойчивая природно-антропогенная система, состоящая из архитектурно-строительных объектов и резко нарушенных естественных экосистем [9].

Хабаровск нуждается в кардинальной трансформации городской среды, которая будет представлять собой пространство, отвечающее не только экологическим, но также социальным и духовным потребностям человека. В первую очередь, комфортная среда жизни населения должна смягчать воздействие экстремальных природных факторов, а не усугублять его. Системный подход к проектированию городов, удалённых от политического центра страны и расположенных в сложных природно-экономических условиях, диктует необходимость детального анализа развития территории [10-14].

ОБСУЖДЕНИЕ

Территория Среднеамурской низменности, в центре которой расположен Хабаровск, находится под воздействием целого ряда природных и социальных факторов, зачастую опасных. Их сочетание определяет пониженное качество жизни населения, формирует специфику типичного периферийного района. В данном случае, город с его исторически деформированной естественной средой, является местом локальной

концентрации негативных антропогенных воздействий и оказывается под особой угрозой [15; 16].

Несмотря на некоторые улучшения экологических показателей за последнее десятилетие, связанные с природоохранными мероприятиями, обстановка Хабаровска показывает, что городская среда нуждается в комплексном улучшении. Для её разработки важно системное понимание исторических этапов развития города. Поскольку городская среда представляет собой совокупность природного и антропогенного влияния, основные факторы, связанные с ними, целесообразно обобщить в три наиболее показательные категории: природно-ландшафтные, исторические и градостроительные. Несомненно, данные факторы обладают средоформирующим значением. На протяжении истории развития Хабаровска они находятся в постоянном взаимодействии, однако, на каждом отдельном этапе становления города соотношение факторов будет различным [17-21].

Природно-ландшафтные факторы Среднеамурской низменности, в которых происходило историческое формирование Хабаровска, многообразны. Они обеспечивают уникальность территории, но также, определяя экологическую уязвимость города, существенно ограничивают развитие урбосистемы (табл. 1).

Сочетание природно-ландшафтных факторов нередко даёт синергетический эффект, указывая новые направления для комплексных геоэкологических исследований и разработки региональной политики. Таким образом, большое количество ясных дней открывает перспективы разработки систем использования энергии солнца как альтернативного источника электричества. В условиях перебоев поставки электроэнергии, характерных для городов Дальнего Востока, использование солнечных батарей способно обеспечить электричеством, по крайней мере, бытовую сферу (облицовка фотоэлектрическими модулями фасадов и крыш жилых домов).

Важнейшим историческим фактором развития городов Дальнего Востока явилось включение региона в территориальное пространство России с целью обеспечения геостратегического запаса прочности государства и мощной ресурсной базы. Освоение территорий юга Дальнего Востока, несмотря на агроклиматическое преимущество перед севером, всегда сопровождалось сложностями, связанными с отдалённостью региона от столицы и от промышленно-развитых районов страны, а также соседством с Китаем [30].

Отдалённость порождает ряд негативных факторов, препятствующих становлению комфортной городской среды на протяжении развития Хабаровска. Бюрократическая зависимость периферии от центра страны обосновывает фактор финансовой нестабильности на Дальнем Востоке. В этих условиях основная тяжесть финансирования производственных, инфраструктурных и социальных проектов ложится на региональный бюджет; органы местного самоуправления зачастую не справляются с комплексом проблем. Коррупция на территориях, наиболее удалённых от столицы, имеет глубокие исторические корни и носит системный характер. Это явление фундаментально дестабилизирует экономику Дальнего Востока. Традиционно наиболее отдалённые города, испытывающие экономические проблемы, являются рупорами протестных политических настроений [30].

Таблица 1. Зависимость экологической специфики Хабаровска от природно-ландшафтных факторов Среднеамурской низменности [22-29]**Table 1.** Dependence of the ecological specifics of Khabarovsk on the natural landscape factors of the Middle Amur Lowland [22-29]

N	Природно-ландшафтный фактор Natural landscape factor	Принципиальное влияние фактора на развитие и устойчивость урбогеосистемы Fundamental influence of the factor on the development and sustainability of the urban geosystem
1. Геолого-геоморфологические особенности / Geological and geomorphological features		
1.1	Расположение в межгорной впадине, в эпицентре синклинория Буреинско-Сихоте-Алиньской складчатой зоны, внутри локального понижения – Хабаровской кольцевой морфоструктуры, предположительно космогенного происхождения Location in the intermountain depression, in the epicenter of the synclinorium of the Bureinsk-Sikhote-Alin folded zone, inside the local depression – Khabarovsk ring morphostructure, presumably of cosmogenic origin	Застаивание вредных примесей в атмосфере города. Наиболее острая ситуация – в районе предприятий, территория которых приурочена к локальным понижениям рельефа (Хабаровский нефтеперерабатывающий завод) Stagnation of harmful impurities in the city's atmosphere. The most acute situation is in the area of enterprises whose territory is located in local relief depressions (Khabarovsk Oil Refinery)
1.2	Относительно плоский рельеф (средние высотные отметки 32–50 м, относительное превышение 20–30 м) Relatively flat terrain (average elevations of 32–50 m, relative excess of 20–30 m)	
1.3	Приуроченность к древним террасам реки Амур (пологая поверхность III надпойменной террасы) Confined to the ancient terraces of the Amur River (the sloping surface of the III above-floodplain terrace)	Беспрепятственное распространение промышленных выбросов на обширные расстояния в черте города Unhindered spread of industrial emissions over vast distances within the city
1.4	Приуроченность к пойме Confined to the floodplain	Подтопление промышленных (ТЭЦ-2) и жилых объектов Flooding of industrial (CHP-2) and residential facilities
1.5	Локальная пересеченность оврагами Local topographical intersections by ravines	Мозаичность микроклиматических условий на участках территории, находящихся вблизи друг друга Mosaic of microclimatic conditions in the areas of the territory located near each other
2. Климатические особенности / Climatic features		
2.1	Господство Сибирского антициклона в холодный период года Dominance of the Siberian anticyclone in the cold season	Сухая, ясная погода с ноября по март (до 300 солнечных дней в году) – малоснежные зимы, малые запасы влаги в почве – потенциальная подверженность природным пожарам. Неблагоприятные условия для рассеивания вредных примесей в атмосфере (юг Дальнего Востока – территория потенциально высокого загрязнения воздуха). Основные примеси – бензапирен, формальдегид, взвешенные частицы (содержание возрастает пропорционально росту количества личного автомобильного транспорта) Dry, clear weather from November to March (up to 300 sunny days a year) – little snowy winters, low moisture reserves in the soil – potential exposure to natural fires. Unfavourable conditions for the dispersion of harmful impurities in the atmosphere (the south of the Far East is an area of potentially high air pollution). The main impurities are benzapyrene, formaldehyde, suspended particles (the content increases in proportion to the increase in the number of personal vehicles)
2.2	Слабые скорости ветра в летне-осенний период Weak wind speeds in the summer-autumn period	Длительная задымлённость атмосферы от природных пожаров и сельскохозяйственных палов в китайской провинции Хэйлунцзян Long-term atmospheric smoke from natural fires and agricultural burnings in the Chinese province of Heilongjiang
2.3	Летние муссонные дожди Summer monsoon rains	До 75% годового стока реки Амур. Летне-осенние наводнения (затопление большей части поймы). Колебания уровня воды в русле: 10–15 м. В период сильных ливней уровень пребывает со скоростью

	до 30 см/час. Разливы достигают 10–25 км и держатся до 70 дней. В отдельные годы – 4–5 пиков паводков. Превышение нормы летних осадков в два и более раза способствует значительному очищению атмосферы Up to 75% of the annual flow of the Amur River. Summer-autumn floods (flooding of most of the floodplain). Water level fluctuations in the channel: 10–15 m. During heavy rains, the level stays at a speed of up to 30 cm/hour. Spills reach 10–25 km and last up to 70 days. In some years there are 4–5 flood peaks. Summer precipitation in excess of the norm by two times or more contributes to a significant purification of the atmosphere
3. Гидрологические особенности / Hydrological features	
3.1 Заболоченность широкой долины реки Амур Swampiness of the wide valley of the Amur River	Морозоопасность. Климатическая контрастность ставит под удар систему городского озеленения. Бурное развитие кровососущей мошки (гнуса), пик нашествия – июнь (мощный фактор психологического дискомфорта, причина низких темпов развития рекреационной отрасли) Frost hazard. Climatic contrast puts the system of urban gardening at risk. Rapid development of the blood-sucking midge, the peak of its invasion being in June (a powerful factor in psychological discomfort and the reason for the low rate of development of the recreational industry)

Изолированность юга Дальнего Востока с его мощным инвестиционным потенциалом усугубляется экономической отсталостью и запустением соседнего Забайкальского региона. Значительное число предприятий Хабаровска работают в режиме ограничения поставок энергоресурсов из-за дороговизны их транспортировки. На фоне упадка аграрно-животноводческого сектора, китайской монополии на фермерство, существует продовольственная проблема: дефицит (особенно мяса) и высокие цены на продукты, ввозимые из других регионов. Эти сложности вынуждают население заниматься браконьерством, которое наносит ущерб природным системам Дальнего Востока.

Уязвимость положения восточной России усугубляется одновременным ростом рождаемости и подъёмом экономики, проблемами экологического характера, вызванными перенаселением Японии и Китая. Особого внимания на этом фоне требует река Амур – важнейший трансграничный природный объект России и Китая.

Интегральными показателями качества жизни являются демографическая ситуация, здоровье и социальная обстановка. В Хабаровске, как и на Дальнем Востоке в целом, демографическая ситуация постсоветского периода характеризуется высокой смертностью, низкой рождаемостью и сокращением продолжительности жизни. Показатели здоровья характеризуются ранней хронизацией патологии, тревожна онкологическая обстановка. Высок уровень депрессии и суицида, особенно среди лиц, выходящих на пенсию, что обусловлено низкими пособиями по отношению к высоким коммунальным платежам. Преступность усугубляется близостью государственной границы (контрабанда и масштабные вывозы наличной валюты за рубеж) [31].

Градостроительные факторы – наиболее общие для развития всех урбанизированных территорий. Выделяется 5 основных факторов (табл. 2). Исторические и градостроительные факторы развития Хабаровска напрямую сопряжены с природно-ландшафтными, взаимно обусловлены.

Таблица 2. Градостроительные факторы развития городской структуры Хабаровска

Table 2. Urban planning factors in the development of the urban structure of Khabarovsk

1	2	3	4	5
Местоположение и масштабы участка Location and dimensions	Условия зрительного восприятия Conditions of visual perception	Морфология окружающей застройки Morphology of the surrounding buildings	Композиционно-художественные особенности Compositional and artistic features	Функциональная структура городской среды Functional structure of the urban environment
В исторической части при наличии памятников архитектуры осуществляется реконструкция и зачастую точечная застройка. На периферии города основной структурный элемент застройки – микрорайон. Этажность домов	Эстетический потенциал архитектуры: форма, силуэт, цвет, детали и фактура поверхности фасада. Фактор выражает оправданность принадлежности сооружения к окружающему пространству. Исторические здания Хабаровска, наряду с	Геометрия планов застройки, размерность зданий и образованных ими пространств, этажность. Фактор лимитирует застройку, исходя из соображений обозреваемости. Уместны принципы подобия, ассоциативные связи, повторение форм. Это	В 60–70-е гг. основным критерием архитектуры была новизна и практичность, не соотношенная с художественными ценностями среды. Сегодня градостроительство обратилось к исторической индивидуальности города и к парадигме	В практике последних лет – строительство многофункциональных комплексов (жильё совмещено с учреждениями и предприятиями инфраструктуры). Ориентация проектирования на доступность среды всем категориям населения. Городская среда Хабаровска

определяется с учетом численности населения, физико-географических показателей, регламентируется норма озеленения. Задача архитектуры – наиболее полный учёт специфики факторов и обеспечение целостности ансамбля	новейшими соответствуют данному требованию больше, чем типовые постройки советского прошлого. Важны акценты на ландшафтных доминантах, тогда как река Амур изолирована от города	условие существенно нарушено точечной застройкой	экологизации среды жизни населения	неоднородна в функциональном отношении. В центре сконцентрирована деловая активность, на периферии – её недостаток
In the historical zone and in the presence of architectural monuments, reconstruction and often infill development are carried out. On the periphery of the city, the main structural element of development is the microdistrict. The number of storeys of houses is determined taking into account the population, physical and geographical indicators, the norm of landscaping is regulated. The task of architecture is the comprehensive consideration of the specifics of factors and the ensuring of the integrity of the ensemble	Aesthetic potential of architecture: shape, silhouette, color, details and surface texture of the facade. This factor expresses the justification of the structure's belonging to the surrounding space. The historical buildings of Khabarovsk, along with the newest ones, meet this requirement more than typical buildings of the Soviet past. Emphasis on landscape dominants is important, while the Amur River is isolated from the city	The geometry of building plans, the dimensions of buildings and the spaces formed by them, the number of storeys. The factor limits development based on visibility considerations. Appropriate principles of similarity, associative links, repetition of forms. This condition is significantly violated by infill development	In the 60–70s, the main criterion for architecture was novelty and practicality – not correlated with the artistic values of the environment. Today, urban planning has turned to the historical identity of the city and to the paradigm of greening the living environment of the population	In the practice of recent years, the construction of multifunctional complexes (housing combined with institutions and infrastructure enterprises). Orientation of design to the availability of the environment to all categories of the population. The urban environment of Khabarovsk is functionally heterogeneous. Business activity is concentrated in the center, but is lacking on the periphery

В историческом развитии Хабаровска прослеживается 4 этапа градостроительного освоения местности. Каждый из них характеризуется различными подходами и приоритетами, что последовательно закрепились в Генеральном плане города [32–34]:

1. Допромышленный этап (1858–1880 гг.). Первоначально город возник, как военный пост Хабаровка, который получил быстрое развитие, благодаря расположению при слиянии рек Амур и Усури. Увеличение численности населения обеспечивается за счёт гражданских лиц, военных и чиновников, прибывающих за льготной выслугой. В отличие от ряда сибирских городов, формирующихся, как поселения при заводе, Хабаровск – поселение с общественно-административным назначением. Городская композиция определяется рельефом: гребни трех холмов образуют три центральные улицы. Общественно-административная зона представлена площадями (военный плац, «маньчжурский рынок», две церковные площади, гостиный двор). На узком плато берегового спуска реки Бари (Чердымовки) заложен городской сад (территория общественно-социального назначения). Генеральный план 1864 г. отражает принцип середины XIX века: рельеф является определяющим градостроительным фактором, одновременно лимитирующим застройку (застройка

включена в природный ландшафт). Главная планировочная ось – река Амур, одновременно главная магистраль. Градостроительная структура данного этапа сегодня является исторической ценностью (Центральный район – культурно-деловое ядро);

2. Промышленный этап (1880–1910 гг.). «Бум» транспортного строительства. Развитие территории, как промышленного центра прямым образом зависит от размещения транспортной инфраструктуры – Транссибирской железнодорожной магистрали. Функциональное назначение Хабаровска изменяется от административного к промышленному. Новая планировочная ось – железная дорога, которая закладывает предпосылки к линейной структуре. Рост города в глубину по осям трех главных улиц. В местах транзитного обслуживания возникают новые функциональные зоны: привокзальная площадь и завод с рабочей слободой;

3. Социалистический этап (1917–1991 гг.). Отражает период индустриализации, условно совпадает с периодом советской власти. Основная функция города в это время – площадка для размещения производства и концентрации рабочей силы. С появлением тяжёлой техники ландшафт окончательно утрачивает роль регулятора застройки. Строительный комплекс действует в тактике

«выжженной земли»: уничтожение исторической застройки, возведение на пустырях экономичных типовых жилищных массивов – «спальных» микрорайонов, которые бедны эстетически и плохо оснащены функционально. Пути сообщения развиваются по принципу «производство-спальный микрорайон», где транспорт служит не для связи городских территорий, а для обеспечения производства рабочей силой. Возникает индустриальный пояс Хабаровска с тяготением к реке Амуру и к железной дороге, приуроченный преимущественно к третьей надпойменной террасе – территории с наименьшей расчленённостью рельефа. Усугубляется чёткое разделение промышленных и селитебных территорий. Доминирующий эстетический элемент городской среды – реки Амур становится изолирован промышленно-складским комплексом;

4. Современный этап (1991 год – наст. вр.). До конца 1990-х гг. продолжается стагнация в градостроительном развитии. С начала XXI века объёмы строительных работ увеличились, был возведён ряд общественных зданий за пределами делового центра (цирк, торговые и спортивные комплексы). Продолжается возведение высотного жилья методом монолитного непрерывного железобетонного домостроения, где первые этажи отводятся под административные помещения и предприятия сферы обслуживания. Современные жилые кварталы располагаются преимущественно на пустырях, реже на месте ветхого жилья. По-прежнему широко распространена уплотнительная «точечная» застройка с нарушением исторического архитектурного ансамбля, нередко на месте внутриквартальных зелёных зон. Зачастую в ущерб экосистемам внутригородских природных ландшафтов развивается коттеджное строительство (питомник плодовых деревьев им. Лукашова). В связи с ростом количества автотранспорта и возникающими заторами, построены путепроводы и транспортные развязки, реконструированы главные городские улицы.

Градостроительная структура Хабаровска на современном этапе унаследовала подходы и ошибки предыдущих эпох. Они выражаются в мозаичном характере планировки, функциональной неоднородности и неоднородности озеленения, излишней протяжённости города с севера на юг, зажатости в пределах между рекой Амур и Транссибирской железнодорожной магистралью. Малое количество автодорог, связывающих центр с окраинами, низкая пропускная способность Краснореченской улицы, связывающей самые отдалённые районы города с центром (рис. 1). Минутя центр, невозможно попасть из Северного округа – в Южный, в результате чего, в часы пик Центральный район блокируется. Перенасыщенность центра учреждениями инфраструктуры диктует необходимость переноса части объектов на окраины.

На современном этапе Хабаровск стремится к балансу градостроительных факторов развития урбогеосистемы. Но, по-прежнему требуется глубокое переосмысление планировочных ошибок и выработка новейшей стратегии городского природопользования, ориентированной на единство экологических и социальных приоритетов, на всестороннее повышение комфортности жизни населения.

Существенная роль в оздоровлении городской среды Хабаровска принадлежит озеленённым территориям, которые ещё недавно находились в неудовлетворительном состоянии. Несмотря на широту ассортимента растительности, сократилось использование дальневосточных видов, 80% фитомассы заняли тополь и вяз. Количество насаждений не было увязано с экологической обстановкой и социально-демографическим размещением населения районов. В наихудшем положении находились жители Индустриального района. Официальные данные 2016 года, полученные при оценке архивных данных 2002–2011 гг. и дистанционного зондирования Земли (ДЗЗ) позволяют сделать выводы о положительной динамике развития озеленения в Хабаровске. Однако усиления муниципального контроля по-прежнему требуют разреженные санитарно-защитные насаждения промышленных узлов и золоотвалов ТЭЦ, бывшие территории воинских частей [35].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ совокупности природно-ландшафтных, исторических и градостроительных факторов позволил выявить экологическую и социальную специфику города Хабаровска, ключевые моменты, которые нельзя обойти при формировании стратегии развития города.

Царское правительство, начиная с XIX века, привлекало население юга России на плодородные земли Приамурья для поднятия целины и создания инфраструктуры. Советское правительство удерживало численность населения при помощи высоких зарплаток и лучших условий жизни. Оба периода предусматривали развитую и жизнеспособную систему льгот. После распада СССР государственная поддержка прекратилась, Дальний Восток потерял привлекательность, что послужило причиной депопуляции населения. Сегодня, на фоне переосознания геостратегической роли Дальнего Востока, интерес к региону снова повышается, но отсутствует адекватная современным проблемам система льгот.

Сокращение численности населения Хабаровска в 2000-е годы, сменилось сегодня его ростом. Следует отметить, что этот процесс происходит на фоне сокращения численности населения Дальнего Востока. Рост Хабаровской агломерации за счёт притока людей из менее крупных населённых пунктов края ненадёжен, поскольку человеческие ресурсы региона ограничены.

Устойчивость развития города Хабаровска возможна при условии создания такой экономической модели, которая позволит Дальнему Востоку развиваться опережающими темпами. Однако, необходимо помнить, что ситуация всегда будет находиться под угрозой из-за суровости природного фактора и географической отдалённости, и в случае трудностей отток населения возобновится.

В этом контексте от представителей региональной и местной власти требуются не только абстрактные схемы по повышению уровня жизни, но прежде всего налаживание открытого диалога с населением.

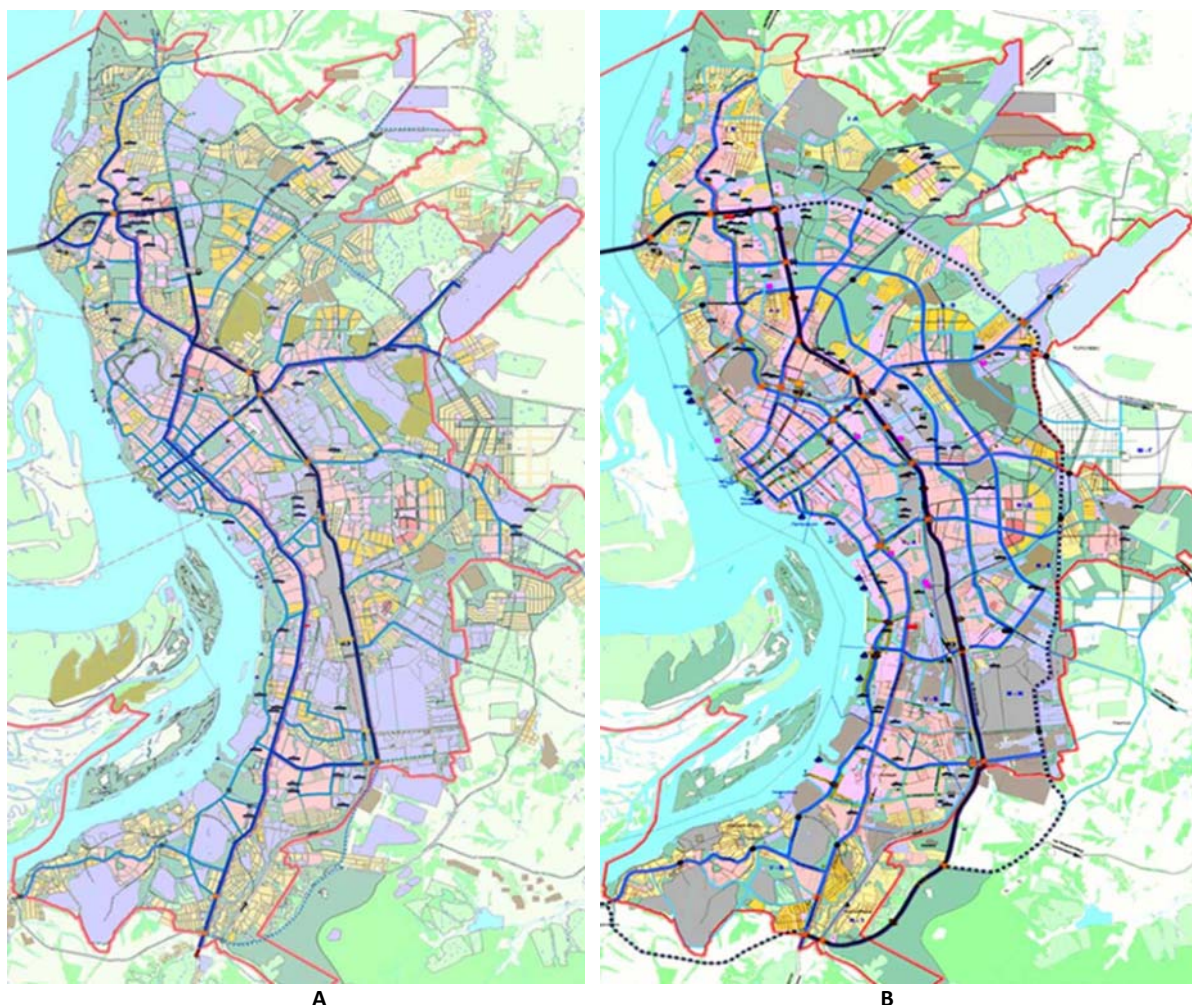


Рисунок 1. Дорожная инфраструктура города Хабаровска: А. Существующее состояние; В. Проект реконструкции дорожной сети за счёт развития города вглубь от реки Амур и расширения путей объезда [26]
Figure 1. Road infrastructure of the city of Khabarovsk: A. Current state; B. Project for the reconstruction of the road network through the development of the city inland from the Amur River and the expansion of detour routes [26]

Комплексный анализ развития города Хабаровска позволяет определить не только ключевые проблемы, вызванные усилением антропогенного воздействия и неблагоприятными природно-ландшафтными условиями, но также способствует перспективному выявлению потенциала экологического оздоровления территории.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Мирзеханова З.Г. Ресурсоведение: Курс лекций. Владивосток: ДВО РАН, 2003. 363 с.
2. Мирзеханова З.Г. Современные подходы к комплексным исследованиям территории // Вестник ДВО РАН. 2003. N 5. С. 93-100.
3. Стратегия социально-экономического развития Хабаровского края на период до 2030 года. Правительство Хабаровского края. Хабаровск, 2017. 151 с.
4. Холмогоров Е.С. Русская цивилизация. Категории понимания // Альманах «Тетради по консерватизму». 2016. N 3. С. 39-63.
5. Геоэкологические основы территориального проектирования и планирования / под редакцией В.С. Преображенского, А.Д. Александровой. М.: Наука, 1989. 144 с.
6. Бляхер Л.Е. Пространственная сегрегация города Хабаровска: теоретико-методологические этюды //

- Российское городское пространство: попытка осмысления. Серия «Научные доклады». 2000. N 116. С. 58-77.
7. Климина Е.М. Ландшафтно-картографическое обеспечение территориального планирования (на примере Хабаровского края). Владивосток: Дальнаука, 2007. 132 с.
8. Морозова Г.Ю., Нарбут Н.А., Бабурин А.А. и др. Концепция озеленения Хабаровска. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2003. 38 с.
9. Реймерс Н.Ф. Природопользование. Словарь-справочник. М.: Мысль, 1990. 637с.
10. Градосистемы России в начале XXI столетия по А.М. Лола: карта // Вопросы географии. Сб.141: Проблемы регионального развития России. М: ИД «Кодекс», 2016. 640 с.
11. Ермакова Ю.И. Экологические риски Хабаровского мегаполиса // Труды VI Международной научно-практической конференции «Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование», 29 ноября – 1 декабря 2018 года. М.: ООО «Буки-Веди», 2018. С. 348-354.
12. Закон Хабаровского края от 28.04.2004 N177 «О наделении муниципального образования города Хабаровска статусом городского округа и об установлении его границы». URL: <https://docs.cntd.ru/document/995110250> (дата обращения: 01.04.2022)
13. Мотрич Е.Л. Население Дальнего Востока России. Владивосток, Хабаровск: ДВО РАН, 2005. 224 с.
14. Экономика Хабаровска – основной фактор развития // Тихоокеанская звезда, 08.02.2013. URL: https://toz.su/newspaper/ot_pervogo_litsa/ekonomika_khabarovska_osnovnoy_faktor_razvitiya/ (дата обращения: 19.07.2022)

15. Нарбут Н.А., Антонова Л.А., Матюшкина Л.А., Климина Е.М., Караванов К.П. Стратегия формирования экологического каркаса территории (на примере Хабаровска). Владивосток-Хабаровск: ДВО РАН, 2002. 129 с.
16. Нарбут Н.А. Экологические проблемы региона: Хабаровский край: Курс лекций. Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН, 2006. 129 с.
17. Кочуров Б.И. Экодиагностика и сбалансированное развитие. М.: Издательский Дом «Инфра-М», 2016. 362 с.
18. Кочуров Б.И., Лобковский В.А., Смирнов А.Я. Эффективность и культура природопользования. М.: ООО «Русайнс», 2018. 162 с.
19. Лихачёва Э.А., Тимофеев Д.А. (ред.) Город-экосистема. М.: ИГРАН, 1996. 336 с.
20. Нарбут Н.А. Особенности экологической политики в регионах нового освоения // Материалы конференции с международным участием «Регионы нового освоения: естественные сукцессии и антропогенная трансформация природных комплексов». Хабаровск: ФГБУН Институт водных и экологических проблем ДВО РАН, 2017. С. 208-210.
21. Постановление от 01 ноября 2013 года N4440 Об утверждении муниципальной программы «Улучшение экологического состояния города Хабаровска» на 2014-2020 годы (с изменениями на 27 октября 2017 года)
22. Государственный доклад о состоянии и об охране окружающей среды Хабаровского края в 2016 году / под редакцией Ермолина А.Б. Ижевск: ООО «Принт-2», 2017. 226 с.
23. Гражданское общество Хабаровска. URL: <https://nko.khabarovskadm.ru/> (дата обращения: 24.04.2022)
24. Долгосрочная целевая программа «Улучшение экологического состояния города Хабаровска на 2011-2015 годы». URL: <https://docs.cntd.ru/document/995134269> (дата обращения: 27.04.2022)
25. Махинов А.Н., Ким В.И., Воронов Б.А. Историческое наводнение в бассейне Амура в 2013 году: причины и последствия // Вестник ДВО РАН. 2014. N 2. С. 5-14.
26. Портал администрации города Хабаровска. URL: <https://www.khabarovskadm.ru/> (дата обращения: 22.04.2022)
27. Соколова Г.В., Теретьяникова Е.П. Проблемы долгосрочного прогнозирования пожарной опасности в лесах Хабаровского края и Еврейской автономной области по метеорологическим условиям. Хабаровск: ДВО РАН, 2008. 150 с.
28. Лаппо Г.М. Города России. Взгляд географа. М.: Новый хронограф, 2012. 504 с.
29. Сушкин Л.Б. Особенности литологических комплексов района слияния рек Амур и Усури (ДВ РФ) // Материалы VII Всероссийского литологического совещания 28-31 октября 2013, Новосибирск, 2013. С. 186-192.
30. Проблемы устойчивого использования трансграничных территорий: Материалы международной конференции / под ред. П.Я. Бакланова, С.С. Ганзея. Владивосток: ТИГ ДВО РАН, 2006. 176 с.
31. Витько А.В., Кораблев В.Н. Модернизация здравоохранения Хабаровского края. Хабаровск, 2014. 288 с.
32. Нарбут Н.А. Устойчивое развитие города: роль открытого пространства // Материалы VI Международной научно-практической конференции «Урбозкосистемы: проблемы и перспективы развития». Ишим: филиал ФГБОУ ВПО «Тюменский государственный университет» в г. Ишиме. 2018. С. 19-20.
33. Яновский В.В. Мегалополь в России: самоорганизация и управление развитием // Российское предпринимательство. 2007. Т. 8. N 5. С. 74-77.
34. Ермакова Ю.И., Кочуров Б.И. Эколого-градостроительная эволюция планировочной системы Хабаровска // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2020. Т. 5. N 3 (21). С. 28-37.
35. Кузнецов О.В., Маркелов Г.Я. Оценка зелёных насаждений Хабаровска с использованием материалов ДЗЗ и ГИС-технологий // Геоматика. 2013. N 18. С. 32-38.
- REFERENCES**
- Mirzekhanova Z.G. *Resursovedenie* [Resource studies]. Vladivostok, DVO RAS Publ., 2003, 363 p. (In Russian)
 - Mirzekhanova Z.G. Modern approaches to complex research of the territory. *Vestnik DVO RAN* [Bulletin of the FEB RAS]. 2003, no. 5, pp. 93-100.
 - Strategiya sotsial'no-ekonomicheskogo razvitiya Khabarovskogo kraja na period do 2030 goda* [The strategy of socio-economic development of the Khabarovsk Territory for the period up to 2030]. Khabarovsk, 2017, 151 p. (In Russian)
 - Kholmogorov E.S. Russian civilization. Categories of understanding. *Al'manakh «Tetradi po konservatizmu»* [Almanac «Notebooks on Conservatism»]. 2016, no. 3, pp. 39-63. (In Russian)
 - Preobrazhenskiy V.S., Aleksandrova A.D., eds. *Geoekologicheskie osnovy territorial'nogo proektirovaniya i planirovaniya* [Geoecological foundations of territorial design and planning]. Moscow, Nauka Publ., 1989, 144 p. (In Russian)
 - Blyakher L.E. Spatial segregation of the city of Khabarovsk: theoretical and methodological studies. *Rossiiskoe gorodskoe prostranstvo: popytka osmysleniya. Seriya «Nauchnye doklady»* [Russian urban space: an attempt to comprehend. Series «Scientific reports»]. 2000, no. 116, pp. 58-77. (In Russian)
 - Klimina E.M. *Landshaftno-kartograficheskoe obespechenie territorial'nogo planirovaniya (na primere Khabarovskogo kraja)* [Landscape and cartographic support of territorial planning (on the example of the Khabarovsk Territory)]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2007, 132 p. (In Russian)
 - Morozova G.Yu., Narbut N.A., Baburin A.A. et al. *Kontseptsiya ozeleneniya Khabarovska* [The concept of gardening Khabarovsk]. Khabarovsk, IWEP FED RAS Publ., 2003, 38 p. (In Russian)
 - Reimers N.F. *Pririodopol'zovanie. Slovar'-spravochnik* [Environmental management. Dictionary-reference]. Moscow, Mysl' Publ., 1990, 637 p. (In Russian)
 - Urban systems of Russia at the beginning of the XXI century by A.M. Lola: map. In: *Voprosy geografii. Sb.141: Problemy regional'nogo razvitiya Rossii* [Geography issues. Col.141: Problems of regional development of Russia]. Moscow, KodekS Publ., 2016, 640 p. (In Russian)
 - Ermakova Yu.I. *Ehkologicheskie riski Khabarovskogo megapolisa* [Environmental risks of the Khabarovsk megalopolis]. *Trudy VI mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Indikatsiya sostoyaniya okruzhayushchei sredy: teoriya, praktika, obrazovanie»* [Indication of the state of the environment: theory, practice, education, Moscow, 29 November - 1 December 2018]. Moscow, Buki-Vedi Publ., 2018, pp. 348-354. (In Russian)
 - Zakon Khabarovskogo kraja ot 28.04.2004 no177 «O nadelenii munitsipal'nogo obrazovaniya goroda Khabarovska statusom gorodskogo okruga i ob ustanovlenii ego granitsy»* [The Law of the Khabarovsk Territory of 28.04.2004 N177 «On granting the municipal formation of the city of Khabarovsk the status of an urban district and on establishing its border»]. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/995110250> (accessed 01.04.2022)
 - Motrich E.L. *Naselenie Dal'nego Vostoka Rossii* [Population of the Russian Far East]. Vladivostok, Khabarovsk, FED RAS Publ., 2005, 224 p. (In Russian)
 - Ehkonomika Khabarovska – osnovnoi faktor razvitiya* [Economy of Khabarovsk is the main factor of development]. *Tikhookeanskaya Zvezda* [Pacific star], 08.02.2013. Available at: https://toz.su/newspaper/ot_pervogo_liitsa/ekonomika_khabarovska_osnovnoy_faktor_razvitiya/ (accessed 19.07.2022)
 - Narbut N.A., Antonova L.A., Matyushkina L.A., Klimina E.M., Karavanov K.P. *Strategiya formirovaniya ehkologicheskogo karkasa territorii (na primere Khabarovska)* [Strategy for the formation of the ecological frame of the territory (on the example of Khabarovsk)]. Vladivostok, Khabarovsk, FED RAS Publ., 2002, 129 p. (In Russian)
 - Narbut N.A. *Ehkologicheskie problemy regiona: Khabarovskii kraj* [Ecological problems of the region: Khabarovsk Territory]. Khabarovsk, IWEP FED RAS Publ., 2006, 129 p. (In Russian)

