

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 19 № 4 2024

ISSN 1992-1098

e-ISSN 2413-0958

ЮГ РОССИИ:

ЭКОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ

Vol.19 no. 4 2024

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)

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

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

Волобуев С.В., Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук (Санкт-Петербург, Россия)

Гаджиев Н.Г., Дагестанский государственный университет (Махачкала, 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)

Лобковский Л.И., Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (Москва, Россия)

Магомедов М.Д., Прикаспийский институт биологических ресурсов, ДФИЦ 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)

Огуреева Г.Н., Московский государственный университет им. 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)

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

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

Sergey V. Volobuev, Komarov Botanical Institute, RAS (St. Petersburg, Russia)

Nazirkhan G. Gadzhiev, Dagestan State University (Makhachkala, Russia)

Zaidin M. Dzhambulatov, 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)

Leopold I. Lobkovskiy, Shirshov Institute of Oceanology of Russian Academy of Sciences (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)

БОТАНИКА

Мейсуро́ва А.Ф.

Влияние экологических факторов на содержание пигментов у эпифитных видов мхов в районе Кавказских Минеральных Вод (Ставропольский край).....6-18

Анатов Д.М.

Внутрипопуляционная изменчивость признаков плода *Prunus divaricata* Ledeb. в условиях Внутригорного Дагестана.....19-27**ВИРУСОЛОГИЯ**

Мошкин А.Д., Столбунова К.А., Мацвай А.Д., Охлопкова О.В.

Генетические мутации, ассоциированные с тяжелым течением респираторных заболеваний.....28-40

Щелканов М.Ю., Дунаева М.Н., Белик А.А., Гетке М.В., Потт А.Б., Чаленко И.С.,

Иунихина О.В., Домбровская И.Э., Панкратов Д.В.

Эпизоотическая вспышка гриппа А / H5N1 среди диких и сельскохозяйственных птиц в окрестностях Комсомольска-на-Амуре осенью 2022 г.41-56

Готфрид Л.Г., Павлова А.С., Купрюшкин М.С., Пышная И.А., Гашникова Н.М.

Противовирусная активность модифицированных олигонуклеотидов в лимфоидных клетках человека, инфицированных ВИЧ-1.....57-67

Рухлова Е.А., Онхонова Г.С., Косенко М.Н., Сулопаров И.М., Соболев И.А., Рыжиков А.Б.

In silico моделирование влияния мутации N294S на взаимодействие

нейраминидазы N8 вируса гриппа с занамивиром.....68-74

ЭНТОМОЛОГИЯ

Pashkova A.I., Molodtsov V.V., Storozhenko S.Yu., Baturina N.S., Popova K.V., Yefremova O.V., Sergeev M.G.

Disturbance patterns of the Baraba buzzing grasshopper *Angaracris barabensis* (Pallas) (Orthoptera: Acrididae).....75-89

Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Теймуров А.А., Гасангаджиева А.Г.

Новые и малоизвестные для фауны Дагестана виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae)

и других галлообразователей.....90-109

ЭКОЛОГИЯ

Ignateva D.A., Gorbunova T.Yu., Keita I., Alekseev Ya.I., Gorbunov R.V., Shvartsev A.A., Volkov A.A.,

Monakhova Yu.A., Tabunshchik V.A., Diakité S., Baldé A.M., Sow M.D., Diallo A.I.P.

Bacterial Composition of Soils in the Fatale River Basin (Guinea) during the Dry Season:

An Examination of its Relationship with Ecological Landscape Characteristics.....110-130

Мирумян Л.С., Оганесян В.С., Арутюнян Р.Г., Варданян М.В., Гаспарян А.С., Аванесян Л.Г., Шогерян С.А.,

Магомедова М.З., Магомедова П.Д., Рустамова Ж.А., Магомедова А.Ш., Арутюнова Л.Д.

Накопление тяжелых металлов в пищевых продуктах из прилегающих территорий

Алавердского медно-химического комбината.....131-136

Нековаль С.Н., Чернякович М.Н., Муравьев В.С., Чурикова А.К.

Первичный скрининг аборигенных бактерий-антагонистов в отношении личинок *Meloidogyne hapla*.....137-148

Куанова А.С., Ершова Т.С., Чаплыгин В.А., Зайцев В.Ф., Литвинова Н.В., Шабоянц Н.Г., Матвеева А.А.

Видовые особенности накопления химических элементов некоторыми видами

макрофитов дельты Волги.....149-153

Вагабова Ф.А., Мамалиева М.М., Раджабов Г.К., Алибегова А.Н., Солтанмурадова З.И.

Оценка изменчивости содержания фенольных соединений в наземных органах

природных образцов *Silybum marianum* (L.) Gaertn L.154-163**ГЕОЭКОЛОГИЯ**

Литовченко Д.А., Шешнищан С.С., Яковенко Н.В.

Динамика радиального прироста и углерододепонирующей способности сосновых насаждений

(*Pinus sylvestris* L.) под влиянием рекреационной нагрузки и климатических изменений

в условиях лесостепи.....164-177

Теймуров С.А., Казиев М.-Р.А., Багомаев А.А.

Региональные адаптационные меры по минимизации климатических рисков в сельском хозяйстве.....178-190

РЕКРЕАЦИОННАЯ ГЕОГРАФИЯ

Святоха Н.Ю., Чибилёв А.А., Грудинин Д.А.

Пространственная организация лечебно-оздоровительного туризма

в Российско-Казахстанском трансграничном регионе.....191-201

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Комкова Г.Н., Тогузаева Е.Н., Карамышева М.С.

Пропаганда экологических знаний как условие формирования экологической культуры.....202-210

КОНТАКТНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

211

BOTANY

Meysurova A.F.

The influence of environmental factors on the pigment content in epiphytic moss species in the Caucasian Mineral Waters Area (Stavropol Territory).....6-18

Anatov D.M.

Intrapopulation variability of fruit traits of *Prunus divaricata* Ledeb. in conditions of intramontane Dagestan, Russia.....19-27**VIROLOGY**

Moshkin A.D., Stolbunova K.A., Matsvay A.D., Ohlopkova O.V.

Genetic mutations associated with severe respiratory diseases.....28-40

Shchelkanov M.Yu., Dunaeva M.N., Belik A.A., Getke M.V., Pott A.B., Chalenko I.S.,

Iunikhina O.V., Dombrovskaya I.E., Pankratov D.V.

Epizootic outbreak of influenza A / H5N1 among wild and farm birds in the vicinity of Komsomolsk-on-Amur in the autumn of 2022.....41-56

Gotfrid L.G., Pavlova A.S., Kupryushkin M.S., Pyshnaya I.A., Gashnikova N.M.

Antiviral activity of modified oligonucleotides in human lymphoid cells infected with a strain of HIV-1.....57-67

Rukhlova E.A., Onkhonova G.S., Kosenko M.N., Susloparov I.M., Sobolev I.A., Ryzhikov A.B.

In silico modeling of N294S mutation effect on the interaction

of influenza virus N8 neuraminidase with zanamivir.....68-74

ENTOMOLOGY

Pashkova A.I., Molodtsov V.V., Storozhenko S.Yu., Baturina N.S., Popova K.V., Yefremova O.V., Sergeev M.G.

Distribution patterns of the Baraba buzzing grasshopper *Angaracris barabensis* (Pallas) (Orthoptera: Acrididae).....75-89

Fedotova Z.A., Nakhbasheva G.M., Mukhtarova G.M., Teymurov A.A., Gasangadzhieva A.G.

New and little-known species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) and other gall-formers in the fauna of Dagestan.....90-109

ECOLOGY

Ignateva D.A., Gorbunova T.Yu., Keita I., Alekseev Ya.I., Gorbunov R.V., Shvartsev A.A., Volkov A.A.,

Monakhova Yu.A., Tabunshchik V.A., Diakit   S., Bald   A.M., Sow M.D., Diallo A.I.P.

Bacterial Composition of Soils in the Fatale River Basin (Guinea) during the Dry Season:

An Examination of its Relationship with Ecological Landscape Characteristics.....110-130

Mirumyan L.S., Hovhannisyan V.S., Harutyunyan R.G., Vardanyan M.V., Gasparyan A.S., Avanesyan L.G.,

Shogheryan S.A., Magomedova M.Z., Magomedova P.D., Rustamova J.A., Magomedova A.Sh., Harutyunova L.D.

Accumulation of heavy metals in food products from territories adjacent

to the Alaverdi copper-chemical combine, Armenia.....131-136

Nekoval S.N., Chernyakovich M.N., Muraviev V.S., Churikova A.K.

Primary screening of indigenous antagonist bacteria against *Meloidogyne hapla* larvae.....137-148

Kuanova A.S., Ershova T.S., Chaplygin V.A., Zaitsev V.F., Litvinova N.V., Shaboyants N.G., Matveeva A.A.

Specific features of accumulation of chemical elements by some types of macrophytes of the Volga Delta.....149-153

Vagabova F.A., Mamaliev M.M., Radzhabov G.K., Alibegova A.N., Soltanmuradova Z.I.

Assessment of variability in the content of phenolic compounds in above-ground organs

of natural samples of *Silybum marianum* (L.) Gaertn L.154-163**GEOECOLOGY**

Litovchenko D.A., Sheshnitsan S.S., Yakovenko N.V.

Dynamics of radial increment and carbon sequestration of pine forests (*Pinus sylvestris* L.)

affected by recreational stress and climate change in the forest steppe, Voronezh region, Russia.....164-177

Teymurov S.A., Kaziev M.-R.A., Bagomaev A.A.

Regional adaptation measures to minimise climate risks in agriculture.....178-190

RECREATIONAL GEOGRAPHY

Svyatokha N.Yu., Chibilev A.A., Grudin D.A.

Spatial organization of medical and health tourism in the Russia-Kazakhstan tranboundary region.....191-201

GENERAL PROBLEMS

Komkova G.N., Toguzaeva E.N., Karamysheva M.S.

Promotion of environmental knowledge as a condition for the formation of ecological culture.....202-210

CONTACT INFORMATION

.....211

Оригинальная статья / Original article
УДК 574.24+582.32+58.01/.07
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-1



Влияние экологических факторов на содержание пигментов у эпифитных видов мхов в районе Кавказских Минеральных Вод (Ставропольский край)

Александра Ф. Мейсунова

Тверской государственный университет, Тверь, Россия

Контактное лицо

Александра Ф. Мейсунова, доктор биологических наук, доцент, заведующая кафедрой ботаники, Тверской государственный университет; 170100 Россия, г. Тверь, ул. Желябова, 33. Тел. +74822320680
Email alexandrauraz@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3885-375X>

Формат цитирования

Мейсунова А.Ф. Влияние экологических факторов на содержание пигментов у эпифитных видов мхов в районе Кавказских Минеральных Вод (Ставропольский край) // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 6-18. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-1

Получена 15 февраля 2024 г.

Прошла рецензирование 30 апреля 2024 г.

Принята 15 мая 2024 г.

Резюме

Цель – оценка воздействия экологических факторов на содержание пигментов в мхах, собранных в районе Кавказских Минеральных Вод. Материалом послужили эпифитные виды (*Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor), *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr.), собранные в двух горных локациях – гора Железная, гора Бештау. Пигментный анализ проведен в лаборатории ЦКП Тверского госуниверситета по общепринятым методикам в 2023 г.

Изменения спектра света в условиях высокогорья приводит к росту общего содержания пигментов за счет увеличения Хл_b, эффективно поглощающего коротковолновые синие лучи, и одновременному снижению Хл_a. Горизонтальный градиент изменения концентрации пигментов у мхов зависит от экспозиции склонов, их крутизны, типа растительности и других биотопических условий.

Исследование выявило уникальные реакции мхов на местные экологические факторы, что делает их потенциально ценными биомаркерами экологических изменений.

Ключевые слова

Anomodon viticulosus, *Leucodon sciuroides*, эпифитные мхи, пигменты, экологические факторы, гора Железная, гора Бештау, Кавказские Минеральные Воды.

The influence of environmental factors on the pigment content in epiphytic moss species in the Caucasian Mineral Waters Area (Stavropol Territory)

Alexandra F. Meysurova

Tver State University, Tver, Russia

Principal contact

Alexandra F. Meysurova, PhD in Biological Sciences, Associate Professor, Head, Department of Botany, Tver State University;

33 Zhelyabova St., Tver, Russia 170100.

Tel. +74822320680

Email alexandrauraz@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3885-375X>

How to cite this article

Meysurova A.F. The influence of environmental factors on the pigment content in epiphytic moss species in the Caucasian Mineral Waters Area (Stavropol Territory). *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):6-18. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-1

Received 15 February 2024

Revised 30 April 2024

Accepted 15 May 2024

Abstract

Aim. The impact assessment of ecological factors on the pigment content in mosses collected in the Caucasian Mineral Waters Area.

The material studied consisted of epiphytic mosses (*Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor), *Leucodon sciuroides* (Hedw.) Schwägr.) collected from two mountainous locations – Mount Zheleznaya and Mount Beshtau. The pigment analysis was conducted at the laboratory of the Shared Facility Centre of Tver State University using generally accepted methodology in 2023.

Changes in the light spectrum in high mountain conditions lead to an increase in the total pigment content due to the increase in Chl b, which effectively absorbs short-wave intense rays and a simultaneous decrease in Chl a. The horizontal gradient of pigment concentration variation in mosses depends on the exposure of slopes, their steepness, plant type and other biotopic conditions.

The study revealed the unique responses of mosses to local ecological factors, making them potentially valuable biomarkers of ecological changes.

Key Words

Anomodon viticulosus, *Leucodon sciuroides*, epiphytic mosses, pigments, environmental factors, Mountain Zhelezny, Mountain Beshtau, Caucasian Mineral Waters Area.

ВВЕДЕНИЕ

Эпифитные мхи являются важными биологическими индикаторами качества окружающей среды. Они чутко реагируют на изменения в экосистемах, в том числе подверженных воздействию антропогенных факторов [1–5]. Однако особый интерес представляют исследования, которые посвящены изучению мхов в их естественной среде, так как позволяют понять, как различные экологические факторы влияют на них. Эти сведения имеют важное значение для понимания стратегий адаптации мхов к условиям окружающей среды, необходимы для разработки стратегий по их сохранению и охране.

Существенный интерес представляют исследования влияния экологических факторов на эпифитные мхи в гористых местностях, поскольку именно здесь более ярко проявляются экологические особенности. Известно, что гористая местность характеризуется значительными изменениями экологических условий на небольшой территории, такими как влажность, температура, освещение и прочее [6]. В этой связи, удобной модельной территорией для проведения подобных исследований могут быть особо-охраняемые природные территории (ООПТ) Кавказских Минеральных Вод в Ставропольском крае. Например, памятники природы (ПП) краевого значения «Гора Железная» (гора Железная) и «Гора Бештау» (гора Бештау), которые входят, как и другие охраняемые территории (ПП «Гора Развалка», «Гора Змейка», «Гора Медовая» и т.д.) в состав крупной ООПТ – государственного природного заказника краевого значения «Бештаугорский» [7–10]. На склонах этих горных массивов, известных как лакколиты или лакколитовые горы, располагаются обширные облесенные участки с богатой растительностью, которая в том числе является местом обитания эпифитных видов мхов [11–13].

Для изучения влияния экологических факторов на данных территориях целесообразно использовать эпифитные виды мхов – *Anomodon viticulosus* (Hedw.) Hook. & Taylor) и *Leucodon sciurioides* (Hedw.) Schwägr.). Эти виды широко распространены здесь [10; 14], в то время как во многих других регионах Российской

Федерации они включены в списки редких и исчезающих видов [15–17]. При оценке влияния экологических факторов на эпифитные мхи информативными являются данные об изменениях в их пигментном составе [18–19]. Известно, что изменения в пигментном составе у эпифитных мхов могут указывать на экологические стрессы, такие как недостаток света, избыточное воздействие ультрафиолетового излучения, изменение влажности или недостаток питательных веществ, представляя информацию об изменении биологических процессов системы под воздействием указанных факторов.

Цель настоящей работы – оценка воздействия экологических факторов на содержание пигментов у двух эпифитных видов мхов (*A. viticulosus* и *L. sciurioides*), произрастающих на территориях двух ООПТ Кавказских Минеральных вод в Ставропольском крае. Для достижения цели, поставили следующие задачи: 1) определить сеть пунктов отбора (ПО) образцов двух эпифитных видов мхов в пределах ПП «Гора Железная» и ПП «Гора Бештау»; 2) провести пигментный анализ собранного материала; 3) оценить изменчивость содержания пигментов у двух эпифитных видов мхов в различных местах сбора; 4) определить экологические факторы, которые могут влиять на содержание пигментов у обоих видов мхов; 5) сравнить изменения в пигментном составе у двух видов мхов и оценить их потенциальные индикаторные возможности в отношении экологических изменений на данной территории.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили образцы двух эпифитных видов мхов – *A. viticulosus* и *L. sciurioides*. Местом сбора образцов служили территории ПП «Гора Железная» (851 м) и ПП «Гора Бештау» (1400 м). При определении сети пунктов отбора (ПО) материала (*A. viticulosus*, *L. sciurioides*) были учтены результаты предварительных исследований, которые показали, что тенелюбивый вид *A. viticulosus* не встречается ниже отметки 600 м в исследуемом районе [20]. В этой связи, все ПО материала для исследования были размещены на высоте 600 м и выше (табл. 1).

Таблица 1. Краткая характеристика пунктов отбора (ПО) образцов *A. viticulosus* и *L. sciurioides*, собранных в пределах горы Бештау и горы Железная

Table 1. Brief description of the sampling points (SP) of mosses *A. viticulosus* and *L. sciurioides* collected on Mount Beshtau and Mount Zhelezny

№ ПО № SP	Координаты Coordinates	Описание Description	Субстрат Substrat	Высота, м Height, m	Экспозиция склона Exposition of the slope
ПП «Гора Бештау» / Mount Beshtau					
1	44.123448, 43.027943	≈1,1 км от ж/д вокзала в г. Железноводск, подъем по дороге «Трахит» в направлении вершины Большой Тау, широколиственный лес, доминирует граб, бук Approximately 1.1 km from the railway station in the city of Zheleznovodsk, uphill along the “Trachit” road towards the summit of Bolshoi Tau, where there is a broad-leaf forest with many beech and hornbeam trees	<i>Fraxinus excelsior</i>	698	C N

2	44.113363, 43.026432	≈2,01 км на пересечении 2-х дорог – подъем на вершину Большой Тау и кольцевой, широколиственный лес, доминирует граб, бук Approximately 2.01 km at the intersection of two roads - the ascent to the summit of Bolshoi Tau and the circular road, where there is a broad-leaf forest with a huge number of beech and hornbeam trees	<i>Fagus orientalis</i>	774	C N
3	44.107372, 43.034143	≈2,8 км по кольцевой дороге в направлении движения часовой стрелки, широколиственный лес, встречаются дуб, клен, ясень, бук, граб Approximately 2.8 km along the circular road in a clockwise direction, where there is a broad-leaf forest with oak, maple, ash, beech and hornbeam trees	<i>Fagus orientalis</i>	842	C-B N-E
4	44.101393, 43.039262	≈3,9 км по кольцевой дороге, широколиственный лес, встречаются дуб, клен, ясень, бук, граб, липа Approximately 3.9 km along the circular road through a broad-leaf forest with oak, maple, ash, beech, hornbeam and lime trees	<i>Acer platanoides</i>	842	B E
5	44.092972, 43.046193	≈5,8 км по кольцевой дороге, широколиственный лес, встречаются клен, ясень, липа Approximately 5.8 km along the circular road through a broad-leaf forest, where there are maple, ash and lime trees	<i>Fraxinus excelsior</i>	846	Ю-B S-E
6	44.080963, 43.021764	≈9,3 км по кольцевой дороге, лесные сообщества более разряженные, встречаются преимущественно низкорослые деревья и кустарники (ясень, можжевельник, береза, дуб, лещина, акация), доминирует травянистая степная растительность Approximately 9.3 km along the circular road, where the forest communities are less dense, consisting of low trees and shrubs such as ash, juniper, birch, oak, hazel and acacia, with the predominance of herbaceous steppe vegetation	<i>Fraxinus excelsior</i>	848	Ю S
7	44.092552, 43.008805	≈11,1 км по кольцевой дороге, рядом Второ-Афонский Успенский мужской монастырь, лесные сообщества разряженные, встречаются ясень, клен, рябина, кизил, бузина, лещина, можжевельник, доминирует травянистая степная растительность Approximately 11.1 km along the circular road near the Second Athos Assumption Monastery, where forest communities are less dense, consisting of ash, maple, rowan, cornel, elderberry, hazel, juniper, with the predominance of herbaceous steppe vegetation	<i>Acer platanoides</i>	815	Ю-3 S-W
8	44.110348, 43.009958	≈13,3 км по кольцевой дороге, травянистые растения вытеснены деревьями, встречаются дуб, бук, ясень, граб Approximately 13.3 km along the circular road, where herbaceous plants are displaced by trees, including oak, beech, ash and hornbeam	<i>Quercus robur</i>	843	C-3 N-W

ПП «Гора Железная» / Mount Zhelezny

9	44.138030, 43.034428	0,2 км от начала терренкура 1, рядом каменная плита «Бородино», в смешанном лесу преобладают лиственные породы 0.2 km from the beginning of "Terrunkur 1", near the "Borodino" stone slab, where deciduous species prevail in a mixed forest	<i>Fraxinus excelsior</i>	648	Ю-B S-E
10	44.139263, 43.036139	0,4 км от начала терренкура 1, рядом каменная плита «Маскарад», в смешанном лесу преобладают лиственные породы 0.4 km from the beginning of "Terrunkur 1", near the "Masquerade" stone slab, where deciduous species prevail in a mixed forest	<i>Acer platanoides</i>	643	B E
11	44.140850, 43.036236	0,6 км м от начала терренкура 1, рядом каменная плита «Мцыри», смешанный лес 0.6 km from the beginning of "Terrunkur 1", near the "Mtsyri" stone slab in a mixed forest	<i>Acer platanoides</i>	648	C-B N-E
12	44.142422, 43.034764	≈0,9 км от начала терренкура 1, в смешанном лесу встречаются хвойные породы Approximately 0.9 km from the beginning of "Terrunkur 1", where coniferous species are found in a mixed forest	<i>Fraxinus excelsior</i>	647	C-B N-E
13	44.143429, 43.030816	≈1,3 км от начала терренкура 1, рядом деревянная скульптура «Дед»; в смешанном лесу преобладают хвойные породы Approximately 1.3 km from the beginning of "Terrunkur 1", the "Grandfather" wooden sculpture, where coniferous species prevail in a mixed forest	<i>Acer platanoides</i>	636	C N
14	44.142638, 43.028457	≈1,7 км от начала терренкура 1, в смешанном лесу встречаются хвойные породы Approximately 1.7 km from the beginning of "Terrunkur 1", where coniferous species are found in a mixed forest	<i>Quercus robur</i>	640	C-3 N-W
15	44.141459, 43.025661	≈2 км от начала терренкура 1, в смешанном лесу преобладают лиственные породы Approximately 2 km from the beginning of "Terrunkur 1", where deciduous species prevail in a mixed forest	<i>Fraxinus excelsior</i>	640	C-3 N-W
16	44.140371, 43.024881	≈2,2 км от начала терренкура 1, рядом смотровая площадка, в смешанном лесу преобладают лиственные породы Approximately 2.2 km from the beginning of "Terrunkur 1", where there is an observation deck near which deciduous species prevail in a mixed forest	<i>Acer platanoides</i>	644	3 W

В ПП «Гора Бештау» сеть ПО материала включала 2 участка, отличающиеся по высоте и протяженности: первый – крутой и извилистый подъем длиной 2 км на гору Бештау со стороны г. Железноводска на высоте 700–800 м (ПО 1–2); второй – кольцевая дорога вокруг горы Бештау, по периметру длиной 13,8 км, на высоте 815–850 м (ПО 3–8) (рис. 1). В месте расположения ПО 1–8 отмечена типичная для умеренного климата Кавказских гор растительность, встречаются смешанные и лиственные леса, с такими древесными породами, как дуб черешчатый *Quercus robur* L., бук восточный

Fagus orientalis Lipsky, граб обыкновенный *Carpinus betulus* L., ясень обыкновенный *Fraxinus excelsior* L., липа европейская *Tilia europaea* L., клен остролистный *Acer platanoides* L. [13]. В зависимости от экспозиции склона, растительность вокруг горы меняется: на южных и юго-западных склонах, где больше солнечного света и тепла отмечена более сухая и теплолюбивая растительность; на северных и восточных склонах – более влажная и тенистая растительность, включая лиственные деревья, а также мхи [21].

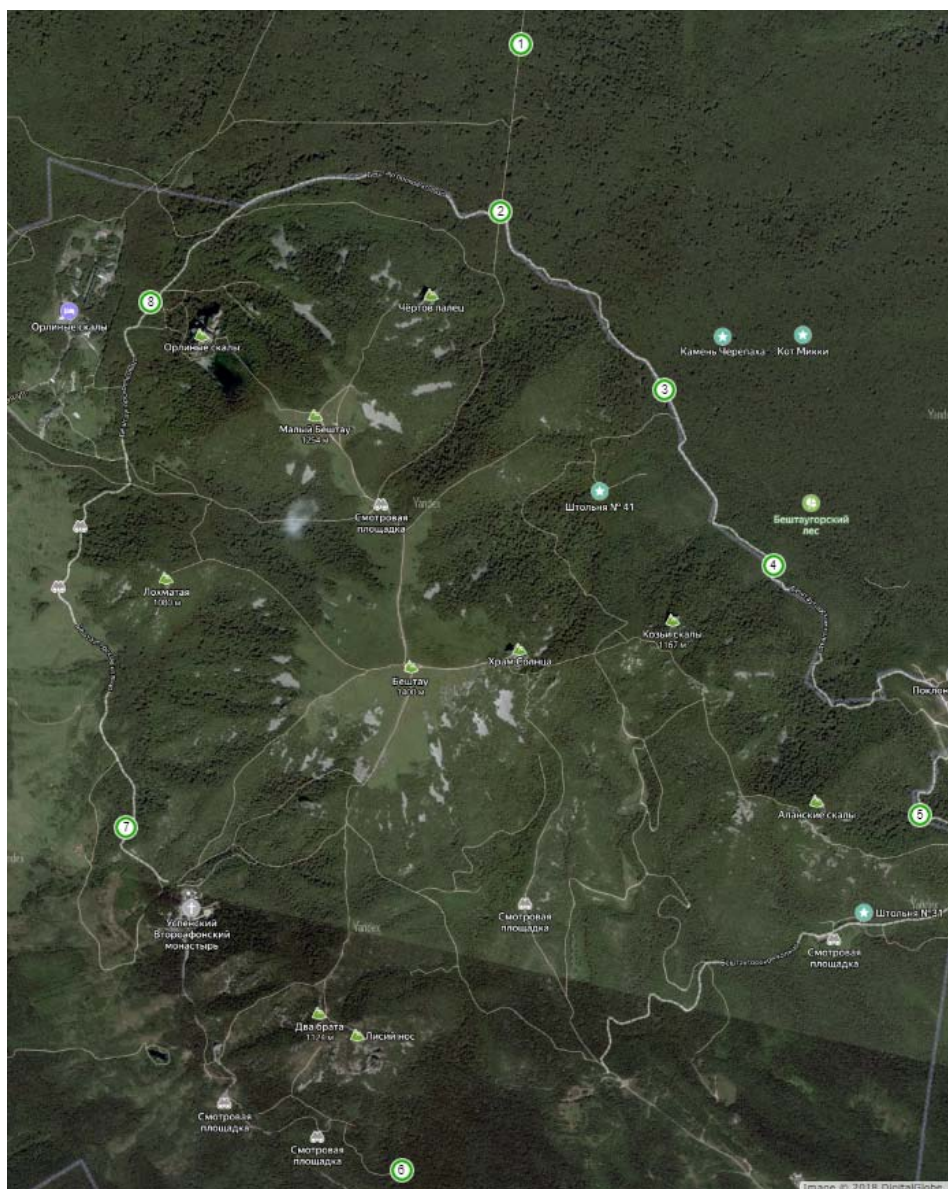


Рисунок 1. Схема расположения пунктов отбора образцов *A. viticulosus* и *L. sciurioides*, собранных в пределах горы Бештау (ПО 1–8)

Figure 1. The layout of collection points for *A. viticulosus* and *L. sciurioides* gathered on Mount Beshtau (SP 1–8)

В ПП «Гора Железная» ПО материала были установлены на участке расположенном на высоте 630–650 м (ПО 9–16). Этот участок, известный как терренкур 1 или Лермонтовский терренкур длиной 2,5 км, проходит вокруг самой горы Железная (рис. 2) [7]. Растительность на горе Железная разнообразна, включает лиственные (ясень, дуб, бук, клен) и хвойные деревья (ель *Picea* L., изредка сосна *Pinus* L.), имеется густой подлесок [13]. В зависимости от экспозиции склона растительность меняется: на южных и юго-восточных склонах горы Железная растут смешанные леса с преобладанием лиственных пород; на северной и восточной сторонах преобладают хвойные деревья [21].

В каждом ПО собирали по одному образцу каждого вида. Общее число собранных дерновин двух видов составило 40. Образцы собирали, пакетировали и доставляли в лабораторию ЦКП ТвГУ для проведения пигментного анализа. В лабораторных условиях с использованием спектрофотометрического метода определяли содержание хлорофиллов *a* и *b* (Хла, Хлв) по общепринятой методике на фотоколориметре

КФК-3-ЗОМЗ (Россия) при $\lambda=630, 647, 664$ и 750 нм [19; 22]. Для экстрагирования использовали ацетон (80 %). Концентрацию Хла рассчитали по формулам 1 и 2:

$$C_{X_{\text{TB}}} = 2,44 \frac{D_{\text{свс}}^k - D_{\text{свс}}^k}{D_{\text{свс}}} C_{X_{\text{TB}}} \quad (1),$$

$$C'_{\Sigma\Gamma\Delta} = (11.85D_{664} - 1.54D_{647} - 0.08D_{630}) \frac{v_p}{v_{\text{mv-1}}} \quad (2)$$

где: D_{630} , D_{647} , D_{664} и D_{750} – оптические плотности экстракта при $\lambda=630, 647, 664$ и 750 нм; V_3 – объем экстракта, см³; $V_{пр}$ – объем пробы, дм³; l – длина кюветы, см.

Концентрацию $X_{лв}$ определили по формуле 3:

$$C_{\text{Хлб}} = (21,03D_{647} - 5,43D_{664} - 2,66D_{630}) \frac{V_{\text{г}}}{V_{\text{мп,г}}} \quad (3),$$

где: D_{630} , D_{647} , D_{664} и D_{750} – оптические плотности экстракта при $\lambda=630, 647, 664$ и 750 нм; V_0 – объем экстракта, см³; $V_{пр}$ – объем пробы, дм³; l – длина кюветы, см.



Рисунок 2. Схема расположения пунктов отбора образцов *A. viticulosus* и *L. sciurioides*, собранных в пределах горы Железная (ПО 9–18)

Figure 2. Layout of collection points for *A. viticulosus* and *L. sciurioides* gathered on Mount Zheleznyy (SP 9–18)

Величины оптических плотностей, используемые при расчете в формулах 1–3, выбирали с учетом поправки, равной оптической плотности при $\lambda=750$ нм. Эта поправка вычитается из значения измеренной оптической плотности. Повторность измерений каждого образца была трехкратной. Статистическая обработка данных и определение параметров (средние значения концентрации хлорофиллов, их соотношения внутри вида, коэффициенты корреляции) провели стандартными методами с использованием лицензионных программных продуктов.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Пигментный анализ показал, что средние величины суммарного содержания пигментов ($X_{\text{ла}}+X_{\text{лб}}$), соотношение концентраций хлорофиллов ($X_{\text{ла}}/X_{\text{лб}}$), а также их отдельного содержания ($X_{\text{ла}}$ и $X_{\text{лб}}$) различаются в зависимости от конкретного вида и местности на которой он растет (табл. 2). Выяснено, что средний уровень общего содержания пигментов ($X_{\text{ла}}+X_{\text{лб}}$), а также отдельные концентрации $X_{\text{ла}}$ и $X_{\text{лб}}$ у эпифитного вида мха *L. sciurioides* всегда выше, чем у *A. viticulosus* (рис. 3). Эти различия между видами вероятно обусловлены разницей в их адаптации к среде обитания. Известно, что эпифитный мох *L. sciurioides* предпочитает более открытые пространства, часто поселяясь на поверхности деревьев, преимущественно

в их верхних частях, чтобы обеспечить себе наибольший доступ к свету и воде [17]. Такая стратегия может способствовать более интенсивному фотосинтезу, и как следствие, приводит к более высоким уровням пигментов у этого вида по сравнению с *A. viticulosus*, который растет преимущественно в более затененных местах.

Основные параметры пигментного анализа изменяются в зависимости от местности на которой произрастают изученные виды. Выяснено, что общее среднее содержание пигментов ($X_{\text{ла}}+X_{\text{лб}}$) у *L. sciurioides* и *A. viticulosus* с горы Бештау оказалось выше (2,73 и 2,50 мг/г соответственно), чем с горы Железная (2,54 и 2,28 мг/г соответственно) (рис. 3). Выявлены отличия и в значениях соотношений средних концентраций хлорофиллов ($X_{\text{ла}}/X_{\text{лб}}$). Этот показатель у изученных видов с горы Бештау почти вдвое ниже (1,4 и 1,34 соответственно), чем с горы Железная (2,15 и 2,51 соответственно). Повышенные значения общего содержания пигментов ($X_{\text{ла}}+X_{\text{лб}}$) при одновременном снижении значений соотношения их концентрации ($X_{\text{ла}}/X_{\text{лб}}$) у изученных видов с горы Бештау может косвенно указывать на наличие компенсационной реакции на изменения условий произрастания по сравнению с горой Железная. Известно, что по мере поднятия в горы прослеживается тенденция к увеличению фотосинтеза [21].

Таблица 2. Валовое содержание пигментов в образцах *A. viticulosus* и *L. sciurioides*, собранных в пределах горы Бештау (ПО 1–8) горы Железная (ПО 9–16), мг/г**Table 2.** Gross pigment content in *A. viticulosus* and *L. sciurioides* collected on Mount Beshtau (SP 1–8) and Mount Zhelezny (SP 9–16), mg/g

ПО SP	<i>L. sciurioides</i>				<i>A. viticulosus</i>			
	С _{вал} Хла C _v Chla	С _{вал} Хлб C _v Chlb	С _{вал} Хл(a/b) C _v Chl(a/b)	С _{вал} Хл(a+b) C _v Chl(a+b)	С _{вал} Хла C _v Chla	С _{вал} Хлб C _v Chlb	С _{вал} Хл(a/b) C _v Chl(a/b)	С _{вал} Хл(a+b) C _v Chl(a+b)
1	1,66±0,04	0,77±0,01	2,17	2,43	1,56±0,02	1,35±0,03	1,15	2,91
2	1,74±0,05	0,90±0,01	1,94	2,64	1,67±0,11	0,96±0,03	1,73	2,63
3	1,76±0,09	1,31±0,04	1,35	3,07	1,56±0,27	0,76±0,01	2,05	2,32
4	1,74±0,09	0,84±0,03	2,07	2,58	1,58±0,07	0,75±0,03	2,10	2,33
5	1,68±0,12	1,06±0,03	1,58	2,74	1,76±0,03	0,81±0,03	2,17	2,57
6	1,37±0,06	1,55±0,04	0,89	2,92	1,49±0,17	0,80±0,10	1,87	2,29
7	1,26±0,10	1,48±0,08	0,85	2,75	0,67±0,28	2,19±0,01	0,30	2,86
8	1,53±0,12	1,20±0,04	1,27	2,73	1,15±0,23	0,92±0,02	1,25	2,07
9	1,93±0,09	0,96±0,04	2,01	2,90	1,75±0,02	0,75±0,02	2,33	2,50
10	1,79±0,05	0,72±0,01	2,50	2,51	1,58±0,07	0,58±0,01	2,73	2,16
11	1,70±0,18	0,88±0,04	1,93	2,58	1,55±0,01	0,54±0,02	2,88	2,08
12	1,76±0,13	0,73±0,01	2,40	2,49	1,66±0,09	0,75±0,01	2,23	2,41
13	1,38±0,12	0,64±0,02	2,17	2,01	1,43±0,13	0,50±0,01	2,85	1,93
14	1,80±0,18	1,02±0,08	1,76	2,83	1,62±0,09	0,71±0,05	2,29	2,33
15	1,66±0,20	0,82±0,08	2,03	2,47	1,76±0,09	0,77±0,03	2,28	2,53
16	1,80±0,09	0,74±0,04	2,44	2,53	1,63±0,03	0,67±0,03	2,45	2,30

Исследование значений отдельного содержания пигментов (Хла и Хлб) показало, что средний уровень содержания Хла выше у обоих видов мхов на горе Железная по сравнению с горой Бештау, а средний уровень содержания Хлб, напротив, с горы Бештау превышает уровень с горы Железная. Сходные различия в содержании хлорофиллов у изученных видов связаны с адаптацией к меняющимся условиям обусловленным различной высотой гор, где произрастают эти виды. С увеличением высотности, меняются микроклиматические условия – увеличивается освещение, меняется спектральный состав света, уменьшается влажность, снижается температура и т.д. [6; 21]. С ростом высоты в горах красные лучи света (630–700 нм), которые активно поглощаются Хла становятся менее яркими, вызывая снижение его концентрации у изученных видов. Вместе с тем, синий (425–460 нм) и ультрафиолетовый свет, наоборот, становятся более интенсивными из-за рассеивания света в атмосфере, что вызывает увеличение содержания Хлб, который эффективно поглощает свет в этом диапазоне длин волн у изученных видов. В свою очередь, уменьшение влажности и снижение температуры может дополнительно стимулировать увеличение Хлб, поскольку он более эффективен в условиях пониженных температур и сухости воздуха.

Анализ валовых концентраций пигментов изученных видов мхов на двух сравниваемых горах показал, что виды демонстрируют различную степень изменчивости этих показателей. На горе Бештау, вид *A. viticulosus* демонстрирует широкую амплитуду вариаций валовых концентраций пигментов (Хла –

от 0,67 до 1,75 мг/г; Хлб – от 0,75 до 2,19 мг/г), тогда как у *L. sciurioides* встречаются более ограниченные колебания уровней хлорофиллов (Хла – от 1,26 до 1,76 мг/г; по Хлб – от 0,77 до 1,55 мг/г) (рис. 4; табл. 2). В контрасте с этим, на склонах горы Железная, вид *L. sciurioides* показывает более широкий диапазон изменения концентраций пигментов (Хла от 1,38 до 1,93 мг/г; Хлб – от 0,64 до 1,02 мг/г), в то время как для *A. viticulosus* характерен более узкий диапазон вариаций этих же показателей (Хла от 1,43 до 1,76 мг/г; Хлб – от 0,50 до 0,77 мг/г). Эти различия в концентрациях пигментов могут обусловлены множеством факторов, в том числе экспозицией склонов, их крутизной и типом растительного покрова. В сложном взаимодействии этих факторов в различных экологических условиях складываются уникальные адаптационные стратегии мхов горных экосистемах.

В научной литературе отмечено, что экспозиция склона и его крутизна в горных условиях оказывает существенное влияние на формирование разных типов растительности за счет различий в угле падения солнечных лучей [21]. На южных склонах солнечные лучи падают почти перпендикулярно, обеспечивая более сильный прогрев почвы и воздуха, ускоряя испарение и оказывая влияние на режим увлажнения. Напротив, на северных склонах угол падения лучей более пологий (острый), в результате свет становится более рассеянным. Разные типы растительности создают специфические микроклиматические условия в биотопах, окружающих гору, что отражается на значениях валовых концентраций пигментов (Хла и Хлб) у изученных видов мхов.

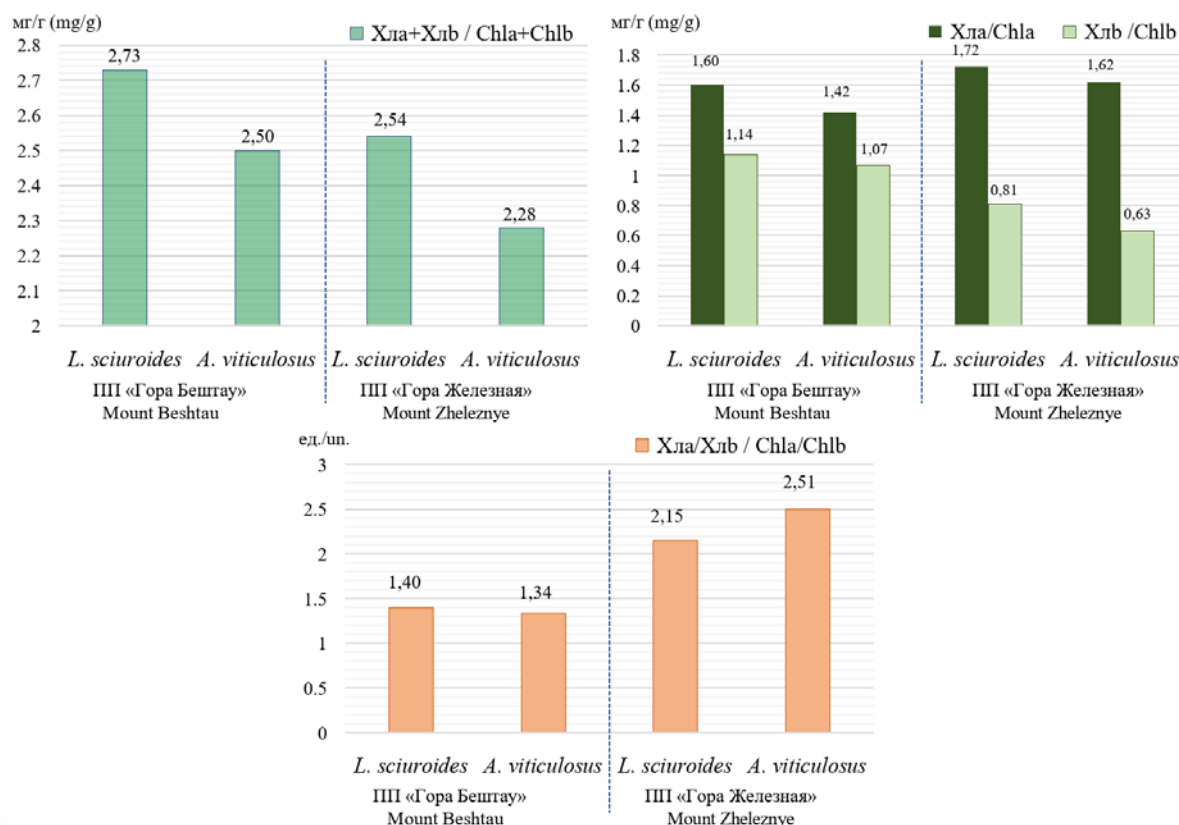


Рисунок 3. Средние значения основных параметров пигментного анализа у *A. viticulosus* и *L. sciuroides* собранных в пределах горы Бештау и горы Железная

Figure 3. Average values of the main parameters of pigment analysis in *A. viticulosus* and *L. sciuroides* collected on Mount Beshtau and Mount Zhelezny

Анализ данных выявил, что валовые концентрации Хла и Хлб в образцах изученных видов меняются в зависимости от экспозиции горных склонов (табл. 2). В образцах *L. sciuroides* и *A. viticulosus* собранных с западных, юго-западных и северо-западных склонов горы Бештау зафиксировано сниженное содержания Хла и одновременно повышенное содержание Хлб. Минимальные величины валовых концентраций Хла были зарегистрированы в образцах с западного склона горы (ПО 7): у *L. sciuroides* – 1,26 мг/г, у *A. viticulosus* – 0,67 мг/г (рис. 4). Эта особенность согласуется с характеристиками местности, где интенсивное солнечное освещение и высокие температуры формируют условия для возникновения разреженной растительности, представленной преимущественно низкорослыми деревьями и кустарниками (можжевельником, березой, дубом и лещиной) [6; 13; 21]. Повышенная проникновенность света на этих высотах, обогащенного синими лучами способствует адаптации баланса фотосинтетических пигментов, что характеризуется снижением концентрации Хла и одновременное увеличение концентрации Хлб. Такие изменения отражают пластичность фотосинтетической системы, позволяя адаптироваться к естественным световым условиям своих экологических ниш. Способность к адаптации у изученных видов выражается в разной степени. Выяснилось, что на западном склоне горы Бештау (ПО 7) наибольшие различия в содержании хлорофиллов было обнаружено у *A. viticulosus*. В образцах этого вида валовая концентрация Хлб оказалась в 3,3 раза выше, чем концентрация Хла, и составила 2,20 мг/г. У другого вида

(*L. sciuroides*), встреченного в данной точке сбора, это различие составляет всего 1,2 раза. Такая разница в амплитуде изменений концентраций хлорофиллов между видами, произрастающими в одном и том же месте, свидетельствует о видоспецифических особенностях механизмов адаптации к условиям освещенности и температурного режима.

На склонах горы Бештау, обращенных на север и восток, где условия характеризуются меньшей освещенностью и более плотной растительностью, выявлены более высокие валовые концентрации Хла у изученных видов (табл. 2). Эти данные отражают адаптацию мхов к спектральному составу света и температурному режиму, что подчеркивает их способность к фотосинтетической пластичности и выживанию в экологически разнообразных условиях. Известно, что крона деревьев ограничивает доступ прямого солнечного света, создавая менее яркую и более тенистую среду, способствующую увлажненным условиям. Кроме того, в лиственных лесах меняется структура света, увеличивается доля участия красных лучей при снижении вклада синих [23]. Максимальные величины валовых концентраций Хла в образцах изученных видов не совпадают в одной точке сбора, но все они расположены на северных и восточных склонах горы Бештау, что, связано видимо с локальными особенностями микрорельефа, создающими оптимальные условия для каждого из видов. Максимальная валовая концентрация Хла у *L. sciuroides* выявлена в образцах из ПО 3 (1,76 мг/г); *A. viticulosus* – ПО 2 и 5 (1,66 и 1,76 мг/г).

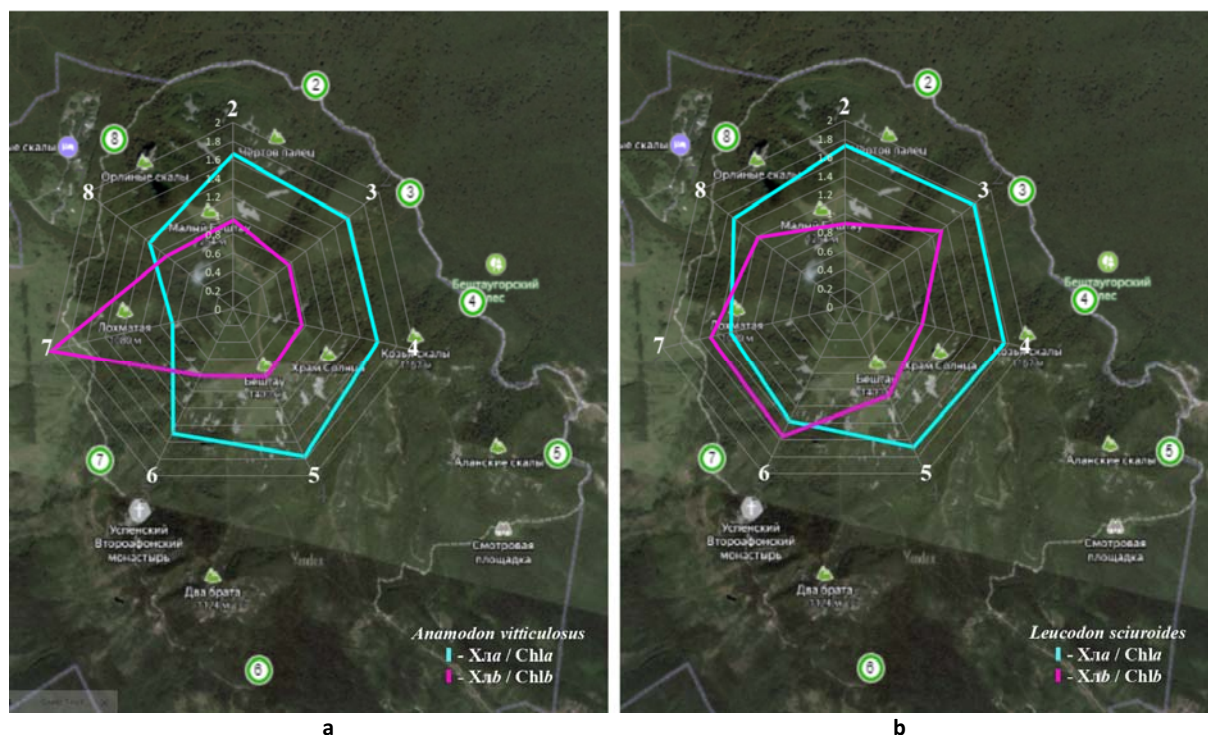


Рисунок 4. Изменение валовых концентраций пигментов в образцах *A. viticulosus* (a) и *L. sciurioides* (b) с горы Бештау (ПО 2–8)

Figure 4. Changes in gross pigment concentrations in *A. viticulosus* (a) and *L. sciurioides* (b) from Mount Beshtau (SP 2–8)

В отличие от северного склона горы Бештау, покрытого дубово-буково-грабовыми лесами, где отмечены высокие валовые концентрации Хла в мхах, гора Железная демонстрирует другую картину. Несмотря на схожие световые условия, содержание Хла и Хлб в образцах мхов с северного склона оказалось низким. Минимальные валовые концентрации Хла и Хлб зафиксированы в образцах мхов из ПО 13, где преобладают хвойные породы: *L. sciurioides* – 1,38 и 0,64 мг/г соответственно; *A. viticulosus* – 1,43 и 0,50 мг/г соответственно (табл. 2). Известно, что хвойные леса меньше всего пропускают света, в отличие от лиственных лесов, структура света в нем не подвергается существенным изменениям, микроклиматические условия более холодные и сухие [23–24]. В этих условиях мхи адаптируются, прежде всего, к условиям освещения связанного с его интенсивностью, а не спектральному составу, как на горе Бештау, оптимизируя фотосинтетические процессы таким образом, чтобы эффективно использовать доступный свет. В таких условиях может происходить снижение содержания фотосинтетических пигментов, так как их избыточное количество не приносит дополнительных преимуществ в тенистых условиях. По мере перемещения от северного склона к западным и восточным, где начинают преобладать лиственные породы, условия меняются, что объясняет возрастание содержания хлорофиллов у изученных видов мхов. Наибольшие валовые концентрации хлорофиллов выявлены в образцах мхов, собранных в ПО, расположенных на юго-восточных (ПО 9), северо-западных (ПО 14–15) и западных склонах (ПО 16) горы Железной, где преобладают уже лиственные породы.

Таким образом, изучение содержания пигментов у двух эпифитных видов мхов (*L. sciurioides*, *A. viticulosus*), произрастающих в разнообразных условиях Кавказских Минеральных Вод Ставро-

польского края, показало значительные различия, обусловленные воздействием разнообразных экологических факторов. Результаты исследования подчеркнули, что вертикальные изменения в содержании пигментов прямо коррелируют с изменениями в спектре освещения по мере подъема в горной местности, подтверждая важность световых условий на различных высотах. В то же время, по горизонтальному градиенту, эти изменения отражают взаимосвязь с экологическими характеристиками биотопов.

Выяснено, что с повышением высотности увеличивается суммарное содержание фотосинтетических пигментов (Хла+Хлб) у изучаемых видов мхов. В образцах двух видов мхов, собранных с горы Бештау, которая превышает по высоте гору Железную, средние значения общего содержания пигментов оказались выше, чем в сравниваемых образцах с горы Железной. Анализ средних значений отдельного содержания хлорофиллов (Хла и Хлб) показал, что увеличение общего содержания пигментов у мхов на больших высотах, в первую очередь, связано с повышением уровня Хлб и одновременно снижением уровня Хла. Вероятно, наблюдаемое увеличение уровня Хлб служит адаптацией мхов к изменению светового спектра и другим климатическим условиям (уменьшением влажности, снижением температуры), которые характерны для больших высот. Это предположение подтверждается данными, полученными в ходе исследования. В частности, в образцах с горы Бештау, средний уровень содержания Хлб превышает содержание этого пигмента тех же видов, собранных на горе Железная.

Исследование выявило заметный горизонтальный градиент в изменении валовых концентраций пигментов у изученных видов, что отражает прямую зависимость этих изменений от таких экологических факторов, как экспозиция склонов, его крутизна,

уровень освещения, спектральные характеристики света, тип растительности и другое. Исследование склонов горы Бештау показало, что мхи на открытых западных и юго-западных склонах адаптировались к использованию преимущественно синего света, что отражается в уменьшенном содержании *Хла* и повышенном содержании *Хлв*. В более затенённых северо-восточных и восточных склонах, где более плотная лесная растительность фильтрует свет, отмечено повышенное содержание *Хла*, позволяющего мхам более эффективно поглощать красные и дальние красные участки спектра. На горе Железной, ключевым фактором для мхов является общая интенсивность света, а не его спектр. На северном склоне горы, где преобладают хвойные леса, сильное затенение снижает уровень освещения, оптимизируя фотосинтетические процессы к низким значениям света. Это ведет к понижению концентраций *Хла* и *Хлв* в образцах, так как избыток не несет дополнительной пользы. В более открытых местах, где доминируют лиственные породы и более высокий уровень освещения, в образцах мхов зафиксировано увеличение значений валовых концентраций *Хла* и *Хлв*.

В целом, изменения в содержании пигментов у двух изученных видов в районе Кавказских Минеральных Вод Ставропольского края подтверждают, что экологические факторы, в сочетании со специфическими требованиями видов, влияют на пигментный состав. Такие данные могут служить индикаторами адаптационных процессов при климатических изменениях и способствовать сохранению биоразнообразия горных экосистем, отражая влияние экологических факторов на содержание пигментов. Накопленная информация о воздействии экологических факторов на содержание пигментов может оказаться ключевой для разработки стратегий охраны окружающей среды и эффективного управления природными ресурсами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе проведённого пигментного анализа у *L. sciuroides* и *A. viticulosus*, взятых в двух горных локациях Кавказских Минеральных Вод (горы Бештау и Железная) в Ставропольском крае, было оценено воздействие экологических факторов на содержание пигментов у двух эпифитных видов мхов. Исследования показали, что изменения в содержании пигментов коррелируют с высотой местности. С увеличением высотности отмечен рост общего содержания пигментов. Адаптация к высокогорным условиям проявляется, прежде всего, через существенное увеличение *Хлв*, что способствует оптимальному использованию светового спектра при повышенной солнечной инсоляции. Это специфическая стратегия адаптации мхов к меняющимся условиям по вертикальному градиенту. Кроме этого, был выявлен горизонтальный градиент в изменении концентрации пигментов у мхов, зависящий от локальных экологических факторов, таких как экспозиции склонов, их крутизны, типа растительности и других биотопических условий. Сравнение двух видов выявило их уникальную реакцию на местные экологические факторы, что подчеркивает их потенциальное значение в качестве биомаркеров экологических изменений на рассматриваемой территории.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признателен профессору кафедры ботаники Тверского государственного университета Нотову Александру Александровичу за ценные замечания, инженеру-лаборанту лаборатории ЦКП ТвГУ Тарасовой Екатерине Михайловне за помощь в проведении пигментного анализа.

ACKNOWLEDGMENT

The author is grateful to Professor Alexander Alexandrovich Notov of the Botany Department at Tver State University, for his valuable comments and thanks also to engineer-laborant Tarasova Ekaterina Mikhaylovna for her assistance in conducting the variable analysis.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Анищенко Л.Н. Бриоиндикация общего состояния атмосферы городской экосистемы (на примере г. Брянска) // Экология. 2009. N 4. С. 264–270.
2. Богданова Я.А., Корчиков Е.С., Прохорова Н.В. О выявлении экологических оптимумов мохообразных // Самарский научный вестник. 2016. N 1 (14). С. 10–14.
3. Злыднев А.А., Онофрейчук О.Н., Анищенко Л.Н. Пигментный состав фоновых эпифитных видов брио- и лихенобиоты крупных городов как биоиндикационный признак // В мире научных открытий. 2018. Т. 10. N 1. С. 75–89. DOI: 10.12731/wsd-2018-1-75-89
4. Селянина С.Б., Татаринцева В.Г., Зубов И.Н., Кутакова Н.А., Пономарева Т.И. Пигментный состав *Sphagnum fuscum* заболоченных территорий в условиях техногенного воздействия // Известия вузов. Лесной журнал. 2020. N 6. С. 120–131. DOI: 10.12731/wsd-2018-1-75-89
5. Алексеенок Ю.В., Вергель К.Н., Юшин Н.С. Оценка уровней загрязнения территории Республики Беларусь атмосферными выпадениями тяжелых металлов с использованием бриоиндикации // Успехи современного естествознания. 2021. N 10. С. 43–50.
6. Соколова Г.Г. Влияние высоты местности, экспозиции и крутизны склона на особенностях пространственного распределения растений // Acta Biologica Sibirica. 2016. N 2 (3). С. 34–45.
7. Цой Л.П. Парки Кавказских Минеральных Вод как база формирования рекреационных туров // Вестник Ессентукского института управления, бизнеса и права. 2014. N 8. С. 194–199.
8. Ганнибал Б.К., Дутова З.В. Критерии ландшафтно-растительной дифференциации и природоохранного зонирования памятника природы «Гора Бештау» (район Кавказских Минеральных Вод) // Материалы международной научно-практической конференции и школы-семинара молодых ученых-степеведов «Геоэкологические проблемы степных регионов». Институт степи Уральского отделения Российской академии наук. 2017. С. 186–189.
9. Руденко К.С., Полушковский Б.В., Белова А.В. Формирование границ памятников природы краевого значения на Кавказских Минеральных водах // Современные проблемы геологии, геофизики и геоэкологии Северного Кавказа. Коллективная монография по материалам XI Всероссийской научно-технической конференции с международным участием. Москва. 2022. С. 521–527.
10. Бештаугорский ООПТ России // ООПТ России. 2023. URL: <http://www.oopt.aari.ru/oopt/Бештаугорский> (дата обращения: 08.11.2023)

11. Дорошина Г.Я. Мхи района Кавказских Минеральных Вод (Ставропольский край) // Новости систематики низших растений. 2008. N 42. С. 241–251.
12. Мишвелов Е.Г., Гранкина А.А. Состояние и динамика лесных фитоценозов особо охраняемых природных территорий Кавказских Минеральных Вод в условиях рекреационного воздействия // Наука. Инновации. Технологии. 2014. N 4. С. 121–129.
13. Казанкин А.П. Роль леса в геологической системе Кавказских минеральных вод // Сибирский лесной журнал. 2021. N 2. С. 103–119.
14. Нотов А.А., Мейсуро́ва А.Ф., Иванова С.А., Нотов В.А., Бордачев В.А., Колонтаева А.А., Бычкова М.Е. О некоторых нетрадиционных объектах учебно-полевых исследований по биологии и экологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. N 4(72). С. 140–154. DOI: 10.26456/vtbio339
15. Красная книга Тверской области. Изд. 2-е, перераб. и доп. Тверь: Тверской Печатный Двор, 2016. 400 с.
16. Красная книга Курской области: Редкие и исчезающие виды животных, растений и грибов. Изд. 2-е, перераб. и доп. Калининград; Курск: РОСТ-ДООФК, 2017. 380 с.
17. Красная книга Московской области. Изд. 3-е, перераб. и доп. Московская обл.: Верховье, 2018. 810 с.
18. Шмакова Н.Ю. Марковская Е.Ф. Фотосинтетические пигменты растений и лишайников Арктических тундр Западного Шпицбергена // Физиология растений. 2010. Т. 57. N 6. С. 819–825.
19. Мейсуро́ва А.Ф., Бревдо Е.Ю. Результаты моделирования воздействия кислотного загрязнения на фотосинтетический аппарат мха *Lewinskya speciosa* // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2023. N 1 (69). С. 276–286. DOI: 10.26456/vtbi301
20. Мейсуро́ва А.Ф., Бычкова М.Е. Оценка влияния экологических факторов на содержание пигментов у эпифитных мхов ПП «Гора Железная» и ее окрестностей (Ставропольский край, город-курорт Железноводск) // Материалы III Всероссийской научно-практической конференции «Биоразнообразие, состояние и динамика природных и антропогенных экосистем России», Комсомольск-на-Амуре, 15 декабря 2023 г., 2023. С. 171–176.
21. Горышина Т.К. Экология растений: учебное пособие. М.: Высш. школа. 1979. 368 с.
22. ГОСТ 17.1.4.02-90. Вода. 2010. Методика спектрофотометрического определения хлорофилла а. Контроль качества воды: Сб. ГОСТов. М.: Стандартинформ. 15 с.
23. Опекунова М.Г. Биоиндикация загрязнений: учебное пособие. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет. 2016. 300 с.
24. Троян П. Факториальная экология. Киев: Высшая школа. 1989. 232 с.
- V mire nauchnykh otkrytii [In the world of scientific discoveries]. 2018, vol. 10, no. 1, pp. 75–89. (In Russian)
4. Selyanina S.B., Tatarintseva V.G., Zubov I.N., Kutakova N.A., Ponomareva T.I. Pigment composition of *Sphagnum fuscum* of wetlands under anthropogenic impact. *News of universities. Forestry journal*, 2020, no. 6, pp. 120–131. (In Russian) DOI: 10.12731/wsd-2018-1-75-89
5. Alekseenok Yu.V., Vergel' K.N., Yushin N.S. Assessment of the pollution levels of the territory of the republic of belarus by heavy metals atmospheric deposition using bryoidication. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya* [Advances in current natural sciences]. 2021, no. 10, pp. 43–50. (In Russian)
6. Sokolova G.G. The influence of terrain altitude, slope exposure and slope degree on plant spatial distribution. *Acta Biologica Sibirica*. 2016, no. 2 (3), pp. 34–45. (In Russian)
7. Tsoi L.P. Caucasian Mineral Waters Parks as a base for developing recreational tours. *Vestnik Essentuk'skogo instituta upravleniya, biznesa i prava* [Bulletin of Essentuki Institute of Management, Business and Law]. 2014, no. 8, pp. 194–199. (In Russian)
8. Gannibal B.K., Dutova Z.V. Kriterii landshaftno-rastitel'noi differentsiatsii i prirodookhrannogo zonirovaniya pamyatnika prirody «Gora Beshtau» (raion Kavkazskikh Mineral'nykh Vod) [Criteria for landscape and vegetation differentiation and nature conservation zoning of the natural monument Mount Bishtau, Caucasus Mineral Waters region]. *Materialy mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii i shkoly-seminara molodykh uchenykh-stepovedov «Geoekologicheskie problemy stepnykh regionov», 2017* [Proceedings of the international scientific and practical conference and school-seminar of young steppe scientists "Geoecological problems of steppe regions", 2017]. 2017, pp. 186–189. (In Russian)
9. Rudenko K.S., Polushkovskii B.V., Belova A.V. Establishment of boundaries for natural landmarks of regional significance in the Caucasus Mineral Waters. In: *Sovremennye problemy geologii, geofiziki i geoekologii Severnogo Kavkaza. Kollektivnaya monografiya po materialam XI Vserossiiskoi nauchno-tehnicheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem* [Delineation of the boundaries of the natural monuments of regional significance in the Caucasian Mineral Waters. *Sovremennye problemy geologii, geofiziki i geoekologii Severnogo Kavkaza*]. Moscow, 2022, pp. 521–527. (In Russian)
10. Beshtau Nature Reserve of Russia. Russian Nature Reserves. 2023. Available at: <http://www.oopt.aari.ru/oopt/Beshtaugorskii> (accessed 08.11.2023)
11. Doroshina G.Ya. Mosses of caucasian mineral waters area (Stavropol territory). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* [Systematics news of lower plants]. 2008, no. 42, pp. 241–251. (In Russian)
12. Mishvelov E.G., Grankina A.A. The current state and dynamics of forest phytocenoses of protected areas of Caucasian Mineral Waters under the recreational impact. *Nauka. Inovatsii. Tekhnologii* [Science. Innovations. Technologies]. 2014, no. 4, pp. 121–129. (In Russian)
13. Kazankin A.P. The role of the forest in the geoecological system of the Caucasus mineral waters. *Sibirskii lesnoi zhurnal* [Siberian Forest Journal]. 2021, no. 2, pp. 103–119. (In Russian)
14. Notov A.A., Meysurova A.F., Ivanova S.A., Notov V.A., Bordachev V.A., Kolontaeva A.A., Bychkova M.E. On some non-traditional objects of educational field research in biology and ecology. *Bulletin of Tver State University. Ser.*

REFERENCES

1. Anishchenko L.N. Bioindication of the overall state of the atmosphere of the urban ecosystem (using the example of Bryansk city). *Ekologiya* [Ecology]. 2009, no. 4, pp. 264–270. (In Russian)
2. Bogdanova Ya.A., Korchikov E.S., Prokhorova N.V. On the identification of ecological optimum of bryophytes. *Samarskii nauchnyi vestnik* [Samara Scientific Herald]. 2016, no. 1 (14), pp. 10–14. (In Russian)
3. Zlydnev A.A., Onofreichuk O.N., Anishchenko L.N. Pigmental composition of background epiphytic species of bryo- and lichenobryotes of large cities as bioindication tissue.

- Biology and Ecology*, 2023, no. 4(72), pp. 140–154. (In Russian) DOI: 10.26456/vtbio339
15. *Krasnaya kniga Tverskoi oblasti* [Red Data Book of Tver Region]. Tver, Tver Printing House, 2016, 2nd edition, revised and expanded, 400 p. (In Russian)
16. *Krasnaya kniga Kurskoi oblasti: Redkie i ischezayushchie vidy zhivotnykh, rastenii i gribov* [Red Data Book of Kursk Region: Rare and Endangered Species of Animals, Plants, and Fungi]. Kaliningrad, Kursk, ROST-DOAFK Publ., 2017, 2nd edition, revised and expanded, 380 p. (In Russian)
17. *Krasnaya kniga Moskovskoi oblasti* [Red Data Book of Moscow Region]. Moscow Region, Verkhovye, 2018, 3rd edition, revised and expanded, 810 p. (In Russian)
18. Shmakova N.Yu. Markovskaya E.F. Photosynthetic pigments of plants and lichens in the Arctic tundra of Western Spitsbergen. *Fiziologiya rastenii* [Plant Physiology]. 2010, vol. 57, no. 6, pp. 819–825. (In Russian)
19. Meysurova A.F., Brevdo E.Yu. The results of modelling the acid pollution impact on the photosynthetic apparatus of the *Lewinsky speciosa* Moss. *Bulletin of Tver State University. Ser. Biology and Ecology*, 2023, no. 1 (69), pp. 276–286. (In Russian) DOI: 10.26456/vtbi301
20. Meysurova A.F., Bychkova M.E. Otsenka vliyaniya ekologicheskikh faktorov na sodержание pigmentov u epifitnykh mkhov PP «Gora Zheleznaya» i ee okrestnostei (Stavropol'skii krai, gorod-kurort Zheleznovodsk) [Assessment of the impact of ecological factors on the content of pigments in epiphytic mosses of the natural monument Mount Iron and its surroundings (Stavropol Krai, the resort town of Zheleznovodsk)]. *Materialy III Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Bioraznoobrazie, sostoyanie i dinamika prirodnnykh i antropogennykh ekosistem Rossii»*, Komsomol'sk-na-Amure, 15 dekabrya 2023 [Proceedings of the III All-Russian scientific and practical conference "Biodiversity, state and dynamics of natural and anthropogenic ecosystems of Russia", Komsomolsk-on-Amur, December 15, 2023]. Komsomolsk-on-Amur, 2023, pp. 171–176.
21. Goryshina T.K. *Ekologiya rastenii* [Plant ecology]. Moscow, Vyssh. Shkola Publ., 1979, 368 p. (In Russian)
22. GOST 17.1.4.02-90. Voda. 2010. *Metodika spektrofotometricheskogo opredeleniya khlorofilla a. Kontrol' kachestva vody* [GOST 17.1.4.02-90. Water. 2010. Methodology for spectrophotometric determination of chlorophyll a. Water quality control]. Moscow, Standartinform Publ., 15 p. (In Russian)
23. Opekunova M.G. *Bioindikatsiya zagryaznenii* [Biological indicators of pollution]. Saint Petersburg, SPSU Publ., 2016, 300 p. (In Russian)
24. Troyan P. *Faktorial'naya ekologiya* [Factorial ecology]. Kiev, Vysshaya shkola Publ., 1989, 232 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Александра Ф. Мейсунова собрала материал, провела обработку и описание результатов. Александра Ф. Мейсунова написала рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Alexandra F. Meysurova collected the material, conducted the analysis and described the results. Alexandra F. Meysurova 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

Александра Ф. Мейсунова / Alexandra F. Meysurova <https://orcid.org/0000-0002-3885-375X>

Оригинальная статья / Original article

УДК 634.226 (581.47: 575.21)

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-2



Внутрипопуляционная изменчивость признаков плода *Prunus divaricata* Ledeb. в условиях Внутригорного Дагестана

Джалалудин М. Анатов

Прикаспийский институт биологических ресурсов ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Джалалудин М. Анатов, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Лаборатории комплексных исследований природных ресурсов Западно-Каспийского региона Прикаспийского института биологических ресурсов ДФИЦ РАН; 367000 Россия, г. Махачкала, ул. М. Гаджиева, 45.
Тел. +79882696299
Email djalal@list.ru
ORCID <http://orcid.org/0000-0002-6725-4086>

Формат цитирования

Анатов Д.М. Внутрипопуляционная изменчивость признаков плода *Prunus divaricata* Ledeb. в условиях Внутригорного Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2024. Т. 19, N 4. С. 19-27. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-2

Получена 14 июня 2024 г.