17. Kochurov B.I. *Ehkodiagnostika i sbalansirovannoe razvitie* [Ecodiagnostics and sustainable development]. Moscow, Infra-M Publ., 2016, 362 p. (In Russian)
18. Kochurov B.I., Lobkovskii V.A., Smirnov A.Ya. *Ehffektivnost' i kul'tura prirodopol'zovaniya* [Efficiency and culture of environmental management]. Moscow, Rusains Publ., 2018, 162 p. (In Russian)
19. Likhacheva E.A., Timofeev D.A., eds. *Gorod-ehkositema* [Ecosystem city]. Moscow, IG RAS Publ., 1996, 336 p. (In Russian)
20. Narbut N.A. Osobennosti ehkologicheskoi politiki v regionakh novogo osvoeniya [Features of environmental policy in the regions of new development]. *Materialy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem "Regiony novogo osvoeniya: estestvennye suksessii i antropogennaya transformatsiya prirodnikh kompleksov"*, Khabarovsk, 2017 [Materials of the conference with international participation "Regions of new development: natural successions and anthropogenic transformation of natural complexes", Khabarovsk, 2017]. Khabarovsk, 2017, pp. 208-210.
21. *Postanovlenie ot 01 noyabrya 2013 goda N4440 Ob utverzhdenii munitsipal'noi programmy «Uluchshenie ekologicheskogo sostoyaniya goroda Khabarovska» na 2014-2020 gody (s izmeneniyami na 27 oktyabrya 2017 goda)* [Resolution dated November 01, 2013 No. 4440 On approval of the municipal program «Improving the ecological state of the city of Khabarovsk» for 2014-2020 (as amended on October 27, 2017)] (In Russian)
22. Ermolin A.B., ed. *Gosudarstvennyi doklad o sostoyanii i ob okhrane okruzhayushchei sredy Khabarovskogo kraya v 2016 godu* [State report on the state and environmental protection of the Khabarovsk Territory in 2016]. Izhevsk, Print-2 Publ., 2017, 226 p. (In Russian)
23. *Grazhdanskoe obshchestvo Khabarovska* [Civil Society of Khabarovsk]. Available at: <https://nko.khabarovskadm.ru/> (accessed 24.04.2022)
24. *Dolgosrochnaya tselevaya programma «Uluchshenie ehkologicheskogo sostoyaniya goroda Khabarovska na 2011-2015 gody»* [Long-term target program «Improvement of the ecological state of the city of Khabarovsk for 2011-2015»]. Available at: <https://docs.cntd.ru/document/995134269> (accessed 27.04.2022)
25. Makhinov A.N., Kim V.I., Voronov B.A. Historic flood in the Amur basin in 2013: causes and consequences. *Vestnik FEG RAS* [Bulletin FEG RAS]. 2014, no. 2, pp. 5-14. (In Russian)
26. *Portal administratsii goroda Khabarovska* [Khabarovsk city administration portal]. Available at: <https://www.khabarovskadm.ru/> (accessed 22.04.2022)
27. Sokolova G.V., Teteryatnikova E.P. *Problemy dolgosrochnogo prognozirovaniya pozharnoi opasnosti v lesakh Khabarovskogo kraya i Evreiskoi avtonomnoi oblasti po meteorologicheskim usloviyam* [Problems of long-term forecasting of fire danger in the forests of the Khabarovsk Territory and the Jewish Autonomous Region based on meteorological conditions]. Khabarovsk, FED RAS Publ., 2008, 150 p. (In Russian)
28. Lappo G.M. *Goroda Rossii. Vzgl'yad geografa* [Cities of Russia. Geographer's view]. Moscow, Novyi khronograf Publ., 2012, 504 p. (In Russian)
29. Sushkin L.B. Osobennosti litologicheskikh kompleksov raiona sliyaniya rek Amur i Ussuri (DV RF) [Features of lithological complexes of the confluence of the Amur and Ussuri rivers (FE of Russian Federation)]. *Materialy VII Vserossiiskogo litologicheskogo soveshchaniya, Novosibirsk, 28-31 oktyabrya 2013* [Materials of the VII All-Russian Lithological Conference, Novosibirsk, 28-31 October, 2013]. Novosibirsk, 2013, pp. 186-192. (In Russian)
30. Baklanov P.Ya., Ganzey S.S., eds. *Problemy ustoychivogo ispol'zovaniya transgranichnykh territorii: Materialy mezhdunarodnoi konferentsii* [Problems of sustainable use of transboundary territories: Proceedings of the international conference]. Vladivostok, TIG FED RAS Publ., 2006, 176 p. (In Russian)
31. Vit'ko A.V., Korablev V.N. *Modernizatsiya zdavoookhraneniya Khabarovskogo kraya* [Modernization of health care in the Khabarovsk Territory]. Khabarovsk, 2014, 288 p. (In Russian)
32. Narbut N.A. Ustoichivoe razvitie goroda: rol' otkrytogo prostranstva [Sustainable urban development: the role of open space]. *Materialy VI Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii "Urboehkositemy: problemy i perspektivy razvitiya"*, Ishim, 2018 [Materials of the VI International Scientific and Practical Conference "Urban ecosystems: problems and development prospects", Ishim, 2018]. Ishim, 2018, pp. 19-20. (In Russian)
33. Yanovskii V.V. Megapolis in Russia: self-organization and development management. *Rossiiskoe predprinimatel'stvo* [Russian Entrepreneurship]. 2007, vol. 8, no. 5, pp. 74-77 (In Russian)
34. Ermakova Yu.I., Kochurov B.I. Ecological and urban planning evolution of the planning system of Khabarovsk. *Groznenskii estestvennonauchnyi byulleten'* [Grozny Natural Science Bulletin]. 2020, vol. 5, no. 3 (21). pp. 28-37. (In Russian)
35. Kuznetsov O.V., Markelov G.YA. Assessment of green spaces in Khabarovsk using remote sensing data and GIS technologies. *Geomatika* [Geomatics]. 2013, no. 18, pp. 32-38. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Юлия И. Ермакова / Yulia I. Ermakova <https://orcid.org/0000-0002-1485-8871>
Борис И. Кочуров / Boris I. Kochurov <https://orcid.org/0000-0002-8351-3658>

Оригинальная статья / Original article

УДК 338.001.36

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-163-174

Многофакторный подход к оценке социально-экономико-экологического метрополитенного развития приграничных областей Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) для разработки модельной концепции

Наталья В. Яковенко¹, Надежда В. Чугунова¹Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова, Воронеж, Россия²Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород, Россия

Контактное лицо

Наталья В. Яковенко, доктор географических наук, профессор, главный научный сотрудник дирекции НИИ ИТЛК, Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова; 394087 Россия, г. Воронеж, ул. Тимирязева, д. 8. Tel. +79191889232

Email n.v.yakovenko71@gmail.com, ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4203-0040>

Формат цитирования

Яковенко Н.В., Чугунова Н.В. Многофакторный подход к оценке социально-экономико-экологического метрополитенного развития приграничных областей Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) для разработки модельной концепции // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 163-174. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-163-174

Получена 17 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 28 июля 2022 г.

Принята 9 августа 2022 г.

Резюме

Цель – оценка социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) для разработки модельной концепции.

Материал и методы исследования. В исследовании применен системный подход; методы сравнительного и экономико-статистического анализа. Статистической базой являлись официальные материалы Росстата 2016–2020 гг.

Результаты. Рассчитанный интегральный индекс социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий Центрально-Черноземного района свидетельствует о наличии четырех групп муниципальных образований: с высоким, средним, ниже среднего и низким уровнем развития. Социально-экономическое развитие приграничных территорий характеризуется высокой пространственной неоднородностью и высокой степенью концентрации человеческого и экономического капитала в пределах агломераций. Наблюдается поляризация по рассмотренным показателям, при этом разрыв по частным индексам не столь значителен, но существенен между муниципальными образованиями. В соответствии с проведенными расчетами возникает необходимость разработки модельной концепции социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов.

Выводы. Уровень социально-экономического развития территорий является производным мощности, генерируемым метрополисом-ядром и определяется имеющимся локальным экономическим потенциалом, способностью к абсорбции воздействий метрополисного центра районными очагами концентрации деловой активности. Постепенное «заполнение» социально-экономических лакун возможно при условии роста уровня развития метрополисного ядра и прилегающих территорий, то есть территориального распространения генерируемых метрополией положительных социально-экономических эффектов. В работе решена актуальная практико-ориентированная задача социально-экономико-географического исследования – оценка социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий Центрально-Черноземного района, что дает возможность комплексно и адекватно выявить «сильные и слабые» стороны метрополитенского развития регионов.

Ключевые слова

Приграничные территории, Центрально-Черноземный район, социально-экономико-экологическое, метрополитенское развитие.

A multi-factor approach to assessing the socio-economic and metropolitan environmental development of border areas in the Central Black Soil Region of Russia (Belgorod, Voronezh and Kursk regions) in order to develop a model concept

Nataliya V. Yakovenko¹ and Nadezhda V. Chugunova²

¹G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technologies, Voronezh, Russia

²Belgorod National Research University, Belgorod, Russia

Principal contact

Nataliya V. Yakovenko, Doctor of Geography, Professor, Chief Research Officer, Directorate of the Research Institute of Innovative Technologies and the Forestry Complex of the G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technologies; 8 Timiryazev St, Voronezh, Russia 394087.

Tel. +79191889232

Email n.v.yakovenko71@gmail.com

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4203-0040>

How to cite this article

Yakovenko N.V., Chugunova N.V. A multi-factor approach to assessing the socio-economic and metropolitan environmental development of border areas in the Central Black Soil Region of Russia (Belgorod, Voronezh and Kursk regions) in order to develop a model concept. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 163-174. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-163-174

Received 17 June 2022

Revised 28 July 2022

Accepted 9 August 2022

Abstract

Aim. The aim is to assess the socio-economic and metropolitan environmental development of border areas of the Central Black Soil region (Belgorod, Voronezh, Kursk regions) in order to develop a model concept.

Material and Methods. The study uses a systematic approach through methods of comparative and economic-statistical analysis. The statistical base employed was the official materials of Rosstat 2016–2020.

Results. The calculated integral index of socio-economic and metropolitan environmental development of the border areas of the Central Black Soil region indicates the presence of four groups of municipalities with high, medium, below average and low levels of development. The socio-economic development of border areas is characterised by high spatial heterogeneity and a high degree of concentration of human and economic capital within the agglomerations. There is a polarisation in the considered indicators: while the gap in the private indices is not so significant, it is significant between municipalities. In accordance with our calculations, there is a need to develop a model concept of socio-economic and metropolitan environmental development of border regions.

Conclusions. The level of socio-economic development of areas is a derivative of the power generated by the metropolitan-core and is determined by the available local economic potential, the ability of district centres of concentration of business activity to absorb the impacts of the metropolitan centre. Gradual "filling" of socio-economic gaps is possible if the level of development of the metropolitan core and adjacent territories increases, i.e. the territorial spread of the positive socio-economic effects generated by the metropolis.

The work has solved an urgent practice-oriented task of socio-economic and geographical research – the assessment of socio-economic and metropolitan environmental development of border areas of the Central Black Soil region, which provides an opportunity to comprehensively and adequately identify "strengths and weaknesses" of the metropolitan development of the regions.

Key Words

Border areas, Central Black Soil region, socio-economic and environmental, metropolitan development.

ВВЕДЕНИЕ

В условиях цивилизационного перехода от индустриального к постиндустриальному (информационному) обществу организация экономической деятельности все активнее выходит за пределы конкретных государств и осуществляется в глобальной системе координат с помощью разветвленной сети экономических агентов и зависит от генерации, обработки и распространения информации, эффективного использования человеческого и социального капитала [1; 2].

В современной экономике постепенно утверждается трактовка экономического пространства как силового поля, в котором детерминирующими элементами выступают полюсы роста, а процессами – диффузия новшеств. Процессы метрополизации связаны с повышением роли городов-лидеров в реализации консолидирующих и прогрессивно-важных функций, они играют важную роль в развитии стран и регионов, пространственной трансформации их экономик, территориальной организации общества [3; 4]. Сложность и неоднозначность современных процессов метрополизации обуславливают широкий спектр направлений их изучения и остроту соответствующих дискуссий в научных и экспертных кругах.

Большинство исследователей сходятся на постулате, что современная метрополизация – это «реакция» процессов урбанизации на вызовы глобализации, а потому она является «характерным знаком новейшей эпохи». На регионы возлагается все большая ответственность за стабильность и продвижение метрополитенской стратегии инновационного развития [5; 6]. Процессы метрополизации связаны с концентрацией экономико-социального, мультикультурного, транспортно-сетевого и информационного потенциалов развития общества в крупных городах и зонах их влияния, реализацией ими общественно значимых функций на микрорегиональном и мировом уровнях [7-10].

Не избежал как позитивных, так и негативных следствий процессов урбанизации один из староосвоенных районов Европейской части Российской Федерации – Центрально-Черноземный регион, в котором последние десятилетия экономика, система расселения отличались неустойчивостью развития. Социально-экономические, демографические, инфраструктурные преобразования, проникновение процессов глобализации привели к концентрации населения (и бизнеса) в больших городах, региональных столицах (административные центры областей) и их пригородах, социально-демографическому обезлюдению периферийных районов [11; 12].

Развитие в Центрально-Черноземном районе региональных метрополисов в качестве полюсов роста и концентрации населения предопределяют интенсификацию поляризации расселения в центр-периферийной системе регионов, увеличение числа пустующих сел и постселитебных территорий. Ряд ученых, рассматривая проблемы регионального развития, растущую неравномерность развития территорий ЦЧР, приходят к выводу о снижении устойчивости социально-экономического развития, прежде всего, приграничных территорий [13; 14].

Условия социально-экономического развития муниципальных приграничных районов частично определяются их историей. Унаследованное развитие объясняет современные позиции приграничных регионов. Исследуя проблемы и основные направления устойчивого развития Центрально-Черноземного района, авторы работы устанавливают необходимость достижения сбалансированного состояния между природной средой, социальной и экономическими сферами. Наши исследования свидетельствуют не только о концентрации населения и экономики в больших городах, но и росте сегрегации населения в градиенте «центр-периферия», нарастающих внутрирегиональных диспропорциях уровней социально-экономического развития муниципальных образований, слабой урбанизации периферии, ее депопуляции [15].

Выявление вектора и интенсивности воздействия метрополисных центров на социально-экономические процессы прилегающей территории является важной и актуальной задачей, учитывая объективность процессов метрополизации, необходимость совершенствования управления пространственным развитием, урегулирования взаимоотношений между ядром метрополии, центральными и периферийными районами, активизации стимулирующей роли метрополитенского центра как полюса роста и продуцента инновационных трансформаций в пространстве через имеющийся интеллектуальный, научный и образовательный потенциалы, обеспеченность инновационной, финансовой, информационной, транспортной инфраструктурой.

Цель исследования – оценка социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) для разработки модельной концепции.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В исследовании применен системный подход комплексного, структурированного изучения и динамики уровня социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий; методы сравнительного и экономико-статистического анализа, в частности, нормирования, линейного масштабирования, средней арифметической и геометрической величин, корреляционный анализ.

Информационно-аналитическую основу исследования составляют работы зарубежных и российских авторов по направлению исследования. Статистической базой являлись официальные материалы Росстата 2016–2020 гг.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Метрополизацию рассматривают как специфическую форму городской реструктуризации, которая обуславливает развитие городов путем установления между ними полицентрических отношений в связи с изменившимися политическими и технологическими условиями, вызванными глобализацией экономической деятельности, деиндустриализацией бывших индустриальных городов и возникновением новых экономических функций в мегаполисах, которые становятся новыми центрами экономического развития. Ее часто воспринимают как новый результат экономических, управленческих и контролирующих

функций, которые сосредотачиваются в метрополитенских ареалах. Метрополитенское развитие – результат проявления конкретной конкурентоспособности, которая базируется на таких преимуществах городов как концентрация на их территории населения, рабочих мест и различных экономических потоков вследствие развития специфических функций высшего ранга, приводящих к новой экономической специализации. Эти функции проявляют себя как движущие силы экономического развития, создают новые субцентры в рамках метрополитенского развития, которые, как правило, находятся далеко от границ главного города, порождая полицентрические процессы [5; 6].

Наличие в регионе или стране городских центров с высоким функциональным статусом метрополитенских городов является прочной основой для действенного функционирования «точек роста», которые, в свою очередь, выступают в роли главных катализаторов эффективного социально-экономического развития на локальном, региональном и международном уровнях. Сформировавшись в условиях высокой концентрации финансов, информации, высокотехнологичных видов деятельности, высочайшего профессионального уровня менеджмента и трудовых ресурсов, в пределах метрополитенских городов, «точки роста» генерируют пространственные инновационные волны, которые распространяются на окружающую общественную среду в форме новых знаний, инновационных технологий, организационных новшеств и моделей поведения.

На территории Центрального Черноземья крупные города (метрополисы) являются «точками роста» территориального развития, местом производства основной части регионального продукта, центрами конкурентоспособной промышленности, высоких промышленных и гуманитарных технологий, выступают донорами регионального и национального бюджета. Считаем, что *под метрополией (метрополисом)* следует понимать «главный город конкретной территории, центр ее политической, экономической жизни с повышенной концентрацией городского населения, *под метрополизацией* – процесс развития метрополии, доминирования столичного центра в социально-экономическом, политическом и пространственном аспектах, как результат развития урбанизации» [12].

Для оценки социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий был разработан следующий алгоритм (рис. 1).

В качестве исходных данных были выбраны показатели, характеризующие социально-экономическое и экологическое состояние муниципалитетов рассматриваемых регионов (рис. 2).

При построении системы оценки учитывались следующие требования:

- выбраны показатели, имеющие динамический характер;
- для описания системы любой сложности вполне достаточно 9–10 критериев;
- показатели создают предпосылки для проведения оперативной и комплексной оценки;
- показатели описывают действие наиболее весомых факторов;

- формирование системы показателей основывается на сочетании двух принципов – полноты охвата факторов воздействия и минимального количества показателей [16].

Одной из важнейших задач, возникающей при обработке многомерных статистических данных является их агрегация, которая имеет целью сжатие признаков пространства без существенной потери его информативности. Широко распространенным подходом к агрегации эмпирических данных является переход от начальных показателей, значения которых измеряются на объектах, до небольшого числа обобщенных показателей, функционально связанных с начальными, и обладающими оптимальными по определенным критериям свойствами. На практике агрегирование исходных показателей часто рассматривают в контексте полной скалярной редукции, результатом которой является построение единого, так называемого обобщенного или интегрального показателя. Под интегральным показателем будем понимать некий условный числовой измеритель латентного качества исследуемого явления, в нашем случае уровень социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий.

На территории приграничных областей рассматриваемых субъектов Центрального Черноземного района находится четыре агломерации (метрополитенских ареала), площадью 44 919 км² с численностью населения 3,6 млн чел. Территории Воронежской и Курской областей можно считать моноцентричными, здесь имеется по одной агломерации, в которых присутствует один центральный населенный пункт, доминирующий над остальными территориями. Тогда как в Белгородской области сформировано две агломерации: Белгородская с административным центром – г. Белгород и – Старооскольско-Губкинский метрополитенский ареал, образование которого произошло под влиянием социально-экономических факторов. В связи с этим можно утверждать, что здесь существует полицентричная (двухполюсная) метрополизация. Функциональный аспект полицентричности рассматривает экономическую специализацию центров и взаимодействие между ними. Согласно этой точке зрения, полицентричной считается территория, характеризующаяся специализацией городских зон, что в свою очередь приводит к взаимодополнению между городами. Соответственно, связи между этими центрами (в частности, информационные потоки, маятниковая миграция и др.) будут носить не центростремительный характер, а более распределенный.

Согласно исследованиям: «...метрополия в своих пространственных проявлениях локализована, сконцентрирована на конкретной, идентифицируемой по множеству сопряженных фактов и признаков (включая цену недвижимости, плотность застройки, функции в масштабе урбанистической системы и др.) территории» [10].

На основании предложенной методики (рис. 1) был проведен ретроспективный анализ пространственной социально-экономической и экологической трансформации территорий приграничных с Украиной областей Центрально-Черноземного района.

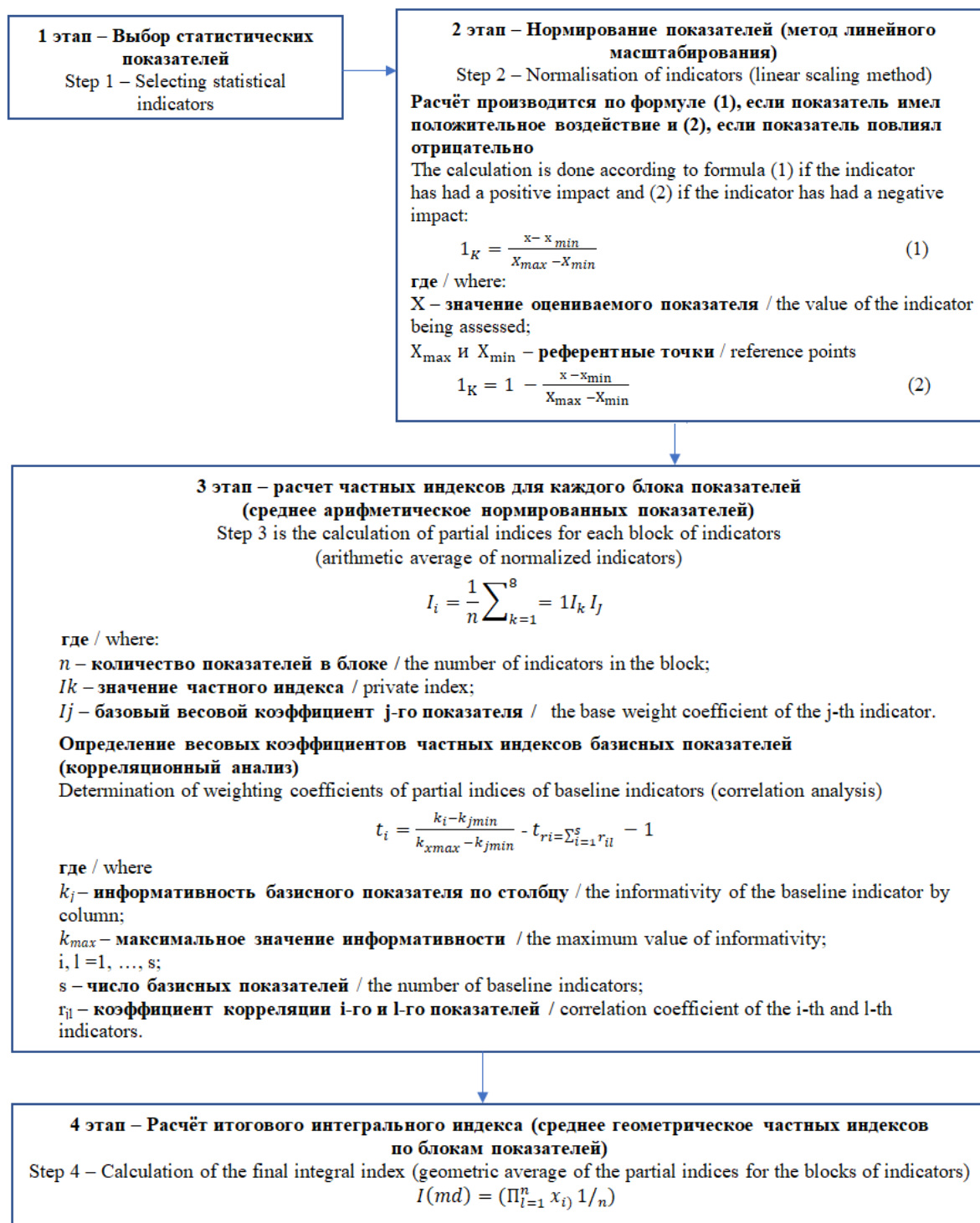


Рисунок 1. Алгоритм проведения расчетов
Figure 1. Calculation algorithm

В Воронежской области сформирована одна агломерация – Воронежская. Агломерация является межрегиональным центром социально-экономического развития Черноземья и относится к центрам систем расселения общероссийского уровня. Она причислена наряду с Московской и Санкт-Петербургской к числу столичных и отмечена как агломерация с критическим приростом населения около 40%. Городской округ город Воронеж оказывает все более сильное поляризующее влияние на окружающие его малые

города и сельские поселения, и выступает аккумулярующим центром трудовых культурно-бытовых и рекреационных связей [16]. На территории Воронежской области развиты центр-периферийные отношения, в связи с этим можно наблюдать резкие контрасты в социально-экономическом и экологическом развитии. Анализ частных индексов показывает, что стабильно высокие показатели имеет г. Воронеж (0,72 – 2016 г.), и сохраняет такую же тенденцию и в 2020 г. (рис. 3).

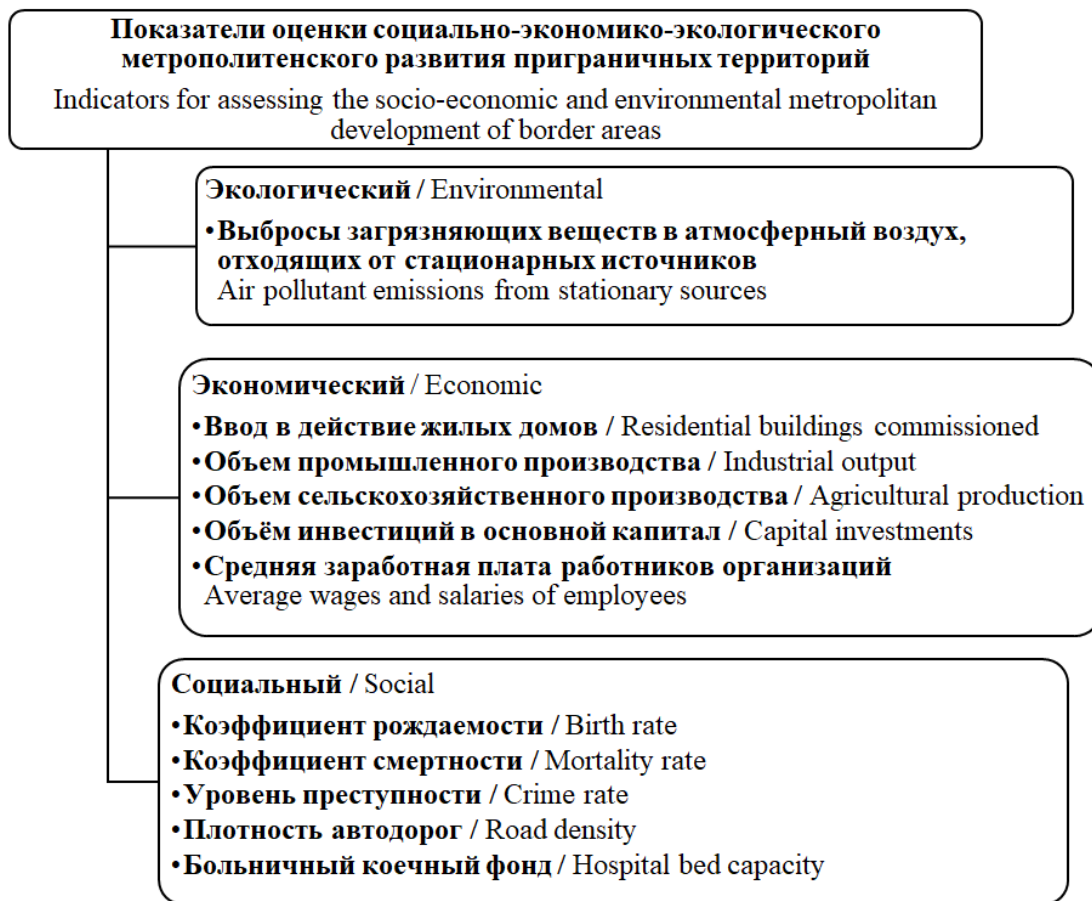


Рисунок 2. Показатели оценки социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных территорий

Figure 2. Indicators for assessing the socio-economic and metropolitan environmental development of the border areas

Несомненно, оказывает влияние на метрополисное развитие и г. Нововоронеж – это город с особым режимом хозяйственной детальности. Развитие города идет этапами, напрямую связанными со строительством энергоблоков и предприятий, обслуживающих Нововоронежскую АЭС. К конкурентным преимуществам городского округа можно отнести: удобное географическое положение; благоприятные для строительства инженерно-геологические условия; развитую транспортную, социальную и инженерную инфраструктуру; наличие промышленной зоны «Восточная»; благоприятные для проживания природно-экологические условия; высокий уровень человеческого капитала.

Этот муниципалитет по показателям 2016 и 2020 г. также имеет высокие значения (0,62 и 0,64 соответственно). Рассматривая пространственную дифференциацию в целом по Воронежской области в развитии, можно видеть, что, например, в 2016 г. разница между высокоразвитым муниципалитетом (г. Воронеж) и наименее развитым (Россошанский район) составила 2,7 раза, тогда как в 2020 г. этот разрыв между высокоразвитым муниципалитетом (г. Воронеж) и наименее развитым (Кантемировский район) составил разницу в 3,4 раза (рис. 3).

Россошанский и Кантемировский районы – это приграничные территории Воронежской области. Россошанский район в 2016 г. занимал последнее место по интегральному индексу развития среди муниципалитетов Воронежской области, в 2020 г. он переместился в группу

со средним уровнем развития, тогда как Кантемировский район в 2016 г. занимал средние позиции (0,5), а в 2020 г. оказался в группе с низким уровнем развития, что обусловлено, в основном, центр-периферийными тенденциями развития области.

Среди рассматриваемых приграничных территорий Центрально-Черноземного района Россошанский район в 2016 г. входил в группу с низким уровнем развития (0,26), в 2020 г. перешел в группу со средним уровнем развития (0,44), тогда как Кантемировский район из группы с высоким уровнем развития (0,5) перешел в группу с низким уровнем развития (0,21) (табл. 1).

Белгородская область является регионом с высоким экономическим и инновационным потенциалом и занимает лидирующие позиции по уровню социально-экономического развития в Центральном Черноземье. Богатство и разнообразие природных ресурсов, наличие полезных ископаемых, имеющих общероссийское значение, а также развитие черной металлургии и отрасли строительных материалов позволяет Белгородской области находиться на одном из первых мест среди центральных областей России. Рассчитанные индексы социально-экономического и экологического развития Белгородской области показывают, что г. Белгород занимает лидирующие позиции в области в течение всего рассматриваемого периода, выполняет функции «центра роста» Белгородской области и его роль «полюса роста». Его возросший потенциал свидетельствует о региональной метрополитенской организации Белгородской области как доминантной тенденции территориальной организации общества в

постсоветский период. Контрасты «центр–периферия» дают импульс возникновению и воспроизводству территориального неравенства, которое усиливается неравномерностью социально-экономического роста. Дефицит крупных городов создает проблемы для пространственного развития, способных ускорять

модернизацию периферии области. Рассматривая частные индексы развития приграничных территорий Белгородской области, отметим, что за период 2016–2020 гг. наблюдались незначительные их колебания, стабильно первые позиции занимает Белгородский муниципальный район (0,57 – 2016 г. и 0,56 – 2020 г.).