Прошла рецензирование 26 августа 2024 г.

Принята 16 сентября 2024 г.

Резюме

В работе приведены результаты анализа внутрипопуляционной изменчивости и фенотипического разнообразия признаков плода *Prunus divaricata* Ledeb. в условиях Внутригорного Дагестана.

Фенотипическая изменчивость исследована в изолированной популяции алычи, произрастающая на Гунибском плато в верхних высотных пределах распространения вида (1600–1850 м). Для количественного и качественного учёта было отобрано 30 особей в зрелом генеративном состоянии. Морфологическое описание и измерения проводилось по количественным и качественным признакам плода, косточки и семени.

Отмеченная популяция характеризуется низким фенотипическим варьированием по качественным признакам с преобладанием очень мелких (до 5 г) плодов (66,7 %) с овальной формой плода (80 %) и желтой окраской кожицы (56,6 %), по вкусу кислые и кисло-сладкие (93,3 %). Косточки в основном очень мелкие с овальной формой (50 %).

Методами кластеризации, многомерного шкалирования и К-средних количественных признаков плода, косточки и семени установлено наличие трех кластеров (групп) особей в популяции. Первую группу образовали фенотипы с самыми низкими значениями по всем информативным признакам, условно «мелкоплодные», вторую группу образовали особи с относительно крупными размерами плода, мякоти и толщиной плодоножки – «крупноплодные», третью группу составили фенотипы средних размеров плода и высокими значениями косточки и семени – «крупнокосточковые». Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали достоверные и высокие различия между кластерами по всем учтенным признакам.

Ключевые слова

Алыча растопыренная, внутрипопуляционная изменчивость, фенотипическое разнообразие, качественные и количественные признаки, плоды, эндокарпий, Внутригорный Дагестан.

Intrapopulation variability of fruit traits of *Prunus divaricata* Ledeb. in conditions of intramontane Dagestan, Russia

Dzhalaludin M. Anatov

Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Dzhalaludin M. Anatov, PhD in Biological Sciences, Leading Researcher, Laboratory for Comprehensive Research of Natural Resources of the West Caspian Region, Caspian Institute of Biological Resources, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, 45 M. Gadzhiev St, Makhachkala, Russia 367000.
Tel. +79882696299
Email djalal@list.ru
ORCID <http://orcid.org/0000-0002-6725-4086>

How to cite this article

Anatov D.M. Intrapopulation variability of fruit traits of *Prunus divaricata* Ledeb. in conditions of intramontane Dagestan, Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):19-27. (In Russ.)
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-2

Received 14 June 2024

Revised 26 August 2024

Accepted 16 September 2024

Abstract

The paper presents the results of the analysis of intrapopulation variability and phenotypic diversity of traits in the fruit of *Prunus divaricata* Ledeb. in the conditions of intramontane Dagestan.

Phenotypic variability was studied in an isolated population of cherry plum, growing on the Gunib plateau in the upper altitudinal limits of the species' distribution (1,600–1,850 m). For quantitative and qualitative recording, 30 individuals in a mature generative state were selected. Morphological descriptions and measurements were carried out based on quantitative and qualitative characteristics of the fruit, pit and seed.

The population investigated is characterized by low phenotypic variation in quality characteristics with a predominance of very small (up to 5 g) fruits (66.7 %) with an oval fruit shape (80 %) and yellow skin color (56.6 %), sour and sweet-sour in taste (93.3 %). The seeds are often very small and oval in shape (50 %).

Using the methods of clustering, multidimensional scaling and K-means of quantitative traits of the fruit, pit and seed, the presence of three clusters (groups) of individuals in the population was established. The first group was formed by phenotypes with the lowest values for all informative characteristics, conventionally termed 'small-fruited', the second group was formed by individuals with relatively large sizes of the fruit, flesh and thickness of the fruit-stalk – 'large-fruited' and the third group was made up of phenotypes of medium-sized fruit and high values of pit and seed – 'large stoned'. The results of one-way analysis of variance showed significant and high differences between clusters for all characteristics taken into account.

Key Words

Cherry plum, intrapopulation variability, phenotypic diversity, qualitative and quantitative traits, fruits, endocarp, intramontane Dagestan.

ВВЕДЕНИЕ

Дикие сородичи плодовых культур Кавказа издавна привлекают внимание ботаников и практиков растениеводства [1]. Наибольшее разнообразие произрастающих здесь видов относится к семейству Rosaceae. В Дагестане наиболее многочисленная группа относится к подсемейству Prunoideae, в большинстве из них полиморфные виды, как например: *Prunus armeniaca* L. – абрикос обыкновенный, *P. divaricata* Ledeb. – алыча растопыренная, *P. spinosa* L. – терн, *Cerasus avium* (L.) Moench – черешня, *Microcerasus incana* (Pall.) M. Roem. – микровишня седая и другие.

Среди плодовых культур особое место занимает алыча растопыренная (*Prunus divaricata* Ledeb.). Наибольшую ценность представляют плоды – сочные костянки длиной 10–50 мм, обычно округлой, яйцевидной или удлиненной формы без опушения, от бледно-желтых до почти черных, с восковым налетом. Мякоть преимущественно нежная, водянистая или мучнистая; желтая, красная или розовая. Косточка (эндокарпий) от укороченной, почти круглой до саблевидной и удлиненной (5–25 мм длина, 8–18 мм ширина). Поверхность косточки гладкая, шероховатая или ямчатая. Как плодовой кустарник алыча культивируется в южной части России, также используется в озеленении, особенно как рано и пышно цветущий кустарник. Современное распространение в пределах России – южные области России, Северный Кавказ, где посадки занимают более 10 тыс. га. В Дагестане природные популяции алычи распространены в Предгорном и во Внутригорном Дагестане до 2000 м над уровнем моря, на щебнистых и каменистых склонах, среди зарослей кустарников, на опушках и вдоль дорог [2–8].

Начальным этапом изучения биологического разнообразия является оценка структуры изменчивости природных популяций [9; 10]. Экологические условия играют важную формообразующую роль в выявлении пластичности видов, их приспособленности к колебаниям условий внешней среды, благодаря высокому полиморфизму внутривидовой структуры. Эти виды имеют особый интерес, так как их биоморфологические особенности отражают градиентные адаптации и могут быть показателями условий местообитаний [11; 12]. Широкая амплитуда условий произрастания подразумевает и более широкую полиморфность и изменчивость видов [13]. Наибольшую ценность при изучении внутривидовой изменчивости растений представляет анализ количественных морфологических признаков, так как именно они часто связаны с адаптивными свойствами организма. Исследование фенотипического разнообразия популяций позволяет установить закономерности внутривидовой изменчивости и описать популяционную структуру вида [14].

Цель работы – оценка фенотипической изменчивости изолированной дикорастущей популяции алычи по количественным и качественным признакам плода с применением комплекса статистических методов анализа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе исследовалась крупная изолированная популяция алычи, расположенная во Внутригорном Дагестане на Гунибском плато у верхних пределов

распространения вида (1600–1850 м над уровнем моря, южный склон г. Калигер). Эта популяция имеет, по всей вероятности, антропогенное происхождение. Алыча здесь произрастает отдельными группами на послелесных участках по склонам и террасам (остаткам старинного земледелия) преимущественно южной экспозиции. Всего было обследовано более 150 особей, из которых для количественного и качественного учёта было взято 30 особей в зрелом генеративном состоянии. В изучавшейся выборке широко представлены основные жизненные формы: одностовольные и многостовольные деревья, и в виде кустарников [15].

Для изучения фенотипической изменчивости морфологических признаков плода с каждого растения отбирали по 10 плодов равномерно со всех сторон кроны. Камеральная обработка материала проводилась по линейным и весовым признакам плода, косточки и семени, а также учитывалась толщина плодоножки. Измерения для размерных признаков проведены штангенциркулем с точностью до 0,01 мм, весовых – на электронных весах с точностью до 1 мг.

Морфологическое описание качественных признаков плода и косточки проводилась исходя из общепринятых методик и с учетом наших дополнений [16; 17]. Унификация шкал качественных признаков для кластерного анализа проведена по разработанным методикам [18; 19].

Применялись методы описательной статистики (средние и их ошибки, коэффициент вариации), кластерного анализа (кластеризация особей проводилась по средним значениям признака методом Варда с использованием стандартизации вариационного ряда), многомерное шкалирование Гутмана-Лингоуса, К-средних, дисперсионный анализ, критерий Тьюки с применением системы обработки данных Statistica v.13.3, PAST v.4.03.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При проведении исследований внутривидовой изменчивости важное значение имеет вскрытие латентных (скрытых) групп особей популяции на основе сходства и различий их морфоструктуры.

Для выделения таких групп предварительно проведена кластеризация и многомерное шкалирование 13 морфологических параметров плода у 30 особей, которая показала, что учтенные особи группируются на три основных кластера (группы). Первый кластер образовали 16 особей, второй кластер – 4, третий – 10 (рис. 1).

Для интерпретации полученной конфигурации был использован метод К-средних у трех групп с использованием стандартизованных средних значений (среднее=0, станд.откл.=1). По итогам анализа выделены наиболее информативные признаки для 3 кластеров (рис. 2). Первый кластер характеризовался низкими значениями по всем информативным признакам ($X < 0$), условно выделенные как «мелкоплодные». Во второй кластер вошли особи с самыми крупными по размерам плода, выходу мякоти и толщине плодоножки, при этом средние значения косточки и семени – «крупноплодные». В третий кластер вошли особи со средними значениями размеров плода и высокими значениями косточки и семени – «крупнокосточковые».

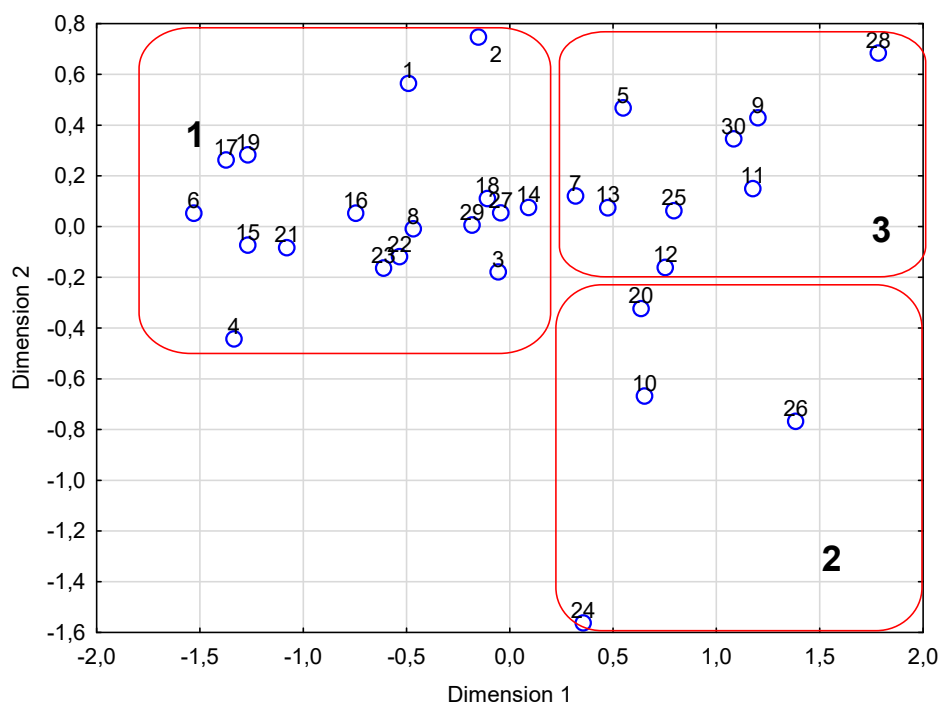


Рисунок 1. График окончательной конфигурации особей алычи в двумерном пространстве по количественным признакам плода

Figure 1. Graph of the final configuration of cherry plum individuals in two-dimensional space according to the quantitative characteristics of the fruit

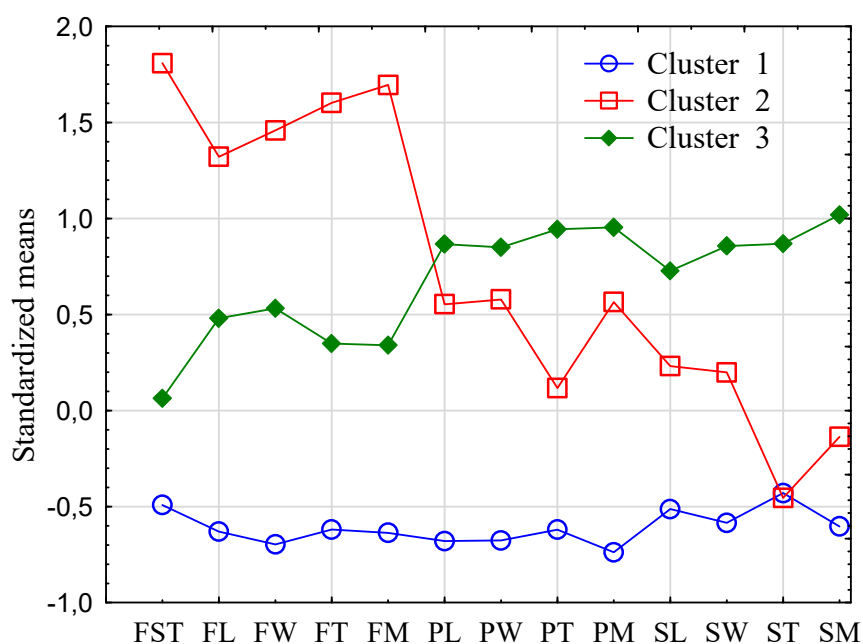


Рисунок 2. Линейный график стандартизованных средних трех кластеров методом К-средних

Примечание: здесь и далее FST – толщина ножки, FL – длина плода, FW – ширина плода, FT – толщина плода, FM – масса мякоти, PL – длина косточки, PW – ширина косточки, PT – толщина косточки, PM – масса косточки, SL – длина семени, SW – ширина семени, ST – толщина семени, SM – масса семени

Figure 2. Line graph of standardised means for three clusters using the K-means method

Note: here and below FST – fruit-stalk thickness, FL – fruit length, FW – fruit width, FT – fruit thickness, FM – flesh mass, PL – pit length, PW – pit width, PT – pit thickness, PM – pit mass, SL – seed length, SW – seed width, ST – seed thickness, SM – seed mass

Полученные кластеры сопоставлялись по долям влияния различий между особями в общей изменчивости, полученным в однофакторном дисперсионном анализе (табл. 1). Проведенный дисперсионный анализ выявил достоверные различия между кластерами по всем признакам. Наибольшие различия

между кластерами отмечаются по признакам плода, наименьшие – по семени.

Если сравнивать попарно кластеры с использованием апостериорного теста по критерию Тьюки, то заметна более высокая обособленность кластера 1 «мелкоплодная» от кластера 3 «крупно-косточковая». Кластеры 2 «крупноплодная» и

3 «крупнокосточковая», обособлены друг от друга по массе мякоти, толщине ножки и плода. Отмеченные недостоверные различия между ними по другим параметрам возможно связаны с маленькими размерами групп. Также, возможно наличие

переходных форм между ними. Отмечено важное значение толщины плодоножки при разграничении групп. Достоверные различия между крупноплодными фенотипами от мелко- и среднеплодных говорит о его генетически обусловленной связи с крупноплодностью.

Таблица 1. Итоги однофакторного дисперсионного и апостериорного анализа с группирующей переменной – кластеры

Table 1. Results of ANOVA and post hoc analysis with a grouping variable – clusters

Признаки Traits	Между SS	Внутри SS	F	p	η^2 , %	Критерий Тьюки Tukey test		
	Between SS (df=2)	Within SS (df=27)				1/2	1/3	2/3
FST	17,00	12,00	19,12	0,0000	58,6***	***	—	**
FL	15,65	13,35	15,82	0,0000	54,0***	**	**	—
FW	19,12	9,88	26,12	0,0000	65,9***	***	***	—
FT	17,63	11,37	20,92	0,0000	60,8***	***	**	*
FM	19,14	9,86	26,19	0,0000	66,0***	***	**	*
PL	16,13	12,87	16,91	0,0000	55,6***	*	***	—
PW	15,88	13,12	16,34	0,0000	54,8***	*	***	—
PT	15,12	13,88	14,70	0,0000	52,1***	—	***	—
PM	19,07	9,93	25,94	0,0000	65,8***	*	***	—
SL	9,69	19,31	6,78	0,0041	33,4**	—	**	—
SW	12,96	16,04	10,91	0,0003	44,7***	—	***	—
ST	11,32	17,68	8,65	0,0013	39,0**	—	**	—
SM	16,29	12,71	17,30	0,0000	56,2***	—	***	—

Примечание: η^2 , % – компоненты дисперсии; уровни значимости * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; прочерк – отсутствие достоверных различий

Note: η^2 , % – components of variance; significance levels * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$; line – no significant differences

Сравнительный анализ выделенных кластеров по описательным статистикам также подтвердил результаты анализа К-средних, а именно, различия между кластерами наиболее существенны по линейным и весовым признакам плода и семени (табл. 2). Например, масса мякоти в кластере 2 составила в среднем 6,1 г, а в кластере 1 – 3,6 г. Диаметр плодоножки у крупноплодных составляет

почти 1 мм (0,91 мм), а у мелкоплодных в среднем 0,66 мм.

Анализ изменчивости по коэффициенту вариации (CV) на внутрикластерном уровне показал, что наиболее стабильными признаками оказались линейные признаки плода, косточки и семени, за исключением толщины ножки (таблица 2). Весовые признаки характеризовались средним уровнем варьирования.

Таблица 2. Сравнительная характеристика выделенных кластеров по признакам плода алычи на Гунибском плато
Table 2. Comparative characteristics of clusters identified according to the characteristics of the cherry plum fruit on the Gunib plateau

Признаки Traits	Кластеры / Clusters						Σ (n=300)	
	1 (n=160)		2 (n=40)		3 (n=100)			
	X $\pm$ Sx	CV,%	X $\pm$ Sx	CV,%	X $\pm$ Sx	CV,%	X $\pm$ Sx	CV,%
FST	0,66 $\pm$ 0,005	10,0	0,91 $\pm$ 0,016	11,3	0,72 $\pm$ 0,012	17,2	0,71 $\pm$ 0,007	17,3
FL	19,7 $\pm$ 0,11	7,0	22,6 $\pm$ 0,19	5,2	21,3 $\pm$ 0,12	5,5	20,6 $\pm$ 0,10	8,1
FW	18,1 $\pm$ 0,09	6,0	21,6 $\pm$ 0,27	8,0	20,1 $\pm$ 0,11	5,4	19,2 $\pm$ 0,10	9,2
FT	18,3 $\pm$ 0,10	7,0	21,9 $\pm$ 0,23	6,6	19,9 $\pm$ 0,11	5,6	19,3 $\pm$ 0,10	9,2
FM	3,6 $\pm$ 0,05	18,1	6,1 $\pm$ 0,19	20,1	4,6 $\pm$ 0,07	14,2	4,3 $\pm$ 0,07	26,5
PL	12,9 $\pm$ 0,07	7,1	14,3 $\pm$ 0,17	7,7	14,6 $\pm$ 0,08	5,7	13,7 $\pm$ 0,07	8,8
PW	9,2 $\pm$ 0,05	7,3	10,3 $\pm$ 0,13	7,8	10,5 $\pm$ 0,06	5,9	9,8 $\pm$ 0,05	9,4
PT	6,8 $\pm$ 0,05	8,4	7,3 $\pm$ 0,05	4,8	7,8 $\pm$ 0,05	6,9	7,2 $\pm$ 0,04	10,0
PM	0,42 $\pm$ 0,005	16,0	0,57 $\pm$ 0,017	18,3	0,62 $\pm$ 0,009	15,1	0,51 $\pm$ 0,007	24,8
SL	9,6 $\pm$ 0,06	8,0	10,2 $\pm$ 0,14	8,6	10,6 $\pm$ 0,08	7,1	10,1 $\pm$ 0,05	9,0
SW	5,9 $\pm$ 0,05	9,8	6,3 $\pm$ 0,06	5,5	6,7 $\pm$ 0,04	5,4	6,2 $\pm$ 0,04	9,9
ST	4,7 $\pm$ 0,04	9,8	4,7 $\pm$ 0,07	10,0	5,4 $\pm$ 0,05	9,2	4,9 $\pm$ 0,03	11,5
SM	0,13 $\pm$ 0,002	20,4	0,14 $\pm$ 0,003	12,8	0,18 $\pm$ 0,003	16,8	0,15 $\pm$ 0,002	24,7

В заключение стоит отметить, что между кластерами наблюдаются различия по степени скоррелированности признаков внутри кластеров. В целом в кластерах 1 и 3 выше скоррелированность признаков, по сравнению с кластером 2, где отмечены слабые зависимости между признаками плода и косточки.

Выделенный кластеры можно классифицировать от условно «дикого» (кластер 1) до «культурного» (кластер 2), где третий кластер является «переходной».

В Гунибской популяции также оценено фенотипическое разнообразие по качественным

признакам плода. Форма плода очень часто используется в качестве основного признака при описании сортов. Она, как правило, мало варьирует внутрикритерно. По форме плода выделено 4 группы растений (табл. 3) при этом подавляющее большинство имело овальную (80 %) форму, на округлых приходится (10 %), единично встречается яйцевидная (6,7 %) и удлинено-овальная (3,3 %). По размерам плода подавляющее большинство отнесено к очень мелким (66,7 %) и мелким (30 %), с относительно средними размерами (8–10 г) были обнаружены единичные особи. По окраске кожицы выделено три группы: с желтой (56,7 %) и красной (43,3 %), реже розовой (6,7 %). Не отмечено разнообразия по окраске мякоти плода, все генотипы имеют желтую окраску. По вкусу плода кислые (53,3 %) кисло-сладкие (40 %), редко сладкие (6,7 %). В целом косточки не отделяются от мякоти (70 %), у трети образцов она трудная (30,0 %).

Большинство растений в данной популяции имеет овальную (50 %) реже удлинено-овальную

(23,3 %) и яйцевидную (20 %) форму косточки. Размеры косточек, как и плодов в основном очень мелкие (50 %) и мелкие (43,3 %) с узкоокруглыми верхушками и основаниями, чаще толстые косточки и узкими межребренными пространствами. Киль косточки почти у всех слабо выражен, с гладкими боковыми ребрами. Поверхность косточки у многих почти гладкая.

Проведенный кластерный анализ (UPGMA) 29 качественных признаков плода популяции алычи в условиях Гунибского плато показал низкие различия внутри популяции (рис. 3). Из общей массы особей выделился образец №19 с уникальным сочетанием признаков. Характерными его особенностями являлись округлый ассиметричный желтый плод с розовым румянцем, яйцевидной косточкой с хорошо выраженным килем и широкими ребрами. Также выделяется образец №24 с относительно большими размерами плода с розовой окраской и красным румянцем, сладкой мякотью и мелкой косточкой, возможно имеющий культивированное происхождение.

Таблица 3. Характеристика гунибской популяции *P. divaricata* по качественным признакам плода

Table 3. Characteristics of the Gunib population of *P. divaricata* based on qualitative characteristics of the fruit

Признак Trait	Градация Gradation	%	Признак Trait	Градация Gradation	%
длина плодоножки fruit-stalk thickness length	очень короткая very short	36,7	вкус мякоти taste of flesh	сладкая / sweet	6,7
	короткая / short	53,3		кисло-сладкая sweet-sour	40,0
	средняя / average	10,0		кислая / sour	53,3
толщина плодоножки fruit-stalk thickness	тонкая / thin	90,0	отделяемость косточки adherence of stone to flesh	не отделяется / absent	70,0
	средняя / average	10,0		отделяется плохо very weak	30,0
форма плода fruit shape	удлинено-овальная oblong	3,3	форма косточки shape of stone	удлинено-овальная oblong	23,3
	овальная / elliptic	80,0		овальная / elliptic	50,0
	округлая / circular	10,0		яйцевидная / ovate	20,0
	яйцевидная ovate	6,7		обратнойяйцевидная obovate	6,7
размер плода fruit size	очень мелкий very small	66,7	размер косточки size of stone	очень мелкая / very small	50,0
	мелкий / small	30,0		мелкая / small	43,3
	средний / average	3,3		средняя / average	6,7
Симметричность symmetry	симметричные symmetrical	76,7	окраска свежей косточки colouring fresh stone	кремовая / creamy	6,7
	ассиметричные asymmetrical	23,3		светло-коричневая light-brown	86,7
форма верхушки плода fruit tip shape	вдавленная depressed	33,3	форма верхушки косточки shape of stone top	коричневая / brown	6,7
	плоская / truncate	46,7		широкоокруглая oblate	20,0
	овальная / rounded	16,7		узкоокруглая / narrow	63,3
форма основания плода fruit base shape	заостренная / acute	3,3	форма основания косточки shape of stone base	заостренная / acute	16,7
	вдавленная depressed	26,7		широкоокруглая oblate	6,7
	округлая / rounded	73,3		узкоокруглая / narrow	63,3
глубина ямки hole depth	мелкая / small	23,3	глубина косточки shape of stone base	вытянутое / oblong	26,7
	средняя / average	76,7		сильновытянутое very oblong	3,3
глубина брюшного шва ventral suture depth	отсутствует / raised	96,7	утолщенность косточки thickness	уплощенная / thin	3,3
	слаборазвитая slightly sunken	3,3		среднеполная / medium	43,3

цвет кожицы ground colour of skin	желтая / yellow	56,7	толстая / thick	53,3
	розовая / pink	6,7		53,3
	красная / red	43,3		53,3
покровная окраска pattern of over colour	отсутствует / absent	60,0	узкая / narrow	26,7
	розовая / pink	16,7	средняя / medium	20,0
	красная / red	6,7	малая / low	43,3
	бордовая /dark-red	16,7	средняя / medium	40,0
	отсутствует absent	60,0	большая / large	16,7
размер румянца relative area of over colour	маленький / small	26,7	выраженность киля	слабая / weak
	средний / average	10,0	тип боковых ребер	средняя / medium
	большой / large	3,3	киля	сильная / strong
	не отделяется absent	73,3	тип боковых ребер	бороздчатые / sulcate
отделяемость кожицы adherence of flesh to skin	отделяется плохо very weak	26,7	характер киля	гладкие / smooth
	однотипная homotypic	96,7	киля	острый / sharp
окраска полости hollow colour	розовая / pink	3,3	тип боковых ребер	тупой / obtuse
	средняя / medium	76,7	характер киля	гладкая / smooth
консистенция мякоти firmness of flesh	плотная / firm	23,3	поверхность косточки	почти гладкая slightly bumpy
			рельеф поверхности	мелкоямчатая / foveolate

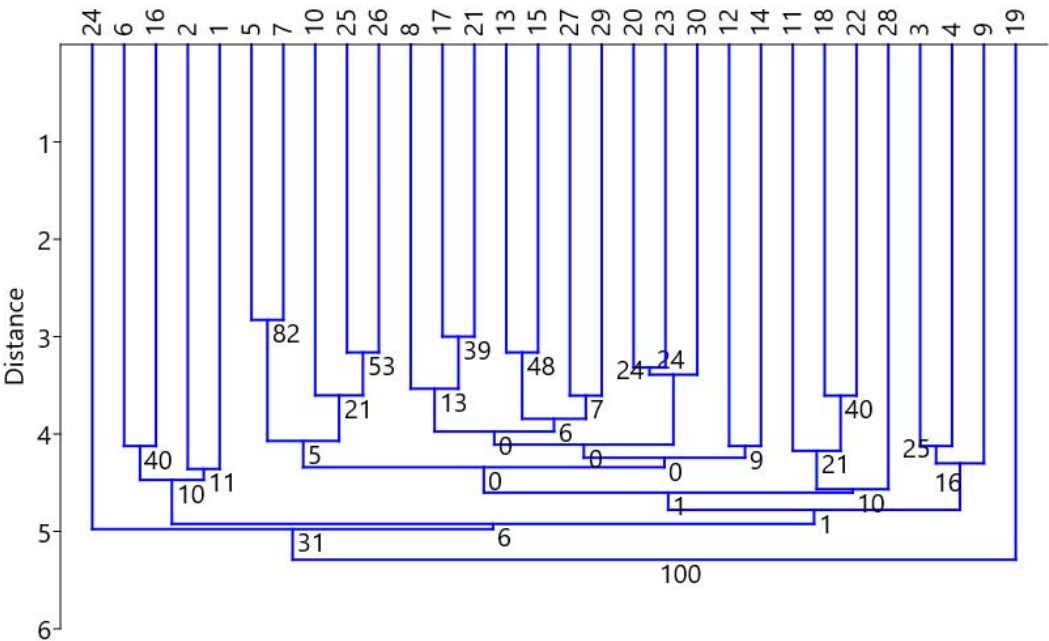


Рисунок 3. Кластеризация фенотипического сходства особей алычи методом UPGMA

Figure 3. Clustering of phenotypic similarity of cherry plum individuals using the UPGMA method

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ внутривидовой изменчивости по выявлению латентных (скрытых) групп особей популяции на основе кластеризации, многомерного шкалирования и метода К-средних по количественным признакам плода, косточки и семени показал наличие морфологической дифференциации особей на три кластера (группы).

В первый кластер вошли особи с низкими значениями по всем информативным признакам, второй кластер образовали особи с самыми крупными размерами плода и мякоти, толщине плодоножки, при этом значения косточки и семени средние-мелкие, в третий кластер вошли особи со средними по размеру плода и высокими значениями косточки и семени.

Результаты однофакторного дисперсионного анализа выявило достоверные и высокие различия между кластерами по всем учетным признакам.

Попарное сравнение выделенных групп особей по критерию Тьюки показал достоверные различия между всеми группами по толщине плода и массе мякоти. Наибольшие различия между группами отмечены для кластеров 1 и 3. Отмечено существенное значение толщины плодоножки для выделения крупноплодных форм, что может иметь практическое значение для селекции.

Отмеченная популяция характеризуется низким фенотипическим варьированием по качественным признакам с преобладанием очень мелких (до 5 г) плодов (66,7 %) с овальной формой

плода (80 %) и желтой окраской кожицы (56,6 %) без румянца (60 %), по вкусу кислые и кисло-сладкие (93,3 %), в основном очень мелкими и овальными косточками (50 %). Выделены генотипы как источники ценных признаков.

Методы кластерного анализа (UPGMA) и многомерного шкалирования (PCoA) подтверждают низкие различия внутри популяции по фенетическому разнообразию плодов. Полученные данные могут свидетельствовать о длительности существования и изолированности гунибской популяции.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Юшев А.А., Орлова С.Ю. Дикорастущие виды вишен Кавказа, Центральной Азии и Дальнего Востока и их использование в селекции // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019. Т. 180. N 3. С. 59–62. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-3-59-62>
2. Ковалев Н.В. Экологическая дифференциация алычи – *Prunus cerasifera* Ehrh. (s. l. Kov.) // Доклады Академии наук СССР. 1939. Т. 23. С. 285–288.
3. Ковалев Н.В. Алыча в природе, культуре и селекции. Ташкент: Изд-во Акад. наук УзССР, 1955. 212 с.
4. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. 2-е изд. М.Л.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 5: Rosaceae – Leguminosae. 455 с.
5. Еремин Г.В. Алыча. М.: Колос, 1969. 168 с.
6. Бахтеев Ф.Х. Важнейшие плодовые растения. М.: Просвещение, 1970. 351 с.
7. Лунева Н.Н. Виды алычи флоры СССР, их систематика и география. Дисс. канд. биол. наук. Л., 1985. 242 с.
8. Витковский В.Л. Плодовые растения мира. СПб-М.-Краснодар: Лань, 2003. 592 с.
9. Магомедмирзаев М.М. Пути выявления и использования генетических ресурсов высших растений // Журнал общей генетики. 1978. Т. 3. С. 130–168.
10. Солбринг О., Солбринг Д. Популяционная биология и эволюция. М.: Мир, 1982. 488 с.
11. Williams G.C. Retrospect on modular organism // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. 1986. V. 313. N 1159. pp. 245–250.
12. Анатов Д.М. Изменчивость морфологических признаков генеративного побегов природных популяций *Psathyrostachis daghestanica* (Alexeenko) Nevski // Материалы XIV Международной конференции «Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России», Махачкала, 5-7 ноября, 2012. С. 284–285.
13. Мусаев А.М., Раджабов Г.К., Алиев А.М., Исламова Ф.И. Экспериментальное изучение структуры изменчивости природных популяций *Origanum vulgare* L. из Горного Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2023. Т. 18. N 3. С. 81–94. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-3-81-94>
14. Абакарова Б.А., Асадулаев З.М. Внутрипопуляционная изменчивость признаков *Rosa oxyodon* Boiss. на Гунибском плато // Юг России: экология, развитие. 2008. Т. 3. N 4. С. 42–46.
15. Гриценко Л.А. Изменчивость количественных признаков в природных популяциях алычи (*Prunus divaricata* Led.) в Дагестане. Дисс. канд. биол. наук. Ленинград: ЛГУ, 1989. 154 с.
16. Витковский В., Мельникова К., Гаврилина Э., Корнейчук В. Широкий унифицированный классификатор СЭВ рода *Prunus* L.: ВИР, 1988. 36 с.
17. UPOV. *Prunus* L. TG/187/2. International Union for Protection of new Varieties of Plants. Geneva, 2014. 30 p.
18. Смирнов А.В., Исачкин А.В., Панкина Л.К. Моделирование в биологии и сельском хозяйстве: уч. пособие. Издание 3-е исправленное. М.: РГАУ-МСХА, 2015. 153 с.
19. Исачкин А.В., Крючкова В.А. Использование многомерных статистических методов для фенетической классификации видов яблони (*Malus* Mill) // АгроЭкоИнфо. 2016. N 3(25). С. 1–7.

REFERENCES

1. Yushev A.A., Orlova S.Yu. Wild sour cherry species of the Caucasus, Central Asia and the Far East and their use in breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*, 2019, vol. 180, no. 3, pp. 59–62. (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-3-59-62>
2. Kovalev N.V. Ecological differentiation of cherry plum – *Prunus cerasifera* Ehrh. (s. l. Kov.). *Doklady Akademii nauk SSSR* [Reports of the USSR Academy of Sciences]. 1939, vol. 23, pp. 285–288. (In Russian)
3. Kovalev N.V. *Alycha v prirode, kul'ture i selektsii* [Cherry plum in nature, culture and selection]. Tashkent, Academy of Sciences of the Uzbek SSR Publ., 1955, 212 p. (In Russian)
4. Grossgeim A.A. *Flora Kavkaza. 2-e izd. Rosaceae – Leguminosae* [Flora of the Caucasus. 2nd ed. Rosaceae – Leguminosae]. Moscow- Leningrad, USSR Academy of Sciences Publ., 1952, vol. 5, 455 p. (In Russian)
5. Eremin G.V. *Alycha* [Cherry plum]. Moscow, Kolos Publ., 1969, 168 p. (In Russian)
6. Bakhteev F.Kh. *Vazhneyshiy plodovyye rasteniya* [The most important fruit plants]. Moscow, Prosveshchenie Publ., 1970. 351 p. (In Russian)
7. Luneva N.N. *Vidy alychi flory SSSR, ikh sistematika i geografiya* [Types of cherry plum in the USSR flora, their taxonomy and geography]. Diss. Ph.D. biol. Sci. Leningrad, 1985, 242 p. (In Russian)
8. Vitkovskiy V.L. *Plodovyye rasteniya mira* [Fruit plants of the world]. St. Petersburg-Moscow-Krasnodar, Lan' Publ., 2003, 592 p. (In Russian)
9. Magomedmirzaev M.M. Ways to identify and use genetic resources of higher plants. *Zhurnal obshchey genetiki* [Journal of General Genetics]. 1978, vol. 3, pp. 130–168. (In Russian)
10. Solbring O., Solbring D. *Populyatsionnaya biologiya i evolyutsiya* [Population biology and evolution]. Moscow, Mir Publ., 1982, 488 p. (In Russian)
11. Williams G.C. Retrospect on modular organism. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.* 1986, vol. 313, no. 1159, pp. 245–250.
12. Anatov D.M. Izmenchivost' morfologicheskikh priznakov generativnogo pobega prirodnikh populyatsiy *Psathyrostachis daghestanica* (Alexeenko) Nevski [Variability of morphological characters of generative shoots of natural populations of *Psathyrostachis daghestanica* (Alexeenko) Nevski]. *Materialy XIV Mezhdunarodnoy konferentsii «Biologicheskoye raznoobrazie Kavkaza i Yuga Rossii», Makhachkala, 5-7 noyabrya 2012* [Proceedings of the XIV International Conference “Biological Diversity of the Caucasus and Southern Russia”, Makhachkala, November 5-7, 2012]. Makhachkala, 2012, pp. 284–285. (In Russian)
13. Musaev A.M., Radzhabov G.K., Aliyev A.M., Islamova F.I. Experimental study of the structure of variability of natural populations of *Origanum vulgare* L. from mountainous Dagestan, Russia. *South of Russia: ecology,*

development, 2023, vol. 18, no. 3, pp. 81–94. (In Russian)
<https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-3-81-94>
14. Abakarova B.A., Asadulaev Z.M. Intropopulation variability of *Rosa oxyodon* Boiss. indications on Gunib Plateau. *South of Russia: ecology, development*, 2008, vol. 3, no. 4, pp. 42–46. (In Russian)
15. Gritsenko L.A. *Izmenchivost' kolichestvennykh priznakov v prirodnykh populyatsiyakh alychi (Prunus divaricata Led.) v Dagestane* [Variability of quantitative traits in natural populations of cherry plum (*Prunus divaricata* Led.) in Dagestan]. Diss. Ph.D. biol. Sci. Leningrad, Leningrad State University, 1989, 154 p. (In Russian)
16. Vitkovskiy V., Melnikova K., Gavrilina E., Korneychuk V. *Shirokiy unifitsirovanny klassifikator SEV roda Prunus L.* [Wide unified classifier of the CMEA genus *Prunus* L.]

Leningrad, All-Russian Institute of Plant Genetic Resources named after N.I. Vavilov Publ., 1988, 36 p. (In Russian)
17. UPOV. *Prunus* L. TG/187/2. International Union for Protection of new Varieties of Plants. Geneva, 2014. 30 p.
18. Smiryaev A.V., Isachkin A.V., Pankina L.K. *Modelirovaniye v biologii i sel'skom khozyaystve: uchebnoye posobiye* [Modeling in biology and agriculture: tutorial textbook]. Moscow, Russian State Agrarian University - Moscow Agricultural Academy Publ., 2015, 3rd edition revised, 153 p. (In Russian)
19. Isachkin A.V., Kryuchkova V.A. Use of multivariate statistical methods for phenetic classification of apple tree species (*Malus* Mill). *AgroEkoInfo* [AgroEcoInfo]. 2016, no. 3(25), pp. 1–7. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Джалалудин М. Анатов собрал, обработал и проанализировал результаты. Автор написал рукопись и несет ответственность при обнаружении плагиата и самоплагиата или других неэтических проблем.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Dzhalaludin M. Anatov collected, processed and analysed the results. The author wrote the manuscript and is responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Джалалудин М. Анатов / Dzhalaludin M. Anatov <http://orcid.org/0000-0002-6725-4086>

Генетические мутации, ассоциированные с тяжелым течением респираторных заболеваний

Алексей Д. Мошкин¹, Кристина А. Столбунова¹, Алина Д. Мацвай², Олеся В. Охлопкова¹

¹НИИ вирусологии Федерального исследовательского центра фундаментальной и трансляционной медицины (ФИЦ ФТМ), Новосибирск, Россия

²Центр стратегического планирования и управления медико-биологическими рисками здоровью Федерального медико-биологического агентства (ФГБУ «ЦСП» ФМБА России), Москва, Россия

Контактное лицо

Алексей Д. Мошкин, младший научный сотрудник, лаборатория геномики и эволюции вирусов, Федеральный Исследовательский Центр Фундаментальной и Трансляционной Медицины (ФИЦ ФТМ); 630060 Россия, г. Новосибирск, ул. Тимакова 2.
Тел. +7 (906) 908 82-45
Email alex.moshkin727@gmail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1182-8247>

Формат цитирования

Мошкин А.Д., Столбунова К.А., Мацвай А.Д., Охлопкова О.В. Генетические мутации, ассоциированные с тяжелым течением респираторных заболеваний // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 28-40.
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-3

Получена 22 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 14 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель: выполнить анализ существующих данных о влиянии мутаций в геноме человека на патогенез респираторных вирусных инфекций и обсуждение их значимости для клинической практики. Основные задачи включают описание механизмов генетических мутаций, рассмотрение примеров генов и мутаций, влияющих на восприимчивость и тяжесть заболеваний, а также оценку перспектив генетического тестирования и персонализированной медицины.

Исследование генетических факторов, влияющих на вирусные респираторные инфекции, показывает значительное влияние мутаций на течение и исход заболеваний. Например, ген IFITM3, важный для ограничения репликации вируса гриппа, и его полиморфизм rs12252-C ассоциируются с тяжелыми формами гриппа. Аналогично, мутации в TLR7 связаны с тяжелыми формами COVID-19, особенно у мужчин. Такие данные подтверждают важность генетического тестирования для выявления лиц с повышенным риском тяжелых инфекций и подчеркивают потенциал персонализированной медицины в улучшении исходов лечения. Важно также учитывать взаимодействие генетических факторов с экологическими и социальными детерминантами здоровья.

В обзоре рассмотрены генетические факторы, влияющие на восприимчивость к вирусным респираторным инфекциям и тяжесть течения заболеваний. Показано, что генетические мутации могут существенно влиять на патогенез и течение инфекций. Подчеркнута важность интеграции генетических данных в клиническую практику для повышения эффективности диагностики, прогнозирования и лечения.

Ключевые слова

Генетические мутации, респираторные инфекции, вирусы, патогенез, тяжесть заболевания, вирус гриппа, COVID-19.

Genetic mutations associated with severe respiratory diseases

Alexey D. Moshkin¹, Kristina A. Stolbunova¹, Alina D. Matsvay² and Olesia V. Ohlopkova¹

¹Research Institute of Virology, Federal Research Centre of Fundamental and Translational Medicine, Novosibirsk, Russia

²Centre for Strategic Planning and Management of Biomedical Health Risks» of the Federal Medical and Biological Agency (Centre for Strategic Planning of the Federal Medical and Biological Agency), Moscow, Russia

Principal contact

Alexey D. Moshkin, Junior Researcher, Laboratory of Virus Genomics and Evolution, Federal Research Centre for Fundamental and Translational Medicine; 2 Timakova St, Novosibirsk, Russia 630060.

Tel. +7 (906) 908 82-45

Email alex.moshkin727@gmail.com

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-1182-8247>

How to cite this article

Moshkin A.D., Stolbunova K.A., Matsvay A.D., Ohlopkova O.V. Genetic mutations associated with severe respiratory diseases. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):28-40. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-3

Received 22 August 2024

Revised 14 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To analyze existing data on the impact of mutations in the human genome on the pathogenesis of respiratory viral infections and to discuss their relevance to clinical practice. The primary objectives include describing the mechanisms of genetic mutations, reviewing examples of genes and mutations that affect susceptibility and disease severity and evaluating the prospects for genetic testing and personalized medicine.

Research on genetic factors influencing viral respiratory infections demonstrates the significant impact of mutations on disease progression and outcomes. For instance, the IFITM3 gene, which plays a crucial role in limiting influenza virus replication, along with its rs12252-C polymorphism, is linked to severe cases of influenza. Similarly, mutations in the TLR7 gene are associated with severe manifestations of COVID-19, particularly in males. These findings underscore the importance of genetic testing to identify individuals at heightened risk for severe infections and emphasize the potential of personalized medicine to enhance patient outcomes. Additionally, it is essential to consider the interplay between genetic factors and environmental as well as social determinants of health.

This review examines the genetic factors that influence susceptibility to viral respiratory infections and the severity of disease progression. It demonstrates that genetic mutations can significantly affect the pathogenesis and course of these infections. The importance of integrating genetic data into clinical practice to enhance the efficiency of diagnosis, prognosis and treatment is emphasized.

Key Words

Genetic mutations, respiratory infections, viruses, pathogenesis, disease severity, influenza virus, COVID-19.

ВВЕДЕНИЕ

Респираторные инфекции остаются одной из главных причин заболеваемости и смертности во всем мире. Вирусные инфекции, такие как грипп, респираторно-синциальный вирус (далее – РСВ), коронавирусы (включая SARS-CoV-2, вирус, вызывающий COVID-19), оказывают значительное влияние на здоровье человека [1]. Влияние этих инфекций варьируется от легких симптомов до тяжелых состояний, требующих госпитализации и интенсивной терапии [2].

Исследования последних лет подчеркивают важность генетических факторов в определении восприимчивости к инфекционным заболеваниям вирусной этиологии и тяжести их течения. Понимание генетической предрасположенности к этим заболеваниям является важным фактором при разработке более эффективных стратегий диагностики, профилактики и лечения пациентов.

Респираторные инфекции представляют собой одну из наиболее значимых проблем в области общественного здравоохранения, особенно в условиях пандемий [3]. Например, пандемия COVID-19, вызванная коронавирусом SARS-CoV-2, наглядно продемонстрировала, насколько разрушительными могут быть респираторные вирусные инфекции.

Респираторные инфекции оказывают значительную нагрузку на системы здравоохранения, экономику и общество в целом. Они могут вызывать как острые, так и хронические заболевания дыхательной системы, приводя к долгосрочным последствиям для здоровья [4]. Важно также учитывать, что некоторые группы населения, включая пожилых людей, детей и лиц с ослабленной иммунной системой, более уязвимы к тяжелым формам этих инфекций [5].

На протяжении последних десятилетий было проведено множество исследований, посвященных роли генетических факторов в развитии респираторных инфекций. Например, исследования, связанные с пандемией H1N1 2009 года, показали, что генетическая предрасположенность играет важную роль в определении индивидуальной восприимчивости к гриппу и тяжести его течения. В частности, были выявлены ассоциации между полиморфизмами в генах, кодирующих компоненты иммунной системы, и повышенной восприимчивостью к вирусу [6–8].

Подобные исследования проводились и в отношении других вирусных респираторных инфекций. В частности, генетические исследования пациентов с тяжелыми формами COVID-19 выявили генетические вариации, которые могут способствовать более тяжелому течению болезни [9]. Учитывая это, ученые из Университетской клиники Бонна и Боннского университета в сотрудничестве с другими исследовательскими группами из Германии, Нидерландов, Испании и Италии провели исследование значительной группы пациентов, порядка 10 тысяч. Они подтвердили центральную и уже известную роль гена TLR7 в тяжелом течении заболевания у мужчин, но также смогли найти доказательства вклада этого гена в течение заболевания у женщин. Кроме того, им удалось показать, что генетические изменения в трех других генах иммунной системы, IFNAR2, IFIH1, и TBK1 способствуют развитию тяжелой формы COVID-19 [10]. Эти данные подчеркивают важность дальнейших исследований для понимания механизмов генети-

ческой предрасположенности к респираторным инфекциям и разработки эффективных методов их профилактики и лечения.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. Генетические мутации и их влияние на тяжесть течения респираторных заболеваний

Генетические мутации представляют собой изменения в последовательности ДНК, которые могут происходить по различным причинам, включая ошибки в процессе репликации ДНК, воздействие мутагенных факторов окружающей среды (например, радиации или химических веществ) и вирусные инфекции [11]. Мутации могут быть точечными (замена одного нуклеотида на другой), делециями (удаление одной или нескольких пар нуклеотидов), вставками/инсерциями (вставка дополнительных нуклеотидов), а также сложными перестройками хромосом [12].

В контексте респираторных инфекций, наиболее важны мутации, которые влияют на гены, связанные с иммунной системой и ответом организма на инфекцию [13]. Например, мутации в генах, кодирующих рецепторы распознавания патогенов (например, TLR, RIG-I), могут изменять способность клеток иммунной системы обнаруживать и реагировать на вирусные частицы [14].

Генетические изменения могут влиять как на врожденный, так и на адаптивный иммунитет [15]. Врожденный иммунитет обеспечивает первую линию защиты, включающую барьерные функции эпителиальных клеток, а также деятельность фагоцитов и NK-клеток [16]. Адаптивный иммунитет включает активацию Т- и В-лимфоцитов, которые обеспечивают специфический ответ на инфекцию и долгосрочную иммунологическую память [17].

Респираторные вирусные инфекции могут быть вызваны различными патогенами, включая вирусы гриппа (Influenza), коронавирусы (SARS-CoV, MERS-CoV, SARS-CoV-2), РСВ, аденовирусы, риновирусы и многие другие [18]. Каждый из этих вирусов имеет свои особенности патогенеза и клинической картины, однако существуют и общие механизмы, лежащие в основе развития респираторных инфекций [19].

Патогенез вирусных респираторных инфекций включает несколько ключевых этапов [20]:

1. Вход и первичная адгезия: возбудители респираторных заболеваний обычно проникают в организм через слизистые оболочки дыхательных путей. После этого они прикрепляются к поверхностным клеткам, используя специфические рецепторы на клеточной мембране.

2. Вход в клетки и репликация: после адгезии вирусные частицы проникают в клетки, где начинается процесс репликации вирусного генома. В зависимости от типа вируса, репликация может происходить в цитоплазме или ядре клетки.

3. Синтез вирусных белков и сборка новых вирусных частиц: В клетке хозяина синтезируются вирусные белки, которые затем собираются в новые вирусные частицы. Этот процесс может нарушать нормальную функцию клетки и приводить к её гибели.

4. Выход вирусных частиц и распространение инфекции: Новые вирусные частицы выходят из инфицированных клеток и распространяются на

соседние клетки, вызывая дальнейшее распространение инфекции по дыхательным путям.

Иммунная система организма отвечает на вирусную инфекцию активацией врожденных и адаптивных иммунных механизмов [21]. Врожденный иммунитет обеспечивает быструю, но неспецифическую защиту, тогда как адаптивный иммунитет обеспечивает более специфический и долговременный ответ, включающий выработку антител и активацию цитотоксических Т-лимфоцитов.

2. Генетические факторы, влияющие на восприимчивость к респираторным инфекциям

Генетические факторы могут играть существенную роль в уязвимости организма к респираторным вирусным инфекциям [22]. За последние десятилетия проведено множество исследований, направленных на выявление конкретных генетических детерминант, влияющих на вероятность заражения вирусами, такими как грипп, коронавирусы и другие. В этих исследованиях использованы методы геномного секвенирования вирусных и человеческих геномов, геномного ассоциативного анализа (GWAS), а также функциона-

льные исследования, направленные на понимание механизмов взаимодействия вируса и хозяина [23–30].

Одним из первых генов, привлечших внимание исследователей, был IFITM3 (интерферон-индуцируемый трансмембранный белок), связанный с врожденным иммунным ответом [24]. Исследование Zhang и соавторов показало, что полиморфизм rs12252-C в этом гене значительно повышает восприимчивость к вирусу гриппа. Анализируя данные пациентов, госпитализированных с тяжелыми формами гриппа, ученые обнаружили, что этот вариант гена ассоциируется с более высокой вирусной нагрузкой и худшими клиническими исходами [24].

Исследования, направленные на изучение коронавирусной инфекции, выявили важную роль генов HLA [25]. В частности, исследование Nguyen и соавторов продемонстрировало, что аллель HLA-B*46:01 ассоциирован с повышенной восприимчивостью к SARS-CoV и SARS-CoV-2. Эти результаты были подкреплены анализом данных пациентов из разных стран, что подтверждает значимость HLA-генов в иммунном ответе на коронавирусную инфекцию [25].

Таблица 1. Генетические детерминанты, влияющие на уязвимость к респираторным вирусным инфекциям
Table 1. Genetic determinants influencing susceptibility to respiratory viral infections

Ген Gene	Детерминанта Determinant	Влияние Impact	Источник References
IFITM3	rs12252-C, rs34481144	Повышенная восприимчивость к гриппу Increased susceptibility to influenza	24
TLR3	L412F, rs3775291	Повышенная восприимчивость к гриппу и герпесу Increased susceptibility to influenza and herpes	28
HLA-B	*46:01, *15:03	Повышенная восприимчивость к SARS-CoV и SARS-CoV-2 Increased susceptibility to SARS-CoV and SARS-CoV-2	25
OAS1	rs10774671	Снижение противовирусной активности при COVID-19 Decreased antiviral activity with COVID-19	34
TLR7	c.2129_2132del, c.2383G>T	Нарушение ответа IFN при COVID-19 Impaired IFN response in COVID-19	10
MBL2	A/O и O/O	Увеличение восприимчивости к вирусным инфекциям Increased susceptibility to viral infections	36
DPP4	Полиморфизмы Polymorphisms	Повышенная восприимчивость к MERS-CoV Increased susceptibility to MERS-CoV	63
IL6	rs1800795	Увеличение риска тяжелого течения гриппа Increased risk of severe influenza	45

3. Гены и мутации, связанные с повышенной восприимчивостью к респираторным заболеваниям

IFITM3 (интерферон-индуцируемый трансмембранный белок 3) играет ключевую роль в клеточной защите от вирусов путем блокирования проникновения вирусных частиц в клетки [26]. Полиморфизм rs12252-C изменяет аминокислотную последовательность белка, что приводит к снижению его противовирусной активности. Люди с гомозиготным состоянием по этому аллелю (CC)

имеют значительно повышенную восприимчивость к гриппу по сравнению с гетерозиготами (CT) или носителями дикого типа (TT) [24]. Вариант rs34481144 также ассоциирован с повышенной восприимчивостью, т.к. изменяет уровень экспрессии гена и функциональную активность белка [27].

Ген TLR3 (Toll-подобный рецептор 3) отвечает за распознавание вирусных двуцепочечных РНК и активацию врожденного иммунного ответа через

продукцию интерферонов типа I [28]. Полиморфизмы L412F и rs3775291 изменяют способность рецептора распознавать вирусные РНК и активировать сигналинг [29]. Это приводит к снижению продукции интерферонов и, соответственно, повышенной восприимчивости к респираторным вирусным инфекциям, что позволяет вирусам легче распространяться и вызывать заболевания [30].

Гены главного комплекса гистосовместимости (HLA) играют ключевую роль в презентации вирусных антигенов Т-клеткам, что является важным фактором для адаптивного иммунного ответа [31]. Аллель HLA-B*46:01 был идентифицирован как маркер повышенной восприимчивости к SARS-CoV-1 и SARS-CoV-2. Механизмы, лежащие в основе этой ассоциации, включают менее эффективную презентацию вирусных пептидов, что замедляет активацию цитотоксических Т-клеток. В результате вирус имеет больше времени для репликации и распространения [32]. Другой аллель, HLA-B*15:03, напротив, демонстрирует более эффективную презентацию вирусных антигенов, что способствует более быстрому и эффективному иммунному ответу, снижая вероятность инфицирования [33].

Ген OAS1 кодирует 2'-5'-олигоаденилат-синтетазу, которая активирует РНКазу L, разрушающую вирусные РНК [34]. Полиморфизм rs10774671 влияет на уровень активности этого фермента. Люди с определенными вариантами этого гена имеют

сниженные уровни активности OAS1, что уменьшает эффективность разрушения вирусных РНК и увеличивает вероятность инфицирования вирусами, такими как COVID-19. Исследования показывают, что этот полиморфизм значительно влияет на восприимчивость к респираторным вирусным инфекциям через изменение антивирусной активности фермента [35].

Ген MBL2 кодирует маннозосвязывающий лектин, который играет важную роль в опсонизации и элиминации патогенов [36]. Полиморфизмы A/O и O/O связаны с низкими уровнями маннозосвязывающего лектина в сыворотке крови, что ослабляет врожденный иммунный ответ и увеличивает восприимчивость к респираторным вирусным инфекциям. Исследования показывают, что низкий уровень MBL2 приводит к сниженной способности иммунной системы распознавать и уничтожать вирусные частицы, что повышает риск заражения различными вирусами, включая грипп и коронавирусы [37].

4. Влияние генетических мутаций на тяжесть течения заболевания

Генетические мутации играют значительную роль в определении тяжести и течения респираторных вирусных инфекций. В ряде случаев генетические вариации усугубляют течение болезни, приводя к более тяжелым симптомам, увеличивая риск осложнений [38].

Таблица 2. Генетические детерминанты, влияющие на тяжесть и течение заболевания

Table 2. Genetic determinants affecting the severity and course of the disease

Ген Gene	Детерминанта Determinant	Влияние Impact	Источник References
IFITM3	rs12252-C	Пониженная экспрессия IFITM3, тяжелое течение гриппа Reduced expression of IFITM3, severe influenza infection	24
TLR3	L412F	Нарушение функции TLR3, тяжелое течение гриппа TLR3 dysfunction, severe course of influenza	28
ACE2	rs2285666, rs4646116	Измененная экспрессия ACE2, тяжелое течение COVID-19 Altered ACE2 expression, severe course of COVID-19	40
TMPRSS2	rs2070788, rs383510	Повышенная экспрессия TMPRSS2, тяжелое течение COVID-19 Elevated expression of TMPRSS2, severe course of COVID-19	41, 42
OAS1	rs10774671, rs1131454	Сниженная активность OAS1, тяжелое течение COVID-19 Reduced OAS1 activity, severe course of COVID-19	34
DPP4	rs2070788	Повышенная экспрессия DPP4, тяжелое течение MERS-CoV Increased DPP4 expression, severe course of MERS-CoV	63
MBL2	Генотип O/O	Пониженная концентрация MBL, тяжелое течение респираторных инфекций Reduced MBL concentration, severe respiratory infections	36
IL6	rs1800795	Повышенная продукция IL-6, тяжелое течение респираторных инфекций Increased IL-6 production, severe respiratory infections	45
CXCL10	rs4508917	Повышенная продукция CXCL10, тяжелое течение COVID-19 Increased production of CXCL10, severe course of COVID-19	46
CCR5	Δ32	Нарушенная функция CCR5, тяжелое течение респираторных инфекций Impaired CCR5 function, severe respiratory infections	47
APOE	ε4	Повышенный риск тяжелого течения COVID-19 Increased risk of a severe course of COVID-19	48
HLA	HLA-A*25:01, HLA-B*27:07, HLA-C*01:02	Повышенный риск тяжелого течения COVID-19 Increased risk of a severe course of COVID-19	25
ADAM17	rs3839024	Повышенная активность ADAM17, тяжелое течение COVID-19 Elevated ADAM17 activity, severe course of COVID-19	49

CDHR3	rs6967330	Тяжелое течение респираторных инфекций, вызванных риновирусом С Severe course of respiratory infections caused by rhinovirus C	50
IL1RN	rs419598	Тяжелое течение аденовирусной инфекции Severe course of adenovirus infection	51
IL10	rs1800896	Повышенная продукция IL-10, тяжелое течение респираторных инфекций Increased IL-10 production, severe respiratory infections	52

Одним из ярких примеров является полиморфизм rs12252-С в гене IFITM3, который существенно влияет на тяжесть течения гриппа [39]. Данная мутация связана с пониженной экспрессией белка IFITM3, играющего ключевую роль в ограничении репликации вируса внутри клеток. Исследование, проведенное Zhang *et al.*, показало, что у населения Китая полиморфизм rs12252-С значительно чаще встречается у пациентов с тяжелыми формами гриппа по сравнению с пациентами с легким течением болезни [24].

Мутация L412F в гене TLR3 также влияет на тяжесть протекания инфекции, ассоциированной с вирусом гриппа [29]. Этот ген кодирует толл-подобный рецептор 3, который распознает вирусные РНК и активирует иммунный ответ. Исследование Croci *et al.* показало, что мутация L412F нарушает функцию TLR3, снижая способность иммунной системы эффективно бороться с вирусом гриппа [29].

Ген ACE2, кодирующий ангиотензин-превращающий фермент 2, который используется вирусом SARS-CoV-2 для проникновения в клетки, также важен. Полиморфизмы rs2285666 и rs4646116 могут влиять на тяжесть COVID-19. Исследование Chen *et al.* продемонстрировало, что эти полиморфизмы связаны с измененной экспрессией ACE2, что может способствовать более тяжелому течению COVID-19. Повышенная экспрессия ACE2, обусловленная этими полиморфизмами, увеличивает вероятность вирусной инвазии и ухудшает клинические исходы [40].

Другим значимым геном является TMPRSS2, кодирующий трансмембранную протеазу серин 2, активирующую S-белок SARS-CoV-2 [41]. Полиморфизмы rs2070788 и rs383510 в этом гене связаны с повышенной тяжестью COVID-19 [42]. Исследование Pandey *et al.* показало, что эти вариации увеличивают экспрессию TMPRSS2, способствуя более эффективной активации вируса и приводя к более тяжелому течению болезни.

Ген OAS1, кодирующий 2'-5'-олигоаденилат синтазу 1, также имеет значение [43]. Полиморфизмы rs10774671 и rs1131454 в этом гене ассоциированы с повышенной тяжестью COVID-19. Исследование Huffman *et al.* показало, что эти вариации снижают активность OAS1, ослабляя иммунный ответ и увеличивая риск тяжелого течения COVID-19.

Ген MBL2, кодирующий манноза-связывающий лектин, согласно имеющимся данным, также может оказывать влияние на тяжесть заболевания респираторными инфекциями. Вариации в этом гене, такие как генотип O/O, связаны с пониженной концентрацией манноза-связывающего лектина в крови и повышенной тяжестью респираторных инфекций [44]. Исследование Eisen *et al.* показало, что люди с генотипом O/O имеют более высокий риск развития тяжелых форм респираторных инфекций, включая пневмонию [44].

Полиморфизм rs1800795 в гене IL6, кодирующем интерлейкин-6, ассоциирован с повышенной тяжестью респираторных инфекций. Исследование Falahi *et al.* выявило, что этот полиморфизм увеличивает продукцию IL-6, что может способствовать чрезмерной воспалительной реакции и ухудшению клинических исходов [45].

Ген CXCL10, кодирующий хемокин, привлекающий иммунные клетки к месту инфекции, также занимает значимое место в предсказании течения респираторного заболевания у людей. Полиморфизм rs4508917 в этом гене связан с повышенной тяжестью COVID-19. Исследование Li *et al.* показало, что этот полиморфизм увеличивает продукцию CXCL10, что может приводить к усиленной воспалительной реакции и повреждению тканей [46].

Мутация Δ32 в гене CCR5, кодирующем рецептор для хемокинов, связана с повышенной тяжестью респираторных инфекций. Исследование Ni *et al.* показало, что люди с данной мутацией имеют более высокий риск тяжелого течения респираторных инфекций из-за нарушенной функции CCR5 [47].

Аллель ε4 гена APOE ассоциирован с повышенной тяжестью COVID-19. Исследование Chen *et al.* показало, что носители аллеля ε4 имеют более высокий риск тяжелого течения COVID-19, вероятно, из-за его влияния на метаболические процессы и воспаление [48].

Гены HLA (человеческий лейкоцитарный антиген) также играют значительную роль в патогенезе. Определенные аллели HLA связаны с тяжестью COVID-19. В частности, HLA-A*25:01, HLA-B*27:07 и HLA-C*01:02 ассоциированы с повышенным риском тяжелого течения заболевания. Исследование Nguyen *et al.* подтвердило эти ассоциации, указывая на важность генетической предрасположенности в иммунном ответе на SARS-CoV-2 [25].

Полиморфизм rs3839024 в гене ADAM17, кодирующем металлопротеиназу, связан с повышенной тяжестью COVID-19. Исследование Jocher *et al.* показало, что этот полиморфизм увеличивает активность ADAM17, способствуя повреждению тканей и ухудшению клинических исходов [49].

Полиморфизм rs6967330 в гене CDHR3, кодирующем кадгерин-сродственный белок 3, ассоциирован с тяжестью заболевания, вызванного риновирусом С. Исследование Bochkov *et al.* показало, что дети с этой мутацией подвержены более тяжелым формам астмы и респираторных инфекций, вызванных риновирусом С [50].

Полиморфизм rs419598 в гене IL1RN, кодирующем антагониста рецептора интерлейкина-1, связан с тяжестью аденовирусной инфекции. Исследование Mesa *et al.* выявило, что этот полиморфизм увеличивает риск тяжелого течения аденовирусной инфекции, что связано с нарушением регуляции воспалительного ответа [51].

Полиморфизм rs1800896 в гене IL10, кодирующем интерлейкин-10, ассоциирован с повышенной тяжестью респираторных инфекций. Исследование Braga et al. показало, что этот полиморфизм приводит к увеличению продукции интерлейкина-10, что может способствовать ухудшению клинических исходов [52].

Таким образом, генетические особенности хозяина могут оказывать значительное влияние как на восприимчивость к инфекциям, так и на тяжесть самого заболевания.

5. Примеры из клинической практики и эпидемиологических исследований

Примеры из клинической практики и эпидемиологических исследований подтверждают значимость генетических факторов в определении тяжести респираторных вирусных инфекций [53]. В одном из исследований [24], проведенном среди китайской популяции, было установлено, что полиморфизм rs12252-C в гене IFITM3 встречается значительно чаще у пациентов с тяжелыми формами гриппа, чем у тех, у кого заболевание протекало в легкой форме. Это указывает на то, что данная мутация может служить предиктором тяжести заболевания и использоваться для идентификации лиц с высоким риском развития осложнений.

Эпидемиологические исследования также выявили значимость генетических факторов. Например, исследование полиморфизмов в гене TMPRSS2 (rs2070788 и rs383510) показало, что данные вариации связаны с повышенной тяжестью COVID-19 [54]. Люди с определенными полиморфизмами в этом гене имеют более высокий риск тяжелого течения COVID-19, что подтверждается данными эпидемиологических наблюдений [55].

Еще одним примером является мутация в гене CDHR3 (rs6967330), которая ассоциируется с повышенной тяжестью респираторных инфекций, вызванных риновирусом С [56]. Клинические наблюдения показали, что дети с этой мутацией чаще страдают от тяжелых форм астмы и респираторных инфекций, что подтверждает значимость генетических факторов в определении клинических исходов [57].

Эти примеры из клинической практики и эпидемиологических исследований подчеркивают важность генетических факторов в определении тяжести и хода респираторных вирусных инфекций. Исследования продолжаются, и новые данные помогают лучше понимать механизмы воздействия генетических мутаций на течение заболеваний, что открывает возможности для разработки более эффективных методов лечения и профилактики.

6. Потенциал генетического тестирования в предсказании риска тяжелого течения заболеваний

Генетическое тестирование предоставляет возможность для раннего выявления лиц с повышенной уязвимостью к респираторным инфекциям и предсказания тяжести их течения [58]. Это особенно важно в условиях пандемий, таких как COVID-19, когда своевременная идентификация групп риска может существенно снизить нагрузку на системы здравоохранения и улучшить исходы лечения [59].

Генетическое тестирование на наличие полиморфизмов в гене IFITM3, таких как rs12252-C, может помочь в выявлении лиц с повышенным риском

тяжелого течения гриппа [60]. Это позволяет проводить более интенсивные профилактические мероприятия, включая вакцинацию и применение противовирусных препаратов у этих пациентов.

Аналогично, генетическое тестирование на мутации в гене TLR7 может использоваться для выявления мужчин с повышенным риском тяжелого течения COVID-19 [61]. Это особенно важно для разработки индивидуальных стратегий лечения и профилактики, направленных на снижение риска тяжелых осложнений.

7. Перспективы персонализированной медицины в лечении респираторных инфекций

Персонализированная медицина, основанная на генетических данных, открывает новые горизонты в лечении респираторных инфекций. Использование генетической информации позволяет подбирать наиболее эффективные противовирусные препараты и разрабатывать таргетные терапевтические подходы [62].