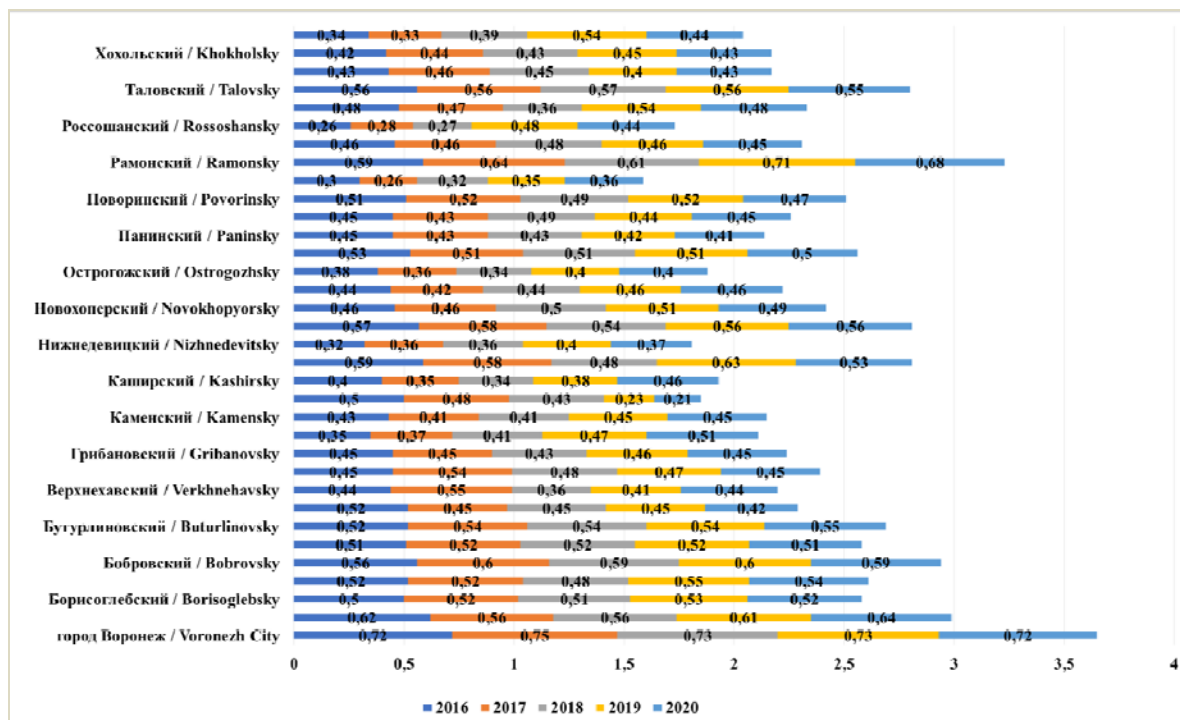


Рисунок 3. Индекс социально-экономико-экологического метрополитенского развития муниципалитетов Воронежской области, 2016-2020 гг.

Figure 3. Index of socio-economic and metropolitan environmental development of the Voronezh Region municipalities, 2016-2020

Таблица 1. Интегральный индекс уровня социально-экономического и экологического метрополитенского развития приграничных территорий Центрально Черноземного района, 2016 и 2020 гг.

Table 1. Integral index of the level of socio-economic and metropolitan environmental development of the border areas of the Central Black Soil region, 2016 and 2020

Муниципалитеты / Municipalities	2016	Муниципалитеты / Municipalities	2020
Белгородский / Belgorodsky	0,57	Белгородский / Belgorodsky	0,56
Суджанский / Sudzhansky	0,54	Суджанский / Sudzhansky	0,51
Беловский / Belovsky	0,51	Беловский / Belovsky	0,5
Кантемировский / Kantemirovsky	0,5	Глушковский / Glushkovsky	0,47
Глушковский / Glushkovsky	0,49	Хомутовский / Khomutovsky	0,47
Хомутовский / Khomutovsky	0,49	Корневский / Korenevsky	0,46
Рыльский / Rylsky	0,48	Рыльский / Rylsky	0,46
Краснояржский / Krasnoyaruzhsky	0,46	Россошанский / Rossoshansky	0,44
Шебекинский / Shebekinsky	0,43	Шебекинский / Shebekinsky	0,38
Корневский / Korenevsky	0,43	Валуйский / Valuisky	0,35
Грайворонский / Graivoronsky	0,35	Краснояржский / Krasnoyaruzhsky	0,35
Валуйский / Valuisky	0,34	Грайворонский / Graivoronsky	0,34
Ровеньский / Rovensky	0,33	Борисовский / Borisovsky	0,32
Волоконовский / Volokonovsky	0,28	Ровеньский / Rovensky	0,3
Вейделевский / Veydelevsky	0,28	Вейделевский / Veydelevsky	0,29
Борисовский / Borisovsky	0,28	Волоконовский / Volokonovsky	0,25
Россошанский / Rossoshansky	0,26	Кантемировский / Kantemirovsky	0,21

Стабильно низкие значения частных индексов показывают Вейделевский и Волоконовский районы (рис. 4). Отметим, что среди всех приграничных территорий Центрально-Черноземья районы Белгородской области вошли во все 4 группы, из которых в 2016 г. в группу с уровнем ниже среднего вошло 3 района Ровенский, Грайворонский, Валуйский (Белгородская область); с низким уровнем развития также

3 района (Борисовский, Волоконовский и Вейделевский), тогда как в 2020 г. в группу с уровнем ниже среднего вошло уже 6 муниципалитетов (Ровенский, Борисовский, Грайворонский, Валуйский, Краснояружский и Шебекинский), в группу с низким уровнем развития – 2 (Волоконовский и Вейделевский), Борисовский район перешел в группу с уровнем развития ниже среднего (рис. 4, табл. 1).

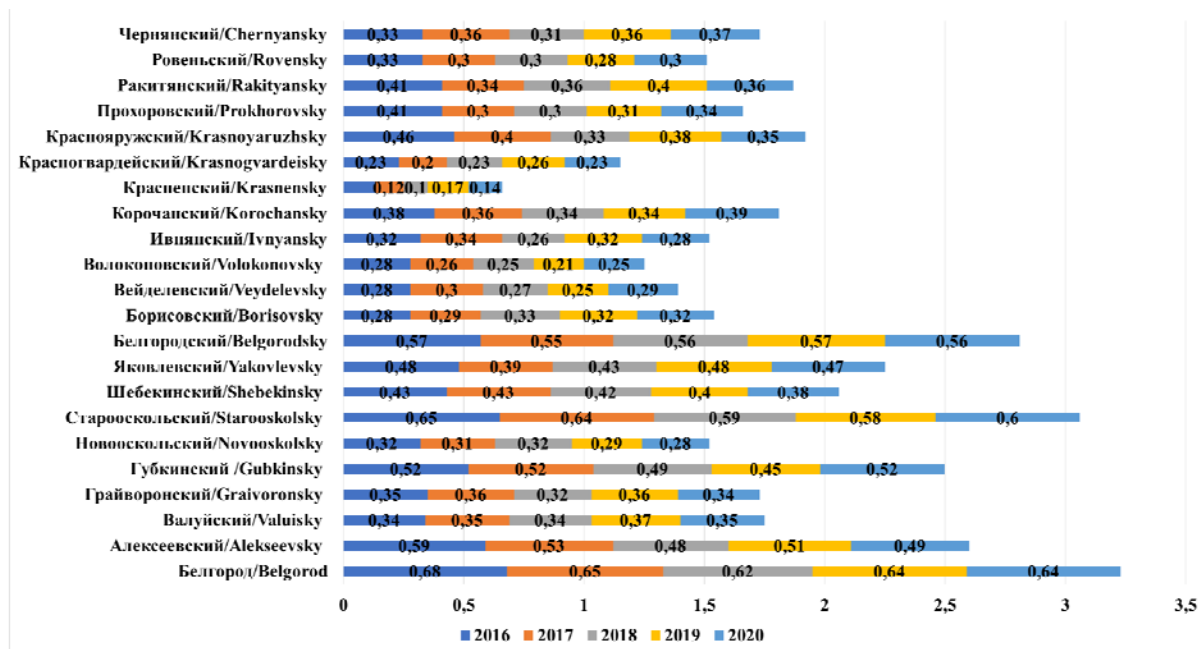


Рисунок 4. Индекс социально-экономико-экологического метрополитенского развития муниципалитетов Белгородской области, 2016–2020 гг.

Figure 4. Index of socio-economic and metropolitan environmental development of the Belgorod Region municipalities, 2016–2020

Высокой силой притяжения и развития малых форм бизнеса для населения выступает Белгородский район, для которого дополнительным фактором роста становится субурбанизационное развитие. Частные индексы развития района показывают, что на протяжении всего периода они стабильно высокие как по частным индексам (0,57 – 2016 г. и 0,56 – 2020 г.) (рис. 4), так и по интегральному индексу: среди приграничных территорий этот муниципальный район занимает 1-е место (табл. 1).

Полюсом роста для Белгородской области выступает также создание и развитие Старооскольско-Губкинской агломерации на базе предприятий металлургии, машиностроения и сопутствующих производств, ее институциональное структурирование с учетом возможностей инновационного развития способствуют достижению целей развития горно-металлургического кластера, внедрения и разработки новых инновационных технологий, обеспечения инновационного прорыва. В агломерации тесно переплетены трудовые и производственные взаимоотношения двух территорий, связанные с освоением богатств Курской магнитной аномалии.

Территориальная структура социально-экономического пространства Курской области четко вписывается в модель центр-периферийного взаимодействия с учетом физико-географических условий, историко-географических особенностей расселения и формирования транспортного каркаса. Город Курск выступает центром сосредоточения

научно-образовательного, промышленного и транспортно-логистического потенциала Курской области. Основными конкурентными преимуществами выступают: удобное географическое расположение в центре России на пересечении важнейших путей сообщения; многоотраслевая структура экономики, мощный промышленный потенциал, представленный предприятиями обрабатывающих производств; значительные мощности энергетических ресурсов; высокий образовательный, профессиональный и культурный уровень значительной части населения города; емкий потребительский рынок. Курская область является в целом моноспециализированным регионом, около половины населения которого сосредоточено в административном центре и прилегающих территориях. Центром региона является плотно заселенная, экономически развитая Курско-Курчатовская агломерация и город Железногорск. Примыкающие к агломерации районы можно охарактеризовать как индустриально-аграрные или аграрно-индустриальные. Большинство продукции производится в трех промышленных ареалах: Курском, Железногорском и Курчатовском.

На протяжении всего периода исследований частные индексы варьировали от 0,48 (2016 г.) до 0,54 (2020 г.) (рис. 5). Следует отметить, что г. Курчатов также увеличил свой индекс в 1,3 раза, что свидетельствует о повышении его роли в Курско-Курчатовской агломерации. К отраслям перспективной специализации можно отнести те отрасли, которые

основаны на генерации и использовании инноваций, развитии научно-образовательного комплекса, активизации градостроительной политики, а также раскрытии потенциала отраслей сферы услуг в целях удержания и привлечения квалифицированных кадров.

Рассматривая приграничные муниципалитеты (Суджанский и Рьльский), следует отметить, что они обладают значительным геостратегическим и

одновременно историко-культурным потенциалом. За рассматриваемый период частные индексы этих районов менялись незначительно, также как и интегральный, и расположение в группах по уровню развития оставалось таким же: Суджанский район входит в группу с высоким уровнем развития приграничных территорий, а Рьльский – в группу со средним уровнем развития (рис. 5, табл. 1).

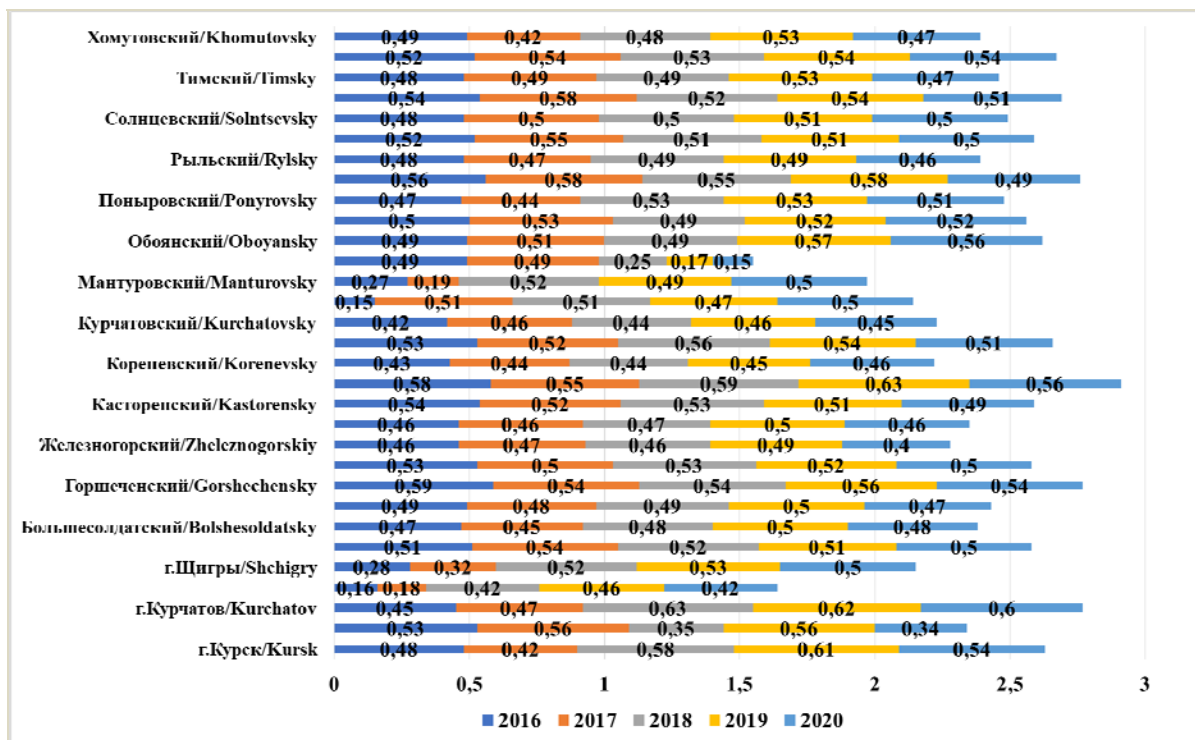


Рисунок 5. Индекс социально-экономико-экологического метрополитенского развития муниципалитетов Курской области, 2016–2020 гг.

Figure 5. Index of socio-economic and metropolitan environmental development of the Kursk Region municipalities, 2016–2020

На территории этих муниципалитетов расположены пограничные пункты пропуска, и этот фактор в значительной мере обуславливает специализацию этих районов в части потенциала приграничного положения и организации трансграничного сотрудничества. Перспективы социально-экономического развития районов связывают с развитием отраслей промышленности, которые привязаны к транзитным коридорам Курской области, а также дальнейшим развитием агропромышленного комплекса, созданием логистических комплексов, развитием турпотенциала.

Таким образом, обострение социально-экономических проблем периферийных территорий в Центрально-Черноземном районе, которое наблюдается в последние годы, обусловлено объективными процессами метрополитизации, а также снижением экономического, социального, культурного потенциала удаленных от «центра роста» территорий, недостаточно эффективным использованием финансово-экономического и инвестиционного ресурса. Как следствие, перед периферией встает ряд вызовов, обусловленных монофункциональным характером экономического развития (в основном аграрная специализация удаленных от метрополисов территорий, ограничивающая возможности аккумулирования инвестиций и реализации инновационных проектов в других сферах), деформацией институциональной среды ведения

бизнеса (особенно малого), формирование неконкурентоспособных отраслевых кластеров.

Проведя анализ уровня развития собственно приграничных с Украиной муниципалитетов на основе интегрального индекса следует выделить следующие группы – в 2016 году:

- высокий уровень (Суджанский, Беловский (Курская область); Белгородский (Белгородская область) и Кантемировский (Воронежская область) муниципальные районы);
- средний уровень (Кореневский, Рьльский, Глушковский, Хомутовский (Курская область) и Краснояржужский и Шебекинский (Белгородская область) муниципальные районы);
- ниже среднего (Ровеньский, Грайворонский, Валуйский (Белгородская область) муниципальные районы)
- низкий уровень (Борисовский, Волоконовский и Вейделевский) (Белгородская область) и Россошанский (Воронежская область) муниципальные районы (табл. 5).

– в 2020 году:

- высокий уровень (Суджанский, Беловский (Курская область) и Белгородский (Белгородская область) муниципальные районы);

- средний уровень (Россошанский (Воронежская область) и Кореневский, Рыльский, Глушковский, Хомутовский (Курская область) муниципальные районы;
- ниже среднего (Ровеньский, Борисовский, Грайворонский, Валуйский, Краснояружский и Шебекинский (Белгородская область) муниципальные районы;
- низкий уровень (Кантемировский (Воронежская область); Волоконовский и Вейделевский) (Белгородская область) муниципальные районы (табл. 1).

Подводя итог всему вышесказанному, сформулируем основные итоги проведенного анализа уровня социально-экономико-экологического метрополитенского развития рассматриваемых приграничных муниципалитетов можно сделать следующие выводы:

- социально-экономическое развитие рассматриваемых приграничных территорий характеризуется высокой пространственной неоднородностью и высокой степенью концентрации человеческого и экономического капитала в пределах агломераций;
- социально-экономическое пространство приграничных территорий сильно поляризовано по рассмотренным показателям, разрыв по частным индексам (экономическому, социальному и экологическому) не столь значителен, но существенен между муниципальными образованиями.
- анализ интегрального индекса социально-экономико-экологического метрополитенского развития показывает, что за 2016–2020 гг. лидерами на протяжении данного периода являлись Белгородский (Белгородская область), Суджанский и Беловский муниципалитеты (Курская область), тогда как Кантемировский район Воронежской области в 2021 г. занимает последнее место среди всех приграничных территорий Центрального Черноземья и его интегральный индекс по сравнению с 2016 г. (0,5) уменьшился более чем в 2 раза и составил 0,21 (табл. 1).
- рассматривая муниципалитеты, которые относятся к группе с низким уровнем развития отметим, что группа также остается стабильной и в нее входит в 2016 г. 4 муниципалитета (Борисовский, Волоконовский и Вейделевский) (Белгородская область) и Россошанский (Воронежская область), тогда как в 2020 г. Россошанский район перешел в группу со средним уровнем развития и его индекс вырос с 0,26 (2016 г.) в 1,6 раза (0,4 – 2020 г.).
- группа с уровнем развития ниже среднего в 2016 г. включала три муниципалитета (Ровеньский, Грайворонский, Валуйский (Белгородская область), в 2020 г. в эту группу присоединился Борисовский район, у которого интегральный индекс вырос с 0,28 до 0,32 (в 1,1 раза).
- группа с низким уровнем развития включала в 2016 г. 4 муниципалитета – Борисовский, Волоконовский и Вейделевский) (Белгородская область) и Россошанский (Воронежская область) муниципальные районы, тогда как в 2020 г. их стало 3 (Кантемировский (Воронежская область), Волоконовский и Вейделевский (Белгородская область) муниципальные районы.

ВЫВОДЫ

Метрополисы Центрально-Черноземного района (Белгород, Воронеж, Курск, Старый Оскол) как мощные центры локального, регионального и межрегионального уровней, фокусы (ядра, точки) развития и организации социально-экономического пространства страны,

выступают «полюсами роста» и продуцируют инновационно-инвестиционное влияние на прилегающую территорию, что обусловлено имеющимся интеллектуальным, научным и образовательным потенциалом, обеспеченностью инновационной, финансовой, информационной, транспортной инфраструктурой. Концентрация экономического, культурного и информационного потенциалов развития общества в крупных городах и зонах их влияния, реализация ими общественно значимых функций на мировом и макрорегиональном уровнях, определяют процессы метрополитизации. От вектора и уровня развития главных городов-метрополисов, сложности и разнообразия их функциональной нагрузки (статуса) зависит развитие прилегающей территории, интенсивность, продуцирование и ретрансляция управленческих и технологических инноваций.

Проведенная оценка социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) дает возможность определить «проблемные» (узкие) места, а также резервы, которые могут выступить ориентирами для развития приграничных муниципальных образований. Приграничные территории «мозаичны», среди них есть и полюса роста, и кризисные территории, что следует принимать во внимание в процессе разработки региональных управленческих программ.

Для нивелирования диспропорциональности в уровне развития приграничных территорий необходимо решение целого ряда стратегических задач:

1. Стимулирование развития приграничных территорий как одного из направлений федеральной региональной политики. Развитие приграничных муниципальных образований должно входить в состав стратегий развития регионов, примыкающих к государственной границе.
2. Достижение сбалансированного социально-экономического состояния приграничных муниципалитетов в системе «природная среда-социально-экономическая сфера».
3. Диверсификация социально-экономического сектора приграничных территорий посредством создания «точек роста» с максимальной концентрацией финансовых, трудовых, материальных, информационных и административно-управленческих ресурсов, а также управление региональным ядрообразованием.
4. Развитие социальной, транспортной и инженерно-логистической инфраструктуры приграничных муниципалитетов.
5. Становление благоприятной социальной среды и создание условий для эффективного использования человеческого потенциала с целью повышения благосостояния и обеспечения стабильности уровня жизни населения приграничных муниципальных образований на основе устойчивого сбалансированного развития экономик.
6. Содействие развитию малого и среднего бизнеса на основе трансфера технологических и социальных инноваций. Поддержка инновационного развития территорий.
7. Для полицентрического развития приграничных территорий необходимо уравнивать темпы социально-экономического развития муниципальных районов и сократить различия между ними.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, количественная оценка социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) базируется на совокупности измеряемых показателей и показателях регулярного мониторинга ситуации. Авторами использованы показатели и методы оценки социально-экономического развития, адаптированные к статистическим данным в рамках разработанного алгоритма. Каждый метрополитенский регион испытывает экономический рост или упадок. Отсутствие скоординированных стратегических усилий является ключевым фактором, непосредственно способствующим экономическому спаду. Экономическая стратегия метрополитенского развития регионов является проактивным организационным принципом, по которому возможно объединение усилий публичного, частного и общественного секторов, формирования и осуществления согласованного набора целевых инвестиций в людей, места для процветания бизнеса, создания новых рабочих мест, роста доходов, улучшения уровня и качества жизни населения.

Формирование и реализации эффективной модельной концепции социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов Центрально-Черноземного района должна включать как минимум два ключевых элемента. Первым элементом является инвестирование в основные активы и мероприятия, которые направлены на повышение эффективности: транспорт и инфраструктура; образование и развитие человеческого капитала; исследования и технологии; венчурный капитал и другие формы финансирования бизнеса; услуги; содействие торговли и расширение рынка; привлечение и удержание бизнеса и занятости населения; развитие предпринимательской культуры и деловых учреждений; региональное управление и общественное участие; городское налогообложение и регуляторная политика; сохранение и восстановление окружающей среды; уровень и качество жизни населения.

Вторым ключевым элементом является интеграция в современные динамические отраслевые глобальные сети и потоки, ускоряющие темпы инноваций и рост производительности. Широкомасштабные группы взаимосвязанных фирм и организаций – отраслевые кластеры – должны воспользоваться всеми преимуществами специализации и разнообразия предприятий и имущественных комплексов метрополитенского ареала, способствовать развитию инновационного климата в бизнес-процессах, технологиях, проектировании и производстве товаров и услуг, которые могут усилить глобальную конкурентоспособность и обеспечить значительный рост количества рабочих мест и доходов населения определенного метрополиса.

Предложенная схема модельной концепции социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов Центрально-Черноземного района (Белгородская, Воронежская, Курская области) выступит основой для разработки концептуальных направлений динамичного социально-экономического и экологического развития рассматриваемых субъектов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-05-00074.

ACKNOWLEDGMENT

This study was funded by RFBR, project number № 20-05-00074.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Hamilton D., Miller D., Paytas J. Exploring the Horizontal and Vertical Dimensions of the Governing of Metropolitan Regions // *Urban Affairs Review*. 2004. V. 40. Iss. 2. P. 147-182. DOI:10.1177/1078087404268077
2. Yaro R.D., Ronderos L.N. International Metropolitan Governance: Typology, Case Studies and Recommendations. *Colombia Urbanization Review*. The World Bank Group, Regional Plan Association. 2011. 51 p.
3. Kubler D., Schenkel W., Leresche J.-P. Bright Lights, Big Cities? Metropolisation, Intergovernmental Relations, and the New Federal Urban Policy in Switzerland // *Swiss Political Science Review*. 2003. V. 9. Iss. 1. P. 261-282. DOI: 10.1002/j.1662-6370.2003.tb00407.x
4. Sohn C., Licheron Ju., Meijers E. Border cities: Out of the shadow // *Papers in Regional Science*. 2022. V. 101. Iss. 2. P. 417-438. DOI: 10.1111/pirs.12653
5. Kubler D., Schwab B. New regionalism in five Swiss metropolitan areas: An assessment of inclusiveness, deliberation and democratic accountability // *European Journal of Political Research*. 2007. V. 46. Iss. 4. P. 473-502. DOI: 10.1111/j.1475-6765.2007.00697.x
6. Volgmann K. Entwicklung metropoli-taner Funktionen im polyzentralen deutschen Städtesystem – Raummuster der Konzentration und funktionalen Spezialisierung // *Raumforschung und Raumordnung*. 2014. V. 72. P. 21-37. DOI: 10.1007/s13147-013-0264-5
7. Nelles J. Alternative manifestations of metropolisation: spatial dissimilarity and the tensions between heuristics and realities of metropolisation // *Urban Geography*. 2021. V. 42. Iss. 1. P. 21-36. DOI: 10.1080/02723638.2019.1670572
8. Tomàs M. Explaining Metropolitan Governance. The Case of Spain // *Raumforschung und Raumordnung. Spatial Research and Planning*. 2017. V. 75. Iss. 3. P. 243-252. DOI: 10.1007/s13147-016-0445-0
9. Gowe A., Volgmann K. Metropolisation Through Regionalisation? Spatial Scope and Anchor Points of Metropolitan Functions in German Urban Regions // *Tijdschrift voor Economische en Sociale Geografie* 2022. N 102. URL: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/tesg.12532> (дата обращения: 23.06.2019)
10. Дружинин А.Г. Пространство региональной метрополии: возможности и барьеры постиндустриального развития // Южно-Российский форум: экономика, социология, политология, социально-экономическая география. 2012. N 2(5). С. 003-014.
11. Чугунова Н.В., Полякова Т.А., Морковская Д.Н. Метрополизация «региональных столиц» Центрально-Черноземного района в трансформации размещения населения // *Вестник Воронежского государственного университета*. Серия: География. Геоэкология. 2020. N 4. С. 3-13. DOI: 10.17308/geo.2020.4/3060
12. Чугунова Н.В., Полякова Т.А., Романов И.В. Результаты и тренды развития региональной системы расселения в эпоху неолиберальной урбанизации (на материалах Белгородской области) // *Географический вестник*. 2019. N 2(49). С. 34-45.
13. Полякова Т.А., Яковенко Н.В. Пространственная дифференциация уровня качества человеческого капитала в регионах Центрального Черноземья (на примере Белгородской, Воронежской и Курской областей) // *Экология урбанизированных территорий*. 2020. N 3. С. 83-89. DOI

10.24411/1816-1863-2020-13083

14. Яковенко Н.В., Поросенков Ю.В. Теоретико-методологические подходы к исследованию депрессивных регионов России // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: География. Геоэкология. 2013. N 2. С. 10-21.
15. Яковенко Н.В., Велюга И.В. Стратегический мониторинг в системе комплексной программы социально-экономического развития муниципального образования: теоретические подходы // В мире научных открытий. 2011. N 4(16). С. 262-267.
16. Яковенко Н.В., Тен Р.В., Комов И.В., Диденко О.В. Устойчивость социально-экономического развития муниципальных образований Воронежской области // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. N 1. С. 87-97. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-1-110-116

REFERENCES

1. Hamilton D., Miller D., Paytas J. Exploring the Horizontal and Vertical Dimensions of the Governing of Metropolitan Regions. *Urban Affairs Review*, 2004, vol. 40, iss. 2, pp. 147-182. DOI:10.1177/1078087404268077
2. Yaro R.D., Ronderos L.N. International Metropolitan Governance: Typology, Case Studies and Recommendations. *Colombia Urbanization Review*. The World Bank Group, Regional Plan Association, 2011, 51 p.
3. Kubler D., Schenkel W., Leresche J.-P. Bright Lights, Big Cities? Metropolisation, Intergovernmental Relations, and the New Federal Urban Policy in Switzerland. *Swiss Political Science Review*, 2003, vol. 9, iss. 1, pp. 261-282. DOI: 10.1002/j.1662-6370.2003.tb00407.x
4. Sohn C., Licheron Ju., Meijers E. Border cities: Out of the shadow. *Papers in Regional Science*, 2022, vol. 101, iss. 2, pp. 417-438. DOI: 10.1111/pirs.12653
5. Kubler D., Schwab B. New regionalism in five Swiss metropolitan areas: An assessment of inclusiveness, deliberation and democratic accountability. *European Journal of Political Research*, 2007, vol. 46, iss. 4, pp. 473-502. DOI: 10.1111/j.1475-6765.2007.00697.x
6. Volgmann K. Entwicklung metropoli-taner Funktionen im polyzentralen deutschen Städtesystem – Raummuster der Konzentration und funktionalen Spezialisierung. *Raumforschung und Raumordnung*, 2014, vol. 72, pp. 21-37. DOI: 10.1007/s13147-013-0264-5
7. Nelles J. Alternative manifestations of metropolisation: spatial dissimilarity and the tensions between heuristics and realities of metropolisation. *Urban Geography*, 2021, vol. 42, iss. 1, pp. 21-36. DOI: 10.1080/02723638.2019.1670572

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Наталия В. Яковенко разработала концепцию и дизайн исследования, написала первую версию статьи, провела расчеты по индексу социально-экономико-экологического метрополитенского развития приграничных регионов. Надежда В. Чугунова отредактировала, одобрила окончательную версию статьи перед ее подачей к публикации, сформулировала результаты исследования и заключительные выводы. Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

8. Tomàs M. Explaining Metropolitan Governance. The Case of Spain. *Raumforschung und Raumordnung. Spatial Research and Planning*, 2017, vol. 75, iss. 3, pp. 243-252. DOI: 10.1007/s13147-016-0445-0
9. Growe A., Volgmann K. Metropolisation Through Regionalisation? Spatial Scope and Anchor Points of Metropolitan Functions in German Urban Regions. *Tijdschrift voor Economische en Sociale Geografie*. 2022, no. 102. Available at: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/tesg.12532> (accessed 23.08.2022)
10. Druzhinin A.G. The space of the regional metropolis: opportunities and barriers of post-industrial development. *Yuzhno-Rossiiskii forum: ekonomika, sotsiologiya, politologiya, sotsial'no-ekonomicheskaya geografiya* [South Russian Forum: Economics, sociology, political science, socio-economic geography]. 2012, no. 2(5), pp. 003-014 (In Russian)
11. Chugunova N.V., Polyakova T.A., Morkovskaya D.N. Metropolization of "regional capitals" of the Central Black Soil region in the transformation of population distribution. *Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology*, 2020, no. 4, pp. 3-13. (In Russian) DOI: 10.17308/geo.2020.4/3060
12. Chugunova N.V., Polyakova T.A., Romanov I.V. Results and trends in the development of the regional settlement system in the era of neoliberal urbanization. Materials of the Belgorod region). *Geograficheskii vestnik* [Geographic Bulletin]. 2019, no. 2(49), pp. 34-45. (In Russian)
13. Polyakova T.A., Yakovenko N.V. Spatial differentiation of the level of human capital quality in the regions of the Central Black Soil Region (on the example of Belgorod, Voronezh and Kursk regions. *Ecology of urbanized territories*, 2020, no. 3, pp. 83-89. (In Russian) DOI: 10.24411/1816-1863-2020-13083.
14. Yakovenko N.V., Porosenkov Yu.V. Theoretical and methodological approaches to the study of depressed regions of Russia. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: Geografiya. Geoekologiya* [Proceedings of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology]. 2013, no. 2, pp. 10-21. (In Russian)
15. Yakovenko N.V., Velyuga I.V. Strategic monitoring in the system of an integrated program of socio-economic development of the municipality: theoretical approaches. *V mire nauchnykh otkrytii* [In the world of scientific discoveries]. 2011, no. 4(16), pp. 262-267. (In Russian)
16. Yakovenko N.V., Ten R.V., Komov I.V., Didenko O.V. Sustainability of social and economic development of municipalities in the Voronezh Region, Russia. *South of Russia: ecology, development*, 2021, vol. 16, no. 1, pp. 87-97. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-1-87-97

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Nataliya V. Yakovenko developed the concept and design of the research, wrote the first version of the article and made calculations on the index of socio-economic and metropolitan environmental development of border regions. Nadezhda V. Chugunova, edited and approved the final version of the article before submitting it for publication and formulated the research findings and final conclusions. Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Наталия В. Яковенко / Nataliya V. Yakovenko <https://orcid.org/0000-0003-4203-0040>

Надежда В. Чугунова / Nadezhda V. Chugunova <https://orcid.org/0000-0003-3180-7766>

Обзорная статья / Review article

УДК 632.937/635-2

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Биологические агенты и их метаболиты в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур (обзор)

Арина К. Чурикова, Светлана Н. Нековаль

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр биологической защиты растений», Краснодар, Россия

Контактное лицо

Арина К. Чурикова, научный сотрудник
ФГБНУ ФНЦБЗР; 350039 Россия,
Краснодарский край, г. Краснодар, п/о 39.
Тел. +79385005666

Email arina.churikova98@mail.ruORCID <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>**Формат цитирования**

Чурикова А.К., Нековаль С.Н. Биологические агенты и их метаболиты в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур (обзор) // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 175-186. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Получена 4 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 16 июля 2022 г.