Например, применение ингибиторов DPP4 может быть эффективным у пациентов с MERS-CoV, так как этот вирус использует DPP4 в качестве рецептора для входа в клетки. Исследования показали, что блокирование DPP4 может предотвращать инфекцию клеток MERS-CoV, что открывает перспективы для разработки новых терапевтических подходов на основе ингибиторов DPP4 [63].

Генная терапия также может быть перспективной для лечения респираторных инфекций, особенно у пациентов с генетическими дефектами, влияющими на иммунную систему. Применение методов редактирования генома, таких как CRISPR/Cas9, позволяет корректировать мутации в ключевых генах, восстанавливая нормальную функцию иммунной системы и улучшая исходы лечения [64].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В данном обзоре были рассмотрены современные данные о влиянии мутаций в человеческом геноме на восприимчивость к инфекционным заболеваниям вирусной этиологии и тяжесть их течения. Подчеркнута важность интеграции генетических данных в клиническую практику для улучшения диагностики, прогнозирования и лечения этих заболеваний. Перспективы будущих исследований включают дальнейшее изучение генетических факторов, влияющих на патогенез респираторных инфекций, а также разработку новых методов генетической диагностики и таргетной терапии. Важно продолжать интеграцию генетических данных в клиническую практику, чтобы повысить эффективность лечения и уменьшить негативное воздействие инфекционных заболеваний на население РФ.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке гранта РФ № 23-64-00005. Лаборатория геномики и эволюции вирусов действует в рамках государственного задания № 122120600015-2.

ACKNOWLEDGMENT

The study was supported by Russian Science Foundation (project no. 23-64-00005). The Laboratory of Genomics and

Evolution of Viruses was supported by the State-funded budget project (no. 122120600015-2).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Morris D.R., Qu Y., Thomason K.S., de Mello A.H., Preble R., Menachery V.D., Casola A., Garofalo R.P. The impact of RSV/SARS-CoV-2 co-infection on clinical disease and viral replication: insights from a BALB/c mouse model. Preprint // bioRxiv. 2023. URL: <http://biorxiv.org/content/early/2023/05/24/2023.05.24.542043> (дата обращения 20.08.2024).
- Papagiannis D., Perlepe G., Tendolouri T., Karakitsiou P., Damagka G., Kalaitzi A., Alevra S., Malli F., Gourgoulis K.I. Proportion of Respiratory Syncytial Virus, SARS-CoV-2, Influenza A/B, and Adenovirus Cases via Rapid Tests in the Community during Winter 2023-A Cross Sectional Study // Diseases. 2023. V. 11. Iss 3. P. 122. <https://doi.org/10.3390/diseases11030122>
- Reed K.D. Respiratory Tract Infections: A Clinical Approach // Molecular Medical Microbiology. 2015. P. 1499–1506. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397169-2.00084-6>
- Waterer G., Wunderink R. Respiratory infections: a current and future threat // Respirology. 2009. V. 14(5). P. 651–655. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1843.2009.01554.x>
- Quiros-Roldan E., Sottini A., Natali P.G., Imberti L., The Impact of Immune System Aging on Infectious Diseases // Microorganisms. 2024. V. 12. Iss. 4. P. 775. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12040775>
- Lacoma A., Mateo L., Blanco I., Méndez M.J., Rodrigo C., Latorre I., Villar-Hernandez R., Domínguez J., Prat C. Impact of Host Genetics and Biological Response Modifiers on Respiratory Tract // Infections. Frontiers in Immunology. V. 10. Article Id: 1013. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2019.01013>
- Pérez-Rubio G., Ponce-Gallegos M.A., Domínguez-Mazzocco B.A., Ponce-Gallegos J., García-Ramírez R.A., Falfán-Valencia R. Role of the Host Genetic Susceptibility to 2009 Pandemic Influenza A H1N1 // Viruses. 2021. V. 13. P. 344. <https://doi.org/10.3390/v13020344>
- Mettelman R.C., Thomas P.G. Human Susceptibility to Influenza Infection and Severe Disease // Cold Spring Harbor perspectives in medicine. 2021. V. 11. Iss. 5. URL: <https://perspectivesinmedicine.cshlp.org/content/11/5/a038711> (дата обращения 20.08.2024) <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a038711>
- Angulo-Aguado M., Carrillo-Martinez J.C., Contreras-Bravo N.C., Morel A., Parra-Abaunza K., Usaquén W., Fonseca-Mendoza D.J., Ortega-Recalde O. Next-generation sequencing of host genetics risk factors associated with COVID-19 severity and long-COVID in Colombian population // Scientific reports. 2024. V. 14. Iss. 1. Article Id: 8497. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-57982-3>
- Boos J., van der Made C.I., Ramakrishnan G., Coughlan E., Asselta R., Lösche B.S., Valenti L.V.C., de Cid R., Bujanda L., Julià A., Pairo-Castineira E., Baillie J.K., May S., Zometica B., Heggemann J., Albillos A., Banales J. M., Barretina J., Blay N., Bonfanti P., Ludwig K.U. Stratified analyses refine association between TLR7 rare variants and severe COVID-19 // HGG Advances. 2024. V. 5. Iss. 4. P. 2666–2477. <https://doi.org/10.1016/j.xhgg.2024.100323>
- Britannica, The Editors of Encyclopedia. Point mutation. Encyclopedia Britannica, 2014, <https://www.britannica.com/science/point-mutation>. (дата обращения: 20.08.2024)
- Nesta A.V., Tafur D., Beck C.R. Hotspots of Human Mutation // Trends Genet. 2021. V. 37. Iss. 8. P. 717–729. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2020.10.003>
- Govers C., Calder P.C., Savelkoul H.F.J., Albers R., van Neerven R.J.J. Ingestion, Immunity, and Infection: Nutrition and Viral Respiratory Tract Infections // Frontiers in immunology. 2022. V. 13. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/10.3389/fimmu.2022.841532> (дата обращения: 20.08.2024). <https://doi.org/10.3389/fimmu.2022.841532>
- Mogensen T.H. Pathogen recognition and inflammatory signaling in innate immune defenses // Clinical microbiology reviews. V. 22. Iss. 2. P. 240–273. <https://doi.org/10.1128/CMR.00046-08>
- Mangino M., Roederer M., Beddall M.H., Nestle F.O., Spector T.D. Innate and adaptive immune traits are differentially affected by genetic and environmental factors // Nature communications. 2014. V. 8. Iss. 1. Article Id: 13850. <https://doi.org/10.1038/ncomms13850>
- Aristizábal B., González Á. Innate immune system. From Bench to Bedside. El Rosario University Press. 2013. V. 2. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK459455/> (дата обращения 20.07.2024)
- Janeway C.A. Jr, Travers P., Walport M. Immunobiology: The Immune System in Health and Disease. V 5. 2001. URL: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK10757/> (дата обращения: 20.07.2024)
- Prasad S., Lownik E., Ricco J. Viral Infections of the Respiratory Tract // Family Medicine. 2016. P 507–517. https://doi.org/10.1007/978-3-319-04414-9_41
- Ilyicheva T.N., Netesov S.V., Gureyev V.N. COVID-19, Influenza, and Other Acute Respiratory Viral Infections: Etiology, Immunopathogenesis, Diagnosis, and Treatment. Part I. COVID-19 and Influenza // Molecular genetics, microbiology and virology. V. 37. Iss. 1. P. 1–9. <https://doi.org/10.3103/S0891416822010025>
- Eugenia Ma., Patricia D., Horacio L., Delgado. R., Cabello-Gutiérrez C. Pathogenesis of Viral Respiratory Infection // Respiratory Disease and Infection. 2013. V. 1. <https://doi.org/10.5772/54287>
- Mueller S.N., Rouse B.T. Immune responses to viruses // Clinical Immunology. 2008. P. 421–431. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-04404-2.10027-2>
- Oladejo B.O., Adeboboye C.F., Adebolu T.T. Understanding the genetic determinant of severity in viral diseases: a case of SARS-Cov-2 infection // The Egyptian journal of medical human genetics. 2020. V. 21. Iss. 1. P. 77. <https://doi.org/10.1186/s43042-020-00122-z>
- Uffelmann E., Huang Q.Q., Munung N.S., de Vries J., Okada Y., Martin A.R., Martin H.C. Lappalainen T., Posthuma D. Genome-wide association studies // Nature Reviews Methods Primers. V. 1. Iss. 1. P. 59. <https://doi.org/10.1038/s43586-021-00056-9>
- Zhang Y.H., Zhao Y., Li N., Peng Y.C., Giannoulidou E., Jin R.H., Yan H.P., Wu H., Liu J.H., Liu N., Wang D.Y., Shu Y.L., Ho L.P., Kellam P., McMichael A., Dong T. Interferon-induced transmembrane protein-3 genetic variant rs12252-C is associated with severe influenza in Chinese individuals // Nature communications. 2013. V. 4. Iss. 1. P. 1418. <https://doi.org/10.1038/ncomms2433>
- Nguyen A., David J.K., Maden S.K. Human Leukocyte Antigen Susceptibility Map for Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus 2 // Journal of virology. 2020. V. 94. Iss. 13. URL: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/jvi.00510-20> (дата обращения 20.07.2024) <https://doi.org/10.1128/JVI.00510-20>

26. Jiang L.Q., Xia T., Hu Y.H., Sun M.S., Yan S., Lei C.Q., Shu H.B., Guo J.H., Liu Y. IFITM3 inhibits virus-triggered induction of type I interferon by mediating autophagosome-dependent degradation of IRF3 // *Cellular & molecular immunology*. 2018. V. 15. Iss. 9. P. 858–867. <https://doi.org/10.1038/cmi.2017.15>
27. Cuesta-Llavona E., Albaiceta G.M., García-Clemente M., Duarte-Herrera I.D., Amado-Rodríguez L., Hermida-Valverde T., Enríquez-Rodríguez A.I., Hernández-González C., Melón S., Álvarez-Argüelles M.E., Boga J.A., Rojo-Alba S., Vázquez-Coto D., Gómez J., Coto E. Association between the interferon-induced transmembrane protein 3 gene (IFITM3) rs34481144 / rs12252 haplotypes and COVID-19 // *Current research in virological science*. 2021. V. 2. URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2666478X21000106> (дата обращения: 20.07.2024). <https://doi.org/10.1016/j.crviro.2021.100016>
28. Chen Y., Lin J., Zhao Y., Ma X., Yi H. Toll-like receptor 3 (TLR3) regulation mechanisms and roles in antiviral innate immune responses // *J Zhejiang Univ Sci B*. 2021. V. 22. Iss. 8. P. 609–632. <https://doi.org/10.1631/jzus.B2000808>
29. Croci S., Venneri M.A., Mantovani S., Fallerini C., Benetti E., Picchiotti N., Campolo F., Imperatore F., Palmieri M., Daga S., Gabbi C., Montagnani F., Beligni G., Farias T.D.J., Carriero M.L., Di Sarno L., Alaverdian D., Aslaksen S., Cubellis M.V., Spiga O., Meloni I. The polymorphism L412F in TLR3 inhibits autophagy and is a marker of severe COVID-19 in males // *Autophagy*. 2022. V. 18. Iss. 7. P. 1662–1672. <https://doi.org/10.1080/15548627.2021.1995152>
30. Mertowska P., Smolak K., Mertowski S., Grywalska E. Immunomodulatory Role of Interferons in Viral and Bacterial Infections // *International journal of molecular sciences*. 2023. V. 24. Iss. 12. URL: <https://www.mdpi.com/1422-0067/24/12/10115>. (дата обращения: 26.07.2024). <https://doi.org/10.3390/ijms241210115>
31. Janeway C.A.Jr, Travers P., Walport M. The major histocompatibility complex and its functions. Immunobiology: The Immune System in Health and Disease. 5th edition. New York: Garland Science. 2001. 199 p.
32. Lin F., Lin X., Fu B., Xiong Y., Zaky M.Y., Wu H. Functional studies of HLA and its role in SARS-CoV-2: Stimulating T cell response and vaccine development // *Life sciences*. 2023. V. 315. Article Id: 121374. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2023.121374>
33. Crux N.B., Elahi S. Human Leukocyte Antigen (HLA) and Immune Regulation: How Do Classical and Non-Classical HLA Alleles Modulate Immune Response to Human Immunodeficiency Virus and Hepatitis C Virus Infections? // *Frontiers in immunology*. 2017. V. 8. P. 832. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.00832>
34. Kristiansen H., Scherer C.A., McVean M., Iadonato S.P., Vends S., Thavachelvam K., Steffensen T.B., Horan K.A., Kuri T., Weber F., Paludan S.R., Hartmann R. Extracellular 2'-5' oligoadenylate synthetase stimulates RNase L-independent antiviral activity: a novel mechanism of virus-induced innate immunity // *Journal of virology*. 2010. V. 84. Iss. 22. P. 11898–11904. <https://doi.org/10.1128/JVI.01003-10>
35. Sánchez-González M.T., Cienfuegos-Jiménez O., Álvarez-Cuevas S., Pérez-Maya A.A., Borrego-Soto G., Marino-Martínez I.A. Prevalence of the SNP rs10774671 of the OAS1 gene in Mexico as a possible predisposing factor for RNA virus disease // *International journal of molecular epidemiology and genetics*. 2021. V. 12. Iss. 3. P. 52–60.
36. Antony J.S., Ojirongbe O., van Tong H., Ouf E.A., Engleitner T., Akindele A.A., Sina-Agbaje O.R., Adeyeba A.O., Kreamsner P.G., Velavan T.P. Mannose-binding lectin and susceptibility to schistosomiasis // *The Journal of infectious diseases*. 2013. V. 207. Iss. 11. P. 1675–1683. <https://doi.org/10.1093/infdis/jit081>
37. Jahan I., Hayat S., Khalid M.M., Ahammad R.U., Asad A., Islam B., Mohammad Q.D., Jacobs B.C., Islam Z. Association of mannose-binding lectin 2 gene polymorphisms with Guillain-Barré syndrome // *Scientific reports*. 2022. V. 12. Article Id: 5791. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09621-y>
38. Kaler J., Hussain A., Patel K., Hernandez T., Ray S. Respiratory Syncytial Virus: A Comprehensive Review of Transmission, Pathophysiology, and Manifestation // *Cureus*. 2023. V. 15. Iss. 3. Article Id: 36342. <https://doi.org/10.7759/cureus.36342>
39. Xuan Y., Wang L.N., Li W., Zi H.R., Guo Y., Yan W.J., Chen X.B., Wei P.M. IFITM3 rs12252 T>C polymorphism is associated with the risk of severe influenza: a meta-analysis // *Epidemiology and infection*. 2015. V. 143. Iss. 1. P. 2975–2984. <https://doi.org/10.1017/S0950268815000278>
40. Chen Q., Langenbach S., Li M., Xia Y.C., Gao X., Gartner M.J., Pharo E.A., Williams S.M., Todd S., Clarke N., Ranganathan S., Baker M. L., Subbarao K., Stewart A. G. ACE2 Expression in Organotypic Human Airway Epithelial Cultures and Airway Biopsies // *Frontiers in pharmacology*. 2022. V. 13. Article Id: 813087. <https://doi.org/10.3389/fphar.2022.813087>
41. Posadas-Sánchez R., Fragoso J. M., Sánchez-Muñoz F., Rojas-Velasco G., Ramírez-Bello J., López-Reyes A., Martínez-Gómez L.E., Sierra-Fernández C., Rodríguez-Reyna T., Regino-Zamarripa N. E., Ramírez-Martínez G., Zuñiga-Ramos J., Vargas-Alarcón G. Association of the Transmembrane Serine Protease-2 (TMPRSS2) Polymorphisms with COVID-19 // *Viruses*. 2022. V. 14. Iss. 9. P. 1976. <https://doi.org/10.3390/v14091976>
42. Pandey R.K., Srivastava A., Singh P.P., Chaubey G. Genetic association of TMPRSS2 rs2070788 polymorphism with COVID-19 case fatality rate among Indian populations // *Infection, genetics and evolution: journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*. 2022. V. 98. Article Id: 105206. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2022.105206>
43. Huffman J.E., Butler-Laporte G., Khan A., Pairo-Castineira E., Drivas T.G., Peloso G.M., Nakanishi T., Ganna A., Verma A., Baillie J.K., Kiryluk K., Richards J.B., Zeberg H. Multi-ancestry fine mapping implicates OAS1 splicing in risk of severe COVID-19 // *Nature genetics*. 2022. V. 54. P. 125–127. <https://doi.org/10.1038/s41588-021-00996-8>
44. Eisen D.P. Mannose-binding lectin deficiency and respiratory tract infection // *Journal of innate immunity*. 2010. V. 2. Iss. 2. P. 114–122. <https://doi.org/10.1159/000228159>
45. Falahi S., Zamanian M.H., Feizollahi P., Rezaeiemanesh A., Salari F., Mahmoudi Z., Gorgin Karaji A. Evaluation of the relationship between IL-6 gene single nucleotide polymorphisms and the severity of COVID-19 in an Iranian population // *Cytokine*. 2022. V. 154. Article Id: 155889. <https://doi.org/10.1016/j.cyto.2022.155889>
46. Li M., Xu Y., Pu K., Fan J., Cheng Z., Chen H., Zhou, L. Genetic polymorphisms of chemokine (C-X-C motif) ligand 10 gene associated with hepatitis B virus infection in a Chinese Han population // *International immunopharmacology*. 2021. V. 98. Article Id: 107888. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2021.107888>
47. Ni J., Wang D., Wang S. The CCR5-Delta32 Genetic Polymorphism and HIV-1 Infection Susceptibility: a Meta-

- analysis // *Open medicine*. 2018. V. 13. P. 467–474. <https://doi.org/10.1515/med-2018-0062>
48. Chen F., Chen Y., Ke Q., Wang Y., Gong Z., Chen X., Cai Y., Li S., Sun Y., Peng X., Ji Y., Zhang T., Wu W., Cui L., Wang Y. ApoE4 associated with severe COVID-19 outcomes via downregulation of ACE2 and imbalanced RAS pathway // *Journal of translational medicine*. 2023. V. 21. Iss. 1. P. 103. <https://doi.org/10.1186/s12967-023-03945-7>
49. Jocher G., Grass V., Tschirner S.K., Riepler L., Breimann S., Kaya T., Oelsner M., Hamad M.S., Hofmann L. I., Blobel C.P., Schmidt-Weber C.B., Gokce O., Jakwerth C.A., Trimpert J., Kimpel J., Pichlmair A., Lichtenthaler S. F. ADAM10 and ADAM17 promote SARS-CoV-2 cell entry and spike protein-mediated lung cell fusion // *EMBO reports*. 2022. V. 23. Iss. 6. Article Id: e54305. <https://doi.org/10.15252/embr.202154305>
50. Bochkov Y.A., Watters K., Ashraf S., Griggs T.F., Devries M.K., Jackson D.J. Palmenberg A.C., Gern J.E. Cadherin-related family member 3, a childhood asthma susceptibility gene product, mediates rhinovirus C binding and replication // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2015. V. 112. Iss. 17. P. 5485–5490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421178112>
51. Mesa F., Lanza E., García L., Marfil-Alvarez R., Magan-Fernandez A. Polymorphism IL-1RN rs419598 reduces the susceptibility to generalized periodontitis in a population of European descent // *PLoS One*. 2017. V. 12. Iss. 10. Article Id: e0186366. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186366>
52. Braga M., Lara-Armi F.F., Neves J.S.F., Rocha-Loures M.A., Terron-Monich M.S., Bahls-Pinto L.D., de Lima Neto Q.A., Zacarias J.M.V., Sell A.M., Visentainer J.E.L. Influence of IL10 (rs1800896) Polymorphism and TNF- α , IL-10, IL-17A, and IL-17F Serum Levels in Ankylosing Spondylitis // *Frontiers in immunology*. 2021. V. 12. Article Id: 653611. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.653611>
53. Wang X., Stelzer-Braid S., Scotch M., Rawlinson W.D. Detection of respiratory viruses directly from clinical samples using next-generation sequencing: A literature review of recent advances and potential for routine clinical use // *Reviews in medical virology*. 2022. V. 32. Iss. 5. Article Id: e2375. <https://doi.org/10.1002/rmv.2375>
54. Adli A., Rahimi M., Khodaie R., Hashemzaei N., Hosseini S.M. Role of genetic variants and host polymorphisms on COVID-19: From viral entrance mechanisms to immunological reactions // *Journal of medical virology*. 2022. V. 94. Iss. 5. P. 1846–1865. <https://doi.org/10.1002/jmv.27615>
55. Cappadona C., Rimoldi V., Paraboschi E.M., Asselta R. Genetic susceptibility to severe COVID-19 // *Infection, genetics and evolution: journal of molecular epidemiology and evolutionary genetics in infectious diseases*. 2023. V. 110. Article Id: 105426. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2023.105426>
56. Bochkov Y.A., Gern J.E. Rhinoviruses and Their Receptors: Implications for Allergic Disease // *Current allergy and asthma reports*. 2016. V. 16. Iss. 4. P. 30. <https://doi.org/10.1007/s11882-016-0608-7>
57. Bønnelykke K., Coleman A.T., Evans M.D., Thorsen J., Waage J., Vissing N.H., Carlsson C.J., Stokholm J., Chawes B. L., Jessen L.E., Fischer T.K., Bochkov Y.A., Ober C., Lemanske R.F., Jr Jackson D.J., Gern J.E., Bisgaard H. Cadherin-related Family Member 3 Genetics and Rhinovirus C Respiratory Illnesses // *American journal of respiratory and critical care medicine*. 2018. V. 197. Iss. 5. P. 589–594. <https://doi.org/10.1164/rccm.201705-1021OC>
58. McClain M.T., Constantine F.J., Nicholson B.P., Nichols M., Burke T.W., Henao R., Jones D.C., Hudson L.L., Jaggars L.B., Veldman T., Mazur A., Park L.P., Suchindran S., Tsalik E.L., Ginsburg G.S., Woods C.W. A blood-based host gene expression assay for early detection of respiratory viral infection: an index-cluster prospective cohort study // *The Lancet. Infectious diseases*. 2021. V. 21. Iss. 3. P. 396–404. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(20\)30486-2](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(20)30486-2)
59. Kwok A.J., Mentzer A. Knight J.C. Host genetics and infectious disease: new tools, insights and translational opportunities // *Nature Reviews Genetics*. 2021. V. 22. P. 137–153. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-00297-6>
60. Zhang Y., Makvandi-Nejad S., Qin L., Zhao Y., Zhang T., Wang L., Repapi E., Taylor S., McMichael A., Li N., Dong T., Wu H. Interferon-induced transmembrane protein-3 rs12252-C is associated with rapid progression of acute HIV-1 infection in Chinese MSM cohort // *AIDS*. 2015. V. 29. Iss. 8. P. 889–894. <https://doi.org/10.1097/QAD.0000000000000632>
61. Solanich X., Vargas-Parra G., van der Made C.I., Simons A., Schuurs-Hoeijmakers J., Antolí A., Del Valle J., Rocamora-Blanch G., Setién F., Esteller M., van Reijmersdal S.V., Riera-Mestre A., Sabater-Riera J., Capellá G., van de Veerdonk F.L., van der Hoven B., Corbella X., Hoischen A., Lázaro C. Genetic Screening for TLR7 Variants in Young and Previously Healthy Men with Severe COVID-19 // *Frontiers in immunology*. 2021. V. 12. Article Id: 719115. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.719115>
62. Goetz L.H., Schork N.J. Personalized medicine: motivation, challenges, and progress // *Fertility and sterility*. 2018. V. 109. Iss. 6. P. 952–963. <https://doi.org/10.1016/j.fertnstert.2018.05.006>
63. Nag S., Mandal S., Mukherjee O., Mukherjee S., Kundu R. DPP-4 Inhibitors as a savior for COVID-19 patients with diabetes // *Future virology*. 2022. V. 18. Iss. 5. P. 321–333. <https://doi.org/10.2217/fvl-2022-0112>
64. Hussien B.M., Najmadden Z.B., Abdullah S.R., Rasul M.F., Mustafa S.A., Ghafouri-Fard S., Taheri M. CRISPR/Cas9 gene editing: a novel strategy for fighting drug resistance in respiratory disorders // *Cell communication and signaling: CCS*. 2024. V. 22. Iss. 1. P. 329. <https://doi.org/10.1186/s12964-024-01713-8>

REFERENCES

1. Morris D.R., Qu Y., Thomason K.S., de Mello A.H., Preble R., Menachery V.D., Casola A., Garofalo R.P. The impact of RSV/SARS-CoV-2 co-infection on clinical disease and viral replication: insights from a BALB/c mouse model. *bioRxiv*, 2023. Available at: <http://biorxiv.org/content/early/2023/05/24/2023.05.24.542043.abstract> (accessed: 20.08.2024). <https://doi.org/10.1101/2023.05.24.542043>
2. Papagiannis D., Perlepe G., Tendolouri T., Karakitsiou P., Damagka G., Kalaitzi A., Alevra S., Malli F., Gourgoulis K.I. Proportion of Respiratory Syncytial Virus, SARS-CoV-2, Influenza A/B, and Adenovirus Cases via Rapid Tests in the Community during Winter 2023-A Cross Sectional Study. *Diseases*, 2023, vol. 11, iss. 3, p. 122. <https://doi.org/10.3390/diseases11030122>
3. Reed K.D. Respiratory Tract Infections: A Clinical Approach. *Molecular Medical Microbiology*, 2015, pp. 1499–1506. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-397169-2.00084-6>
4. Waterer G., Wunderink R. Respiratory infections: a current and future threat. *Respirology*, 2009, vol. 14, iss. 5, pp. 651–655. <https://doi.org/10.1111/j.1440-1843.2009.01554.x>

5. Quiros-Roldan E., Sottini A., Natali P.G., Imberti L. The Impact of Immune System Aging on Infectious Diseases. *Microorganisms*, 2024, vol. 12, iss. 4, p. 775. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12040775>
6. Lacoma A., Mateo L., Blanco I., Méndez M.J., Rodrigo C., Latorre I., Villar-Hernandez R., Domínguez J., Prat C. Impact of Host Genetics and Biological Response Modifiers on Respiratory Tract. *Frontiers in Immunology*, 2019, vol. 10, article id: 1013. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2019.01013>
7. Pérez-Rubio G., Ponce-Gallegos M.A., Domínguez-Mazzocco B.A., Ponce-Gallegos J., García-Ramírez R.A., Falfán-Valencia R. Role of the Host Genetic Susceptibility to 2009 Pandemic Influenza A H1N1. *Viruses*, 2021, vol. 13, p. 344. <https://doi.org/10.3390/v13020344>
8. Mettelman R.C., Thomas P.G. Human Susceptibility to Influenza Infection and Severe Disease. *Cold Spring Harbor Perspectives in Medicine*, 2021, vol. 11, iss. 5. Available at: <https://perspectivesinmedicine.cshlp.org/content/11/5/a038711> (accessed: 20.08.2024) <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a038711>
9. Angulo-Aguado M., Carrillo-Martinez J.C., Contreras-Bravo N.C., Morel A., Parra-Abaunza K., Usaquén W., Fonseca-Mendoza D.J., Ortega-Recalde O. Next-generation sequencing of host genetics risk factors associated with COVID-19 severity and long-COVID in Colombian population. *Scientific Reports*, 2024, vol. 14, iss. 1, article id: 8497. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-57982-3>
10. Boos J., van der Made C.I., Ramakrishnan G., Coughlan E., Asselta R., Lösche B.S., Valenti L.V.C., de Cid R., Bujanda L., Julià A., Pairo-Castineira E., Baillie J.K., May S., Zametica B., Heggemann J., Albillos A., Banales J.M., Barretina J., Blay N., Bonfanti P., Ludwig K.U. Stratified analyses refine association between TLR7 rare variants and severe COVID-19. *HGG Advances*, 2024, vol. 5, iss. 4, pp. 2666–2477. <https://doi.org/10.1016/j.xhgg.2024.100323>
11. Britannica, The Editors of Encyclopedia. Point mutation. *Encyclopedia Britannica*, 2014. Available at: <https://www.britannica.com/science/point-mutation> (accessed: 20.08.2024)
12. Nesta A.V., Tafur D., Beck C.R. Hotspots of Human Mutation. *Trends in Genetics*, 2021, vol. 37, iss. 8, pp. 717–729. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2020.10.003>
13. Govers C., Calder P.C., Savelkoul H.F.J., Albers R., van Neerven R.J.J. Ingestion, Immunity, and Infection: Nutrition and Viral Respiratory Tract Infections. *Frontiers in Immunology*, 2022, vol. 13. Available at: <https://www.frontiersin.org/no.s/10.3389/fimmu.2022.841532/full> (accessed: 20.08.2024). <https://doi.org/10.3389/fimmu.2022.841532>
14. Mogensen T.H. Pathogen recognition and inflammatory signaling in innate immune defenses. *Clinical Microbiology Reviews*, 2009, vol. 22, iss. 2, pp. 240–273. <https://doi.org/10.1128/CMR.00046-08>
15. Mangino M., Roederer M., Beddall M.H., Nestle F.O., Spector T.D. Innate and adaptive immune traits are differentially affected by genetic and environmental factors. *Nature Communications*, 2014, vol. 8, article id: 13850. <https://doi.org/10.1038/ncomms13850>
16. Aristizábal B., González Á. Innate immune system. *From Bench to Bedside*. El Rosario University Press, 2013, vol. 2. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK459455/> (accessed: 20.07.2024)
17. Janeway C.A. Jr, Travers P., Walport M. Immunobiology: The Immune System in Health and Disease. *Garland Science*, 2001, vol. 5. Available at: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK10757/> (accessed: 20.07.2024)
18. Prasad S., Lownik E., Ricco J. Viral Infections of the Respiratory Tract. *Family Medicine*, 2016, pp. 507–517. https://doi.org/10.1007/978-3-319-04414-9_41
19. Ilyicheva T.N., Netesov S.V., Gureyev V.N. COVID-19, Influenza, and Other Acute Respiratory Viral Infections: Etiology, Immunopathogenesis, Diagnosis, and Treatment. Part I. COVID-19 and Influenza. *Molecular Genetics, Microbiology and Virology*, 2022, vol. 37, iss. 1, pp. 1–9. <https://doi.org/10.3103/S0891416822010025>
20. Eugenia Ma., Patricia D., Horacio L., Delgado R., Cabello-Gutierrez C. Pathogenesis of Viral Respiratory Infection. *Respiratory Disease and Infection*, 2013, vol. 1. <https://doi.org/10.5772/54287>
21. Mueller S.N., Rouse B.T. Immune responses to viruses. *Clinical Immunology*, 2008, pp. 421–431. <https://doi.org/10.1016/B978-0-323-04404-2.10027-2>
22. Oladejo B.O., Adeboboye C.F., Adebolu T.T. Understanding the genetic determinant of severity in viral diseases: a case of SARS-CoV-2 infection. *The Egyptian Journal of Medical Human Genetics*, 2020, vol. 21, iss. 1, p. 77. <https://doi.org/10.1186/s43042-020-00122-z>
23. Uffelmann E., Huang Q.Q., Munung N.S., de Vries J., Okada Y., Martin A.R., Martin H.C., Lappalainen T., Posthuma D. Genome-wide association studies. *Nature Reviews Methods Primers*, 2021, vol. 1, iss. 1, p. 59. <https://doi.org/10.1038/s43586-021-00056-9>
24. Zhang Y.H., Zhao Y., Li N., Peng Y.C., Giannoulitou E., Jin R.H., Yan H.P., Wu H., Liu J.H., Liu N., Wang D.Y., Shu Y.L., Ho L.P., Kellam P., McMichael A., Dong T. Interferon-induced transmembrane protein-3 genetic variant rs12252-C is associated with severe influenza in Chinese individuals. *Nature Communications*, 2013, vol. 4, iss. 1, p. 1418. <https://doi.org/10.1038/ncomms2433>
25. Nguyen A., David J.K., Maden S.K. Human Leukocyte Antigen Susceptibility Map for Severe Acute Respiratory Syndrome Coronavirus 2. *Journal of Virology*, 2020, vol. 94, iss. 13. Available at: <https://journals.asm.org/doi/10.1128/jvi.00510-20> (accessed: 20.07.2024). <https://doi.org/10.1128/JVI.00510-20>
26. Jiang L.Q., Xia T., Hu Y.H., Sun M.S., Yan S., Lei C.Q., Shu H.B., Guo J.H., Liu Y. IFITM3 inhibits virus-triggered induction of type I interferon by mediating autophagosome-dependent degradation of IRF3. *Cellular & Molecular Immunology*, 2018, vol. 15, iss. 9, pp. 858–867. <https://doi.org/10.1038/cmi.2017.15>
27. Cuesta-Llavona E., Albaiceta G.M., García-Clemente M., Duarte-Herrera I.D., Amado-Rodríguez L., Hermida-Valverde T., Enríquez-Rodríguez A.I., Hernández-González C., Melón S., Álvarez-Argüelles M.E., Boga J.A., Rojo-Alba S., Vázquez-Coto D., Gómez J., Coto E. Association between the interferon-induced transmembrane protein 3 gene (IFITM3) rs34481144 / rs12252 haplotypes and COVID-19. *Current Research in Virological Science*, 2021, vol. 2. Available at: <https://www.sciencedirect.com/science/no./pii/S2666478X21000106> (accessed: 20.07.2024). <https://doi.org/10.1016/j.crviro.2021.100016>
28. Chen Y., Lin J., Zhao Y., Ma X., Yi H. Toll-like receptor 3 (TLR3) regulation mechanisms and roles in antiviral innate immune responses. *J Zhejiang Univ Sci B*, 2021, vol. 22, iss. 8, pp. 609–632. <https://doi.org/10.1631/jzus.B2000808>
29. Croci S., Venneri M.A., Mantovani S., Fallerini C., Benetti E., Picchiotti N., Campolo F., Imperatore F., Palmieri M., Daga S., Gabbi C., Montagnani F., Beligni G., Farias T.D.J., Carriero

- M.L., Di Sarno L., Alaverdian D., Aslaksen S., Cubellis M.V., Spiga O., Meloni I. The polymorphism L412F in TLR3 inhibits autophagy and is a marker of severe COVID-19 in males. *Autophagy*, 2022, vol. 18, iss. 7, pp. 1662–1672. <https://doi.org/10.1080/15548627.2021.1995152>
30. Mertowska P., Smolak K., Mertowski S., Grywalska E. Immunomodulatory Role of Interferons in Viral and Bacterial Infections. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, vol. 24, iss. 12. Available at: <https://www.mdpi.com/1422-0067/24/12/10115> (accessed: 26.07.2024). <https://doi.org/10.3390/ijms241210115>
31. Janeway C.A. Jr, Travers P., Walport M. The major histocompatibility complex and its functions. *Immunobiology: The Immune System in Health and Disease*, 5th edition. New York: Garland Science, 2001, p. 199.
32. Lin F., Lin X., Fu B., Xiong Y., Zaky M.Y., Wu H. Functional studies of HLA and its role in SARS-CoV-2: Stimulating T cell response and vaccine development. *Life Sciences*, 2023, vol. 315, article id: 121374. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2023.121374>
33. Crux N.B., Elahi S. Human Leukocyte Antigen (HLA) and Immune Regulation: How Do Classical and Non-Classical HLA Alleles Modulate Immune Response to Human Immunodeficiency Virus and Hepatitis C Virus Infections? *Frontiers in Immunology*, 2017, vol. 8, p. 832. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2017.00832>
34. Kristiansen H., Scherer C.A., McVean M., Iadonato S.P., Vends S., Thavachelam K., Steffensen T.B., Horan K.A., Kuri T., Weber F., Paludan S.R., Hartmann R. Extracellular 2'-5' oligoadenylate synthetase stimulates RNase L-independent antiviral activity: a novel mechanism of virus-induced innate immunity. *Journal of Virology*, 2010, vol. 84, iss. 22, pp. 11898–11904. <https://doi.org/10.1128/JVI.01003-10>
35. Sánchez-González M.T., Cienfuegos-Jiménez O., Álvarez-Cuevas S., Pérez-Maya A.A., Borrego-Soto G., Marino-Martínez I.A. Prevalence of the SNP rs10774671 of the OAS1 gene in Mexico as a possible predisposing factor for RNA virus disease. *International Journal of Molecular Epidemiology and Genetics*, 2021, vol. 12, iss. 3, pp. 52–60.
36. Antony J.S., Ojrongbe O., van Tong H., Ouf E.A., Engleitner T., Akindele A.A., Sina-Agbaje O.R., Adeyeba A.O., Kremsner P.G., Velavan T.P. Mannose-binding lectin and susceptibility to schistosomiasis. *The Journal of Infectious Diseases*, 2013, vol. 207, iss. 11, pp. 1675–1683. <https://doi.org/10.1093/infdis/jit081>
37. Jahan I., Hayat S., Khalid M.M., Ahammad R.U., Asad A., Islam B., Mohammad Q.D., Jacobs B.C., Islam Z. Association of mannose-binding lectin 2 gene polymorphisms with Guillain-Barré syndrome. *Scientific Reports*, 2022, vol. 12, article id: 5791. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-09621-y>
38. Kaler J., Hussain A., Patel K., Hernandez T., Ray S. Respiratory Syncytial Virus: A Comprehensive Review of Transmission, Pathophysiology, and Manifestation. *Cureus*, 2023, vol. 15, iss. 3, article id: 36342. <https://doi.org/10.7759/cureus.36342>
39. Xuan Y., Wang L.N., Li W., Zi H.R., Guo Y., Yan W.J., Chen X.B., Wei P.M. IFITM3 rs12252 T>C polymorphism is associated with the risk of severe influenza: a meta-analysis. *Epidemiology and Infection*, 2015, vol. 143, iss. 1, pp. 2975–2984. <https://doi.org/10.1017/S0950268815000278>
40. Chen Q., Langenbach S., Li M., Xia Y.C., Gao X., Gartner M.J., Pharo E.A., Williams S.M., Todd S., Clarke N., Ranganathan S., Baker M.L., Subbarao K., Stewart A.G. ACE2 Expression in Organotypic Human Airway Epithelial Cultures and Airway Biopsies. *Frontiers in Pharmacology*, 2022, vol. 13, article id: 813087. <https://doi.org/10.3389/fphar.2022.813087>
41. Posadas-Sánchez R., Fragoso J.M., Sánchez-Muñoz F., Rojas-Velasco G., Ramírez-Bello J., López-Reyes A., Martínez-Gómez L.E., Sierra-Fernández C., Rodríguez-Reyna T., Regino-Zamarrilla N.E., Ramírez-Martínez G., Zuñiga-Ramos J., Vargas-Alarcón G. Association of the Transmembrane Serine Protease-2 (TMPRSS2) Polymorphisms with COVID-19. *Viruses*, 2022, vol. 14, iss. 9, article id: 1976. <https://doi.org/10.3390/v14091976>
42. Pandey R.K., Srivastava A., Singh P.P., Chaubey G. Genetic association of TMPRSS2 rs2070788 polymorphism with COVID-19 case fatality rate among Indian populations. *Infection, Genetics and Evolution: Journal of Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics in Infectious Diseases*, 2022, vol. 98, article id: 105206. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2022.105206>
43. Huffman J.E., Butler-Laporte G., Khan A., Pairo-Castineira E., Drivas T.G., Peloso G.M., Nakanishi T., Ganna A., Verma A., Baillie J.K., Kiryluk K., Richards J.B., Zeberg H. Multi-ancestry fine mapping implicates OAS1 splicing in risk of severe COVID-19. *Nature Genetics*, 2022, vol. 54, pp. 125–127. <https://doi.org/10.1038/s41588-021-00996-8>
44. Eisen D.P. Mannose-binding lectin deficiency and respiratory tract infection. *Journal of Innate Immunity*, 2010, vol. 2, iss. 2, pp. 114–122. <https://doi.org/10.1159/000228159>
45. Falahi S., Zamanian M.H., Feizollahi P., Rezaeiemanesh A., Salari F., Mahmoudi Z., Gorgin Karaji A. Evaluation of the relationship between IL-6 gene single nucleotide polymorphisms and the severity of COVID-19 in an Iranian population. *Cytokine*, 2022, vol. 154, article id: 155889. <https://doi.org/10.1016/j.cyto.2022.155889>
46. Li M., Xu Y., Pu K., Fan J., Cheng Z., Chen H., Zhou L. Genetic polymorphisms of chemokine (C-X-C motif) ligand 10 gene associated with hepatitis B virus infection in a Chinese Han population. *International Immunopharmacology*, 2021, vol. 98, article id: 107888. <https://doi.org/10.1016/j.intimp.2021.107888>
47. Ni J., Wang D., Wang S. The CCR5-Delta32 Genetic Polymorphism and HIV-1 Infection Susceptibility: a Meta-analysis. *Open Medicine*, 2018, vol. 13, pp. 467–474. <https://doi.org/10.1515/med-2018-0062>
48. Chen F., Chen Y., Ke Q., Wang Y., Gong Z., Chen X., Cai Y., Li S., Sun Y., Peng X., Ji Y., Zhang T., Wu W., Cui L., Wang Y. ApoE4 associated with severe COVID-19 outcomes via downregulation of ACE2 and imbalanced RAS pathway. *Journal of Translational Medicine*, 2023, vol. 21, iss. 1, p. 103. <https://doi.org/10.1186/s12967-023-03945-7>
49. Jocher G., Grass V., Tschirner S.K., Riepler L., Breimann S., Kaya T., Oelsner M., Hamad M.S., Hofmann L.I., Blobel C.P., Schmidt-Weber C.B., Gokce O., Jakwerth C.A., Trimpert J., Kimpel J., Pichlmair A., Lichtenthaler S.F. ADAM10 and ADAM17 promote SARS-CoV-2 cell entry and spike protein-mediated lung cell fusion. *EMBO Reports*, 2022, vol. 23, iss. 6, article id: e54305. <https://doi.org/10.15252/embr.202154305>
50. Bochkov Y.A., Watters K., Ashraf S., Griggs T.F., Devries M.K., Jackson D.J., Palmenberg A.C., Gern J.E. Cadherin-related family member 3, a childhood asthma susceptibility gene product, mediates rhinovirus C binding and replication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, vol. 112, iss. 17, pp. 5485–5490. <https://doi.org/10.1073/pnas.1421178112>
51. Mesa F., Lanza E., García L., Marfil-Alvarez R., Magan-Fernandez A. Polymorphism IL-1RN rs419598 reduces the

- susceptibility to generalized periodontitis in a population of European descent. *PLoS One*, 2017, vol. 12, iss. 10, article id: e0186366. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0186366>
52. Braga M., Lara-Armi F.F., Neves J.S.F., Rocha-Loures M.A., Terron-Monich M.S., Bahls-Pinto L.D., de Lima Neto Q.A., Zacarias J.M.V., Sell A.M., Visentainer J.E.L. Influence of IL10 (rs1800896) Polymorphism and TNF- α , IL-10, IL-17A, and IL-17F Serum Levels in Ankylosing Spondylitis. *Frontiers in Immunology*, 2021, vol. 12, article id: 653611. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.653611>
53. Wang X., Stelzer-Braid S., Scotch M., Rawlinson W.D. Detection of respiratory viruses directly from clinical samples using next-generation sequencing: A literature review of recent advances and potential for routine clinical use. *Reviews in Medical Virology*, 2022, vol. 32, iss. 5, article id: e2375. <https://doi.org/10.1002/rmv.2375>
54. Adli A., Rahimi M., Khodaei R., Hashemzaei N., Hosseini S.M. Role of genetic variants and host polymorphisms on COVID-19: From viral entrance mechanisms to immunological reactions. *Journal of Medical Virology*, 2022, vol. 94, iss. 5, pp. 1846–1865. <https://doi.org/10.1002/jmv.27615>
55. Cappadona C., Rimoldi V., Paraboschi E.M., Asselta R. Genetic susceptibility to severe COVID-19. *Infection, Genetics and Evolution: Journal of Molecular Epidemiology and Evolutionary Genetics in Infectious Diseases*, 2023, vol. 110, article id: 105426. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2023.105426>
56. Bochkov Y.A., Gern J.E. Rhinoviruses and Their Receptors: Implications for Allergic Disease. *Current Allergy and Asthma Reports*, 2016, vol. 16, iss. 4, p. 30. <https://doi.org/10.1007/s11882-016-0608-7>
57. Bønnelykke K., Coleman A.T., Evans M.D., Thorsen J., Waage J., Vissing N.H., Carlsson C.J., Stokholm J., Chawes B.L., Jessen L.E., Fischer T.K., Bochkov Y.A., Ober C., Lemanske R.F. Jr., Jackson D.J., Gern J.E., Bisgaard H. Cadherin-related Family Member 3 Genetics and Rhinovirus C Respiratory Illnesses. *American Journal of Respiratory and Critical Care Medicine*, 2018, vol. 197, iss. 5, pp. 589–594. <https://doi.org/10.1164/rccm.201705-1021OC>
58. McClain M.T., Constantine F.J., Nicholson B.P., Nichols M., Burke T.W., Henao R., Jones D.C., Hudson L.L., Jagers L.B., Veldman T., Mazur A., Park L.P., Suchindran S., Tsalik E.L., Ginsburg G.S., Woods C.W. A blood-based host gene expression assay for early detection of respiratory viral infection: an index-cluster prospective cohort study. *The Lancet. Infectious Diseases*, 2021, vol. 21, iss. 3, pp. 396–404. [https://doi.org/10.1016/S1473-3099\(20\)30486-2](https://doi.org/10.1016/S1473-3099(20)30486-2)
59. Kwok A.J., Mentzer A., Knight J.C. Host genetics and infectious disease: new tools, insights and translational opportunities. *Nature Reviews Genetics*, 2021, vol. 22, pp. 137–153. <https://doi.org/10.1038/s41576-020-00297-6>
60. Zhang Y., Makvandi-Nejad S., Qin L., Zhao Y., Zhang T., Wang L., Repapi E., Taylor S., McMichael A., Li N., Dong T., Wu H. Interferon-induced transmembrane protein-3 rs12252-C is associated with rapid progression of acute HIV-1 infection in Chinese MSM cohort. *AIDS*, 2015, vol. 29, iss. 8, pp. 889–894. <https://doi.org/10.1097/QAD.0000000000000632>
61. Solanich X., Vargas-Parra G., van der Made C.I., Simons A., Schuurs-Hoeijmakers J., Antolí A., Del Valle J., Rocamora-Blanch G., Setién F., Esteller M., van Reijmersdal S.V., Riera-Mestre A., Sabater-Riera J., Capellá G., van de Veerdonk F.L., van der Hoven B., Corbella X., Hoischen A., Lázaro C. Genetic Screening for TLR7 Variants in Young and Previously Healthy Men with Severe COVID-19. *Frontiers in Immunology*, 2021, vol. 12, article id: 719115. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.719115>
62. Goetz L.H., Schork N.J. Personalized medicine: motivation, challenges, and progress. *Fertility and Sterility*, 2018, vol. 109, iss. 6, pp. 952–963. <https://doi.org/10.1016/j.fertnstert.2018.05.006>
63. Nag S., Mandal S., Mukherjee O., Mukherjee S., Kundu R. DPP-4 Inhibitors as a savior for COVID-19 patients with diabetes. *Future Virology*, 2022, vol. 18, iss. 5, pp. 321–333. <https://doi.org/10.2217/fvl-2022-0112>
64. Hussien B.M., Najmadden Z.B., Abdullah S.R., Rasul M.F., Mustafa S.A., Ghafouri-Fard S., Taheri M. CRISPR/Cas9 gene editing: a novel strategy for fighting drug resistance in respiratory disorders. *Cell Communication and Signaling: CCS*, 2024, vol. 22, iss. 1, p. 329. <https://doi.org/10.1186/s12964-024-01713-8>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Алексей Д. Мошкин и Олеся В. Охлопкова сформировали концепцию исследования. Алексей Д. Мошкин и Кристина А. Столбунова работали с источниками литературы и написали основной текст рукописи. Олеся В. Охлопкова и Алина Д. Мацвай рецензировали и редактировали рукопись. 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

Alexey D. Moshkin and Olesia V. Ohlopko developed the concept for this study. Alexey D. Moshkin and Kristina A. Stolbunova conducted a literature review and authored the main text of the manuscript. Olesia V. Ohlopko and Alina D. Matsvay reviewed and edited the manuscript. 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

Алексей Д. Мошкин / Alexey D. Moshkin <https://orcid.org/0000-0002-1182-8247>
Кристина А. Столбунова / Kristina A. Stolbunova <https://orcid.org/0000-0003-3376-945X>
Алина Д. Мацвай / Alina D. Matsvay <https://orcid.org/0000-0002-6301-9169>
Олеся В. Охлопкова / Olesia V. Ohlopko <https://orcid.org/0000-0002-8214-7828>

Эпизоотическая вспышка гриппа А / H5N1 среди диких и сельскохозяйственных птиц в окрестностях Комсомольска-на-Амуре осенью 2022 г.

Михаил Ю. Щелканов^{1,2}, Мария Н. Дунаева^{1,2}, Алексей А. Белик^{1,2}, Максим В. Гетке³, Анастасия Б. Потт¹, Ирина С. Чаленко⁴, Ольга В. Иунихина^{1,2}, Ирина Э. Домбровская⁵, Дмитрий В. Панкратов¹

¹НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора, Владивосток, Россия

²Дальневосточный федеральный университет, Школа медицины и наук о жизни, Владивосток, Россия

³Филиал «Комсомольская городская станция по борьбе с болезнями животных» КГБУ

⁴Хабаровская городская станция по борьбе с болезнями животных», Комсомольск-на-Амуре, Россия

⁵Хабаровская краевая ветеринарная лаборатория, Хабаровск, Россия

⁵Приморская межобластная ветеринарная лаборатория, Уссурийск, Россия

Контактное лицо

Михаил Ю. Щелканов, доктор биологических наук, директор НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора; 690087 Россия, Владивосток, ул. Сельская, д. 1. Тел. +79245297109
Email adorob@mail.ru
ORCID <https://www.orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Формат цитирования

Щелканов М.Ю., Дунаева М.Н., Белик А.А., Гетке М.В., Потт А.Б., Чаленко И.С., Иунихина О.В., Домбровская И.Э., Панкратов Д.В. Эпизоотическая вспышка гриппа А / H5N1 среди диких и сельскохозяйственных птиц в окрестностях Комсомольска-на-Амуре осенью 2022 г. // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 41-56. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-4

Получена 2 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 14 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель работы состояла в расшифровке эпизоотической вспышки в окрестностях Комсомольска-на-Амуре (Хабаровский край) в октябре 2022 г. среди диких и сельскохозяйственных птиц.

Материал и методы включали анализ эпизоотических данных, патологоанатомическое обследование тушек погибших птиц, сбор полевого материала и его транспортировку в лабораторию без разрыва холодовой цепочки, индикацию РНК вируса гриппа А с помощью ПЦР в реальном времени, изоляцию вирусных штаммов на модели развивающихся куриных эмбрионов с последующей оценкой активности вируса с помощью реакции гемагглютинации и инфекционного титра в линии почки эмбриона свиньи, секвенирование полноразмерного генома выделенных вирусных штаммов посредством нанопоровых технологий и по Сэнгеру с последующим привлечением процедур биоинформационного анализа.

Результаты показали, что эпизоотия среди диких птиц началась ещё в феврале 2022 г., а массовый падеж кур на птицефабрике «Комсомольская» сопровождалась гибелью диких птиц в ее окрестностях. С помощью молекулярно-генетических методов диагностики было установлено, что этиологическим агентом эпизоотии стал вирус гриппа А подтипа H5. Были изолированы 7 штаммов вируса гриппа А, анализ полноразмерного генома которых позволил классифицировать их как высоковирулентные варианты генетической подгруппы 2.3.4.4b субтипа H5N1.

Закключение: Восточная Азия, включая российский Дальний Восток, сохраняет статус центра генетического разнообразия высоковирулентного вируса гриппа А H5Nx, где имеет место циркуляция вируса среди местных популяций птиц и высокая вероятность реассортаций между различными вариантами вируса. Такая ситуация требует постоянной настороженности со стороны надзорных органов, неукоснительного выполнения требований биологической безопасности учреждениями и организациями, занятыми в сфере сельского хозяйства и природопользования, а также проведения в регионе регулярного эколого-вирусологического мониторинга.

Ключевые слова

Грипп птиц, эпизоотия, высоковирулентные штаммы, H5N1, генетическая подгруппа, 2.3.4.4b, *Corvus corax*, *Corvus corone*, *Gallus gallus*, Комсомольск-на-Амуре.

Epizootic outbreak of influenza A / H5N1 among wild and farm birds in the vicinity of Komsomolsk-on-Amur in the autumn of 2022

Mikhail Yu. Shchelkanov^{1,2}, Maria N. Dunaeva^{1,2}, Alexey A. Belik^{1,2}, Maxim V. Getke³, Anastasia B. Pott¹, Irina S. Chalenko⁴, Olga V. Iunikhina^{1,2}, Irina E. Dombrovskaya⁵ and Dmitry V. Pankratov¹

¹G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology of Rospotrebnadzor, Vladivostok, Russia

²Far Eastern Federal University, School of Medicine and Life Sciences, Vladivostok, Russia

³Komsomolsk City Animal Disease Control Station Branch of the regional budgetary

Institution Khabarovsk City Animal Disease Control Station, Komsomolsk-na-Amure, Russia

⁴Khabarovsk Regional Veterinary Laboratory, Khabarovsk, Russia

⁵Primorsky Interregional Veterinary Laboratory, Ussuriysk, Russia

Principal contact

Mikhail Yu. Shchelkanov, Doctor of Biological Sciences, Director of the G.P. Somov Institute of Epidemiology and Microbiology of Rospotrebnadzor; 690087 Russia, Vladivostok, Selskaya str., 1.

Tel. +79245297109

Email adorob@mail.ru

ORCID <https://www.orcid.org/0000-0001-8610-7623>

How to cite this article

Shchelkanov M.Yu., Dunaeva M.N., Belik A.A., Getke M.V., Pott A.B., Chalenko I.S., Iunikhina O.V., Dombrovskaya I.E., Pankratov D.V. Epizootic outbreak of influenza A / H5N1 among wild and farm birds in the vicinity of Komsomolsk-on-Amur in the autumn of 2022. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):41-56. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-4

Received 2 August 2024

Revised 14 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim of the work was to investigate an epizootic outbreak in the vicinity of Komsomolsk-on-Amur (Khabarovsk Territory) in October 2022 among wild and agricultural birds.

Material and methods included analysis of epizootic data, pathologic and anatomical examination of the carcasses of dead birds, collection of field material and its transportation to the laboratory without breaking the cold chain, indication of influenza A virus RNA using real-time PCR, isolation of viral strains on a model of developing chicken embryos with subsequent assessment of virus activity using a hemagglutination reaction and infectious titer in the swine embryo kidney cell line, sequencing of complete genome of isolated viral strains using nanopore and Sanger technologies followed by bioinformatics analysis procedures.

Results obtained show that epizootics among wild birds began in February 2022 and the mass death among chickens at the Komsomolskaya poultry farm was accompanied by the death of wild birds in its vicinity. Using molecular genetic diagnostic methods it was found that etiological agent of epizootic was the influenza A virus of the H5 subtype. Seven strains of influenza A virus were isolated, the analysis of the complete genome of which allowed them to be classified as highly pathogenic variants of the genetic subgroup 2.3.4.4b of H5N1 subtype.

Conclusions: East Asia including the Russian Far East retains the status of a center of genetic diversity of the highly pathogenic influenza A H5Nx virus, where the virus circulates among local bird populations and there is a high probability of reassortations between different variants the virus. Such a situation requires constant vigilance on the part of supervisory authorities, strict compliance with the requirements of biological safety by institutions and organizations engaged in agriculture and environmental management as well as regular ecological and virological monitoring in the region.

Key Words

Avian influenza, epizootics, highly pathogenic strains, H5N1, genetic subgroup, 2.3.4.4, *Corvus corax*, *Corvus corone*, *Gallus gallus*, Komsomolsk-na-Amure.

ВВЕДЕНИЕ

Природным резервуаром вируса гриппа А (Articulavirales: Orthomyxoviridae, *Alphainfluenzavirus*) являются дикие птицы водно-околоводного экологического комплекса, в первую очередь, гусеобразные (Anseriformes) и чайковые (Charadriiformes: Laridae) [1]. Все известные эпидемические и пандемические штаммы этого вируса имеют предшественников среди вариантов птичьего происхождения [2].

В популяциях птиц чаще всего циркулируют низковирулентные варианты вируса гриппа А (LPAI – low pathogenic avian influenza), однако в случае появления мутаций в сайте протеолитического расщепления гемагглютинаина, фенотип изменяется на высоковирулентный (HPAI – highly pathogenic avian influenza) [3], и такие варианты вируса способны вызывать системную инфекцию со значительным (часто превышающим 90 %) уровнем летальности среди птиц с широким вовлечением в эпизоотический процесс менее характерных видов наземного древесно-кустарникового экологических комплексов [4–6]. HPAI наиболее эффективно преодолевает межвидовые барьеры и способен вызывать эпизоотические вспышки среди водных млекопитающих [7–10] и спорадические вспышки у людей с уровнем летальности 55 % [11]. По этой причине, расшифровка эпизоотических вспышек, связанных с HPAI, имеет важное значение для прогнозирования эволюции вируса гриппа А птиц и оценки его эпидемического потенциала.

Современная панзоотия HPAI H5Nx началась в 1996–1997 гг., когда в результате реассортации появился прототипный штамм HPAI A/goose/Guangdong/1/1996 (H5N1) [12], принадлежавший т.н. генотипу <0>. Осенью 2003 г. масштабная эпизоотия HPAI H5N1 генотипа <Z> охватила Юго-Восточную Азию [13], хотя в Северной Азии в этот период циркулировали лишь LPAI (в том числе H5N3) [14; 15]. Весной 2005 г. через Джунгарское миграционное русло, включающее крупный хаб на оз. Цинхай [16], вирус гриппа А <Z> проник на юг Западной Сибири, где вызвал обширную эпизоотию среди диких и сельскохозяйственных птиц с эпицентром в Чановской озерной котловине [17–19]. При этом, западносибирские и Цинхайские штаммы формируют, хоть и родственные, но всё же уже различные генетические подгруппы [18; 20]. Осенью того же года перелётные птицы распространили западносибирскую генетическую подгруппу, ставшую основоположницей линии 2.2.1.x, на п-ов Индостан [21], европейскую часть России [22–24], Восточную и Западную Европу [25; 26] и Африку [27]; начался процесс формирования многочисленных региональных вариантов вируса [20]. В Северной Евразии сформировались две ключевые точки, позволяющие эффективно отслеживать изменение генотипов в процессе циркуляции HPAI между зимовочными и гнездовыми ареалами [20; 28]: в Европе – это Кубанско-Азовские плавни с высокой частотой встречаемости Ирано-Северокавказской генетической подгруппы [29], в Азии – оз. Убсу-Нур, долгое время служившее индикатором эволюции Тувинско-Сибирской генетической подгруппы 2.2.2.1 [30; 31].

Вплоть до весны 2008 г. HPAI H5N1 циркулировал в западном секторе Северной Евразии, к западу от р. Енисей (западнее примерно 100° в.д.) [32; 33]. В апреле 2008 г. HPAI H5N1 с мигрирующими дикими птицами вдоль Дальневосточно-Притихоокеанского

миграционного русла проник на территорию юга Приморского края, вызвав локальную эпизоотию среди непривитых домашних птиц в с. Воздвиженка и распространившись далее на север, положив начало Дальневосточно-Южнокитайской генетической подгруппе 2.3.2.1b [34]. Проникновение HPAI-вариантов вируса гриппа А в западный сектор Северной Евразии привело к появлению новых вирусных вариантов: в январе 2014 г. на юге Корейского п-ва в зимовочных популяциях диких птиц были обнаружены два новых генотипа HPAI H5N8, получивших обозначения <G1> и <D3> [35]. Во время весенней миграции генотип <D3> был разнесен перелётными птицами по западному сектору Северной Евразии, а осенью 2014 г. – ещё дальше: его штаммы были обнаружены на Японских о-вах [36] и в Якутской котловине (A/wigeon/Sakha/1/2014) [37]. Один из реассортантов <D3> – HPAI H5N2 – проник на территорию Северной Америки [38], подтвердив гипотезу Д.К. Львова с соавт. (2008) о том, что имеется «... возможность в обозримом будущем заражения в местах гнездования видов птиц, зимующих в Америке ...» [34, С. 8]. Сформировавшаяся при этом Еразийско-Американская генетическая подгруппа 2.3.4.4 оказалась наиболее успешной в эволюционном отношении [20].

Таким образом, центр генетического разнообразия HPAI H5Nx расширился и, в настоящее время, включает в себя не только Юго-Восточную, но и Восточную Азию, где наиболее актуальной является генетическая подгруппа 2.3.4.4 [20; 39–41]. Этот тезис подтверждают и результаты представленной статьи, посвященной расшифровке эпизоотической вспышки среди диких и домашних птиц в окрестностях Комсомольска-на-Амуре в октябре 2022 года.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Эпизоотические данные были получены сотрудниками филиала «Комсомольская городская станция по борьбе с болезнями животных» КГБУ «Хабаровская городская станция по борьбе с болезнями животных», КГБУ «Хабаровская краевая ветеринарная лаборатория» и ФГБУ «Приморская межобластная ветеринарная лаборатория» в процессе осуществления ветеринарных исследований, локализации вспышки заболевания среди птиц, ликвидации её последствий и предотвращения распространения эпизоотии.

Патологоанатомическое обследование тушек птиц проводили в соответствии с общеизвестными протоколами [42; 43].

Полевой материал – пулы внутренних органов (фрагментов легкого, мозга, кишечника и сгустка крови) от 6 особей (♀) домашних кур (*Gallus gallus domesticus*) и 1 особи (♂) сибирского ворона (*Corvus corax kamtschaticus*) – были собраны с соблюдением требований биологической безопасности в 2 мл криопробирки (Biologix, КНР), которые транспортировались в сосудах Дьюара с жидким азотом (-196 °C) и после камеральной обработки без разрыва холодовой цепочки хранились в низкотемпературном холодильнике (-80 °C) вплоть до проведения исследований [42].

Индикация РНК вируса гриппа А осуществлялась методом ПЦР с помощью наборов «АмплиСенс® Influenza A/B-Fl» и «АмплиСенс® Influenza virus A-тип – H5, H7, H9-Fl» согласно инструкции производителя (ЦНИИЭ Роспотребнадзора, Россия).

Реакция гемагглютинации (РГА) проводилась в полистироловых 96-луночных планшетах с

У-образным дном с использованием 0,25–0,50 % взвеси куриных эритроцитов в фосфатно-солевом буфере [44].

Изоляция вируса гриппа А проводилась в сертифицированных условиях в НИИ эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова Роспотребнадзора (НИИЭМ) (Владивосток) [45] путем инокуляции 10 % суспензии пулов внутренних органов в аллантаоисную полость 9-дневных развивающихся куриных эмбрионов (РКЭ) [44]; проводили три пассажа с использованием трёх РКЭ на одну пробу в каждом пассаже. После 3-го пассажа в РКЭ определяли титр в РКЭ и инфекционный титр вируса по схеме Рида и Менча [46] на основе цитопатогенного действия в клеточной линии почки эмбриона свиньи (СПЭВ) на 5-ые сутки после заражения.

Секвенирование генома вируса гриппа А проводили посредством нанопоровой технологии на приборе MinION (Oxford Nanopore Technologies, Великобритания) с использованием наборов «Рибо-преп», «Реверта-Л» (ЦНИИЭ Роспотребнадзора, Россия), ДНК-полимеразы Thermo Scientific™ DreamTaq™ Hot Start DNA Polymerase Master Mix (Thermo Fisher Scientific, США) и описанной ранее системы праймеров [47]. При наличии непрочитанных в MinION фрагментов их дополнительно секвенировали по Сэнгеру на приборе Honor-1616 (Nanjing Superyears Gene Technology, КНР) с помощью соответствующих пар праймеров из той же системы. Верификация ампликонов проводилась электрофорезом в 1 % агарозном геле.

Биоинформационный анализ осуществляли с помощью коммерческих программных продуктов: обработка результатов секвенирования и сборка геномов – CLC Sequence Viewer (Qiagen, Нидерланды) и Unipro UGENE (УНИПРО, Россия); выравнивание нуклеотидных последовательностей (по алгоритму Clustal W) и построение филогенетических деревьев (по алгоритму «ближайшего соседа») – Mega 7.0 [48]. Обозначения генетических групп и подгрупп приводятся согласно [20] с учётом последних рекомендаций Рабочей группы «Collaboration on H5 Antigenic Cartography», доступных на сайте GISAID (www.gisaid.org).

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика эпизоотии среди диких птиц отсчитывается от февраля 2022 г., когда на городской свалке и в ее окрестностях произошёл массовый падеж восточных черных ворон (*Corvus corone orientalis*), во внутренних органах которых с помощью ПЦР был обнаружен генетический материал вируса гриппа А подтипа H5, однако биологический материал для вирусологических исследований в НИИЭМ (Владивосток) не доставлялся. Весной и летом 2022 г. в окрестностях Комсомольска-на-Амуре имела место спорадическая гибель птиц, что стало предметом повышенного внимания органов санитарно-ветеринарного надзора и информирования населения о необходимости соблюдать меры предосторожности.

24.10.2024 на птицефабрике «Комсомольская», расположенной в северо-западной части Комсомольска-на-Амуре, был зафиксирован аномально высокий отход кур-несушек. Сотрудники Комсомольской городской станции по борьбе с болезнями животных на основании патологоанатомического вскрытия поставили предварительный диагноз «высокопатогенный грипп птиц».

Пробы биологического материала были направлены в Приморскую межобластную ветеринарную лабораторию (Уссурийск), и 27.10.2022 в них было подтверждено наличие генетического материала вируса гриппа А подтипа H5. В период 31.10–23.12.2022 на птицефабрике «Комсомольская» действовал режим чрезвычайной ситуации, было уничтожено порядка 500 тыс. голов кур и 1,2 млн. яиц, а из торговых точек отозвали всю продукцию, поставленную, начиная с 01.10.2022. В 6 км зоне вокруг птицефабрики проводился отстрел диких птиц в рамках проведения эколого-вирусологического мониторинга, в ходе которого и был добыт сибирский ворон, наряду с тушками кур доставленный в НИИЭМ.

Патологоанатомическое обследование тушек птиц выявило диссеминированные кровоизлияния в тканях легкого, внутриальвеолярную экссудацию, отек легких. Сосуды, обеспечивающие кровоснабжение легких, были расширены, кровь сгущена. Клиническая картина гипоксии была выражена в бледности кожных покровов и слизистых оболочек, уменьшении кровотока во внутренних органах, главным образом в кишечнике за счет гиперкоагуляции.

Индикация РНК вируса гриппа А в полевом материале была положительна в отношении гемагглютинаина подтипа H5 (табл. 1).

Изоляция вируса гриппа А на модели РКЭ привела к получению 7 штаммов вируса гриппа А (табл. 1), которые вызывали гибель РКЭ через 1 сут. после инокуляции, а цитопатическое действие (ЦПД) в клеточной линии СПЭВ проявлялось через 2 сут. после заражения (рис. 1).

Анализ генома выделенных штаммов показал, что они принадлежат субтипу H5N1. Полноразмерные нуклеотидные последовательности всех сегментов вирусного генома были размещены на национальной российской платформе VGARus и депонированы в международные базы генетических данных GenBank и GISAID (табл. 1). Филогенетический анализ нуклеотидных последовательностей гемагглютинаина позволил классифицировать выделенные штаммы к генетической подгруппе 2.3.4.4b (рис. 2). Сайт протеолитического расщепления гемагглютинаина обогащен положительно-заряженными аминокислотами (табл. 2), что является молекулярным маркером принадлежности к HPAI.

ОБСУЖДЕНИЕ

Массовая гибель ворон в феврале, до начала сезонных миграций птиц водно-околоводного экологического комплекса, свидетельствует о циркуляции возбудителя непосредственно в популяциях местных птиц. Восточная черная ворона не относится к перелетным птицам, но совершает ближние миграции, превращаясь в характерного для юга российского Дальнего Востока синантропа, в значительных количествах заселяющего свалки в окрестностях населенных пунктов [49; 50]. Эпизоотии, развивающиеся в крупных скоплениях птиц наземного и кустарникового экологических комплексов вокруг населенных пунктов в зимний период, описаны научной литературе для HPAI Ирано-Северокавказской подгруппы из генетической линии 2.2.2 [4], однако для Евразийско-Американской подгруппы 2.3.4.4 такие данные в условиях Дальнего Востока зафиксированы впервые.

Таблица 1. Результаты изоляции и идентификации штаммов вируса гриппа А H5N1 от диких и сельскохозяйственных птиц из эпидемической вспышки в Комсомольске-на-Амуре осенью 2022 г.

Штамм / Strain		3-й пассаж в РКЭ 3-d passage in DCE				СПЭВ / SPEV				Результаты секвенирования полногеномного генома Complete genome sequencing results											
		Источник изоляции Source of isolation		Вид / Species		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE		титр в РЛД death of DCE	
		С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR	С _Т в ПЦР C _T in PCR
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3350/2022 (H5N1)		26,1	+	8	26,1	+++	4	6,0	9,3	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223	prim001223
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3352/2022 (H5N1)		16,9	+	8	16,9	+++	4	5,3	8,3	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224	prim001224
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3353/2022 (H5N1)		7,0	+	8	17,1	+++	4	7,5	7,2	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225	prim001225
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3354/2022 (H5N1)		8,1	+	8	15,9	+++	4	7,5	7,1	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226	prim001226

Примечание / Note: ПЦР / PCR – полимеразная цепная реакция / polymerase chain reaction; РГА / HAT – реакция гемагглютинации / hemagglutination test; РКЗ / DCE – развивающиеся куриные эмбрионы / developing chicken embryo; СПЭВ / SPEV – линия клеток почки эмбриона свиньи / swine embryo kidney cell line; ЦПЭД / CPE – цитопатическое действие (++++ означает гибель 80–100 % клеток) / cytopathic effect (++++ means the death of 80–100 % of cells); TCID₅₀ – пороговое число циклов / cycle threshold; TCID₅₀ – 50 % инфекционная доза на модели клеточной культуры / 50 % tissue culture infection dose

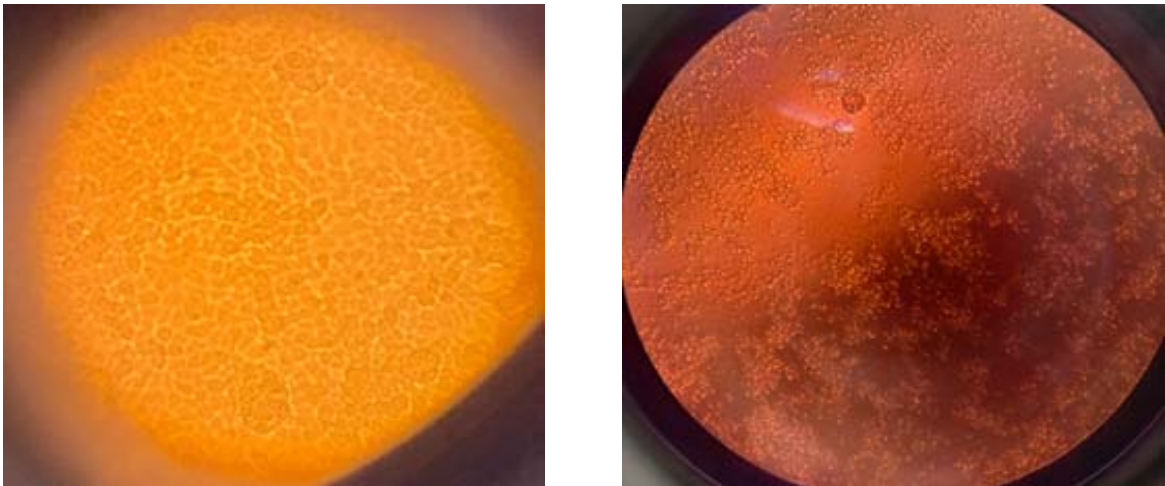


Рисунок 1. Клеточная линия СПЭВ: слева – интактная через 3 сут. после пересева; справа – через 3 сут. после пересева и 2 сут. после инокуляции штаммом A/carrion crow/Komsomolsk-na-Amure/FE-3413/2022 (H5N1)

Figure 1. SPEV cell line: on the left – intact one 3 days after the passage; on the right – 3 days after the passage and 2 days after inoculation with the strain A/carrion crow/Komsomolsk-na-Amure/FE-3413/2022 (H5N1)

Таблица 2. Аминокислотная последовательность сайта протеолитического расщепления гемагглютинаина изолированных штаммов (тире означает соответствие консенсусу)

Table 2. Amino acid sequence of the hemagglutinin proteolytic cleavage site of isolated virus strains (a dash indicates compliance with the consensus)

Номер аминокислотного остатка Amino acid residue number	322	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332	333	334	335	336	337	338	339
Консенсус / Consensus	L	R	N	S	P	H	R	E	R	R	R	K	K	R	G	L	F	G
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3350/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	R	—	—	—	—	—	—
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3352/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3353/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3354/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3404/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A/chicken/Komsomolsk-na-Amure/FE-3406/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A/carrion crow/Komsomolsk-na-Amure/FE-3413/2022 (H5N1)	—	—	—	—	—	Q	—	—	—	—	—	—	—	K	—	—	—	—

Дикie птицы стали наиболее вероятным источником заражения кур на птицефабрике «Комсомольская» [51] несмотря на все принятые меры предосторожности в связи с эпизоотией среди диких птиц. Как показывает опыт эпизоотии HPAI H5N1 в Северной Евразии, начиная с 2005 г., мелким и средним хозяйствам крайне сложно полностью изолировать сельскохозяйственных птиц от вирусных контаминаций со стороны диких птиц при массовых скоплениях последних [4; 17–19; 32; 34]. Известен случай, когда эпизоотическая вспышка HPAI в зимний период была вызвана заводом зараженных птиц на Птичий рынок в Москве [24], однако в рассматриваемом случае подобная ситуация была исключена.

Ворон – несмотря на свой интеллект и способность к социализации [52] – менее стайный вид по сравнению с вороной, но и он в зимний период формирует скопления и встречается в одних местах обитания с другими крупными врановыми (Corvidae) [50]. Ворон, из биологического материала которого был изолирован штамм A/carrion crow/Komsomolsk-na-Amure/FE-3413/2022 (табл. 1), был добыт примерно в 4,5 км от границ

птицефабрики в природных условиях в ходе мониторингового отстрела диких птиц. Это иллюстрирует тезис о том, что вирус гриппа А глубоко проник в популяции местных птиц и формирует не только сезонные, но и постоянные устойчивые природные очаги [53] на территории российского Дальнего Востока. До сих пор круглогодичное нахождение вируса гриппа А в природных очагах Северной Евразии¹ обсуждалось в связи с либо LPAI в наземных птицах (например, среди обыкновенных фазанов (*Phasianus colchicus*) в Приморском крае [54]), либо вмерзанием вируса в ледовый покров водоемов [55]. Выявленная интенсификация циркуляции HPAI резко повышает вероятность реассортации, приводящей к появлению патогенов с изменёнными биологическими свойствами [1–3; 22; 33].

¹ Здесь следует уточнить, что ближние зимовочные ареалы птиц водно-околоводного экологического комплекса не относятся к Северной Евразии – например, упоминавшаяся в статье южная часть Корейского п-ва относится к Восточной Азии; то же справедливо для Южной Европы и Ближнего Востока / It should be clarified here that the near-wintering ranges of birds of the aquatic ecological complex do not belong to Northern Eurasia – for example, the Southern part of the Korean Peninsula mentioned in the article belongs to East Asia; the same is true for Southern Europe and the Middle East.

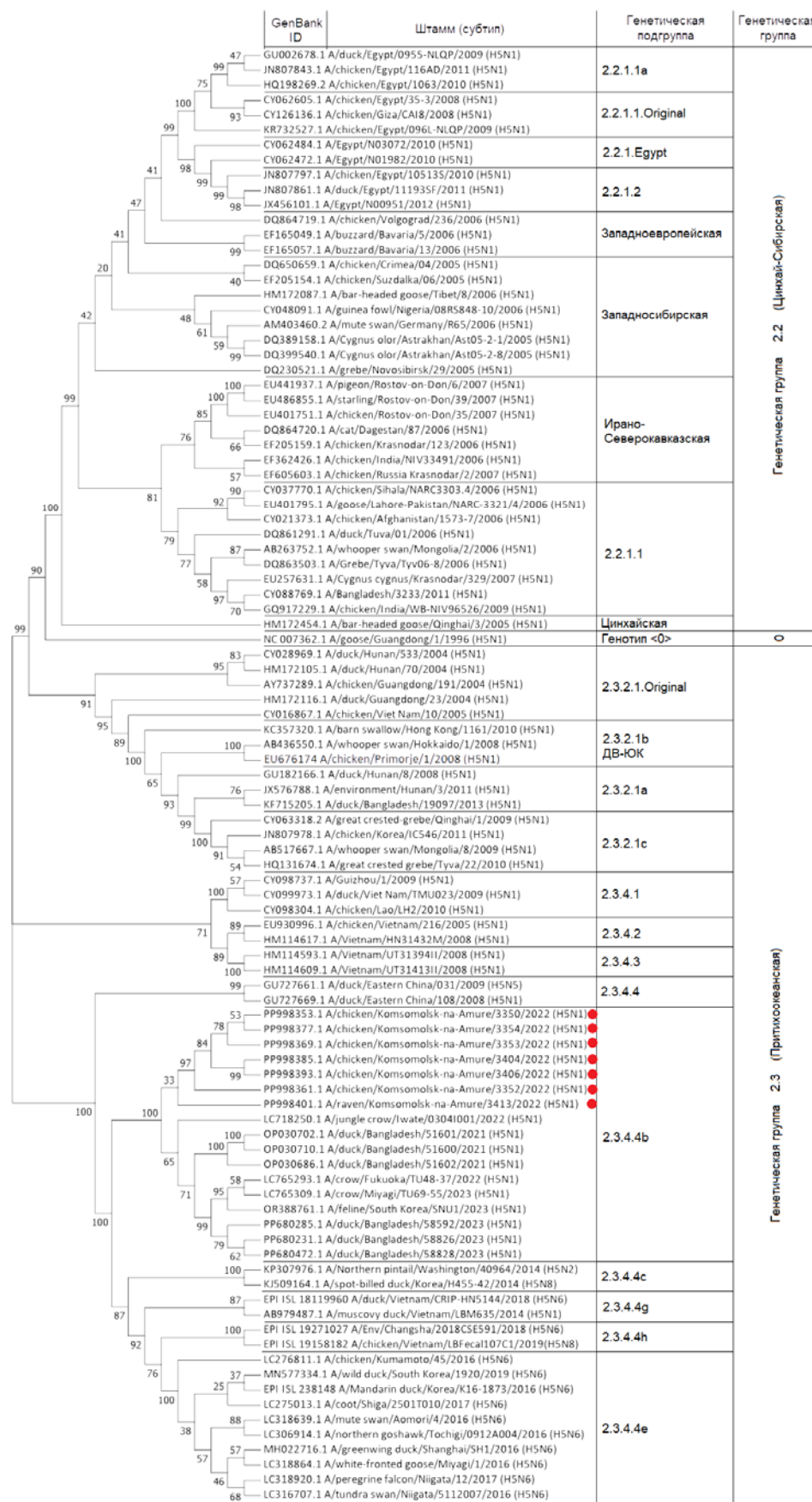


Рисунок 2. Иерархическая структура нуклеотидных последовательностей полноразмерных генов гемагглютинаина основных генетических групп, сформировавшихся в процессе современной панзоотии НРАI H5Nx. Штаммы, изолированные в процессе расшифровки эпизootической вспышки в Комсомольске-на-Амуре осенью 2022 г., отмечены красными кружками

Figure 2. Hierarchical structure of nucleotide sequences of complete hemagglutinin genes of the main genetic groups formed in the process of the modern HPAI H5Nx panzootics. Virus strains isolated during decoding of the epizootic outbreak in Komsomolsk-on-Amur in the autumn of 2022 are marked with red circles

Генетическая подгруппа 2.3.3.4b субтипа H5N1, которой принадлежат вирусные варианты, вызвавшие эпизоотическую вспышку в окрестностях Комсомольска-на-Амуре осенью 2022 г., сформировалась осенью 2020 г. в Европе (прототип A/Eurasian wigeon/Netherlands/1/2020) в результате реассортаций вариантов H5N8 (A/chicken/Iraq/1/2020) и H5N1 (A/black-headed gull/Atyrau/6558/2015) [56]. В следующем году 2.3.3.4b весной проник в Сибирь, а осенью – в зимовочный ареал на территории Юго-Восточной Азии [57; 58]. Тогда же, осенью 2021 г. перелетные птицы, по-видимому, занесли 2.3.3.4b в нижнее течение Амура вдоль одного из ответвлений Дальневосточно-Притихоокеанского миграционного русла. Вирус закрепился в популяции местных врановых и во время их массового скопления в феврале 2022 г. на свалке в Комсомольске-на-Амуре и началась описываемая эпизоотия.

Нейраминидаза подтипа N1 выделенных штаммов (табл. 1) имеет увеличенную длину (471 а.о. вместо обычной 450 а.о. для генотипа <Z>) за счет 20-членной вставки в позициях 49–68 и точечной вставки C140. Данная модификация удлиняет «ножку» молекулы NA и рассматривается как маркер повышения репликативной активности в эпителиоцитах птиц [22; 28]. Вариант N1, близкий к изолированным штаммам, был обнаружен еще в апреле 2015 г. у озерной чайки в окрестностях Гурьева (Казахстан): A/black-headed gull/Atyrau/6558/2015 (H5N1), GenBank PP411214. Проникнув затем вдоль миграционных путей на территорию Европы, этот вариант принял участие в формировании генетической подгруппы 2.3.4.4b (см. выше).

Рецептор-связывающий сайт гемагглютинаина изолированных штаммов (табл. 2) не имеет аминокислотных замен, свидетельствующих о повышении аффинности по отношению к α 2-6-сиалозидам, что является маркером специфичности к клеткам эпителия верхних отделов респираторного тракта человека [3; 28; 32; 33].

Сайт протеолитического расщепления гемагглютинаина, обогащенный положительно заряженными аминокислотами, что характерно для HPAI-фенотипа, соответствует вариантами этого фрагмента, встречающихся у штаммов Евразийско-Американской генетической подгруппы 2.3.4.4 [20; 35; 38]. Однако 2 из 7 аминокислотных последовательностей (28,6 %) имели замены относительно консенсуса для рассматриваемой эпизоотической вспышки. При этом, даже в штаммах от кур в 16,7 % штаммов имелась аминокислотная замена K333R, повышающая положительный заряд и уровень патогенности вируса. Штамм от ворона содержал одновременно две аминокислотные замены, H327Q и R335K, несколько снижающие суммарный положительный заряд сайта протеолитического разрезания. Полученные данные свидетельствуют о гетерогенности уровня патогенности возбудителя с его снижением в популяциях диких птиц – такая понижающая вирулентность динамика была ранее отмечена для Тувинско-Сибирской (2.2.2.1), Ирано-Северокавказской и Дальневосточно-Южнокитайской (2.3.2.1b) генетических подгрупп [28].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, генетическая подгруппа 2.3.4.4 HPAI H5N1 (особенно 2.3.4.4b) продолжает активно циркулировать в Восточной Азии, в частности – на юге российского

Дальнего Востока – что требует поддержания достаточного уровня готовности к возможному обострению ситуации в области биологической безопасности: постоянной настороженности со стороны надзорных органов; неукоснительного исполнения требований нормативных документов учреждениями и организациями, занятыми в сфере сельского хозяйства и природопользования; проведения в регионе регулярного эколого-вирусологического мониторинга с направлением биологического материала как в центральные, так и региональные научно-исследовательские учреждения.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Львов Д.К., Ямникова С.С., Федякина И.Т., Аристов В.А., Львов Д.Н., Ломакина Н.Ф., Петрова Е.С., Злобин В.И., Хаснатинов М.А., Чепургина Е.А., Ковтунов А.И., Джаркенов А.Ф., Санков М.Н., Леонова Г.Н., Маслов В.А., Щелканов М.Ю., Непоклонов Е.А., Алипер Т.И. Экология и эволюция вирусов гриппа в России (1979–2002 гг.) // Вопросы вирусологии. 2004. Т. 49. N 3. С. 17–24.
2. Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В., Львов Д.К. Грипп: история, клиника, патогенез // Лечащий врач. 2011. N 10. С. 33–38.
3. Щелканов М.Ю., Львов Д.К. Генотипическая структура рода Influenza A virus // Вестник Российской академии медицинских наук. 2011. N 5. С. 19–23.
4. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Прилипов А.Г., Дерябин П.Г., Федякина И.Т., Галкина И.В., Киреев Д.Е., Фролов А.В., Аканина Д.С., Усачёва О.В., Шляпникова О.В., Поглазов А.Б., Морозова Т.Н., Прошина Е.С., Гребенникова Т.В., Забережный А.Д., Яковлев С.С., Щербакова Л.О., Шаповалов А.В., Жалин М.В., Руденко В.П., Пичуев А.Е., Литвин К.Е., Варкентин А.В., Стешенко В.В., Харитонов С.П., Прошина Е.С., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Алипер Т.И., Мартыновченко В.В., Лысенко С.Н., Власов Н.А., Непоклонов Е.А. Расшифровка эпизоотической вспышки среди диких и домашних птиц на юге европейской части России в декабре 2007 г. // Вопросы вирусологии. 2008. Т. 53. N 4. С. 18–23.
5. Nagarajan S., Tosh C., Murugkar H.V., Venkatesh G., Katare M., Jain R., Behera P., Khandia R., Tripathi S., Kulkarni D.D., Dubey S.C. Isolation and molecular characterization of a H5N1 virus isolated from a Jungle crow (*Corvus macrorhynchos*) in India. *Virus Genes*, 2010, vol. 41, no. 1, pp. 30–36. <https://doi.org/10.1007/s11262-010-0477-4>
6. Poetranto E.D., Yamaoka M., Nastri A.M., Krisna L.A., Rahman M.H., Wulandari L., Yudhawati R., Ginting T.E., Makino A., Shinya K., Kawaoka Y. An H5N1 highly pathogenic avian influenza virus isolated from a local tree sparrow in Indonesia. *Microbiology and Immunology*, 2011, vol. 55, no. 9, pp. 666–672. <https://doi.org/10.1111/j.1348-0421.2011.00361.x>
7. Gulyaeva M., Sharshov K., Suzuki M., Sobolev I., Sakoda Y., Alekseev A., Sivay M., Shestopalova L., Shchelkanov M., Shestopalov A. Genetic characterization of an H2N2 influenza virus isolated from a muskrat in Western Siberia. *Journal of Veterinary Medical Science*, 2017, vol. 79, no. 8, pp. 1461–1465. <https://doi.org/10.1292/jvms.17-0048>
8. Gulyaeva M., Sobolev I., Sharshov K., Kurskaya O., Alekseev A., Shestopalova L., Kovner A., Bi Y., Shi W., Shchelkanov M., Shestopalov A. Characterization of Avian-like Influenza A (H4N6) Virus Isolated from Caspian Seal in 2012. *Virologica Sinica*, 2018, vol. 33, no. 5, pp. 449–452. <https://doi.org/10.1007/s12250-018-0053-y>

9. Gadzhiev A., Petherbridge G., Sharshov K., Sobolev I., Alekseev A., Gulyaeva M., Litvinov K., Boltunov I., Teymurov A., Zhigalin A., Daudova M., Shestopalov A. Pinnipeds and avian influenza: a global timeline and review of research on the impact of highly pathogenic avian influenza on pinniped populations with particular reference to the endangered Caspian seal (*Pusa caspica*). *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2024, vol. 14, id: 1325977. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2024.1325977>
10. Sobolev I., Gadzhiev A., Sharshov K., Ohlopko O., Stolbunova K., Fadeev A., Dubovitskiy N., Glushchenko A., Irza V., Perkovsky M., Litvinov K., Meshcheriakova N., Petherbridge G., Shestopalov A. Highly pathogenic avian influenza A (H5N1) virus-induced mass death of wild birds, Caspian Sea, Russia, 2022. *Emerging Infectious Diseases*, 2023, vol. 29, no. 12, pp. 2528–2532. <https://doi.org/10.3201/eid2912.230330>
11. World Health Organization. Avian Influenza Weekly Update Number 954. 05.07.2024. URL: https://cdn.who.int/media/docs/default-source/wpro---documents/emergency/surveillance/avian-influenza/ai_20240705.pdf?sfvrsn=5f006f99_137 (дата обращения: 16.07.2024)
12. Xu X., Subbarao K., Cox N.J., Guo Y. Genetic characterization of the pathogenic influenza A/goose/Guangdong/1/96 (H5N1) virus: similarity of its hemagglutinin gene to those of H5N1 viruses from the 1997 outbreaks in Hong Kong. *Virology*, 1999, vol. 261, no. 1, pp. 15–19. <https://doi.org/10.1006/viro.1999.9820>
13. Li K.S., Guan Y., Wang J., Smith G.J., Xu K.M., Duan L., Rahardjo A.P., Puthavathana P., Buranathai C., Nguyen T.D., Estoe pangestie A.T., Chaisingh A., Auewarakul P., Long H.T., Hanh N.T., Webby R.J., Poon L.L., Chen H., Shortridge K.F., Yuen K.Y., Webster R.G., Peiris J.S. Genesis of a highly pathogenic and potentially pandemic H5N1 influenza virus in eastern Asia. *Nature*, 2004, vol. 430, pp. 209–213. <https://doi.org/10.1038/nature02746>
14. Разумова Ю.В., Щелканов М.Ю., Дурыманова А.А., Золотых С.И., Терновой В.А., Славский А.А., Юрлов А.К., Беклемишев А.Б., Шестопалов А.М., Львов Д.К. Молекулярно-генетическое разнообразие вируса гриппа А в популяциях диких птиц на юге Западной Сибири // Вопросы вирусологии. 2005. Т. 50. N 4. С. 31–35.
15. Разумова Ю.В., Щелканов М.Ю., Золотых С.И., Дурыманова А.А., Терновой В.А., Беклемишев А.Б., Славский А.А., Юрлов А.К., Шестопалов А.М., Львов Д.К., Нетесов С.В. Результаты мониторинга вируса гриппа А в популяциях диких птиц на юге Западной Сибири (данные 2003 г.) // Вопросы вирусологии. 2006. Т. 51. N 3. С. 32–37.
16. Chen H., Li Y., Li Z., Shi J., Shinya K., Deng G. Properties and dissemination of H5N1 viruses isolated during an influenza outbreak in migratory waterfowl in Western China. *Journal of Virology*, 2006, vol. 80, no. 12, pp. 5976–5983.
17. Щелканов М.Ю., Власов Н.А., Киреев Д.Е., Славский А.А., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Забережный А.Д., Алипер Т.И., Кирюхин С.Т., Петренко М.С., Крашенинников О.П., Непоклонов Е.А., Онищенко Г.Г., Дерябин П.Г., Львов Д.К. Клинические признаки заболевания у птиц, вызванного высокопатогенными вариантами вируса гриппа А/Н5N1, в эпицентре эпизоотии на юге Западной Сибири (июль 2005 г.) // Журнал инфекционной патологии. 2005. Т. 12. N 3–4. С. 121–124.
18. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Непоклонов Е.А., Онищенко Г.Г., Власов Н.А., Алипер Т.И., Забережный А.Д., Киреев Д.Е., Крашенинников О.П., Кирюхин С.Т., Бурцева Е.И., Слепушкин А.Н. Изоляция штаммов вируса гриппа А/Н5N1 от домашних и диких птиц в период эпизоотии в Западной Сибири (июль 2005 г.) и их депонирование в Государственную Коллекцию вирусов РФ (08 августа 2005 г.) // Вопросы вирусологии. 2006. Т. 51. N 1. С. 11–14.
19. Онищенко Г.Г., Шестопалов А.М., Терновой В.А., Евсеенко В.А., Дурыманов А.Г., Рассадкин Ю.Н., Разумова Ю.В., Зайковская А.В., Золотых С.И., Нетесов С.В., Сандахчиев Л.С. Выявление в Западной Сибири высокопатогенных H5N1-вирусов гриппа, генетически родственных вирусам, циркулирующим в Юго-Восточной Азии в 2003–2005 гг. // Доклады Академии наук. 2006. Т. 406. N 2. С. 278–280.
20. Щелканов М.Ю., Кириллов И.М., Шестопалов А.М., Литвин К.Е., Дерябин П.Г., Львов Д.К. Эволюция вируса гриппа А / H5N1 (1996–2016) // Вопросы вирусологии. 2016. Т. 61. N 6. С. 7–18. <http://dx.doi.org/10.18821/0507-4088-2016-61-6-245-256>
21. Jameel S. The birds are coming: are we ready? *Indian Journal of Medical Research*. 2005, vol. 122, no. 4, pp. 277–281.
22. Киселев О.И., Блинов В.М., Писарева М.М., Терновой В.А., Агафонов А.П., Сараев Д.В., Еропкин М.Ю., Лобова Т.Г., Григорьева В.А., Груднин М.П. Изоляты вируса гриппа подтипа H5N1, выделенные от домашней птицы в Курганской области в 2005 году: молекулярно-генетическая характеристика // Молекулярная биология. 2008. Т. 42. N 1. С. 78–87.
23. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Бурцева Е.И., Галкина И.В., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Усачёв Е.В., Ляпина О.В., Шляпникова О.В., Поглазов А.Б., Славский А.А., Морозова Т.Н., Васильев А.В., Забережный А.Д., Джаркенов А.Ф., Габбасов Ф.Б., Евдокимова М.И., Алипер Т.И., Литвин К.Е., Громашевский В.Л., Власов Н.А., Яшкуллов К.Б., Ковтунов А.И., Онищенко Г.Г., Непоклонов Е.А., Suarez D.L. Эпизоотия среди лебедей-шипун (Cygnus olor) в нижней дельте Волги (ноябрь 2005 г.), вызванная высокопатогенным вирусом гриппа А / H5N1 // Вопросы вирусологии. 2006. Т. 51. N 3. С. 10–16.
24. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Прилипов А.Г., Дерябин П.Г., Аканина Д.С., Галкина И.В., Гребенникова Т.В., Федякина И.Т., Альховский С.В., Усачёва О.В., Киреев Д.Е., Славский А.А., Стариков Н.С., Петренко М.С., Михайлова В.В., Усачёв Е.В., Садыкова Г.К., Морозова Т.Н., Самохвалов Е.И., Юдин А.Н., Виткова О.Н., Щербакова Л.О., Забережный А.Д., Калмыков М.В., Громашевский В.Л., Алипер Т.И., Яковлев С.С., Власов Н.А., Непоклонов Е.А., Suarez D. Молекулярно-генетическая характеристика штамма A/chicken/Moscow/2/2007 (H5N1) из очага эпизоотии высокопатогенного гриппа А среди сельскохозяйственных птиц в Подмосковье (февраль 2007 г.) // Вопросы вирусологии. 2007. Т. 52. N 6. С. 40–47.
25. Globig A., Staubach C., Beer M., Köppen U., Fiedler W., Nieburg M., Wilking H., Starick E., Teifke J.P., Werner O., Unger F., Grund C., Wolf C., Roost H., Feldhusen F., Conraths F.J., Mettenleiter T.C., Harder T.C. Epidemiological and ornithological aspects of outbreaks of highly pathogenic avian influenza virus H5N1 of Asian lineage in wild birds in Germany, 2006 and 2007. *Transboundary Emerging Diseases*, 2009, vol. 56, no. 3, pp. 57–72. <https://doi.org/10.1111/j.1865-1682.2008.01061.x>
26. Mayor S. Link between H5N1 in UK and recent outbreaks in Hungary is investigated. *British Medical Journal*, 2007, vol. 334, id: 335. <https://doi.org/10.1136/bmj.39126.366076.DB>

27. Escorcia M., Attene-Ramos M.S., Estrada M.J., Nava G.M. Improving global influenza surveillance: trends of A (H5N1) virus in Africa and Asia. *British Medical Journal Research Notes*, 2012, 5, id: 62. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-5-62>
28. Щелканов М.Ю., Прилипов А.Г., Львов Д.К., Федякина И.Т., Казарян А.С., Галкина И.В., Морозова Т.Н., Кушнир А.Т., Власов Н.А., Дерябин П.Г. Динамика вирулентности штаммов высоковирулентного вируса гриппа А / H5N1 генотипа 2.2, изолированных на территории России в 2005–2007 гг. // Вопросы вирусологии. 2009. Т. 54. N 2. С. 8–17.
29. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Прилипов А.Г., Фролов А.В., Федякина И.Т., Бурцева Е.И., Шляпникова О.В., Поглазов А.Б., Альховский С.В., Галкина И.В., Иголкин А.В., Аканина Д.С., Гребенникова Т.В., Киреев Д.Е., Варкентин А.В., Славский А.А., Морозова Т.Н., Самохвалов Е.И., Литвин К.Е., Виткова О.Н., Щербакова Л.О., Ирза В.Н., Дрыгин В.В., Калмыков М.В., Фонтанецкий А.С., Забережный А.Д., Шевкопляс В.Н., Митенко Е.А., Щербина И.А., Алипер Т.И., Громашевский В.Л., Власов Н.А., Непоклонов Е.А., Suarez D. Эпизоотия среди диких и домашних птиц, вызванная высоковирулентным вирусом гриппа А / H5N1 генотипа 2.2 (Цинхай–Сибирский) на пути осенних миграций в северо-восточной части бассейна Азовского моря (Краснодарский край) // Вопросы вирусологии. 2008. Т. 53. N 2. С. 14–19.
30. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Дерябин П.Г., Федякина И.Т., Бурцева Е.И., Прилипов А.Г., Киреев Д.Е., Усачёв Е.В., Алипер Т.И., Забережный А.Д., Гребенникова Т.В., Галкина И.В., Славский А.А., Литвин К.Е., Донгур-оол А.М., Медведев Б.А., Докпер-оол М.Д., Монгуш А.А., Арапчор М.Ш., Кенден А.О., Власов Н.А., Непоклонов Е.А., Suarez D. Изоляция высокопатогенных (HPAI) штаммов вируса гриппа А/H5N1 от диких птиц в очаге эпизоотии на озере Убсу-Нур (июнь 2006 г.) и их депонирование в Государственную Коллекцию вирусов РФ (03 июля 2006 г.) // Вопросы вирусологии. 2006. Т. 51. N 6. С. 14–18.
31. Шестопалов А.М., Шаршов К.А., Соболев И.А., Варкентин А.В., Юшков Ю.Г., Леонов С.В., Галкина И.В., Арчимаева Т.П., Ирза В.Н., Щелканов М.Ю., Гаджиев А.А., Магомедова М.З. Итоги многолетнего мониторинга вируса гриппа А птиц на озере Убсу-Нур // Юг России: экология, развитие. 2016. Т. 11. N 3. С. 106–119. <http://dx.doi.org/10.18470/1992-1098-2016-3-106-119>
32. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Vlasov N.A., Fedyakina I.T., Deryabin P.G., Alkhovsky S.V., Zaberezhny A.D., Suares D. Evolution of HPAI H5N1 virus in Natural ecosystems of Northern Eurasia (2005–2008). *Avian Diseases*, 2010, vol. 54, no. 1, pp. 483–495. <http://dx.doi.org/10.1637/8893-042509-Review.1>
33. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and Ecology. Academic Press, 2015, 452 p.
34. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Власов Н.А., Прилипов А.Г., Дерябин П.Г., Федякина И.Т., Галкина И.В., Забережный А.Д., Ляпина О.В., Шляпникова О.В., Киреев Д.Е., Фесенко Е.Е., Калмыков М.В., Виткова О.Н., Морозова Т.Н., Прошина Е.С., Гребенникова Т.В., Аканина Д.С., Самохвалов Е.И., Альховский С.В., Волков В.А., Семёнов В.И., Гапонов В.В., Шмаков Н.И., Кушнир А.Т., Казарян А.С., Стариков Н.С., Петренко М.С., Славский А.А., Литвин К.Е., Щербакова Л.О., Фролов А.В., Манин Т.Б., Уманец О.А., Бандеев В.В., Хван А.М., Дунаев В.Г., Челедина Т.П., Абгарян С.Р., Михайлович В.М., Заседателев А.С., Любченко Е.Н., Флягин В.Н., Тихонова И.Ф., Маслов Д.В., Ананьев В.Ю., Баранов Н.И., Гореликов В.Н., Яковлев С.С., Алипер Т.И., Непоклонов Е.А., Suarez D. Первый прорыв нового для России генотипа 2.3.2 высоковирулентного вируса гриппа А / H5N1 на Дальнем Востоке // Вопросы вирусологии. 2008. Т. 53. N 5. С. 4–8.
35. Kang H.M., Lee E.K., Song B.M., Jeong J., Choi J.G., Jeong J., Moon O.K., Yoon H., Cho Y., Kang Y.M., Lee H.S., Lee Y.J. Novel reassortant influenza A(H5N8) viruses among inoculated domestic and wild ducks, South Korea, 2014. *Emerging Infectious Diseases*, 2015, vol. 21, no. 2, pp. 298–304. <http://dx.doi.org/10.3201/eid2102.141268>
36. Saito T., Tanikawa T., Uchida Y., Takemae N., Kanehira K., Tsunekuni R. Intracontinental and intercontinental dissemination of Asian H5 highly pathogenic avian influenza virus (clade 2.3.4.4) in the winter of 2014–2015. *Reviews in Medical Virology*, 2015, vol. 25, no. 6, pp. 388–405. <http://dx.doi.org/10.1002/rmv.1857>
37. Marchenko V.Y., Susloparov I.M., Kolosova N.P., Goncharova N.I., Shipovalov A.V., Durymanov A.G., Ilyicheva T.N., Budatsirenova L.V., Ivanova V.K., Ignatyev G.A., Ershova S.N., Tulyahova V.S., Mikheev V.N., Ryzhikov A.B. Influenza A (H5N8) virus isolation in Russia, 2014. *Archive Virology*, 2015, vol. 160, no. 11, pp. 2857–2860. <http://dx.doi.org/10.1007/s00705-015-2570-4>
38. Pasick J., Berhane Y., Joseph T., Bowes V., Hisanaga T., Handel K., Alexandersen S. Reassortant highly pathogenic influenza A H5N2 virus containing gene segments related to Eurasian H5N8 in British Columbia, Canada, 2014. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, id: 9484. <http://dx.doi.org/10.1038/srep09484>
39. Dunaeva M.N., Sharshov K.A., Sobolev I.A., Ledneva V.A., Pankratov D.V., Suroviy A.L., Galkina I.V., Fomenko P.V., Zhuravlev Yu.N., Shestopalov A.M., Shchelkanov M.Yu. North-Eastern Asia as a modern genetic subgroup generation center for highly pathogenic avian influenza A / H5 viruses (Orthomyxoviridae, Influenzavirus A). Abstract Book of the 1-st International Conference “North-East Asia Biodiversity” (Vladivostok, Russia; September 17–21, 2018). Vladivostok: The Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, 2018, pp. 28–29.
40. Bi Y., Li J., Li S., Fu G., Jin T., Zhang C., Yang Y., Ma Z., Tian W., Li J., Xiao S., Li L., Yin R., Zhang Y., Wang L., Qin Y., Yao Z., Meng F., Hu D., Li D., Wong G., Liu F., Lv N., Wang L., Fu L., Yang Y., Peng Y., Ma J., Sharshov K., Shestopalov A., Gulyaeva M., Gao G.F., Chen J., Shi Y., Liu W.J., Chu D., Huang Y., Liu Y., Liu L., Liu W., Chen Q., Shi W. Dominant subtype switch in avian influenza viruses during 2016–2019 in China. *Nature Communications*, 2020, vol. 11, no. 1, id: 5909. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-020-19671-3>
41. Mine J., Tsunekuni R., Tanikawa T., Uchida Y., Dubovitskiy N., Derko A., Sobolev I., Shestopalov A., Sharshov K., Saito T. Genetics of Japanese H5N8 high pathogenicity avian influenza viruses isolated in winter 2020–2021 and their genetic relationship with avian influenza viruses in Siberia. *Transboundary Emerging Diseases*, 2022, vol. 69, no. 5, pp. e2195–e2213. <http://dx.doi.org/10.1111/tbed.14559>
42. Львов Д.К., Щелканов М.Ю., Колобухина Л.В. Сбор хранение и транспортировка полевого материала // В кн.: Вирусы и вирусные инфекции человека и животных. Руководство по вирусологии. Москва: Медицинское информационное агентство, 2013. С. 409–416.
43. Селезнев С.Б., Ветошкина Г.А., Кротова Е.А. Методические рекомендации по технике вскрытия птиц и исследованию органов иммунной системы. Москва: Арт-Сервис, 2016. 16 с.

44. Шубладзе А.К., Гайдамович С.Я. Краткий курс практической вирусологии. Москва: Медгиз, 1954. 380 с.
45. Запорожец Т.С., Беседнова Н.Н., Калинин А.В., Сомова Л.М., Щелканов М.Ю. 80 лет на страже биологической безопасности у восточных рубежей России // Здоровье населения и среда обитания. 2021. N 5. С. 5–15. <http://dx.doi.org/10.35627/2219-5238/2021-338-5-5-15>
46. Reed L.J., Muench H. A simple method of estimating fifty percent endpoints. *American Journal of Epidemiology*. 1938, vol. 27, no. 3, pp. 493–497.
47. Дунаева М.Н., Щелканов М.Ю., Панкратов Д.В., Иунихина О.В., Крылова Н.В., Лубова В.А. Набор олигонуклеотидов-праймеров, используемых для идентификации вируса гриппа А // Заявка на патент РФ, N 2023127156, приоритет 24.10.2023.
48. Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software for microcomputers. *Computer Applications in Biosciences*, 1994, vol. 10, no. 2, pp. 189–191. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/10.2.189>
49. Бурковский О.А., Курдюков А.Б. Материалы по сезонному питанию черной *Corvus corone* и большесклявой *C. macrorhynchos* ворон в Южном Приморье // Русский орнитологический журнал. 1997. Т. 19. С. 13–17.
50. Базарова А.С. Пространственно-временная дифференциация черной вороны и ворона в условиях Западного Забайкалья (на примере г. Улан-Удэ) // Вестник Бурятского государственного университета. 2014. N 4. С. 151–155.
51. Дунаева М.Н., Иунихина О.В., Домбровская И.Э., Белик А.А., Чаленко И.С., Потт А.Б., Мамошина М.Ю., Кокорев А.С., Мельников С.А., Панкратов Д.В., Щелканов М.Ю. Роль диких птиц в формировании эпизоотии гриппа А среди домашних кур в Комсомольске-на-Амуре (октябрь 2022 г.) // Материалы Национальной (Всероссийской) научно-практической конференции «Ветеринарные и биологические аспекты в диагностике и лечении диких животных», Уссурийск, 31 марта, 2023. С. 34–38.
52. Pika S., Bugnyar T. The use of referential gestures in ravens (*Corvus corax*) in the wild. *Nature Communications*, 2011, vol. 2, id: 560. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1567>
53. Щелканов М.Ю., Аристова В.А., Чумаков В.М., Львов Д.К. Историография термина «природный очаг». В кн.: Новые и возвращающиеся инфекции в системе биобезопасности Российской Федерации. Москва: Изд-во Первого МГМУ им. И.М. Сеченова, 2014. С. 21–32.
54. Щелканов М.Ю., Ананьев В.Ю., Львов Д.Н., Киреев Д.Е., Гурьев Е.Л., Аганина Д.С., Галкина И.В., Аристова В.А., Москвина Т.М., Чумаков В.М., Баранов Н.И., Гореликов В.Н., Усачёв Е.В., Альховский С.В., Ляпина О.В., Поглазов А.Б., Шляпникова О.В., Бурухина Е.Г., Борисова О.Н., Федякина И.Т., Бурцева Е.И., Морозова Т.Н., Гренкова Е.П., Гребенникова Т.В., Прилипов А.Г., Самохвалов Е.И., Забережный А.Д., Коломеев С.А., Мирошников В.А., Оропай П.Л., Гапонов В.В., Семёнов В.И., Суслов И.О., Волков В.А., Ямникова С.С., Алипер Т.И., Дунаев В.Г., Громашевский В.Л., Маслов Д.В., Новиков Ф.Т., Власов Н.А., Дерябин П.Г., Непоклонов Е.А., Злобин В.И., Львов Д.К. Комплексный эколого-вирусологический мониторинг на территории Приморского края (2003–2006) // Вопросы вирусологии. 2007. Т. 52. N 5. С. 37–48.
55. Zhang G., Shoham D., Gilichinsky D., Davydov S., Castello J.D., Rogers S.O. Evidence of influenza A virus RNA in Siberian lake ice. *Journal of Virology*, 2006, vol. 80, no. 24, pp. 12229–12235. <http://dx.doi.org/10.1128/JVI.00986-06>
56. Lewis N.S., Banyard A.C., Whittard E., Karibayev T., Al Kafagi T., Chvala I., Byrne A., Meruyert Akberovna S., King J., Harder T., Grund C., Essen S., Reid S.M., Brouwer A., Zinyakov N.G., Tegzhanov A., Irza V., Pohlmann A., Beer M., Fouchier R.A.M., Akhmetzhan Akievich S., Brown I.H. Emergence and spread of novel H5N8, H5N5 and H5N1 clade 2.3.4.4 highly pathogenic avian influenza in 2020. *Emerging Microbes Infections*, 2021, vol. 10, no. 1, pp. 148–151. <http://dx.doi.org/10.1080/22221751.2021.1872355>
57. Barman S., Turner J.C.M., Kamrul Hasan M., Akhtar S., Jeevan T., Franks J., Walker D., Mukherjee N., Seiler P., Kercher L., McKenzie P., Webster R.G., Feeroz M.M., Webby R.J. Emergence of a new genotype of clade 2.3.4.4b H5N1 highly pathogenic avian influenza A viruses in Bangladesh. *Emerging Microbes Infections*, 2023, vol. 12, no. 2, id: e2252510. <http://dx.doi.org/10.1080/22221751.2023.2252510>
58. Sobolev I., Alekseev A., Sharshov K., Chistyayeva M., Ivanov A., Kurskaya O., Ohlopko O., Moshkin A., Derko A., Loginova A., Solomatina M., Gadzhiev A., Bi Y., Shestopalov A. Highly pathogenic avian influenza A (H5N1) virus clade 2.3.4.4b infections in seals, Russia, 2023. *Emerging Infectious Diseases*, 2024, vol. 30, no. 10, pp. 2160–2164. <http://dx.doi.org/10.3201/eid3010.231728>

REFERENCES

1. Lvov D.K., Yamnikova S.S., Fedyakina I.T., Aristova V.A., Lvov D.N., Lomakina N.F., Petrova E.S., Zlobin V.I., Khasnatinov M.A., Chepurgina E.A., Kovtunov A.I., Dzharckenov A.F., Sankov M.N., Leonova G.N., Maslov V.A., Shchelkanov M.Yu., Nepoklonov E.A., Aliper T.I. Ecology and evolution of influenza viruses in Russia (1979–2002). *Voprosy virusologii [Problems in Virology]*. 2004, vol. 49, no. 3, pp. 17–24. (In Russian)
2. Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V., Lvov D.K. Influenza: history, clinic, pathogenesis. *Lechashchii vrach [The Practitioner]*. 2011, no. 10, pp. 33–38. (In Russian)
3. Shchelkanov M.Yu., Lvov D.K. Genotypic structure of the genus Influenza A virus. *Vestnik Rossiiskoi akademii meditsinskikh nauk [Bulletin of the Russian Academy of Medical Sciences]*. 2011, no. 5, pp. 19–23. (In Russian)
4. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Deryabin P.G., Fedyakina I.T., Galkina I.V., Kireev D.E., Frolov A.V., Akanina D.S., Usacheva O.V., Shlyapnikova O.V., Poglavov A.B., Morozova T.N., Proshina E.S., Grebennikova T.V., Zaberezhny A.D., Yakovlev S.S., Shcherbakova L.O., Shapovalov A.V., Zhalin M.V., Rudenko V.P., Pichuev A.E., Litvin K.E., Varkentin A.V., Steshenko V.V., Kharitonov S.P., Proshina E.S., Samokhvalov E.I., Alkhovsky S.V., Aliper T.I., Martynovchenko V.V., Lysenko S.N., Vlasov N.A., Nepoklonov E.A. Decoding of an epizootic outbreak among wild and domestic birds in the south of the European part of Russia in December 2007. *Voprosy Virusologii [Problems in Virology]*. 2008, vol. 53, no. 4, pp. 18–23. (In Russian)
5. Nagarajan S., Tosh C., Murugkar H.V., Venkatesh G., Katare M., Jain R., Behera P., Khandia R., Tripathi S., Kulkarni D.D., Dubey S.C. Isolation and molecular characterization of a H5N1 virus isolated from a Jungle crow (*Corvus macrorhynchos*) in India. *Virus Genes*, 2010, vol. 41, no. 1, pp. 30–36. <https://doi.org/10.1007/s11262-010-0477-4>
6. Poetranto E.D., Yamaoka M., Nastro A.M., Krisna L.A., Rahman M.H., Wulandari L., Yudhawati R., Ginting T.E., Makino A., Shinya K., Kawaoka Y. An H5N1 highly pathogenic avian influenza virus isolated from a local tree sparrow in

- Indonesia. *Microbiology and Immunology*, 2011, vol. 55, no. 9, pp. 666–672. <https://doi.org/10.1111/j.1348-0421.2011.00361.x>
7. Gulyaeva M., Sharshov K., Suzuki M., Sobolev I., Sakoda Y., Alekseev A., Sivay M., Shestopalova L., Shchelkanov M., Shestopalov A. Genetic characterization of an H2N2 influenza virus isolated from a muskrat in Western Siberia. *Journal of Veterinary Medical Science*, 2017, vol. 79, no. 8, pp. 1461–1465. <https://doi.org/10.1292/jvms.17-0048>
 8. Gulyaeva M., Sobolev I., Sharshov K., Kurskaya O., Alekseev A., Shestopalova L., Kovner A., Bi Y., Shi W., Shchelkanov M., Shestopalov A. Characterization of Avian-like Influenza A (H4N6) Virus Isolated from Caspian Seal in 2012. *Virologica Sinica*, 2018, vol. 33, no. 5, pp. 449–452. <https://doi.org/10.1007/s12250-018-0053-y>
 9. Gadzhiev A., Petherbridge G., Sharshov K., Sobolev I., Alekseev A., Gulyaeva M., Litvinov K., Boltunov I., Teymurov A., Zhigalin A., Daudova M., Shestopalov A. Pinnipeds and avian influenza: a global timeline and review of research on the impact of highly pathogenic avian influenza on pinniped populations with particular reference to the endangered Caspian seal (*Pusa caspica*). *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2024, vol. 14, id: 1325977. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2024.1325977>
 10. Sobolev I., Gadzhiev A., Sharshov K., Ohlopko O., Stolbunova K., Fadeev A., Dubovitskiy N., Glushchenko A., Irza V., Perkovsky M., Litvinov K., Meshcheriakova N., Petherbridge G., Shestopalov A. Highly pathogenic avian influenza A (H5N1) virus-induced mass death of wild birds, Caspian Sea, Russia, 2022. *Emerging Infectious Diseases*, 2023, vol. 29, no. 12, pp. 2528–2532. <https://doi.org/10.3201/eid2912.230330>
 11. World Health Organization. Avian Influenza Weekly Update Number 954. 05.07.2024. URL: https://cdn.who.int/media/docs/default-source/wpro---documents/emergency/surveillance/avian-influenza/ai_20240705.pdf?sfvrsn=5f006f99_137 (available at: 16.07.2024)
 12. Xu X., Subbarao K., Cox N.J., Guo Y. Genetic characterization of the pathogenic influenza A/goose/Guangdong/1/96 (H5N1) virus: similarity of its hemagglutinin gene to those of H5N1 viruses from the 1997 outbreaks in Hong Kong. *Virology*, 1999, vol. 261, no. 1, pp. 15–19. <https://doi.org/10.1006/viro.1999.9820>
 13. Li K.S., Guan Y., Wang J., Smith G.J., Xu K.M., Duan L., Rahardjo A.P., Puthavathana P., Buranathai C., Nguyen T.D., Estoepangestie A.T., Chaisingh A., Auewarakul P., Long H.T., Hanh N.T., Webby R.J., Poon L.L., Chen H., Shortridge K.F., Yuen K.Y., Webster R.G., Peiris J.S. Genesis of a highly pathogenic and potentially pandemic H5N1 influenza virus in eastern Asia. *Nature*, 2004, vol. 430, pp. 209–213. <https://doi.org/10.1038/nature02746>
 14. Razumova Yu.V., Shchelkanov M.Yu., Durymanova A.A., Zolotykh S.I., Ternovoi V.A., Slavsky A.A., Yurlov A.K., Beklemishev A.B., Shestopalov A.M., Lvov D.K. Genetic Variety of Influenza A Virus in the Populations of Wild Birds in the South of Western Siberia. *Voprosy virusologii [Problems in Virology]*. 2005, vol. 50, no. 4, pp. 31–35. (In Russian)
 15. Razumova Yu.V., Shchelkanov M.Yu., Zolotykh S.I., Durymanova A.A., Ternovoy V.A., Beklemyshev A.B., Slavsky A.A., Yurlov A.K., Shestopalov A.M., Lvov D.K., Netesov S.V. The 2003 results of monitoring of influenza A virus in the populations of wild birds in the South of Western Siberia. *Voprosy virusologii [Problems in Virology]*. 2006, vol. 51, no. 3, pp. 32–37. (In Russian)
 16. Chen H., Li Y., Li Z., Shi J., Shinya K., Deng G. Properties and dissemination of H5N1 viruses isolated during an influenza outbreak in migratory waterfowl in Western China. *Journal of Virology*, 2006, vol. 80, no. 12, pp. 5976–5983.
 17. Shchelkanov M.Yu., Vlasov N.A., Kireev D.E., Slavsky A.A., Grebennikova T.V., Prilipov A.G., Zaberezhny A.D., Aliper T.I., Kiryukhin S.T., Petrenko M.S., Krashenninnikov O.P., Nepoklonov E.A., Onishchenko G.G., Deryabin P.G., Lvov D.K. Clinical Signs of Disease in Birds caused by Highly Pathogenic Variants of the Influenza A/H5N1 Virus in the Epicenter of Epizootics in the South of Western Siberia (July 2005). *Zhurnal infektsionnoi patologii [Journal of Infectious Pathology]*. 2005, vol. 12, no. 3–4, pp. 121–124. (In Russian)
 18. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Deryabin P.G., Grebennikova T.V., Prilipov A.G., Nepoklonov E.A., Onishchenko G.G., Vlasov N.A., Aliper T.I., Zaberezhny A.D., Kireev D.E., Krascheninnikov O.P., Kiryukhin S.T., Burtseva E.I., Slepuchkin A.N. Isolation of Influenza A/H5N1 Virus Strains from Poultry and Wild Birds during Epizootic Outbreak in Western Siberia (July 2005) and their Incorporation in Russian State Collection of Viruses (August 08, 2005). *Voprosy virusologii [Problems in Virology]*. 2006, vol. 51, no. 1, pp. 11–14. (In Russian)
 19. Onishchenko G.G., Shestopalov A.M., Ternovoy V.A., Evseenko V.A., Durymanov A.G., Rassadkin Yu.N., Razumova Yu.V., Zaikovskaya A.V., Zolotykh C.I., Netesov S.V., Sandakhchiev L.S. Identification of Highly Pathogenic H5N1 Influenza Viruses Genetically Related to Viruses in Western Siberia Circulating in Southeast Asia in 2003–2005. *Doklady Akademii nauk [Reports of the Academy of Sciences]*. 2006, vol. 406, no. 2, pp. 278–280. (In Russian)
 20. Shchelkanov M.Yu., Kirillov I.M., Shestopalov A.M., Litvin K.E., Deryabin P.G., Lvov D.K. Evolution of the influenza A / H5N1 virus (1996–2016). *Problems in Virology*, 2016, vol. 61, no. 6, pp. 7–18. (In Russian) <http://dx.doi.org/10.18821/0507-4088-2016-61-6-245-256>
 21. Jameel S. The birds are coming: are we ready? *Indian Journal of Medical Research*. 2005, vol. 122, no. 4, pp. 277–281.
 22. Kiselev O.I., Blinov V.M., Pisareva M.M., Ternovoy V.A., Agafonov A.P., Saraev D.V., Eropkin M.Yu., Lobova T.G., Grigorieva V.A., Grudinin M.P. Isolates of the influenza virus subtype H5N1 isolated from poultry in the Kurgan region in 2005: molecular genetic characteristics. *Molecular biology (Moscow)*, 2008, vol. 42, no. 1, pp. 70–78.
 23. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Deryabin P.G., Burtseva E.I., Galkina I.V., Grebennikova T.V., Prilipov A.G., Usachev E.V., Lyapina O.V., Shlyapnikova O.V., Poglazov A.B., Slavsky A.A., Morozova T.N., Vasiliev A.V., Zaberezhny A.D., Dzharkenov A.F., Gabbasov F.B., Evdokimova M.I., Aliper T.I., Litvin K.E., Gromashevsky V.L., Vlasov N.A., Yashkulov K.B., Kovtunov A.I., Onishchenko G.G., Nepoklonov E.A., Suarez D.L. Epizootics among sibilant swans (*Cygnus olor*) in lower Volga Delta (November 2005) caused by highly pathogenic influenza A/ H5N1 virus. *Voprosy virusologii [Problems in Virology]*. 2006, vol. 51, no. 3, pp. 10–16. (In Russian)
 24. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Deryabin P.G., Akanina D.S., Galkina I.V., Grebennikova T.V., Fedyakina I.T., Alkhovsky S.V., Usacheva O.V., Kireev D.E., Slavsky A.A., Starikov N.S., Petrenko M.S., Mikhailova V.V., Usachev E.V., Sadykova G.K., Morozova T.N., Samokhvalov E.I., Yudin A.N., Vitkova O.N., Shcherbakova L.O., Zaberezhny A.D., Kalmykov M.V., Gromashevsky V.L., Aliper T.I., Yakovlev S.S., Vlasov N.A., Nepoklonov E.A., Suarez D. Molecular genetic characteristics of the A/chicken/Moscow/2/2007 (H5N1) strain from the outbreak of highly pathogenic influenza A

- among farm birds in the Moscow region (February 2007). *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2007, vol. 52, no. 6, pp. 40–47. (In Russian)
25. Globig A., Staubach C., Beer M., Köppen U., Fiedler W., Nieburg M., Wilking H., Starick E., Teifke J.P., Werner O., Unger F., Grund C., Wolf C., Roost H., Feldhusen F., Conraths F.J., Mettenleiter T.C., Harder T.C. Epidemiological and ornithological aspects of outbreaks of highly pathogenic avian influenza virus H5N1 of Asian lineage in wild birds in Germany, 2006 and 2007. *Transboundary Emerging Diseases*, 2009, vol. 56, no. 3, pp. 57–72. <https://doi.org/10.1111/j.1865-1682.2008.01061.x>
26. Mayor S. Link between H5N1 in UK and recent outbreaks in Hungary is investigated. *British Medical Journal*, 2007, vol. 334, id: 335. <https://doi.org/10.1136/bmj.39126.366076.DB>
27. Escorcia M., Attene-Ramos M.S., Estrada M.J., Nava G.M. Improving global influenza surveillance: trends of A (H5N1) virus in Africa and Asia. *British Medical Journal Research Notes*, 2012, 5, id: 62. <https://doi.org/10.1186/1756-0500-5-62>
28. Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Lvov D.K., Fedyakina I.T., Kazaryan A.S., Galkina I.V., Morozova T.N., Kushnir A.T., Vlasov N.A., Deryabin P.G. Virulence dynamics of strains of highly virulent influenza A/H5N1 genotype 2.2 isolated in Russia in 2005–2007 years. *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2009, vol. 54, no. 2, pp. 8–17. (In Russian)
29. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Deryabin P.G., Prilipov A.G., Frolov A.V., Fedyakina I.T., Burtseva E.I., Shlyapnikova O.V., Poglazov A.B., Alkhovsky S.V., Galkina I.V., Igolkin A.V., Akanina D.S., Grebennikova T.V., Kireev D.E., Varkentin A.V., Slavsky A.A., Morozova T.N., Samokhvalov E.I., Litvin K.E., Vitkova O.N., Shcherbakova L.O., Irza V.N., Drygin V.V., Kalmykov M.V., Fontanetsky A.S., Zaberezhny A.D., Shevkoplyas V.N., Mitenko E.A., Shcherbina I.A., Aliper T.I., Gromashevsky V.L., Vlasov N.A., Nepoklonov E.A., Suarez D. Epizootics among wild and domestic birds caused by the highly virulent influenza A / H5N1 virus of genotype 2.2 (Qinghai–Siberian) on the path of autumn migrations in the northeastern part of the Azov Sea basin (Krasnodar Territory). *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2008, vol. 53, no. 2, pp. 14–19. (In Russian)
30. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Deryabin P.G., Fedyakina I.T., Burtseva E.I., Prilipov A.G., Kireev D.E., Usachev E.V., Aliper T.I., Zaberezhny A.D., Grebennikova T.V., Galkina I.V., Slavsky A.A., Litvin K.E., Dongur-ool A.M., Medvedev B.A., Dokper-ool M.D., Mongush A.A., Arapchor M.S., Kenden A.O., Vlasov N.A., Nepoklonov E.A., Suarez D. Isolation of highly pathogenic (HPAI) strains of influenza A/H5N1 virus from wild birds in the outbreak of epizootics on Lake Ubsu-Nur (June 2006) and their deposition in the State Collection of viruses of the Russian Federation (July 03, 2006). *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2006, vol. 51, no. 6, pp. 14–18. (In Russian)
31. Shestopalov A.M., Sharshov K.A., Sobolev I.A., Varkentin A.V., Yushkov Yu.G., Leonov S.V., Galkina I.V., Archimaeva T.P., Irza V.N., Shchelkanov M.Yu., Gadzhiev A.A., Magomedova M.Z. Results of long-term monitoring of avian influenza A virus on Lake Ubsu-Nur. *South of Russia: ecology, development*, 2016, vol. 11, no. 3, pp. 106–119. (In Russian) <http://dx.doi.org/10.18470/1992-1098-2016-3-106-119>
32. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Prilipov A.G., Vlasov N.A., Fedyakina I.T., Deryabin P.G., Alkhovsky S.V., Zaberezhny A.D., Suares D. Evolution of HPAI H5N1 virus in Natural ecosystems of Northern Eurasia (2005–2008). *Avian Diseases*, 2010, vol. 54, no. 1, pp. 483–495. <http://dx.doi.org/10.1637/8893-042509-Review.1>
33. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Alkhovsky S.V., Deryabin P.G. Zoonotic viruses of Northern Eurasia. Taxonomy and Ecology. Academic Press, 2015, 452 p.
34. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Vlasov N.A., Prilipov A.G., Deryabin P.G., Fedyakina I.T., Galkina I.V., Zaberezhny A.D., Lyapina O.V., Shlyapnikova O.V., Kireev D.E., Fesenko E.E., Kalmykov M.V., Vitkova O.N., Morozova T.N., Proshina E.S., Grebennikova T.V., Akanina D.S., Samokhvalov E.I., Alkhovsky S.V., Volkov V.A., Semenov V.I., Gaponov V.V., Shmakov N.I., Kushnir A.T., Kazaryan A.S., Starikov N.S., Petrenko M.S., Slavsky A.A., Litvin K.E., Shcherbakova L.O., Frolov A.V., Manin T.B., Umanets O.A., Bandedev V.V., Khvan A.M., Dunaev V.G., Cheledina T.P., Abgaryan S.R., Mikhailovich V.M., Assessor A.S., Lyubchenko E.N., Flyagin V.N., Tikhonova I.F., Maslov D.V., Ananyev V.Yu., Baranov N.I., Gorelikov V.N., Yakovlev S.S., Aliper T.I., Nepoklonov E.A., Suarez D. The first breakthrough of the highly virulent influenza A / H5N1 genotype 2.3.2 new for Russia in the Far East. *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2008, vol. 53, no. 5, pp. 4–8. (In Russian)
35. Kang H.M., Lee E.K., Song B.M., Jeong J., Choi J.G., Jeong J., Moon O.K., Yoon H., Cho Y., Kang Y.M., Lee H.S., Lee Y.J. Novel reassortant influenza A(H5N8) viruses among inoculated domestic and wild ducks, South Korea, 2014. *Emerging Infectious Diseases*, 2015, vol. 21, no. 2, pp. 298–304. <http://dx.doi.org/10.3201/eid2102.141268>
36. Saito T., Tanikawa T., Uchida Y., Takemae N., Kanehira K., Tsunekuni R. Intracontinental and intercontinental dissemination of Asian H5 highly pathogenic avian influenza virus (clade 2.3.4.4) in the winter of 2014–2015. *Reviews in Medical Virology*, 2015, vol. 25, no. 6, pp. 388–405. <http://dx.doi.org/10.1002/rmv.1857>
37. Marchenko V.Y., Susloparov I.M., Kolosova N.P., Goncharova N.I., Shipovalov A.V., Durymanov A.G., Ilyicheva T.N., Budatsirenova L.V., Ivanova V.K., Ignatyev G.A., Ershova S.N., Tulyahova V.S., Mikheev V.N., Ryzhikov A.B. Influenza A (H5N8) virus isolation in Russia, 2014. *Archive Virology*, 2015, vol. 160, no. 11, pp. 2857–2860. <http://dx.doi.org/10.1007/s00705-015-2570-4>
38. Pasick J., Berhane Y., Joseph T., Bowes V., Hisanaga T., Handel K., Alexandersen S. Reassortant highly pathogenic influenza A H5N2 virus containing gene segments related to Eurasian H5N8 in British Columbia, Canada, 2014. *Scientific Reports*, 2015, vol. 5, id: 9484. <http://dx.doi.org/10.1038/srep09484>
39. Dunaeva M.N., Sharshov K.A., Sobolev I.A., Ledneva V.A., Pankratov D.V., Suroviy A.L., Galkina I.V., Fomenko P.V., Zhuravlev Yu.N., Shestopalov A.M., Shchelkanov M.Yu. North-Eastern Asia as a modern genetic subgroup generation center for highly pathogenic avian influenza A / H5 viruses (Orthomyxoviridae, Influenzavirus A). Abstract Book of the 1-st International Conference “North-East Asia Biodiversity” (Vladivostok, Russia; September 17–21, 2018). Vladivostok, The Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, 2018, pp. 28–29.
40. Bi Y., Li J., Li S., Fu G., Jin T., Zhang C., Yang Y., Ma Z., Tian W., Li J., Xiao S., Li L., Yin R., Zhang Y., Wang L., Qin Y., Yao Z., Meng F., Hu D., Li D., Wong G., Liu F., Lv N., Wang L., Fu L., Yang Y., Peng Y., Ma J., Sharshov K., Shestopalov A., Gulyaeva M., Gao G.F., Chen J., Shi Y., Liu W.J., Chu D., Huang Y., Liu Y., Liu L., Liu W., Chen Q., Shi W. Dominant subtype switch in avian influenza viruses during 2016–2019 in China. *Nature Communications*, 2020, vol. 11, no. 1, id: 5909. <http://dx.doi.org/10.1038/s41467-020-19671-3>
41. Mine J., Tsunekuni R., Tanikawa T., Uchida Y., Dubovitskiy N., Derko A., Sobolev I., Shestopalov A., Sharshov

- K., Saito T. Genetics of Japanese H5N8 high pathogenicity avian influenza viruses isolated in winter 2020–2021 and their genetic relationship with avian influenza viruses in Siberia. *Transboundary Emerging Diseases*, 2022, vol. 69, no. 5, pp. e2195–e2213. <http://dx.doi.org/10.1111/tbed.14559>
42. Lvov D.K., Shchelkanov M.Yu., Kolobukhina L.V. *Sbor khranenie i transportirovka polevogo materiala* [Collection, storage and transportation of field material]. In: *Virusy i virusnye infektsii cheloveka i zhivotnykh Rukovodstvo po virusologii* [Viruses and viral infections of humans and animals. Handbook of Virology]. Moscow, Medical Information Agency Publ., 2013, pp. 409–416. (In Russian)
43. Seleznev S.B., Vetoshkina G.A., Krotova E.A. *Metodicheskie rekomendatsii po tekhnike vskrytiia ptits i issledovaniyu organov immunnnoy sistemy* [Methodological recommendations on the technique of opening birds and examining the organs of the immune system]. Moscow, Art Service Publ., 2016, 16 p. (In Russian)
44. Shubladze A.K., Gaidamovich S.Ya. *A short course in practical virology* [A short course in practical virology]. Moscow, Medical State Publ., 1954, 380 p. (In Russian)
45. Zaporozhets T.S., Besednova N.N., Kalinin A.V., Somova L.M., Shchelkanov M.Yu. 80 years on guard of biological safety at the eastern borders of Russia. *Public Health and Life Environment*, 2021, no. 5, pp. 5–15. (In Russian) <http://dx.doi.org/10.35627/2219-5238/2021-338-5-5-15>
46. Reed L.J., Muench H. A simple method of estimating fifty percent endpoints. *American Journal of Epidemiology*. 1938, vol. 27, no. 3, pp. 493–497.
47. Dunaeva M.N., Shchelkanov M.Yu., Pankratov D.V., Iunikhina O.V., Krylova N.V., Lubova V.A. A set of oligonucleotides-primers used to identify the influenza A virus. Application of Patent RF, no. 2023127156, priority 24.10.2023. (In Russian)
48. Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA: Molecular Evolutionary Genetics Analysis software for microcomputers. *Computer Applications in Biosciences*, 1994, vol. 10, no. 2, pp. 189–191. <http://dx.doi.org/10.1093/bioinformatics/10.2.189>
49. Burkovsky O.A., Kurdyukov A.B. Materials on seasonal nutrition of black *Corvus corone* and large-billed *C. macrorhynchos* crows in Southern Primorye. *Russkii ornitologicheskii zhurnal* [Russian Ornithological Journal]. 1997, vol. 19, pp. 13–17. (In Russian)
50. Bazarova A.S. Spatiotemporal differentiation of a raven and carrion-crow in the conditions of Western Transbaikalia (on the example of Ulan-Ude). *Vestnik Buryatskogo gosudarstvennogo universiteta* [Bulletin of the Buryat State University]. 2014, no. 4, pp. 151–155. (In Russian)
51. Dunaeva M.N., Iunikhina O.V., Dombrovskaya I.E., Belik A.A., Chalenko I.S., Pott A.B., Mamoshina M.Yu., Kokorev A.S., Melnikov S.A., Pankratov D.V., Shchelkanov M.Yu. *Rol' dikikh ptits v formirovani ehpizootii grippa A sredi domashnikh kur v Komsomol'ske-na-Amure (oktyabr' 2022 g.)* [The role of wild birds in the formation of influenza A epizootics among domestic chickens in Komsomolsk-on-Amur (October 2022)]. *Materialy Natsional'noi (Vserossiiskoi) nauchno-prakticheskoi konferentsii «Veterinarnye i biologicheskie aspekty v diagnostike i lechenii dikikh zhivotnykh»*, Ussuriysk, 31 marta, 2023 [Proceedings of the National (All-Russian) scientific and practical conference "Veterinary and biological aspects in the diagnosis and treatment of wild animals", Ussuriysk, 31 March, 2023]. Ussuriysk, 2023, pp. 34–38. (In Russian)
52. Pika S., Bugnyar T. The use of referential gestures in ravens (*Corvus corax*) in the wild. *Nature Communications*, 2011, vol. 2, id: 560. <http://dx.doi.org/10.1038/ncomms1567>
53. Shchelkanov M.Yu., Aristova V.A., Chumakov V.M., Lvov D.K. Historiography of the term "natural". In: *Novye i vozvrashchayushchiesya infektsii v sisteme biobezopasnosti Rossiiskoi Federatsii* [Emerging and Reemerging Infections in the Biosafety System of the Russian Federation]. Moscow, Publishing House of the First I.M. Sechenov Moscow State Medical University, 2014, pp. 21–32. (In Russian)
54. Shchelkanov M.Yu., Ananyev V.Yu., Lvov D.N., Kireev D.E., Guryev E.L., Akanina D.S., Galkina I.V., Aristova V.A., Moskvina T.M., Chumakov V.M., Baranov N.I., Gorelikov V.N., Usachev E.V., Alkhovsky S.V., Lyapina O.V., Poglavov A.B., Shlyapnikova O.V., Burukhina E.G., Borisova O.N., Fedyakina I.T., Burtseva E.I., Morozova T.N., Grenkova E.P., Grebennikova T.V., Prilipov A.G., Samokhvalov E.I., Zaberezhny A.D., Kolomeets S.A., Miroshnikov V.A., Oropai P.L., Gaponov V.V., Semenov V.I., Suslov I.O., Volkov V.A., Yamnikova S.S., Aliper T.I., Dunaev V.G., Gromashevsky V.L., Maslov D.V., Novikov F.T., Vlasov N.A., Deryabin P.G., Nepoklonov E.A., Zlobin V.I., Lvov D.K. Complex ecological and virological monitoring on the territory of Primorsky Krai (2003–2006). *Voprosy virusologii* [Problems in Virology]. 2007, vol. 52, no. 5, pp. 37–48. (In Russian)
55. Zhang G., Shoham D., Gilichinsky D., Davydov S., Castello J.D., Rogers S.O. Evidence of influenza A virus RNA in Siberian lake ice. *Journal of Virology*, 2006, vol. 80, no. 24, pp. 12229–12235. <http://dx.doi.org/10.1128/JVI.00986-06>
56. Lewis N.S., Banyard A.C., Whittard E., Karibayev T., Al Kafagi T., Chvala I., Byrne A., Meruyert Akberovna S., King J., Harder T., Grund C., Essen S., Reid S.M., Brouwer A., Zinyakov N.G., Tegzhanov A., Irza V., Pohlmann A., Beer M., Fouchier R.A.M., Akhmetzhan Akievich S., Brown I.H. Emergence and spread of novel H5N8, H5N5 and H5N1 clade 2.3.4.4 highly pathogenic avian influenza in 2020. *Emerging Microbes Infections*, 2021, vol. 10, no. 1, pp. 148–151. <http://dx.doi.org/10.1080/22221751.2021.1872355>
57. Barman S., Turner J.C.M., Kamrul Hasan M., Akhtar S., Jeevan T., Franks J., Walker D., Mukherjee N., Seiler P., Kercher L., McKenzie P., Webster R.G., Feeroz M.M., Webby R.J. Emergence of a new genotype of clade 2.3.4.4b H5N1 highly pathogenic avian influenza A viruses in Bangladesh. *Emerging Microbes Infections*, 2023, vol. 12, no. 2, id: e2252510. <http://dx.doi.org/10.1080/22221751.2023.2252510>
58. Sobolev I., Alekseev A., Sharshov K., Chistyayeva M., Ivanov A., Kurskaya O., Ohlopko O., Moshkin A., Derko A., Loginova A., Solomatina M., Gadzhiev A., Bi Y., Shestopalov A. Highly pathogenic avian influenza A (H5N1) virus clade 2.3.4.4b infections in seals, Russia, 2023. *Emerging Infectious Diseases*, 2024, vol. 30, no. 10, pp. 2160–2164. <http://dx.doi.org/10.3201/eid3010.231728>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Михаил Ю. Щелканов сформулировал идею исследования, результаты которого представлены в статье, и осуществлял общее руководство. Дмитрий В. Панкратов, Максим В. Гетке, Ирина С. Чаленко, Ирина Э.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Mikhail Y. Shchelkanov formulated the idea of the study, the results of which are presented in the article, and provided general guidance. Dmitry V. Pankratov, Maxim V. Getke, Irina S. Chalenko, Irina E. Dombrovskaya collected field

Домбровская собрали полевой материал и доставили его в НИИЭМ без разрыва холодовой цепочки. Мария Н. Дунаева провела изоляцию и идентификацию вирусных штаммов, секвенирование полноразмерного вирусного генома. Мария Н. Дунаева, Анастасия Б. Потт, Ольга В. Иунихина осуществляли определение инфекционного титра на модели клеточной культуры. Дмитрий В. Панкратов, Ольга В. Иунихина осуществляли контроль биологической безопасности в процессе сбора биологического материала и проведения исследований. Мария Н. Дунаева, Алексей А. Белик, Ольга В. Иунихина, Михаил Ю. Щелканов проанализировали данные и написали текст статьи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

material and delivered it to the NIIEM without breaking the cold chain. Maria N. Dunaeva isolated and identified viral strains and sequenced the full-size viral genome. Maria N. Dunaeva, Anastasia B. Pott, Olga V. Iunikhina carried out the determination of the infectious titer on a cell culture model. Dmitry V. Pankratov, Olga V. Iunikhina carried out biological safety control in the process of collecting biological material and conducting research. Maria N. Dunaeva, Alexey A. Belik, Olga V. Iunikhina, Mikhail Y. Shchelkanov analyzed the data and wrote the text of the article. All authors are equally responsible for detecting plagiarism, self-plagiarism or other genetic problems.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Михаил Ю. Щелканов / Mikhail Yu. Shchelkanov <https://www.orcid.org/0000-0001-8610-7623>

Мария Н. Дунаева / Maria N. Dunaeva <https://www.orcid.org/0000-0002-1728-1852>

Алексей А. Белик / Alexey A. Belik <https://www.orcid.org/0000-0002-0303-3188>

Максим В. Гетке / Maxim V. Getke <https://orcid.org/0009-0003-4332-753X>

Анастасия Б. Потт / Anastasia B. Pott <https://www.orcid.org/0000-0002-1235-4960>

Ирина С. Чаленко / Irina S. Chalenko <https://orcid.org/0009-0007-1125-2608>

Ольга В. Иунихина / Olga V. Iunikhina <https://www.orcid.org/0000-0002-6723-582X>

Ирина Е. Домбровская / Irina E. Dombrovskaya <https://orcid.org/0009-0006-0083-8446>

Дмитрий В. Панкратов / Dmitry V. Pankratov <https://www.orcid.org/0000-0002-0115-5384>

Оригинальная статья / Original article

УДК 578.7; 578.828; 615.281.8

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-5



Противовирусная активность модифицированных олигонуклеотидов в лимфоидных клетках человека, инфицированных ВИЧ-1

Людмила Г. Готфрид¹, Анна С. Павлова², Максим С. Купрюшкин²,Инна А. Пышная², Наталья М. Гашникова¹¹ФБУН Центр Роспотребнадзора «Вектор», Кольцово, Россия²Институт химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН, Новосибирск, Россия

Контактное лицо

Людмила Г. Готфрид, м.н.с., ФБУН ГНЦ ВБ
«Вектор» Роспотребнадзора; 630559 Россия,
рп. Кольцово, Новосибирская область.