Принята 8 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Анализ современных исследований по изучению эффективности грибов и бактерий-антагонистов в отношении галловых нематод рода *Meloidogyne* на овощных культурах.

Материалы и методы. Изучены и тщательно проанализированы исследования российских и зарубежных ученых по применению биологических агентов и их метаболитов в борьбе с *Meloidogyne* spp. при выращивании овощных культур.

Результаты. Описана вредоносность галловых нематод на овощных культурах. Обобщены исследования по наиболее патогенным видам *Meloidogyne*, в том числе распространенным на территории России. Приведены сведения и выделены особенности взаимоотношений растения-хозяина и фитопаразитов. Дан анализ ассортимента химических и биологических нематодицидов. Выявлена проблема нехватки эффективных экологически безопасных препаратов в борьбе с галловыми нематодами на овощах, в том числе перспектива применения биологических агентов. Собраны, проанализированы, систематизированы и раскрыты особенности проводимых исследований по изучению нематодицидной активности биологических агентов и их метаболитов в борьбе с различными стадиями развития видов *Meloidogyne*. Обоснована перспектива изучения механизмов действия микроорганизмов в отношении галловых нематод с целью создания новых эффективных биологических нематодицидов, позволяющих вырастить качественную и здоровую овощную продукцию.

Заключение. Галловые нематоды (*Meloidogyne* spp.) остаются актуальными вредителями для овощей, выращиваемых в почве. Среди ученых активно ведется работа по изучению грибов-нематофагов и бактерий-антагонистов для создания экологически безопасных биологических нематодицидов. При грамотном применении биологические агенты и их метаболиты способствуют защите растений от фитопаразита на уровне химических нематодицидов и оказывают дополнительное благоприятное воздействие на рост и развитие овощных культур.

Ключевые слова

Галловые нематоды, *Meloidogyne* spp., нематодициды, нематофаговые грибы, бактерии-антагонисты, метаболиты, мелойдогиноз, биологическая защита.

Biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables (review)

Arina K. Churikova and Svetlana N. Nekoval

Federal Research Center of Biological Plant Protection, Krasnodar, Russia

Principal contact

Arina K. Churikova, Researcher, Federal Research Centre of Biological Plant Protection, p/o 39, Krasnodar, Krasnodar Krai, Russia 350039.
Tel. +79385005666
Email arina.churikova98@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>

How to cite this article

Churikova A.K., Nekoval S.N. Biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables (review). *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 175-186. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-175-186

Received 4 June 2022

Revised 16 July 2022

Accepted 8 August 2022

Abstract

Aim. Analysis of modern studies on the effectiveness of fungi and antagonist bacteria against *Meloidogyne* root-knot nematodes on vegetable crops.

Materials and Methods. Studies of Russian and foreign scientists on the use of biological agents and their metabolites to control *Meloidogyne* spp. when growing vegetables have been carefully analysed.

Results. The harmfulness of gall nematodes on vegetable crops is described. Studies on the most pathogenic species of *Meloidogyne*, including those common in Russia, are summarised. Information is given regarding features of the relationship between the host plant and phytoparasites are highlighted. An analysis of the range of chemical and biological nematicides is presented. The problem of the lack of effective environmentally friendly products able to control root-knot nematodes on vegetables, including the prospect of using biological agents, has been identified. The features of ongoing research on the study of the nematocidal activity of biological agents and their metabolites to control various stages of development of *Meloidogyne* species have been collected, analysed, systematised and described. The prospect of studying the mechanisms of action of microorganisms against root-knot nematodes is substantiated in order to create new effective biological nematicides that allow the growth of high-quality and healthy vegetable products.

Conclusion. Gall nematodes (*Meloidogyne* spp.) remain a current pest of soil-grown vegetables. Scientists are actively working on the study of nematophagous fungi and antagonist bacteria to create environmentally friendly biological nematicides. With proper use, biological agents and their metabolites can help protect plants from phytoparasites at the level of chemical nematicides and have an additional beneficial effect on the growth and development of vegetable crops.

Key Words

Root-knot nematodes, *Meloidogyne* spp., nematicides, nematophagous fungi, antagonist bacteria, metabolites, meloidogyne disease, biological protection.

ВВЕДЕНИЕ

Овощные культуры имеют важное значение в жизни человека и являются самым доступным источником витаминов и минералов, необходимых для здоровья в любом возрасте [1-3].

Мировое производство овощей ежегодно увеличивается. В период с 2000 по 2019 год валовой сбор продукции овощеводства вырос на 65% или на 446 миллионов тонн, и составил 1128 миллионов тонн. За этот период 42–45% от общего объема производства приходилось на: томат (16%), лук (9%), огурцы и корнишоны (8%), капусту (6%) и баклажаны (5%) (FAO. 2021. World Food and Agriculture – Statistical Yearbook 2021. Rome. <https://doi.org/10.4060/cb4477en>). Согласно Федеральной службе государственной статистики в Российской Федерации валовой сбор овощей в 2020 году составил 13864,0 тыс. т. Годом ранее этот показатель был на уровне 14104,5 тыс. т. В Краснодарском крае валовой сбор овощей составил 832,8 тыс. т., что на 3,4% выше показателей 2019 года (805,3 тыс. т.) (<https://rosstat.gov.ru/folder/11188>).

Получение стабильно высоких урожаев сельскохозяйственных культур в значительной степени зависит от своевременного обнаружения вредных объектов.

На производство овощей в открытом и защищенном грунтах негативно влияют высокоадаптированные облигатные эндопаразиты корневой системы – галловые нематоды *Meloidogyne* spp., вызывающие заболевание мелойдогиноз [4; 5].

Потери урожая овощных культур от мелойдогиноза в различных регионах России и мира колеблется от 10 до 80% [6-8]. На Юге России галловые нематоды чаще повреждают овощные (тыквенные, пасленовые) и цветочные культуры (астровые, гераниевые, розовые, гвоздичные), снижая урожайность на 10–25% и 8%, соответственно [9].

Почти все субстраты, применяемые при выращивании сельскохозяйственных культур, подходят для обитания галловых нематод. Основными источниками заражения являются посадочный материал и поливная вода [7]. Встречаются эндопаразиты на культурах, выращиваемых преимущественно в почве. Это объясняет их неравномерное распространение на всей территории земного шара.

Из более чем 90 описанных видов рода *Meloidogyne* 44 вида обнаружены в Азии, 35 – в Северной Америке, в Центральной и Южной Америке – 31, в Европе – 24, Африке – 23 и 11 видов в Океании [10-12]. На территории Европейской части Российской Федерации зафиксировано 5 видов галловых нематод: арахисовая галловая нематода – *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949; южная галловая нематода – *M. incognita* (Kofoid and White, 1919) Chitwood, 1949; яванская галловая нематода – *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949; северная галловая нематода – *M. hapla* Chitwood, 1949 и галловая нематода барвинка – *M. ardenensis* (Santos, 1968) [13]. Вид *M. ardenensis* не наносит существенного экономического ущерба при выращивании овощных культур, так как распространен только на корнях березы [14].

По мнению ряда ученых, среди рода *Meloidogyne* более вредоносны для овощей виды *M. arenaria*, *M. incognita* и *M. javanica*. Наиболее часто встречаемый и экономически значимый вид галловых нематод – *M. incognita* [13; 15; 16].

В условиях защищенного грунта галловые нематоды чаще всего встречаются в комплексе. В 2018 году Самалиев, Салкова, и др., изучая теплицы в Болгарии, отметили, что в 74,4% обследованных объектах присутствовали *M. incognita* и *M. arenaria*, а в 21,3% обнаружена смешанная инвазия *M. javanica* и *M. arenaria* [14].

Развитие яиц и первой-второй ювенильной стадии *Meloidogyne* происходит в почве. Наибольшей вредоносностью и приспособляемостью к неблагоприятным условиям внешней среды обладают личинки второго возраста (J2) [17; 18]. С помощью стилета они разрушают эпидермальные клетки и внедряются внутрь корней растений, передвигаясь в сосудистый цилиндр, в котором вызывают гипертрофию и гиперплазию окружающих тканей, что приводит к образованию на корнях галлов [19]. После локализации личинок J2 в сосудистом цилиндре корня начинается развитие 3-й и 4-й личиночных стадий до полного формирования взрослых самцов и самок. Самцы мигрируют за пределы корня. Самки продолжают питаться внутри корня. Взрослые самки откладывают от 200 до 1500 яиц в желатиноподобную яичевую массу – оотеку или «яичевой мешок», который остается прикрепленным к заднему концу тела самки [20].

В большинстве случаев самцы не участвуют в процессе размножения. Например, *M. arenaria*, *M. incognita* и *M. javanica* размножаются партеногенетически [21], виды *M. chitwoodi*, *M. exigua*, *M. fallax* и *M. hapla* с различным набором хромосом – за счет митотического партеногенеза [13; 22].

На продолжительность жизненного цикла галловых нематод большое влияние оказывает температурный режим. Оптимальные температуры для *Meloidogyne* – 10–30°C. Для сохранения яиц и развития ювенильных стадий при отсутствии растения-хозяина – 5–10°C [21]. Жизненный цикл одного поколения видов рода *Meloidogyne* протекает при сумме активных температур от 600 до 700°C [21]. На томате при температуре примерно 29°C первые взрослые самки *M. incognita* появляются через 13–15 дней после попадания в корень [23]. Более высокие температуры (выше 30°C) оказывают губительное действие на выживаемость особей галловых нематод, а более низкие – приводят к увеличению продолжительности жизненного цикла [24].

Для регулирования популяций галловых нематод применяют различные методы. Агротехнический: высаживание устойчивых сортов, борьба с сорняками, ловчие культуры, аэрация и соляризация почв перед посевом. Биологический и химический методы: обработка почвы и растений нематотицидами [22]. Химические нематотициды проявляют эффективность от 80 до 90% [25]. Однако большинство из них запрещены в разных странах и изымаются с продаж из-за огромного урона, наносимого окружающей среде и здоровью человека [26]. Чрезмерное и необоснованное применение химических средств защиты вызывает резистентность вредных объектов, приводит к сокращению биоразнообразия почвенных микроорганизмов, загрязнению грунтовых вод [22].

При грамотном применении биологических нематотицидов они не только способствуют защите растений от вредителя, но и оказывают дополнительное благоприятное воздействие на рост и

развитие растений, не уступая химическим препаратам и являясь экологически безопасными. В современном мире зарегистрировано более 50 биологических нематодцидов [27]. В России бионематодциды не зарегистрированы, лишь три препарата внесены в Справочник пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации: Видат 5Г, Г (Оксамил, 50 г/кг); Палица, Г (Оксамил, 50 г/кг); Фитоверм, П (Аверсектин С, 8г/кг), которые относятся к химическим классам карбаматы и авермектины (Ссылка на “Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации”, приведена по состоянию на 11 мая 2022 г. <https://mcx.gov.ru/upload/iblock/867/867d7aa51559929db16a9a38f0261dbf.zip>). По регламенту применения они не охватывают весь спектр возделываемых овощей в открытом и защищенном грунтах. Использование данных препаратов разрешено на томате, огурце, картофеле, луке и моркови.

Среди российских ученых активно ведется работа по изучению грибов-нематофагов и бактерий-антагонистов [28-32]. Разработка и регистрация препаратов против фитопаразитических нематод на основе живых микроорганизмов и их метаболитов, внедрение биологических нематодцидов в технологии выращивания овощных культур, являются важными направлениями в экологизации сельского хозяйства.

ОБСУЖДЕНИЕ

Применение биологического контроля – одна из альтернатив химическим средствам защиты в борьбе с галловыми нематодами. Улучшение качества почвы и борьба с вредителями с помощью биологических агентов снижают воздействие интенсивного сельского хозяйства на окружающую среду [33]. К естественным врагам нематод относят грибы, бактерии и вирусы. В качестве агентов биологической борьбы с фитопаразитическими нематодами многими исследователями изучаются грибы-нематофаги и бактерии-антагонисты, проявляющие высокую эффективность [34].

Грибы-нематофаги используют различные механизмы для регулирования численности нематод. Могут быть эндопаразитарными, грибами-хищниками, условно-патогенными и токсичными [35; 36].

Грибы-паразиты полностью зависят от нематод в качестве источника питательных веществ, они заражают нематод с помощью специальных спор, и впоследствии мицелий вырастает из спор внутри нематод. К настоящему времени зарегистрировано около 120 паразитарных видов грибов, например, грибы родов *Trichoderma*, *Metarhizium*, *Drechmeria*, *Myzocyttium*, *Harposporium*, *Hirsutella* и *Nematoconus* [35].

Грибы-хищники фиксируют нематод с помощью улавливающих механизмов, состоящих из вегетативного мицелия. Ловушки в основном включают клейкие сети, клейкие головки, сжимающие кольца, не сжимающие кольца и клейкие ответвления. Также механизм хищничества включает выделение аттрактантов и токсических веществ, проникновение гифы гриба внутрь тела парализованной нематоды, выделение ферментов и антибиотиков для эффективной утилизации жертвы и предотвращения развития конкурирующих микроорганизмов [35; 37].

Большинство грибов, улавливающих нематод, являются в основном гифомицетами, например, это грибы родов *Arthrobotrys*, *Dactylella*, *Dactylellina*, *Drechslerella*, *Hyphoderma*, *Hohenbuehelia*, *Monacrosporium*, *Nematoconus*, *Orbilina*, *Stylopage*, *Triposporina*, *Tridentaria* и *Zoophagus* [35].

Условно-патогенные грибы-нематофаги паразитируют на яйцах и цистах. Они могут колонизировать репродуктивные органы нематод и влиять на их репродуктивные способности. Эти грибы обычно используют аппрессории или зооспоры для заражения своих хозяев. К данной группе относят грибы родов *Pochonia*, *Paecilomyces*, *Lecanicillium* и *Nematophthora*, которые являются не только условно-патогенными, но и токсичными.

Токсичные нематофаговые грибы производят низкомолекулярные метаболиты, токсичные для нематод. Как правило, эти грибы сначала обездвиживают нематод, выделяя токсины, а затем их гифы проникают в кутикулу нематод. Зарегистрировано около 270 видов грибов, продуцирующих токсины, и они принадлежат к различным отрядам и семействам [35].

Бактерии-антагонисты, стимулирующие рост растений, устанавливают тесные связи с растениями, усиливая их рост, а также защищая от болезней и абиотического стресса [38; 39]. Потенциал биологического контроля бактерий-антагонистов против фитопаразитических нематод проанализирован у видов, принадлежащих к родам: *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Pasteuria*, *Serratia*, *Burkholderia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas* и *Corynebacterium* [22].

Важно отметить, что многие вторичные метаболиты, выделяемые биологическими агентами, действуют как антиоксиданты, а также могут защищать растения от биотических стрессов. Флавоноиды, фенолы и лигнин являются основными группами вторичных метаболитов, которые вызывают у растений устойчивость к патогенам [40; 41].

Метаболиты микроорганизмов могут уничтожать нематод различными способами, влияя на нейротоксичность, повреждение стенок организма, изменения в ферментах, связанных с метаболизмом веществ и энергии, а также секрецию гормона роста растений [42].

1. Биологическая эффективность нематофаговых грибов против галловых нематод (*Meloidogyne* spp.)

В условиях возделывания сельскохозяйственных культур почва может содержать естественные популяции нематофаговых грибов. Естественная пищевая цепочка может быть нарушена за счет ведения интенсивного сельского хозяйства. В таких условиях происходит снижение активности хищников.

В почву, зараженную галловыми нематодами, грибы-нематофаги могут быть внесены различных форм: мицелий, объединенный с органическим материалом; мицелий, объединенный с инертными порошками, такими как каолин, гранулированные продукты, инокулированные грибными или споровыми суспензиями. Множество родов и видов грибов используются против галловых нематод на сельскохозяйственных культурах [43]. Эффективность их различается в зависимости от агроклиматических условий и от растения-хозяина.

Среди грибов вид *Paecilomyces lilacinus* считается наиболее эффективным паразитом яиц нематод, который успешно борется с *M. javanica* и *M. incognita* на томатах, баклажанах, картофеле и других овощных культурах [44].

В Германии исследователи Kiewnick и Sikora установили, что однократная обработка почвы грибом *Paecilomyces lilacinus* штамма 251 (PL251) перед посадкой томата в вегетационные сосуды уменьшила поражение корней видом *Meloidogyne incognita* на 66%, количество яйцевых мешков на 74% и конечную популяцию нематод в корнях на 71% по сравнению с инокулированным контролем. От температуры и плотности популяции вида *M. hapla* на томате зависела обработка с помощью данного гриба [44].

Учеными из Пакистана установлено, что применение *Trichoderma harzianum* и *Trichoderma viride* в вегетационных сосудах с томатом привело к значительному сокращению численности галлов, массы яиц и снижению коэффициента размножения *M. incognita* в зависимости от нормы применения. Оба гриба вызывали максимальное снижение этих параметров при двух самых высоких нормах 8×10^3 и 1×10^4 КОЕ/г почвы [45].

В Иране при обработках огурца в тепличных условиях против яванской галловой нематоды *M. javanica* несколькими изолятами гриба *Trichoderma harzianum*, выделили один изолят Th42 с наибольшей биологической эффективностью. Результаты показали, что данный изолят позволил снизить количество яиц, галлов, массу яиц и коэффициент размножения на 69,2, 81,8, 88,6 и 70% в сравнении с контролем соответственно [46].

1.1 Влияние метаболитов грибных культур на различные стадии развития галловых нематод

Биохимический состав нематод включает коллагены и липиды у подвижных стадий, а также хитин, белок и липиды у неподвижных стадий *Meloidogyne* spp. Оболочка яиц галловых нематод состоит из трех основных слоев: наружного желточного слоя, который поддерживает структурную однородность; средний хитиновый слой оболочки, который содержит хитиновые фибриллы, встроенные в белковую матрицу, и внутренний липидный слой, который поддерживает непроницаемость оболочки яиц [47].

Многие изоляты *Trichoderma* spp. продуцируют первичные или вторичные метаболиты и ферменты с различными свойствами, важные для промышленности и сельского хозяйства. Среди них трихотеценовые микотоксины, которые привлекают большое внимание из-за их пагубного воздействия на здоровье растений, животных и человека. Производство трихотеценов и других активных соединений изолятами *Trichoderma* spp. связано с их антимикробной или биоконтролирующей активностью [48].

Хитин (гомополимер из N-ацетилглюкозамина, связанный в положении $\beta(1 \rightarrow 4)$), является вторым наиболее распространенным полимером в природе после целлюлозы и считается основным компонентом внешней оболочки яиц нематод, а также клеточной стенки грибов. Как продуцент множества хитиназ, грибы рода *Trichoderma* стали важным составляющим компонентом биологических средств защиты растений [49].

В исследованиях Mokbel A.A. установлено, что обработка фильтратами смеси грибов рода *Trichoderma* сдерживала развитие яиц и активность личинок J2 арахисовой галловой нематоды *M. arenaria* (на 79,5–89,6%), тогда как обработка фильтратами *T. hamatum*, *T. harzianum* и *T. viride* показала эффективность в пределах 47,6–74,6%, в сравнении с контрольной обработкой. Виды *Trichoderma* вызывали значительное ухудшение развития яиц, активности J2 и снижение заболеваемости мелойдогиноза, вызванной *M. arenaria* на томатах [50].

Известно, что гриб *Arthrobotrys oligospora* содержит различные группы соединений, включая липиды, поликетиды и пептиды в дополнение к группе антибиотиков олигоспоронового типа. Soliman M.S. и другие авторы обнаружили высокую эффективность фильтрата культуры *A. oligospora* в трех концентрациях (100%, 50% и 25%), где наблюдались обездвиженные/парализованные или мертвые нематоды, что доказывает нематотический эффект метаболитов *A. oligospora* [51].

Учеными из Германии доказано, что нематотическую активность проявляют метаболиты олигоспоронового типа – олигоспороны, 4',5'-дигидроолигоспороны, талатермофилины А и В, фомалактон, ауровертины D и F, паecilоксазин, производное пиридинкарбоновой кислоты и лейциностатины. Блюменол А действует как аттрактант для нематод, а артроспоролы играют решающую роль в жизненном цикле грибов, регулируя формирование репродуктивных или отлавливающих органов [52].

В исследованиях Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. результаты показали, что почвенные микроскопические грибы, хорошо известные как хищники – *Arthrobotrys* и паразиты нематод – *Trichoderma*, *Purpleocillium*, *Clonostachys*, выделяют метаболиты, которые могут парализовать или убивать инвазионных личинок галловых нематод *M. incognita* и *M. javanica* [53].

Посредством производства токсичных метаболитов нематофаговые грибы могут либо привести к максимальным показателям смертности, либо изменить физиологию галловых нематод.

2. Биологическая эффективность бактерий-антагонистов против галловых нематод (*Meloidogyne* spp.)

Некоторые виды бактерий рода *Bacillus* и *Pseudomonas* являются широко тестируемыми и коммерчески разрабатываемыми агентами биологической борьбы против галловых нематод на различных сельскохозяйственных культурах. В процессе метаболизма они производят ферменты и токсины, которые подавляют размножение нематод, отрождение личинок из яиц и развитие ювенильных (личиночных) стадий [27].

Учеными Antil S., Kumar R., Pathak D.V. на исследовательских фермах Индии был протестирован штамм *Bacillus aryabhatai* КМТ-4, выделенный из ризосферы томатов, пораженных *Meloidogyne javanica*. Эксперимент, проведенный на баклажанах, привел к сокращению количества яиц почти на 73%, а количество галлов в корнях – на 80% по сравнению с необработанными растениями и обработанными химическими нематотическими средствами. Популяция нематод также значительно снизилась при обработке штаммом

B. aryabhatai КМТ-4. Аналогичные результаты были получены при проведении полевых опытов на баклажане и огурце в 2018 и 2019 годах. Заметное увеличение роста растений наблюдалось как в эксперименте в вегетационных сосудах, так и в полевых испытаниях [54].

Ризобактерии *Pseudomonas*, *Serratia*, *Streptomyces* и *Bacillus* заражают фитопаразитов, содержащих хитин, используя его в качестве источника энергии. Вид *Serratia marcescens* является мощным продуцентом хитиназы и имеет множество применений в промышленности, медицине и сельском хозяйстве [55].

Род *Pasteuria* представляет особый интерес в борьбе с фитопаразитическими нематодами. Это облигатные, мицелиальные, эндоспорообразующие бактериальные микроорганизмы. Споры *Pasteuria* spp. остаются в почве в состоянии покоя до тех пор, пока не вступят в контакт с кутикулой личинок галловых нематод J2, а затем, когда личинки J2 проникают в корни, бактерии образуют микроколонии и прорастают внутрь фитопаразита. При формировании и размножении микроколоний внутри тела развивающейся самки, снижаются ее репродуктивные функции [22; 56]. Таким механизмом действия могут обладать виды *Pasteuria penetrans*, *Pasteuria hartismere*, а также бактерия *Bacillus firmus*, грибы *Pochonia chlamydosporia*, *Paecilomyces lilacinus* и *Trichoderma* spp. [57].

2.1 Влияние метаболитов бактериальных культур на различные стадии развития галловых нематод

Известно, что бактерии выделяют молекулы липопептида (сурфактина), которые действуют как природные антибиотики. В последнее время увеличилось количество научных исследований молекул липопептидов из-за их участия в повышении устойчивости растений к фитопаразитам.

Изолированные молекулы сурфактина в нескольких концентрациях (35, 25, 15 и 5×10^{-6}), были использованы в исследованиях Nadeem H. с группой ученых. Опыт проводился в условиях *in vitro* на растениях томата, инокулированных личинками J2. Учитывалось снижение численности личинок J2 нематоды *Meloidogyne incognita* и подавление откладки яиц при обработке клеточными суспензиями ($1,2 \times 10^8$ кое.мл⁻¹) *Bacillus subtilis* (МТСС-441) и *Pseudomonas putida* (МТСС-102). Также проводилась обработка рассады томата с погружением корней в раствор сырого липопептида (35×10^{-6}). В результате опыта установлено, что наилучшая овицидная активность наблюдалась в варианте опыта с концентрацией сурфактина 35×10^{-6} , составила 85% через 96 часов после обработки [58].

Вид *Bacillus subtilis* продуцирует антибиотики цвиттермицин А, канозамин, липопептиды, бацисубин, эндотоксины, различные антибиотики группы бациломицина, итурин, фунгистатин, микобацилин и микосубтилин, а также гидролитические ферменты, такие как протеазы, хитиназа, липазы, бета-глюканазы и кляулазы. Протеазы и хитиназа, выделенные из фильтратов культуральных жидкостей бактерии *Bacillus* spp. гидролизуют пептидные связи и полисахаридные цепи N-ацетил-D-глюкозамина, обнаруженные в хитин-белковом комплексе яиц галловых нематод [59]. В свою очередь, *Pseudomonas fluorescens* продуцирует

2,4-диацетилфлороглюцин и цианистый водород, которые препятствуют откладке яиц и вызывают гибель ювенильных стадий галловых нематод [60].

Антибиотики, внеклеточные ферменты и другие токсичные соединения, присутствующие в метаболитах ризобактерий, вызывают смертность личинок J2 и снижение откладки яиц. Установлено, что фильтрат культуральной жидкости штамма *B. subtilis* HussainT-AMU значительно увеличивает смертность личинок J2 и подавляет откладку яиц по сравнению с контролем. Исследования Hussain T., и др. доказали, что смертность была напрямую связана с концентрацией культурального фильтрата и периодом воздействия [61].

Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N. и др., наблюдали значительный нематацидный эффект *B. velezensis* BZR 86 против *M. incognita* на томатах и огурцах в условиях *in vitro*, предполагая, что вторичные метаболиты изучаемого штамма могут оказывать значительную роль в борьбе с галловыми нематодами и в почве [62].

Грамотрицательная бактерия *Serratia marcescens*, как и гриб *Trichoderma*, выделяет множество внеклеточных ферментов, включая хитиназы. Это одна из наиболее эффективных бактерий для разложения хитина [47].

Анализируя изоляты двух видов бактерий *S. marcescens* и *Pseudomonas aeruginosa*, авторы получили высокие показатели смертности *Meloidogyne incognita*. Изоляты продуцировали хитиназу и протеазу, а также стимулировали рост растений за счет производных индолуксусной кислоты и солибилизации фосфатов. В полевых условиях смесь двух видов и отдельно действие *S. marcescens* показали наилучший нематацидный эффект [47].

Другими учеными из Египта установлено, что бактерия *Serratia* sp. показала самую высокую активность хитиназы в отношении *M. incognita* на томате, однако в опыте с *Bacillus megaterium* данный показатель оказался минимальным, а с *B. subtilis* вовсе не было показано активности хитиназы. При этом, применяя *Serratia* sp. получена самая высокая овицидная активность (53,61%) даже при низкой концентрации (1%) [63].

Выработка защитных метаболитов и антиоксидантных соединений биологическими агентами потенциально обеспечивает защиту от галловых нематод.

3. Влияние нематофаговых грибов и бактерий-антагонистов на морфологические, биометрические и биохимические характеристики овощных культур

Во многих исследованиях доказано, что полезные корневые эндофиты, такие как грибы рода *Trichoderma*, могут снижать заражение эндопаразитарными нематодами за счет активации иммунной системы растений [20; 64]. Ризобактерии, принадлежащие к определенным штаммам *Pseudomonas* spp. эффективны в снижении распространения мелойдогиноза, так и бактерии *Bacillus subtilis* и *Rhizobium etli* снижают количество галлов и массу яиц в корнях томата, инокулированных галловыми нематодами за счет системной резистентности [20].

В настоящее время, российскими учеными описаны исследования в области изучения белков PR-семейств (от англ. pathogenesis-related proteins),

которые являются показателем иммунного состояния в различных растениях. Известно, что при развитии заболеваний синтез PR-белков определяется способностью растений быстро и специфично изменять экспрессию соответствующих PR-генов, что отражает устойчивость/восприимчивость растений к заражению [65].

Соединения, которые отвечают за работу PR-белков, включают салициловую кислоту, этилен, ксиланазу, полипептид системин, жасмоновую кислоту и некоторые другие вещества. Хорошо известный PR-белок PR-1 составляет 2% от общего белка листьев, и является наиболее распространенным PR-белком с противогрибной активностью [66]. Системная резистентность, вызванная ризобактериями, регулируется жасмоновой кислотой и этиленом в растении, но не связана с изменениями экспрессии PR-гена [20].

Результаты исследования Sohrabi F., Sheikholeslami M. и др. показали, что три биологических агента *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* и *Trichoderma harzianum*, помимо их положительного воздействия на рост растений томатов, уменьшили повреждение галловой нематодой *M. javanica* [67]. Совместное существование микоризы оказывает влияние на взаимодействие с другими живыми организмами и повышение устойчивости растений к почвенным патогенам, что может быть связано с защитными механизмами через сигнальные пути, связанные с салициловой кислотой и жасмонатом (класс растительных гормонов) [67].

Khanna K., Sharma A. и др. оценивали влияние штаммов микроорганизмов *Pseudomonas aeruginosa* и *Burkholderia gladioli* на морфологические параметры 45-дневных растений *Lycopersicon esculentum*, зараженных *Meloidogyne incognita*. Авторы установили, что после инокуляции *P. aeruginosa* отмечено увеличение длины корня, длины побега, массы сырой и сухой биомассы на 73,3, 54,3, 33,2 и 105,4%. Добавление *B. gladioli* в зараженные растения также стимулировало увеличение длины корня (51,6%), длины побега (69,7%), сырой биомассы (49,6%) и сухой биомассы (110,5%) по сравнению с необработанным контролем. Количество галлов на томатах значительно снизилось с дополнением штаммов ризобактерий [68].

Применяемые агенты биологического контроля численности галловых нематод могут не только способствовать росту растений, но и улучшать качество плодов за счет увеличения содержания питательных веществ, таких как углеводы, белки и витамины [69].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Заболевание мелойдогиноз, вызываемое галловыми нематодами *Meloidogyne* spp., наносит существенный ущерб овощным культурам в открытом и защищенном грунтах. С постепенным изъятием химических нематодицидов с мировых рынков и ростом тенденций к органическому сельскому хозяйству возникает необходимость применять альтернативные стратегии управления численностью галловых нематод. Применение химических препаратов в борьбе с фитопаразитами становится ограниченным из-за неблагоприятного воздействия на окружающую среду и здоровье человека. Экологически безопасной альтернативой химическим нематодицидам как в России, так и в мире являются препараты на основе живых микроорганизмов и их метаболитов, действие которых

не заканчивается на уничтожении вредителей. Биологические препараты могут стимулировать рост и индуцированную устойчивость растений, а также бороться с комплексом болезней растений и насекомых-вредителей.

В качестве агентов биологического контроля численности различных видов галловых нематод применяется большой ассортимент нематофаговых грибов и бактерий-антагонистов и учитываются различные механизмы их действия.

К грибам-нематофагам относятся виды более 20 родов. Как бактерии-антагонисты часто используются виды, принадлежащие к родам *Agrobacterium*, *Arthrobacter*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Pasteuria*, *Serratia*, *Burkholderia*, *Azospirillum*, *Bacillus*, *Chromobacterium*, *Pseudomonas* и *Corynebacterium*.

Более глубокое понимание механизмов действия микроорганизмов на галловых нематод позволит разработать дополнительные рекомендации, на основе которых можно регистрировать и внедрять эффективные биологические нематодициды.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследования выполнены согласно Государственному заданию Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме No FGRN-2021-0001

«Разработка технологий интегрированной защиты сельскохозяйственных культур с учетом иммунологических характеристик сорта. Мониторинг и изучение вредных объектов, оценка биорациональных средств и разработка элементов технологий защиты сельскохозяйственных культур для ведения экологизированного, ресурсосберегающего и органического сельского хозяйства».

ACKNOWLEDGMENT

The research was carried out in accordance with the State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of research on the topic No FGRN-2021-0001

«Development of integrated crop protection technologies taking into account the immunological characteristics of the variety. Monitoring and study of harmful objects, potency assignment of biorational means and development of crop protection elements technologies for ecologised, conservation and organic agriculture».