Тел. +79134506795

Email gotfrid_lg@vector.nsc.ruORCID <https://orcid.org/0000-0001-5896-8231>

Формат цитирования

Готфрид Л.Г., Павлова А.С., Купрюшкин М.С.,
Пышная И.А., Гашникова Н.М. Противовирусная
активность модифицированных
олигонуклеотидов в лимфоидных клетках
человека, инфицированных ВИЧ-1 // Юг России:
экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 57-67.
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-5

Получена 29 июня 2024 г.

Прошла рецензирование 24 августа 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель — исследовать способность к проникновению в клетки и антиретровирусные свойства модифицированных олигодезоксирибонуклеотидов, направленных на высоко консервативные участки генома ВИЧ-1. Исследование проводили с использованием модифицированных олигонуклеотидов, содержащих тιοфосфатные, фосфорилгуанидиновые или додецильные остатки.

Изучение способности олигонуклеотидов к ингибированию вируса было проведено с использованием модели лимфоидной культуры клеток человека MT4, инфицированных охарактеризованным высокопродуктивным штаммом ВИЧ-1, относящимся к геноварианту субтипа А6, широко распространенного на территории Российской Федерации. Оценку проникновения олигонуклеотидов в клетки MT4 проводили методом конфокальной микроскопии.

Показано, что тιοфосфат- и додецил-содержащие олигонуклеотиды способны проникать внутрь клеток без использования каких-либо дополнительных трансфецирующих агентов. Установлено, что тιοфосфатные олигонуклеотиды, трансфецированные в составе дуплекса с додецил-содержащими производными, локализуются внутри клетки в ядре и ядрышке и способны подавлять репродукцию высокопродуктивного штамма ВИЧ-1. Для исследованных олигонуклеотидных производных определены 50%-ная токсичная доза (ТС50) и 50%-ная ингибирующая концентрация (IC50), значение которой в случае тιοфосфатных олигонуклеотидов составило менее 0,5 мкМ.

Полученные данные свидетельствуют о возможности использования исследованных модифицированных олигонуклеотидов в качестве потенциальных противовирусных агентов в отношении ВИЧ-1.

Ключевые слова

ВИЧ, модифицированные олигонуклеотиды, доставка олигонуклеотидов, антиретровирусная активность модифицированных олигонуклеотидов.

Antiviral activity of modified oligonucleotides in human lymphoid cells infected with a strain of HIV-1

Ludmila G. Gotfrid¹, Anna S. Pavlova², Maxim S. Kupryushkin²,
Inna A. Pyshnaya² and Natalya M. Gashnikova¹

¹Vector State Research Centre of Virology and Biotechnology, Rospotrebnadzor, Koltsovo, Russia

²Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Principal contact

Ludmila G. Gotfrid, Junior Researcher, Vector State Research Centre of Virology and Biotechnology, ABK 12A, Koltsovo, Novosibirsk Oblast, Russia 630559.

Tel. +79134506795

Email gotfrid_lg@vector.nsc.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0001-5896-8231>

How to cite this article

Gotfrid L.G., Pavlova A.S., Kupryushkin M.S., Pyshnaya I.A., Gashnikova N.M. Antiviral activity of modified oligonucleotides in human lymphoid cells infected with a strain of HIV-1. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):57-67. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-5

Received 29 June 2024

Revised 24 August 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To investigate the cell entry and antiretroviral properties of modified oligodeoxyribonucleotides targeting highly conserved regions of the HIV-1 genome: the study was conducted using modified oligonucleotides containing phosphorothioate, phosphorylguanidine or dodecyl moieties.

The ability of oligonucleotides to inhibit the virus was studied using a model of lymphoid culture of human MT4 cells infected with a characterised high-productive strain of HIV-1 belonging to the subtype A6 genovariant widely spread in the Russian Federation. The entry of oligonucleotides into MT4 cells was assessed by confocal microscopy.

It was shown that phosphorothioate- and dodecyl-containing oligonucleotides are able to penetrate inside cells without the use of any additional transfection agents. It was found that phosphorothioate oligonucleotides transfected in duplex with dodecyl-containing derivatives were localized inside the cell in the nucleus and nucleolus and were able to inhibit the reproduction of a highly productive HIV-1 strain. A 50% toxic dose (TC50) and a 50% inhibitory concentration (IC50) were determined for the oligonucleotide derivatives studied, the value of which was less than 0,5 µM in the case of phosphorothioate oligonucleotides.

The data obtained indicate the ability of the modified oligonucleotides studied to be used as potential antiviral agents against HIV-1.

Key Words

HIV, modified oligodeoxyribonucleotides, oligonucleotides delivery, antiretroviral activity of modified oligonucleotides.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время для лечения ВИЧ-инфекции применяют комбинированную антиретровирусную терапию, которая направлена на подавление репродукции вируса в организме человека до неопределяемого уровня РНК ВИЧ-1 в плазме крови (АРВП). Данная терапия продлевает жизнь пациента, но не в состоянии полностью избавить организм от вируса, который сохраняется в клетках в латентном состоянии. При этом применяемые препараты требуют обязательного пожизненного приема, который может включать в себя комбинации из двух, трех или более средств, направленных на разные этапы жизненного цикла вируса. Возможные побочные эффекты и, как следствие, низкая приверженность пациентов к терапии в комплексе со способностью обратной транскриптазы вируса к формированию мутаций могут приводить к образованию и распространению резистентных форм ВИЧ, не поддающихся лечению [1]. Все это делает поиск других антиретровирусных препаратов актуальным и требует изучения новых подходов к лечению пациентов с ВИЧ-инфекцией.

Известны различные подходы к использованию олигонуклеотидов (ОН) как средств генной терапии для борьбы с ВИЧ-инфекцией [2–4]. Комплексные терапевтические препараты против ВИЧ, имея разные мишени и механизмы реализации противовирусного действия, показывают высокую эффективность подавления репликации резистентных к современным АРВП ВИЧ-1 разных генетических вариантов вируса [5].

С развитием научных технологий появляются новые знания о полной структуре генома ВИЧ-1 с учетом сложной совокупности меж- и внутримолекулярных взаимодействий, которые являются важными медиаторами отдельных этапов его воспроизводства: репликации, ядерно-цитоплазматического транспорта, трансляции, димеризации, упаковки. Понимание множества последовательных взаимодействий РНК-РНК и РНК-белок позволяют определять новые мишени для воздействия на составляющие вируса с помощью малых молекул, пептидов, олигонуклеотидов [6–8].

Целью настоящей работы было исследование способности модифицированных ОН, направленных на высоко консервативные участки генома ВИЧ-1, к проникновению внутрь клеток без использования дополнительных трансфецирующих агентов и ингибированию репродукции вируса на модели культуры клеток человека МТ-4, инфицированной высокопродуктивным штаммом ВИЧ-1 геноварианта А6, широко распространенного на территории России.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Клеточная культура МТ-4 получена из коллекции ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора. Клетки МТ-4 культивировали на среде RPMI-1640, содержащей 0,2 % бикарбоната натрия с добавлением 10 % инактивированной фетальной сыворотки, 2 мМ L-глутамина и 20 мкг/мл гентамицина в закрытой культуральной посуде в CO₂-инкубаторе при температуре 37 °C и 5 % CO₂. Посадочная концентрация составляла 500 000 клеток на 1 мл среды.

В работе использовали штамм ВИЧ-1 субтипа А (при репродукции на МТ-4 вызывает 100 % гибель клеток) из лабораторной коллекции ФБУН ГНЦ ВБ

«Вектор» Роспотребнадзора. ВИЧ-1 предварительно нарабатывали на культуре клеток МТ-4 с концентрацией 400 000 клеток в 1 мл среды. Урожай инфекционного вируса получали на 5 сутки культивирования. Культуральную среду отбирали, клеточный дебрис удаляли центрифугированием, а супернатант разливали в криопробирки по 0,5 – 1,0 мл, замораживали при -70 °C и хранили в жидком азоте до использования.

Определение инфекционности наработанного вируса (TCID₅₀) проводили на 96-луночном планшете. Для тестирования использовали клетки МТ-4 в фазе логарифмического роста. Клетки в полной ростовой среде RPMI-1640 с концентрацией 300 000 в 1 мл разливали по лункам планшета в объеме 100 мкл. Вирус размораживали на водяной бане при 37 °C и готовили его последовательные разведения в отдельной посуде на среде RPMI-1640. Затем приготовленные разведения вируса (в 3-х повторях) в объеме 100 мкл добавляли в соответствующие лунки планшета с культурой клеток.

Далее инфицированные клетки на планшете культивировали в CO₂-инкубаторе при температуре 37 °C и 5 % CO₂. Определение концентрации вирусного белка р24 в культуральной жидкости проводили на 5 сутки культивирования. TCID₅₀ вируса определяли методом Рида – Менча [9].

Исследование способности олигонуклеотидов к проникновению в клетки проводили на суспензионной культуре МТ-4. Конечная концентрация олигонуклеотидов в культуральной среде составляла 2 мкМ. Клеточную суспензию вносили в объеме 300 мкл на один колодец плашки (Eppendorf Cell Imaging Coverglass). Проводили трансфекцию в течение 16 часов с последующей отмывкой и фиксацией на плашках с помощью полилизина. После фиксации на полилизине (12 часов) культуральную среду из колодцев аккуратно удаляли и фиксировали монослой клеток охлажденным 4% параформальдегидом (400 мкл на колодец) в течение 20 минут. После удаления фиксирующего раствора в колодцы заливали фосфатный буфер (рН 7,2). Микроскопическое исследование проводили на лазерном сканирующем микроскопе LSM 780 NLO (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Германия). Для визуализации общего вида клеток использовали систему DIC контраста в проходящем свете. Клеточные ядра окрашивали с помощью DAPI (Servicebio, Китай). Для детекции клеточных ядер использовали лазер с длиной волны 405 нм. Для детекции олигонуклеотидов, меченных 6-карбоксифлуоресцеином (FAM), использовали лазер с длиной волны 488 нм. Для получения и обработки изображений использовали программное обеспечение ZEN2010 (Carl Zeiss Microscopy GmbH, Германия).

Синтез олигонуклеотидов, в том числе содержащих тиофосфатные (^S, Рисунок 1) и фосфорилгуанидиновые модификации (^X, Рисунок 1), а также их производных с остатками додецил-содержащего нуклеотидного мономерного звена ([DcyI], Рисунок 1) и флуоресцентного красителя FAM (Рисунок 1), проводили твердофазным амидофосфитным методом на автоматическом НК-синтезаторе ACM-800 («Биоссет», Россия) с использованием реагентов и протоколов, в том числе постсинтетической очистки, описанных ранее [10; 11].

Растворы олигонуклеотидов и их дуплексов готовили разбавлением до указанных концентраций из стоковых растворов непосредственно перед тестированием. Препараты состояли из (i) одноцепочечных олигонуклеотидов (оООН) или (ii) их дуплексов с додецил-содержащими производными. Дуплексы готовили, смешивая оООН с соответствующим комплементарным ему додецил-содержащим производным (1:1), затем добавляли PBS (10х) из расчета 10 % к конечному объему смеси. Далее смесь нагревали 3 мин при 90 °С и охлаждали до комнатной температуры.

Исследование противовирусной активности олигонуклеотидов проводили на суспензионной культуре клеток МТ-4 в отношении российского штамма ВИЧ-1 субтипа А6. Серии разведений оООН или их дуплексов (в трех повторах) переносили на 96-ти луночный планшет, предварительно засеянный клетками. Инкубация олигонуклеотидов с клетками МТ-4 до внесения ВИЧ-1 составляла 24 часа. Через 24 часа культуру клеток инфицировали постоянной дозой вируса, соответствующей 300 TCID₅₀. Инкубация с вирусом составляла 5 суток в CO₂ инкубаторе при температуре 37 °С и 5 % CO₂. В конце инкубации вируса с препаратами отбирали пробы культуральной среды для количественного исследования белка р24 методом иммуноферментного анализа (ИФА), данные собирали для трех независимых постановок, приведенные в статье значения представляют собой среднее значение ± стандартное отклонение.

Определение цитотоксичности исследуемых ОН препаратов методом МТТ-теста проводили на 96-луночном планшете. В лунки планшета вносили по 40 000 клеток МТ-4 в 100 мкл полной ростовой среды RPMI-1640. Титрование ОН производили с шагом разведения – три, по 3 повтора для каждого ОН, которые добавляли в соответствующие лунки планшета с культурой клеток. Инкубацию клеток МТ-4 с исследуемыми разведениями ОН проводили 5 суток в CO₂ инкубаторе при температуре 37 °С и 5 % CO₂. После этого в каждую лунку с образцами ОН и в контроль клеток добавляли раствор МТТ-реагента в объеме 20 мкл. Через 2 часа дополнительного инкубирования в термостате из лунок планшета удаляли культуральную среду, а образовавшийся осадок формазана растворяли в изопропанолу при встряхивании в течение 30 минут. После растворения кристаллов в изопропанолу интенсивность синего окрашивания измеряли с помощью спектрофотометра (Varioscanner LUX, Thermo Fisher Scientific, США) на двух длинах волн (540 и 690 нм). Жизнеспособность клеток оценивали по интенсивности превращения ими растворимого МТТ (3-(4,5-диметилтиазол-2-ил)-2,5-дифенилтетразолия бромид) в кристаллы формазана.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На основе изучения полиморфизма нуклеотидной последовательности генома ВИЧ-1 с учетом функциональной значимости областей генома были выбраны консервативные районы вируса – потенциальные мишени для воздействия, расположенные в гене *pol* (фрагменты областей, кодирующих интегразу и обратную транскриптазу вируса), в области праймер-связывающего сайта (*Pbs*), в гене *gag* ВИЧ-1. В Таблице 1 приведены последовательности олигонуклеотидов, направленные на данные участки генома ВИЧ-1.

На первом этапе были синтезированы и исследованы 21-22-звенные олигодезоксирибонуклеотиды, направленные на участки генома ВИЧ-1, кодирующие фермент интегразу, под номерами I, II, III (Таблица 1). В качестве средств доставки данных олигонуклеотидов внутрь клеток использовали соответствующие комплементарные им короткие 13-звенные олигонуклеотиды, содержащие три додецильных остатка ([Dcyl], Рисунок 1) в своей структуре: DI, DII, DIII (Таблица 1).

Противовирусная активность олигонуклеотидов была изучена на клетках человека МТ-4, инфицированных ВИЧ-1, определены показатели 50 % ингибирующей концентрации (IC₅₀), как описано в материалах и методах (Таблица 2).

По результатам исследований наилучшие показатели IC₅₀ ВИЧ-1 концентрации были выявлены для ОН III (Таблица 2). Основываясь на полученных данных, на следующем этапе был осуществлен синтез олигонуклеотида III, содержащего различные модификации, для сравнительного изучения их противовирусной активности:

- олигодезоксирибонуклеотид, на 3'-конец которого были введены две фосфорилгуанидиновые модификации (Рисунок 1, ^x) для повышения устойчивости ОН к действию нуклеаз [12] (III(O), Таблица 1);
- гапмерный олигодезоксирибонуклеотид, который содержит по семь фосфорилгуанидиновых модификаций с 5'- и 3'-концов (III(XOX), Таблица 1);
- полностью модифицированный фосфорилгуанидиновый ОН, содержащий два дополнительных тимидина на 5'-конце, присоединенных посредством фосфодиэфирных связей для лучшей растворимости ОН в воде (III(X), Таблица 1);
- полностью тиофосфат-модифицированный (Рисунок 1, ^s) олигодезоксирибонуклеотид (III(S), Таблица 1), поскольку известно, что наличие тиофосфатных модификаций способствует проникновению ОН внутрь различных клеток [13–19];
- олигорибонуклеотид, содержащий как 2'-ОМе модификации на протяжении всего остова, так и две фосфорилгуанидиновые модификации на 3'-конце (III(ОМе), Таблица 1).

Согласно полученным результатам, среди данных исследованных производных наилучшую активность в ингибировании ВИЧ-1 проявил ОН III(S) (Таблица 2).

Помимо ОН производных, направленных на фермент интегразу, далее были синтезированы 35-звенные олигодезоксирибонуклеотиды R и RS (Таблица 1), направленные на ингибирование обратной транскриптазы ВИЧ-1. В олигодезоксирибонуклеотид R на 3'-конец были введены две фосфорилгуанидиновые модификации для защиты от нуклеаз, а на 5'-конец были присоединены три додецильных остатка для улучшения проникновения в клетки. Также был синтезирован его тиофосфатный аналог RS. Исследование противовирусной активности R и RS показало, что ОН RS обладает схожей активностью с III(S) (Таблица 2), тогда как для R значение IC₅₀ было больше, чем в 2 раза, в сравнении с таковым для RS.

Ввиду этого на следующем этапе работы мы синтезировали 20- и 30-звенные тиофосфатные производные, нуклеотидная последовательность которых была направлена на консервативные участки генома ВИЧ-1 в области праймер-связывающего сайта (*Pbs*) для

обратной транскрипции и гена *gag*: **PbS-1**, **PbS-2**, **Gag-1** и **Gag-2** (Таблица 1). Было получено, что наименьшее значение IC50 характерно для ОН **Gag-2** (Таблица 2). Кроме этого, было отмечено, что более протяженные

ОН, направленные на один и тот же участок генома ВИЧ-1, имеют более высокую эффективность в ингибировании ВИЧ-1 в сравнении со своими укороченными вариантами.

Таблица 1. Последовательности олигодезоксирибонуклеотидов**, исследованных в данной работе

Table 1. Sequences of oligodeoxyribonucleotides** studied in this work

Обозначение олигонуклеотида Oligonucleotide designation	Последовательность 5'-3' Sequence 5'-3'
Олигонуклеотидные производные, направленные на консервативные участки генома ВИЧ-1 в области экспрессии фермента интегразы: Oligonucleotide derivatives targeting conserved regions of the HIV-1 genome in the integrase enzyme expression domain:	
I	CCAATCCCCCTTTTCTTTAA-NH ₂
II	AATACTGCCATTTGCTACTGCT-NH ₂
III	CTTGACTTTGGGGATTGTAGGG-NH ₂
Олигонуклеотидные производные для доставки I, II, III в клетки: Oligonucleotide derivatives for delivery of I, II, III into cells:	
DI	T[Dcyl][Dcyl][Dcyl]TAAAAGAAAAGGG
DII	T[Dcyl][Dcyl][Dcyl]AGCAGTACAAATG
DIII	T[Dcyl][Dcyl][Dcyl]CTACAATCCCCAA
Олигонуклеотидные производные на основе последовательности III, содержащие различные комбинации модификаций: Sequence III-based oligonucleotide derivatives containing various combinations of modifications:	
III(O)	CTTGACTTTGGGGATTGTAG ^x G ^x G
III(XOX)	C ^x T ^x T ^x G ^x A ^x C ^x T ^x TTGGGGATT ^x G ^x T ^x A ^x G ^x G ^x G
III(X)	TTCT ^x T ^x G ^x A ^x C ^x T ^x T ^x G ^x G ^x G ^x A ^x T ^x G ^x T ^x A ^x G ^x G ^x G
III(S)	C ^s T ^s T ^s G ^s A ^s C ^s T ^s T ^s G ^s G ^s G ^s A ^s T ^s T ^s G ^s A ^s G ^s G ^s G
III(OMe)	<i>CUUGACUUUGGGGAUUGUAG^xG^xG</i>
Олигонуклеотидные производные, направленные на консервативный участок генома ВИЧ-1 в области экспрессии фермента обратной транскриптазы: Oligonucleotide derivatives targeting a conserved region of the HIV-1 genome in the reverse transcriptase enzyme expression domain:	
R	T[Dcyl][Dcyl][Dcyl]CCTCCAATTCCCCCTATCATTTTGGTTCC ^x A ^x T
RS	C ^s C ^s T ^s C ^s C ^s A ^s T ^s T ^s C ^s C ^s C ^s C ^s T ^s A ^s T ^s T ^s T ^s T ^s G ^s T ^s T ^s T ^s C ^s C ^s A ^s T
Олигонуклеотидные производные, направленные на консервативные участки генома ВИЧ-1 в области праймер-связывающего сайта для обратной транскрипции и гена <i>gag</i>: Oligonucleotide derivatives targeting conserved regions of the HIV-1 genome in the primer-binding site region for reverse transcription and the <i>gag</i> gene:	
PbS-1	G ^s T ^s C ^s C ^s C ^s T ^s G ^s T ^s T ^s C ^s G ^s G ^s G ^s C ^s C ^s A ^s C ^s T
PbS-2	G ^s T ^s C ^s C ^s C ^s T ^s G ^s T ^s T ^s C ^s G ^s G ^s G ^s C ^s C ^s A ^s C ^s T ^s G ^s T ^s A ^s G ^s A ^s G ^s A ^s T
Gag-1	T ^s C ^s G ^s C ^s A ^s C ^s C ^s A ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T
Gag-2	T ^s C ^s G ^s C ^s A ^s C ^s C ^s A ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T ^s C ^s T ^s A ^s G ^s C ^s C ^s T ^s C ^s G
Контрольные олигонуклеотиды для эксперимента по изучению проникновения в клетки: Control oligonucleotides for cell penetration experiment:	
FAM-ON	[FAM]A ^s G ^s T ^s C ^s T ^s C ^s G ^s A ^s C ^s T ^s T ^s G ^s C ^s T ^s A ^s C ^s C
DON	T[Dcyl][Dcyl][Dcyl]-GGTAGCAAGTCGAGA ^x C ^x T

Примечание: [Dcyl] – ненуклеотидное додецил-содержащее звено; NH₂ – гексаметиленовый линкер; ^x – фосфорилгуанидиновая модификация; ^s – тиофосфатная модификация; FAM – остаток красителя 6-карбоксифлуоресцеина. ** – за исключением **III(OMe)** – олигорибонуклеотида, содержащего 2'-OMe модификации на протяжении всего остова, обозначен курсивом
Note: [Dcyl] – non-nucleotide dodecyl-containing unit; NH₂ – hexamethylene linker; ^x – phosphorylguanidine modification; ^s – phosphorothioate modification; FAM – 6-carboxyfluorescein dye residue. ** – **III(OMe)**, an oligoribonucleotide containing 2'-OMe modifications throughout the backbone, is indicated in *italics*

Для соединений, показавших наилучшие показатели IC50, была определена 50% токсичная доза (TC50) методом МТТ-теста. Все исследованные ОН продемонстрировали низкую цитотоксичность (Таблица 3).
Известно, что тиофосфатные ОН могут самостоятельно проникать в отдельные типы клеток без использования дополнительных трансфицирующих агентов [10–14]. Мы провели исследование способности тиофосфатных ОН проникать внутрь клеток МТ-4 с

использованием контрольного неспецифичного ОН **FAM-ON** (Таблица 1), содержащего на 5'-конце остаток флуоресцентного красителя. Было показано, что ОН **FAM-ON** эффективно проникает (Рисунок 2) и регистрируется внутри клеток МТ-4 (Рисунок 3). Затем проникновение ОН **FAM-ON** было исследовано также в дуплексе с частично комплементарным ему олигонуклеотидом-доставщиком (**DON**, Таблица 1), содержащим на 5'-конце три додецильных остатка

(Таблица 1). Анализ полученных изображений показал, что на оптических срезах, проходящих через ядро клетки и цитоплазму, распределение флуоресцентного сигнала от дуплекса **FAM-ON/DON** фиксируется не только в цитоплазме и ядре клетки, но и в ядрышке (Рисунок 5), что свидетельствует о высокой трансфе-

цирующей способности ОН, имеющих в своем составе додецильные остатки. Полученные результаты согласуются с ранее опубликованными данными о высокой эффективности проникновения додецил-содержащих олигонуклеотидов внутрь клеток [10].

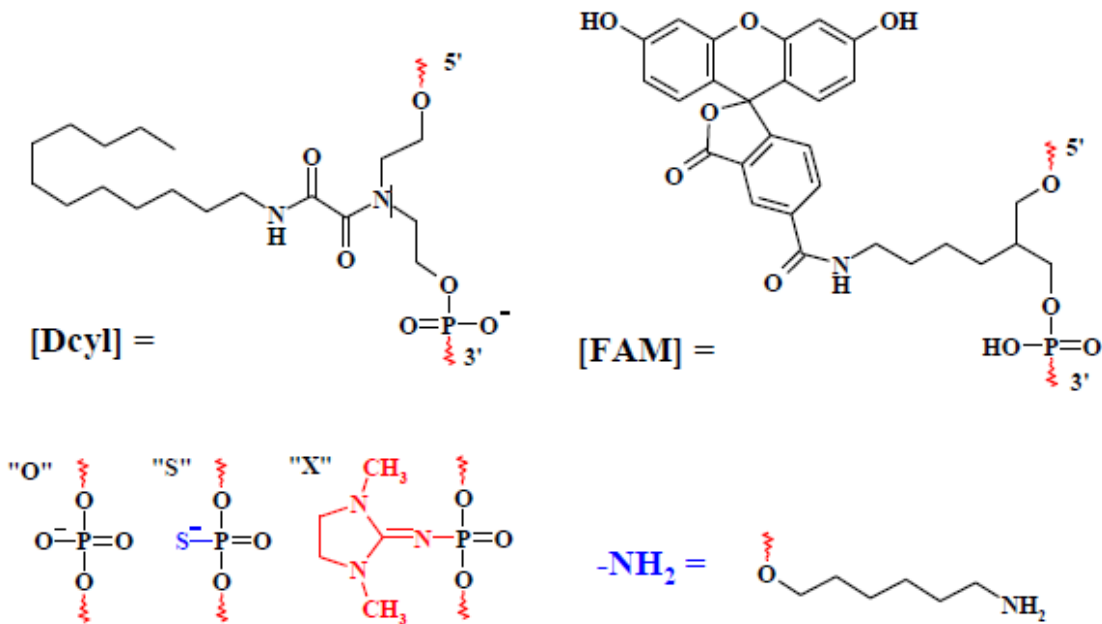


Рисунок 1. Структуры ненуклеотидных звеньев и межнуклеотидных фосфатных групп: [Dcyl] – додецил-содержащего звена, [FAM] – 6-карбоксифлуоресцеин-содержащего звена, "O" – структура фосфодиэфирной группы в остове олигонуклеотида, "S" – структура тиофосфатной группы в остове олигонуклеотида, "X" – структура фосфорилгуанидиновой группы в остове олигонуклеотида, -NH₂ – структура 3'-концевого гексаметиленового аминолинкера

Figure 1. Structures of non-nucleotide units and internucleotide phosphate groups: [Dcyl] – dodecyl-containing unit, [FAM] – 6-carboxyfluorescein-containing unit, "O" – structure of the phosphodiester group in the backbone of the oligonucleotide, "S" – structure of the phosphorothioate group in the backbone of the oligonucleotide, "X" – structure of the phosphorylguanidine group in oligonucleotide backbone, -NH₂ – structure of the 3'-terminal hexamethylene amino linker

Таблица 2. Данные по оценке противовирусной активности олигонуклеотидов на клетках человека MT-4, инфицированных ВИЧ-1
Table 2. Data on the assessment of the antiviral activity of oligonucleotides on human MT-4 cells infected with HIV-1

Обозначение олигонуклеотида Oligonucleotide designation	IC50, мкМ IC50, μM
I*	5,30 ± 0,11
II*	5,60 ± 0,15
III*	2,20 ± 0,11
III(O)*	1,90 ± 0,04
III(X)*	7,10 ± 0,20
III(XOX)*	7,80 ± 0,16
III(S)*	0,09 ± 0,01
III(OME)*	4,00 ± 0,12
R	0,29 ± 0,01
RS	0,10 ± 0,04
PbS-1	0,45 ± 0,05
PbS-2	0,09 ± 0,01
Gag-1	0,15 ± 0,02
Gag-2	0,04 ± 0,01

Примечание: * – данные олигонуклеотиды доставляли в клетки в дуплексах с соответствующими им комплементарными додецил-содержащими олигонуклеотидами
Note: * – these oligonucleotides were delivered into cells in duplexes with their corresponding complementary dodecyl-containing oligonucleotides

Таблица 3. Результаты исследования цитотоксического воздействия олигонуклеотидов на клетки МТ-4 через 5 суток после их добавления в культуральную среду

Table 3. Results of the study of cytotoxic effects of oligonucleotides on MT-4 cells 5 days after their addition to the culture medium

Обозначение олигонуклеотида Oligonucleotide designation	ТС50, мкМ IC50, μM
III(O)	117 ± 7,8
III(S)	78,5 ± 5,5
R	>90,0
RS	
PbS-1	>133,0
PbS-2	
Gag-1	
Gag-2	

Примечание: ТС50 – 50 % токсичная доза
Note: TC50 – 50 % toxic dose

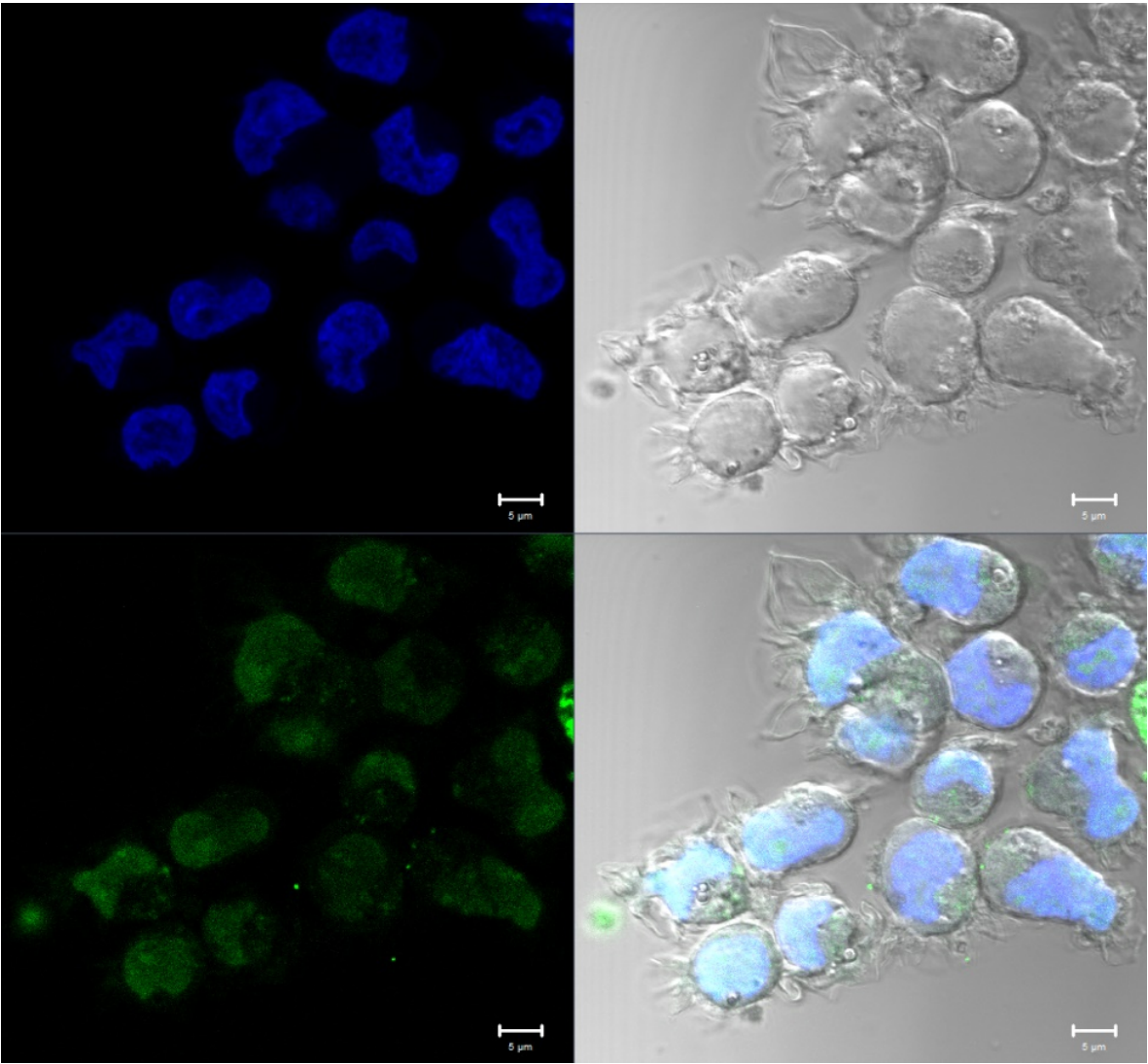


Рисунок 2. Изображение клеток МТ-4 после инкубации с **FAM-ON**, полученное методом конфокальной микроскопии. Изображение клеток получены: сверху слева – с использованием лазера с длиной волны 405 нм (синий – DAPI); сверху справа – в системе DIC контраста; внизу слева – с использованием лазера с длиной волны 488 нм (зелёный – **FAM-ON**); внизу справа – совмещение всех трёх каналов

Figure 2. Confocal microscopy image of MT-4 cells after incubation with **FAM-ON**. Images of cells were obtained: top left - using a 405 nm laser (blue – DAPI); top right - in the DIC contrast system; bottom left - using a 488 nm laser (green – **FAM-ON**); bottom right – combination of all three channels

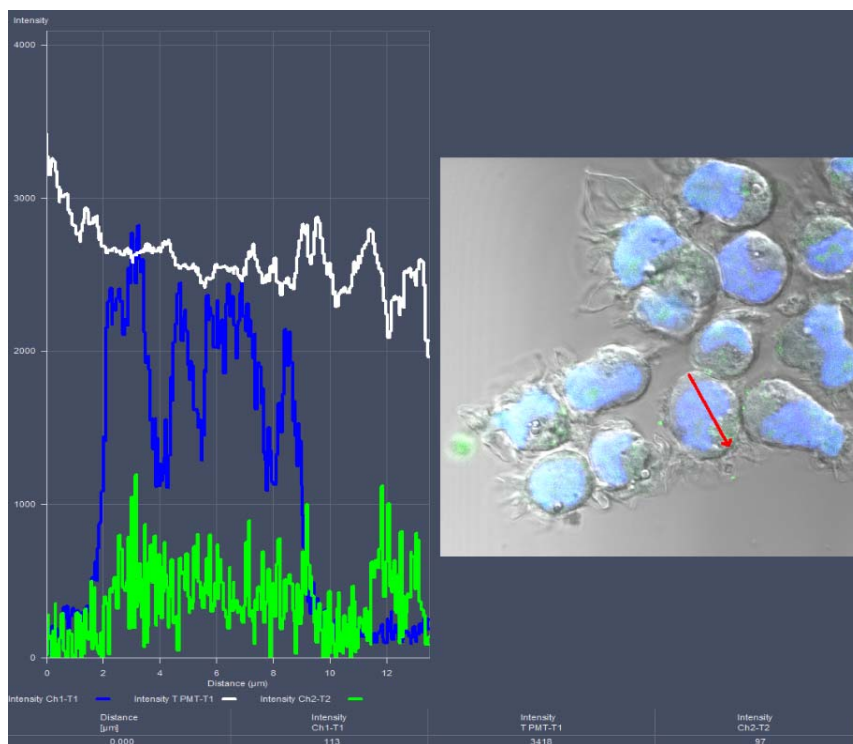


Рисунок 3. Профили сигналов интенсивности флуоресценции (синий – DAPI, ядро; зеленый – FAM) в клетках MT-4 после инкубации с **FAM-ON**

Figure 3. Signal fluorescence intensity profiles (blue – DAPI, nucleus; green – FAM) in MT-4 cells after incubation with **FAM-ON**

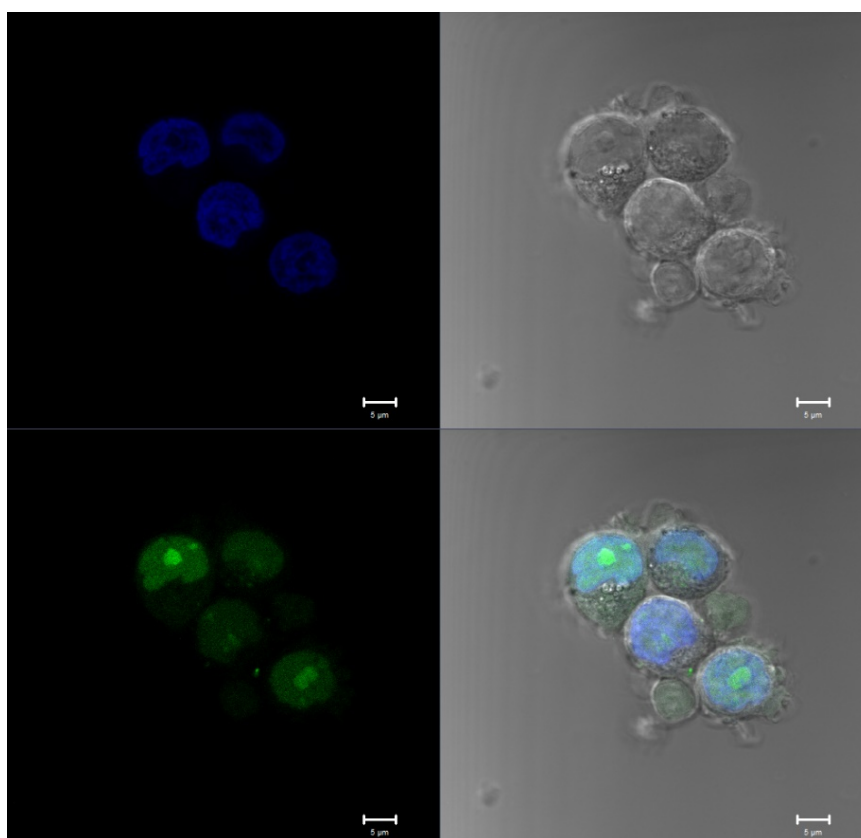


Рисунок 4. Изображение клеток MT-4 после инкубации с дуплексом **FAM-ON/DON**, полученное методом конфокальной микроскопии. Изображение клеток получены: сверху слева – с использованием лазера с длиной волны 405 нм (синий – DAPI); сверху справа – в системе DIC контраста; внизу слева – с использованием лазера с длиной волны 488 нм (зелёный – **FAM-ON/DON**); внизу справа – совмещение всех трёх каналов

Figure 4. Image of MT-4 cells after incubation with the **FAM-ON/DON** duplex obtained by confocal microscopy. Images of cells were obtained: top left – using a 405 nm laser (blue - DAPI); top right – in the DIC contrast system; bottom left – using a 488 nm laser (green – **FAM-ON/DON**); bottom right – combination of all three channels

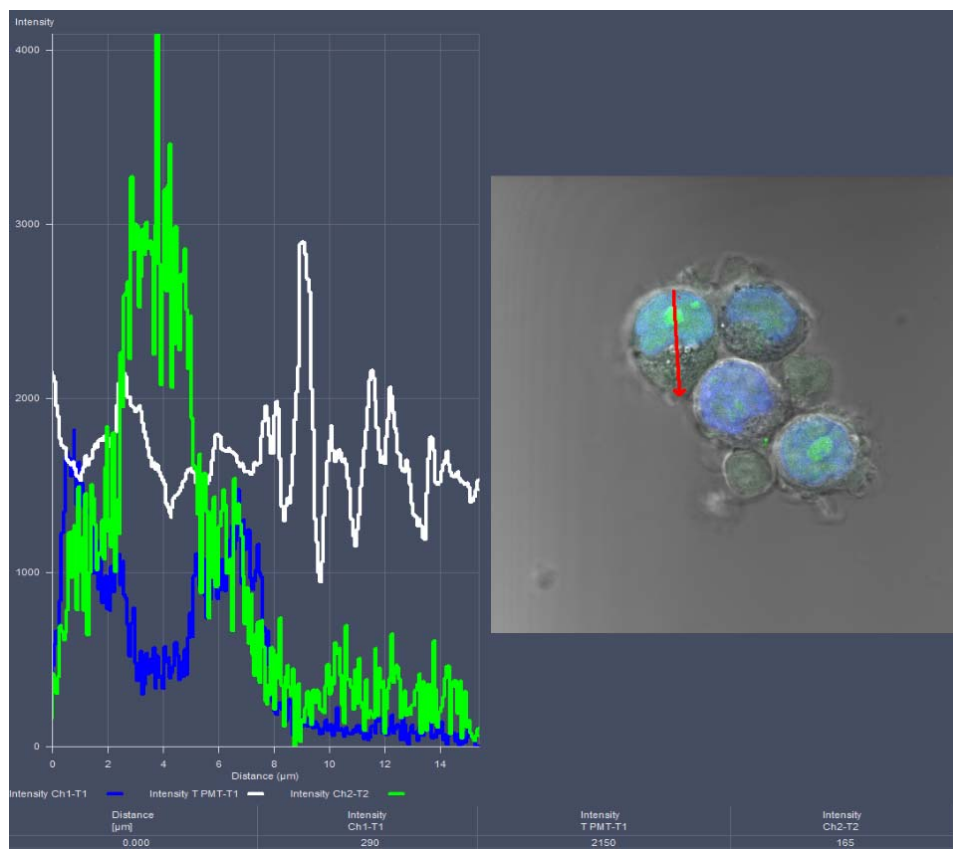


Рисунок 5. Профили сигналов интенсивности флуоресценции (синий – DAPI, ядро; зеленый – FAM) в клетках MT-4 после инкубации с дуплексом **FAM-ON/DON**

Figure 5. Signal fluorescence intensity profiles (blue – DAPI, nucleus; green – FAM) in MT-4 cells after incubation with the **FAM-ON/DON** duplex

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Следует отметить, что большинство исследований антиретровирусной активности выполняют на моделях [20–22], использующих молекулярные клоны ВИЧ и специализированные генетически модифицированные клеточные линии. В настоящей работе для оценки антиретровирусной эффективности ОН была использована максимально приближенная к реальному процессу инфекции модель культуры клеток человека MT-4, инфицированная высокопродуктивным штаммом ВИЧ российского геноварианта А6.

С помощью современных методов флуоресцентной микроскопии было показано, что введение тиофосфатных модификаций позволяет ОН проникать внутрь лимфоидных клеток человека MT-4 без использования дополнительных трансфецирующих агентов. При этом использование тиофосфатных модификаций и додецил-содержащих производных в одной транспортной конструкции (**FAM-ON/DON**) позволяет ОН проникать не только в ядро клетки, но и в ядрышко, что можно считать одним из основных преимуществ для дальнейшей разработки антиретровирусных конструкций на основе олигонуклеотидов. Показано, что олигонуклеотиды, содержащие тиофосфатные модификации, имеют антиретровирусную активность, при этом их противовирусный эффект сопоставим с эффектом ОН, имеющих в своем составе додецил-содержащие звенья (Таблица 2). Учитывая, что значимые процессы жизненного цикла ВИЧ проходят и в ядре клетки (процесс интеграции с хозяйской ДНК), полученные результаты свидетельствуют о высоком потенциале

использования данного подхода для разработки средств генной терапии и профилактики против ВИЧ-инфекции.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследование выполнено в рамках ГЗ 1/23 ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора.

Авторы выражают благодарность Байбородину С.И., к.б.н., заведующему ЦКП ИЦиГ СО РАН, за получение изображений клеток методом конфокальной микроскопии.

ACKNOWLEDGEMENT

State Assignment no. 1/23 (FBRI SRC VB “Vector” Rospotrebnadzor) supported this research.

The authors gratefully acknowledge the contribution of S.I. Baiborodin, Centre for Collective Use of Microscopic Analysis of Biological Objects (Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia) in obtaining images of cells by confocal microscopy.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Ожмегова Е.Н., Бобкова М.Р. Лекарственная устойчивость ВИЧ: прежние и современные тенденции // Вопросы вирусологии. 2022. Т. 67. N 3. С. 193–205. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-113>
- Xun J. et al. Editing out HIV: application of gene editing technology to achieve functional cure // Retrovirology. 2021. V. 18. N 1. P. 39. <https://doi.org/10.1186/s12977-021-00581-1>

3. Del Corpo O. et al. A U1i RNA that enhances HIV-1 RNA splicing with an elongated recognition domain is an optimal candidate for combination HIV-1 gene therapy // *Molecular Therapy-Nucleic Acids*. 2019. V. 18. P. 815–830. <https://doi.org/10.1016/j.omtn.2019.10.011>
4. Virgilio A. et al. Novel monomolecular derivatives of the anti-HIV-1 G-quadruplex-forming Hotoda's aptamer containing inversion of polarity sites // *European Journal of Medicinal Chemistry*. 2020. V. 208. Article id: 112786. <https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2020.112786>
5. Cena-Diez R. et al. Novel naturally occurring dipeptides and single-stranded oligonucleotide act as entry inhibitors and exhibit a strong synergistic anti-HIV-1 profile // *Infectious Diseases and Therapy*. 2022. V. 11. N 3. P. 1103–1116. <https://doi.org/10.1007/s40121-022-00626-8>
6. Torbett B., Goodsell D., Richman D. Targeting the HIV RNA Genome: High-Hanging Fruit Only Needs a Longer Ladder // *Current Topics in Microbiology and Immunology*. 2015. V. 389. P. 147–169. https://doi.org/10.1007/82_2015_434
7. Virgilio A. et al. Novel monomolecular derivatives of the anti-HIV-1 G-quadruplex-forming Hotoda's aptamer containing inversion of polarity sites // *European Journal of Medicinal Chemistry*. 2020. V. 208. Article id: 112786. <https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2020.112786>
8. Пашков Е.А., Пак А.В., Пашков Е.П., Быков А.С., Буданова Е.В., Поддубиков А.В., Свитич О.А., Зверев В.В. Перспектива применения препаратов на основе явления РНК-интерференции против ВИЧ-инфекции // *Вопросы вирусологии*. 2022. Т. 67. N 4. С. 278–289. <https://doi.org/10.36233/0507-4088-124>
9. Lj R. A simple method of estimating fifty per cent endpoints // *Am J Hyg*. 1938. V. 27. P. 493–495. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aje.a118408>
10. Markov O.V. et al. Transport Oligonucleotides—A Novel System for Intracellular Delivery of Antisense Therapeutics // *Molecules*. 2020. V. 25. N 16. Article id: 3663. <https://doi.org/10.3390/molecules25163663>
11. Kupryushkin M.S., Pyshnyi D.V., Stetsenko D.A. Phosphoryl guanidines: a new type of nucleic acid analogues // *Acta Naturae*. 2014. V. 6. N 4 (23). P. 116–118. <https://doi.org/10.32607/20758251-2014-6-4-116-118>
12. Lomzov A.A. et al. Diastereomers of a mono-substituted phosphoryl guanidine trideoxyribonucleotide: isolation and properties // *Biochemical and biophysical research communications*. 2019. V. 513. N 4. P. 807–811. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2019.04.024>
13. Crooke S.T. et al. The interaction of phosphorothioate-containing RNA targeted drugs with proteins is a critical determinant of the therapeutic effects of these agents // *Journal of the American Chemical Society*. 2020. V. 142. N 35. P. 14754–14771. <https://doi.org/10.1021/jacs.0c04928>
14. Crooke S.T., Vickers T.A., Liang X. Phosphorothioate modified oligonucleotide–protein interactions // *Nucleic acids research*. 2020. V. 48. N 10. P. 5235–5253. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa299>
15. Juliano R.L. The delivery of therapeutic oligonucleotides // *Nucleic acids research*. 2016. V. 44. N 14. P. 6518–6548. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw236>
16. Graham M.J. et al. In vivo distribution and metabolism of a phosphorothioate oligonucleotide within rat liver after intravenous administration // *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*. 1998. V. 286. N 1. P. 447–458.
17. Crooke S.T. et al. Cellular uptake and trafficking of antisense oligonucleotides // *Nature biotechnology*. 2017. V. 35. N 3. P. 230–237. <https://doi.org/10.1038/nbt.3779>
18. Iversen P.L. et al. Cellular uptake and subcellular distribution of phosphorothioate oligonucleotides into cultured cells // *Antisense research and development*. 1992. V. 2. N 3. P. 211–222.
19. Lorenz P. et al. Nucleocytoplasmic shuttling: a novel in vivo property of antisense phosphorothioate oligodeoxynucleotides // *Nucleic Acids Research*. 2000. V. 28. N 2. P. 582–592. <https://doi.org/10.1093/nar/28.2.582>
20. Turner J.J., Arzumanov A.A., Gait M.J. Synthesis, cellular uptake and HIV-1 Tat-dependent trans-activation inhibition activity of oligonucleotide analogues disulphide-conjugated to cell-penetrating peptides // *Nucleic acids research*. 2005. V. 33. N 1. P. 27–42. <https://doi.org/10.1093/nar/gki142>
21. Takahashi M. et al. Dual mechanisms of action of self-delivering, anti-HIV-1 FANA oligonucleotides as a potential new approach to HIV therapy // *Molecular Therapy-Nucleic Acids*. 2019. V. 17. P. 615–625. <https://doi.org/10.1016/j.omtn.2019.07.001>
22. Zhou J., Satheesan S., Li H., Weinberg M.S., Morris K.V., Burnett J.C., Rossi J.J. Cell-Specific RNA Aptamer against Human CCR5 Specifically Targets HIV-1 Susceptible Cells and Inhibits HIV-1 Infectivity // *Chemistry & Biology*. 2015. V. 22. N 3. P. 379–390. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2015.01.005>

REFERENCES

1. Ozhmegova E.N. et al. HIV drug resistance: past and current trends. *Problems of Virology*, 2022, vol. 67, no. 3, pp. 193–205. (In Russian) <https://doi.org/10.36233/0507-4088-113>
2. Xun J. et al. Editing out HIV: application of gene editing technology to achieve functional cure. *Retrovirology*, 2021, vol. 18, no. 1, pp. 39. <https://doi.org/10.1186/s12977-021-00581-1>
3. Del Corpo O. et al. A U1i RNA that enhances HIV-1 RNA splicing with an elongated recognition domain is an optimal candidate for combination HIV-1 gene therapy. *Molecular Therapy-Nucleic Acids*, 2019, vol. 18, pp. 815–830. <https://doi.org/10.1016/j.omtn.2019.10.011>
4. Virgilio A. et al. Novel monomolecular derivatives of the anti-HIV-1 G-quadruplex-forming Hotoda's aptamer containing inversion of polarity sites. *European Journal of Medicinal Chemistry*, 2020, vol. 208, article id: 112786. <https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2020.112786>
5. Cena-Diez R. et al. Novel naturally occurring dipeptides and single-stranded oligonucleotide act as entry inhibitors and exhibit a strong synergistic anti-HIV-1 profile. *Infectious Diseases and Therapy*, 2022, vol. 11, no. 3, pp. 1103–1116. <https://doi.org/10.1007/s40121-022-00626-8>
6. Torbett B., Goodsell D., Richman D. Targeting the HIV RNA Genome: High-Hanging Fruit Only Needs a Longer Ladder. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, vol. 389, pp. 147–169. https://doi.org/10.1007/82_2015_434
7. Virgilio A. et al. Novel monomolecular derivatives of the anti-HIV-1 G-quadruplex-forming Hotoda's aptamer containing inversion of polarity sites. *European Journal of Medicinal Chemistry*, 2020, vol. 208, article id: 112786. <https://doi.org/10.1016/j.ejmech.2020.112786>
8. Pashkov E.A., Pak A.V., Pashkov E.P., Bykov A.S., Budanova E.V., Poddubikov A.V., Svitich O.A., Zverev V.V. Perspektiva primeneniya preparatov na osnove yavleniya RNK-interferentsii protiv HIV-infection. *Voprosy virusologii*, 2022, vol. 67, no. 4, pp. 278–289. (In Russian) <https://doi.org/10.36233/0507-4088-124>

9. Lj R. A simple method of estimating fifty per cent endpoints. *Am J Hyg*, 1938, vol. 27, pp. 493–495. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aje.a118408>
10. Markov O.V. et al. Transport Oligonucleotides—A Novel System for Intracellular Delivery of Antisense Therapeutics. *Molecules*, 2020, vol. 25, no. 16, article id: 3663. <https://doi.org/10.3390/molecules25163663>
11. Kupryushkin M.S., Pyshnyi D.V., Stetsenko D.A. Phosphoryl guanidines: a new type of nucleic acid analogues. *Acta Naturae*, 2014, vol. 6, no. 4 (23), pp. 116–118. <https://doi.org/10.32607/20758251-2014-6-4-116-118>
12. Lomzov A.A. et al. Diastereomers of a mono-substituted phosphoryl guanidine trideoxyribonucleotide: isolation and properties. *Biochemical and biophysical research communications*, 2019, vol. 513, no. 4, pp. 807–811. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2019.04.024>
13. Crooke S.T. et al. The interaction of phosphorothioate-containing RNA targeted drugs with proteins is a critical determinant of the therapeutic effects of these agents. *Journal of the American Chemical Society*, 2020, vol. 142, no. 35, pp. 14754–14771. <https://doi.org/10.1021/jacs.0c04928>
14. Crooke S.T., Vickers T.A., Liang X. Phosphorothioate modified oligonucleotide–protein interactions. *Nucleic acids research*, 2020, vol. 48, no. 10, pp. 5235–5253. <https://doi.org/10.1093/nar/gkaa299>
15. Juliano R.L. The delivery of therapeutic oligonucleotides. *Nucleic acids research*, 2016, vol. 44, no. 14, pp. 6518–6548. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw236>
16. Graham M.J. et al. In vivo distribution and metabolism of a phosphorothioate oligonucleotide within rat liver after intravenous administration. *Journal of Pharmacology and Experimental Therapeutics*, 1998, vol. 286, no. 1, pp. 447–458.
17. Crooke S.T. et al. Cellular uptake and trafficking of antisense oligonucleotides. *Nature biotechnology*, 2017, vol. 35, no. 3, pp. 230–237. <https://doi.org/10.1038/nbt.3779>
18. Iversen P.L. et al. Cellular uptake and subcellular distribution of phosphorothioate oligonucleotides into cultured cells. *Antisense research and development*, 1992, vol. 2, no. 3, pp. 211–222.
19. Lorenz P. et al. Nucleocytoplasmic shuttling: a novel in vivo property of antisense phosphorothioate oligodeoxynucleotides. *Nucleic Acids Research*, 2000, vol. 28, no. 2, pp. 582–592. <https://doi.org/10.1093/nar/28.2.582>
20. Turner J.J., Arzumanov A.A., Gait M.J. Synthesis, cellular uptake and HIV-1 Tat-dependent trans-activation inhibition activity of oligonucleotide analogues disulphide-conjugated to cell-penetrating peptides. *Nucleic acids research*, 2005, vol. 33, no. 1, pp. 27–42. <https://doi.org/10.1093/nar/gki142>
21. Takahashi M. et al. Dual mechanisms of action of self-delivering, anti-HIV-1 FANA oligonucleotides as a potential new approach to HIV therapy. *Molecular Therapy-Nucleic Acids*, 2019, vol. 17, pp. 615–625. <https://doi.org/10.1016/j.omtn.2019.07.001>
22. Zhou J., Satheesan S., Li H., Weinberg M.S., Morris K.V., Burnett J.C., Rossi J.J. Cell-Specific RNA Aptamer against Human CCR5 Specifically Targets HIV-1 Susceptible Cells and Inhibits HIV-1 Infectivity. *Chemistry & Biology*, 2015, vol. 22, no. 3, pp. 379–390. <https://doi.org/10.1016/j.chembiol.2015.01.005>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Наталья М. Гашникова и Инна А. Пышная сформировали концепцию и методологию исследования. Максим С. Купрюшкин синтезировал олигонуклеотиды и их производные. Анна С. Павлова и Максим С. Купрюшкин выделили, очистили и проанализировали олигонуклеотиды и их производные. Людмила Г. Готфрид провела эксперименты на клетках. Людмила Г. Готфрид, Анна С. Павлова и Максим С. Купрюшкин написали текст статьи. Наталья М. Гашникова и Инна А. Пышная редактировали текст статьи. Наталья М. Гашникова руководила исследованием и средствами финансирования. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Natalya M. Gashnikova and Inna A. Pyshnaya conceived the study and its methodology. Maxim S. Kupryushkin undertook oligonucleotides synthesis. Anna S. Pavlova and Maxim S. Kupryushkin carried out oligonucleotides post-synthetic isolation, purification and analysis. Ludmila G. Gotfrid undertook cell culture investigations. Ludmila G. Gotfrid, Anna S. Pavlova and Maxim S. Kupryushkin participated in the writing of the manuscript. Natalya M. Gashnikova and Inna A. Pyshnaya edited the text of the manuscript. Natalya M. Gashnikova was responsible for supervision and funding acquisition. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest

ORCID

Людмила Г. Готфрид / Ludmila G. Gotfrid <https://orcid.org/0000-0001-5896-8231>
 Анна С. Павлова / Anna S. Pavlova <https://orcid.org/0000-0001-7889-6319>
 Максим С. Купрюшкин / Maxim S. Kupryushkin <https://orcid.org/0000-0002-2300-7809>
 Инна А. Пышная / Inna A. Pyshnaya <https://orcid.org/0000-0002-7559-2376>
 Наталья М. Гашникова / Natalya M. Gashnikova <https://orcid.org/0000-0002-0891-0880>

***In silico* моделирование влияния мутации N294S на взаимодействие нейраминидазы N8 вируса гриппа с занамивиром**

Елена А. Рухлова¹, Галина С. Онхонова¹, Максим Н. Косенко¹, Иван М. Суслопаров¹,
Иван А. Соболев², Александр Б. Рыжиков¹

¹Федеральное бюджетное учреждение науки «Государственный научный центр вирусологии и биотехнологии «Вектор» Роспотребнадзора, Кольцово, Россия

²Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр фундаментальной и трансляционной медицины», Новосибирск, Россия

Контактное лицо

Елена А. Рухлова, стажер-исследователь отдела зоонозных инфекций и гриппа ФБУН ГНЦ ВБ «Вектор» Роспотребнадзора, 630559, Российская Федерация, Новосибирская область, рабочий посёлок Кольцово.

Тел. +7 (383) 363-47-10 (доб. 21-66)

Email ruhlova_ea@vector.nsc.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3465-4577>

Формат цитирования

Рухлова Е.А., Онхонова Г.С., Косенко М.Н., Суслопаров И.М., Соболев И.А., Рыжиков А.Б. *In silico* моделирование влияния мутации N294S на взаимодействие нейраминидазы N8 вируса гриппа с занамивиром // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 68-74. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-6

Получена 29 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 27 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Целью является исследование *in silico*, направленное на изучение взаимодействия нейраминидазы вируса гриппа птиц A/H5N8 с занамивиром с помощью методов сравнительного моделирования и молекулярного докинга. В работе рассматривали штаммы вируса гриппа птиц A/chicken/Tatarstan/88/2017 (дикий тип), A/chicken/Tatarstan/112/2017 (мутация N294S) в комплексе с ингибитором нейраминидазы занамивиром. В результате были получены структуры комплексов нейраминидазы двух штаммов вируса гриппа птиц A/H5N8 с занамивиром, проведен анализ данных. Использование таких методов как сравнительное моделирование и молекулярный докинг дает информацию о сродстве при взаимодействии с ингибиторами. Полученные данные можно использовать для дальнейшей работы по определению структур и выяснению возможных механизмов резистентности нейраминидазы.

Ключевые слова

Вирус гриппа птиц, нейраминидаза, ингибитор, мутация, молекулярный докинг.

***In silico* modeling of N294S mutation effect on the interaction of influenza virus N8 neuraminidase with zanamivir**

Elena A. Rukhlova¹, Galina S. Onkhonova¹, Maksim N. Kosenko¹, Ivan M. Susloparov¹,
Ivan A. Sobolev² and Alexander B. Ryzhikov¹

¹Vector State Scientific Centre of Virology and Biotechnology, Federal Service for Supervision of Consumer Rights Protection and Human Well-being, Koltsovo, Novosibirsk Oblast, Russia

²Federal Research Center for Fundamental and Translational Medicine, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Principal contact

Elena A. Rukhlova, Intern Researcher, Department of Zoonotic Infections and Influenza, Vector State Scientific Center of Virology and Biotechnology, Federal Service for Supervision of Consumer Rights Protection and Human Well-being, Koltsovo, Novosibirsk Oblast, Russia, 630559.

Tel. +7 (383) 363-47-10 (addit. 21-66)

Email rukhlva_ea@vector.nsc.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-3465-4577>

How to cite this article

Rukhlova E.A., Onkhonova G.S., Kosenko M.N., Susloparov I.M., Sobolev I.A., Ryzhikov A.B. *In silico* modeling of N294S mutation effect on the interaction of influenza virus N8 neuraminidase with zanamivir. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):68-74. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-6

Received 29 August 2024

Revised 27 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

The aim of the study is an *in silico* modeling of avian influenza A/H5N8 virus neuraminidase and zanamivir interaction using homology modeling and molecular docking. A/chicken/Tatarstan/88/2017 (wild type) and A/chicken/Tatarstan/112/2017 (N294S mutation) influenza virus strains with zanamivir complexes were considered. The structures of two avian influenza virus A/H5N8 neuraminidase complexes with zanamivir were obtained and analysed.

Homology modeling and molecular docking provides information about neuraminidase and inhibitors affinity. The data obtained can be used for further investigation to determine the structures and elucidate possible mechanisms of neuraminidase resistance.

Key Words

Avian influenza virus; neuraminidase; inhibitor; mutation; molecular docking.

ВВЕДЕНИЕ

В последние годы по всему миру регистрируются вспышки высокопатогенного вируса гриппа птиц А/Н5N8 с массовым падежом, выбраковкой инфицированных птиц и млекопитающих, что приводит к ограничению торговли и усилению мер надзора. Высокопатогенный вирус гриппа птиц А/Н5N8 впервые был выявлен в Ирландии в 1983 году [1]. С тех пор периодически по всему миру регистрируются вспышки среди дикой и домашней птицы [2–5]. Несмотря на то, что риск заражения человека субтипом А/Н5N8 остается

низким, в 2021 году во время вспышки среди домашней птицы был зарегистрирован случай выделения в числе сотрудников птицефабрики [6].

Нейраминидаза вируса гриппа – это гомотетрамерный белок, в каждом мономере которого расположен активный центр сиалидазы (рис. 1). Он сформирован из каркасных аминокислотных остатков в виде кармана и каталитических остатков, которые напрямую взаимодействуют с субстратом (10 и 8 а.о., соответственно).