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Нековаль С.Н., Чурикова А.К., Беляева А.В., Маскаленко О.А., Чумаков С.С., Тихонова А.Н. Перспективы производства органической овощной продукции в России // Картофель и овощи. 2018. N 11. С. 14-16. DOI: 10.25630/PAV.2018.93.11.002
2. Schreinemachers P., Simmons E.B., Wopereis M.C.S. Tapping the economic and nutritional power of vegetables // Global food security. 2018. V. 16. P. 36-45. DOI: 10.1016/j.gfs.2017.09.005
3. Рябухина Т.М., Политов Д.С. Перспективы производства овощей закрытого грунта в ООО ТК «Новосибирский» // Аграрные проблемы горного Алтая и сопредельных регионов : Материалы Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 90-летию Горно-Алтайского НИИ сельского хозяйства и 100-летию Министерства сельского хозяйства Республики Алтай, Горно-Алтайск, 30 июня-02 июля 2020 года. Барнаул: Азбука, 2020. С. 423-431.
4. Гончаров А.В., Шестеперов А.А., Лычагина С.В. Устойчивость тыквенных культур к мелойдогинозу (галловой нематоде) // Известия Оренбургского государственного аграрного

- университета. 2020. Т. 83. N 3. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/ustoychivost-tykvennyh-kultur-k-meloidoginozu-galloy-nematode> (дата обращения: 11.05.2022)
5. Murata G., Uesugi K., Uehara T., Kumaishi K., Ichihashi Y., Saito T., Shinmura Y. *Solanum palinacanthum*: broad-spectrum resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) // *Pest Management Science*. 2020. V. 76. N 12. P. 3945-3953. DOI: 10.1002/ps.5942
6. Лычагина С.В. Анализ данных по продуктивности яиц и личинок самки нематоды *Meloidogyne incognita* в лабораторных условиях // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2022. N 23. С. 296-301. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-dannyh-po-produktivnosti-yaits-i-lichinok-samki-nematody-meloidogym-incognita-v-laboratornyh-usloviyah> (дата обращения: 09.04.2022). DOI: 10.31016/978-5-6046256-9-9.2022.23.296-301
7. Seid A., Fininsa C., Mekete T., Decraemer W., Wesemael W.M. Tomato (*Solanum lycopersicum*) and root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) - a century-old battle // *Nematology*. 2015. V. 17. N 9. P. 995-1009. DOI: 10.1163/15685411-00002935
8. Kayani M.Z., Mukhtar T., Hussain M.A. Interaction between nematode inoculum density and plant age on growth and yield of cucumber and reproduction of *Meloidogyne incognita* // *Pakistan Journal of Zoology*. 2018. V. 50. N 3. P. 897-902. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.3.897.902
9. Осташева Н.А. Галловая нематода (*Meloidogyne hapla* Chitwood)-опасный паразит лекарственных, плодовых и субтропических культур на Черноморском побережье России и меры борьбы с ней // *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2011. N 44. С. 236-240.
10. Hunt D.J., Handoo Z.A. Taxonomy, identification and principal species. Root-knot nematodes. Wallingford, UK, CAB International. 2009. V. 1. P. 55-97.
11. Moens M., Viaene N., Wesemael W. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe // *Nematology*. 2011. V. 13. N 1. P. 3-16. DOI: 10.1163/138855410X526831
12. Subbotin S.A., Palomares-Rius J.E., Castillo P. Chapter 5 Distribution of Root-knot Nematode Species // *Nematology Monographs & Perspectives*. 2021. V. 14. P. 25-30. DOI: 10.1163/9789004387584_006
13. Зиновьева С.В., Чижов В.Н., Приданников М.В., Субботин С.А., Рысс А.Ю., Хусаинов Р. Фитопаразитические нематоды России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. 386 с.
14. Самалиев Х.Я., Салкова Д.С., Байчева О.Ц., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В. Исследования галловых нематод рода *Meloidogyne* (Goeldi, 1877) на территориях Болгарии и Российской Федерации // *Российский паразитологический журнал*. 2018. Т. 12. N 4. С. 94-98. DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-94-98
15. Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Займль-Бухингер В.В., Хасанов Ф.К. Экспрессия генов ингибиторов протеиназ в растениях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* и модуляция их активности салициловой и жасмоновой кислотами // *Известия Российской академии наук. Серия биологическая*. 2021. N 2. С. 126-136. DOI: 10.31857/S000233292102017X
16. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. Potential of *Bacillus altitudinis* KMS-6 as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica* // *Journal of Pest Science*. 2022. V. 95. P. 1443-1452. DOI: 10.1007/s10340-021-01469-x
17. Яркуллов Ф.Я. Экологические особенности галловых нематод и методы борьбы с ними в условиях защищенного грунта // *Дальневосточный аграрный вестник*. 2015. Т. 36. N 4. С. 32-44.
18. Siddique I., Naz I., Khan R.A.A., Ahmed M., Hussain S.M. Screening of cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars against southern root knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood // *Bangladesh Journal of Botany*. 2020. V. 49. N 3. P. 579-584.
19. Moens M., Perry R.N., Starr J.L. *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites // *Root-knot nematodes*. 2009. V. 1. 483 p.
20. Molinari S., Leonetti P. Bio-control agents activate plant immune response and prime susceptible tomato against root-knot nematodes // *PLoS One*. 2019. V. 14. N 12. e0213230. DOI: 10.1371/journal.pone.0213230
21. Cortada L. Tomato rootstocks for the control of *Meloidogyne* spp.: Characterization and evaluation of the resistance response conferred by the Mi-1 gene in tomato rootstocks // Thesis from the Universitat Politècnica de Catalunya. Barcelona, November 2009.
22. Tapia-Vázquez I., Montoya-Martínez A.C., los Santos-Villalobos D., Ek-Ramos M.J., Montesinos-Matías R., Martínez-Anaya C. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) a threat to agriculture in Mexico: biology, current control strategies, and perspectives // *World J Microbiol Biotechnol*. 2022. V. 38. N 26. DOI: 10.1007/s11274-021-03211-2
23. Eisenback J.D., Triantaphyllou H.H. Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species and races. Manual of agricultural nematology. CRC Press. 2020. P. 191-274.
24. Calderón-Urrea A., Vanholme B., Vangestel S., Kane S.M., Bahaji A., Pha K., Garcia M., Snider A., Gheysen G. Early development of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // *BMC Developmental Biology*. 2016. V. 16. N 1. P. 1-14. DOI: 10.1186/s12861-016-0109-x
25. Chen J., Li Q.X., Song B. Chemical nematicides: recent research progress and outlook // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2020. V. 68. N 44. P. 12175-12188. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c02871
26. Safdar H., Javed N., Khan S.A., ul Haq I., Safdar A., Khan N.A. Control of *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood by Cadusafos (Rugby®) on tomato // *Pakistan Journal of Zoology*. 2012. V. 44. N 6. P. 1703-1710.
27. Abd-Elgawad M.M.M., Askary T.H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies // *Egyptian journal of biological pest control*. 2018. V. 28. N 1. P. 1-24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x
28. Сидоров Н.М., Хомяк А.И., Асатурова А.М. Подбор оптимальных условий культивирования бактерий рода *Bacillus*, обладающих активностью против *Meloidogyne incognita* // *Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia*. 2019. С. 154-154.
29. Бугаева Л.Н., Слободянюк Г.А., Кашутина Е.В., Асатурова А.М., Хомяк А.И. Эффективность бактерий р. *Bacillus* в отношении галловой нематоды *Meloidogyne incognita* Kof // *Международный научно-исследовательский журнал*. 2018. N11-2 (77). DOI: 10.23670/irj.2018.77.11.038
30. Песцов Г.В., Лушников О.В., Глазунова А.В. Нематопатогенные грибы как основа биологического метода борьбы с галловыми нематодами // *Аграрная наука*. 2019. Т. 2. С. 122-125. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-122-125
31. Хомяк А.И., Асатурова А.М., Сидоров Н.М., Дубяга В.М. Биологический контроль фитопаразитических нематод на основе микроорганизмов (обзор) // *Таврический вестник аграрной науки*. 2021. N3(27). С. 191-219. DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219
32. Удалова Ж.В., Байчева О., Приданников М.В., Зиновьева С.В. Перспективные методы защиты растений от галловых нематод // *Российский паразитологический журнал*. 2011. N 2. С. 109-115.
33. Birkhofer K., Bezemer T.M., Bloem J., Bonkowski M., Christensen S., Dubois D., Ekelund F., Fliebach A., Gunst L., Hedlund K., Mäder P., Mikola J., Robin Ch., Setälä H., Tatin-Froux F., Van der Putten W.H., Scheu S. Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity // *Soil Biology and Biochemistry*. 2008. V. 40. N 9. P. 2297-2308. DOI: 10.1016/j.soilbio.2008.05.007

34. Tazi H., Hamza M.A., Hallouti A., Benjlil H., Idhmida A., Furze J.N., Paulitz T.C., El Mayad H., Boubaker H., El Mousadiq A. Biocontrol potential of nematophagous fungi against *Meloidogyne* spp. infecting tomato // *Organic Agriculture*. 2021. V. 11. N 1. P. 63-71. DOI: 10.1007/s13165-020-00325-z
35. Huang X., Zhang K., Yu Z., Li G. Microbial control of phytopathogenic nematodes // *Principles of plant-microbe interactions*. Springer, Cham, 2015. P. 155-164. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3_17
36. Bhatt P. *Microbial Technology for Sustainable Environment*. 2021. 569 p.
37. Теплякова Т.В., Ананько Г.Г. Хищные грибы-гифомицеты против паразитических нематод // *Защита и карантин растений*. 2009. N 6. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/hischnye-griby-gifomitsety-protiv-paraziticheskikh-nematod> (дата обращения: 28.04.2022)
38. Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils // *Genetics and molecular biology*. 2015. V. 38. P. 401-419. DOI: 10.1590/S1415-475738420150053
39. Gupta G., Parihar S.S., Ahirwar N.K., Snehi S.K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture // *J Microb Biochem Technol*. 2015. V. 7. N 2. P. 096-102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188
40. Wang Q., Chen X., Chai X., Xue D., Zheng W., Shi Y., Wang A. The involvement of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato // *Phytopathology*. 2019. V. 109. N 7. P. 1102-1114. DOI: 10.1094/PHYTO-01-19-0025-R
41. Yan Y., Mao Q., Wang Y., Zhao J., Fu Y., Yang Z., Peng X., Zhang M., Bai B., Liu A., Chen S., Ahammedn G.J. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L. // *Biological Control*. 2021. V. 158. Article number: 104609. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104609
42. Zhao D., Zhu X., Chen L., Liu W., Chen J., Wang S., Zang J., Duan Y., Liu X. Toxicity of a secondary metabolite produced by *Simplicillium chinense* Snef5 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* // *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B-Soil & Plant Science*. 2020. V. 70. N 7. P. 550-555. DOI: 10.1080/09064710.2020.1791242
43. Peiris P.U.S., Li Y., Brown P., Xu C. Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: A Systematic review and meta-analysis // *Biological Control*. 2020. V. 144. Article number: 104235. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104235
44. Kiewnick S., Sikora R.A. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251 // *Biological control*. 2006. V. 38. N 2. P. 179-187. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.12.006
45. Mukhtar T. Management of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato with two *Trichoderma* species // *Pakistan Journal of Zoology*. 2018. V. 50. N 4. P. 1589-1592. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.4.sc15
46. Pourkhajeh F., Charehngani H., Abdollahi M., Sadravi M. Biocontrol effect of *Trichoderma harzianum* isolates on root knot nematode *Meloidogyne javanica* on greenhouse cucumber // *Iranian Journal of Plant Pathology*. 2019. V. 55. N 1. P. 77-82.
47. Kassab S., Eissa M., Badr U., Ismail A., Abdel Razik A., Soliman G. Nematicidal effect of a wild type of *Serratia marcescens* and its mutants against *Meloidogyne incognita* juveniles // *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2017. V. 16. N 2. P. 95-114.
48. Benttoui N., Colagiero M., Sellami S., Boureggha H., Keddad A., Ciancio A. Diversity of nematode microbial antagonists from Algeria shows occurrence of nematotoxic *Trichoderma* spp. // *Plants*. 2020. V. 9. N 8. 941 p. DOI: 10.3390/plants9080941
49. Sayed M., Abdel-rahman T., Ragab A., Abdellatif A. Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by Chitinolytic *Trichoderma* spp. // *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2019. V. 18. Iss. 1. P. 30-47. DOI: 10.21608/EJAJ.2019.52842
50. Mokbel A.A. Impact of some antagonistic organisms in controlling *Meloidogyne arenaria* infecting tomato plants // *Journal of Life Sciences and Technologies*. 2013. V. 1. N 1. P. 69-74. DOI: 10.12720/jolst.1.1.69-74
51. Soliman M.S., El-Deriny M.M., Ibrahim D.S., Zakaria H., Ahmed Y. Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius // *Journal of Applied Microbiology*. 2021. V. 131. N 5. P. 2402-2415. DOI: 10.1111/jam.15101
52. Degenkolb T., Vilcinskas A. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: metabolites from nematophagous ascomycetes // *Applied microbiology and biotechnology*. 2016. V. 100. N 9. P. 3799-3812. DOI: 10.1007/s00253-015-7233-6
53. Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. Effect of microscopic fungi on larval mortality of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica* // *Biological and integrated control of plant pathogens IOBC-WPRS Bulletin*. 2018. V. 133. P. 27-31.
54. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. On the potential of *Bacillus aryabhatai* KMT-4 against *Meloidogyne javanica* // *Egypt J Biol Pest Control*. 2021. V. 31. N 1. P. 1-9. DOI: 10.1186/s41938-021-00417-2
55. Abdellatif A.A.M., Abdel-Rahman Tahany M.A., Sayed M.A., Ragab A.A., Ibrahim Dina S.S., Elmaghraby M.M.K. Activity of *Serratia* spp. and *Bacillus* spp. as biocontrol agents against *Meloidogyne incognita* infecting tomato // *Pakistan Journal of Biotechnology*. 2021. V. 18. N 2-3. P. 37-47. DOI: 10.34016/pjbt.2021.18.2/3.37
56. Topalović O., Hussain M., Heuer H. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes // *Front. Microbiol*. 2020. V. 11. 313 p. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00313
57. Onkendi E.M., Kariuki G.M., Marais M., Moleleki L.N. The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review // *Plant pathology*. 2014. V. 63. N 4. P. 727-737.
58. Nadeem H., Niazi P., Asif M., Kaskavalci G., Ahmad F. Bacterial strains integrated with surfactin molecules of *Bacillus subtilis* MTCC441 enrich nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* // *Plant Biology*. 2021. V. 23. N 6. P. 1027-1036. DOI: 10.1111/plb.13301
59. Castaneda-Alvarez C., Aballay E. Rhizobacteria with nematicide aptitude: enzymes and compounds associated // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2016. V. 32. N 12. P. 1-7.
60. Das S., Wadud M.A., Khokon M.A.R. Functional evaluation of culture filtrates of *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on the mortality and hatching of *Meloidogyne javanica* // *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021. V. 28. N 2. P. 1318-1323. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.11.055
61. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M. Bio-nematicidal activities by culture filtrate of *Bacillus subtilis* HussainT-AMU: new promising biosurfactant bioagent for the management of Root Gallings caused by *Meloidogyne incognita* // *Vegetos*. 2020. V. 33. N 2. P. 229-238. DOI: 10.1007/s42535-020-00099-5
62. Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N., Lychagina S.V., Dubyaga V.M., D'Addabbo T., Sasanelli N., Asaturova A.M. Selection of bacterial strains for control of root-knot disease caused by *Meloidogyne incognita* // *Microorganisms*. 2021. V. 9. N 8. P. 1698. DOI: 10.3390/microorganisms9081698
63. Hegazy M.I., Salama A.S., El-Ashry R.M., Othman A.E.I. *Serratia marcescens* and *Pseudomonas aeruginosa* are promising candidates as biocontrol agents against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) // *Middle East J Agric Res*. 2019. V. 8. N 3. P. 828-838.
64. Martínez-Medina A., Fernandez I., Lok G.B., Pozo M.J., Pieterse C.M., Van Wees S.C. Shifting from priming of salicylic

acid-to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita* // New phytologist. 2017. V. 213. N 3. P. 1363-1377. DOI: 10.1111/nph.14251

65. Лаврова В.В., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Матвеева Е.М. Экспрессия PR-генов в тканях томатов при инвазии галловой нематодой *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949 // Доклады Академии наук. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Российская академия наук», 2017. Т. 476. N 4. С. 466-469.

66. Dehghanian S.Z., Abdollahi M., Charehngani H., Niazi, A. Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHA0 on the expression of PR1 gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato // Biological Control. 2020. V. 141. Article number: 104134. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104134

67. Sohrabi F., Sheikholeslami M., Heydari R., Rezaee S., Sharifi R. Investigating the effect of *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* on plant growth and controlling *Meloidogyne javanica* in tomato // Indian Phytopathology. 2020. V. 73. N 2. P. 293-300. DOI: 10.1007/s42360-020-00227-w

68. Khanna K., Sharma A., Ohri P., Bhardwaj R., Abd-Allah E.F., Hashem A., Ahmad P. Impact of plant growth promoting rhizobacteria in the orchestration of *Lycopersicon esculentum* Mill. resistance to plant parasitic nematodes: a metabolomic approach to evaluate defense responses under field conditions // Biomolecules. 2019. V. 9. N 11. 676 p. DOI: 10.3390/biom9110676

69. Rashid M.I., Mujawar L.H., Shahzad T., Almeelbi T., Ismail I.M., Oves M. Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils // Microbiological research. 2016. V. 183. P. 26-41. DOI: 10.1016/j.micres.2015.11.007

REFERENCES

- Nekoval S.N., Churikova A.K., Belyaeva A.V., Maskalenko O.A., Chumakov S.S., Tikhonova A.N. Prospects for the production of organic products in Russia. *Potato and vegetables*, 2018, no. 11, pp. 14-16. (In Russian) DOI: 10.25630/PAV.2018.93.11.002
- Schreinemachers P., Simmons E.B., Wopereis M.C.S. Tapping the economic and nutritional power of vegetables. *Global food security*, 2018, vol. 16, pp. 36-45. DOI: 10.1016/j.gfs.2017.09.005
- Ryabukhina T.M., Politov D.S. Perspektivy proizvodstva ovoshchei zakrytogo grunta v OOO TK «Novosibirskii» [Prospects for the production of indoor vegetables in LLC TC "Novosibirsk"]. *Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi 90-letiyu Gorno-Altayskogo NII sel'skogo khozyaistva i 100-letiyu Ministerstva sel'skogo khozyaistva Respubliki Altai "Agrarnye problemy gornogo Altaya i sopedel'nykh regionov", Gorno-Altaysk, Barnaul, 30 iyunya-02 iyulya 2020* [Materials of the All-Russian Scientific and Practical conference dedicated to the 90th anniversary of the Gorno-Altai Research Institute of Agriculture and the 100th anniversary of the Ministry of Agriculture of the Altai Republic "Agrarian problems of the Altai Mountains and adjacent regions", Gorno-Altaysk, Barnaul, 30 June- 02 July, 2020]. Barnaul, 2020, pp. 423-431. (In Russian)
- Goncharov A.V., Shesteporov A.A., Lychagina S.V. [The resistance of pumpkin crops to *Meloidogyne* (root-knot nematode)]. *Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*, 2020, vol. 83, no. 3. (In Russian) Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/ustoychivost-tykvennykh-kultury-k-meloidoginozu-gallovoy-nematode> (accessed 11.05.2022)
- Murata G., Uesugi K., Uehara T., Kumaishi K., Ichihashi Y., Saito T., Shinmura Y. *Solanum palinacanthum*: broad-spectrum resistance to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Pest Management Science*, 2020, vol. 76, no. 12, pp. 3945-3953. DOI: 10.1002/ps.5942
- Lychagina S.V. [Analysis of the productivity of eggs and larvae by the female nematode *Meloidogyne incognita* in laboratory conditions]. *Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami*, 2022, no. 23, pp. 296-301. (In Russian) Available at:

- <https://cyberleninka.ru/article/n/analiz-dannyh-po-produktivnosti-yaits-i-lichinok-samki-nematode-meloidogym-incognita-v-laboratornyh-usloviyah> (accessed: 09.04.2022). DOI: 10.31016/978-5-6046256-9-9.2022.23.296-301
- Seid A., Fininsa C., Mekete T., Decraemer W., Wesemael W.M. Tomato (*Solanum lycopersicum*) and root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) – a century-old battle. *Nematology*, 2015, vol. 17, no. 9, pp. 995-1009. DOI: 10.1163/15685411-00002935
 - Kayani M.Z., Mukhtar T., Hussain M.A. Interaction between nematode inoculum density and plant age on growth and yield of cucumber and reproduction of *Meloidogyne incognita*. *Pakistan Journal of Zoology*, 2018, vol. 50, no. 3, pp. 897-902. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.3.897.902
 - Ostasheva N.A. Root-knot nematode (*Meloidogyne hapla* Chitwood) – a dangerous parasite for medicinal and subtropical crops on the black sea coast of Russia and measures of reducing it. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo [Subtropical and Ornamental Horticulture]*. 2011, no. 44, pp. 236-240. (In Russian)
 - Hunt D.J., Handoo Z.A. Taxonomy, identification and principal species. *Root-knot nematodes*. Wallingford, UK, CABI Publishing, 2009, vol. 1, pp. 55-97.
 - Moens M., Viaene N., Wesemael W. Root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Europe. *Nematology*, 2011, vol. 13, no. 1, pp. 3-16. DOI: 10.1163/138855410X526831
 - Subbotin S.A., Palomares-Rius J.E., Castillo P. Chapter 5 Distribution of Root-knot Nematode Species. *Nematology Monographs & Perspectives*, 2021, vol. 14, pp. 25-30. DOI: 10.1163/9789004387584_006
 - Zinovieva S.V., Chizhov V.N., Pridannikov M.V., Subbotin S.A., Ryss A.Yu., Khusainov R. *Fitoparaziticheskie nematody Rossii [Phytoparasitic nematodes of Russia]*. Moscow, KMK Publ., 2012, 386 p. (In Russian)
 - Samaliev H.Y., Salkova D.S., Baycheva O.Ts., Zinovieva S.V., Udalova Zh.V. Investigations of the root-knot nematodes of the genus *Meloidogyne* (Goeldi, 1887) on the territories of Bulgaria and Russian Federation. *Russian journal of parasitology*, 2018, vol. 12, no. 4, pp. 94-98. (In Russian) DOI: 10.31016/1998-8435-2018-12-4-94-98
 - Zinovieva S.V., Udalova Z.V., Khasanov F.K., Seiml-Buchinger V.V., Hasanov F.K. Gene expression of protease inhibitors in tomato plants with invasion by root-knot nematode *Meloidogyne incognita* and modulation of their activity with salicylic and jasmonic acids. *Biology Bulletin*, 2021, no. 2., pp. 126-136. (In Russian) DOI: 10.31857/S000233292102017X
 - Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. Potential of *Bacillus altitudinis* KMS-6 as a biocontrol agent of *Meloidogyne javanica*. *Journal of Pest Science*, 2022, vol. 95, pp. 1443-1452. DOI: 10.1007/s10340-021-01469-x
 - Yarkulov F.Ya. Ecological characteristics of root-knot nematodes and methods of dealing with them on a protected ground. *Dal'nevostochnyi agrarnyi vestnik [Far Eastern Agrarian Bulletin]*. 2015, vol. 36, no. 4, pp. 32-44. (In Russian)
 - Siddique I., Naz I., Khan R.A.A., Ahmed M., Hussain S.M. Screening of cucumber (*Cucumis sativus* L.) cultivars against southern root knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood. *Bangladesh Journal of Botany*, 2020, vol. 49, no. 3, pp. 579-584.
 - Moens M., Perry R.N., Starr J.L. *Meloidogyne* species – a diverse group of novel and important plant parasites. *Root-knot nematodes*, 2009, vol. 1, 483 p.
 - Molinari S., Leonetti P. Bio-control agents activate plant immune response and prime susceptible tomato against root-knot nematodes. *PLoS One*, 2019, vol. 14, no. 12, e0213230. DOI: 10.1371/journal.pone.0213230
 - Cortada L. Tomato rootstocks for the control of *Meloidogyne* spp.: Characterization and evaluation of the resistance response conferred by the Mi-1 gene in tomato rootstocks. Thesis from the Universitat Politècnica de Catalunya, Barcelona, November 2009.
 - Tapia-Vázquez I., Montoya-Martínez A.C., los Santos-Villalobos D., Ek-Ramos M.J., Montesinos-Matías R., Martínez-Anaya C. Root-

- knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) a threat to agriculture in Mexico: biology, current control strategies, and perspectives. *World J Microbiol Biotechnol*, 2022, vol. 38, no. 26. DOI: 10.1007/s11274-021-03211-2
23. Eisenback J.D., Triantaphyllou H.H. Root-knot nematodes: *Meloidogyne* species and races. Manual of agricultural nematology. CRC Press, 2020, pp. 191-274.
24. Calderón-Urrea A., Vanholme B., Vangestel S., Kane S.M., Bahaji A., Pha K., Garcia M., Snider A., Gheysen G. Early development of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *BMC Developmental Biology*, 2016, vol. 16, no. 1, pp. 1-14. DOI: 10.1186/s12861-016-0109-x
25. Chen J., Li Q.X., Song B. Chemical nematicides: recent research progress and outlook. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2020, vol. 68, no. 44, pp. 12175-12188. DOI: 10.1021/acs.jafc.0c02871
26. Safdar H., Javed N., Khan S.A., ul Haq I., Safdar A., Khan N.A. Control of *Meloidogyne incognita* (Kofoid and White) Chitwood by Cadusafos (Rugby®) on tomato. *Pakistan Journal of Zoology*, 2012, vol. 44, no. 6, pp. 1703-1710.
27. Abd-Elgawad M.M.M., Askary T.H. Fungal and bacterial nematicides in integrated nematode management strategies. *Egyptian journal of biological pest control*, 2018, vol. 28, no. 1, Ppp. 1-24. DOI: 10.1186/s41938-018-0080-x
28. Sidorov N.M., Khomyak A.I., Asaturova A.M. [Selection of optimal conditions for the cultivation of bacteria of the genus *Bacillus* with activity against *Meloidogyne incognita*]. In: Phytosanitary technologies in ensuring independence and competitiveness of the agricultural sector of Russia. 2019, pp. 154-154. (In Russian)
29. Bugaeva L.N., Slobodyaniuk G.A., Kashutina E.V., Asaturova A.M., Khomyak A.I. Efficiency of p. *Bacillus* bacteria with respect to gall eelworms *Meloidogyne incognita* Kof. *International Research Journal*, 2018, no. 11-2 (77). (In Russian) DOI: 10.23670/irj.2018.77.11.038
30. Pestsov G.V., Lushnikov O.V., Glazunova A.V. Nematopathogenic fungi as the basis of the biological control of root-knot nematodes. *Agrarian science*, 2019, vol. 2, pp. 122-125. (In Russian) DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-122-125
31. Khomyak A.I., Asaturova A.M., Sidorov N.M., Dubyaga V.M. Biological control of phytoparasitic nematodes based on microorganisms (review). *Taurida herald of the agrarian sciences*, 2021, no. 3 (27), pp. 191-219. (In Russian) DOI: 10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219
32. Udalova Zh.V., Baicheva O., Pridannikov M.V., Zinovieva S.V. The perspective methods of protection of plants from root-knot nematodes. *Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal* [Russian journal of parasitology]. 2011, no. 2, pp. 109-115. (In Russian)
33. Birkhofer K., Bezemer T.M., Bloem J., Bonkowski M., Christensen S., Dubois D., Ekelund F., Fliebach A., Gunst L., Hedlund K., Mäder P., Mikola J., Robin Ch., Setälä H., Tatin-Froux F., Van der Putten W.H., Scheu S. Long-term organic farming fosters below and aboveground biota: Implications for soil quality, biological control and productivity. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, vol. 40, no. 9, pp. 2297-2308. DOI: 10.1016/j.soilbio.2008.05.007
34. Tazi H., Hamza M.A., Hallouti A., Benjlil H., Idhmida A., Furze J.N., Paulitz T.C., El Mayad H., Boubaker H., El Mousadik A. Biocontrol potential of nematophagous fungi against *Meloidogyne* spp. infecting tomato. *Organic Agriculture*, 2021, vol. 11, no. 1, pp. 63-71. DOI: 10.1007/s13165-020-00325-z
35. Huang X., Zhang K., Yu Z., Li G. Microbial control of phytopathogenic nematodes. *Principles of plant-microbe interactions*, Springer, Cham, 2015, pp. 155-164. DOI: 10.1007/978-3-319-08575-3_17
36. Bhatt P. Microbial Technology for Sustainable Environment. 2021, 569 p.
37. Teplyakova T.V., Ananko G.G. [Fungi-hyphomycetes of prey against parasite nematodes]. *Zashchita i karantin rastenii*, 2009, no. 6. Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/hischnye-griby-gifomitsety-protiv-paraziticheskikh-nematod> (accessed: 28.04.2022)
38. Souza R., Ambrosini A., Passaglia L.M.P. Plant growth-promoting bacteria as inoculants in agricultural soils. *Genetics and molecular biology*, 2015, vol. 38, pp. 401-419. DOI: 10.1590/S1415-475738420150053
39. Gupta G., Parihar S.S., Ahirwar N.K., Snehi S.K., Singh V. Plant growth promoting rhizobacteria (PGPR): current and future prospects for development of sustainable agriculture. *J Microb Biochem Technol.*, 2015, vol. 7, no. 2, pp. 096-102. DOI: 10.4172/1948-5948.1000188
40. Wang Q., Chen X., Chai X., Xue D., Zheng W., Shi Y., Wang A. The involvement of jasmonic acid, ethylene, and salicylic acid in the signaling pathway of *Clonostachys rosea*-induced resistance to gray mold disease in tomato. *Phytopathology*, 2019, vol. 109, no. 7, pp. 1102-1114. DOI: 10.1094/PHYTO-01-19-0025-R
41. Yan Y., Mao Q., Wang Y., Zhao J., Fu Y., Yang Z., Peng X., Zhang M., Bai B., Liu A., Chen S., Ahammed G.J. *Trichoderma harzianum* induces resistance to root-knot nematodes by increasing secondary metabolite synthesis and defense-related enzyme activity in *Solanum lycopersicum* L. *Biological Control*, 2021, vol. 158, article number: 104609. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2021.104609
42. Zhao D., Zhu X., Chen L., Liu W., Chen J., Wang S., Zang J., Duan Y., Liu X. Toxicity of a secondary metabolite produced by *Simplicillium chinense* Snef5 against the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B- Soil & Plant Science*, 2020, vol. 70, no. 7, pp. 550-555. DOI: 10.1080/09064710.2020.1791242
43. Peiris P.U.S., Li Y., Brown P., Xu C. Fungal biocontrol against *Meloidogyne* spp. in agricultural crops: A Systematic review and meta-analysis. *Biological Control*, 2020, vol. 144, article number: 104235. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2020.104235
44. Kiewnick S., Sikora R.A. Biological control of the root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by *Paecilomyces lilacinus* strain 251. *Biological control*, 2006, vol. 38, no. 2, pp. 179-187. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2005.12.006
45. Mukhtar T. Management of root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*, in tomato with two *Trichoderma* species. *Pakistan Journal of Zoology*, 2018, vol. 50, no. 4, pp. 1589-1592. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.4.sc15
46. Pourkhajeh F., Charehngani H., Abdollahi M., Sadravi M. Biocontrol effect of *Trichoderma harzianum* isolates on root knot nematode *Meloidogyne javanica* on greenhouse cucumber. *Iranian Journal of Plant Pathology*. 2019, vol. 55, no. 1, pp. 77-82.
47. Kassab S., Eissa M., Badr U., Ismail A., Abdel Razik A., Soliman G. Nematicidal effect of a wild type of *Serratia marcescens* and its mutants against *Meloidogyne incognita* juveniles. *Egyptian Journal of Agronomatology*. 2017, vol. 16, no. 2, pp. 95-114.
48. Benttoui N., Colagiero M., Sellami S., Bouregghda H., Keddad A., Ciancio A. Diversity of nematode microbial antagonists from algeria shows occurrence of nematotoxic *Trichoderma* spp. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 8, 941 p. DOI: 10.3390/plants9080941
49. Sayed M., Abdel-rahman T., Ragab A., Abdellatif A. Biocontrol of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* by Chitinolytic *Trichoderma* spp. *Egyptian Journal of Agronomatology*, 2019, vol. 18, iss. 1, pp. 30-47. DOI: 10.21608/EJAJ.2019.52842
50. Mokbel A.A. Impact of some antagonistic organisms in controlling *Meloidogyne arenaria* infecting tomato plants. *Journal of Life Sciences and Technologies*, 2013, vol. 1, no. 1, pp. 69-74. DOI: 10.12720/jolst.1.1.69-74
51. Soliman M.S., El-Deriny M.M., Ibrahim D.S., Zakaria H., Ahmed Y. Suppression of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* on tomato plants using the nematode trapping fungus *Arthrobotrys oligospora* Fresenius. *Journal of Applied Microbiology*, 2021, vol. 131, no. 5, pp. 2402-2415. DOI: 10.1111/jam.15101
52. Degenkolb T., Vilcinskas A. Metabolites from nematophagous fungi and nematicidal natural products from fungi as an alternative for biological control. Part I: metabolites from nematophagous