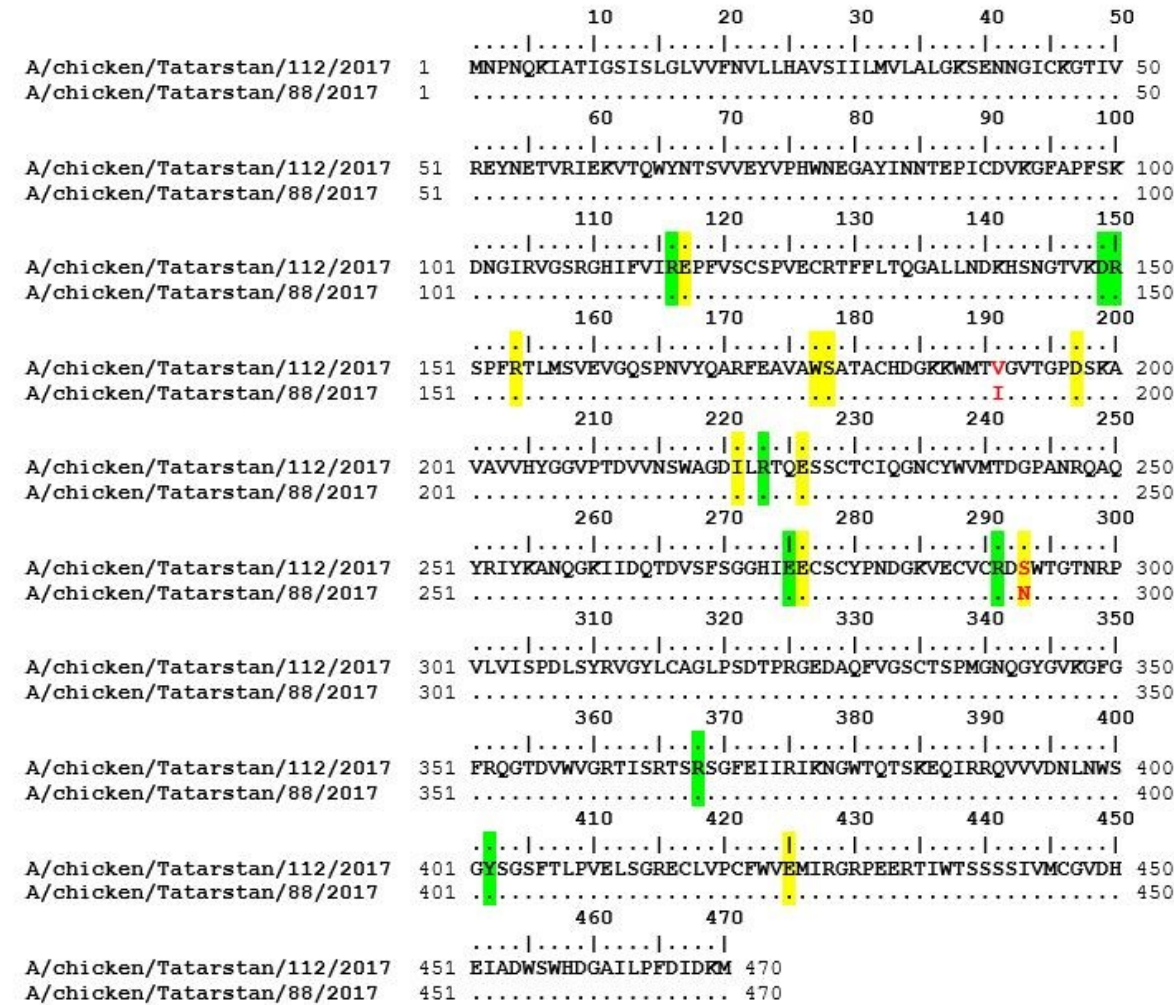


Рисунок 1. Аминокислотные последовательности нейраминидазы: зеленым цветом выделены аминокислоты, входящие в состав активного центра, желтым – в состав каркасной области

Figure 1. Amino acid sequences of neuraminidase: amino acids that make up the active center are highlighted in green, and those that make up the framework region are highlighted in yellow

Среди нейраминидаз вируса гриппа эти аминокислоты высококонсервативны и мутации в них вызывают сильный фенотипический эффект, связанный с ферментативной активностью этого белка и его восприимчивостью к лекарственным препаратам, основанным на принципе имитирования субстрата для конкурентной блокировки активного центра. Нейраминидаза N8, входит в состав филогенетической группы, объединяющей субтипы: N1, N4, N5 и N8, и способна циркулировать в составе вирусов гриппа птиц, имеющих высокопатогенный фенотип. Одной из функций нейраминидазы является высвобождение новых вирусных частиц из инфицированных клеток путем расщепления остатков сиаловой кислоты на

поверхности клеток-хозяев и вирусной оболочке. Благодаря этому предотвращается агрегация вирусных частиц, что позволяет вирусу инфицировать новые клетки. Кроме того, снижается способность связывания вируса муцинами слизистой оболочки дыхательных путей, содержащими остатки сиаловых кислот.

Применение ингибиторов нейраминидазы является одним из методов противовирусной терапии при гриппе. Ингибиторы нейраминидазы – это соединения, блокирующие активность фермента и, следовательно, препятствующие распространению вируса в организме, что способствует снижению тяжести и продолжительности заболевания. Механизм действия ингибиторов нейраминидазы основан на

связывании с активным центром фермента, что не позволяет ему в дальнейшем расщеплять сиаловую кислоту. Это приводит к снижению высвобождения вируса из инфицированных клеток, ограничению распространения вируса в дыхательных путях, а также к потенциальному уменьшению вирусной нагрузки в организме в целом. Снижая продуктивный выход вирусных частиц, ингибиторы нейраминидазы ограничивают способность зараженного индивида к контаминации окружающей среды вирусом. Как следствие, резистентность к ингибиторам нейраминидазы может приводить к повышенному риску передачи инфекции. Несмотря на эффективность одобренных на данный момент препаратов (Осельтамивир, Занамивир, Перамивир, Ланинамивир), мутации в гене нейраминидазы могут привести к снижению восприимчивости к этим ингибиторам. Мониторинг штаммов вируса гриппа на предмет резистентности к ингибиторам нейраминидазы имеет важное значение, особенно во время вспышек, поскольку лекарственная устойчивость может повлиять как на эффективность лечения, так и в целом на положительный исход заболевания. Несмотря на низкий риск заражения человека, оценка чувствительности вирусов гриппа птиц к антинейраминидазным препаратам необходима для отслеживания появления штаммов с высоким зоонозным потенциалом. Известно, что мутация N294S приводит к снижению чувствительности к ингибиторам [7; 8]. Целью данной работы было комплексное исследование *in silico*, направленное на изучение взаимодействия нейраминидазы вируса гриппа птиц A/H5N8 с занамивиром, с применением методов сравнительного моделирования и молекулярного докинга.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Штаммы вируса гриппа птиц и ингибиторы: A/chicken/Tatarstan/88/2017 (дикий тип), A/chicken/Tatarstan/112/2017 (мутация N294S). Аминокислотные последовательности белка нейраминидазы взяты в базе данных GISAID (дата обращения: сентябрь 2024). В качестве ингибитора нейраминидазы использовали занамивир. Структура ингибитора взята в базе данных PubChem (CID: 60855).

Получение трехмерных структур и комплексов: трехмерная структура белка получена методом сравнительного моделирования с использованием программы MODELLER. В качестве шаблона выбрана структура из базы данных pdb (2HT5). Подготовка молекул белка и лиганда проводилась в программе AutoDock Tools. Структура комплекса нейраминидазы с занамивиром построена методом молекулярного докинга с использованием программы AutoDock Vina.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Штаммы A/chicken/Tatarstan/88/2017 и A/chicken/Tatarstan/112/2017, принадлежащие к кладе 2.3.4.4b, были выделены в России в 2017 году. По результатам предыдущих исследований была выявлена аминокислотная замена в позиции N293/294S (далее используется нумерация N8/N2; соответствие между нумерациями N8 и N2 определяется в соответствии с выравниванием, представленным в исследовании Yang H. и др. [9]) и оценена восприимчивость к занамивиру [10].

В процессе работы была отобрана модель, расположение лиганда в которой соответствует месту связывания в похожих структурах, полученных экспериментально (pdb 2HTQ) (рис. 2). Для комплекса с занамивиром ΔG полученных моделей составила -7,274 для дикого типа и -5,562 для мутантного варианта.

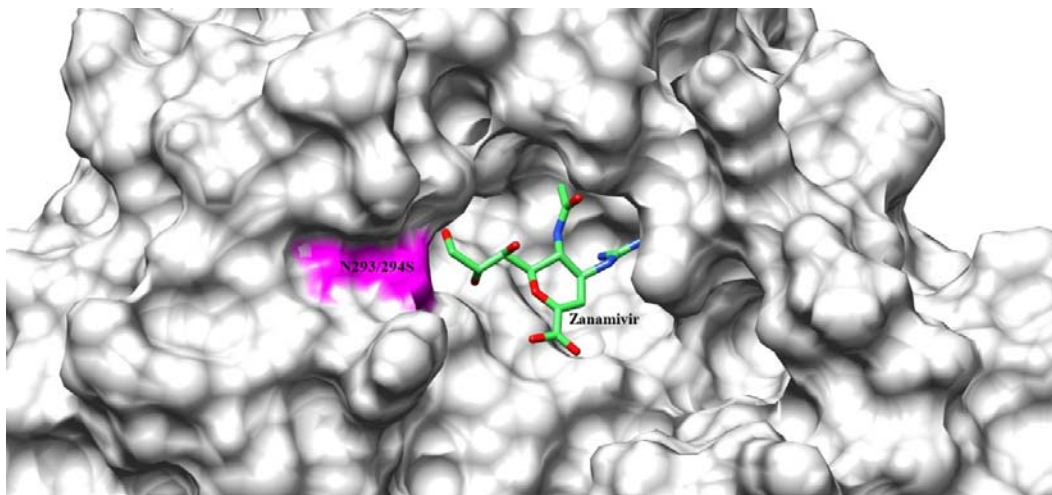


Рисунок 2. Карман связывания занамивира в активном центре нейраминидазы N8

Figure 2. Surface area of zanamivir binding pocket within the NA active site for N8 neuraminidase

Предполагаемый механизм резистентности мутантного типа нейраминидазы N8 заключается в следующем: занамивир образует связь с нейраминидазой N8 через следующие аминокислотные остатки: ARG116, ARG150, TPR177, GLU275, CLU276, ARG291, ARG368 (рис. 3). Аспарагин в 294 позиции белка дикого типа образует водородные связи с аргинином в позиции 292 активного

центра, что позволяет ему при участии аланина 246 образовать дополнительную связь с занамивиром. Таким образом атом О аспарагина может попеременно связываться с NE и NH2 группами аргинина 292, позволяя в то же время занамивиру устанавливать дополнительную связь в кармане активного центра белка через NH2-группу аргинина, тем самым стабилизируя комплекс

занамиовир-нейрами-нидаза. Замена аспарагина 294 на серин белка мутантной формы исключает взаимодействие с аланином 246 и приводит к потере одной из водородных связей с аргинином 292, тем самым предотвращая образование дополнительной связи

занамиовира с аргинином 292. Таким образом, стабильность комплекса занамиовир-активный центр нейраминидазы снижается, что в свою очередь приводит к снижению восприимчивости штамма A/chicken/Tatarstan/112/ 2017 к занамиовиру.

Таблица 1. Аминокислотные остатки, участвующие в образовании внутри и межмолекулярных связей
Table 1. Amino acid residues involved in the formation of intramolecular and intermolecular bonds

A/chicken/Tatarstan/88/2017 А/курица/Татарстан/88/2017			A/chicken/Tatarstan/112/ 2017 А/курица/Татарстан/112/2017		
аминокислотный остаток amino acid residue	взаимодействие через атом interaction through the atom	Длина связи Link Length (Å)	аминокислотный остаток amino acid residue	взаимодействие через атом interaction through the atom	Длина связи Link Length (Å)
Аминокислотные остатки, участвующие в образовании связи с занамиовиром Amino acid residues involved in the formation of a bond with zanamivir.					
ARG118	NH1	2.423	ARG118	NH1	2.423
ARG152	NH1	3.115	ARG152	NH1	3.116
TRP178	O	3.246	TRP178	O	3.247
TRP178	O	2.963	TRP178	O	2.964
GLU276	OE1	2.713	GLU276	OE1	2.670
GLU277	OE2	2.716	GLU277	OE2	2.686
ARG371	NH1	3.101	ARG371	NH1	3.099
ARG371	NH2	3.146	ARG371	NH2	3.149
ARG292	NH1	3.434	ARG292	NH1	3.429
ARG292	NH2	3.503			
Внутримолекулярные связи с участием аминокислотного остатка 294 позиции Intramolecular bonds involving amino acid residues at position 294					
HIS274	ND1	3.061	HIS274	ND1	3.074
ALA246	O	2.765			
ARG292	NE	2.936			
ARG292	NH2	2.738			

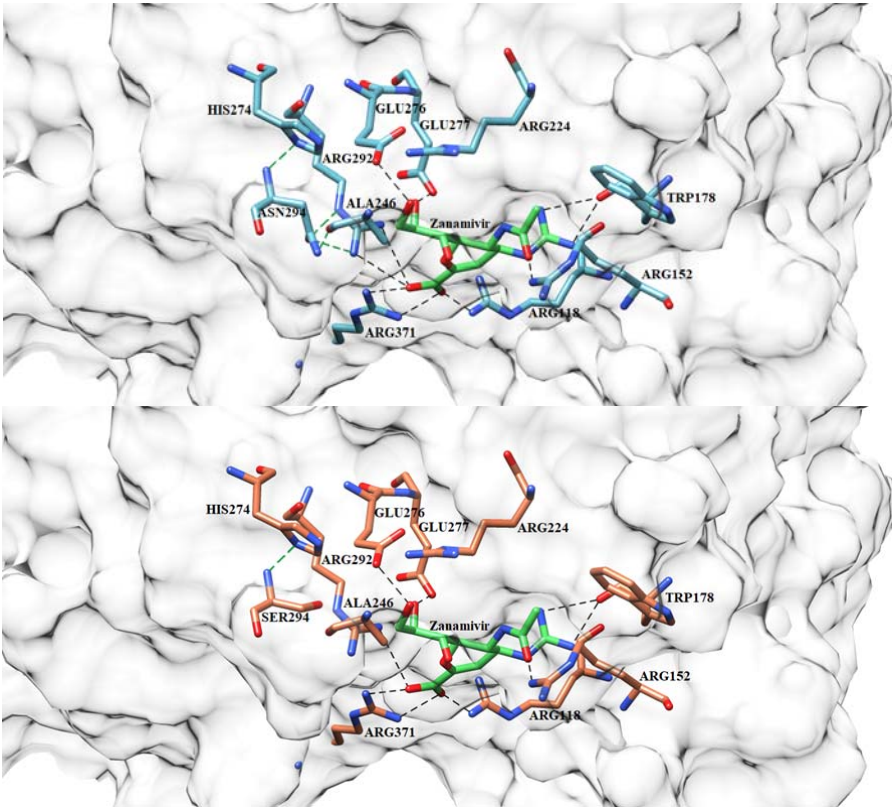


Рисунок 3. Структура комплексов нейраминидазы штаммов A/chicken/Tatarstan/88/2017 (голубой) и A/chicken/Tatarstan/112/2017 (оранжевый) и занамиовира (зеленый)
Figure 3. Structure of neuraminidase complexes with zanamivir (green) for A/chicken/Tatarstan/88/2017 (blue) и A/chicken/Tatarstan/112/2017 (orange)

Для подтверждения результатов моделирования и более полной картины необходимо получать кристаллические структуры комплекса занамивира и нейраминидазы дикого типа и штамма с мутацией.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для нейраминидазы штамма A/chicken/Tatarstan/88/2017 аспарагин в позиции 294 участвует в образовании комплекса с занамивиром, а его замена на серин для штамма A/chicken/Tatarstan/112/2017 может потенциально делать данный участок не активным. Полученные данные могут свидетельствовать о том, что мутация в позиции 294 в гене нейраминидазы для штамма A/chicken/Tatarstan/112/2017 приводит к снижению вероятности связывания с занамивиром, вследствие чего данный штамм может проявлять устойчивость к ингибированию.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа по *in silico* моделированию выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (соглашение от 12.10.2021 № 075-15-2021-1355) в рамках реализации отдельных мероприятий Федеральной научно-технической программы развития синхротронных и нейтронных исследований и исследовательской инфраструктуры. Генетический анализ штаммов выполнен при поддержке гранта РНФ №23-64-00005.

ACKNOWLEDGMENT

This study was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (agreement №075-15-2021-1355) within the framework of the implementation of individual activities of the Federal Scientific and Technical Program for the Development of Synchrotron and Neutron Research and Research Infrastructure. The genetic analysis of the strains was conducted with the support by state Russian Science Foundation grant №23-64-00005.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Swayne D.E., ed. Avian influenza. John Wiley & Sons, 2009.
2. Ku K.B. et al. Highly pathogenic avian influenza A (H5N8) virus from waterfowl, South Korea, 2014 // *Emerging infectious diseases*. 2014. V. 20. N 9. P. 1587.
3. Chang N. et al. Novel reassortment 2.3. 4.4 b H5N8 highly pathogenic avian influenza viruses circulating in Xinjiang, China // *Preventive Veterinary Medicine*. 2022. V. 199. Article id: 105564.
4. Lee D.H. et al. Novel reassortant clade 2.3. 4.4 avian influenza A (H5N8) virus in wild aquatic birds, Russia, 2016 // *Emerging Infectious Diseases*. 2017. V. 23. N 2. P. 359.
5. Zhao K. et al. Characterization of three H5N5 and one H5N8 highly pathogenic avian influenza viruses in China // *Veterinary microbiology*. 2013. V. 163. N 3-4. P. 351–357.
6. Pyankova O.G. et al. Isolation of clade 2.3. 4.4 b A (H5N8), a highly pathogenic avian influenza virus, from a worker during an outbreak on a poultry farm, Russia,

December 2020 // *Eurosurveillance*. 2021. V. 26. N 24.

Article id: 2100439.

7. Earhart K.C. et al. Oseltamivir resistance mutation N294S in human influenza A(H5N1) virus in Egypt // *J Infect Public Health*. 2009. V. 2. N. 2. P. 74–80. doi:10.1016/j.jiph.2009.04.004
8. Collins P. et al. Crystal structures of oseltamivir-resistant influenza virus neuraminidase mutants // *Nature*. 2008. V. 453. P. 1258–1261. <https://doi.org/10.1038/nature06956>
9. Yang H. et al. Molecular characterizations of surface proteins hemagglutinin and neuraminidase from recent H5Nx avian influenza viruses // *Journal of virology*. 2016. V. 90. N 12. P. 5770–5784.
10. Svyatchenko S.V. et al. An influenza A (H5N8) virus isolated during an outbreak at a poultry farm in Russia in 2017 has an N294S substitution in the neuraminidase and shows reduced susceptibility to oseltamivir // *Antiviral Research*. 2021. V. 191. Article id: 105079.

REFERENCES

1. Swayne D.E., ed. Avian influenza. John Wiley & Sons, 2009.
2. Ku K.B. et al. Highly pathogenic avian influenza A (H5N8) virus from waterfowl, South Korea. *Emerging infectious diseases*. 2014, vol. 20, no. 9, p. 1587.
3. Chang N. et al. Novel reassortment 2.3. 4.4 b H5N8 highly pathogenic avian influenza viruses circulating in Xinjiang, China. *Preventive Veterinary Medicine*. 2022, vol. 199, article id: 105564.
4. Lee D.H. et al. Novel reassortant clade 2.3. 4.4 avian influenza A (H5N8) virus in wild aquatic birds, Russia, 2016. *Emerging Infectious Diseases*. 2017, vol. 23, no. 2, p. 359.
5. Zhao K. et al. Characterization of three H5N5 and one H5N8 highly pathogenic avian influenza viruses in China. *Veterinary microbiology*. 2013, vol. 163, no. 3-4, pp. 351–357.
6. Pyankova O.G. et al. Isolation of clade 2.3. 4.4 b A (H5N8), a highly pathogenic avian influenza virus, from a worker during an outbreak on a poultry farm, Russia, December 2020. *Eurosurveillance*. 2021, vol. 26, no. 24, article id: 2100439.
7. Earhart K.C. et al. Oseltamivir resistance mutation N294S in human influenza A(H5N1) virus in Egypt. *J Infect Public Health*, 2009, vol. 2, no. 2, pp. 74–80. doi:10.1016/j.jiph.2009.04.004
8. Collins P., et al. Crystal structures of oseltamivir-resistant influenza virus neuraminidase mutants. *Nature*, 2008, vol. 453, pp. 1258–1261. <https://doi.org/10.1038/nature06956>
9. Yang H. et al. Molecular characterizations of surface proteins hemagglutinin and neuraminidase from recent H5Nx avian influenza viruses. *Journal of virology*, 2016, vol. 90, no. 12, pp. 5770–5784.
10. Svyatchenko S.V. et al. An influenza A (H5N8) virus isolated during an outbreak at a poultry farm in Russia in 2017 has an N294S substitution in the neuraminidase and shows reduced susceptibility to oseltamivir. *Antiviral Research*, 2021, vol. 191, article id: 105079.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Все авторы внесли вклад в концепцию исследования. Галина С. Онхонова написала первый черновик рукописи, все авторы прочитали, прокомментировали и

AUTHOR CONTRIBUTIONS

All authors contributed to the concept of the study. The first draft of the manuscript was written by Galina S. Onkhonova, and all authors read, commented on and approved the final

одобрили окончательную рукопись. Елена А. Рухлова проводила *in silico* моделирование и анализ полученных структур. Елена А. Рухлова, Галина С. Онхонова, Максим Н. Косенко интерпретировали результаты исследования. Иван М. Суслопаров, Иван А. Соболев, Александр Б. Рыжиков рецензировали и редактировали рукопись. 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.

manuscript. Elena A. Rukhlova conducted *in silico* modeling and analysis of the obtained structures. Galina S. Onkhonova, Elena A. Rukhlova, Maxim N. Kosenko interpreted the results of the study. Ivan M. Susloparov, Ivan A. Sobolev, Alexander B. Ryzhikov reviewed and edited the manuscript. All authors participated equally in the writing of the manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism or other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Елена А. Рухлова / Elena A. Rukhlova <https://orcid.org/0000-0002-3465-4577>

Галина С. Онхонова / Galina S. Onkhonova <https://orcid.org/0000-0002-1547-1708>

Максим Н. Косенко / Maksim N. Kosenko <https://orcid.org/0000-0002-8023-0601>

Иван М. Суслопаров / Ivan M. Susloparov <https://orcid.org/0000-0002-9718-7339>

Иван А. Соболев / Ivan A. Sobolev <https://orcid.org/0000-0002-4561-6517>

Александр Б. Рыжиков / Alexander B. Ryzhikov <https://orcid.org/0000-0002-7009-0748>

Original article / Оригинальная статья

УДК 595.727:574.3+574.9 (1–025.1)

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-7



Distribution patterns of the Baraba buzzing grasshopper *Angaracris barabensis* (Pallas) (Orthoptera: Acrididae)

Alisa I. Pashkova¹, Vladimir V. Molodtsov¹, Sergey Yu. Storozhenko², Natalya S. Baturina¹,
Kristina V. Popova¹, Oxana V. Yefremova¹ and Michael G. Sergeev^{1,3}

¹Novosibirsk State University, Novosibirsk, Russia

²Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia

³Institute of Systematics and Ecology of Animals, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Principal contact

Michael G. Sergeev, Doctor of Biological Sciences,
Department of General Biology and Ecology and
Laboratory of Biogeomodelling and Ecoinformatics,
Novosibirsk State University; 1, Pirogova Street,
Novosibirsk, Russia 630090.

Tel. +73833634194

Email mgs@fen.nsu.ru; mgsergeev@mail.com

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-2179-0921>

How to cite this article

Pashkova A.I., Molodtsov V.V., Storozhenko S.Yu.,
Baturina N.S., Popova K.V., Yefremova O.V.,
Sergeev M.G. Distribution patterns of the Baraba
buzzing grasshopper *Angaracris barabensis* (Pallas)
(Orthoptera: Acrididae). *South of Russia: ecology,
development*. 2024; 19(4):75-89. DOI:
10.18470/1992-1098-2024-4-7

Received 12 August 2024

Revised 7 October 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. *Angaracris barabensis* is widely distributed across the Asian grasslands. It is often qualified as one of the important pests. The aim of the paper is to estimate possible shifts of its distribution relative to global warming.

The geographic coordinates of 384 localities were determined for the species. Two different approaches to species distribution modelling (maximum entropy and multidimensional ellipsoid envelope) were used.

The general patterns of distribution were described. Several models of the species distribution were generated and compared. The main factors of its distribution are revealed. Ecological modelling predicts opportunity of possible northward shifts of the species range in Central and East Siberia and persistence of areas of possible harmfulness in South Siberia, Mongolia and North China.

Our predictions show two opposite trends. In the western and south-eastern parts of the species range, suitability of conditions will decrease. In the central and north-eastern parts, the suitability will remain almost the same or even increase.

The comparative analysis shows there are no evident contemporary shifts of range boundaries of *A. barabensis* associated with global warming per se or this tendency is extremely weak. However, the distribution of suitable conditions can change significantly during the next several decades.

Key Words

Inner Asia, Acrididae, grasslands, steppe, range, population, modelling, plant protection, forecast.

Закономерности распространения барабинской трещотки *Angaracris barabensis* (Pallas) (Orthoptera: Acrididae)

Алиса И. Пашкова¹, Владимир В. Молодцов¹, Сергей Ю. Стороженко², Наталья С. Батурина¹,
Кристина В. Попова¹, Оксана В. Ефремова¹, Михаил Г. Сергеев^{1,3}

¹Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия

²Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

³Институт систематики и экологии животных СО РАН, Новосибирск, Россия

Контактное лицо

Михаил Г. Сергеев, доктор биологических наук, профессор, кафедра общей биологии и экологии и лаборатория биогеомоделирования и эоинформатики, Новосибирский государственный университет; 630090 Россия, г. Новосибирск, ул. Пирогова, 1.
Тел. +73833634194
Email mgs@fen.nsu.ru; mgsergeev@mail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-2179-0921>

Формат цитирования

Пашкова А.И., Молодцов В.В., Стороженко С.Ю., Батурина Н.С., Попова К.В., Ефремова О.В., Сергеев М.Г. Закономерности распространения барабинской трещотки *Angaracris barabensis* (Pallas) (Orthoptera: Acrididae) // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 75-89. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-7

Получена 12 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 7 октября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель. *Angaracris barabensis* — вид, широко распространенный в злаковниках Азии. Часто он считается одним из важнейших вредителей. Цель статьи — оценить возможные изменения его распространения в условиях глобального потепления.

Определены географические координаты 384 точек находок вида. Использованы два разных подхода к моделированию распространения (максимальной энтропии и эллипсоидальных многомерных экологических ниш).

Описаны общие закономерности распространения. Сгенерированы и сопоставлены несколько моделей распределения вида. Выявлены основные факторы его распространения. Экологическое моделирование демонстрирует возможность сдвига его ареала на север в Средней и Восточной Сибири и сохранение районов возможной вредоносности вида на юге Сибири, в Монголии и Северном Китае.

Выявлены два противоположных тренда. В западной и юго-западной частях ареала вида вероятно снижение пригодности местообитаний. В центральной и северо-восточной частях уровни пригодности либо не изменятся, либо возрастут.

Сравнительный анализ показывает отсутствие очевидных смещений границ ареала *A. barabensis*, которые можно было бы связать с глобальным потеплением как таковым либо этот тренд почти не прослеживается. Вместе с тем распределение подходящих для вида условий может существенно измениться в ближайшие десятилетия.

Ключевые слова

Внутренняя Азия, Acrididae, злаковники, степи, ареал, популяция, моделирование, защита растений, прогноз.

INTRODUCTION

The Baraba buzzing grasshopper, *Angaracris barabensis* (Pallas), is the only species of the genus *Angaracris* Bey-Bienko from the tribe Bryodemini [1–3]. This tribe includes several genera mainly associated with the steppes, semi-deserts and arid mountains of Inner Asia [3–5]. The only species distributed across almost all Palaearctic Region is *Bryodemella tuberculata* (Fabricius) [3; 5; 6]. Adults of this group (in many species, both females and males) are able to fly very well and can stay in the air during several minutes and more, but these flights are not typically associated with active dispersal. The flying Bryodemini adults commonly produce sounds by wing crepitation [7; 8].

The Baraba buzzing grasshopper is widely distributed across grasslands of the temperate parts of Asia, from the Ural Mts. up to the northeastern parts of China and from the forest-steppes up to the semi-deserts and the arid mountains of the Tibetan Plateau. It prefers different variants of the steppes and the northern semi-deserts. Both grasses and dicots are its favorable food [9; 10]. Its abundance is usually relatively low, especially in the western and northern parts of its range. It may rarely damage agricultural fields and rangelands. However, local populations of the species can be very dense in the arid mountains of South Siberia and over grasslands of Mongolia and adjacent parts of China. In the beginning of the 21st century, over these territories, *A. barabensis* became one of the important pests [11–14]. The actual problem is how the species distribution and the areas of its possible harmfulness may change in the future, especially relative to global warming. The aim of the paper is to estimate some possible shifts of the *A. barabensis* distribution as a potential pest species across its whole range.

MATERIALS AND METHODS

Study territory

Field data were collected from 1977 until 2023 in the southern parts of Siberia and in the northern parts of Kazakhstan. The Ural Mts. mainly borders this area on the west, and the Da Hinggan (Great Khingan) Mts. — on the east. Its northern boundary is approximately defined by the southern border of the taiga life zone (about 56°N), and the southern one — by the deserts (about 40°N). Some populations of the species are known from the arid mountains of south Mongolia and the Tibetan Plateau as well [3; 4; 15]. Originally, these territories were covered by forest-steppes, steppes and semi-deserts, but many local landscapes were converted to agricultural lands (fields and pastures) [16; 17]. Across the local plains, average temperatures are relatively moderate (mean temperatures of the warmest month are between 16 °C to 24 °C, the same for the coldest month may be from –4 °C to –34 °C), and average annual precipitation amounts vary between 125 to 610 mm [16; 18].

Field studies

The species distribution was characterized by collecting in natural, semi-natural and transformed ecosystems, usually in July and August when adults were dominated [19]. Three different quantitative methods were used. First, sampling during a fixed period of time was done in each site investigated [20; 21]. Orthopterans were collected with a standard net (commonly 40 cm diameter) over a period of 10–30 minutes. Results for each habitat have been

recomputed to an hour. Second, the standard sweep nettings were done (from 50 to 200 sweep numbers). Results have been recalculated to 100 sweeps. Third, we estimated insects' densities on randomly placed plots 0.25 x 0.25 m² (in some cases — 0.5 x 0.5 m² or 1 x 1 m²). Two or three methods were frequently used in the same time. After 1998, the Glonass/GPS navigation devices were used to determine geographic coordinates. Some possibilities of Google Earth Pro (©Google 2022) were also handled to ascertain the same parameters for habitats studied before 2000. The main part of studied specimens is in the collections of Novosibirsk State University, the Institute of Systematics and Ecology of Animals (Novosibirsk), and the Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity (Vladivostok).

Data analysis

Besides our field data, we examined some old data as well, especially collected during the expeditions of Novosibirsk State University (1960–1986) and the Institute of Systematics and Ecology of Animals (the former Biological Institute, Novosibirsk, Russia). We also used the data from different publications [3; 19; 22–39] and data from the collections of Zoological Institute (Saint Petersburg, Russia), including materials of the so-called Soviet-Mongolian expeditions, Novosibirsk State University, and the Institute of Systematics and Ecology of Animals. Our set includes the geographic coordinates of 384 localities.

We used two different approaches to produce the species distribution models over the whole range: first, Maxent 3.4.4 based on the machine learning, maximum entropy modelling [40–43], and, second, 'ellipsenm' producing a multidimensional ellipsoid envelope model of an ecological niche [44]. Both have some limitations. They are based only on presence data, depend on the number of points, selected options of modelling and selected sets of variables [40–45]. Besides, the last one is very sensitive to correlation between variables. To create the Maxent models we exploited the full sets of the applicable bioclimatic variables to equate results for the same territory, but for different periods. Accuracy of these models was rated by using the AUC (the area under the receiver operating characteristic curve) values for sets of 25 replicates with cross-validation. Significance of climatic variables was rated by their predictive contributions and Jackknife tests. The maximum entropy models were generated with following options: features — auto, output format — cloglog, regularization multiplier = 1 [40]. To produce the 'ellipsenm' models we selected only 6 variables from the 19 standard annually averaged bioclimatic ones [46; 47], namely the annual mean temperature (bioval1), maximal temperature of the warmest month (5), minimal temperature of the coldest month (6), annual precipitation (12), precipitation of the warmest quarter (18), and precipitation of the coldest quarter (19). In this case, 25 replicates were counted as well, the method was covmat and the level used to produce the ellipsoids was 99%. The resources of WorldClim 2 [46; 47] were used, such as "Historical climate data" (19 standard annually averaged bioclimatic variables at the 30 arcsecond spatial resolution) and "Future climate data" (19 standard averaged bioclimatic variables) for 2021–2040 and 2041–2060 downscaled from the global climate model [46] CNRM-ESM2-1 (Centre National de Recherches Météorologiques and Centre Européen de Recherche et de Formation Avancée en Calcul Scientifique,

France) [48] at the 30 arcsecond spatial resolution and for the three Shared Socioeconomic Pathways (1–2.6, 2–4.5, 3–7.0) [49]. Maps of species distribution were produced on the basis of geographic coordinates with QGIS 3.18.3. A Lambert conformal conic projection was chosen as the basic map. We also used the Map Comparison Kit 3.2.3 [50] to compare maps for different periods.

RESULTS

General distribution and bionomics of *Angaracris barabensis*

The range of *Angaracris barabensis* is mainly associated with the Asian grasslands (Fig. 1). It is bordered by the northern limits of the Siberian forest-steppes (56–57°N) on the north and by the southern areas of the semi-deserts (about 48–49°N in the western part of the range, and about 40°N near the northern and north-eastern limits of the extreme areas of the Gobi Desert) on the south (except its mountain parts). In Inner Mongolia, the species range

loops southwards, crosses the Loess Plateau and stretches to the northern and northeastern ranges of the Tibetan Plateau. On the west, the range is almost limited by the Ural Mts., and on the east, by the Great Khingan Mts. However, some populations are found on the plains of Heilongjiang (NE China) as well. *A. barabensis* is not known from mountains of Tarbagatai and Tien Shan (Kazakhstan and NW China), but occurs in the arid mountains of south Mongolia (e.g. Noyon, Gurvan Saikhan, Khanbogd) and in the northern, eastern and south-eastern parts of the Tibetan Plateau. The upper altitudinal limit of the Baraba buzzing grasshopper is elevated southwards from 1300 m in the northern parts of the Altai-Sayan Mts. to 1900 m in their southern parts [51; 52] and up to 3200–3800 m in the Tibetan Plateau [37; 38]. In the western parts of the species range, there is no significant difference between the species distribution until the 1960s [3; 19] and in the second half of the 20th century and in the beginning of the 21st century.

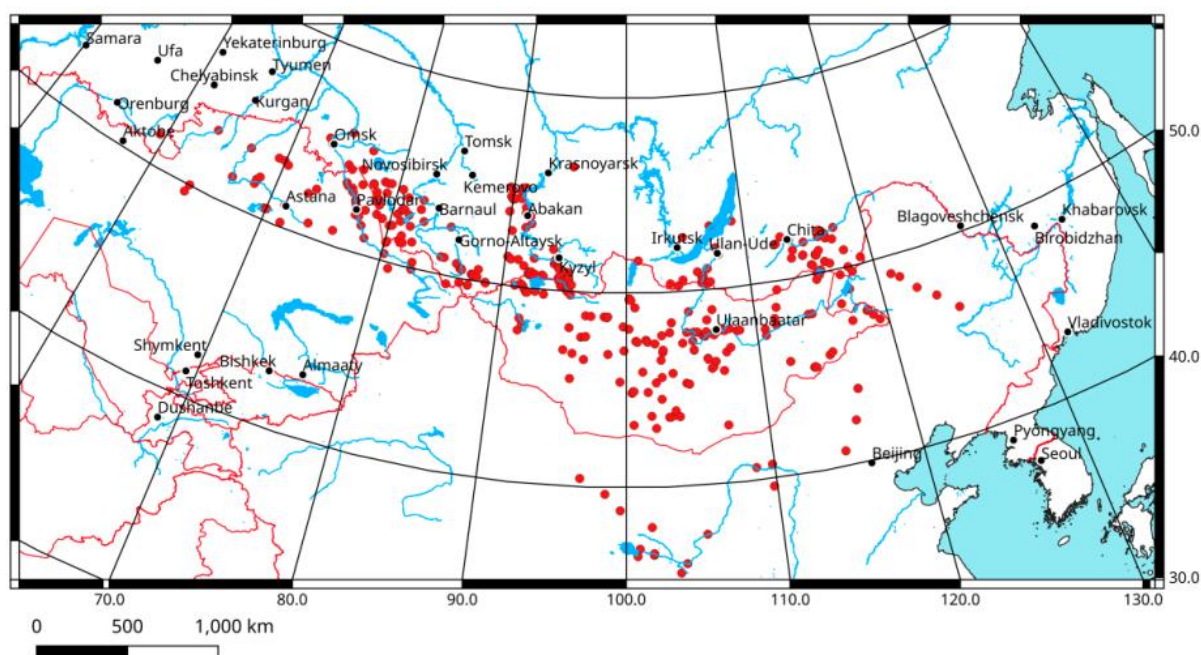


Figure 1. General distribution of *Angaracris barabensis* over its range

Рисунок 1. Общее распространение *Angaracris barabensis* в границах ареала

In the northern part of the range, *A. barabensis* inhabits the forest-steppes. However, its distribution is extremely localized. Its populations may be usually observed in the overgrazed steppe pasturelands. The species abundance is commonly low (as a rule, less than 10 grasshoppers per hour). In the steppes, its populations are associated with either the local watershed plains or the droughty habitats of upper flood plains and lower terraces, and the stony southern slopes of hills. Near the western boundary of the range, its abundance is low [32; 53]. In the southern part of West Siberia, its abundance is not very high as well (commonly between 4 and 60 per hour or between 10 and 600 per ha), but population densities may vary significantly from year to year. The geographic range of *A. barabensis* occupies also the semi-deserts of the central and eastern parts of Kazakhstan, but its local colonies are insular and its density is very low. In the steppes of south West Siberia and Kazakhstan, the Baraba buzzing grasshopper can also occupy local transformed habitats [53; 54], especially old abandoned agricultural fields and dry ditches along roads.

In the semi-arid mountains of South Siberia, the species prefers the typical and dry steppes, often rocky. Its populations may be relatively large (with abundance more than 100 per hour or 1–2 per sq m). For instance, in 2018, in the typical steppes of the central parts of Tuva, the abundance of the Baraba buzzing grasshopper varied between 250 and 612 per hour and the average density was about 3 per sq m. Besides, in the region, *A. barabensis* actively penetrates into transformed landscapes and occupies different crop and abandoned fields, canal and road sides. *A. barabensis* is common in the steppes of the Loess Plateau [55] and in different grasslands of the Qilian Mts. (NE Tibetan Plateau) as well [38].

It is a univoltine form with overwintering eggs [19; 37; 56]. Its supercooling point is very low (–32.7 °C) [56]. Adults are common during the second half of summer [19; 56]. In the steppes of the Korgalzhyyn Biosphere Reserve (Kazakhstan: Akmola region), *A. barabensis* feeds mainly on different forbs, such as *Dodartia orientalis* Linnaeus, *Artemisia* spp., *Limonium gmelini* (Willdenow) Kuntze,

Salsola sp., *Trifolium hybridum* Linnaeus. Besides, it actively consumes local lichens, namely *Xanthoparmelia vagans* (Nylander) Hale [2]. In the steppes of Altai-Sayan Mts., the species prefers to consume different groups of plants: some dicots (*Caragana pygmaea* (Linnaeus) de Candolle, *Bassia prostrata* (Linnaeus) Beck, *Artemisia frigida* Willdenow) and grasses (*Agropyron cristatum* (Linnaeus)) [9]. The similar pattern is described for the steppes of Inner Mongolia [12; 57; 58]: in the region, *A. barabensis* feeds mainly on sagebrushes (*Artemisia* spp.), cinquefoils (*Potentilla* spp.), and *Allium bidentatum* Fischer. ex Prokhanov & Ikonnikov-Galitzky. In the alpine grasslands (Gansu, NW China), it commonly eats the plant species from Polygonaceae and Asteracea [37].

In South Siberia, the species was mentioned as possible pest only in Transbaikalia (Dauria) [19]. Later, its harmfulness was noted for almost all steppes of South Siberia and Kazakhstan [59; 60]. In the end of the 20th century and in the beginning of the 21st century, it was mentioned as the important pest across the easternmost

parts of its range, namely in Mongolia [14] and China (Inner Mongolia and the Tibetan Plateau) [12; 13; 61].

Ecological models of the species distribution

The analysis of the predicted distribution of *A. barabensis* established on its occurrence and two modelling approaches (Fig. 2 and 3) shows all steppes and semi-deserts between the Ural Mts. on the west and the Great Khingan Mts. on the east are very suitable for the species. Besides, very suitable conditions for this species are in the mountains of Tien Shan (NW China and Kyrgyzstan), Tarbagatai (Kazakhstan and NW China), Barlyk (Birlík), Maili and Jair (NW China) where *A. barabensis* is not found. Elevated levels of habitat suitability in the eastern part of the species range show opportunities of its upsurges (cf. [14]). Besides, the territories of the forest-steppes and the south taiga in south Siberia (e.g. along the Angara River) may be very applicable for this grasshopper. The ellipsoid envelope model (Fig. 3) shows the similar pattern, but with relatively low levels of condition suitability than the maximum entropy one (Fig. 2).

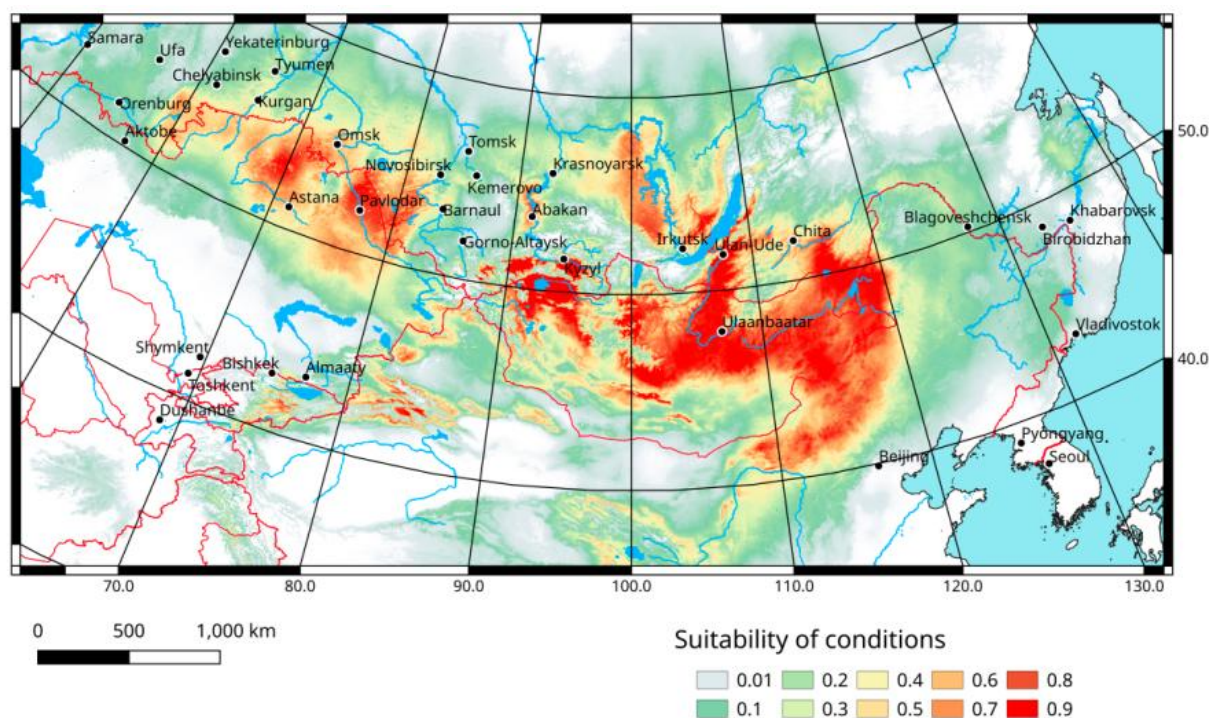


Figure 2. Predicted probabilities of suitable conditions for *Angaracris barabensis* (all bioclimatic variables for 1970–2000; point-wise means for 25 replicates) (Maxent model)

Рисунок 2. Оценка пригодности местообитаний *Angaracris barabensis* по модели максимальной энтропии (все биоклиматические переменные для периода 1970–2000 гг.; средние по пикселям по 25 повторностям)

The Maxent models are well supported (Fig. 4 and 5). The most significant variables for all data are the annual mean temperatures, annual precipitation, isothermality, temperature seasonality, and precipitation of the coldest quarter (Table 1), and precipitation of the warmest quarter, and minimal temperature of the coldest month as well (Fig. 5).

Ecologico-geographic modelling of *Angaracris barabensis* distribution in 2021–2040 and 2041–2060 predicated on the climatic model CNRM-ESM2-1 for several Shared Socioeconomic Pathways (1–2.6, 2–4.5, 3–7.0) displays that the local parts of the range may shift northwards and northeastwards (Fig. 6). However, these shifts will be relatively weak (especially in comparison with

the forecasted shifts for the *Oedaleus decorus* (Germ.) distribution in West Siberia [62]. In any case, the main areas with suitable conditions for *A. barabensis* remains almost the same, but in the western and the southeastern parts of its range, the level of their applicability may significantly decrease relative to the modern situation.

As may be expected, the forecasted shifts become more significant if the level of greenhouse emissions increases (from the 1–2.6 to 3–7.0 Pathways). They also increase from now until 2041–2060. Almost all possible shifts are predicted for East and Central Siberia. The local parts of the species range will be able to move northwards and northeastwards to the modern forest-steppes and south taiga. As a result (especially after 2041 and if

greenhouse gas emission will remain high), *A. barabensis* will be able to penetrate into several new regions, namely the Irkutsk Region (north-western parts) and the Republic of Sakha (Yakutia) (central parts). Besides, some areas

where the species will be able to occur are in the mountains of Tien Shan (mainly in NW China and Kyrgyzstan). However, these mountain areas are far away from the real southern boundaries of the species range.

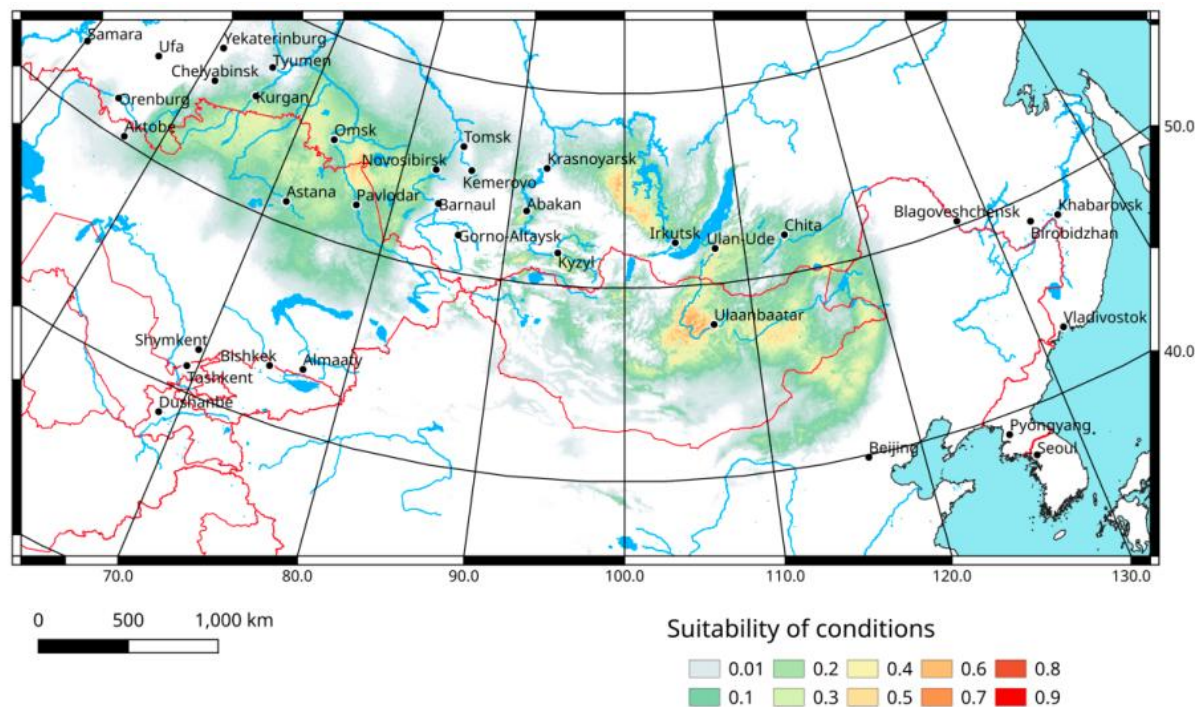


Figure 3. Predicted probabilities of suitable conditions for *Angaracris barabensis* (selected bioclimatic variables for 1970–2000; point-wise means for 25 replicates) (ellipsoid model)

Рисунок 3. Оценка пригодности местообитаний *Angaracris barabensis* по модели эллипсоидной многомерной экологической ниши (отобранные биоклиматические переменные для периода 1970–2000 гг.; средние по пикселям по 25 повторностям)

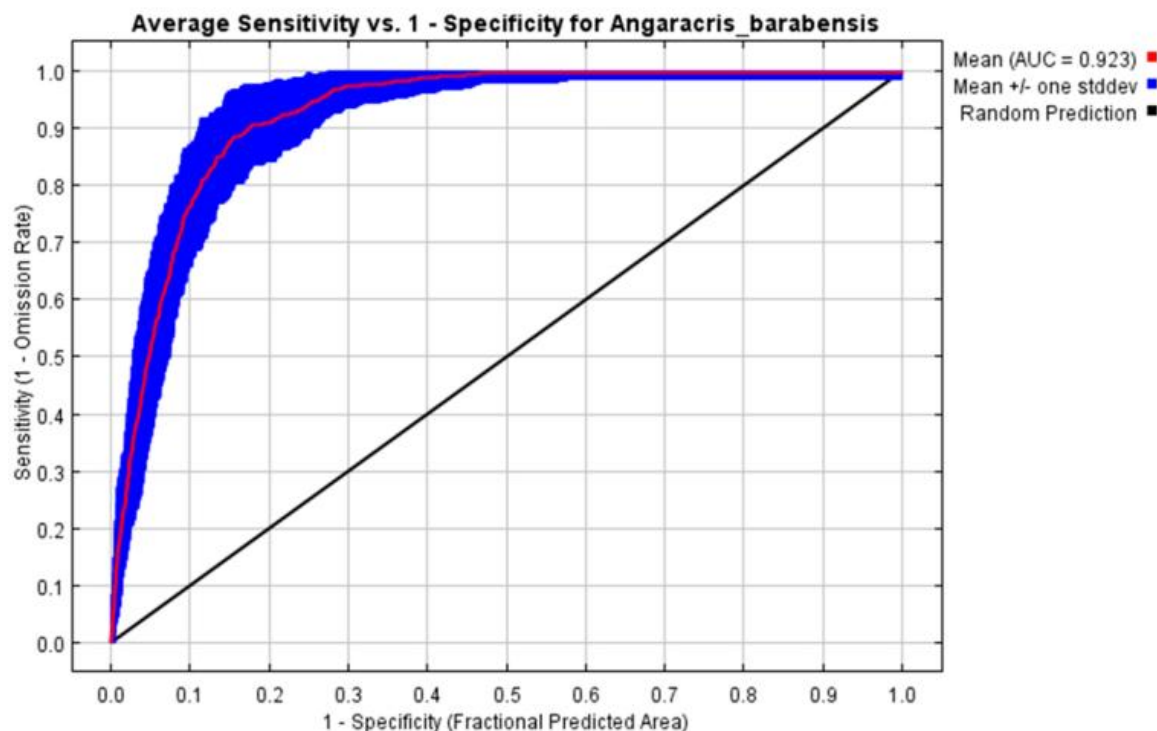


Figure 4. Reliability test for the *Angaracris barabensis* distribution model (bioclimatic variables for 1970–2000; 25 replicates with cross-validation)

Рисунок 4. Проверка надежности модели распространения *Angaracris barabensis* (биоклиматические данные за 1970–2000 гг.; 25 повторностей с кросс-валидацией)

Table 1. Predictive contributions for all data**Таблица 1.** Предсказательный вклад биоклиматических переменных

Bioclimatic variable Биоклиматическая переменная	Percent contribution Процентный вклад переменной	Permutation importance Важность перестановки
1 — Annual mean temperature Среднегодовая температура	16,1	35,5
2 — Mean diurnal range Средний суточный диапазон температур (помесячно)	1,4	4,2
3 — Isothermality Изотермичность	12,3	4,4
4 — Temperature seasonality Сезонное варьирование температуры	10,8	2,4
5 — Max temperature of warmest month Максимальная температура самого теплого месяца	0,1	1,3
6 — Min temperature of coldest month Минимальная температура самого холодного месяца	6,5	1,2
7 — Temperature annual range Абсолютная амплитуда температур	0,5	0,9
8 — Mean temperature of wettest quarter Средняя температура самого влажного квартала	1,5	1,1
9 — Mean temperature of driest quarter Средняя температура самого сухого квартала	0,6	5,8
10 — Mean temperature of warmest quarter Средняя температура самого теплого квартала	0,2	0,3
11 — Mean temperature of coldest quarter Средняя температура самого холодного квартала	0,3	6,7
12 — Annual precipitation Годовая сумма осадков	13,6	24,7
13 — Precipitation of wettest month Осадки самого влажного месяца	1,3	8,6
14 — Precipitation of driest month Осадки самого сухого месяца	4	1,1
15 — Precipitation seasonality Сезонное варьирование осадков	0,9	0,6
16 — Precipitation of wettest quarter Осадки самого влажного квартала	0	0
17 — Precipitation of driest quarter Осадки самого сухого квартала	0,2	0,2
18 — Precipitation of warmest quarter Осадки самого теплого квартала	19	0,9
19 — Precipitation of coldest quarter Осадки самого холодного квартала	10,8	0

Note: In highlighted green—five most significant variables

Примечание: Зеленым выделены 5 наиболее значимых переменных

DISCUSSION

The ecologo-geographic modelling of the species distribution demonstrates that both models for climatic conditions of 1970–2000 almost coincide with the real data on the *A. barabensis* distribution over its range, but the maximum entropy model demonstrates higher levels of suitability than the ellipsoid envelope one. The recent finding of this species near the westernmost segment of its geographic range on the European slope of the Ural Mts. validates partly our prediction [63].

The first maximum entropy model of the species distribution was published in 2018 [14], but it was limited to the territory of Mongolia. If one compares our model and the model for Mongolia some evident similarity would be observed, however, our model shows the wider distribution of the areas suitable for *A. barabensis* across all territory of the country. These differences may be explained by both the limited set of the original data

concerning Mongolia and some disagreements in the climatic variables, because the authors used the set of local data for the country [14]. The similarity remains almost the same for forecasted shifts based on increasing greenhouse gas emissions.

Our predictions, especially based on the high levels of greenhouse gas emissions, show two opposite trends. In the western and south-eastern parts of the species range, suitability of conditions will decrease, and one may forecast that *A. barabensis* will become relatively rare and its abundance will decline (Fig. 7). In the central and north-eastern parts of the range, especially in the intermountain basins of the Altai-Sayan Mts., in Mongolia, and in the southern parts of East Siberia, the suitability will remain almost the same or even increase. This means the Baraba buzzing grasshopper may remain one of the main pests across these territories.

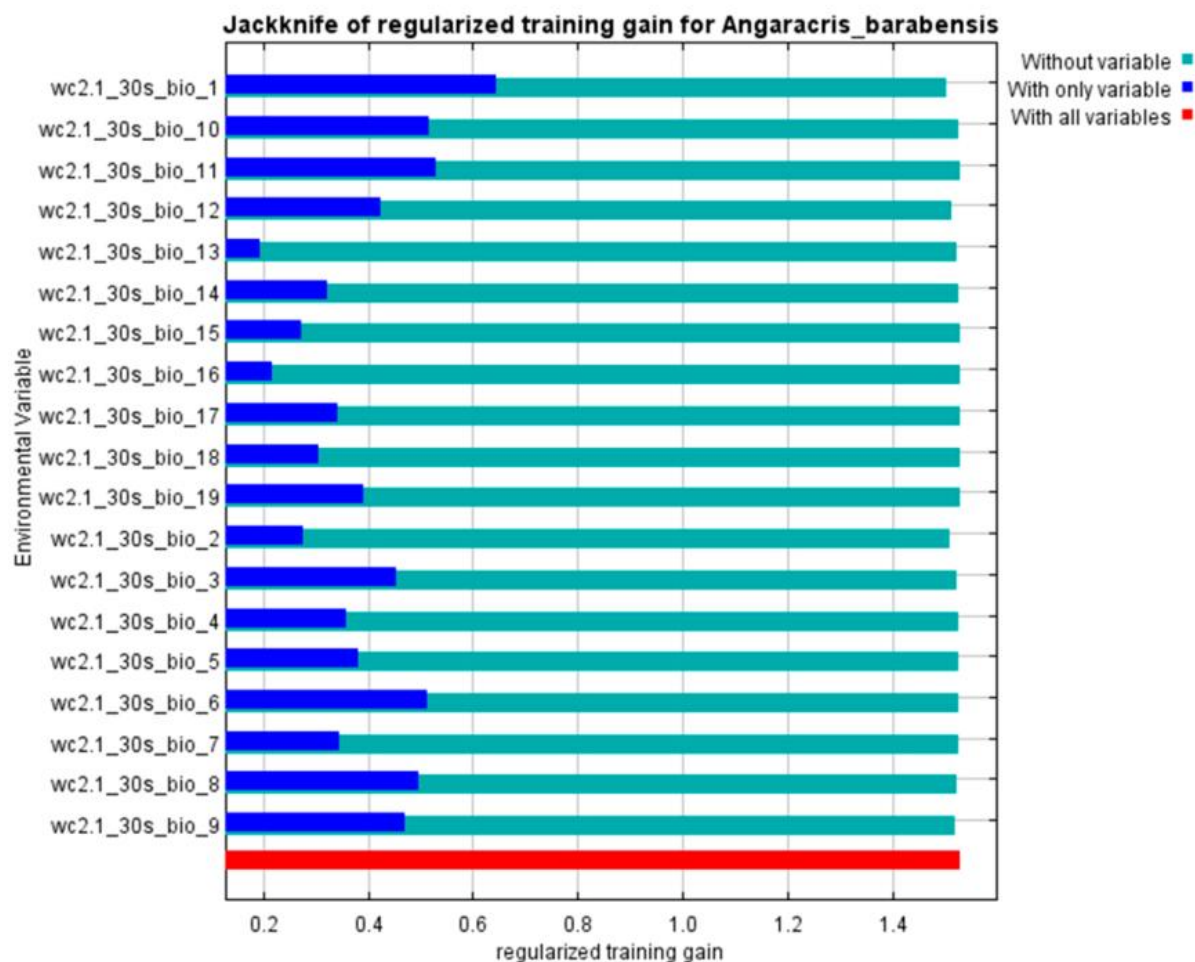
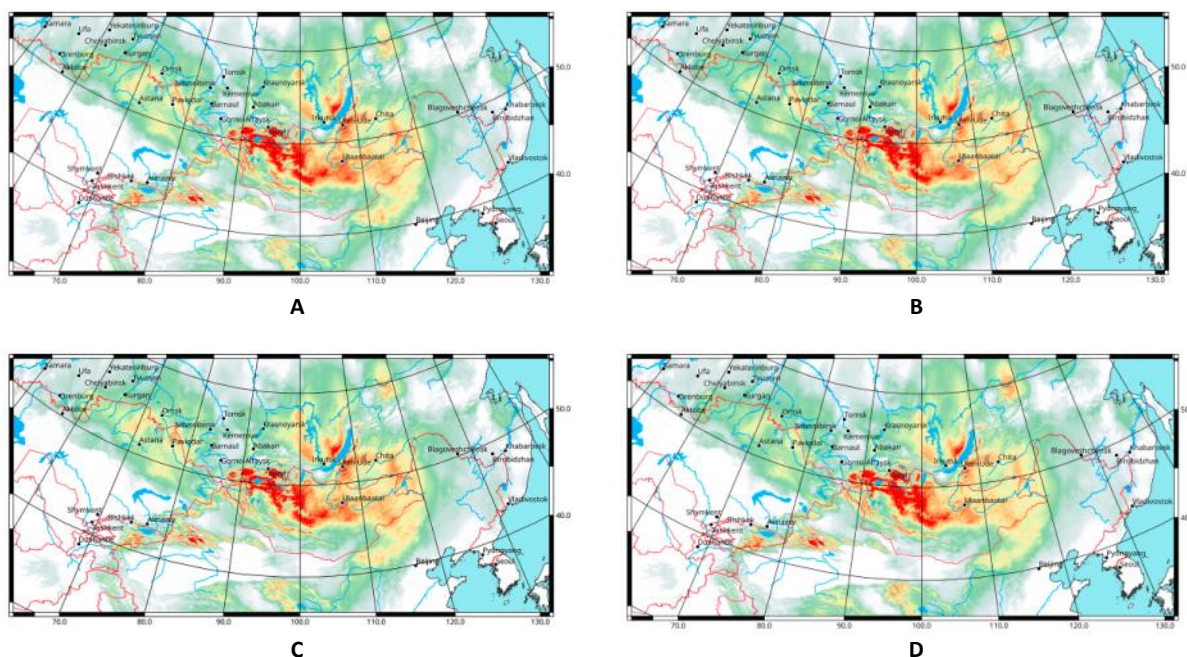


Figure 5. Jackknife of regularized training gain for the *Angaracris barabensis* distribution model (all bioclimatic variables for 1970–2000; 25 replicates with cross-validation)

Рисунок 5. Тест складного ножа для модели распространения *Angaracris barabensis* (все биоклиматические переменные для периода 1970–2000 гг.; 25 повторностей с кросс-валидацией)



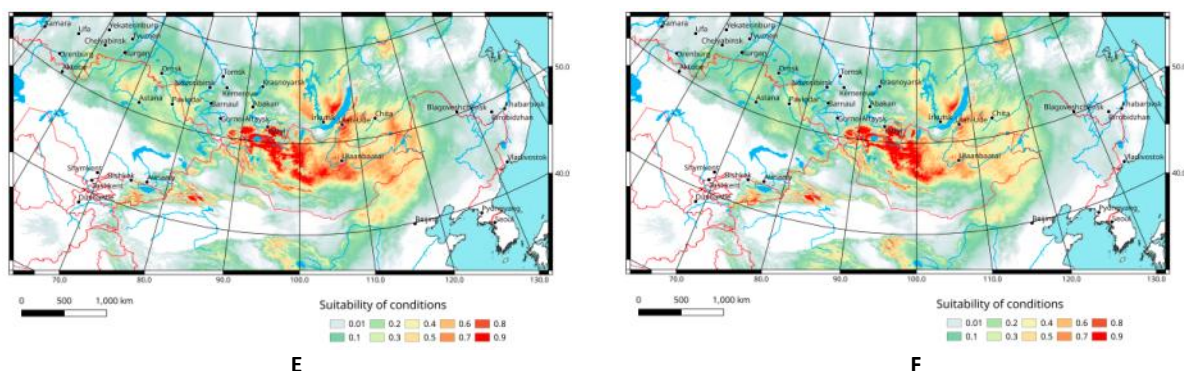


Figure 6. Predicted probabilities of suitable conditions for *Angaracris barabensis* (forecasts of bioclimatic variables for 2021–2040 and 2041–2060 according the global climate model CNRM-ESM2-1 [48]; point-wise means for 25 replicates): (A), (C), (E) — 2021–2040; (B), (D), (F) — 2041–2060; (A), (B) — the 1–2.6 Shared Socioeconomic Pathway based on low greenhouse gas emissions; (C), (D) — the 2–4.5 Shared Socioeconomic Pathway based on intermediate greenhouse gas emissions; (E), (F) — the 3–7.0 Shared Socioeconomic Pathway based on high greenhouse gas emissions [49]

Рисунок 6. Прогнозируемые вероятности распределения подходящих условий для *Angaracris barabensis* (прогнозы биоклиматических переменных за 2021–2040 гг. и 2041–2060 гг. в соответствии с глобальной климатической моделью CNRM-ESM2-1 [48]; средние по пикселям для 25 повторностей): (A), (C), (E) — 2021–2040 гг.; (B), (D), (F) — 2041–2060 гг.; (A), (B) — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 1–2.6, основанный на низких уровнях эмиссии парниковых газов; (C), (D) — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 2–4.5, основанный на средних уровнях эмиссии парниковых газов; (E), (F) — сценарий изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 3–7.0, основанный на высоких уровнях эмиссии парниковых газов [49]

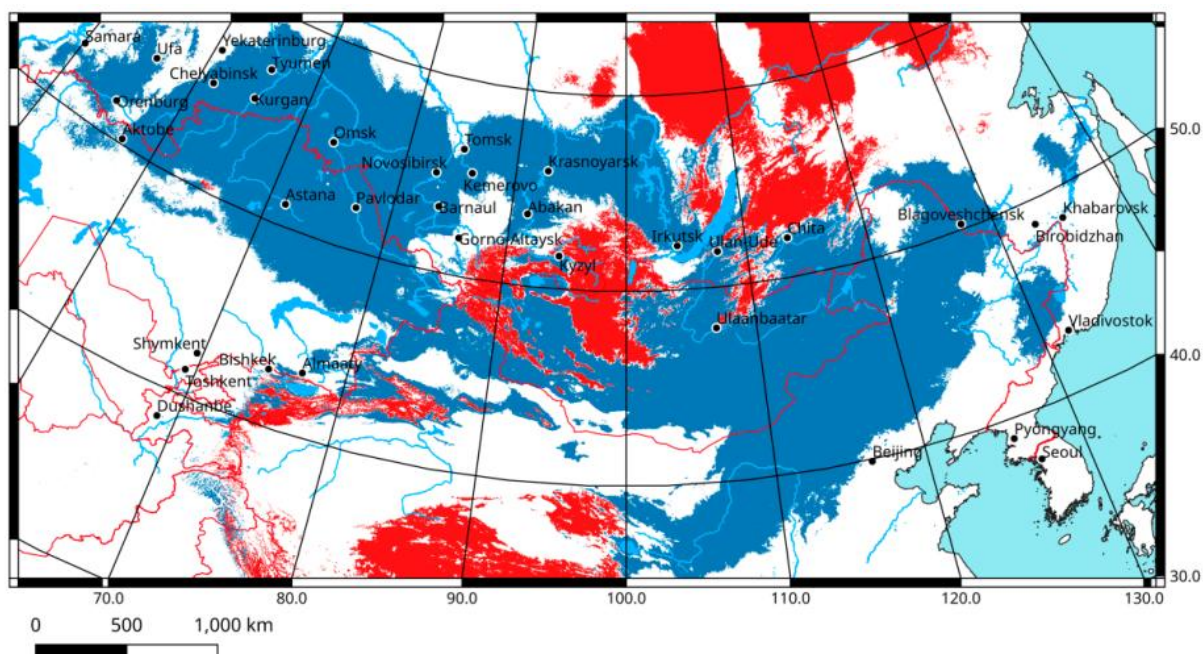


Figure 7. Forecasted trends in the *Angaracris barabensis* distributions: Predicted suitability for current conditions versus for 2041–2060 and the 3–7.0 Shared Socioeconomic Pathway based on high greenhouse gas emissions (cf. Fig. 2 and 6, F). Positive trend in red, negative one in blue

Рисунок 7. Прогнозируемые изменения распределения *Angaracris barabensis*: Сопоставление оценок пригодности местообитаний для современного периода и для 2041–2060 гг. по сценарию изменения концентрации парниковых газов в атмосфере 3–7.0, основанному на высоких уровнях эмиссии парниковых газов (ср. Рис. 2 и 6, F). Улучшение условий выделено красным, ухудшение — синим

CONCLUSIONS

Examination of the published and unpublished data concerning the latitudinal, longitudinal and altitudinal distribution patterns of *Angaracris barabensis* shows there are no evident contemporary shifts of its range boundaries associated with global warming per se or this tendency is extremely weak. Main changes look like very limited and may be explained by changes of annual precipitation levels

and/or their rhythms. Besides, they may be determined by local transformations of ecosystems resulted from increasing human activity, for instance, agriculture field abandoning, overgrazing, development of irrigation systems. However, the distribution of suitable conditions can change significantly during the next several decades. Ecological modelling predicts opportunities of possible northward and northeastward shifts of applicable habitats

in Central and East Siberia and persistence of areas of feasible harmfulness in South Siberia, Mongolia and China (mainly across the Tibetan Plateau). However, in this huge area, there are very sparse monitoring systems. In this context, integration of ecologo-geographic modelling and data of remote sensing [64; 65] on the basis of the GIS looks like very prospective and important [66; 67].

ACKNOWLEDGMENT

The study was financially supported by the grant of the Russian Science Foundation 22-66-00031 (<https://rscf.ru/en/project/22-66-00031>). We are indebted to all our colleagues (especially O.V. Denisova, O.V. Ermolaeva, I.G. Kazakova, A.I. Lee, I.A. Van'kova), students and drivers for their valuable help during collecting field data. We wish to express our special thanks to the late L.L. Mistshenko (Saint Petersburg) and the late I.V. Stebaev (Novosibirsk) for support of our studies. In 2008–2020, our field studies were also supported by several grants from the Russian Foundation for Basic Researches (08-04-9228, 13-04-91163), the Russian Foundation for Basic Researches and the Government of Novosibirsk Region (18-416-540001, 20-416-540004). We thank two anonymous reviewers for their valuable comments and proposals.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследования выполнены за счет гранта Российского научного фонда № 22-66-00031 (<https://rscf.ru/project/22-66-00031>). Мы признательны всем нашим коллегам (особенно О.В. Денисовой, О.В. Ермолаевой, И.Г. Казаковой, А.И. Ли, И.А. Ваньковой), студентам и водителям за их неоценимую помощь в сборе полевых материалов. Особая благодарность покойным Л.Л. Мищенко (Санкт-Петербург) и И.В. Стебаеву (Новосибирск) за поддержку нашей работы. В 2008–2020 гг. наши полевые исследования были также поддержаны грантами Российского фонда фундаментальных исследований (08-04-9228, 13-04-91163), Российского фонда фундаментальных исследований и правительства Новосибирской области (18-416-540001, 20-416-540004). Мы также признательны рецензентам за ценные советы и комментарии.

REFERENCES

1. Benediktov A.A. To the systematics of Palaearctic representatives of tribe Bryodemini (Orthoptera, Acrididae). *Entomological Review*, 1998, vol. 78, no. 5, pp. 642–653.
2. Childebaev M.K., Temreshev I.I., Kolov S.V. To the synonymy of *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773) (Orthoptera, Acrididae) with clarifying the peculiarities of its feeding and distribution. *Far Eastern Entomologist*, 2013, no. 263, pp. 1–7.
3. Storozhenko S.Yu., Benediktov A.A., Huang J. Revision of the genus *Angaracris* Bey-Bienko, 1930 (Orthoptera: Acrididae, Oedipodinae) with notes on the tribe Bryodemini. *Zootaxa*, 2017, vol. 4244, no. 3, pp. 416–428. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4244.3.9>
4. Bey-Bienko G.Ya. A monograph of the genus *Bryodema* Fieb. (Orthoptera, Acrididae) and its nearest allies. *Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS*, 1930, vol. 31, pp. 71–127.
5. Sergeev M.G. Distribution patterns of grasshoppers and their kin over the Eurasian steppes. *Insects*, 2021, vol. 12, art.77. <https://doi.org/10.3390/insects12010077>
6. Dey L.S., Simões M.V.P., Hawlitschek O., Sergeev M.G., Xu S.-Q., Lkhagvasuren D., Husemann M. Analysis of geographic centrality and genetic diversity in the declining grasshopper species *Bryodemella tuberculata* (Orthoptera: Oedipodinae). *Biodiversity and Conservation*, 2021, vol. 30, pp. 2773–2796. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02221-8>
7. Uvarov B.P. *Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology*. Vol. 1. London, Cambridge University Press, 1966, 481 p.
8. Tishechkin D.Yu. Acoustic signals in the communities of Bryodemini (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): segregation of communication channels through the temporal divergence of acoustic activity peaks and the emergence of the dusk chorus. *Russian Entomological Journal*, 2010, vol. 19, no. 4, pp. 257–265.
9. Pshenitsyna L.B. [Trophic specialization of grasshoppers in one habitat and distribution of their pressure on vegetation]. In: *Voprosy ekologii. Povedenie i ekologiya nasekomykh, svyazannykh s agrobiogeocenozami* [Ecology issues. Behavior and ecology of insects associated with agrobiogeocenoses]. Novosibirsk, 1981, pp. 66–84. (In Russian)
10. Kang L., Gan Y., Li S. The structural adaptation of mandibles and food specificity in grasshoppers on Inner Mongolian grasslands. *Journal of Orthoptera Research*. 1999, vol. 8, pp. 257–269.
11. Du B., Wei J., Lin K., Lu L., Ding X., Ye H., Huang W., Wang N. Spatial and temporal variability of grassland grasshopper habitat suitability and its main influencing factors. *Remote Sensing*, 2022, vol. 14, art.3910. <https://doi.org/10.3390/rs14163910>
12. Chen H., Zhao Y., Kang L. Comparison of the olfactory sensitivity of two sympatric steppe grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) to plant volatile compounds. *Science in China. Series C. Life Sciences*, 2004, vol. 47, no. 2, pp. 115–123. <https://doi.org/10.1360/02yc0258>
13. Kang L., Han X., Zhang Z., Sun O.J. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B*, 2007, vol. 362, pp. 997–1008. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2029>
14. Erdenetsetseg B., Mandakh N. Pasture, soil and land cover. *Third national communication of Mongolia*. Ulanbaatar, 2018, pp. 166–182.
15. Zheng Z., Xia K. (Eds.) *Fauna Sinica. Insecta. Vol. 10. Orthoptera. Acridoidea. Oedipodidae and Arcypteridae*. Beijing, Science Press, 1998, 616 p. (In Chinese)
16. Isachenko A.G. *Landshafty SSSR* [Landscapes of the USSR]. Leningrad, Leningrad University Publ., 1985, 320 p. (In Russian)
17. Smelansky I.E., Tishkov A.A. The steppe biome in Russia: Ecosystem services, conservation status, and actual challenges. *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World*. Dordrecht, Springer Science+Business Media, B.V., 2012, vol. 6, pp. 45–101. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3886-7_2
18. Isachenko A.G., Shl'apnikov A.A. *Landshafty* [Landscapes]. Moscow, Mysl Publ., 1989, 504 p. (In Russian)
19. Berezhkov R.P. *Saranchovye Zapadnoi Sibiri* [The Grasshoppers of West Siberia]. Tomsk, Tomsk University Publ., 1956, 174 p. (In Russian)

20. Gause G.F. Studies on the ecology of the Orthoptera. *Ecology*, 1930, vol. 11, pp. 307–325. <https://doi.org/10.2307/1930266>
21. Sergeev M.G. *Zakonomernosti rasprostraneniya pryamokrylykh nasekomykh Severnoi Azii* [Patterns of Orthoptera Distribution in North Asia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1986, 237 p. (In Russian)
22. Miram E.F. Zur Orthopteren-Fauna Russlands. *Öfversigt Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar*, 1907, Bd 49, S. 1–9.
23. Lavrov S.D. [Orthoptera (Saltatoria) of the vicinities of Siberian Agricultural Academy]. *Trudy Sibirskoi selskokhozyaistvennoi Akademii* [Proceedings of the Siberian Agricultural Academy]. 1924, vol. 3, pp. 85–88. (In Russian)
24. Bey-Bienko G.Ya. [Materials concerning the fauna of Orthoptera of Altaj and adjacent steppes]. *Trudy Sibirskoi selskokhozyaistvennoi Akademii* [Proceedings of the Siberian Agricultural Academy]. 1925, vol. 5, pp. 37–56. (In Russian)
25. Bey-Bienko G.Ya. [The Orthopterous fauna of the northern part of the province of Akmolinsk]. *Revue Russe d'Entomologie* [Russian Entomological Review]. 1927, vol. 21, no. 1-2, pp. 96–106. (In Russian)
26. Bey-Bienko G.Ya. [The zonal and ecological distribution of Acrididae in West Siberian and Zaisan Plains]. *Trudy po zastshite rasteniy, Seriya entomologicheskaya* [Works on Plant Protection. Entomological Series]. 1930, vol. 1, pp. 51–90. (In Russian)
27. Tarbinskij S.P. [Materials concerning the orthopterous fauna of the Province of Altaj]. *Russkoe ehntomologicheskoe obozrenie* [Revue Russe d'Entomologie]. 1925, vol. 19, pp. 176–195. (In Russian)
28. Wnukowskij W. Zur Fauna der Orthopteren und Dermapteren des Bezirks Kamenj (südwestliches Sibirien, früheres Gouvernement Tomsk). *Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft*, 1926, Bd 5, S. 87–92.
29. Berezhkov R.P. Grasshoppers of the Tuva Region. *Izvestiya Zapadno-Sibirskogo filiala AN SSSR, Seriya biologiya* [Proceedings of the West Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences. Biological Series]. 1951, vol. 4, no. 1, pp. 17–23. (In Russian)
30. Popov G.A. About acridid fauna (Acrididae) of south-east Transbaikalia. *Zoologicheskii Zhurnal* [Zoological journal]. 1964, vol. 43, no. 9, pp. 1309–1316. (In Russian)
31. Popov G.A. [Grasshoppers' assemblages]. In: *Alkuchanskiy Govin*. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, pp. 71–77. (In Russian)
32. Popov G.A. [On the change of the life-form rate of Orthoptera in opening virgin steppes]. *Trudy Vsesoyuznogo ehntomologicheskogo obshchestva* [Proceedings of the All-Union Entomological Society]. 1965, vol. 50, pp. 121–128. (In Russian)
33. Mistshenko L.L. [Orthopteroid insects (Orthopteroidea) collected by the entomological expedition of the Zoological Institute of Academy Sciences of USSR in the Mongolian People's Republic in 1967]. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 1968, vol. 47, pp. 482–498. (In Russian)
34. Chogsomzhav L. [Acridoidea and Tettigonioida of the Mongolian People's Republic]. *Nasekomje Mongolii*, 1972, vol. 1, pp. 151–198. (In Russian)
35. Chogsomzhav L. [Orthopteroidea of West and South Mongolia]. *Nasekomje Mongolii*, 1974, vol. 2, pp. 23–33. (In Russian)
36. Childebayev M.K. [To the fauna and ecology of the grasshoppers (Orthoptera: Acridoidea, Tetrigoidea) of the Pryirtyshskoe plateau]. *Tethys*, 2002, vol. 6, pp. 5–12. (In Russian).
37. Liu C.Z., Zhou S.R., Yan L., Huang F.N. Competition among the adults of three grasshoppers (Orthop., Acrididae) on an alpine grassland. *Journal of Applied Entomology*, 2007, vol. 131, no. 3, pp. 153–159. <https://doi.org/10.1111/j.14390418.2006.01114.x>
38. Sun T., Liu Z.Y., Qin L.P., Long R.J. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community composition in the rangeland of the northern slopes of the Qilian Mountains in Northwestern China. *Journal of Insect Science*, 2015, vol. 15, no. 6, pp. 1–7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu171>
39. Dey L.S., Seidel M., Lkhagvasuren D., Husemann M. From the steppe to the desert: Survey of band-winged grasshoppers from Mongolia (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) based on material from 50 Years of expeditions. *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei* (Halle/Saale), 2021, Bd 14, S. 329–360.
40. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 2006, vol. 190, pp. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
41. Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair B. Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, 2017, vol. 40, pp. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
42. Phillips S.J. A brief tutorial on Maxent. *Lessons Conservation*, 2007, vol. 3, pp. 108–135. Available at: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent (accessed 17.10.2021).
43. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists. *Diversity and Distributions*, 2011, vol. 17, pp. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
44. Cobos M.E., Osorio-Olvera L., Soberón J., Peterson A.T., Barve V., Barve N. *ellipsenm: An R package for ecological niche's characterization using ellipsoids*. 2023. Available at: <https://github.com/marloncobos/ellipsenm#ellipsenm-an-r-package-for-ecological-niches-characterization-usingellipsoids> (accessed 10.08.2023).
45. Morales N.S., Fernández I.C., Baca-González V. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, 2017, vol. 5, art.e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
46. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 2017, vol. 37, pp. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
47. *WorldClim*. 2022. Available at: <https://worldclim.org/> (accessed 21.12.2022).
48. Séférian R. *CNRM-CERFACS CNRM-ESM2-1 Model Output Prepared for CMIP6 CMIP Amp. Version 20211010*. Earth System Grid Federation. 2018. <https://doi.org/10.22033/ESGF/CMIP6.3924>
49. Meinshausen M., Nicholls Z.R.J., Lewis J., Gidden M.J., Vogel E., Freund M., Beyerle U., Gessner C., Nauels A., Bauer N., Canadell J.G., Daniel J.S., John A., Krummel P. B., Luderer G., Meinshausen N., Montzka S.A., Rayner P. J., Reimann S., Smith S.J., van den Berg M., Velders G.J.M., Vollmer M.K., Wang R.H.J. The shared socio-economic pathway (SSP) greenhouse gas concentrations and their

- extensions to 2500. *Geoscientific Model Development*, 2020, vol. 13, pp. 3571–3605.
<https://doi.org/10.5194/gmd-13-3571-2020>
50. Visser H., de Nijs T. The Map Comparison Kit. *Environmental Modelling & Software*. 2006, vol. 21, pp. 346–358.
51. Sergeev M.G., Baturina N.S. [Diversity, altitudinal distribution and assemblages of Orthoptera in North-Western Tuva (the Ak-Sug River Basin), Russia]. *Euroasian Entomological Journal*, 2017, vol. 16, pp. 239–246. (In Russian)
52. Sergeev M.G., Storozhenko S.Yu., Benediktov A.A. An annotated check-list of Orthoptera of Tuva and adjacent regions. Part 3. Suborder Caelifera (Acrididae: Gomphocerinae: Gomphocerini; Locustinae). *Far Eastern Entomologist*, 2020, no. 402, pp. 1–36.
<http://doi.org/10.25221/fee.402.1>
53. Guseva V.S. The effect of cultivation of virgin land on grasshopper populations. *Proceedings of the International Study Conference on the Current and Future Problems of Acridology*. London, Centre for Overseas Pest Research, 1972, pp. 185–190.
54. Vasiljev K.A. [Harmful Acridoidea in the area of opening of virgin and fallow lands]. *Horae Societatis Entomologicae Unionis Sovieticae*, 1965, vol. 50, pp. 129–145. (In Russian)
55. Wei S., Liu X., McNeill M.R., Wang Y., Sun W., Tu X., Wang G., Ban L., Zhang Z., Zhang R. Identification of spatial distribution and drivers for grasshopper populations based on geographic detectors. *Ecological Indicators*, 2023, vol. 154, art.110500.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110500>
56. Zhao Y.X., Hao S.G., Kang L. Variations in the embryonic stages of overwintering eggs of eight grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) in Inner Mongolian grasslands. *Zoological Studies*, 2005, vol. 44, no. 4, pp. 536–542.
57. Kang L., Chen Y. Trophic niche of grasshoppers within steppe ecosystem in Inner Mongolia. *Acta entomologica sinica*, 1994, vol. 37, no. 2, pp.178–189. (In Chinese)
58. Kang L. Grasshopper-plant interaction under different grazing intensities in Inner Mongolia. *Acta ecologica sinica*, 1995, vol. 15, no. 1, pp. 1–11. (In Chinese)
59. Tsyplenkov E.P. [Pest grasshoppers in the USSR]. Leningrad, Kolos Publ., 1970, 271 p. (In Russian)
60. Mistshenko L.L. [Orthoptera (Saltatoria)]. *Insects and Mites — Pests of Agriculture Crops*. Leningrad, Nauka Publ., 1972, vol. 1, p. 16–115. (In Russian)
61. Liu Z., Xu S., Wang H., Wang Q., Zheng Z., Li T., Liu X., Launois M. Evaluation of fipronil for grasshopper management in the pastoral area of Qinghai Province. *Entomologia Sinica*, 1999, vol. 6, no. 4, pp. 362–369.
62. Popova K.V., Baturina N.S., Molodtsov V.V., Yefremova O.V., Zharkov V.D., Sergeev M.G. The Handsome cross grasshopper *Oedaleus decorus* (Germar, 1825) (Orthoptera: Acrididae) as a neglected pest in the south-eastern part of West Siberian Plain. *Insects*, 2022, vol. 13, art. 49.
<https://doi.org/10.3390/insects13010049>
63. Krivosheev M.M., Gerasimov S.V., Akhmedyanov D.I. [Recommendations for adding new arthropod taxa to the Red Data Book of the Republic of Bashkortostan]. *Fauna of Ural and Siberia*, 2022, no. 2, pp. 50–60. (In Russian)
https://doi.org/10.56268/24110051_2022_2_50
64. Latchininsky A.V. Locust and remote sensing: A review. *Journal of Applied Remote Sensing*, 2013, vol. 7, art. 075099. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.7.075099>
65. Klein I., Oppelt N., Kuenzer C. Application of remote sensing data for locust research and management – A review. *Insects*, 2021, vol. 12, art.233.
<https://doi.org/10.3390/insects12030233>
66. Klein I., van der Woude S., Schwarzenbacher F., Muratova N., Slagter B., Malakhov D., Oppelt N., Kuenzer C. Predicting suitable breeding areas for different locust species – A multi-scale approach accounting for environmental conditions and current land cover situation. *International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation*, 2022, vol.107, art.102672.
<https://doi.org/10.1016/j.jag.2021.102672>
67. Piau C., Marescot L. Spatiotemporal risk forecasting to improve locust management. *Current Opinion in Insect Science*, 2023, vol. 56, art.101024.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101024>

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Benediktov A.A. To the systematics of Palaearctic representatives of tribe Bryodemini (Orthoptera, Acrididae) // *Entomological Review*. 1998. V. 78. N 5. P. 642–653.
- Childebaev M.K., Temreshev I.I., Kolov S.V. To the synonymy of *Angaracris barabensis* (Pallas, 1773) (Orthoptera, Acrididae) with clarifying the peculiarities of its feeding and distribution // *Far Eastern Entomologist*. 2013. N 263. P. 1–7.
- Storozhenko S.Yu., Benediktov A.A., Huang J. Revision of the genus *Angaracris* Bey-Bienko, 1930 (Orthoptera: Acrididae, Oedipodinae) with notes on the tribe Bryodemini // *Zootaxa*. 2017. V. 4244. N 3. P. 416–428.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4244.3.9>
- Bey-Bienko G.Ya. A monograph of the genus *Bryodema* Fieb. (Orthoptera, Acrididae) and its nearest allies // *Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS*. 1930. V. 31. P. 71–127.
- Sergeev M.G. Distribution patterns of grasshoppers and their kin over the Eurasian steppes // *Insects*. 2021. V. 12. Art.77. <https://doi.org/10.3390/insects12010077>
- Dey L.S., Simões M.V.P., Hawlitschek O., Sergeev M.G., Xu S.-Q., Lkhagvasuren D., Husemann M. Analysis of geographic centrality and genetic diversity in the declining grasshopper species *Bryodemella tuberculata* (Orthoptera: Oedipodinae) // *Biodiversity and Conservation*. 2021. V. 30. P. 2773–2796. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02221-8>
- Uvarov B.P. *Grasshoppers and locusts. A handbook of general acridology*. Vol. 1. London: Cambridge University Press, 1966. 481 p.
- Tishechkin D.Yu. Acoustic signals in the communities of Bryodemini (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae): segregation of communication channels through the temporal divergence of acoustic activity peaks and the emergence of the dusk chorus // *Russian Entomological Journal*. 2010. V. 19. N 4. P. 257–265.
- Пшеницына Л.Б. Трофическая специализация саранчовых одного биотопа и распределение их нагрузки на растительность // *Вопросы экологии. Поведение и экология насекомых, связанных с агробиогеоценозами*. Новосибирск, 1981. С. 66–84.
- Kang L., Gan Y., Li S. The structural adaptation of mandibles and food specificity in grasshoppers on Inner Mongolian grasslands // *Journal of Orthoptera Research*. 1999. V. 8. P. 257–269.
- Du B., Wei J., Lin K., Lu L., Ding X., Ye H., Huang W., Wang N. Spatial and temporal variability of grassland grasshopper habitat suitability and its main influencing factors // *Remote Sensing*. 2022. V. 14. Art. 3910.
<https://doi.org/10.3390/rs14163910>

12. Chen H., Zhao Y., Kang L. Comparison of the olfactory sensitivity of two sympatric steppe grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) to plant volatile compounds // Science in China. Series C. Life Sciences. 2004. V. 47, N 2. P. 115–123. <https://doi.org/10.1360/02yc0258>
13. Kang L., Han X., Zhang Z., Sun O.J. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement // Philosophical Transactions of the Royal Society. B. 2007. V. 362. P. 997–1008. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2029>
14. Erdenetsetseg B., Mandakh N. Pasture, soil and land cover // Third national communication of Mongolia. Ulanbaatar, 2018. P. 166–182.
15. Zheng Z., Xia K. (Eds.) Fauna Sinica. Insecta. Vol. 10. Orthoptera. Acridoidea. Oedipodidae and Arcypteridae. Beijing: Science Press, 1998. 616 p. (In Chinese)
16. Исаченко А.Г. Ландшафты СССР. Ленинград: Изд-во Ленинградского университета, 1985, 320 с.
17. Smelansky I.E., Tishkov A.A. The steppe biome in Russia: Ecosystem services, conservation status, and actual challenges // Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World. Dordrecht: Springer Science+Business Media, B.V. 2012. V. 6. P. 45–101. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3886-7_2
18. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Ландшафты. Москва: Мысль, 1989, 504 с.
19. Бережков Р.П. Саранчовые Западной Сибири. Томск: Изд-во Томского университета, 1956, 174 с.
20. Gause G.F. Studies on the ecology of the Orthoptera // Ecology. 1930. V. 11. P. 307–325. <https://doi.org/10.2307/1930266>
21. Сергеев М.Г. Закономерности распространения прямокрылых насекомых Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1986, 237 с.
22. Miram E.F. Zur Orthopteren-Fauna Russlands // Öfversigt Finska Vetenskaps Societetens Förhandlingar. 1907. Bd. 49. S. 1–9.
23. Лавров С.Д. Прыгающие прямокрылые окрестностей Сибирской сельскохозяйственной академии // Труды Сибирской сельскохозяйственной академии. 1924. Т. 3. С. 85–88.
24. Бей-Биенко Г.Я. Материалы по фауне прямокрылых Алтая и сопредельных стран // Труды Сибирской сельскохозяйственной академии. 1925. Т. 5. С. 37–56.
25. Бей-Биенко Г.Я. Очерк фауны прямокрылых северной части Акмолинской губернии // Русское энтомологическое обозрение. 1927. Т. 21. N 1–2. С. 96–106.
26. Бей-Биенко Г.Я. К вопросу о зонально-экологическом распределении саранчовых (Orthoptera, Acrididae) в Западно-Сибирской и Зайсанской низменностях // Труды по защите растений. Серия энтомологическая. 1930. Т. 1. С. 51–90.
27. Тарбинский С.П. Материалы по фауне прямокрылых Алтайской губернии // Русское энтомологическое обозрение. 1925. Т. 19. N 3–4. С. 176–195.
28. Wnukowskij W. Zur Fauna der Orthopteren und Dermapteren des Bezirks Kamenj (südwestliches Sibirien, früheres Gouvernement Tomsk) // Mitteilungen der Münchner Entomologischen Gesellschaft. 1926. Bd 5. S. 87–92.
29. Бережков Р.П. Саранчовые Тувинский области // Известия Западно-Сибирского филиала АН СССР. Серия биологическая. 1951. Т. 4. N 1. С. 17–23.
30. Попов Г.А. О фауне саранчовых (Acridoidea) Юго-Восточного Забайкалья // Зоологический журнал. Т. 43. N 9. С. 1309–1316.
31. Попов Г.А. Население саранчовых // Алкучанский Говин. Москва и Ленинград: Наука, 1964. С. 71–77.
32. Попов Г.А. О смене состава жизненных форм прямокрылых при освоении целинных степей // Труды Всесоюзного энтомологического общества. 1965. Т. 50. С. 121–128.
33. Мищенко Л.Л. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea), собранные энтомологической экспедицией Зоологического института Академии наук в Монгольской Народной Республике в 1967 г. // Энтомологическое обозрение. 1968. Т. 47. N 3. С. 482–498.
34. Чогсомжав Л. Саранчовые (Acridoidea) и кузнечиковые (Tettigonioidae) Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. 1972. Т. 1. С. 151–198.
35. Чогсомжав Л. Ортоптероидные насекомые (Orthopteroidea) Западной и Южной Монголии // Насекомые Монголии. 1974. Т. 2. С. 23–33.
36. Чильдебаев М.К. К фауне и экологии саранчовых (Orthoptera: Acridoidea, Tetrigoidea) Прииртышского плато // Tethys. 2002. Т. 6. С. 5–12.
37. Liu C.Z., Zhou S.R., Yan L., Huang F.N. Competition among the adults of three grasshoppers (Orthop., Acrididae) on an alpine grassland // Journal of Applied Entomology. 2007. V. 131. N 3. P. 153–159. <https://doi.org/10.1111/j.14390418.2006.01114.x>
38. Sun T., Liu Z.Y., Qin L.P., Long R.J. Grasshopper (Orthoptera: Acrididae) community composition in the rangeland of the northern slopes of the Qilian Mountains in Northwestern China // Journal of Insect Science. 2015. V. 15. N 6. P. 1–7. <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieu171>
39. Dey L.S., Seidel M., Lkhagvasuren D., Husemann M. From the steppe to the desert: Survey of band-winged grasshoppers from Mongolia (Orthoptera: Acrididae: Oedipodinae) based on material from 50 Years of expeditions // Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei (Halle/Saale). 2021. Bd 14. S. 329–360.
40. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. V. 190. P. 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
41. Phillips S.J., Anderson R.P., Dudík M., Schapire R.E., Blair B. Opening the black box: An open-source release of Maxent // Ecography. 2017. V. 40. P. 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
42. Phillips S.J. A brief tutorial on Maxent // Lessons Conservation. 2007. V. 3. P. 108–135. URL: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent (дата обращения 17.10.2021).
43. Elith J., Phillips S.J., Hastie T., Dudík M., Chee Y.E., Yates C.J. A statistical explanation of MaxEnt for ecologists // Diversity and Distributions. 2011. V. 17. P. 43–57. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2010.00725.x>
44. Cobos M.E., Osorio-Olvera L., Soberón J., Peterson A.T., Barve V., Barve N. ellipsenm: An R package for ecological niche's characterization using ellipsoids. 2023. URL: <https://github.com/marloncobos/ellipsenm#ellipsenm-an-r-package-for-ecological-niches-characterization-using-ellipsoids> (дата обращения 10.08.2023).
45. Morales N.S., Fernández I.C., Baca-González V. MaxEnt's parameter configuration and small samples: are we paying attention to recommendations? A systematic

- review // PeerJ. 2017. V. 5. Art.e3093.
<https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
46. Fick S.E., Hijmans R.J. WorldClim 2: New 1 km spatial resolution climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2017. V. 37. P. 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
47. WorldClim. 2022. URL: <https://worldclim.org/> (дата обращения 21.12.2022).
48. Séférian R. CNRM-CERFACS CNRM-ESM2-1 Model Output Prepared for CMIP6 CMIP Amip. Version 20211010. Earth System Grid Federation, 2018.
<https://doi.org/10.22033/ESGF/CMIP6.3924>
49. Meinshausen M., Nicholls Z.R.J., Lewis J., Gidden M.J., Vogel E., Freund M., Beyerle U., Gessner C., Nauels A., Bauer N., Canadell J.G., Daniel J.S., John A., Krummel P. B., Luderer G., Meinshausen N., Montzka S.A., Rayner P. J., Reimann S., Smith S. J., van den Berg M., Velders G.J.M., Vollmer M.K., Wang R.H.J. The shared socio-economic pathway (SSP) greenhouse gas concentrations and their extensions to 2500 // Geoscientific Model Development. 2020. V. 13. P. 3571–3605. <https://doi.org/10.5194/gmd-13-3571-2020>
50. Visser H., de Nijs T. The Map Comparison Kit // Environmental Modelling & Software. 2006. V. 21. P. 346–358.
51. Сергеев М.Г., Батурина Н.С. Разнообразие, высотное распределение и население прямокрылых насекомых (Orthoptera) Северо-Западной Тувы (бассейн р. Ак-Сур) // Евразийский энтомологический журнал. 2017. Т. 16. N 3. С. 239–246.
52. Sergeev M.G., Storozhenko S.Yu., Benediktov A.A. An annotated check-list of Orthoptera of Tuva and adjacent regions. Part 3. Suborder Caelifera (Acrididae: Gomphocerinae: Gomphocerini; Locustinae) // Far Eastern Entomologist. 2020. N 402. P. 1–36.
<http://doi.org/10.25221/fee.402.1>
53. Guseva V.S. The effect of cultivation of virgin land on grasshopper populations // Proceedings of the International Study Conference on the Current and Future Problems of Acridology. London: Centre for Overseas Pest Research, 1972. P. 185–190.
54. Васильев К.А. Вредные саранчовые в зоне освоения целинных и залежных земель // Труды Всесоюзного энтомологического общества. 1965. Т. 50. С. 129–145.
55. Wei S., Liu X., McNeill M.R., Wang Y., Sun W., Tu X., Wang G., Ban L., Zhang Z., Zhang R. Identification of spatial distribution and drivers for grasshopper populations based on geographic detectors // Ecological Indicators. 2023. V. 154. Art.110500.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2023.110500>
56. Zhao Y.X., Hao S.G., Kang L. Variations in the embryonic stages of overwintering eggs of eight grasshopper species (Orthoptera: Acrididae) in Inner Mongolian grasslands // Zoological Studies. 2005. V. 44. N 4. P. 536–542.
57. Kang L., Chen Y. Trophic niche of grasshoppers within steppe ecosystem in Inner Mongolia // Acta entomologica sinica. 1994. V. 37. N 2. P.178–189. (In Chinese)
58. Kang L. Grasshopper-plant interaction under different grazing intensities in Inner Mongolia // Acta ecologica sinica. 1995. V. 15. N 1. P. 1–11. (In Chinese)
59. Цыпленков Е.П. Вредные саранчовые насекомые в СССР. Л.: Колос, 1970. 272 с.
60. Мищенко Л.Л. Отряд Orthoptera (Saltatoria) — Прямокрылые (прыгающие прямокрылые) // Насекомые и клещи — вредители сельскохозяйственных культур. Т. I. Л.: Наука, 1972. С. 16–115.
61. Liu Z., Xu S., Wang H., Wang Q., Zheng Z., Li T., Liu X., Launois M. Evaluation of fipronil for grasshopper management in the pastoral area of Qinghai Province // Entomologia Sinica. 1999. V. 6. N 4. P. 362–369.
62. Popova K.V., Baturina N.S., Molodtsov V.V., Yefremova O.V., Zharkov V.D., Sergeev M.G. The Handsome cross grasshopper *Oedaleus decorus* (Germar, 1825) (Orthoptera: Acrididae) as a neglected pest in the south-eastern part of West Siberian Plain // Insects. 2022. V. 13. Art. 49.
<https://doi.org/10.3390/insects13010049>
63. Кривошеев М.М., Герасимов С.В., Ахмедьянов Д.И. Рекомендации по внесению в Красную книгу Республики Башкортостан новых таксонов членистоногих // Фауна Урала и Сибири. 2022. N 2. С. 50–60. https://doi.org/10.56268/24110051_2022_2_50
64. Latchininsky A.V. Locust and remote sensing: A review // Journal of Applied Remote Sensing. 2013. V. 7. Art. 075099. <https://doi.org/10.1117/1.JRS.7.075099>
65. Klein I., Oppelt N., Kuenzer C. Application of remote sensing data for locust research and management — A review // Insects. 2021. V. 12. Art. 233.
<https://doi.org/10.3390/insects12030233>
66. Klein I., van der Woude S., Schwarzenbacher F., Muratova N., Slagter B., Malakhov D., Oppelt N., Kuenzer C. Predicting suitable breeding areas for different locust species — A multi-scale approach accounting for environmental conditions and current land cover situation // International Journal of Applied Earth Observations and Geoinformation. 2022. V. 107. Art. 102672.
<https://doi.org/10.1016/j.jag.2021.102672>
67. Piou C., Marescot L. Spatiotemporal risk forecasting to improve locust management // Current Opinion in Insect Science. 2023. V. 56. Art.101024.
<https://doi.org/10.1016/j.cois.2023.101024>

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Field collecting of grasshoppers, geographic coordinate determination, specimen identification — all authors; conceptualization, methodology, supervision, project administration, funding acquisition, writing — Michael G. Sergeev; data analysis — Alisa I. Pashkova, Kristina V. Popova, Sergey Yu. Storozhenko, Oxana V. Yefremova; coordinate checking, map producing, modelling — Vladimir V. Molodtsov, Michael G. Sergeev; validation — Alisa I. Pashkova, Oxana V. Yefremova, Natalya S. Baturina; general discussion and text editing — Alisa I. Pashkova, Sergey Yu. Storozhenko, Natalya S. Baturina, Michael G. Sergeev. All authors are equally participated in the writing of the

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Проведение полевых исследований, определение географических координат, определение видов — все авторы; концептуализация, методология, общее руководство, управление проектом, поиск финансирования, написание текста — Михаил Г. Сергеев; анализ данных — Алиса И. Пашкова, Кристина В. Попова, Сергей Ю. Стороженко, Оксана В. Ефремова; проверка координат, генерация карт и моделей — Владимир В. Молодцов, Михаил Г. Сергеев; валидация — Алиса И. Пашкова, Оксана В. Ефремова, Наталья С. Батурина; обсуждение результатов и редактирование текста — Алиса И. Пашкова, Сергей Ю. Стороженко, Наталья С.

manuscript and are responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

Батурина, Михаил Г. Сергеев. Все авторы в равной степени участвовали в написании рукописи и несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ORCID

Alisa I. Pashkova / Алиса И. Пашкова <https://orcid.org/0009-0007-7698-3217>

Vladimir V. Molodtsov / Владимир В. Молодцов <https://orcid.org/0000-0001-9169-9934>

Sergey Yu. Storozhenko / Сергей Ю. Стороженко <https://orcid.org/0000-0001-9269-4043>

Natalya S. Baturina / Наталья С. Батурина <https://orcid.org/0000-0001-9321-8364>

Kristina V. Popova / Кристина В. Попова <https://orcid.org/0000-0002-2705-6325>

Oxana V. Yefremova / Оксана В. Ефремова <https://orcid.org/0000-0002-1562-5252>

Michael G. Sergeev / Михаил Г. Сергеев <https://orcid.org/0000-0003-2179-0921>

Новые и малоизвестные для фауны Дагестана виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) и других галлообразователей

Зоя А. Федотова¹, Гюльнара М. Нахибашева^{2,3}, Гюльнара М. Мухтарова²,
Абдугамид А. Теймуров², Азиза Г. Гасангаджиева²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург-Пушкин, Россия

²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

³Прикаспийский 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.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8888-5979>

Формат цитирования

Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Теймуров А.А., Гасангаджиева А.Г. Новые и малоизвестные для фауны Дагестана виды галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) и других галлообразователей // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 90-109. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-8

Получена 29 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 4 октября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель: изучить дополнительные сведения о разнообразии галлообразующих насекомых в Дагестане, их распространении, трофических связях и особенностях образования комплексов доминирующих видов на общих растениях-хозяевах.

Материалы собраны в равнинном и горном Дагестане. Использовались стандартные методы: осмотр растения, поиск и массовый сбор галлов, проведение зимовки в лабораторных условиях, выведение имаго, изготовление препаратов личинок и имаго.

Выявлены новые и малоизвестные для фауны Дагестана галлицы (27 видов из 16 родов), по 1 виду кружевницы (Hemiptera, Tingidae) и чехлоноски (Lepidoptera, Coleophoridae) и по 2 вида из 2 родов орехотворок (Hymenoptera, Cynipidae) и четырехногих клещей (Acariformes, Eriophyidae). Новые Cecidomyiidae для фауны Дагестана – 25 видов 13 родов, из них 5 видов – новые для России: *Asphondylia ziziphorae* Fedotova, 1985, *Contarinia perplicata* Fedotova, 1997, *Mycodiplosis glycyrrhizae* Fedotova, 1985, *Izeniola potanini* (Fedotova, 1982) и *Jaapiella inulicola* Fedotova, 1993; 4 вида – новые для Кавказа: *Placochela nigripes* (Löw, 1877), *Arthrocnodax galiobiae* Fedotova, 1997, *Jaapiella volgensis* Fedotova, 2008, *Macrolabis luceti* Kieffer, 1899. Другие галлообразователи: клещ *Aceria galiobia* (Canestrini, 1891) – новый вид для Кавказа, галловая чехлоноска *Auagasma atraphaxidellum* Kuznetsov, 1957, орехотворки *Aulacidea hieracii* (Bouché, 1834) и *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834) – новые для Дагестана. Галлообразователи (33 вида из 22 родов) были выявлены на растениях 28 видов из 25 родов и 13 семейств, из которых 5 видов из 5 родов, включая эндемиков Кавказа, являются новыми растениями-хозяевами для галлиц и других галлообразователей.

Сведения о комплексах галлообразователей Дагестана и их общих растениях актуальны для решения вопросов систематики, сопряженной филогении и изучения эволюционных особенностей галлообразования. Из-за слабой изученности фауны галлообразователей, трофических связей и распространения недостаточно оценено их хозяйственное значение и перспективы применения для фитосанитарного контроля при создании охраняемых территорий, парков и использовании сельскохозяйственных полей.

Ключевые слова

Комплексы галлообразователей, галлы, галлицы, растение-хозяин, распространение, Кавказ, Дагестан, Caliphoridae, Cynipidae, Tengidae, Acariformes, Eriophyidae.

New and little-known species of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) and other gall-formers in the fauna of Dagestan

Zoya A. Fedotova¹, Gyulnara M. Nakhibasheva^{2,3}, Gulnara M. Mukhtarova²,
Abdulgamid A. Teymurov² and Aziza G. Gasangadzhieva²

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

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

³Caspian Institute of biological Research, Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

Principal contact

Zoya A. Fedotova, Doctor of Science, 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., Teymurov A.A., Gasangadzhieva A.G. New
and little-known species of gall midges (Diptera,
Cecidomyiidae) and other gall-formers in the fauna
of Dagestan. *South of Russia: ecology,
development*. 2024; 19(4):90-109. (In Russ.) DOI:
10.18470/1992-1098-2024-4-8

Received 29 August 2024

Revised 4 October 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To develop additional information about the diversity of gall-forming insects in Dagestan, their distribution, trophic links and features of the formation of complexes of dominant species on common host plants.

The materials were collected in the plains and mountains of Dagestan. Standard methods were used: plant inspection, search and mass collection of galls, wintering in laboratory conditions, breeding of imago and preparation of larval and imago slides.

New and little-known gall midges in the fauna of Dagestan (27 species from 16 genera) were identified: 1 species of lace bat (Hemiptera, Tingidae) and case-bearer (Lepidoptera, Coleophoridae) and 2 species from 2 genera of gall wasps (Hymenoptera, Cynipidae) and mites (Acariformes, Eriophyidae) were identified. New Cecidomyiidae in the fauna of Dagestan were 25 species of 13 genera, of them 5 species of 5 genera were new in Russia: *Asphondylia ziziphorae* Fedotova, 1985, *Contarinia perplicated* Fedotova, 1997, *Mycodiplosis glycyrrhizae* Fedotova, 1985, *Izeniola potanini* (Fedotova, 1982) и *Jaapiella inulicola* Fedotova, 1993; 4 species were new for the Caucasus: *Placochela nigripes* (Löw, 1877), *Arthrocnodax galiobiae* Fedotova, 1997, *Jaapiella volgensis* Fedotova, 2008 and *Macrolabis luceti* Kieffer, 1899. Other gall-formers include the mite *Aceria galiobia* (Canestrini, 1891), the case-bearer *Auagasma atraphaxidellum* Kuznetsov, 1957, the gall wasps *Aulacidea hieracii* (Bouché, 1834) and *Diastrophus rubi* (Bouché, 1834), all new for Dagestan. Gall-formers (33 species from 22 genera) were identified on plants of 28 species from 25 genera and 13 families, of which 5 species from 5 genera, including endemics of the Caucasus, are new host plants for gall midges and other gall-forming plants.

Information about the complexes of gall-formers of Dagestan and their common plants is relevant for solving the problems of taxonomy, associated phylogeny and study of the evolutionary features of gall formation. Due to the poor study of the fauna of gall-formers, trophic links and distribution, their economic significance and prospects for use for phytosanitary control in the creation of protected areas, parks and the use of agricultural fields have not been sufficiently assessed.

Key Words

Gall forming complexes, gall midges, plant-host, distribution, Caucasus, Dagestan, Caliopteridae, Cynipidae, Tenebridae, Acariformes, Eriophyidae.

ВВЕДЕНИЕ

Галлицы — одно из наиболее крупных семейств двукрылых. Согласно каталогу мировой фауны [1], в настоящее время известен 6651 вид из 832 родов. Среди галлиц более известны фитофаги, имеющие хозяйственное значение, но основу фауны составляют мицетофаги, выявлены хищники и инквилины. Для многих видов фитофагов характерно галлообразование, которое эволюционно сопровождалось установлением специфических связей по отношению к растению-хозяину. Основу фауны фитофагов составляют монофаги и узкие олигофаги, для которых характерны галлы, возникающие обычно только на определённых органах растений, и имеющие характерную для вида галлицы форму. Питаются только личинки галлиц, участвующие в формировании галлов. Наибольшие повреждения причиняют виды галлиц, развивающиеся на генеративных органах растений, что приводит к полной потере семян.

В условиях парков и иных рекреационных зон требуют внимания массовые повреждения, которые вызывают филлофаги или виды, развитие которых внутри цветка приводит к сильной деформации бутонов и впоследствии — отсутствию цветов. Эти повреждения влияют на эстетический вид растений. Не смотря на случаи массового поражения растений, вызываемых галлицами, в настоящее время лишь единичные виды учитываются при фитосанитарном контроле данных насаждений. Комплексы фитофагов, изученные во многих городах нашей страны, отличаются большим разнообразием. Среди них доля галлообразователей, например, в лесонасаждениях Москвы достигает 11,8 % [2].

В условиях Северного Кавказа в 80-х годах прошлого столетия впервые проводилось изучение комплексов членистоногих, повреждающих лесные и декоративные растения, в том числе в рекреационных зонах, с целью выявления их разнообразия, вредоносности и управления численностью [3]. На территории Дагестана исследования проводились в окрестностях Махачкалы, относящейся к Дербентскому рекреационному подрайону Северного Кавказа. В лесных насаждениях Северного Кавказа были отмечены членистоногие 326 видов, из них 16 — галлообразующие галлицы, повреждающие ель, пихту, тис, можжевельник, березу, бук, дуб, самшит, липу, осину и иву. На этих же растениях были выявлены галлы, образованные клещами, орехотворками, листоблошками, бабочками и галлообразующими перепончатокрылыми (Eulophidae).

При изучении биоразнообразия и трофических связей галлиц и других галлообразователей Дагестана в 2021–2023 г., мы обратили внимание на изменение видового состава галлиц [4; 5], связанного с появлением инвайдеров — гледичиевой (*Dasineura gleditchiae* (Osten Sacken), 1866) и робиниевой галлиц (*Obolodiplosis robiniae* (Haldeman, 1847)), которые вызывают массовое поражение листьев *Gleditsia triacanthos* L. и *Robinia pseudoacacia* L. За время исследований найдено 110 видов галлиц 52 родов, из них 42 вида оказались новыми для России. Выявлены новые для фауны Дагестана галлообразователи из отрядов Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera и четырехногие клещи (Acariformes, Eriophyidae). Для всех видов установлены трофические связи и найдены неизвестные для них автохтонные растения-хозяева.

Изучение галлообразователей, эволюционно связанных с растениями, сопряжено с определенными трудностями по сбору галлов и выведению галлообразователей: коротким периодом развития их личинок на растении, фенологическими особенностями галлиц и растений. Формирование органов растений, на которых образуются галлы, лишь в определенный период вегетации часто способствует развитию лишь одного поколения галлиц в году. Очень часто на растениях можно обнаружить пустые или ещё неразвитые галлы, имеющие форму, характерную для определенного вида, а также их расположение. По этой причине сбор сведений о галлах, хозяин которых остаётся неизвестным, всегда имеет большое значение для повторного их поиска, сбора зрелых галлов, наблюдения, выведения имаго галлообразователей и их определения. Сведения о неизвестных видах галлообразователей, с описанием галлов и их строения, приводятся в списках потенциально опасных вредителей сельского и лесного хозяйства.

Насекомые-галлообразователи занимают ведущее место среди различных групп галлообразователей, среди которых вирусы, бактерии, низшие грибы, нематоды, насекомые, клещи. Для фауны Палеарктики известны представители шести отрядов: полужесткокрылые, жесткокрылые, равнокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые и двукрылые. Их общее число составляет свыше 2000 видов. Наиболее богаты по видовому составу и широко распространены галлообразователи из отрядов двукрылых и перепончатокрылых [6].

Очень часто несколько видов галлиц из разных родов осваивают общие виды растений, самостоятельно пройдя путь адаптации к химизму растения-хозяина. Их специфичность по отношению к видам, родам и семействам растений, вероятно, объясняется сходными тенденциями в их эволюции, а также особенностями формирования ответной реакции растения.

В данном третьем сообщении мы продолжаем публикацию сведений о галлообразователях Дагестана. В первом сообщении [4] был впервые представлен видовой состав галлиц Дагестана, включающий 67 видов 39 родов, которые повреждают растения 56 видов из 46 родов и 23 семейств. Позже дополнительно были выявлены другие галлообразователи; клещи (Eriophyidae) — 7 видов из 5 родов и насекомые — 24 вида из 12 родов, среди которых 16 видов из 7 родов — галлицы (Diptera, Cecidomyiinae), 3 вида из 2 родов — полужесткокрылые (Hemiptera, Tingidae, Aphididae), 5 видов из 3 родов — перепончатокрылые (Hymenoptera, Cynipidae). Уточнены данные по их трофическим связям, биологии и распространению. Во втором сообщении [5] рассматривались специфические комплексы галлообразователей, состоящие из представителей разных отрядов насекомых и клещей, у которых отмечены предпочтения в совместном освоении общих групп растений. На примере фауны галлообразователей Дагестана выявлены доминирующие комплексы хозяев, галлы которых обычно соседствуют на растениях из общих, родственных и неродственных систематических групп. Причем, это соседство характерно для представителей определённых отрядов насекомых и четырехногих клещей.

В предлагаемом здесь третьем сообщении основное внимание уделяется изучению видового разнообразия галлообразователей в условиях равнинного и горного Дагестана, а также их трофических связей с автохтонными и инвазивными видами растений. Большая часть видов принадлежит галлицам (27 видов из 16 родов). Другие галлообразователи представлены видами из отрядов чешуекрылых (1 вид), перепончатокрылых (2 вида из 2 родов) и четырехногих клещей (Acari, Eryophoridae) (2 вида из 2 родов). Исследования проводились в нескольких районах Дагестана. Впервые галлицы были собраны в Сергокалинском, Карабудахкентском и Буйнакском районах. Для некоторых ранее найденных галлообразователей были выявлены дополнительные местообитания. Особый интерес представляют находки в Дагестане новых растений-хозяев, ранее неизвестных для галлиц. Среди них оказались эндемики Кавказа и представители третичной флоры. Всего галлообразующие насекомые, рассмотренные в данной статье, найдены в Дагестане на растениях, принадлежащих 28 видам из 25 родов и 13 семейств, в том числе на 23 видах из 21 рода растений 11 семейств развиваются личинки галлиц.

В Дагестане выявлены крупные группы родов и видов галлиц, специфических по отношению к под родам и секциям растений, относящихся к родам полынь (*Artemisia*), таволга (*Spiraea*) [4; 5], подмаренник (*Galium*), прутняк (*Bassia*) и др. Специфичность по отношению к растению-хозяину также влияет на особенности развития галлиц при их совместном обитании в галлах [7].

Возможно, даже единичные случаи, связанные с галлообразованием, делают растение доступным для его освоения другими галлообразователями, а также ослабляют иммунитет растения при его массовом поражении галлами. Галлицы по разнообразию видов обычно доминируют в комплексах галлообразователей, являются преимущественно узкими олигофагами, реже монофагами. Иногда они являются инквилинами или хищниками в галлах других галлообразователей.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В данной работе приведены сведения о новых находках галлиц и других насекомых-галлообразователей (Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera) и клещей (Eriophoridae), которые были выявлены нами в Дагестане во время полевых работ в 2023 г. Для ряда видов, найденных ранее [4; 5], выявлены новые местообитания, уточнены данные о распространении, галлообразовании, трофических связях и особенностях жизненных циклов. Приведены сведения о совместном освоении галлообразователями, принадлежащими к разным систематическим группам, общих растений хозяев. Далее в повидовых очерках новые для фауны Дагестана роды и виды галлообразователей показаны звёздочками (*). Данные по общему распространению видов галлиц представлены в соответствии с каталогом мировой фауны [1] и дополнениями по отдельным цитированным статьям.

Таксономический состав

Класс Insecta Linnaeus, 1758 – Насекомые
Отряд Diptera Linnaeus, 1758 – Двукрылые
Семейство Cecidomyiidae Newman, 1934

Надтриба Asphondylii Rübsaamen et Hedicke, 1925

Триба Asphondylii Rübsaamen et Hedicke, 1925

Род *Asphondylia* Loew, 1850

**Asphondylia echii* (Loew, 1850) – синяковая галлица

Материал. Дагестан, Карабудахкентский р-н, 4 км. севернее с. Гурбуки, у дороги, 42°64'85.11"N, 47°44'57.83.55"E, на синяке обыкновенном (*Echium vulgare* L., Boraginaceae), цветочные галлы, 08.07.2023, вылет 10.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М.); Сергокалинский район, 1,2 км СЗ от центра с. Ванашимахи, пойма р. Ванашимахи, родник, 42°40'90.44"N, 47°59'49.68"E, 15.07.2023, вылет 18-30.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Бекшокова П.А.).

Экология. Узкий олигофаг. Желто-оранжевые личинки развиваются по одной в нераскрывшихся слабо вздутых цветках или тонкостенных овальных галлах, образующихся вместо цветков (рис. 1 а). Обычно повреждения в соцветиях снаружи незаметны. Личиночная камера изнутри выстлана мицелием. Окукливание в галлах, за год развивается 2 поколения. Встречается редко.

Распространение. Европа: Германия, Польша, Чехословакия, Австрия, Италия, Венгрия, Румыния, Югославия, Израиль. Россия: Ленинградская область, Среднее Поволжье [8]. Ранее вид был обнаружен в Краснодарском крае: Сочи, микрорайон Кудепста, 28.07.2008 (Федотова З.А.). Новый вид для Дагестана. Западнопалеарктический.

Asphondylia menthae Kieffer, 1902 – мятовая галлица

Материал. Дагестан, Карабудахкентский р-н, 4 км. севернее с. Гурбуки, у дороги, на мяте (*Mentha* sp., Lamiaceae), 42°64'85.11"N, 47°44'57.83.55"E, 08.07.2023, вылет 10-15.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М.).

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

Распространение. Ранее в Дагестане вид отмечался в Гумбетовском районе на *Mentha arvensis* L., в Дербентском и Кумторкалинском – на *M. caucasica* Gand. [4]. Широко распространен в Европе и в Казахстане [9]. Россия: центр европейской части, Дагестан, Среднее Поволжье [4; 8–10]. Европейско-западносибирско-горносреднеазиатский бореальный.

Asphondylia salviaeflorae Fedotova, 2003 – шалфейная цветочная галлица

Материал. Дагестан, г.о. Махачкала, Ленинский район, 10 км юго-западнее Махачкалы, 1,6 км СЗ с. Талги, Талгинское ущ., на шалфее (*Salvia nemorosa* subsp. *pseudosylvestris* (Stapf) Bornm. = *Salvia tesquicola* Klokov & Pobed., Lamiaceae), цветочные галлы, 42°87'65.16"N, 47°44'17.79"E, 08.07.2023, вылет 11.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М.); Сергокалинский район, западная окраина с. Ванашимахи, 42°40'19.57"N, 47°60'17.7"E, 15.07.2023, вылет 18.07 (Федотова З.А., Каплина А.В., Бекшоков К.С.).

Экология. Узкий олигофаг. Светло-розовые личинки развиваются в слабо вздутых бутонах (рис. 1 б, с). *Salvia nemorosa* subsp. *pseudosylvestris*, *S. nutans* L., *S. stepposa* Des.-Shost., *S. pratensis* L., *Salvia pratensis* var. *agrestis* (L.) Nyman [8; 11]. Окукливание в

галлах или почве, зимующего поколения – в почве. За год развивается 2 поколения.

Распространение. Вид описан из Среднего Поволжья: Самарская область, 30 км ЮВ г. Самара

[8; 11], отмечен в Дагестане: в Буйнакском и Кайтагском районах личинки развиваются в цветках *Salvia verticillata* L. [4; 5] и близ с. Талги (г.о. Махачкала).



Рисунок 1. Цветочные галлы галлиц и клещей, найденных в Дагестане: а – *Asphondylia echii* на *Echium vulgare*; б, с – *A. salviaflorae* на *Salvia nemorosa* subsp. *pseudosylvestris*; д – *Placochela nigripes* на *Sambucus ebulus*; е – *Schizomyia galiorum*, ф – *Contarinia perplicated* и г – *Aceria galiobia* (Acari, Eriophyidae) на *Galium verum*; h, i – *Contarinia cracca* на *Vicia cracca*

Figure 1. Flower galls of gall midges and mites found in Dagestan: а – *Asphondylia echii* on *Echium vulgare*; б, с – *A. salviaflorae* on *Salvia nemorosa* subsp. *pseudosylvestris*; д – *Placochela nigripes* on *Sambucus ebulus*; е – *Schizomyia galiorum*, ф – *Contarinia perplicated* and г – *Aceria galiobia* (Acari, Eriophyidae) on *Galium verum*; h, i – *Contarinia cracca* on *Vicia cracca*

***Asphondylia ziziphorae Fedotova, 1985**

Материал. Дагестан, Ахтынский район, близ с. Ахты, 0,8 км СЗ от центра с. Курукал, 41°43'52.23"N, 47°68'03.7"E, на зизифоре тимьяновидной (*Ziziphora serpyllacea* Bieb., Lamiaceae), цветы; 12.07.2023, вылет 22.07 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Ярко-розовые личинки развиваются по одной в слегка вздутых овальных нераскрывшихся бутонах. Чашелистики деформируются, становятся пёстрыми. Окукливание в галле. Личинки зимующего поколения остаются в соцветиях и окуливаются весной. За год развивается 2–3 поколения. Семена не образуются.

Распространение. Вид описан из Казахстана (Таласский Алатау), где встречается в предгорьях и среднегорьях на *Ziziphora bungeana* Juz., *Z. clinopodioides* Lam., *Z. vychodcevia* Tkatsch. ex Tulyag. Новый для России и Дагестана.

Подтриба Schizomyiina Enderlein, 1936***Род Placochela Rübsaamen, 1916*****Placochela nigripes (Löw, 1877)**

Материал. Дагестан, Сергокалинский район, 1,2 км СЗ от центра с. Ванашимахи, пойма р. Ванашимахи, родник, 42°40'09.44"N, 47°59'49.68"E, на бузине травянистой (*Sambucus ebulus* L., Adoxaceae), цветочные галлы, 15.07.2023, вылет 29-31.07 (Федотова З.А.).

Экология. Широкий олигофаг, развивается во вздутых нераскрывшихся бутонах, которые снаружи иногда кажутся неповрежденными (рис. 1 d). Личинки ярко-красно-оранжевые, окуливаются в галлах, зимнего поколения – в почве. Фаза куколки продолжается 11–14 дней. За год развивается 2 поколения, окукливание личинок 2-го поколения происходит после зимовки. Встречается часто. В галлах одновременно развиваются светло-розовато-оранжевые личинки инквилина *Arnoldiola sambuci* (Kieffer, 1901), которые окуливаются в почве. Необходимо уточнение трофических связей данного вида, так как для него приводятся растения-хозяева, принадлежащие к трём семействам (Adoxaceae, Caprifoliaceae, Oleaceae) [1; 12; 13].

Распространение. Широко встречается в Европе, Грузия. Россия: центральные и южные области. Впервые отмечен для фауны Кавказа и Дагестана.

***Schizomyia galiorum Kieffer, 1889 – подмаренниковая цветочная галлица**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, 08.07.2023, на подмареннике желтом (*Galium verum* L., Rubiaceae), цветочные галлы; Ахтынский р-он, 0,5 км СВ от центра с. Гдынк, 41°46'24.11"N, 47°66'19.96"E, 13.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Широкий олигофаг, Оранжевые личинки развиваются по 1–3 во вздутых цветках с сильно разросшимся сомкнутым венчиком, который часто окрашивается в фиолетовый цвет (рис.1 е). Окукливание в почве. За год развивается 2 поколения, личинки зимующего поколения окуливаются весной. Семена не развиваются. Вместе с данным видом на одном и том же растении или на соседних встречаются галлы галлиц и клещей (рис. 1 g), образующие общий

комплекс галлообразователей (рис. 1 e-g). В Европе отмечен на растениях 19 видов из 4 родов (*Asperula* L., *Cruciata* Mill., *Galium* L., *Rubia* L.) [12]. Вероятно, встречается только на *Galium* spp., сведения о растениях-хозяевах, принадлежащих к другим родам, нуждаются в подтверждении.

Распространение. Европа, Алжир [14]; Казахстан [9]. Россия: Среднее Поволжье [8], Сибирь до г. Томска и юга Красноярского края [9; 10]. Новый для Дагестана.

Подсемейство Cecidomyiinae Newman, 1934**Надтриба Contariniidi Rübsaamen et Hedicke, 1925****Триба Contariniini Rübsaamen et Hedicke, 1925****Род Contarinia Rondani, 1860*****Contarinia achilleae Fedotova, 1992**

Материал. Дагестан, Гүнибский район, вблизи гостевого дома Салта, 5 км ЮЗ с. Салта, у дороги, 42°41'79.55"N, 47°01'81.95"E, на тысячелистнике арабском (*Achillea arabica* Kotschy, Asteraceae), галлы и личинки, 8.07.2023, вылет 30.07 (Федотова З.А.).

Экология. Монофаг. Личинки желтые, развиваются в корзинках, в основании отдельных цветков, вызывая почернение и недоразвитие семян. Снаружи корзинки слегка деформируются и не полностью распускаются, но цвет их не меняется. Окукливание в почве. Фаза куколки в лабораторных условиях при температуре 20°C продолжалась 35 дней. За год развивается 1–2 поколения. Встречается в массе.

Распространение. Описан из Восточного Казахстана (хр. Тарбагатай), из соцветий *Achillea millefolium* L. Россия: Среднее Поволжье, Самарская обл. 30 км ЮВ г. Самара [8]. Новый для Дагестана. Европейскосибирский.

***Contarinia cracca (Loew, 1850)**

Материал. Дагестан, Сергокалинский р-он, с. Аялизимахи, 42°23'06"N, 47°37'17"E, 30.06.2024, горошек мышиный (*Vicia cracca* L., Fabaceae), цветочные галлы и личинки (Теймуров А.А.); Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, 08.07.2023; близ с. Верхний Дженгутай, 42°65'20.71"N, 47°23'43.68"E, 08.07.2023 (Федотова З.А., Нахиташева Г.М., Мухтарова Г.М.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки белые, перед окукливанием желто-оранжевые, развиваются по 3–8 во вздутых бутоне, который становится шаровидным, на вершине с удлинённым тонким кончиком, состоящим из сжатой вершины венчика (рис. 1 h, i). Окукливание в почве. За год развивается 2 поколения. Встречается часто. В Европе данный вид галлиц повреждает 8 видов рода *Vicia* L. [12].

Распространение. Широко встречается в Европе; Грузия, Турция, Россия (европейская часть, Западная Сибирь); Ленинградская, Самарская области, Краснодарский край [1; 8; 10; 14; 15]. Новый вид для Дагестана. Европейскосибирский.

***Contarinia onobrychidis Kieffer, 1895**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, на эспарцете (*Onobrychis* sp., Fabaceae), 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, 8.07.2023, цветочные галлы и личинки (Федотова З.А.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки серовато-беловатые, прыгающие, развиваются скоплениями

между деформированными частями цветков. Бутоны не раскрываются, сильно вздуты, часто покрыты розоватыми пятнами. Окукливание в почве, зимующего поколения – весной. За год развивается 2 поколения. Семена не развиваются, бутоны после выхода личинок темнеют и вскоре опадают.

Распространение. Великобритания, Норвегия, Франция, Германия, Чехия, Словения, Венгрия, Украина, Румыния, Болгария, Армения, Казахстан, Россия (Среднее Поволжье, Западная Сибирь) [8; 10; 12; 14]. В Европе известен на эспарцете песчаном (*Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.), горном (*O. montana* DC), посевном (*O. sativa* Lam.), виколистном (*O. viciifolia* Scop.) [12]. Новый для фауны Дагестана. Европейскосибирский.

***Contarinia perplicata Fedotova, 1997**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, на подмареннике желтом (*Galium verum* L.), цветочные галлы 08.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Монофаг. Личинки желтовато-оранжевые, развиваются по 10–45 экз. в верхушечных скученных галлах в виде перепутанного, плотно сжатого соцветия неправильной губковидной формы (рис. 1 f), округлые 1.5–3.0 см в диаметре или удлинённые. Много цветков в соцветии недоразвиты, часть их открыта, отдельные участки галла бордовые. Личинки находятся между плотно сжатыми и укороченными стеблями и цветоножками. Окукливание в почве. Генерация одногодичная. Фаза куколки 13–32 дня. Повреждения на подмареннике, вызываемые данным видом, похожи на галлы растительных клещей, для которых характерна очень плотная скученность и неправильная форма. Встречается редко.

Распространение. Вид описан из Восточного Казахстана. Отмечен на хребтах Тарбагатай и Саур. Недавно обнаружен в Дании [16]. Новый для фауны России. Европейскосибирский.

***Род Harmandiola Skuhravá, 1997**

***Harmandiola populi (Rübsaamen, 1917) – осиновая тонкостенная галлица**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 2,4 км южнее с. Верхний Дженгутай, 42°65'20.71"N, 47°23'23.43.68"E, на осине (*Populus tremula* L., Salicaceae), 08.07.2023, листовые галлы (Нахибашева Г.М.).

Экология. Узкий олигофаг. Желто-оранжевые личинки развиваются по одной в личиночной камере в шаровидных галлах 3–4 мм. Галлы зеленые или красноватые, обычно светлые, с твердыми тонкими стенками, расположены на нижней стороне листа (рис. 2 а). В основании галла иногда развито небольшое возвышение в месте его прикрепления к листу. На верхней стороне листа края галла не возвышаются над его поверхностью. Галл раскрывается в виде тонкой щели при выходе личинки, которая окукливается в почве. Генерация одногодичная. Встречается редко. В Европе отмечен на *Populus alba* L., *P. × canescens* (Aiton) Sm., *P. tremula*.

Распространение. Широко встречается в Европе, в том числе в Швеции и Норвегии [15]; Казахстан. Россия: в европейской части почти повсеместна [10]; Западная Сибирь: Тыва и Хакасия

[17]. Новый для фауны Дагестана. Европейскосибирский.

Триба Halodiplosini Fedotova, 1989

***Род Asiodiplosis Marikovskij, 1955**

Asiodiplosis sp.

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 9 км севернее г. Буйнакск, южная оконечность хр. Чемаул, 42°54'45.1649"N, 47°05'05.5557"E, на солянке вересковидной (*Salsola ericoides* M. Bieb., Amaranthaceae), 21.05.2024 (Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Теймуров А.А.).

Экология. Монофаг. Единственная оранжевая личинка развивается в листовом почковом галле, который состоит из неопушенных розовидных, сомкнутых в основании расширенных листочков, плотно примыкающих друг к другу (рис. 2 b). Личинки окукливаются в галлах. За год развивается 1 поколение.

Замечание. В Иране были найдены однокамерные опушенные галлы на солянке древовидной (*Salsola dendroides* Pall.), но автор статьи Y. Karimpour [18] определил вид как *Halodiplosis araratica* Mirumian, 1991 [19]. В кратком диагнозе галлов при первоописании этого вида об их опушении не сообщалось.

Ныне род *Halodiplosis* Kieffer, 1910 является синонимом *Asiodiplosis* Marikovskij, 1953 [20]. При первоописании *Halodiplosis araratica* из типового местообитания (Армения) были приведены ииые признаки галлов [19]. Вероятно, в данном случае можно считать, что существует 3 вида галлиц, имеющие разные галлы и растения-хозяева: неопушенный однокамерный на *Salsola dendroides* из Ирана; подобный вид из Дагестана на *Salsola ericoides* со слабым опушением (рис. 2 в), как на фото из Армении [21]; а также крупный округлый галл на *S. ericoides* из Армении, покрытый серебристыми жесткими волосками. Он принадлежит *Asiodiplosis araratica* (Mirumian, 1991). При описании галлов, собранных в Иране, автор ссылается на работу [21], в которой опушение галла и его размеры не указываются. Возможно, маленькие галлы, лишенные волосков, являются начальной стадией формирования галла *A. araratica*, так как в это время года, в мае, галлы нового поколения ещё недостаточно выросли.

Supertribe Mycodiplosidi Harris, 1966

Триба Mycodiplosini Harris, 1966

Подтриба Mycodiplosina Harris, 1966

***Род Mycodiplosis Rübsaamen, 1895**

***Mycodiplosis glycyrrhizae Fedotova, 1985**

Замечание. Вид описан из Южного Казахстана (горы Жеты-Жол, ущелье Кара-Коньиз, 16 км ЮЗ п. Масанчи, из листовых галлов на солодке уральской (*G. uralensis* Fisch., Fabaceae) [22].

Материал. Дагестан, Карабудахкентский район, 8 км ЮВ от центра с. Губден, на границе с Сергокалинским районом, сопки, 42°50'99.88"N, 47°63'07.25"E, на солодке голой (*Glycyrrhiza glabra* L., Fabaceae), листовые галлы, 15.07.2023, вылет 17-22.07 (Федотова З.А.).

Экология. Личинки светло-розовато-желтоватые, обнаружены в валиковидно закрученных по краю листа галлах (рис. 2 с, d). В каждом галле развивается от 2 до 8 личинок. Листья завернуты на

нижнюю его сторону, не утолщаются, но в месте повреждения на *G. uralensis* становятся светлее. Иногда на *G. uralensis* личинки развиваются по одной непосредственно на нижней поверхности листа в образованных ими неглубоких вмятинах. Окукливание на *G. uralensis* происходило в почве, на *G. glabra* – в галле, без образования кокона. Стадия куколки продолжается 10–16 дней. За весенне-летний сезон развивается 3–4 поколения. Галлы в Казахстане встречаются часто.

Распространение. Казахстан: хр. Каратау, Киргизий Алатау, Южное Прибалхашье (пойма р. Или, среднее течение р. Каратал), отмечен только на *Glycyrrhiza uralensis*. Дагестан: Карабудахкентский район, в соответствии с единственным местом сбора, отмечен только на *G. glabra*. В Дагестане *G. uralensis* не произрастает. Новый вид для фауны России и Дагестана.