- ascomycetes. *Applied microbiology and biotechnology*, 2016, vol. 100, no. 9, pp. 3799-3812. DOI: 10.1007/s00253-015-7233-6
53. Migunova V., Sasanelli N., Kurakov A. Effect of microscopic fungi on larval mortality of the root-knot nematodes *Meloidogyne incognita* and *Meloidogyne javanica*. Biological and integrated control of plant pathogens IOBC-WPRS Bulletin. 2018, vol. 133, pp. 27-31.
54. Antil S., Kumar R., Pathak D.V., Kumar A., Panwar A., Kumari A., Kumar V. On the potential of *Bacillus aryabhatai* KMT-4 against *Meloidogyne javanica*. *Egypt J Biol Pest Control.*, 2021, vol. 31, no. 1, pp. 1-9. DOI: 10.1186/s41938-021-00417-2
55. Abdellatif A.A.M., Abdel-Rahman Tahany M.A., Sayed M.A., Ragab A.A., Ibrahim Dina S.S., Elmaghraby M.M.K. Activity of *Serratia* spp. and *Bacillus* spp. as biocontrol agents against *Meloidogyne incognita* infecting tomato. *Pakistan Journal of Biotechnology*, 2021, vol. 18, no. 2-3. pp. 37-47. DOI: 10.34016/pjbt.2021.18.2/3.37
56. Topalović O., Hussain M., Heuer H. Plants and associated soil microbiota cooperatively suppress plant-parasitic nematodes. *Front. Microbiol.*, 2020, vol. 11, 313 p. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00313
57. Onkendi E.M., Kariuki G.M., Marais M., Moleleki L.N. The threat of root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in Africa: a review. *Plant pathology*. 2014, vol. 63, no. 4, pp. 727-737.
58. Nadeem H., Niazi P., Asif M., Kaskavalcı G., Ahmad F. Bacterial strains integrated with surfactin molecules of *Bacillus subtilis* MTCC441 enrich nematocidal activity against *Meloidogyne incognita*. *Plant Biology*, 2021, vol. 23, no. 6, pp. 1027-1036. DOI: 10.1111/plb.13301
59. Castaneda-Alvarez C., Aballay E. Rhizobacteria with nematocidal aptitude: enzymes and compounds associated. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2016, vol. 32, no. 12, pp. 1-7.
60. Das S., Wadud M.A., Khokon M.A.R. Functional evaluation of culture filtrates of *Bacillus subtilis* and *Pseudomonas fluorescens* on the mortality and hatching of *Meloidogyne javanica*. *Saudi Journal of Biological Sciences*, 2021, vol. 28, no. 2, pp. 1318-1323. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.11.055
61. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M. Bio-nematicidal activities by culture filtrate of *Bacillus subtilis* HussainT-AMU: new promising biosurfactant bioagent for the management of Root Gallings caused by *Meloidogyne incognita*. *Vegetos*, 2020, vol. 33, no. 2, pp. 229-238. DOI: 10.1007/s42535-020-00099-5
62. Migunova V.D., Tomashevich N.S., Konrat A.N., Lychagina S.V., Dubyaga V.M., D'Addabbo T., Sasanelli N., Asaturova A.M. Selection of bacterial strains for control of root-knot disease caused by *Meloidogyne incognita*. *Microorganisms*, 2021, vol. 9, no. 8, pp. 1698. DOI: 10.3390/microorganisms9081698
63. Hegazy M.I., Salama A.S., El-Ashry R.M., Othman A.E.I. *Serratia marcescens* and *Pseudomonas aeruginosa* are promising candidates as biocontrol agents against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Middle East J Agric Res*. 2019, vol. 8, no. 3, pp. 828-838.
64. Martínez-Medina A., Fernandez I., Lok G.B., Pozo M.J., Pieterse C.M., Van Wees S.C. Shifting from priming of salicylic acid-to jasmonic acid-regulated defences by *Trichoderma* protects tomato against the root knot nematode *Meloidogyne incognita*. *New phytologist.*, 2017, vol. 213, no. 3, pp. 1363-1377. DOI: 10.1111/nph.14251
65. Lavrova V.V., Zinovieva S.V., Udalova Zh. V., Matveeva E.M. [Expression of PR genes in tomato tissues infected by nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White,1919) Chitwood 1949]. In: *Doklady Akademii nauk. Federal'noe gosudarstvennoe byudzhethnoe uchrezhdenie «Rossiiskaya akademiya nauk»* [Reports of the Academy of Sciences. Federal State Budgetary Institution «Russian Academy of Sciences»]. 2017, vol. 476, no. 4, pp. 466-469. (In Russian)
66. Dehghanian S.Z., Abdollahi M., Charehgani H., Niazi, A. Combined of salicylic acid and *Pseudomonas fluorescens* CHA0 on the expression of PR1 gene and control of *Meloidogyne javanica* in tomato. *Biological Control.*, 2020, vol. 141, article number: 104134. DOI: 10.1016/j.biocontrol.2019.104134
67. Sohrabi F., Sheikholeslami M., Heydari R., Rezaee S., Sharifi R. Investigating the effect of *Glomus mosseae*, *Bacillus subtilis* and *Trichoderma harzianum* on plant growth and controlling *Meloidogyne javanica* in tomato. *Indian Phytopathology*, 2020, vol. 73, no. 2, pp. 293-300. DOI: 10.1007/s42360-020-00227-w
68. Khanna K., Sharma A., Ohri P., Bhardwaj R., Abd-Allah E.F., Hashem A., Ahmad P. Impact of plant growth promoting rhizobacteria in the orchestration of *Lycopersicon esculentum* Mill. resistance to plant parasitic nematodes: a metabolomic approach to evaluate defense responses under field conditions. *Biomolecules*, 2019, vol. 9, no. 11, 676 p. DOI: 10.3390/biom9110676
69. Rashid M.I., Mujawar L.H., Shahzad T., Almeelbi T., Ismail I.M., Oves M. Bacteria and fungi can contribute to nutrients bioavailability and aggregate formation in degraded soils. *Microbiological research*, 2016, vol. 183, pp. 26-41. DOI: 10.1016/j.micres.2015.11.007

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Арина К. Чурикова собрала данные по биологической эффективности грибов, бактерий-антагонистов и их метаболитов в отношении галловых нематод рода *Meloidogyne* на овощных культурах. Светлана Н. Нековаль руководила процессом сбора и упорядочения материала, проверкой данных. Оба автора в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Arina K. Churikova collected data on the biological effectiveness of fungi, antagonist bacteria and their metabolites against *Meloidogyne* root-knot nematodes on vegetable crops. Svetlana N. Nekoval supervised the process of collecting and organizing the material and checked the data. Both authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Арина К. Чурикова / Arina K. Churikova <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>

Светлана Н. Нековаль / Svetlana N. Nekoval <https://orcid.org/0000-0003-4217-3156>

Оригинальная статья / Original article
УДК 631.879:628.381.1:628.381.4
DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-187-196

Нетрадиционные элементы технологии возделывания сельскохозяйственных культур с использованием удобрений-мелиорантов

Алина С. Межевова, Александр И. Беляев

«Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук», Волгоград, Россия

Контактное лицо

Алина С. Межевова, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией анализа почв, «Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук»; 400062 Россия, г. Волгоград, пр. Университетский, д. 97.
Тел. +79610681107
Email asmezhevova@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-4579-7047>

Формат цитирования

Межевова А.С., Беляев А.И. Нетрадиционные элементы технологии возделывания сельскохозяйственных культур с использованием удобрений-мелиорантов // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 187-196. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-187-196

Получена 6 сентября 2021 г.
Прошла рецензирование 14 марта 2022 г.
Принята 5 мая 2022 г.

Резюме

Цель исследований – определение пригодности и удобрительной ценности удобрений-мелиорантов, а также оценка степени их загрязненности тяжелыми металлами; апробация удобрений-мелиорантов в различных условиях при возделывании сельскохозяйственных культур.

Материал и методика. Аналитическими методами в лабораторных условиях изучали основные агрохимические показатели осадка сточных вод и химический состав глауконита. Содержание катионов тяжелых металлов в осадке сточных вод определяли методом атомно-абсорбционной спектрометрии. Объект исследований в первом опыте – семенной картофель сорт Ароза; во втором опыте – сафлор красильный сорт Александрит.

Результаты. Проведены исследования физико-химических показателей переработанного осадка сточных вод. Установлено, что по своему составу осадок является эффективным органическим удобрением. Содержание тяжелых металлов в осадке сточных вод не превышает предельно допустимых концентраций. Определено, что основу глауконита составляют кремнеземы, а также в нем содержатся фосфорное, калийное и магниевое удобрения. Доказано, что использование осадка сточных вод в качестве самостоятельного удобрения, а также в сочетании с глауконитом позволило существенно увеличить урожайность семенного картофеля и сафлора.

Заключение. Использование нетрадиционных удобрений-мелиорантов целесообразно наряду с использованием классических минеральных удобрений, так как позволяют увеличить урожайность некоторых сельскохозяйственных культур, а также достигнуть экономии поливной воды.

Ключевые слова

Осадок сточных вод, физико-химические показатели, глауконит, удобрение-мелиорант, запасы влаги, картофель, сафлор, урожайность.

Non-traditional elements of the technology of agricultural crop cultivation using fertilizers-ameliorants

Alina S. Mezheva and Alexander I. Belyaev

Federal Scientific Centre of Agroecology, Complex Melioration and Protective Afforestation of the Russian Academy of Sciences, Volgograd, Russia

Principal contact

Alina S. Mezheva, PhD in Agricultural Science, Leading Researcher, Head, Soil Testing Laboratory, Federal Scientific Centre of Agroecology, Complex Melioration and Protective Afforestation, Russian Academy of Sciences; 97 Universitetskij Ave., Volgograd, Russia 400062
Tel. +79610681107
Email asmezheva@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-4579-7047>

How to cite this article

Mezheva A.S., Belyaev A.I. Non-traditional elements of the technology of agricultural crop cultivation using fertilizers-ameliorants. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 187-196. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-187-196

Received 6 September 2021

Revised 14 March 2022

Accepted 5 May 2022

Abstract

Aim. The aim of research is to determine the suitability and fertilizing value of fertilizers-ameliorant, as well as to assess the degree of their contamination with heavy metals; approbation of fertilizers-ameliorants in various conditions in the cultivation of agricultural crops.

Material and Methodology. The main agrochemical parameters of sewage sludge and the chemical composition of glauconite were studied by analytical methods in laboratory conditions. The content of heavy metal cations in the sewage sludge was determined by atomic absorption spectrometry. The object of research in the first experiment is seed potatoes (variety Arosa); in the second experiment – safflower (variety Alexandrite).

Results. Studies of the physico-chemical parameters of the processed sewage sludge have been carried out. It has been established that the composition of the sediment is an effective organic fertilizer. The content of heavy metals in sewage sludge does not exceed the maximum allowable concentrations. It has been determined that silica is the basis of glauconite, and it also contains phosphorus, potassium and magnesium fertilizers. It has been proven that the use of sewage sludge as an independent fertilizer, as well as in combination with glauconite, has significantly increased the yield of seed potatoes and safflower.

Conclusion. The use of non-traditional ameliorant fertilizers is advisable along with the use of classical mineral fertilizers, as they allow increasing the yield of some agricultural crops, as well as achieving savings in irrigation water.

Key Words

Sewage sludge, physico-chemical parameters, glauconite, fertilizer-ameliorant, moisture reserves, potato, safflower, crop yields.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время загрязнение окружающей среды специфическими органическими веществами приобретает все большую актуальность во всем мире, в том числе и в России. Образующиеся в результате очистки иловые осадки сточных вод представляют серьезнейшую проблему для окружающей среды, в частности, загрязняют и заражают болезнетворными бактериями атмосферный воздух, почву и водные объекты [1-3]. Всего лишь около 15% сточных вод являются нормативно очищенными по традиционным показателям загрязнения.

Экологические проблемы, вызванные накоплением в огромных количествах осадка сточных вод, рассматриваются и изучаются во многих странах. Одно из решений проблем загрязнения окружающей среды и водных объектов осадком сточных вод – предварительная переработка и очистка для вторичного использования в сельском хозяйстве [4-11], так как использование подобных отходов в сельскохозяйственном производстве актуально, экологически и экономически обоснованно в современных условиях.

Осадок сточных вод содержит в своем составе органическое вещество, азот, фосфор, калий, кальций, магний, серу и микроэлементы. В тоже время часто в осадке фиксируется повышенное содержание тяжелых металлов, нефтепродуктов, пестицидов и болезнетворных микроорганизмов [12]. Физико-химические показатели осадка сильно отличаются и зависят как от вида сточных вод, так и от способов их переработки и очистки, сезона накопления и т. п.

Цель настоящего исследования – определение пригодности и удобрительной ценности удобрений-мелиорантов, а также оценка степени их загрязненности тяжелыми металлами; апробация удобрений-мелиорантов в различных условиях при возделывании сельскохозяйственных культур.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследуемый осадок сточных вод после его очистки и переработки отбирали с «МУП Водоканал» г. Волжский.

Аналитическими методами в лабораторных условиях изучали основные агрохимические показатели осадка сточных вод: pH солевой вытяжки (ГОСТ Р 27979-88) [13], влага (ГОСТ Р 26713-85) [14], органическое вещество (ГОСТ Р 27980-88) [15], общий и аммонийный азот (ГОСТ Р 26715-85, ГОСТ 26716-85) [16-17], общий фосфор (ГОСТ Р 26717-85) [18], общий калий (ГОСТ Р 26718-85) [19], зола (ГОСТ Р 26714-85) [20].

Содержание катионов тяжелых металлов в осадке сточных вод определяли методом атомно-абсорбционной спектроскопии на атомно-абсорбционном спектрометре ICE 3000.

Апробацию осадка сточных вод осуществляли в полевых условиях на светло-каштановых почвах Волгоградской области. Содержание гумуса – 1,7–1,8% с постепенным уменьшением вниз по профилю. По наличию основных элементов питания почва опытного участка в пересчете на 100 г характеризуется содержанием щелочногидролизующего азота по Корнфилду – 4,8–16,8 мг, подвижного фосфора по Мачигину – 2,7–5,3 мг, подвижного калия по Мачигину – 41,3–53,0 мг.

Схема опыта по выращиванию семенного картофеля включала: контроль (без удобрений), контроль (минеральные удобрения), ОСВ + глауконит 20/2, ОСВ + глауконит 40/4, ОСВ + глауконит 60/6.

Схема опыта по возделыванию сафлора красильного включала:

Фактор А: приемы основной обработки почвы: А1 – отвальная обработка ПН-4-35 на глубину 0,20–0,22 м (контроль); А2 – дисковая обработка БДТ-3 на глубину 0,12–0,14 м; А3 – чизельная обработка рабочим органом Ранчо на глубину 0,37–0,40 м с оборотом верхнего слоя почвы на глубину 0,12–0,15 м.

Фактор В: внесение осадка сточных вод: В1 – без внесения осадка сточных вод (контроль); В2 – доза внесения 5 т/га; В3 – доза внесения 10 т/га.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В последнее время всё больше становятся актуальными технологии, включающие использование удобрений-мелиорантов техногенного и природного происхождения. В качестве таких удобрений-мелиорантов могут использоваться предварительно очищенные, переработанные и высушенные осадки хозяйственно-бытовых (канализационных) сточных вод [21-23], а также природные минералы, например, такие как глаукониты, бентониты, цеолиты. Однако, подобные технологии требуют более глубокого изучения.

Первоначальной задачей было определение пригодности и удобрительной ценности предложенных удобрений-мелиорантов, а также оценка степени их загрязненности тяжелыми металлами. Переработанные осадки сточных вод отбирали с очистных сооружений г. Волжского. В лабораторных условиях с использованием стандартных методик были определены физико-химические показатели осадка сточных вод. Данные представлены в таблицах 1.

Таблица 1. Физико-химические показатели переработанного осадка сточных вод

Table 1. Physico-chemical parameters of recycled sewage sludge

Контролируемые показатели Controlled indicators	Результаты испытаний Test results
Общий азот, % / Total nitrogen, %	3,30
Аммонийный азот, % / Ammonia nitrogen, %	0,19
Общий фосфор, % / Total phosphorus, %	4,27
Общий калий, % / Total potassium, %	0,31
Массовая доля органического вещества в пересчете на углерод, % / Mass fraction of organic matter in terms of carbon, %	32,0
Массовая доля золы, % / Mass fraction of ash, %	35,0
Массовая доля влаги, % / Mass fraction of moisture, %	11,0
Реакция среды, pH солевое / Reaction of the medium, pH salt	6,60

В проведенных ранее исследованиях [24] нами было установлено, что осадки сточных вод представляют собой комплексное удобрение, их состав сильно варьируется и зависит от многих факторов, в частности, от способов очистки и переработки, от сроков хранения на иловых картах. Выявлено также, что в переработанном и высушенном до влажности 11,0% осадке содержатся общие формы азота (3,30%), фосфора (4,27%), калия (0,31%). Массовая доля органического вещества в осадке составила – 32,0%.

По удобрительному потенциалу осадки сточных вод подразделяются на I и II группы [25]. Удобрения на основе осадков сточных вод, которые используются для

возделывания технических, кормовых, зерновых и сидеральных культур относят к удобрениям I группы. Ко II группе относят удобрения, используемые для посадки лесохозяйственных культур вдоль дорог, цветоводстве, рекультивации свалок твердых бытовых отходов. Группу удобрений устанавливают на основании полученных данных о физико-химических показателях осадков сточных вод и содержании в них тяжелых металлов (ТМ).

Данные о содержании тяжелых металлов в образцах осадка сточных вод представлены в таблице 2.

Таблица 2. Данные о содержании в переработанном осадке сточных вод тяжелых металлов и остаточного количества пестицидов

Table 2. Data on the content of heavy metals and residues of pesticides in the recycled sewage sludge

Контролируемые показатели Controlled parameters	Ед. измер. Units of measurement	Нормативная документация на испытание Normative test documentation	Результаты испытаний Test results
Свинец на сухое вещество / Lead on dry matter			24,0
Кадмий на сухое вещество / Cadmium on dry matter			1,33
Цинк на сухое вещество / Zinc on dry matter		МУ ЦИНАО 1992 [26]	135,0
Медь на сухое вещество / Copper on dry matter		Guidelines CINAО 1992 [26]	131,0
Никель на сухое вещество / Nickel on dry matter			22,4
Ртуть на сухое вещество / Mercury on dry matter			1,90
Мышьяк на сухое вещество / Arsenic on dry matter	мг/кг mg/kg		0,5
ГХЦГ*-изомеры / HCH*- isomers		МУ сб. под ред. Клисенко М.А., 1983 г. [27] Guidelines by Klisenko M.A., (ed.), 1983 [27]	Не обн. Not detected
ДДТ** и его метаболиты / DDT** and its metabolites			Не обн. Not detected

* – ГХЦГ – гексахлорциклогексан, ** – ДДТ – 4, 4'-дихлордифенилтрихлорэтан

* – HCH – hexachlorocyclohexane, ** – DDT – 4, 4'-dichlorodiphenyltrichloroethane

Согласно техническим требованиям ГОСТ Р 54651-2011 [25] по токсикологическим показателям осадков сточных вод должен соответствовать указанным в ГОСТ нормам. На основании полученных нами данных можно заключить, что в осадке присутствуют тяжелые металлы, но их количество не превышает предельно допустимых концентраций, указанных в нормативной документации и ГОСТ Р 54651-2011. Результаты анализа (табл. 2) показали также, что ГХЦГ-изомеры, ДДТ и его метаболиты не обнаружены.

В результате проведенных токсикологических анализов с использованием двух тест объектов из различных систематических групп были получены данные свидетельствующие о том, что осадок сточных вод относится к IV классу опасности для окружающей среды.

На основании полученных данных о физико-химическом составе осадка сточных вод можно сделать следующий вывод: осадок сточных вод обладает высоким удобрительным потенциалом, поскольку содержит в своем составе основные элементы питания (азот, фосфор, калий), а также органическое вещество, которое является основным показателем плодородия почвы. Достигая оптимальной влажности (11%), осадок становится сыпучим, что дает возможность вносить его как в виде самостоятельного удобрения, так и в композиции с другими мелиорантами.

Данные о содержании тяжелых металлов в осадке сточных вод, а также проведенные токсикологические исследования показывают, что полученный в результате очистки и переработки осадок относится к I группе удобрений и может использоваться при возделывании ряда сельскохозяйственных культур.

Для подтверждения полученных нами данных реализованы полевые исследования по возделыванию семенного картофеля в условиях капельного орошения на светло-каштановых почвах и по возделыванию сафлора красильного в условиях отсутствия орошения на светло-каштановых почвах.

В первом опыте для апробации нетрадиционных удобрений-мелиорантов возделывали сою и семенной картофель в короткоротационном севообороте. Результаты исследований подробно описаны и представлены в работе [9]. Было получено комплексное органоминеральное удобрение на основе переработанного осадка сточных вод и природного мелиоранта – глауконитового песка (глауконит). Некоторые авторы считают, что глауконит оказывает значительное косвенное влияние на азотный и фосфорный режим почвы и обеспеченность растений этими элементами, активизируя биологические процессы минерализации органических веществ почвы, в том числе и гумуса [28].

В опытах апробировали глауконит Саратовского месторождения (ООО «ЭкоСорбент»), поскольку в Волгоградской области добыча глауконита на

сегодняшний день не организована, хотя и имеется месторождение. Химический состав глауконита представлен в таблице 3.

Таблица 3. Химический состав глауконита, %

Table 3. Chemical composition of glauconite, %

Наименование компонентов Component name	Показатели Parameters
SiO ₂	68,2
Al ₂ O ₃	14,8
Fe ₂ O ₃	3,5
MgO	1,8
K ₂ O	11,1

Анализ данных химического состава показывает, что основу глауконитов составляют кремнеземы SiO₂ (68,2%) и глиноземы Al₂O₃ (14,3%). Необходимо отметить, что современное земледелие нуждается в использовании нетрадиционных удобрений и нетрадиционных элементов питания в их составе, в частности, в кремнии и магнии.

Рассматривая технологические свойства глауконита, важно отметить, что он обладает адсорбционными свойствами, аккумулирует и удерживает влагу, стимулирует действие удобрений,

разуплотняет почву и способен сорбировать тяжелые металлы [27].

В качестве объекта исследования в первом опыте с нетрадиционными удобрениями-мелиорантами был выбран сорт семенного картофеля «Ароза». Опыты закладывали в условиях капельного орошения на светло-каштановых почвах. В качестве контроля выбраны участки без внесения удобрений, а также с внесением классических минеральных удобрений. Результаты возделывания семенного картофеля представлены в таблице 4.

Таблица 4. Урожайность семенного картофеля в зависимости от применения различных удобрений

Table 4. Seed potato crop yields depending on the use of various fertilizers

Варианты Experiment variants	Оросительная норма за сезон, м ³ /га Irrigation rate per season, m ³ /ha	Урожайность, т/га Crop yields, t/ha
Контроль (без удобрений) Control (without fertilizers)	2200	13,4
Контроль (минеральные удобрения N ₁₀₀ P ₄₀ K ₁₆₀) Control (mineral fertilizers N ₁₀₀ P ₄₀ K ₁₆₀)	2200	20,6
ОСВ+глауконит 20/2 Sewage sludge + glauconite 20/2	1900	23,9
ОСВ+глауконит 40/4 Sewage sludge + glauconite 40/4	1650	25,9
ОСВ+глауконит 60/6 Sewage sludge + glauconite 60/6	1450	30,6

Анализ данных показывает, что зафиксировано увеличение урожайности семенного картофеля (при снижении оросительной нормы!) сообразно увеличению дозы внесения осадка сточных вод и глауконита. Полученные данные доказывают, что нетрадиционные удобрения-мелиоранты обладают адсорбционными свойствами, аккумулируют и удерживают влагу в почве, а также обладают высокими удобрительными свойствами.

На контроле без внесения каких-либо удобрений при оросительной норме 2200 м³/га урожайность составила – 13,4 т/га. При внесении минеральных удобрений и той же оросительной норме урожайность увеличивалась до 20,6 т/га. Положительные результаты отмечены на участке, где вносили осадок сточных вод и глауконит в соотношении 20:2. Урожайность картофеля на данном варианте составила – 23,9 т/га, при этом экономия поливной воды составила – 13,6%. При внесении осадка сточных вод в соотношениях 40:4 и 60:6 были достигнуты наилучшие результаты. Урожайность на данных вариантах составила 25,9 и 30,6 т/га, при этом экономия поливной воды составила 25,0 и 34,1% соответственно вариантам.

Проведенные исследования по возделыванию семенного картофеля в засушливых условиях Волгоградской области свидетельствуют, что использование нетрадиционных удобрений-мелиорантов целесообразно наряду с использованием классических минеральных удобрений, так как позволяют увеличить урожайность, а также достигнуть экономии поливной воды.

Объектом исследований во втором опыте была техническая масличная культура – сафлор красильный сорт «Александрит» (рис. 1). Сафлор красильный (*Carthamus tinctorius* L.) относится к семейству астровые (лат. Asteraceae). Родиной является Египет, Индия. Сафлор может выращиваться как кормовая, декоративная, медоносная, масличная культура, может возделываться на зеленое удобрение для снижения засоренности посевов.

Опыты закладывали в условиях отсутствия орошения на светло-каштановых почвах. В данном опыте предусматривалось изучение влияния различных доз осадка сточных вод на водный режим почв и урожайность сафлора красильного.



Рисунок 1. Посевы сафлора красильного

Figure 1. Safflower crop

Известно, что в зонах с засушливым климатом определяющим звеном для формирования качественной продукции является искусственное орошение, которое зачастую способствует деградации земель и засолению почвы. Решение этой проблемы возможно при использовании агротехнических мероприятий, включающие, в том числе, разноглубинные обработки и мульчирование почвы мелиорантами.

Оценку запасов продуктивной влаги в слое 0–0,4 м проводили в активные фазы роста сафлора красильного по вариантам опыта. Анализ данных по оценке запасов продуктивной влаги приводится в среднем за 2016–2018 годы. В ходе проведения исследований было установлено, что внесение осадка сточных вод в дозах 5 и 10 т/га на фоне применения чизельной обработки позволило увеличить запасы влаги к моменту посева сафлора красильного до 82,1 и 88,5 мм. На участке без внесения осадка сточных вод с использованием чизельной обработки запасы влаги при посеве составили – 76,6 мм. Варианты применения классической отвальной обработки ПН-4-35 и дисковой БДТ-3 приводили к снижению запасов влаги, но тенденция положительного влияния от внесения осадка сточных вод в различных дозах сохранялась. На участке с применением отвальной обработки ПН-4-35 запасы продуктивной влаги при посеве сафлора красильного составили: 67,0 мм – вариант без внесения осадка сточных вод; 72,0 мм – доза внесения осадка сточных вод 5 т/га; 77,6 мм – доза внесения осадка сточных вод 10 т/га. Наименьшие запасы продуктивной влаги сформировались на варианте применения дисковой обработки БДТ-3 и составили при посеве сафлора красильного: 62,0 мм – вариант без внесения осадка сточных вод; 67,7 мм – доза внесения осадка сточных вод 5 т/га; 72,6 мм – доза внесения осадка сточных вод 10 т/га.

Значения суммарного водопотребления сафлора красильного представлены в виде графической зависимости и отражены на рисунке 2.

Важно отметить, что условия тепло- и влагообеспеченности вегетационного периода сафлора красильного в годы проведения исследований сложились неоднозначные, в основном из-за осадков. В связи с этим, значения суммарного водопотребления по годам сильно различаются.

Как отмечалось выше, наибольшие запасы влаги сформировались на варианте, где в качестве основной обработки почвы использовали чизельную обработку и вносили осадок сточных вод в дозах 5 и 10 т/га, в связи с чем, именно на этих вариантах отмечаются максимальные значения суммарного водопотребления сафлора красильного: 4279 м³/га в 2016 году, 3271 м³/га в 2017 году и 2140 м³/га в 2018 году. На контроле при использовании классической обработки ПН-4-35 значения эвапотранспирации сафлора красильного при дозах внесения осадка сточных вод от 0 до 10 т/га составили: от 3994 до 4155 м³/га в 2016 году; от 3096 до 3174 м³/га в 2017 году; от 2004 до 2052 м³/га в 2018 году. Наименьшее суммарное водопотребление сафлора красильного сложилось на варианте применения дисковой обработки БДТ-3 и составило: от 3939 до 4091 м³/га в 2016 году; от 3039 до 3136 м³/га в 2017 году; от 1973 до 2015 м³/га в 2018 году.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что на количество запасов продуктивной влаги в почве оказали влияние как способ основной обработки почвы и ее глубина, так и внесение в качестве удобрения-мелиоранта осадка сточных вод. Наилучшие результаты получены при применении глубокой чизельной обработки почвы и осадка сточных вод в различных дозировках. Это объясняется тем, что чизельное рыхление способствует накоплению почвенной влаги, разуплотнению почвы, свободному развитию корневой системы растений. В свою очередь осадок сточных вод подтверждает полученными данными свои адсорбционные свойства и способность удерживать почвенную влагу.

Результаты урожайности сафлора красильного представлены на рисунке 3.

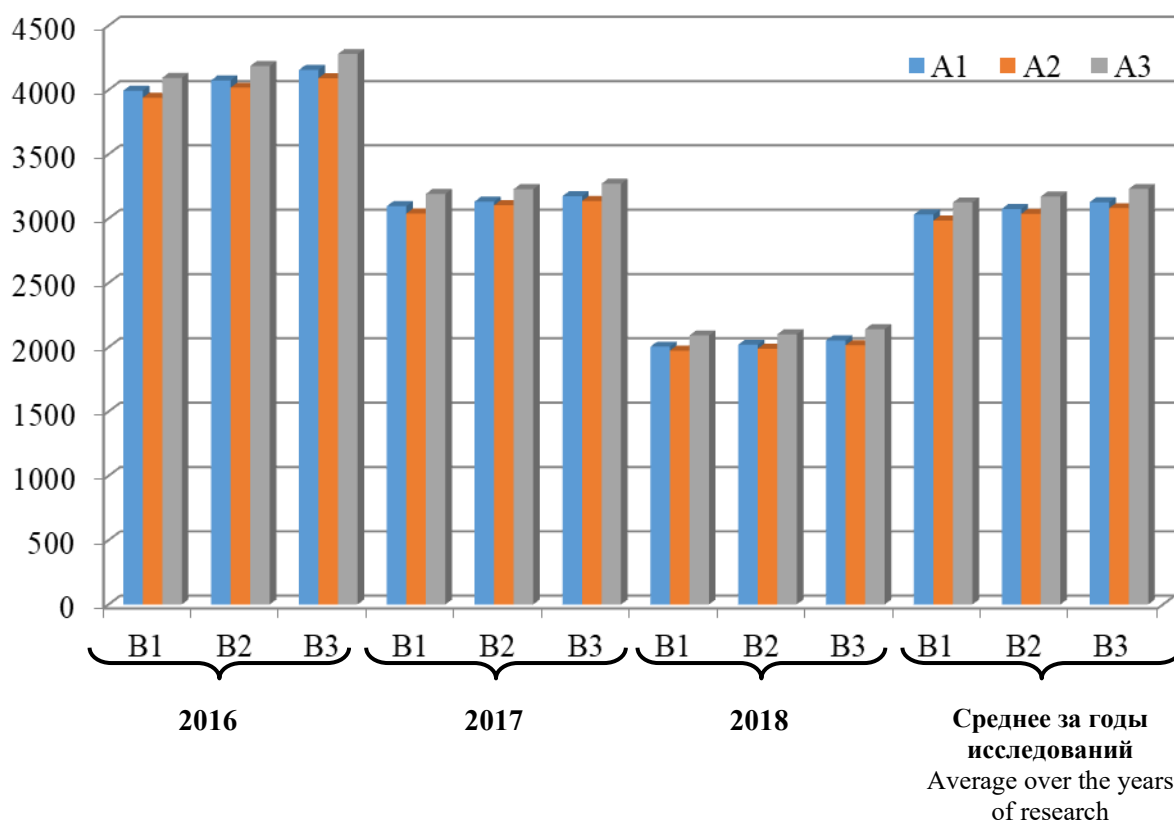


Рисунок 2. Суммарное водопотребление сафлора красильного, м³/га
Figure 2. Total water consumption of safflower, m³/ha

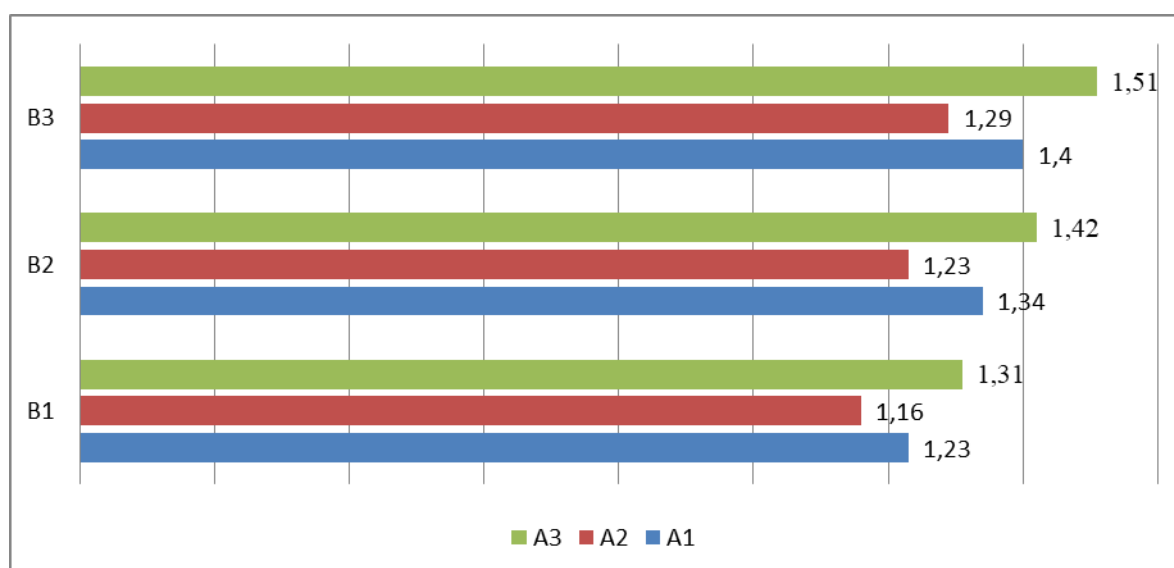


Рисунок 3. Урожайность сафлора красильного (2016-2018 гг.), т/га

Figure 3. Crop yields of safflower (2016-2018), t/ha

Примечание / Notes: HCP05 (A) = 0,008; HCP05 (B) = 0,008; HCP05 (AB) = 0,01 / LSD*05 (A) = 0,008; LSD05 (B) = 0,008; LSD05 (AB) = 0,01. LSD – least significant difference

Анализ полученных данных за годы исследований свидетельствует, что на варианте без внесения осадка сточных вод сформировалась самая низкая урожайность. При применении в качестве основной обработки почвы отвальной обработки ПН-4-35 урожай на данном варианте составил – 1,23 т/га; при применении дисковой обработки БДТ-3 – 1,16 т/га; при применении чизельной обработки Ранчо – 1,31 т/га. Внесение перед посевом сафлора удобрения в виде

осадка сточных вод в дозе 5 т/га позволило существенно увеличить урожайность до 1,34 т/га на делянках с отвальной обработкой ПН-4-35; до 1,23 т/га на варианте дисковой обработки БДТ-3; до 1,42 на варианте чизельной обработки рабочим органом Ранчо. Наилучшие результаты наблюдались при дозе внесения осадка сточных вод – 10 т/га. Урожайность на данном варианте составила: 1,4 т/га, 1,29 т/га, 1,51 т/га в

зависимости от выбранного способа основной обработки почвы.

Необходимо отметить, что на урожайность помимо внесения осадка сточных вод, оказали влияние различные способы основной обработки почвы. Наиболее благоприятные условия для формирования стабильного и качественного урожая сложились на вариантах, где применяли глубокую чизельную обработку почвы до 0,40 м, которая способствовала разуплотнению почвы, снижению засоренности посевов, накоплению влаги в почве, а при совместном действии с осадком сточных вод, внесенного в качестве удобрения-мелиоранта, позволило существенно увеличить урожайность сафлора красильного.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведения исследований было выявлено, что переработанный осадок сточных вод содержит в своем составе необходимые для роста и развития растений элементы питания, такие как азот (3,30%), фосфор (4,27%), калий (0,31%). Содержание органического вещества в осадке составило – 32%, что является оптимальным значением.

Содержание тяжелых металлов в исследуемых пробах осадка сточных вод не превышало предельно допустимых концентраций.

Был исследован химический состав глауконита Саратовского месторождения. Анализ данных показал, что основу глауконитов составляют нетрадиционные компоненты – кремнеземы SiO₂ (68,2%) и глиноземы Al₂O₃ (14,3%).

В ходе проведения опытов по выращиванию картофеля в условиях орошения на светло-каштановых почвах было установлено, что совместное действие удобрений-мелиорантов (осадок сточных вод + глауконит) позволило увеличить урожайность картофеля, что важно, при снижении оросительной нормы.

Анализ полученных данных по возделыванию сафлора красильного в условиях отсутствия орошения на светло-каштановых почвах показал, что внесение в качестве основного удобрения осадка сточных вод в различных дозировках способствовало увеличению продуктивной влаги в почве, как одного из главных факторов формирования высокой урожайности.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках государственного задания НИР ФНЦ агроэкологии РАН № FNFE-2022-0007 «Теория и принципы формирования адаптивных агролесомелиоративных комплексов сухостепной зоны юга РФ в контексте климатических изменений».

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out within the framework of State Assignment Research FNTs Agroecology RAS No. FNFE-2022-0007 "Theory and principles of the formation of adaptive agroforest reclamation complexes in the dry steppe zone of the south of the Russian Federation in the context of climate change."

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Воронов Ю.В., Яковлев С.В. Водоотведение и очистка сточных вод. Учебное пособие. Москва, 2006. 704 с.

2. Бушуев Н.Н., Шуравилин А.В. Влияние внесения осадков сточных вод на загрязнение тяжелыми металлами // Плодородие. 2014. N 4. С. 40-41.
3. Алексеев Ю.В. Тяжёлые металлы в почвах и растениях. Ленинград: Агропромиздат, 1987. 142 с.
4. Ahmed H.Kh., Fawy H.A., Abdel-Ha E.S. Study of sewage sludge use in agriculture and its effect on plant and soil // Agriculture and biology journal of North America. 2010. V. 1(5). P. 1044-1049. DOI: 10.5251/abjna.2010.1.5.1044.1049
5. Behbahani A., Mirbagheri S.A., Nouri J. Effects of sludge from wastewater treatment plants on heavy metals transport to soils and groundwater // Iranian Journal of Environmental Health Science & Engineering. 2010. V. 7 (5). P. 401-406.
6. Colón J., Alarcón M., Healy M., Namli A., Ponsá S., Sanin F.D., Taya C. Producing sludge for agricultural applications. London, 2017. P. 294-320. URL: <http://www.nuigalway.ie/media/gene/files/Colon-et-al-COST.pdf> (дата обращения: 10.06.2021)
7. Удалов Р.В., Максимюк Н.Н. Использование осадка сточных вод: опыт зарубежных стран и России // Главный агроном. 2007. N 2. С. 72-73.
8. Пындак В.И., Новиков А.Е., Межева А.С. Адсорбционные свойства удобрений на основе осадков сточных вод // Теоретические и прикладные проблемы агропромышленного комплекса. 2016. N 4 (29). С. 61-64.
9. Пындак В.И., Новиков А.Е., Межева А.С. Действие и последствие нетрадиционных удобрений-мелиорантов при орошении // Известия Нижневолжского агроуниверситетского комплекса: Наука и высшее профессиональное образование. 2016. N 3 (43). С. 196-202.
10. Ильинский А.В., Евсенкин К.Н., Нефедов А.В. Обоснование экологически безопасного использования осадков сточных вод канализационных очистных сооружений жилищно-коммунального хозяйства // Агροхимический вестник. 2020. N 1. С. 60-64. DOI: 10.24411/1029-2551-2020-10009
11. Рабинович Г.Ю., Подолян Е.А., Зинковская Т.С. Использование осадка сточных вод и режим органического вещества дерново-подзолистой почвы // Российская сельскохозяйственная наука. 2020. N 4. С. 37-41. DOI: 10.31857/S 2500262720040092
12. Мерзлая Г.Е. Экологическая оценка осадка сточных вод // Химия в сельском хозяйстве. 1995. N 4. С. 38-42.
13. ГОСТ Р 27979-88. Удобрения органические. Метод определения рН. М.: Издательство стандартов, 1989. 5 с.
14. ГОСТ Р 26713-85. Удобрения органические. Методы определения влаги и сухого остатка. Издательство стандартов, 1986. 3 с.
15. ГОСТ Р 27980-88. Удобрения органические. Методы определения органического вещества. М.: Издательство стандартов, 1989. 10 с.
16. ГОСТ Р 26715-85. Удобрения органические. Методы определения общего азота. М.: Издательство стандартов, 1986. 12 с.
17. ГОСТ Р 26716-85. Удобрения органические. Методы определения аммонийного азота. Издательство стандартов, 1986. 8 с.
18. ГОСТ Р 26717-85. Удобрения органические. Методы определения общего фосфора. Издательство стандартов, 1986. 6 с.
19. ГОСТ Р 26718-85. Удобрения органические. Методы определения общего калия. Издательство стандартов, 1986. 4 с.
20. ГОСТ Р 26714-85. Удобрения органические. Методы определения золы. Издательство стандартов, 1987. 2 с.
21. Novikov A., Poddubskiy A., Dugin E., et al. Wastewater treatment and disposal of individual residential buildings in agriculture // 18th International Scientific Conference «Engineering for Rural Development» (Jelgava, Latvia, May 22-24, 2019): Proceedings / Latvia University of Life Sciences and

- Technologies, Faculty of Engineering, Jelgava (Latvia), 2019. V. 18. P. 397-406. DOI: 10.22616/ERDev2019.18.N207
22. Пындак В.И. Агротехническая мелиорация земель в аридных условиях Нижнего Поволжья // Сельскохозяйственные машины и технологии. 2013. N 4. С. 15-17.
23. Mezhevova A.S. Wastewater silt sludge application in case of *Carthamus tinctorius* cultivation on light chestnut soils of the Volgograd region, Russia // South of Russia: ecology, development. 2020. V. 15. N. 3. P. 43-52. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-3-43-52
24. Межевова А.С. Использование осадков сточных вод при возделывании сельскохозяйственных культур // Научный журнал Российского НИИ мелиорации. 2021. N 2. С. 82-91. DOI: 10.31774/2222-1816-2021-11-2-82-91
25. ГОСТ 54651-2011. Удобрения органические на основе осадков сточных вод. Технические условия. М.: Стандартинформ, 2011. 17 с.
26. Кузнецов А.В., Фесун А.П., Самохвалов С.Г., Махонько Э.П. Методические указания по определению тяжелых металлов в почвах сельхозугодий и продукции растениеводства (издание 2-е, переработанное и дополненное). Москва: ЦИНАО, 1992. 61 с.
27. Клисенко М.А., Александрова Л.Г. Определение остаточных количеств пестицидов. Киев: Здоровья, 1983. 248 с.
28. Денисов Ю.Н., Зыбалов В.С. Агроэкологическая оценка почв и возможности использования глауконита и отходов производства для повышения плодородия почв Челябинской области // Агротехнический вестник. 2020. N 6. С. 7-11.
10. Ilyinsky A.V., Evsenkin K.N., Nefedov A.V. Substantiation of ecologically safe use of sewage sludge from sewage treatment facilities of housing and communal services. *Agrochemical Herald*, 2020, no. 1, pp. 60-64. (In Russian) DOI: 10.24411/1029-2551-2020-10009
11. Rabinovich G.Yu., Podolyan E.A., Zinkovskaya T.S. The use of sewage sludge and the regime of organic matter in sod-podzolic soil. *Russian Agricultural Sciences*, 2020, no. 4, pp. 37-41. (In Russian) DOI: 10.31857/S 2500262720040092
12. Merzlaya G.E. Environmental assessment of sewage sludge. *Khimiya v sel'skom khozyaistve* [Chemistry in agriculture]. 1995, no. 4, pp. 38-42. (In Russian)
13. GOST R 27979-88. *Udobreniya organicheskie. Metod opredeleniya pH* [GOST R 27979-88. Fertilizers are organic. pH determination method]. Moscow, Standards Publ., 1989, 5 p. (In Russian)
14. GOST R 26713-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya vlagi i sukhogo ostatka* [GOST R 26713-85. Fertilizers are organic. Methods for determining moisture and dry residue]. Moscow, Standards Publ., 1986, 3 p. (In Russian)
15. GOST R 27980-88. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya organicheskogo veshchestva* [GOST R 27980-88. Fertilizers are organic. Methods for determining organic matter]. Moscow, Standards Publ., 1989, 10 p.
16. GOST R 26715-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya obshchego azota* [GOST R 26715-85. Fertilizers are organic. Methods for determining total nitrogen]. Moscow, Standards Publ., 1986, 12 p.
17. GOST R 26716-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya ammoniynogo azota* [GOST R 26716-85. Fertilizers are organic. Methods for determination of ammonium nitrogen]. Moscow, Standards Publ., 1986, 8 p.
18. GOST R 26717-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya obshchego fosfora* [GOST R 26717-85. Fertilizers are organic. Methods for determining total phosphorus]. Moscow, Standards Publ., 1986, 6 p.
19. GOST R 26718-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya obshchego kaliya* [GOST R 26718-85. Fertilizers are organic. Methods for determining total potassium]. Moscow, Standards Publ., 1986, 4 p.
20. GOST R 26714-85. *Udobreniya organicheskie. Metody opredeleniya zoly* [GOST R 26714-85. Fertilizers are organic. Ash determination methods]. Moscow, Standards Publ., 1987, 2 p.
21. Novikov A., Poddubskiy A., Dugin E., et al. Wastewater treatment and disposal of individual residential buildings in agriculture. Proceedings of 18th International Scientific Conference "Engineering for Rural Development", Jelgava, Latvia, 22-24 May 2019. Latvia University of Life Sciences and Technologies, Faculty of Engineering, Jelgava (Latvia), 2019, vol. 18, pp. 397-406. DOI: 10.22616/ERDev2019.18.N207
22. Пындак В.И. Агротехническая мелиорация земель в аридных условиях Нижнего Поволжья // Сельскохозяйственные машины и технологии [Agricultural machines and technologies]. 2013, no. 4, pp. 15-17. (In Russian)
23. Mezhevova A.S. Wastewater silt sludge application in case of *Carthamus tinctorius* cultivation on light chestnut soils of the Volgograd region, Russia. *South of Russia: ecology, development*, 2020, vol. 15, no. 3, pp. 43-52. DOI: 10.18470/1992-1098-2020-3-43-52
24. Mezhevova A.S. The use of sewage sludge in the cultivation of crops. Scientific journal of russian scientific research institute of land improvement problems, 2021, no. 2, pp. 82-91. (In Russian) DOI: 10.31774/2222-1816-2021-11-2-82-91
25. GOST 54651-2011. *Udobreniya organicheskie na osnove osadkov stochnykh vod. Tekhnicheskie usloviya* [GOST 54651-2011. Organic fertilizers based on sewage sludge. Specifications]. Moscow, Standartinform Publ., 2011, 17 p. (In Russian)
26. Kuznecov A.V., Fesun A.P., Samohvalov S.G., Makhon'ko E.P. *Metodicheskie ukazaniya po opredeleniyu tyazhlykh metallov v pochvakh sel'khozugodii i produktsii rastenievodstva* [Guidelines

for the determination of heavy metals in agricultural soils and crop products]. Moscow, CINAО Publ., 1992, 61 p. (In Russian)
27. Klisenko M.A., Aleksandrova L.G. *Opreделение ostatochnykh kolichestv pestitsidov* [Determination of pesticide residues]. Kiev, Zdorov'ya Publ., 1983, 248 p. (In Russian)

28. Denisov Yu.N., Zybalov V.S. Agroecological assessment of soils and the possibility of using glauconite and industrial waste to improve soil fertility in the Chelyabinsk region. *Agrokhimicheskii vestnik* [Agrochemical Herald]. 2020, no. 6, pp. 7-11. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Алина С. Межевова собрала материал, обработала и проанализировала данные, провела обзор литературных источников, написала статью. Автор несет ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем. Александр И. Беляев систематизировал и анализировал полученные данные, откорректировал рукопись до подачи в редакцию.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Alina S. Mezhevova collected the material, processed and analysed the data, reviewed the literature, and wrote an article. The author is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions. Alexander I. Belyaev systematised and analysed the obtained data, and corrected the manuscript before submitting it to the Editor.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Алина С. Межевова / Alina S. Mezhevova <https://orcid.org/0000-0002-4579-7047>

Александр И. Беляев / Alexander I. Belyaev <https://orcid.org/0000-0001-8077-7052>

Оригинальная статья / Original article

УДК 657.471.1

DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-197-207

Современный зеленый курс России: проблемы и перспективы реализации

Назирхан Г. Гаджиев¹, Сергей А. Коноваленко², Михаил Н. Трофимов²,
Наталья В. Рожкова³, Арслан М. Сайпуллаев¹

¹Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

²Рязанский филиал Московского университета МВД России им. В.Я. Кикотя, Рязань, Россия

³Академия ФСИН России, Рязань, Россия

Контактное лицо

Михаил Н. Трофимов, кандидат экономических наук, старший преподаватель кафедры экономической безопасности, Рязанского филиала Московского университета МВД России имени В.Я. Кикотя; 390046 Россия, г. Рязань, ул. 1-я Красная, 18А.

Тел. +79308722287

Email fanat1k.fanat1k.fanat1k@yandex.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-7194-0468>

Формат цитирования

Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н., Рожкова Н.В., Сайпуллаев А.М. Современный зеленый курс России: проблемы и перспективы реализации // Юг России: экология, развитие. 2022. Т.17, N 3. С. 197-207. DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-197-207

Получена 20 июня 2022 г.

Прошла рецензирование 16 августа 2022 г.

Принята 20 августа 2022 г.

Резюме

Цель. Изучить влияние программы «Зеленого курса России» на развитие экономики страны, проанализировать основные проблемы и перспективы ее реализации на среднесрочную и долгосрочную перспективу.

Методы. Исследование проведено с использованием теоретического системного анализа, методов индукции, дедукции, сравнительно-описательного анализа, общенаучных методов экономического анализа.

Результаты. В настоящее время наиболее динамично развивающиеся страны мира осуществляют поиск путей обеспечения становления и развития зеленой экономики и сохранения существующего биоразнообразия в экосистемах. Проект «Зеленый курс России» – масштабная концепция развития страны до 2050 года с акцентом на декарбонизацию экономики и восстановление окружающей среды. Авторами была сделана попытка ответить на вопрос, какова перспектива реализации программы «Зеленый курс России» в стране. Реализация стратегических инициатив «Зеленого курса России», согласно исследованию, потребует серьезных как текущих, так и инвестиционных затрат. Авторами был сделан вывод о необходимости проведения комплекса организационных, нормотворческих, административных и управленческих мер со стороны государства и общества, направленных на структурную модернизацию всей социально-экономической системы страны.

Заключение. Необходимость реализации основных положений программы «Зеленый курс России» не вызывает сомнений, так как весь мир сталкивается с серьезными глобальными экологическими вызовами, способными уничтожить само человечество. Вместе с тем вопрос готовности структурной модернизации экономики России путем перехода к развитию чистой энергетики, повышения энергоэффективности, развития циклической экономики остается открытым и неопределенным.

Ключевые слова

Зеленый курс, экономика, программа, чистая энергетика.

The modern green course of Russia: problems and prospects of implementation

Nazirkhan G. Gadzhiev¹, Sergey A. Konovalenko², Mikhail N. Trofimov²,
Natalia V. Rozhkova³ and Arslan M. Saipullaev¹

¹Dagestan State University, Makhachkala, Russia

²Ryazan Branch, V.Ya. Kikot Moscow University of the Ministry of Internal Affairs of Russia, Ryazan, Russia

³Academy of the Federal Penitentiary Service of Russia, Ryazan, Russia

Principal contact

Mikhail N. Trofimov, PhD in Economics, Senior Lecturer, Department of Economic Security, Ryazan Branch, V. Ya. Kikot Moscow University of the Ministry of Internal Affairs of Russia; 1-ya Krasnaya St 18A, Ryazan, Russia 390046.
Tel. +79308722287
Email fanat1k.fanat1k.fanat1k@yandex.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-7194-0468>

How to cite this article

Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Rozhkova N.V., Saipullaev A.M. The modern green course of Russia: problems and prospects of implementation. *South of Russia: ecology, development*. 2022, vol. 17, no. 3, pp. 197-207. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-3-197-207

Received 20 June 2022

Revised 16 August 2022

Accepted 20 August 2022

Abstract

Aim. To study the impact of the Green Deal of Russia program on the development of the country's economy, to analyze the main problems and prospects for its implementation in the medium and long term.

Methods. The study was conducted using theoretical system analysis, induction, deduction, comparative-descriptive analysis, general scientific method of accounting.

Results. Currently, the most dynamically developing countries of the world are looking for ways to ensure the establishment and development of a green economy and the conservation of existing biodiversity in ecosystems. The Russian Green Deal project is a large-scale concept for the development of the country until 2050 with an emphasis on decarbonizing the economy and restoring the environment. The authors made an attempt to answer the question, what are the prospects for the implementation of the "Green Course of Russia" program in the country. The implementation of the strategic initiatives of the "Green Deal of Russia", according to the study, will require significant both current and investment costs. The authors concluded that it is necessary to carry out a set of organizational, rule-making, administrative and managerial measures on the part of the state and society aimed at structural modernization of the entire socio-economic system of the country.

Conclusion. The need to implement the main provisions of the "Green Deal for Russia" program is beyond doubt, as the whole world is facing serious global environmental challenges that can destroy humanity itself. At the same time, the issue of readiness for the structural modernization of the Russian economy through the transition to the development of clean energy, energy efficiency, and the development of a cyclical economy remains open and uncertain.

Key Words

Green course, economy, program, clean energy.

ВВЕДЕНИЕ

На сегодняшний день в России реализуется новый Зелёный курс, при разработке которого были учтены рекомендации как российских, так и иностранных отраслевых ассоциаций, представителей академического сектора и гражданского общества. Разработанный на основе рекомендаций документ содержит основные качественные и количественные цели, которые должны быть достигнуты как в среднесрочной, так и в долгосрочной перспективе [1].

Достижение поставленных целей Зелёного курса будет способствовать развитию климатической нейтральности:

- увеличение доли восстанавливаемых источников энергии (ВИЭ) в производстве электроэнергии до 20%, исключая крупные ГЭС (с установленной мощностью более 25 МВт), в логистической отрасли и секторе теплоэнергетики — до 10%, в том числе электрификация данных отраслей за счёт восстанавливаемых источников энергии и исключая традиционную биомассу, к 2030 году;
- наращивание доли восстанавливаемых источников энергии в энергетике до 100% в долгосрочной перспективе [2];
- сокращение энергоёмкости ВВП России на 40% к 2030 году по сравнению с 2007 годом;
- модернизация отраслей экономики России с целью уменьшения их энергоёмкости до среднемирового уровня к 2050 году; трансформация безболезненного перехода для экономики к углеродно-нейтральному производству металлов, цемента и бетона к 2050 году [3];
- постепенный перевод отраслей АПК к углеродно-нейтральной составляющей к 2050 году;
- сокращение выбросов парниковых газов до уровня, совместимого с предотвращением повышения средней глобальной температуры более чем на 1,5С к 2050 году, в том числе снижение производства и потребления продуктов животного происхождения на 50% к 2050 году [4];
- переход порядка 40% населения к устойчивому рациону питания в среднесрочной перспективе, ориентировочно к 2030 году (превышение растительных экологически чистых продуктов над продуктами животного происхождения) и 75% населения — к 2050 году;
- сокращение на 30% объемов образования ТБО на одного жителя государства по сравнению с объемами текущего года на среднесрочную перспективу (до 2030 года) и на 60% на долгосрочную перспективу к 2050 году;
- наращивание объемов переработки отходов к 2050 году на уровне не менее 80%;
- защита нетронутых диких лесов, переход к интенсивному лесному хозяйству на ранее освоенных землях;
- обеспечение сохранности лесов.

Для достижения перечисленных целей в Зелёном курсе России предложено значительное число мер, которые обеспечат переход страны от линейной экономики, ориентированной на экстенсивный рост и увеличение объёмов потребления, к циклической экономике, в основе которой будут лежать возобновляемые ресурсы, а также необходимые для их использования инновации и интеллектуальная деятельность. По мнению авторов программы, «Зелёный курс» России ориентирован на интенсификацию усилий в области противодействия

изменению климата и охраны окружающей среды, но при этом он представляет собой экономическую программу действий, которая также будет способствовать решению социальных проблем [5].

Так, развитие возобновляемой энергетики и внедрение принципов циклической экономики потребует создания целого ряда новых технологий и бизнес-моделей а в некоторых случаях появлению новых отраслей (например, эффективной переработки отходов), что приведёт к всплеску деловой активности, созданию новых высокотехнологичных компаний, развитию малого бизнеса.

Элементы «зеленой» экономики уже запущены многими российскими компаниями и даже отдельными регионами (например, Сахалинская область, Калининградская область и др.) [6].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Представим планируемые ключевые показатели программы «Зелёный курс России». В частности, к таким показателям относятся:

- доля ВИЭ в производстве электроэнергии в России (без учёта крупных ГЭС) должна вырасти до 20% к 2030 году и до 100% к 2050 году;
- объём образования твёрдых коммунальных отходов в расчёте на одного жителя с 2020 года по 2050 год должен сократиться в 2,5 раза [7].

К 2050 году на 50 млн га выбывших из использования земель сельскохозяйственного назначения в России необходимо выращивать до 300 млн м³ древесины в год, что позволит создать до 100 тысяч рабочих мест.

Следует осуществить переход от освоения оставшихся диких лесов к интенсивному лесному хозяйству, обеспечивающему повышение продуктивности всей отрасли растениеводства в АПК. Также необходимо обеспечить создание и развитие более эффективной системы мониторинга и противодействия лесным пожарам на всей территории России [8].

К 2050 году необходимо осуществить переход к углеродно-нейтральному производству металлов, цемента и бетона, а также к углеродно-нейтральному сельскому хозяйству [9].

Как минимум 40% населения должно перейти на устойчивые рационы питания (включающие переход к экологически чистым продуктам, ориентированным на растительное происхождение).

Вместе с тем данные показатели, по нашему мнению, являются труднореализуемыми и весьма амбициозными в силу отсутствия, прежде всего, экономической базы (финансовой составляющей) и инфраструктуры для реализации ключевых показателей программы. В связи с этим требуется проведение подробного анализа проблем и рисков реализации программы «Зелёный курс России».

Проблемы и риски реализации программы «Зелёный курс России»

В качестве основных проблем реализации программы в России авторы выделяют следующие:

- ограничение экономической активности и деловой активности в результате распространения пандемии коронавируса и обусловленное им сокращение глобального спроса на углеводороды;

- затяжное падение цен на энергетические ресурсы на мировых рынках;
- отсутствие законодательно закреплённого финансирования программы;
- отсутствие общепринятого механизма обязательного страхования экологической ответственности;
- отсутствие действенного механизма финансирования экологических программ на федеральном и региональных уровнях;
- отсутствие необходимой инфраструктуры для реализации экологических проектов в сфере транспорта, энергетики, сельского и лесного хозяйства;
- технологически сложный переход к модели развития зелёной водородной энергетики и прочих технологий Power-To-X [10];
- отсутствие заинтересованности среднего и крупного бизнеса в реализации «Зеленого курса России»;
- отсутствие должного уровня контроля (всех его видов) за эффективным использованием выделяемых средств, прежде всего в рамках государственных программ и национальных проектов в сфере экологической безопасности и сохранения экосистем;
- отсутствие необходимого уровня экологической культуры и экологического менталитета российского общества (нетерпимости к загрязнению окружающей среды и уничтожению биоразнообразия);
- отсутствие действующего экологического кодекса, обеспечивающего защиту интересов общества в части сохранения окружающей среды и обеспечивающего жесткие меры в отношении нарушителей экологического законодательства;
- отсутствие информационной поддержки на федеральном и региональном уровнях в части реализации «Зеленого курса России».

Нормативно-правовое регулирование реализации программы «Зелёный курс России»

При анализе нормативно-правового регулирования реализации программы «Зелёный курс России» учитываются основные положения действующего экологического законодательства, к которому следует отнести следующие базовые нормативные документы:

- климатическая доктрина Российской Федерации 2009 года;
- система национальных проектов, утверждённая указом Президента РФ от 7 мая 2018 года № 204 «О национальных целях и стратегических задачах развития Российской Федерации на период до 2024 года» и скорректированная указом Президента РФ от 21 июля 2020 года № 474 «О национальных целях развития Российской Федерации на период до 2030 года»;
- энергетическая стратегия Российской Федерации на период до 2035 года;
- государственная программа «Развитие энергетики»;
- комплексный план по повышению энергетической эффективности экономики России;
- проект Стратегии долгосрочного развития России с низким уровнем выбросов парниковых газов до 2050 года;
- указ Президента РФ от 4 ноября 2020 года № 666 «О сокращении выбросов парниковых газов».

Климатическая доктрина является концептуальной основой осуществления и проведения политики России в области климата. Доктрина акцентирует внимание на том, что изменение климата

является ключевой проблемой XXI века, и огромная часть страны подвержена существенным и опасным изменением климата. Доктрина предполагает направление государства на максимальное сокращение промышленных и бытовых отходов и парниковых газов и увеличение их абсорбции специальными средствами [11]. Для этого следует увеличить энергоэффективность, осуществлять переход к возобновляемым источникам энергии, применять меры финансовой государственной поддержки, стимулирующие снижение концентрации углекислого газа и вредных веществ.

Из 13 национальных проектов проблемам окружающей среды и экологической безопасности посвящен национальный проект «Экология». В проекте внимание акцентировано на вопросах повышения эффективности обращения с отходами производства и потребления, снижения уровня концентрации вредных веществ в крупных, средних и малых населенных пунктах, повышения качества и безопасности питьевой воды, сохранения биоразнообразия, воспроизводство лесных массивов, привития «экокультуры» в массовом сознании людей.

Все нормативно-правовые акты в основном нацелены на обеспечение постепенного снижения объемов загрязнения окружающей среды и достижение нормативных значений в части обеспечения экологической безопасности страны. Проблемным аспектом законодательства является недостаточная проработка механизма финансирования экологических проектов в регионах, сложность контроля за реализацией этапов программ и проектов, а также плохая проработка вопросов заинтересованности бизнеса в реализации экологически чистых технологий производства [12].

По мнению авторов, системность законодательству в части обеспечения экологической безопасности и охраны окружающей среды мог бы придать экологический кодекс России, который бы сформировал общепонятный механизм реализации стратегических инициатив в сфере экологии, обеспечил бы необходимый уровень правовой защиты экологическим систем, усилил бы контроль за исполнением положений экологического законодательства на федеральном и региональном уровнях.

Современное состояние «зелёных» сегментов и секторов экономики России

К зелёному сектору экономики России, прежде всего, следует отнести электроэнергетику, которая представлена возобновляемыми и невозобновляемыми источниками энергии.

К возобновляемым следует отнести производство электроэнергии за счёт солнца и ветра (табл. 1).

Другим зелёным сектором экономики является электрификация транспортного сектора. Темпы электрификации данного сегмента экономики практически остаются нулевыми, при этом государством практически не создаются предпосылки для его развития. Необходимо усилить работу в этом направлении (например, обязать включить в систему государственных закупок договора на приобретения электромобилей, обязать государственные учреждения приобретать определенный лимит данной категории транспортных средств). В 2020 году в России насчитывалось лишь 6,3 тысячи электромобилей

(0,014% всех автомобилей), из них более 90% были поддержанными. Всего в стране насчитывается около 400 зарядных станций, что составляет менее 0,05% от всех заправок в стране. При таком положении

инфраструктуры электрификации автотранспорта ожидать прорыва в данном сегменте транспортной отрасли невозможно даже в отдаленной перспективе.

Таблица 1. Удельный вес производства электроэнергии за счет солнца и ветра в разных странах мира в первом полугодии 2020 года

Table 1. The share of electricity production due to solar and wind in different countries of the world in the first half of 2020

Страна Country	Доля производства электроэнергии за счет солнца и ветра, % Share of electricity generation from solar and wind, %
Китай / China	10,0
Индия / India	10,0
Япония / Japan	10,0
Бразилия / Brazil	10,0
США / USA	12,0
Турция / Turkey	13,0
ЕС / EU	21,0
Германия / Germany	42,0
Великобритания / United Kingdom	33,0
Россия / Russia	0,2

Политика в области стимулирования развития ВИЭ в секторе отопления и охлаждения, как и в транспортном секторе, в России не проводится; отсутствует и достоверная статистика в этих сферах. Однако постепенно отмечается рост потребительского спроса на данное оборудование, это обусловлено экономической эффективностью данных технологий. В мире сектор отопления и охлаждения, и тем более транспортный сектор, отстают от электроэнергетики с точки зрения внедрения ВИЭ. Наличие таких разрывов в темпах внедрения ВИЭ бесспорно является сдерживающим фактором, по нашему мнению необходимо как можно быстрее разработать механизм увеличения объема чистых инвестиций в ВИЭ с применением опыта частно-государственного партнерства.

В конце 2019 года за счёт ВИЭ в мире производилось 27,3% всей электроэнергии с учётом ГЭС и 11,4% — без их учёта. В секторе отопления/охлаждения и в транспортном секторе доля ВИЭ составила соответственно 10,1% и 3,3% без учёта традиционной биомассы. Однако в ближайшее время распространение возобновляемых источников энергии в этих секторах получит ускорение благодаря их электрификации, а также в связи с развитием зелёного водорода как нового энергоносителя.

В мире возлагаются большие надежды на технологии Power-To-X, которые позволят конвертировать вырабатываемую за счёт ВИЭ электроэнергию в новые углеродно-нейтральные виды топлива. В отличие от электроэнергии, эти виды топлива можно будет потреблять не в момент производства, а в любое время, и они будут легко поддаваться транспортировке. Зелёный водород является одним из примеров Power-To-X. Ожидается, что данные технологии ускорят энергетический переход в отопительном и транспортном секторах.

Россия пока не предпринимает мер, направленных на развитие технологий Power-To-X. Так, к 2020 году ставилась цель увеличить удельный ВИЭ в производстве электроэнергии до 4,5%. Данная цель так и не была достигнута: по данным Росстата, в 2019 году значение показателя сохранилось на уровне 0,28%. Например, к 2020 году планировалось снизить

энергоёмкость российского ВВП на 40% в сравнении с уровнем 2007 года. По факту снижение составило лишь около 10%. Сегодня Россия не имеет никаких стратегических целей в области чистой энергетики и не планирует отказываться от угольной генерации, а также намерена наращивать добычу и экспорт угля как минимум до 2035 года, что не соответствует концепции зелёной экономики и сохраняет за Россией сырьевую зависимость.

Оценка влияния программы «Зелёный курс России» на устойчивость социально-экономического развития государства

Достижение целевых показателей программы, по нашему мнению, приведет к следующим системным макроэкономическим последствиям в среднесрочной перспективе:

- российские экспортные товары являются одними из самых углеродоёмких в мире. Переход к реализации программы приведет к существенному снижению конкурентоспособности российской нефтехимической, металлургической, сельскохозяйственной и прочей продукции, что может привести к падению ВВП страны в среднесрочной перспективе на 1,5%;
- значительный рост капиталовложений в электроэнергетику запустит цепную реакцию по увеличению уровня цен на основные потребительские товары, повысит общий уровень издержек производства в энергоёмких отраслях (нефтехимической, металлургической, сельскохозяйственной);
- реализация программы оказывает существенное давление на консолидированный бюджет РФ, общий объем расходов на реализацию курса в части государственного сектора экономики до 2025 года может составить до 33 млрд долл. или около 2,2% ВВП. Причем данные оценки существенно занижены;
- разнонаправленное изменение объема производства углеводородов в период до 2035 года. Общий уровень добычи нефти к 2035 году будет постоянным или уменьшится на 12%, общий уровень добычи газа вырастет на 18 – 38%, объёмы добычи угля возрастут с 10 до 52%, такое положение дел не

способствует переходу к зелёному курсу в энергетике [13].

Реализация стратегических инициатив «Зелёного курса» потребует серьезных как текущих, так и инвестиционных затрат. Так, примерный объем средств, необходимых для осуществления ключевых положений программы до 2050 года, может составить по самым скромным оценкам от 300 до 500 млрд. долл., что сопоставимо с годовым объемом ВВП страны. Такой объем средств будет сложно изыскать без реализации механизма национального экологического фонда, образованного по принципу фонда национального благосостояния. По нашему мнению, ключевыми источниками данного фонда должны стать:

- сверхдоходы от реализации на экспорт природных ресурсов;
- экологические сборы загрязнителей окружающей среды;
- спонсорские отчисления со стороны крупного и среднего бизнеса.

Не менее важным условием реализации программы должно стать введение обязательного экологического страхования хозяйственной деятельности предприятий всех форм собственности. Такая инициатива заложит прочную финансовую основу для реализации положений «Зелёного курса» [14].

Мероприятия, направленные на реализацию «Зелёного курса»

Условно все мероприятия по реализации программы можно разделить на следующие блоки:

- общие меры поддержки развития чистой энергетики;
- повышение энергоэффективности;
- меры, направленные на ВИЭ в секторе энергетики, транспортном секторе и в секторе отопления и охлаждения;
- общие меры по развитию циклической экономики в России;
- меры по развитию лесного хозяйства.

К общим мерам поддержки чистой энергетики относят:

- постепенный отказ от государственного финансирования ископаемых видов топлива и атомной энергетики и переориентация государственной поддержки на сферу ВИЭ;
 - постепенный отказ от механизма перекрестного субсидирования в электроэнергетике;
 - отказ от разработки новых месторождений угля, нефти и газа, углеводородного топлива;
 - принятие дорожной карты развития биоэнергетики;
 - принятие дорожной карты развития зелёной водородной энергетики и прочих технологий Power-To-X;
 - усиление мер контроля за использованием мазута и дизельного топлива, особенно в Арктических регионах, районах Севера, Сибири и Дальнего Востока.
- Повышение энергоэффективности в соответствии с программой предполагает:
- внедрение поквартирного учёта и оплаты тепловой энергии на основе счётчиков тепла;
 - возвращение требования об обязательном проведении энергоаудита по наиболее крупным инвестиционным проектам, с последующим переходом для всех проектов в рамках реализации «зеленого курса» страны;

– снижение расхода электроэнергии в городах через ограничение световой рекламы и повышение энергоэффективности освещения улиц и городской инфраструктуры;

– принятие и реализация комплексной программы сокращения потерь энергии в отраслях реального сектора экономики;

– популяризация экономии энергии среди населения и корпораций, а также стимулирование внедрения стандартов энергоменеджмента в организациях, включая международный стандарт ISO 50001.

Меры, направленные на ВИЭ в секторе энергетики, транспортном секторе и в секторе отопления и охлаждения, аккумулируются в следующих положениях:

– развитие конкуренции в секторе электроэнергетики (в частности, создание возможностей выбора поставщика электроэнергии для физических лиц);

– отказ от основных положений по локализации производства оборудования для ВИЭ, а также отказ от введения требований по экспорту оборудования для ВИЭ в рамках механизма Договора предоставления мощности (ДПМ) ВИЭ;

– переход к конкурсному отбору проектов на втором этапе реализации механизма поддержки ДПМ ВИЭ в 2025–2035 гг. на основе одноставочной цены, учитывающей капитальные и операционные затраты, стоимость капитала и коэффициент использования установленной мощности (КИУМ), а не только на основе капитальных затрат;

– запрет механизма ДПМ ВИЭ после 2035 года (и прочих нерыночных механизмов развития электроэнергетики);

– развитие ВИЭ на розничном рынке электроэнергии в регионах;

– разработка комплексного плана по оборудованию всех полигонов отходов установками для сбора свалочного газа и обеспечение его использования в энергетических целях, а также снижение (КИУМ) для электростанций, работающих на свалочном газе, с 65% до 50% [15];

– совершенствование системы поддержки местных маломасштабных инициатив в сфере ВИЭ (энергетических кооперативов, проектов микрогенерации, распределенных сетей с высокой долей ВИЭ) в интересах местных сообществ;

– внедрение ВИЭ в районах крайнего севера и малозаселенных территорий;

– утверждение минимальных цен на отпуск излишков электроэнергии в сеть.

Меры, направленные на ВИЭ в секторе энергетики, транспортном секторе и в секторе отопления и охлаждения, представлены следующими составляющими:

– развитие экологически чистой транспортной инфраструктуры;

– внедрение механизмов управления транспортным спросом от использования экологически грязного к экологически чистому транспорту;

– постепенное введение запрета на производство и продажу новых автомобилей и прочих транспортных средств с двигателями внутреннего сгорания на федеральном уровне не позже 2030 года, переход к активной эксплуатации электромобилей;

– принятие на федеральном уровне концепции приоритетного развития различных форм электромобильной и водородной мобильности, в том числе установление лимитов для автопроизводителей на выпуск электромобилей и водородных автомобилей и доведение их до 100% от всего производства автомобилей к 2030 году;

– внедрение поощряющих мер, в том числе налоговых преференций к потребителям электроавтомобилей;

– создание необходимой инфраструктуры и сети водородных и электрозаправочных;

– регламентация количества парковочных мест, которые должны быть оборудованы электрозарядными станциями;

– выдача зелёных государственных номеров электромобилем в целях стимулирования спроса на электротранспорт;

– разработка программ поддержки возобновляемых источников энергии в секторе отопления (охлаждения);

– внедрение требования установки оборудования ВИЭ (солнечных коллекторов, тепловых насосов, пеллетных котлов) для производства тепловой энергии в строящихся зданиях, модернизация старого фонда

отопительного оборудования с учетом требований зеленых технологий;

– применение инструментов поддержки инвестиционных проектов ВИЭ в секторе отопления/охлаждения;

– продвижение пилотных крупномасштабных проектов с использованием ВИЭ для промышленных нужд и стратегически важных производств [16].

Следует указать, что реализация «Зелёного курса» существенно расходится с принятой «Энергетической стратегией России до 2030 года», которая предполагает наращивание экологически вредных и неэффективных источников энергии. В соответствии с «Энергетической стратегией России до 2030 года» выделяется ряд прогнозных значений показателей по отраслям, которые должны быть достигнуты на трех этапах реализации стратегии с целью достижения экономической безопасности страны.

В таблице 2 представлены показатели реализации стратегии по направлениям энергетики.

Таблица 2. Показатели реализации энергетической стратегией РФ до 2030 года

Table 2. Indicators of the implementation of the energy strategy of the Russian Federation until 2030

Показатель Indicator	Значение показателя, год Indicator value, year		
	2018	2024	2030
Кадровая безопасность и социальная защита Personnel security and social protection			
Коэффициент использования рабочего времени, % Coefficient of use of working time, %	84	86	90
Охват численности работников основных видов деятельности в энергетике утвержденными профессиональными стандартами, % Coverage of the number of employees in the main types of activities in the energy sector by approved professional standards, %	50,0	75,0	100,0
Отношение затрат на обучение персонала к фонду заработной платы (в год), % The ratio of personnel training costs to the payroll fund (per year), %	0,4	0,7	1,0
Совершенствование государственного и корпоративного управления в отраслях ТЭК Improving state and corporate governance in industries fuel and energy complex			
Коэффициент налоговой нагрузки по видам деятельности в отраслях ТЭК Tax burden coefficient by type of activity in the fuel and energy sector	1,0	1,0	1,0
Темп роста инвестиций в основной капитал в ТЭК, % Growth rate of investments in fixed assets in the fuel and energy complex, %	100	135–140	180–200
Международные отношения в сфере энергетики International relations in the field of energy			
Доля стран АТР в объеме экспорта российских энергоресурсов The share of Asia-Pacific countries in the volume of exports of Russian energy resources	27	40	50

Основываясь на прогнозных значениях показателей, представленных в таблице 2, можно утверждать, что от того, с какими темпами будут доводиться данные показатели до предложенных нормативов, будет зависеть состояние экономической безопасности России в сфере энергетики.

Рассматривая прогнозные значения показателей кадрового потенциала и социальной защиты, стоит отметить, что на первом месте стоит увеличение коэффициента использования рабочего времени, выраженного в процентах. Действительно, рост данного показателя является немаловажным

направлением для обеспечения стабильности функционирования системы экономической безопасности в сфере энергетики. Ведь от него зависит определение фонда оплаты труда работников, выявление резервов рабочего времени, определение выполнения задания и ориентирование работников с сфере энергетики на принятие более напряженных планов. Опираясь на полученные значения данного показателя, можно сделать выводы об эффективности использования рабочего времени, выявить основные факторы, оказывающие влияние на снижение значений

показателя, а также предложить мероприятия, которые позволят достигнуть уровень, указанный в стратегии.

Охват численности работников профессиональными стандартами в энергетике должен быть доведен до стопроцентного значения. Стоит отметить, что наличие и обучение собственных кадров в соответствии с профессиональными стандартами обеспечит повышение ВВП России на прогнозируемый период, позволит разрабатывать новые научно-технические проекты, а также улучшить функционирование предприятий в сфере энергетике.

Следующим направлением является государственное и корпоративное управление в отраслях ТЭК. Основными показателями здесь выступают темп роста инвестиции в основной капитал в ТЭК, коэффициент налоговой нагрузки.

Анализируя прогнозное значение фискальной нагрузки по видам деятельности в отраслях ТЭК, можно отметить, что перед Россией стоит задача не допустить, чтобы данный показатель превышал единицу. Фискальная нагрузка подразумевает перед собой в первую очередь налоговую нагрузку на промышленные предприятия. Рациональная налоговая нагрузка позволит развивать деятельность в данной сфере, открывая новые промышленные предприятия, тем самым повышая доходность бюджета страны за счет поступления налогов от новых налогоплательщиков.

Темп роста инвестирования в основной капитал в ТЭК на перспективу должен увеличиться в два раза. Прогнозное значение данного показателя свидетельствует, что государство направлено на стремительное развитие данной сферы. Такие меры позволят обеспечить рост ВВП за счет разработки крупных нефтегазовых проектов, также это даст новые рабочие места и обеспечит доступность услуг, оказываемых ТЭК. Стимулирование данного направления однозначно окажет положительное влияние на экономическую безопасность страны в энергетической сфере. Международные отношения в сфере энергетике также являются одним из основных направлений в обеспечении стабильно функционирующей системы экономической безопасности страны в области энергетике, как в настоящем, так и в будущем. В качестве основного прогнозного показателя по данному направлению выступает доля стран АТР в общем объеме экспорта российских энергоресурсов. Данный показатель, как и все вышеперечисленные, по прогнозам экспертов должен стремиться к увеличению. Это тенденция объясняется тем, что обеспечение экономической безопасности в любой сфере деятельности страны невозможно без сильной внешнеэкономической политики и развитой системы внешней торговли. Увеличение данного показателя в перспективе позволит российским производителям и поставщикам энергоресурсов открыть новые рынки сбыта, а стране укрепить свои позиции, как в политической сфере, так и на мировом рынке [17].

Общие меры по развитию циклической экономики в России могут быть представлены следующими составляющими:

- запрет от ненужных и опасных для окружающей среды одноразовых товаров и упаковки;
- переход к углеродной нейтральности в промышленных секторах, которые в настоящий момент обеспечивают больше всего выбросов парниковых газов;

- введение единых стандартов и четкого определения зеленого металла;
 - применение в сельском хозяйстве основных способов снижения выбросов парниковых газов, к которым относятся: методы восстановительного или регенеративного земледелия, снижение объемов образования отходов и компостирование;
 - введение цены на углерод (углеродного налога);
 - интеграция принципов циклической экономики во все ключевые стратегические документы страны;
 - разработка и включение четких количественных требований по выбросам парниковых газов в том числе в рамках государственных закупок;
 - стимулирование удаленной работы физических лиц как новой нормы для офисных сотрудников;
 - разработка и принятие рамочного документа по реализации на территории России экономики замкнутого цикла по принципам «ноль отходов»;
 - внедрение позитивных экономических стимулов и нормативной поддержки принципов предотвращения образования отходов;
 - разработка фискальных мер и мер позитивного экономического стимулирования в отношении производителей, использующих вторичное сырье;
 - формулирование и реализация приоритетов по принципам «ноль отходов» при организации и проведении госзакупок;
 - реализация налоговой политики по принципу «загрязнитель и производитель отходов платит»;
 - реализация инициативы Президента РФ «плати столько, сколько загрязняешь», в соответствии с которой с производителей отходов взимается плата, исходя из фактического количества образованных отходов, и предоставляются стимулы для сокращения объема отходов;
 - разработка и внедрение на территории России стандартов срока службы товаров и их ремонтнопригодности с целью недопущения реализации запланированного старения на этапе производства товаров и для максимизации срока жизни товаров;
 - разработка мер по повышению ресурсоэффективности производимых продуктов;
 - внедрение обязанности производителей товаров и техники покрывать 100% затрат на переработку и вторичное использование материалов [18].
- Меры по развитию лесного хозяйства предполагают осуществление следующих мероприятий:
- восстановление и развитие системы подготовки профессиональных кадров в сфере экологической безопасности и лесного хозяйства;
 - осуществление финансовой поддержки молодых специалистов на селе и специалистов в сфере лесного хозяйства;
 - развитие интенсивного лесного и лесопаркового хозяйства в наиболее густонаселенных районах;
 - обеспечение эффективной охраны экологических систем и биологических ресурсов от пожаров;
 - развитие лесоводства на вырубках из использования сельхозземлях, которые не предполагается возвращать в сельскохозяйственный оборот;
 - интенсивное лесовыращивание в районах с подходящими для этого природными условиями;
 - формирование сети крупных поколений деревьев с целью сохранения климаторегулирующей роли лесов;
 - восстановление защитного лесоразведения. [19].

Дополнительно в качестве мер, направленных на реализацию «Зелёного курса», можно выделить:

- стимулирование перехода на устойчивые рационы питания;
- регулирование объёма образования отходов и выполнение принципов «ноль отходов» в области отходов потребления;
- развитие и поддержка повторного использования материалов;
- увеличение ответственности загрязнителей (введение 100%-го норматива утилизации на все виды товаров, тары и упаковки из полиэтилентерефталата (ПЭТ), полиэтилена (ПЭ), полипропилена (ПП), полистирола (ПС), прочих видов пластика и др.).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Уменьшение чистых выбросов парниковых газов до нуля даже в течение 30 лет до 2050 года является крайне амбициозной целью, особенно для России, которая до сих пор отстаёт в развитии зелёных технологий. Данная задача может быть решена через справедливую, инклюзивную и постепенную экономическую трансформацию, которая учитывает интересы всех и каждого в сфере экологии и экологических отношений. Меры перехода к новой модели развития «экологичной экономики» должны в максимальной степени исключать только прямые государственные расходы и должны быть сосредоточены на стимулировании частных инвестиций в зелёные секторы экономики, необходимо развитие механизма частно-государственного партнерства при реализации зеленого курса экономики.

Необходимо указать, что не одна из программ развития экологических отношений и экологической безопасности не может быть названа эффективной без осуществления должного уровня контроля за использованием выделяемых средств и прежде всего в рамках государственных программ и национальных проектов. В связи с этим важно разработать механизм контроля в части выполнения программных ориентиров зелёного курса.

Важно отметить, что реализация «Зелёного курса» — очень амбициозная и трудно реализуемая задача. Реализация стратегических инициатив «Зелёного курса» потребует серьезных текущих и инвестиционных затрат. Так, примерный объем средств, необходимых для осуществления ключевых положений программы, до 2050 года может составить, по самым скромным оценкам, от 300 до 500 млрд долл., что сопоставимо с годовым объемом ВВП страны. Такой объем средств будет сложно изыскать без реализации создания и запуска механизма национального экологического фонда, образованного по принципу фонда национального благосостояния. По нашему мнению, ключевыми источниками данного фонда должны стать:

- сверхдоходы от реализации на экспорт природных ресурсов;
- экологические сборы загрязнителей окружающей среды;
- спонсорские отчисления со стороны крупного и среднего бизнеса.

Не менее важным условием реализации программы должно стать введение обязательного экологического страхования хозяйственной

деятельности предприятий всех форм собственности. Такая инициатива даст возможность на основе принципа кассы взаимопомощи сформировать необходимый объем средств для покрытия текущего и дисконтированного экологического ущерба в будущем.

Вместе с тем реализация «Зелёного курса» — объективная реальность, требующая реализации комплекса организационных, нормотворческих, административных и управленческих мер со стороны государства и общества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

«Зелёный курс России» представляет собой концептуальную программу долгосрочного экологического развития России на период до 2050 года, соответствующую ключевым стратегическим глобальным стандартам и нормативам в сфере экологической безопасности. Главной задачей «Зелёного курса» является обеспечение нулевых чистых выбросов парниковых газов к 2050 году.

Реализация «Зелёного курса», по мнению авторов, во многом сталкивается со следующими проблемами:

- ограничение экономической активности вследствие падения глобального спроса на ископаемое топливо и распространение глобальной коронавирусной инфекции;
 - затяжное падение цен на энергетические ресурсы на мировых рынках;
 - отсутствие законодательно закреплённого финансирования программы;
 - отсутствие общепринятого механизма обязательного страхования экологической ответственности;
 - отсутствие необходимой инфраструктуры для реализации экологических проектов в сфере транспорта, энергетики, сельского и лесного хозяйства;
 - сложность внедрения в промышленный оборот технологий Power-To-X;
 - отсутствие заинтересованности среднего и крупного бизнеса в реализации «Зелёного курса»;
 - отсутствие должного уровня контроля в сфере экологической безопасности и сохранения экосистем;
 - несформированность необходимого уровня экологической культуры и экологического менталитета Российского общества;
 - отсутствие системообразующего экологического кодекса, обеспечивающего защиту интересов общества в части сохранения окружающей среды и обеспечивающий жесткие меры в отношении нарушителей экологического законодательства;
 - отсутствие необходимой информационной поддержки на федеральном и региональном уровнях в части реализации «Зелёного курса»;
- Вместе с тем комплекс мер, принятых программой «Зелёный курс», может быть классифицирован следующими составляющими:
- меры поддержки развития чистой энергетики;
 - меры повышения энергоэффективности;
 - меры направленные на ВИЭ в секторе энергетики, транспортном секторе и в секторе отопления и охлаждения;
 - меры по развитию циклической экономики в России;
 - меры по развитию лесного хозяйства.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Арзуманов И. 12 главных экологических итогов 2020. URL: <https://plus-one.ru/ecology/12-glavnyh-ekologicheskikh-itogov-2020> (дата обращения: 16.07.2021)
2. Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н., Гаджиев А.Н. Роль и значение экологической безопасности в системе обеспечения экономической безопасности государства // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. N 3. С. 200-214. DOI 10.18470/1992-1098-2021-3-200-214
3. Гаджиев А.А. Рецензия на монографию Гаджиева Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимова М.Н. Теоретические аспекты формирования и развития экологической экономики в России. Москва: ИНФРА-М, 2022. 169 с. // Юг России: экология, развитие. 2021. Т. 16. N 4. С. 236-241. DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-236-241
4. Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н. Угрозы в сфере обеспечения экономической безопасности государства. пути их нейтрализации // Вестник Дагестанского государственного университета. Серия 3: Общественные науки. 2022. Т. 37. N 1. С. 7-19. DOI: 10.21779/2500-1930-2022-37-1-7-19
5. Гаджиев Н.Г., Алкльчев А.М., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н., Корнилович Р.А. Нейтрализация современных угроз в сфере обеспечения экономической безопасности России // Экономическая безопасность. 2022. Т. 5. N 2. С. 433-456. DOI: 10.18334/ecsec.5.2.114812
6. Barbier E.B. Greening the Post-pandemic Recovery in the G20. // Environmental and Resource Economics. 2020. N 76. P. 685-703. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10640-020-00437-w> (дата обращения: 16.07.2021)
7. Новикова Е.В. Эколого-правовое регулирование на этапе развития зеленой экономики в России // Экологическое право. 2020. N 4. С. 9-16. DOI 10.18572/1812-3775-2020-4-9-16
8. International Renewable Energy Agency. Global landscape of renewable energy finance // IRENA, 2018. 44 p.
9. Kolesnichenko E.A., Kharchenko N.N., Harada G.I., Trofimov M.N. Methodical aspects of assessment of the level of economic security on the forest sector of the economy // International Journal of Economics and Business Administration. 2019. Vol. 7. N 51. P. 302-314.
10. Industrial Transformation 2050: Pathways to Net-Zero Emissions from EU Heavy Industry // Material Economics. 2019. URL: <https://www.climate-kic.org/wp-content/uploads/2019/04/Material-economicsIndustrial-Transformation-2050.pdf> (дата обращения: 16.07.2021)
11. Power-to-X solutions // IRENA. 2019. URL: https://irena.org/-/media/Files/IRENA/Agency/Topics/Innovation-and-Technology/IRENA_Landscape_Solution_11.pdf?la=en&hash=2BE79AC597ED18A96E5415942E0B93232F82FD85 (дата обращения: 16.07.2021)
12. Browne J.B., Lackner K.S., Villarreal D., Brennan S. Incentivizing a Carbon-Free Economy: A Method to Identify Free-Riders // Economic Policy. 2020. V. 15. N 2. P. 68-85. DOI 10.18288/1994-5124-2020-2-68-85
13. Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н., Рабаданов Р.М. Методологические аспекты бухгалтерского учета расходов на экологическую безопасность и восстановление окружающей среды // Юг России: экология, развитие. 2022. Т. 17. N 1. С. 162-173. DOI 10.18470/1992-1098-2022-1-162-173
14. Дудин М.Н., Лясников Н.В., Календжян С.О. "Зеленая экономика": практический вектор устойчивого развития России // Экономическая политика. 2017. Т. 12. N 2. С. 86-99. DOI 10.18288/1994-5124-2017-2-04
15. Гаджиев Н.Г., Коноваленко С.А., Трофимов М.Н. [и др.] "Экологическая экономика" - важнейшая часть идеологии Global Commons в обеспечении устойчивого социально-экономического развития общества // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14. N 4. С. 17-24. DOI 10.18470/1992-1098-2019-4-17-24
16. Туинова С.С. Нормативная база для стимулирования возобновляемых источников энергии // Север и рынок: формирование экономического порядка. 2014. N 3(40). С. 75-77.
17. Lund P., Mikkola J., Salpakari J., Lindgren J. Review of energy system flexibility measures to enable high levels of variable renewable electricity. // Renewable and Sustainable Energy Reviews. 2015. N 45. P. 785-807. DOI: 10.1016/j.rser.2015.01.057
18. Макаров А.А., Митрова Т.А. Стратегические перспективы развития энергетического комплекса России // Проблемы прогнозирования. 2018. N 5 (170). URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/strategicheskie-perspektivy-razvitiya-energeticheskogo-kompleksa-rossii> (дата обращения: 15.07.2021)
19. Зеленый курс России. URL <https://greenpeace.ru/> <https://greenpeace.ru/> (дата обращения: 08.04.2022)

REFERENCES

1. Arzumanov I. 12 glavnykh ekologicheskikh itogov 2020 [12 major environmental outcomes 2020]. (In Russian) Available at: <https://plus-one.ru/ecology/12-glavnyh-ekologicheskikh-itogov-2020> (accessed 16.07.2021)
2. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Gadzhiev A.N. The role and significance of environmental safety in the system of ensuring the state's economic security. *South of Russia: ecology, development*, 2021, vol. 16, no 3, pp. 200-214. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-3-200-214
3. Gadzhiev A.A. Review of the monograph Gadzhieva N.G., Konovalenko S.A., Trofimova M.N. Theoretical aspects of formation and development of ecological economy in Russia. Moscow: INFRA-M, 2022. 169 p. *South of Russia: ecology, development*, 2021, vol. 16, no. 4, pp. 236-241. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2021-4-236-241
4. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N. Threats in the field of ensuring the economic security of the state. ways of their neutralization. *Bulletin of the Dagestan State University. Series 3: Social Sciences*, 2022, vol. 37, no. 1, pp. 7-19. (In Russian) DOI: 10.21779/2500-1930-2022-37-1-7-19
5. Gadzhiev N.G., Alklychev A.M., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Kornilovich R.A. Neutralization of modern threats in the sphere of ensuring the economic security of Russia. *Economic security*, 2022, vol. 5, no. 2, pp. 433-456. (In Russian) DOI: 10.18334/ecsec.5.2.114812
6. Barbier E.B. Greening the Post-pandemic Recovery in the G20. *Environmental and Resource Economics*. 2020, no. 76, pp. 685-703. Available at: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10640-020-00437-w> (accessed 16.07.2021)
7. Novikova E.V. The environmental and legal regulation on the green economy development stage in Russia. *Environmental law*, 2020, no. 4, pp. 9-16. (In Russian) DOI: 10.18572/1812-3775-2020-4-9-16
8. International Renewable Energy Agency. Global landscape of renewable energy finance. IRENA, 2018, 44 p.
9. Kolesnichenko E.A., Kharchenko N.N., Harada G.I., Trofimov M.N. Methodical aspects of assessment of the level of economic security on the forest sector of the economy. *International Journal of Economics and Business Administration*. 2019, vol. 7, no. 51, pp. 302-314.
10. Industrial Transformation 2050: Pathways to Net-Zero Emissions from EU Heavy Industry. *Material Economics*. 2019. Available at: <https://www.climate-kic.org/wp-content/uploads/2019/04/Material-economicsIndustrial-Transformation-2050.pdf> (accessed 16.07.2021)
11. Power-to-X solutions. IRENA. 2019. Available at: https://irena.org/-/media/Files/IRENA/Agency/Topics/Innovation-and-Technology/IRENA_Landscape_Solution_11.pdf?la=en&hash=2BE79AC597ED18A96E5415942E0B93232F82FD85 (accessed 16.07.2021)

Technology/IRENA_Landscape_Solution_11.pdf?la=en&hash=2BE79AC597ED18A96E5415942E0B93232F82FD85 (accessed 16.07.2021)

12. Browne J.B., Lackner K.S., Villarreal D., Brennan S. Incentivizing a Carbon-Free Economy: A Method to Identify Free-Riders. *Economic Policy*, 2020, vol. 15, no. 2, pp. 68-85. DOI 10.18288/1994-5124-2020-2-68-85

13. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Rabadanov R.M. Methodological aspects of accounting of expenditures on environmental safety and environmental restoration. *South of Russia: ecology, development*, 2022, vol. 17, no. 1, pp. 162-173. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2022-1-162-173

14. Dudin M.N., Lyasnikov N.V., Kalendzhyan S.O. "Green economy": a practical vector of Russia's sustainable development. *Environmental policy*, 2017, vol. 12, no. 2, pp. 86-99. (In Russian) DOI: 10.18288/1994-5124-2017-2-04

15. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N. et al. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Kornilovich R.A., Akhmedova K.G. «Ecological Economy»: The Most Important Aspect of the Ideology of the Global Commons in Supporting Sustainable Socio-Economic Development. *South of*

Russia: ecology, development, 2019, vol. 14, no. 4, pp. 17-24. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2019-4-17-24

16. Tuinova S.S. Regulatory Framework to Incentivize Renewable Energy. Sever i rynek: formirovanie ekonomicheskogo poryadka [The North and the market: the formation of an economic order]. 2014, no. 3(40), pp. 75-77. (In Russian)

17. Lund P., Mikkola J., Salpakari J., Lindgren J. Review of energy system flexibility measures to enable high levels of variable renewable electricity. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 2015, no. 45, pp. 785-807. DOI: 10.1016/j.rser.2015.01.057

18. Makarov A.A., Mitrova T.A. [Strategic prospects for the development of the Russian energy complex]. *Problemy prognozirovaniya*, 2018, no. 5 (170). (In Russian) Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/strategicheskie-perspektivy-razvitiya-energeticheskogo-kompleksa-rossii> (accessed 15.07.2021)

19. *Zelenyi kurs Rossii* [Russia's Green Deal]. Available at: <https://greenpeace.ru/> <https://greenpeace.ru/> (accessed 08.04.2022)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Назирхан Г. Гаджиев рассмотрел действующие нормативное правовое реализации программы «Зеленый курс России». Сергей А. Коноваленко произвел перспективную оценка влияния программы зеленый курс на устойчивость социально-экономического развития государства. Сформулировал выводы и предложения по результатам исследования. Михаил Н. Трофимов проанализировал основные меры, направленные на реализацию «Зеленого курса». Наталья В. Рожкова проанализировала современное состояние «зеленых» сегментов и секторов экономики России. Арслан М. Сайпуллаев проанализировал проблемы и риски реализации программы «Зеленый курс России». Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи, и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Nazirkhan G. Gadzhiev reviewed the current regulatory legal framework for the implementation of the "Green Course of Russia" programme. Sergey A. Konovalenko made a promising assessment of the impact of the green course program on the sustainability of the socio-economic development of the state and formulated conclusions and suggestions based on the results of the study. Mikhail N. Trofimov analysed the main measures aimed at implementing the "Green Course of Russia" programme. Natalia V. Rozhkova analysed the current state of the "green" segments and sectors of the Russian economy. Arslan M. Saipullaev analysed the problems and risks of implementing the programme. "Green Course of Russia". All authors are equally participated in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Назирхан Г. Гаджиев / Nazirkhan G. Gadzhiev <https://orcid.org/0000-0002-6321-3543>

Сергей А. Коноваленко / Sergey A. Konovalenko <https://orcid.org/0000-0001-9696-942X>

Михаил Н. Трофимов / Mikhail N. Trofimov <https://orcid.org/0000-0002-7194-0468>

Наталья В. Рожкова / Natalia V. Rozhkova <https://orcid.org/0000-0001-7180-0118>

Арслан М. Сайпуллаев / Arslan M. Saipullaev <https://orcid.org/0000-0002-6636-8786>

С ПРАВИЛАМИ ДЛЯ АВТОРОВ НАУЧНОГО ЖУРНАЛА «ЮГ РОССИИ: ЭКОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ»
можете ознакомиться на сайте <http://ecodag.elpub.ru>

По всем интересующим Вас вопросам обращаться в редакцию журнала по контактам:
Гусейнова Надира Орджоникидзева, к.б.н., доцент, Email dagecolog@mail.ru
моб. тел. +79285375323
Иванушенко Юлия Юрьевна, магистр экологии, Email dagecolog@mail.ru

Адрес редакции: 367001, Россия, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21,
Институт экологии и устойчивого развития ДГУ, тел./факс: +7(8722) 56-21-40

Учредитель (соучредители) журнала:
ООО Издательский Дом «КАМЕРТОН»
ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет»

CONTACT INFORMATION: SCIENTIFIC JOURNAL "SOUTH RUSSIA: ECOLOGY, DEVELOPMENT"

If you have any questions, please contact the editorial office:

Nadira O. Guseynova, Candidate of Biological Sciences, Associate
Professor, Email dagecolog@mail.ru, tel. +79285375323
Yuliya Yu. Ivanushenko, master of ecology, Email dagecolog@mail.ru

Editorial address: 367001, Russia, Makhachkala, 21 Dakhadaeva st.
tel. / fax: +7 (8722) 56-21-40

Founders of journal:
The limited liability company Publishing House «Kamerton»
Dagestan State University

Издание зарегистрировано Министерством связи и массовых коммуникаций Российской Федерации.
Свидетельство о регистрации: серия ПИ № ФС77-77994 от 03.03.2020 г.
Подписные индексы в каталоге «Газеты и журналы» Агентства «Роспечать»:
36814 (полугодовой) и 81220 (годовой).

Перепечатка без разрешения редакции запрещена, ссылки на журнал при цитировании обязательны.
Оригинал-макет подготовлен в Институте экологии и устойчивого развития ДГУ.

Подписано в печать 10.10.2022.
Объем 26. Тираж 100. Заказ № 41.
Формат 70x90%. Печать офсетная.
Бумага офсетная № 1.
Тиражировано в типографии издательства ДГУ
г. Махачкала, ул. М. Ярагского, 59е