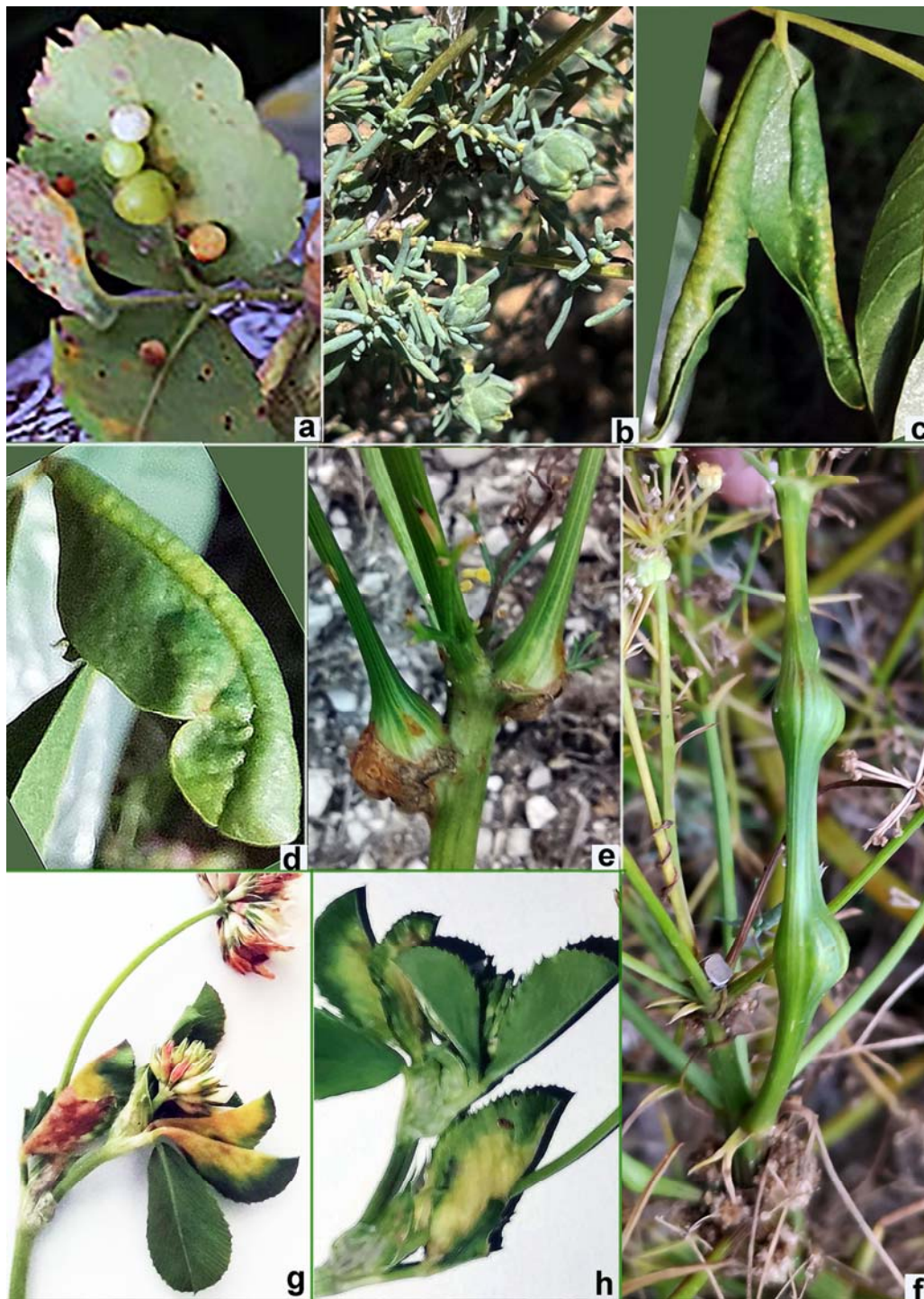


Рисунок 2. Почковые, листовые и стеблевые галлы галлиц, найденных в Дагестане: а – *Harmandiola populi* на *Populus tremula*; б – *Asiodiplosis* sp. на *Salsola ericoides*; в, д – *Mycodiplosis glycyrrhizae* на *Glycyrrhiza glabra*; е, ф – *Lasioptera* sp. на *Ferula calcarea*; г, h – *Dasineura trifolii* на *Trifolium hybridum*
Figure 2. Bud, leaf and stem galls of gall midges found in Dagestan: а – *Harmandiola populi* on *Populus tremula*; б – *Asiodiplosis* sp. on *Salsola ericoides*; в, д – *Mycodiplosis glycyrrhizae* on *Glycyrrhiza glabra*; е, ф – *Lasioptera* sp. on *Ferula calcarea*; г, h – *Dasineura trifolii* on *Trifolium hybridum*

Триба Lestodiplosini Harris, 1966****Arthrocnodax galiobiae* Fedotova, 1997**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, на подмареннике желтом (*Galium verum* L., Rubiaceae), 08.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Монофаг. Личинки оранжевые, развивается в репчатых, конических, иногда неправильной формы галлах, которые всегда имеют заостренную вершину. Эти галлы обычны развиваются в соцветиях, на верхушечных и боковых почках подмаренников (*Galium mollugo* L., *G. verum* L., Rubiaceae) (рис. 1 г). Изнутри галл заполнен сплошной губчатой массой, в которой развиваются клещи *Aceria galiobia* (Canestrini, 1891). Снаружи галлы гладкие, светло-зеленые, иногда с продольными бороздками или плавными изгибами, 6–9 мм длины, 4–6 мм ширины. Личинки галлиц-хищников беспорядочно распределены в губчатой массе галла, окукливаются в почве и галлах. За год развивается 2–3 поколения. Зимуют в почве, окукливаются весной. Фаза куколки продолжается 12–14 дней. Встречается часто.

Распространение. Вид описан из Восточного Казахстана, северных отрогов Джунгарского Алатау [23]. Россия: Ленинградская, Самарская области [8]; Ставропольский край, близ г. Кисловодск, парк, Малое седло, 4.08.2009 (Федотова З.А.). Новый вид для фауны Кавказа и Дагестана.

Подсемейство Lasiopterinae Rübsaamen et Hedicke, 1925**Надтриба Lasiopteridi Rübsaamen et Hedicke, 1925****Триба Lasiopterini Rübsaamen et Hedicke, 1925****Род *Lasioptera* Meigen, 1818******Lasioptera* sp.**

Материал. Дагестан, г.о. Махачкала, Ленинский р-он, 10 км ЮЗ Махачкалы, 1,6 км СЗ с. Талги, Талгинское ущ., 42°87'65.16"N, 47°44'17.79"E, на феруле известняковой (*Ferula calcarea* Pimenov, Apiaceae), стеблевые галлы, 08.07.2023 (Федотова З.А., Нахиташева Г.М., Мухтарова Г.М.).

Экология. Монофаг. Оранжевые личинки развиваются в округлых или удлинённых, несущих сужения и перетяжки, крупных, 2–5 см зеленых толстостенных твердых галлах, расположенных в основании растения на утолщённых веточках (рис. 2 е, ф). Иногда маленькие галлы развиваются в основании боковых веточек. Вокруг них растекаются смоловидные коричневые наплывы. Генерация одногодичная, личинки зимуют в галлах, окукливание весной. В единственном месте находки встречаются часто. Новое растение-хозяин для галлиц – эндемик Дагестана.

Распространение. Вид не описан.

Род *Izeniola* Fedotova 1985***Izeniola potanini* (Fedotova, 1982)**

Материал. Дагестан, Кумторкалинский район, южный край дачного пос. Кривая балка, в плодовых галлах на бассии простертой (*Bassia prostrata* (L.) Beck, Amaranthaceae), 43°18'10.8 "N, 47°47'22.34"E, 11.07.2023, вылет 14.07, плодовые галлы; Новолакский район, восточная граница с. Гамиях, у дороги, 43°11'56.53"N, 47°46'73.59"E, 17.07.2024 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Монофаг. Личинки оранжевые, развиваются в стеблевых почковидных галлах, вызывающих скученность листьев на верхушках побегов или изгиб стебля, повреждают цветки и плоды; редко – в отдельной камере под эпидермисом. В тонкостенном галле, который не отличается по цвету от растения, развивается по одной личинке. Зимует предкуколка в галлах. За год развивается 2–3 поколения. Вредоносность связана с утончением стебля в месте питания личинок, который обламывается после вылета комариков. Снижается выход зеленой массы и семян. Встречается преимущественно в полупустынях, песчаных и солончаковых пустынях, по предгорьям, каменистым и глинистым остепненным склонам.

Распространение. Описан из Казахстана, где широко встречается *Bassia iranica*, *B. prostrata* в Западном, Южном, Юго-Восточном и Восточном Казахстане: плато Устюрт, Прикаспийские Каракумы, полуостров Бузачи, Восточно-Мангышлакская котловина, Южно-Мангышлакское плато, Узеньская впадина, хребет Каратау, Боролдайтау, Таласский, Киргиский, Заилийский и Джунгарский Алатау, хребт Саур и Алтай (хребты Азутау и Нарымский) [9]. Вид впервые найден в России (Дагестан). Встречается в прибрежной полупустынной зоне. Редко. Туранский.

Род *Ozирhincus* Rondani, 1840

Палеарктический род, включает 4 вида, развивающихся в семянках корзинок сложноцветных подемейства Anthemideae (Asteraceae). В Дагестане 1 вид.

***Ozирhincus millefolii* (Wachtl, 1884) – озириккус тысячелистниковый**

Материал. Дагестан, Карабудахкентский район, 40 км южнее Махачкалы, 42°67'65.45"N, 47°56'91.29"E, на тысячелистнике арабском (*Achillea arabica* Kotschy, Asteraceae), личинки в семянках, 8.07.2023, вылет 9-15.07; 4 км. севернее с. Гурбуки, у дороги 42°64'85.11 "N, 47°57'83.55"E, вылет 9-12.07 (Федотова З.А., Нахиташева Г.М., Мухтарова Г.М.); 4 км южнее от центра с. Карабудахкент, 42°67'21.58"N, 47°57'00.04"E, 15.07.2023 (Нахиташева Г.М., Бекшоков К.С., Бекшокова П.А.).

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются по одной в семянках, превращая их в личиночную камеру, которая деформируется и 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, Приморский край [1; 8–10; 14; 15; 21]. Найден на новом растении-хозяине для данного вида. Ранее в Дагестане отмечался на *Achillea millefolium* в Кайтагском, Буйнакском, Гумбетовском районах; на *A. millefolium*, *A. biebersteinii* – в Ахтынском).

Триба Dasineurini Rübsaamen et Hedicke, 1925**Род *Dasineura* Rondani, 1860******Dasineura axillaris* Kieffer, 1896**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Верхний Джунгутай, 42°65'20.71"N, 47°23'43.68"E, на клевере полевом (*Trifolium campestre* Schreb., Fabaceae),

08.07.2023, личинки и почковые галлы (Федотова З.А., Каплина А.В.Нахибашева Г.М.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-красно-розовые, развиваются по 2–3 в луковичеобразных белых плотных мясистых почковых галлах. Личинки окукливаются в почве, в белых коконах. Личинки зимующего поколения окукливаются весной. За год развивается 2 поколения. Встречается редко. В Европе отмечен на 6 видах клевера [12], в том числе в России на *Trifolium fragiferum* L. и *T. medium* L. [10]. В Дагестане впервые найден на *Trifolium campestre*, который является новым растением-хозяином для *Dasineura axillaris*.

Распространение. Широко встречается в Европе: Великобритания, Франция, Чехия, Словакия, Румыния и Италия. В России ранее был известен из Тульской области [10]. Впервые отмечен для фауны Дагестана. Западнопалеарктический.

**Dasineura capsulae* Kieffer, 1901

Материал. Дагестан, Кумторкалинский район, южный край дачного пос. Кривая балка, 5-й Караман, близ санатория Кизлярская лагуна, 43°12'22.16"N, 47°46'93.41"E, на молочае прутьевидном (*Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., Euphorbiaceae), в почковых и цветочных галлах, 11.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки ярко-оранжево-красноватые, развиваются по 5–10 в овальных капсуловидных, гладких, светло-зеленых или красноватых округлых или удлинённых узких галлах, образующихся вместо цветков, плодов или вегетативных почек на разных частях растения (рис. 3 j, k). Галл тонкостенный, с цельными стенками без следов срастания листьев или частей цветка, часто изогнут в виде рожка, около 1 см длины. Внутри галла одна просторная камера. Вершина галла утончается в виде узкого отростка, который косо усечен на конце. За год развивается 1 поколение. Окукливание в почве. Встречается редко. В Дагестане данный вид отмечен на новом для него растении-хозяине *Euphorbia virgata*. В Европе вид отмечен на *Euphorbia cyparissias* L. и *E. boisieriana* (Woron.) Prokh. [12].

Распространение. Широко отмечен в Европе; Грузия, Алжир, Тунис. Россия: встречается в центре европейской части. Новый для фауны Кавказа и Дагестана. В литературе иногда приводится ошибочное представление о форме его галла в виде верхушечного конического, сложенного из плотно прижатых листьев [10, со ссылкой на рисунок капсуловидного галла].

Замечание. В Дагестане на *Euphorbia virgata* выявлен комплекс галлиц, которые часто образуют галлы на одном и том же растении или в одном местообитании: *Dasineura capsulae*, *Spurgia euphorbiae* (Vallot, 1827) и *Euphorbomyia loewii* (Mik, 1882). Иллюстрации их галлов вместе размещены на рис. 3 с-к.

**Dasineura rosae* (Bremi, 1847) – розанная листовая галлица

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 2,4 км южнее с. Верхний Джэнгутай, 42°65'20.71"N, 47°23'23.43.68"E, на шиповнике собачьем (*Rosa canina* L., Rosaceae), листовые галлы и личинки, 08.07.2023, вылет 20-31.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М.); Унцукульский район, 3 км. ЮВ с. Гимры, Гимринская

башня, 42°74'75.63"N, 46°87'43.86"E, сбор 07.07.2023 (Федотова З. А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг, в Европе развивается в листовых галлах на 17 видах шиповников [12]. Галлы в виде сложенного вдоль средней жилки листа. Наружная сторона листа оказывается внутри галла (рис. 3 а, b). Стенки галла снаружи с розоватыми и бордовыми пятнами, вдоль средней жилки слегка деформированы и расширены вокруг объемной личиночной камеры. Иногда галлы тонкие, волновидно изогнуты. Личинки розовато-оранжевые, развиваются по 3–15 в галле, выходят в почву на окукливание. Иногда в галлах одновременно живут белые личинки галлицы-инквилина *Macrolabis luceti* Kieffer, 1899, которые также окукливаются в почве. Оба вида развиваются в двух поколениях за год. Встречается редко. Инквилин отмечен в галлах, собранных близ с. Верхний Джэнгутай.

Распространение. Широко распространен в Палеарктике [14; 15]. Иммигрант из Европы в Северную Америку; Северная Африка; Казахстан [9]. Россия: центр европейской части, Нижнее и Среднее Поволжье, Крым, Предкавказье, Средний Урал, Западная Сибирь, Южное Приморье [6; 8; 10; 17]. Панпалеарктический. Новый для фауны Дагестана.

Dasineura trifolii (Löw, 1874)

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчи ворота, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, на клевере гибридном (*Trifolium hybridum* L., Fabaceae), листовые галлы и личинки, 08.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки оранжевые, развиваются по 1–5 в листовых галлах, свернутых пополам (рис. 2 g, h). Вдоль средней жилки образуется слабо вздутый, слегка обесцвеченный галл, края которого плотно сжаты здоровыми, плотно примыкающими друг к другу, половинками листа. Личинки выходят в почву и окукливаются в белых коконах. За год развивается 2–3 поколения. Окукливание зимующего поколения происходит весной. Встречается редко. В Европе отмечен на 8 видах клевера [12], а также на *Trifolium canescens* Willd. [1]. В России встречается на 5 видах, в том числе на *Trifolium hybridum* [10].

Распространение. Широко встречается в Палеарктике, иммигрант в США. В России почти повсеместен в европейской части, найден на Среднем Урале [10]. Впервые отмечен для фауны Дагестана.

*Род *Geocrypta* Kieffer, 1913

**Geocrypta galii* (Loew, 1850) – подмаренниковая галлица

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчи ворота, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, (на подмареннике желтом *Galium verum* L.), стеблевые и почковые галлы, 08.07.2023 (Федотова З.А., Мухтарова Г.М.).

Экология. Узкий олигофаг, развивается в стеблевых галлах *Galium uliginosum* L., *G. mollugo* L., *G. verum*. Личинки светло-оранжевые, развиваются по 1–5 в белых губчатых галлах, часто с розоватыми пятнами. Галлы образуются на верхушке стебля, в основании листьев или в соцветиях. Галлы сочные, толстостенные, с широкими личиночными камерами, проходящими внутрь стебля, которые растрескиваются

лопастями перед выходом личинки. Окукливание в почве в белых коконах. За год развивается 2 поколения, окукливание личинок зимующего поколения происходит весной. Встречается часто.

Распространение. Широкое в Палеарктике, в т. ч. Литва, Латвия, Украина, Казахстан и Россия: Нижнее и Среднее Поволжье, Приморский край [6; 8–10; 14]. Новый для Дагестана. Панпалеарктический.

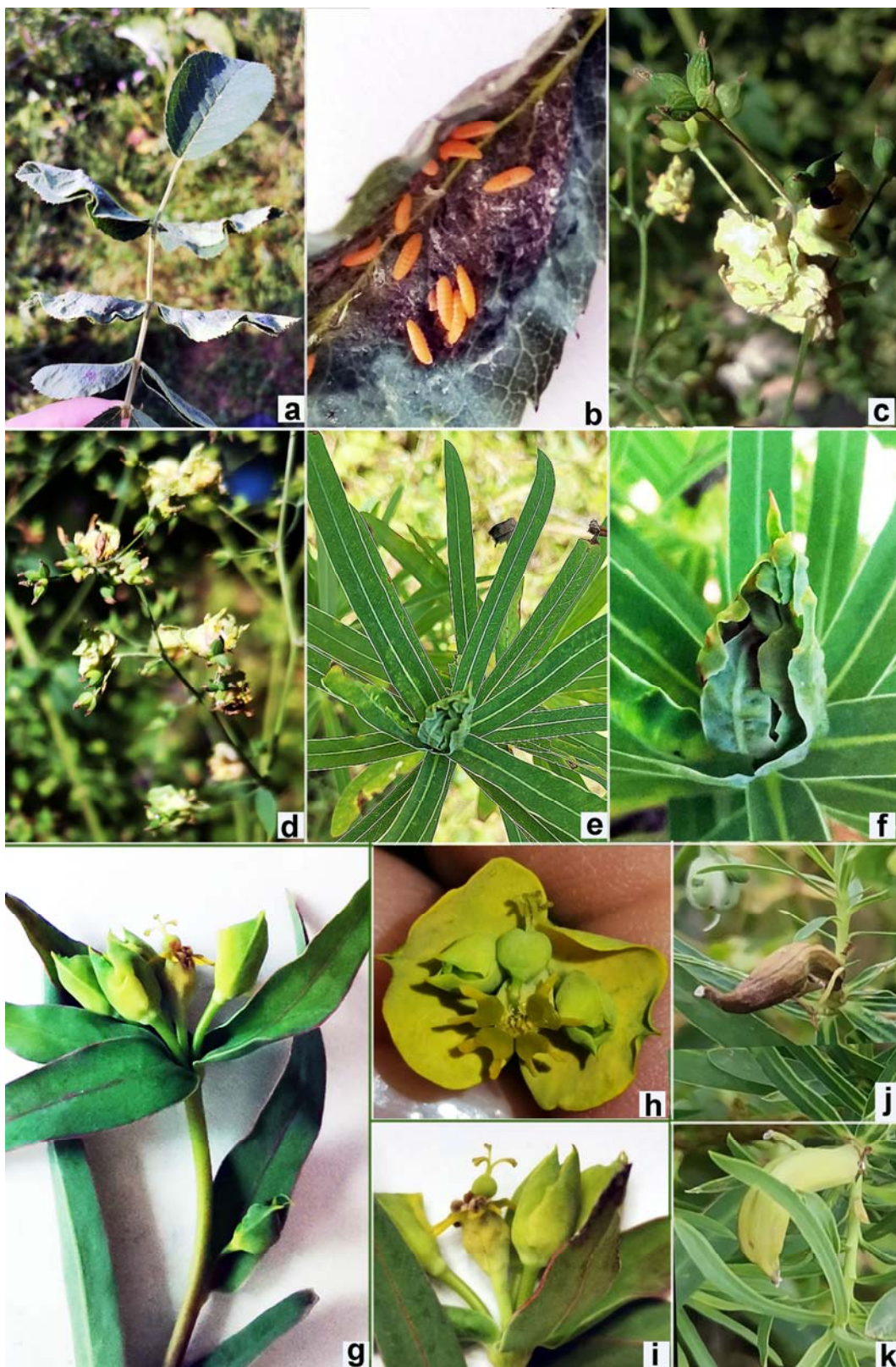


Рисунок 3. Листовые и цветочные галлы галлиц, найденных в Дагестане: а, b – *Dasineura rosae* на *Rosa canina*; с, d – *Jaapiella thalictri* на *Thalictrum minus*; е, f – *Spurgia seguierianae*; g, h, i – *Euphorbomyia loewii* и j, k – *Dasineura capsulae* на *Euphorbia virgata*

Figure 3. Leaf and flower galls of gall midges found in Dagestan: a, b – *Dasineura rosae* on *Rosa canina*; c, d – *Jaapiella thalictri* on *Thalictrum minus*; e, f – *Spurgia seguierianae*; g, h, i – *Euphorbomyia loewii* and j, k – *Dasineura capsulae* on *Euphorbia virgata*

Род *Jaapiella* Rübsaamen, 1915***Jaapiella inulicola* Fedotova, 1993**

Материал. Дагестан. Ахтынский р-он, 0,5 км СВ от центра с. Гдынк, 41°46'24.11"N, 47°66'19.96"E, 1400 м над ур. м, на пентанеме шероховатой (*Pentanema asperum* (Poir.) G.V. Boiko et Korniy, Asteraceae), личинки в корзинках, 13.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки розовые, развиваются в корзинках между частями цветков, близ донца. Повреждения корзинок снаружи почти не видны. Окукливание в почве в белых коконах. За год развивается 2 поколения, окукливание личинок зимующего поколения происходит весной. Семена в корзинках в местах питания личинок чернеют и остаются неразвитыми. Встречается часто. Ранее вид был известен только на пентанеме иволистной (*Pentanema salicinum* D. Gut. Larr et al.) (syn. *Inula salicina* L.). В Дагестане обнаружен на новом для него растении-хозяине *Pentanema asperum*.

Распространение. Описан из Казахстана. Европа: Дания, Швеция, Норвегия [14; 15]. Новый вид для фауны России и Дагестана.

****Jaapiella schmidtii* (Rübsaamen, 1912) – яапиелла Шмидта**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, на подорожнике Урвилла (*Plantago urvillei* Oriz, Plantaginaceae), цветочные и плодовые галлы, 08.07.2023, вылет 23-31.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М.); Ахтынский район, 0,5 км СВ от центра с. Гдынк, 41°46'24.11"N, 47°66'19.96"E, 13.07.2023, 1400 м над ур. м, вылет 29.07-5.08 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Оранжевые личинки развиваются в соцветиях и соплодиях 5 видов подорожников [10; 12]. Повреждения соцветий обычно не видны снаружи. Плод слегка увеличен. Личинки питаются на поверхности плода под пленкой, готовы к окукливанию в то время, когда средняя часть соцветия ещё находится в фазе цветения. Окукливаются в галле, часть личинок – в почве. Фаза куколки продолжается 8–12 дней. За год развивается 2–3 поколения, личинки зимующего поколения уходят в почву, окукливаются весной. Встречается на залежах, вдоль дорог. Часто. В Европе вид отмечен на 5 видах рода *Plantago* L. [12], в России – на 3, в том числе на *P. urvillei* приводится только для России [10].

Распространение. Широко встречается в Европе, в т. ч. Украина, Армения. Россия: центр европейской части [8; 10; 14; 15]. Новый для Дагестана.

****Jaapiella thalictri* (Rübsaamen, 1895)**

Материал. Дагестан, Сергокалинский р-он, западная окраина с. Ванашиахи, родник, 42°40'17.44"N, 47°60'17.44"E, на василистнике малом (*Thalictrum minus* L., Ranunculaceae), в почковых и цветочных галлах, 15.07, вылет 2.08.2024 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Узкий олигофаг. Красные личинки развиваются в беловатых вздутых почковидных галлах, возникающих на верхушках побегов в соцветиях вместо цветков (рис. 3 с, d). Листочки галла белые, утолщенные, губчатой консистенции, образуют рыхлые розетки, отличающиеся по форме и размерам (4–10 мм). Личинки развиваются между створками

галла, где окукливаются в белом коконе, у зимующего поколения – в почве. За год развивается 2 поколения. Встречается редко.

Распространение. Германия, Среднее Поволжье [8], Казахстан [9]. Новый для Дагестана. Европейскосибирский.

****Jaapiella volgensis* Fedotova, 2008**

Материал. Дагестан, Шамильский р-он, 600 м ЮЗ с. Гоор, Башни Гоор, 42°43'00.37"N, 46°56'49.62"E, на лобазнике обыкновенном (*Filipendula vulgaris* Moench, Rosaceae), цветочные галлы, 07.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Монофаг. Личинки белые или светло-розовые, взрослые – оранжевые, развиваются в сильно вздутых цветках, 6–8 мм в диаметре. Галлы белые с розоватыми пятнами или розовые, округлые или слегка сжатые дорсо-вентрально. Личинки окукливаются в почве, зимующего поколения – весной. Фаза куколки продолжается 11–13 дней. За год развивается 2 поколения. Встречается редко.

Распространение. Россия: описан из Среднего Поволжья, Самарская обл., 30 км ЮВ г. Самара, близ пос. Усть-Кинельский, встречается в Жигулевском заповеднике, Жигулевские горы. Новый вид для Кавказа и Дагестана.

Род *Macrolabis* Kieffer, 1892***Macrolabis luceti* Kieffer, 1899**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 2,4 км южнее с. Верхний Джунгутай, 42°65'20.71"N, 47°23'23.43.68"E, на шиповнике собачьем (*Rosa canina* L., Rosaceae), листовые галлы, 08.07.2023, вылет 20-31.07 (Федотова З.А., Нахибашева Г.М.).

Экология. Узкий олигофаг, инквилин. Белые личинки развиваются в галлах *Dasineura rosae* (Bremi, 1847). Галл в виде сложенного вдоль средней жилки листа, хрящевидно утолщен, снаружи покрыт розоватыми и бледно-зелеными пятнами. Окукливание в почве, бивольтинный. Встречается редко.

Распространение. Широкое в Европе; Казахстан [9]. Россия: Среднее Поволжье [8]. Новый вид для Кавказа и Дагестана.

Род *Spurgia* Gagné, 1990****Spurgia euphorbiae* (Vallot, 1827)**

Материал. Дагестан, Сергокалинский район, западная окраина с. Ванашиахи, 42°40'19.57"N, 47°60'17.7"E, на молочае прутьевидном (*Euphorbia virgata* Waldst. et Kit., Euphorbiaceae), в почковых галлах, 15.07.2023 (Нахибашева Г.М., Бекшокова П.А.).

Экология. Узкий олигофаг. Личинки желтые, развиваются скоплениями в верхушечных луковичеобразных почковых галлах, которые могут быть плотными или рыхлыми, сложены из многих розеточных листьев (рис. 3 е, f). Соцветия не развиваются. Окукливание в галле в плотных пленчатых белых коконах. За год развивается 2 поколения. Зимовка личинок в почве в коконах, окукливание весной. Встречается редко. В Европе развивается на 15 видах *Euphorbia* [12], дополнительно в Армении – на *E. iberica* Boiss. [21].

Распространение. Широко встречается в Европе, иммигрант в Канаде и США в результате интродукции *Euphorbia esula* L. [1]. Россия: центр европейской части. Новый для фауны Дагестана.

Триба Oligotrophini Rübsaamen et Hedicke, 1925**Род *Euphorbomyia* Fedotova, 1994*****Euphorbomyia loewii* (Mik, 1882)**

Материал. Дагестан, Карабудахкентский район, близ пос. Гурбуки, 42°64'85.11"N, 47°57'83.55"E, на молочае прутьевидном *Euphorbia virgata*. (Waldst. & Kit.), личинки в цветках, 08.07.2023, вылет 15.07 (Мухтарова Г.М., Мухтаров М.А., Нахибашева Г.М.).

Экология. Монофаг. Личинки светло-оранжевые, развиваются по 3–8 в овальных или округлых рыхлых галлах, образующихся вместо цветков (рис. 3 г, h, i). Створки галла напоминают прицветники, сходящиеся вместе на его верхушке, и охватывающие единственную просторную личиночную камеру, в основании которой заметна деформированная недоразвитая завязь. По цвету галлы не отличаются от неповрежденных цветков и плодов. Иногда маленькие овальные галлы образуются из вегетативных боковых почек. За год развивается 2–3 поколения. Созревание галлов первого поколения наблюдается к концу мая, второго к концу июня, третьего – к середине июля. Окукливание в почве. Фаза куколки продолжается 9–25 дней. Встречается в массе. Данный вид впервые отмечен на *Euphorbia virgata*.

Распространение. Вид переописан из Западного Казахстана: Приаральские Каракумы, 65 км С-З. г. Новоказалинск; там же, близ г. Челкар [24]. Широко отмечен в Европе: Франция, Германия, Республики Чехия и Словакия, Австрия, Венгрия, Румыния, Болгария, Украина, Казахстан [9; 14]. Ранее этот вид был отмечен в Кумторкалинском районе, у подножия Бархана Сарыкум, на молочае Сегье (*Euphorbia seguieriana* Neck.).

Отряд Hemiptera Linnaeus, 1758**Подотряд Sternorrhyncha Amyot et Serville, 1843 –****Грудохоботные****Надсемейство Miroidea Chandler, 1957****Семейство Tingidae Laporte, 1832 – Кружевницы****Род *Copium* Thunberg, 1822*****Copium teucris* subsp. *teucris* (Host, 1788)**

Материал. Дагестан, г.о. Махачкала, Ленинский район, 10 км ЮЗ Махачкалы, 1,6 км С-З. с Талги, Талгинское ущ., 42°87'65.16"N, 47°44'17.79"E, на *Teucrium pollium* L. (Lamiaceae), цветочные и почковые галлы, 8.07.2023 (Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М.); Дагестан, Сергокалинский район, западная окраина с. Ванашимахи, 42°40'19.57"N, 47°60'17.7"E, 15.07.2023 (Нахибашева Г.М., Бекшокова П.А.).

Экология. Узкий олигофаг, отмечался нами в Дагестане ранее [4; 5] на *Teucrium canum* Fisch. et C.A. Mey, *T. chamaedrys* L и *T. polium*. Встречается в массе.

Распространение. Широко встречается в Западной Палеарктике, Северной Африке. Россия: север и северо-запад европейской части, Кавказ. В Дагестане найден в Дербентском, Кайтагском, Кумторкалинский районах [4; 5], впервые отмечен близ г. Махачкалы и в Сергокалинском районе.

Отряд Lepidoptera Linnaeus, 1758 - Чешуекрылые**Надсем. Gelechioidea Stainton, 1854****Сем. Coleophoridae Hübner, 1825 - Чехлоноски*****Род *Augasma* Herrich-Schäffer, 1853**

В отличие от большинства представителей чехликовых молей, гусеницы которых живут в чехликах, минируя листья растений, род *Augasma* относится к редкому среди чешуекрылых биологическому типу галообразователей [25]. Род включает 5 видов.

****Auagasma atraphaxidellum* Kuznetsov, 1957**

Материал. Дагестан, Буйнакский р-он, 10 км к северу от г. Буйнакск, гора Тепселитау, 42°55'19"N, 47°05'55"E, на курчавке дагестанской (*Atraphaxis daghestanica* (Lovelius) Lovelius, Polygonaceae), побеговые галлы, 15.09.2024 (Теймуров А.А.)

Экология. Узкий олигофаг, образующий галлы на вегетативных и генеративных побегах (рис 4 а, b). Гусеницы развиваются по одной в галлах, образующихся на побегах – сначала зеленоватых, затем темнеющих, коричневатых-серых. Галлы однокамерные, могут быть двух типов: крупные, сильно вздутые (7–15 мм в длину, 5–7 мм в ширину), сильно расширены в основании, к вершине постепенно сужаются и крючковидно изгибаются, или мелкие, тонкие, веретеновидные (8–12,5 мм в длину, 2–3 мм в ширину), со слабо изогнутой вершиной. Поверхность галла деревянистая, гладкая или слабо ребристая, стенки галла тонкие, но прочные. Гусеница зимует в галле в пленчато-волокнистом коконе, заранее прогрызает отверстие в стенке галла для выхода бабочки, окукливание весной, в галле. Одно поколение в году. Вид строго приурочен к горно-пустынным стациям. Ранее был известен только на 3 видах курчавки (*Atraphaxis replicata* Lam., *A. spinosa* L., *A. virgata* (Regel) Krasn.) [25–27]. Новое для вида растение-хозяин *A. daghestanica* – эндемик Восточного Кавказа.

Распространение. Описан по материалу из Туркмении (Западный Копетдаг, близ пос. Кара-Кала), Армении (Ереван), Казахстана (Каратау, Терскей, Заилийский, Кунгей и Киргизский Алатау, бассейн р. Или), Киргизии (близ г. Фрунзе, ныне – Бишкек) [25; 28], Румынии [29]; Россия: Калмыкия, Астраханская область [27]. Впервые отмечен для фауны Дагестана.

Отряд Hymenoptera Linnaeus, 1758 –**Перепончатокрылые****Подотряд Apocrita Gerstaecker, 1867****Надсемейство Cynipoidea Latreille, 1802****Семейство Cynipidae Latreille, 1802 – Орехотворки*****Род *Aulacidea* Ashmead, 1897******Aulacidea hieracii* (Bouché, 1834)**

Материал. Дагестан, Талгинский район, близ пос. Талги, 43°00'00.5692"N; 46°43'41.1399"E, на ястребиночке (*Pilosella* sp., Asteraceae), стеблевые галлы, 24.06.2024 (Теймуров А.А.).

Экология. Широкий олигофаг. Белые личинки развиваются в стеблях, в крупных до 3 см удлинённых или округлых сильно вздутых галлах неправильной формы, которые обычно возникают на верхушках побегов (рис. 4 с, d, e). Часть растения над галлом обычно сильно угнетена. Галл может быть гладким или покрытым торчащими белыми волосками, содержит несколько белых личинок, каждая находится в своей ячейке. Моновольтинный, зимовка личинок и окукливание в галле. Окукливание происходит весной. В Европе данный вид повреждает 15 видов растений, принадлежащих к роду ястребинка (*Hieracium* L.) и *Schlagintweitia intybacea* (All.) Griseb.) [12].

Распространение. Широко встречается в Европе, Казахстан, Монголия и Япония. В России: север, центр, восток европейской части, Северный Кавказ, Крым,

Урал, Восточная и Западная Сибирь, Дальний Восток [30]. Понпалеарктический.



Рисунок 4. Стеблевые и листовые галлы насекомых (Lepidoptera, Hymenoptera) и клещей (Eriophyidae), найденных в Дагестане: а, б – *Auagasma atraphaxidellum* на *Atraphaxis daghestanica* (Coleophoridae); с, d, е – *Aulacidea hieracii* (Cynipidae) на *Pilosella* sp.; f, g, h, i – *Diastrophus rubi* (Cynipidae) на *Rubus caucasicus*

Figure 4. Stem and leaf galls of insects (Lepidoptera, Hymenoptera) and mites (Eriophyidae) found in Dagestan: а, b – *Auagasma atraphaxidellum* on *Atraphaxis daghestanica* (Coleophoridae); c, d, e – *Aulacidea hieracii* (Cynipidae) on *Pilosella* sp.; f, g, h, i – *Diastrophus rubi* (Cynipidae) on *Rubus caucasicus*

Род *Diastrophus* Hartig, 1840****Diastrophus rubi* (Bouché, 1834)**

Материал. Дагестан, Казбековский район, 1,5 км западнее с. Гертма, 43°00'00.5692"N, 46°43'41.1399"E, на ежевике кавказской (*Rubus caucasicus* Focke), стеблевые галлы, 25.08.2024 (Теймуров А.А.).

Экология. Узкий олигофаг. Белые личинки развиваются в крупных одревесневших длинных равномерно вздутых галлах на зеленых однолетних стеблях ежевики (рис. 4 f, g, h, i). Длина галла 2–15 см, ширина 1 см, они часто изогнуты и вызывают изгиб стебля. Внутри галла плотно друг к другу расположены личиночные камеры, в которых развивается по одной белой личинке. Генерация одногодичная, зимуют личинки. Взрослые особи появляются следующей весной. В Европе данный вид повреждает 8 видов *Rubus*, в галлах отмечается до 200 личинок [12]. В Дагестане выявлен на новом для данного вида орехотворки растении-хозяине – *Rubus caucasicus*, который является восточно- и западнокавказским эндемиком и представителем третичных реликтов.

Распространение. Широко встречается в Европе: Австрия, Дания, Франция, Германия, Великобритания, Венгрия, Испания и Швеция; Израиль. Россия: север, центр, восток и юг европейской части, Северный Кавказ и Крым [30]. Новый для фауны Дагестана.

Класс Arachnida – Паукообразные**Подкласс Acari Leach, 1817 – Клещи****Надотряд Acariformes Zakhvatkin, 1952 –****Акариформные клещи****Отряд Trombidiformes Reuter, 1909 –****Тромбидиформные клещи****Подотряд Prostigmata Kramer, 1877****Семейство Eriophyidae Nalepa, 1898 – Галловые четырехногие клещи****Подсемейство Eriophyinae Nalepa, 1898****Триба Aceriini Amrine et Stasny, 1994****Род *Aceria* Keifer, 1944******Aceria galiobia* (Canestrini, 1891)**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, близ с. Кодар, перед перевалом Волчьих ворот, 42°60'31.8"N, 47°23'24.24"E, на подмареннике желтом (*Galium verum* L., Rubiaceae), 08.07.2023 (Федотова З.А., Каплина А.В.).

Экология. Монофаг. Личинки оранжевые, развивается в репчатых, конических, иногда неправильной формы галлах, которые всегда имеют заостренную вершину. Эти галлы обычны в соцветиях, на верхушечных и боковых почках подмаренников (*Galium mollugo* L., *G. verum* L., Rubiaceae) (рис. 1 г). Снаружи галлы гладкие, светло-зеленые, иногда с продольными бороздками, 6–9 мм длины, 4–6 мм ширины. Изнутри галл заполнен сплошной губчатой массой, в которой развиваются клещи. Личинки галлиц-хищников *Arthrocnodax galiobiae* в массе встречаются вместе с клещами, окукливаются в почве и галлах. За год развивается 2–3 поколения. Зимуют в почве, окукливаются весной. Фаза куколки продолжается 12–14 дней. Встречается часто.

Распространение. Широко встречается в Европе; Казахстан. Россия: европейская часть. Новый вид для фауны Кавказа и Дагестана.

Триба Eriophyini Nalepa, 1898**Род *Eriophyes* von Siebold, 1851*****Eriophyes pyri* (Pagenstecher, 1857) – грушевый галловый клещ**

Материал. Дагестан, Буйнакский район, 9 км севернее г. Буйнакск, 42°54'45.1649"N, 47°05'05.5557"E, на груше иволистной (*Pyrus salicifolia* Pall., Rosaceae), листовые галлы, 21.05.2024 (Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Теймуров А.А.).

Экология. Широкий олигофаг, вызывает образование на верхней стороне листа маленьких округлых слабо вздутых бляшек длиной до 2–4 мм, которые со временем сливаются, а затем чернеют (рис. 4 j, k). Клещи живут внутри аномально рыхлой губчатой паренхимы. Галлы однокамерные, гладкие или шершавые светло-зеленые с коричневатыми стрихами. Клещи развиваются в 2–3 генерациях, зимуют под чешуйками почек. В Грузии способен давать до 5 поколений за год. В Европе отмечен на 21 виде родов деревьев и кустарников из 7 родов, принадлежащих к семейству розоцветных [12]. Вызывает массовое повреждение листьев. Груша иволистная (*Pyrus salicifolia*), произрастающая в естественных местообитаниях в Дагестане, является эндемиком Кавказа. Впервые приводится как растение-хозяин для *Eriophyes pyri*.

Распространение. Космополит, встречается на всех континентах, где произрастает груша. Встречается в Северной, Средней и Западной Европе, в Болгарии, Италии; Малой Азии, Северной Америке, Северной и Южной Африке, Австралии; почти во всей европейской части б. СССР (Украина, Молдова, Беларусь), на Кавказе (в Грузии, Азербайджане, Армении), в Казахстане, Средней Азии, Сибири и Алтайском крае. В России встречается очагами, наиболее часто в Центральном и Центрально-Черноземном районах [31]. В Дагестане отмечен повсеместно в Кизилюртовском районе [32].

Работа по изучению галлиц и других галлообразователей Дагестана, принадлежащих к отрядам насекомых (Hemiptera, Lepidoptera, Hymenoptera) и галловым четырехногим клещам (Eriophyidae), проводилась нами в 2021–2023 г. в различных районах Дагестана: Ахтынском, Буйнакском, Дербентском, Карабудахтинском, Сергокалинском и Талгинском. Из некоторых районов известны только отдельные находки видов галлообразователей. По фауне галлиц Дербентского района было проведено специальное исследование, включающее изучение трофических связей [33].

По нашим наблюдениям и сборам галлов, наибольшее разнообразие видов представлено галлицами [4; 5; 33]. Галлы большинства видов других галлообразователей, приведенных в данном и предыдущем сообщениях [5], были обнаружены вместе с галлами галлиц на растениях, относящихся к одному или нескольким общим видам. Часто на этих растениях образуются их общие комплексы. Нахождение галлов, принадлежащих галлицам, является индикатором возможного присутствия на этих растениях галлов других видов галлиц и иных галлообразователей, принадлежащих к разнообразным систематическим группам.

Наиболее разнообразные по составу комплексы галлиц обнаружены на растениях из самых крупных семейств, что ранее также отмечалось в результате

анализа фаун галлиц других регионов [8; 9]. Учитывая данные по трём годам исследований, было выявлено, что среди растений-хозяев галлиц Дагестана доминируют представители семейств Asteraceae, Fabaceae, Lamiaceae. В таблице 1 показаны дополнительные сведения по сборам, не включенным в

предыдущие сообщения [4; 5], но обсуждаемые в данной статье. Здесь впервые приводятся сведения о 4 видах галлиц и 1 виде Eriophyidae, встречающихся на *Galium verum*. Эти виды встречаются одновременно, часто на одном или соседних растениях.

Таблица 1. Дополнение для фауны галлообразователей Дагестана и расположение галлов на их растениях-хозяевах
Table 1. Supplement for the fauna of gall-formers of Dagestan and the arrangement of galls on their host plants

Семейство растения Family of plants	Растение-хозяин Plant-host	Виды галлиц и других галлообразователей Species of gall midges and other gall-formers
Adoxaceae	<i>Sambucus ebulus</i>	<i>Placochela nigripes</i> Ц
Amaranthaceae	<i>Salsola ericoides</i> <i>Bassia prostrata</i>	<i>Asiodiplosis</i> sp. П <i>Izeniola potanini</i> Л, С, П
Apiacea	<i>Ferula calcarea</i>	<i>Lasioptera</i> sp. С
Asteraceae	<i>Achillea arabica</i> <i>Pentanema asperum</i> <i>Pilosella</i> sp.	<i>Contarinia achilleae</i> Ц <i>Ozirhincus millefolii</i> Пл <i>Jaapiella inulicola</i> Ц <i>Aulacidea hieracii</i> (Cynipidae) С
Boraginaceae	<i>Echium vulgare</i>	<i>Asphondylia echii</i> Ц
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia virgata</i>	<i>Spurgia euphorbiae</i> П; <i>Euphorbomyia loewii</i> Ц
Fabaceae	<i>Glycyrrhiza uralensis</i> <i>Vicia cracca</i> <i>Onobrychis</i> sp. <i>Trifolium campestre</i> <i>T. hybridum</i>	<i>Mycodiplosis glycyrrhizae</i> Л <i>Contarinia cracca</i> Ц <i>C. onobrychidis</i> Ц <i>Dasineura axillaris</i> П <i>D. trifolii</i> Л
Lamiaceae	<i>Mentha</i> sp. <i>Salvia nemorosa</i> subsp. <i>pseudosylvestris</i> <i>Teucrium canum</i> , <i>T. chamaedrys</i> , <i>T. polium</i> <i>Ziziphora serpyllacea</i>	<i>Asphondylia menthae</i> Ц <i>A. salviaflorae</i> Ц <i>Copium teucrii</i> subsp. <i>teucrii</i> (Tingidae) Ц, П <i>Asphondylia ziziphorae</i> Ц
Plantaginaceae	<i>Plantago urvillei</i>	<i>Jaapiella schmidtii</i> Ц, Пл
Polygonaceae	<i>Atraphaxis daghestanica</i>	<i>Auagasma atraphaxidellum</i> (Coleophoridae) П, С
Ranunculaceae	<i>Thalictrum minus</i>	<i>J. thalictri</i> Ц, П
Rosaceae	<i>Filipendula vulgaris</i> <i>Pyrus salicifolia</i> <i>Rosa canina</i> <i>Rubus caucasicus</i>	<i>J. volgensis</i> Ц <i>Eriophyes pyri</i> (Eriophyidae) Л <i>Dasineura rosae</i> , <i>Macrolabis luceti</i> Л <i>Diastrophus rubi</i> (Cynipidae) С,
Rubiaceae	<i>Galium verum</i>	<i>Arthrocnodax galiobiae</i> Ц, П; <i>Schizomyia galiorum</i> Ц; <i>Contarinia perplicata</i> Ц; <i>Geocrypta galii</i> С, П; <i>Aceria galiobia</i> (Eriophyidae) Ц, П
Vсero: 13	28 видов из 25 родов	33 вида из 22 родов
Total: 13	28 species from 25 genera	33 species from 22 genera
В т.ч. для галлиц: 12	23 вида из 21 рода	27 видов из 16 родов
Including for galls: 12	23 species from 21 genera	27 species from 16 genera

Примечание: Типы галлов: Л – листовые, П – почковые, Пл – плодовые, С – стеблевые, Ц – цветочные

Note: Types of galls: Л – leafy, П – bud, Пл – fruit or seed, С – stem, Ц – flower

В данном сообщении приводятся дополнительные сведения о нахождении в Дагестане 33 видов галлообразователей из 22 родов, из которых 27 видов из 16 родов относятся к галлицам. Они повреждают 23 вида растений, принадлежащих к 21 роду из 12 семейств. Всего выявлено дополнительно по сравнению с предыдущими исследованиями [4; 5] 28 видов растений из 25 родов и 13 семейств, на которых образуются разнообразные галлы, которые отличаются по форме и расположению на растении. Они принадлежат к разным систематическим группам галлообразователей, среди которых приведенные в данной статье насекомые из семейств Tingidae (Hemiptera), Coleophoridae (Lepidoptera), Cynipidae (Hymenoptera), и клещи Eriophyidae (Acariformes).

Второе место по разнообразию видов среди галлообразователей занимают Eriophyidae. Новый для Дагестана *Aceria galiobia*, развивающийся на *Galium verum*, дополняет список видов [5], включающий ныне 8 видов из 5 родов, которые предпочитают растения семейства Lamiaceae.

В специфических многокамерных стеблевых галлах на *Pilosella* sp. (Asteraceae) и *Rubus caucasicus* (Rosaceae) были обнаружены орехотворки (табл. 1), которые также оказались новыми для Дагестана. По данным, опубликованным во втором сообщении [5], орехотворки по видовому разнообразию галлообразователей занимают 3-е место. В настоящее время в Дагестане обнаружено 7 видов орехотворок из 5 родов, которые доминируют на растениях семейства Rosaceae и

Fagaceae. Впервые в Дагестане найдена галлообразующая чехлооноски – *Auagasma atraphaxidellum* (Coleophoridae), развивающаяся на курчавке дагестанской (*Atraphaxis daghestanica*, Polygonaceae) в стеблевых и почковых галлах. В Дагестане мы отмечали и другие галлы, образованные чешуекрылыми, но эти данные пока не обработаны.

Наибольшее разнообразие комплексов галлов принадлежит галлицам, которые представлены видами из одного или нескольких родов и повреждают разные органы растений [5]. Наибольшее разнообразие комплексов галлиц обнаружено в зоне пустынь. Они в массе поражают здесь почти все эдификаторы растительного покрова. Среди них *Artemisia austriaca* (3 вида галлиц из 3 родов), *Bassia prostrata* (3 вида из 2 родов), все виды *Salsola*, каждый из которых имеет специфический комплекс галлиц, характерный именно для данного вида растения. В предгорьях и горах галлообразователи предпочитают кустарники из семейства Rosaceae. Например, *Spiraea*, на которой выявлены галлы 5 видов галлиц, и *Rosa* – по 2 вида галлиц и орехотворок [5].

Ранее мы отмечали, что на разных видах растений встречаются комплексы галлообразователей, которые относятся к обычно всегда соседствующим систематическим группам. Разнообразие комплексов не велико, но они предпочитают развиваться на одних и тех же общих видах растений, хотя относятся к неродственным систематическим группам из разных отрядов. В Дагестане такую общую группу комплексов составляют галлицы, орехотворки, псиллиды и клещи, которые вместе встречаются на тамариске, саксауле, дубе, иве и тополе. Причем все виды галлообразователей являются монофагами или узкими олигофагами по отношению к своему растению-хозяину. Возможно, анализ таких примеров поможет найти специфические пути адаптации галлообразователей к химизму растений, к которому они пришли самостоятельно или благодаря общим биологическим механизмам, присущим фитофагам в целом. У галлиц, развивающихся на шиповниках, специфичность по отношению к растению-хозяину выражена слабее, так как их виды относятся к крупным, родам (*Dasineura*, *Macrolabis*, *Contarinia*), которые не являются специфическими по отношению к роду растения-хозяина. Напротив, орехотворки представлены видами из рода *Diplolepis*, развивающимися преимущественно на шиповниках. Данный пример свидетельствует об индивидуальном пути адаптации галлообразователя к своему растению-хозяину.

Большой интерес представляют находки галлов на редких и эндемичных растениях флоры Кавказа, поскольку галлообразователи, являясь монофагами и узкими олигофагами в своем развитии очень сильно зависят от возможности найти свое кормовое растение. Сохранение вида в природе зависит от состояния и условий произрастания их растений-хозяев. Прежде всего, эндемичных и редких, нуждающихся в охране в их природных популяциях.

В наших сборах оказались виды галлообразователей, которые были обнаружены впервые на эндемиках Кавказа – *Rubus caucasicus*, на которой была обнаружена орехотворка, *Atraphaxis daghestanica* – новое растение-хозяин для галлообразующей чехлооноски, а также *Ferula calcarea*, на которой найден ещё неописанный вид галлицы *Lasioptera* sp. Грушевый

клев также отмечен на эндемике Кавказа *Pyrus salicifolia*. Впервые в Дагестане были выявлены новые растения-хозяева для галлиц узких олигофагов: *Trifolium campestre* и *Euphorbia virgata*, на которых данные виды ранее не встречались.

В настоящее время следует оценивать состояние изученности галлиц и других галлообразователей в Дагестане как очень слабое. Также в связи большим видовым разнообразием галлиц на сопредельных территориях, значительным хозяйственным значением их растений-хозяев (лесных, полевых и декоративных культур), в настоящее время представление о их вредоносности сильно занижено. В комплексах галлообразователей, освоивших растение, помимо фитофагов, присутствуют хищники, мицетофаги и паразитические перепончатокрылые, которые являются представителями устойчивых многолетних биоценозов. Особенности формирования этих комплексов и их последующее развитие на общем растении остаются неизученными.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Фауна галлиц и других галлообразователей в Дагестане изучена недостаточно. Хозяйственное значение галлиц, существенно повреждающих лесные, сельскохозяйственные, декоративные растения, остаётся недооцененным. Изучение видового разнообразия насекомых и клещей, участвующих в образовании комплексов галлообразователей на общих растениях-хозяевах, поможет решить вопросы санитарного состояния леса, необходимого при создании охраняемых территорий и парковых зон. Дополнительные исследования по изучению фауны галлообразователей, развивающихся на редких и эндемичных растениях кавказской флоры, перспективны для изучения эволюционных связей между ними в связи с вопросами видообразования и особенностями формирования галлов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Авторы искренне признательны М.А. Мухтарову, С.М. Нахиташеву, К.С. Бекшокову и П.А. Бекшковой за организацию полевых работ и помощь в сборе материала (г. Махачкала), А.М. Мухтаровой за помощь по картированию мест сборов (г. Москва) и А.В. Каплиной (г. Санкт-Петербург) за постоянное участие в сборе галлов и выведении имаго.

ACKNOWLEDGMENT

The authors are sincerely grateful to M.A. Mukhtarov, S.M. Nakhitashev, K.S. Bekshokov and P.A. Bekshokova for organising field work and assistance in collecting material (Makhachkala), A.M. Mukhtarova for assistance in mapping collection sites (Moscow) and A.V. Kaplina (St. Petersburg) for her widespread participation 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. Copyright 2021. P. 1–813.
https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/80420580/Gagne_Jaschhof_2021_World_Cat_5th_Ed.pdf (дата обращения 30.09.2024).

2. Белов Д.А. Роль дендрофильных членистоногих в городских экосистемах // Лесной вестник. 2013. N 6. С. 31–37.
3. Ширияева Н.В. Членистоногие лесных насаждений Северного Кавказа и управление их численностью. Сочи, 2004. 253 с.
4. 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
5. Федотова З.А., Нахибашева Г.М., Мухтарова Г.М., Бекшоков К.С., Гасангаджиева А.Г. К изучению комплексов галлообразующих насекомых и клещей фауны Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2023. Т.18. N 3. С. 8–27. DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-8-27
6. Аникин В.В. Насекомые-галлообразователи Нижнего Поволжья и галлогенез растений // Бюллетень Самарская Лука. 2001. N 11. С. 262–271.
7. Федотова З.А. Формирование комплексов галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) при их совместном развитии в галлах // Труды Ставропольского отделения Русского энтомологического общества. Ставрополь: Параграф, 2020. Вып. 16. С. 25–33.
8. Федотова З.А. К фауне галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) Среднего Поволжья. Бюллетень Самарская Лука. 1999. N 9–10. С. 61–82.
9. Федотова З.А. Галлицы-фитофаги (Diptera, Cecidomyiidae) пустынь и гор Казахстана: морфология, биология, распространение, филогения и систематика. Самара: Самарская ГСХА, 2000. 803 с.
10. 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. Двукрылые. Киев: Наукова думка, 1989. 168 с.
11. Федотова З.А. Обзор палеарктических галлиц рода *Asphondylia* (Diptera, Cecidomyiidae) с описанием новых видов из Среднего Поволжья // Зоологический журнал. 2003. Т. 82. N 8. С. 972–985.
12. Ellis W.N. Leafminers and plant galls of Europe. Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi. 2022, Amsterdam, The Netherlands. URL: <https://bladmineers.nl> (дата доступа 21.07.2022).
13. Tokuda M., Harris K M, Yukawa J. Morphological features and molecular phylogeny of *Placochela* Rübsaamen (Diptera: Cecidomyiidae) with implications for taxonomy and host specificity // Entomological Science. 2005. N 8. P. 419–427. DOI: 10.1111/j.1479-8298.2005.00141.x
14. Skuhravá M. Skuhravý V. The gall midges of Europe. KNNV Publishing, 2021. 424 p.
15. Elven H., Haarder S., Sørlibråten O., Starholm T., Hansen L.O., Fjellberg A., Fedotova Z. New records of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from Norway // Norwegian Journal of Entomology. 2024. V. 71. N 8–94.
16. Bruun H.N. Additions to the gall midge fauna of Denmark (Diptera: Cecidomyiidae) // Entomologiske Meddelelser. 2020 (2019). V. 87. N 1–2. P. 41–54.
17. 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. N 200. С. 16–26.
18. Skuhravá M., Karimpour Y., Sadeghi H., Ali Gol, Joghtaie M. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Iran – annotated list and zoogeographical analysis // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2014. V. 78. P. 269–301.
19. Мирумян Л.С. Новый вид галлиц *Halodiplosis araratica* sp. n. (Diptera, Cecidomyiidae) на солянке вересковидной (*Salsola ericoides* Bieb.) // Доклады АН Армянской ССР. 1991. Т. 92. N 1. С. 45–48.
20. Dorchin N., Shachar E., Friedman A.L.L., Bronstein O. Reclassification of gall midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiini) from Amaranthaceae, with description of ten new species based on an integrative taxonomic study // Insects. 2021. V.12. N 12. P. 1126 (1–51 p.). <https://doi.org/10.3390/insects12121126>
21. Mirumjan L.S. Phytophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia // Acta societatis zoologicae bohemoslovacaе. 2011. V. 75. P. 87–106.
22. Федотова З.А. Галлицы (Diptera, Cecidomyiidae), повреждающие солодку (*Glycyrrhiza glabra* L., *G. uralensis* Fisch.) в Казахстане // Вестник сельскохозяйственной науки Казахстана. 1985. N 9. С. 36–41.
23. Федотова З.А. Обзор галлиц (Diptera, Cecidomyiidae), развивающихся на мареновых (Rubiaceae), с описанием новых видов из Казахстана. Сообщение 2 // Зоологический журнал. 1997. N 3. С. 326–340.
24. Федотова З.А. Галлицы (Diptera, Cecidomyiidae), повреждающие молочаи (*Euphorbia* spp.) в Казахстане // Энтомологическое обозрение. 1994. Т. 73. Вып. 2. С. 447–464.
25. Кузнецов В.И. Два новых вида галлообразующих молей (Lepidoptera, Microheterocera), вредящих кустарникам в Армении // Доклады академии наук Армянской ССР. 1957. Т. 25. N 1. С. 43–48.
26. Фалькович М.И. Пищевые связи чехлоносков (Lepidoptera, Coleophoridae). Сообщение 3 // Энтомологическое обозрение. 2006. Т. 85. N 2. С. 289–312.
27. Аникин В.В. Пищевые связи молей-чехлоносков (Lepidoptera, Coleophoridae) в семействе Гречишные (Polygonaceae) на территории Волго-Уральского региона // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2016. Т. 14. N 2. С. 31–34.
28. Vives Moreno A. Catalogo mundial sistematico y de distribucion de la famiha Coleophoridae Hübner [1825] (Insecta: Lepidoptera) // Boletín de Sanidad Vegetal – Plagas. Fuera de Serie. 1988. N 12. 196 p.
29. Rákossy L., Goia, M. Addenda und Corrigenda zu dem Verzeichnis Rumäniens / Addenda et Corrigenda la Catalogul Lepidopterelor României // Entomologica Romanica. 2007. N 11. P. 69–79.
30. Белокобыльский С.А., Самарцев К.Г., Ильинская А.С. (Ред.). Аннотированный каталог перепончатокрылых насекомых России. Том II, Наездники-паразитоиды (Апocrита: Parasitica) // Труды Зоологического института РАН. 2019. Вып. 323 (Приложение 8). 594 с. DOI: 10.31610/trudyzin/2019.supl.8.5
31. Малыш Ю.М., Фролов А.Н. Вредители сельскохозяйственных культур *Eriophyes pyri* Pagenstecher, 1857. Грушевый галловый клещ. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения. Проект 2003–2009 г. URL: https://agroAtlas.ru/ru/content/pests/Eriophyes_pyri/ (дата обращения: 9.07.2024)

32. Кизилюртовский район: Грушевый галловый клещ. Доморост. URL: <https://old.domorost.ru/maps/country/rossiya/region/dagestan/district/kizilyurtovskij-rajon/type/pest/slug/eriphyes-pyri-pagenstecher-1857> (дата обращения 9.07.2024).

33. Федотова З.А., Нахиташева Г.М., Мухтарова Г.М., Ханмагомедов Х.М. Материалы к познанию галлиц (Diptera, Cecidomyiidae) Дербентского района Дагестана // Материалы XXV Международной научной конференции с элементами школы для молодых ученых «Влияние изменения климата на биологическое разнообразие и распространение инфекций в Черноморско-Каспийском регионе (г. Махачкала, 2–4 ноября 2023 г.). Махачкала, 2023. С. 178–180.

REFERENCES

- Gagné R.J., Jaschhof M.A. Catalog of the Cecidomyiidae (Diptera) of the World. 5th Edition. Digital. Copyright 2021, 813 p. Available at: https://www.ars.usda.gov/ARSUserFiles/80420580/Gagne_Jaschhof_2021_World_Cat_5th_Ed.pdf (accessed 30.09.2024)
- Belov D.A. The role of dendrophilous arthropods in urban ecosystems. *Lesnoy byulleten'* [Forest Bulletin]. 2013, vol. 6, pp. 31–37. (In Russian)
- Shiryaeva N.V. *Chlenistonogie lesnykh nasazhdenii Severnogo Kavkaza i upravlenie ikh chislennost'yu* [Arthropods of forest plantations of the North Caucasus and management of their numbers]. Sochi, 2004, 253 p. (In Russian)
- Fedotova Z.A., Nakhitasheva 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
- Fedotova Z.A., Nakhitasheva G.M., Mukhtarova G.M., Bekshokov K.S., Gasangadzhieva A.G. On the study of complexes of gall-forming insects and mites of the fauna of Dagestan. *South of Russia: ecology, development*, 2023, vol. 18, no. 3, pp. 8–27. (In Russian) DOI: 10.18470/1992-1098-2023-3-8-27
- Anikin V.V. Gall-forming insects of the Lower Volga region and plant halogenesis. *Byulleten' Samarskaya Luka* [Bulletin Samarskaya Luka]. 2001, no. 11, pp. 262–271. (In Russian)
- Fedotova Z.A. Formation of gall midge complexes (Diptera, Cecidomyiidae) during their joint development in galls. In: *Trudy Stavropol'skogo otdeleniya Russkogo entomologicheskogo obshchestva* [Proceedings of the Stavropol Branch of the Russian Entomological Society]. Stavropol, Paragraph Publ., 2020, no. 16, pp. 25–33. (In Russian)
- Fedotova Z.A. On the fauna of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of the Middle Volga region. *Bulletin Samarskaya Luka* [Bulletin of the Samarskaya Luka]. 1999, no. 9-10, pp. 61–82. (In Russian)
- Fedotova Z.A. *Gallitsy-fitofagi (Diptera, Cecidomyiidae) pustyn' i gor Kazakhstana: morfologiya, biologiya, rasprostraneniye, filogeniya i sistematika* [Gall midges phytophages (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)
- Kolomoys T.P., Mamayev B.M., Zerova M.D., Narchuk E.P., Yermolenko V.M., D'yakonchuk L.A. *Nasekomye – galloobrazovateli kul'turnykh i dikorastushchikh rastenii evropeiskoi chasti SSSR. Dvukrylye* [Insects are gall formers of cultivated and wild plants in the European part of the USSR. Diptera]. Kiev, Scientific opinion Publ., 1989, 168 p. (In Russian)
- Fedotova Z.A. Review of Palaearctic gall midges of the genus *Asphondylia* (Diptera, Cecidomyiidae) with a description of new species from the Middle Volga region. *Zoologicheskii zhurnal* [Zoological Journal]. 2003, vol. 82, no. 8, pp. 972–985. (In Russian)
- Ellis W.N. *Leafminers and plant galls of Europe. Plant Parasites of Europe – leafminers, galls and fungi*. 2022, Amsterdam, The Netherlands. Available at: <https://bladmineers.nl> (accessed 21.07.2022).
- Tokuda M., Harris K.M., Yukawa J. Morphological features and molecular phylogeny of *Placochela Rübsaamen* (Diptera: Cecidomyiidae) with implications for taxonomy and host specificity. *Entomological Science*, 2005, no. 8, pp. 419–427. DOI: 10.1111/j.1479-8298.2005.00141.x
- Skuhravá M., Skuhravý V. The gall midges of Europe. KNNV Publ., 2021. 424 p.
- Elven H., Haarder S., Sørlibråten O., Starholm T., Hansen L.O., Fjellberg A., Fedotova Z. New records of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) from Norway. *Norwegian Journal of Entomology*. 2024, no. 71, pp. 8–94.
- Bruun H.H. Additions to the gall midge fauna of Denmark (Diptera: Cecidomyiidae). *Entomologiske Meddelelser*. 2020 (2019), vol. 87, no. 1-2, pp. 41–54.
- Baranchikov Yu.N., Skugrava M., Skugravi V. Dendrophilous gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of the south of Krasnoyarsk Krai and the Republics of Khakassia and Tyva. *Izvestiya Sankt-Peterburgskoy lesotekhnicheskoy akademii* [Bulletin of the St. Petersburg Forest Engineering Academy]. 2012, no. 200, pp. 16–26. (In Russian)
- Skuhravá M., Karimpour Y., Sadeghi H., Ali Gol, Joghtaie M. Gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Iran – annotated list and zoogeographical analysis. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*. 2014, vol. 78, pp. 269–301.
- Mirumyan L.S. New species of gall midges *Halodiplosis araratica* sp. n. (Diptera, Cecidomyiidae) on *Salsola ericoides* Bieb. [Doklady Akademii nauk Armyanskoy SSR]. Reports of the Academy of Sciences of the Armenian SSR. 1991, vol. 92, no. 1, pp. 45–48. (In Russian)
- Dorchin N., Shachar E., Friedman A.L.L., Bronstein O. Reclassification of Gall Midges (Diptera: Cecidomyiidae: Cecidomyiini) from Amaranthaceae, with Description of Ten New Species Based on an Integrative Taxonomic Study. *Insects*, 2021, vol. 12, no. 12, pp. 1126 (1–51 p.). <https://doi.org/10.3390/insects12121126>
- Mirumjan L.S. Phytophagous gall midges (Diptera: Cecidomyiidae) of Armenia. *Acta Societatis zoologicae bohemoslovacae*. 2011, vol. 75, pp. 87–106.
- Fedotova Z.A. Gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) damaging licorice (*Glycyrrhiza glabra* L., *G. uralensis* Fisch.) in Kazakhstan. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki Kazakhstana* [Bulletin of Agricultural Science of Kazakhstan]. 1985, no. 9, pp. 36–41. (In Russian)
- Fedotova Z.A. Review of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) developing on madder (Rubiaceae), with a description of new species from Kazakhstan. *Communication 2. Zoological Journal* [Zoologicheskii zhurnal]. 1997, no. 3, pp. 326–340. (In Russian)

24. Fedotova Z.A. Gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) damaging spurges (*Euphorbia* spp.) in Kazakhstan. Entomologicheskoye obozreniye [Entomological Review]. 1994, vol. 73, iss. 2, pp. 447–464 (In Russian)
25. Kuznetsov V.I. Two new species of gall-forming moths (Lepidoptera, Microheterocera) damaging shrubs in Armenia. Doklady akademii nauk Armyanskoy SSR [Reports of the Academy of Sciences of the Armenian SSR]. 1957, vol. 25, no. 1, pp. 43–48. (In Russian)
26. Falkovich M.I. Food relationships of case-bearers (Lepidoptera, Coleophoridae). Communication 3. Entomologicheskoye obozreniye [Entomological Review]. 2006, vol. 85, no. 2, pp. 289–312. (In Russian)
27. Anikin V.V. Food relationships of case-bearing moths (Lepidoptera, Coleophoridae) in the Buckwheat family (Polygonaceae) in the Volga-Ural region. Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta. [Bulletin of the Botanical Garden of Saratov State University]. 2016, vol. 14, no. 2, pp. 31–34. (In Russian)
28. Vives Moreno, A., Systematic world catalog of the distribution of the Coleophoridae family Hübner [1825] (Insecta: Lepidoptera). Vegetal Sanitarium – Plagas. Series Fuera. 1988, no. 12, 196 p.
29. Rákossy L., Goia M. Addenda and Corrigenda to the Roman Verse / Addenda and Corrigenda to the Catalog of Roman Lepidoptera. Entomologica Romanica. 2007, no. 11, pp. 69–79.
30. Belokobyl'sky S.A., Samartsev K.G., Ilyinskaya A.S. (Eds.). Annotated Catalog of Hymenoptera Insects of Russia. Volume II, Parasitoids (Apocrita: Parasitica). Transactions of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, 2019, iss. 323 (Appendix 8), 594 p. (In Russian) DOI: 10.31610/trudyzin/2019.supl.8.5
31. Malysh Yu.M., Frolov A.N. Pests of agricultural crops *Eriophyes pyri* Pagenstecher, 1857. Pear gall mite. *Agrologicheskii atlas Rossii i sopredel'nykh stran: ekonomicheskii znachimyye rasteniya, ikh bolezni, vrediteli i sornyye rasteniya* [Agroecological atlas of Russia and adjacent countries: economically significant plants, their diseases, pests and weeds]. Project 2003–2009. Available at: https://agroAtlas.ru/ru/content/pests/Eriophyes_pyri/ (accessed 21.07.2022) (In Russian)
32. Kizilyurt district: Pear gall mite. Domorost. <https://old.domorost.ru/maps/country/rossiya/region/dagestan/district/kizilyurtovskij-rajon/type/pest/slug/eriphyes-pyri-pagenstecher-1857> (accessed 21.07.2022).
33. Fedotova Z.A., Nakhibasheva G.M., Mukhtarova G.M., Khanmagomedov H.M. Materialy k poznaniyu gallits (Diptera, Cecidomyiidae) Derbentskogo rayona Dagestana [Materials for the knowledge of gall midges (Diptera, Cecidomyiidae) of the Derbent district of Dagestan]. *Materialy XXV Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii s uchebnikami shkol dlya molodykh uchenykh «Vliyaniye izmeneniya klimata na biologicheskoye raznoobrazie i rasprostraneniye rasprostraneniya v Chernomorsko-Kaspiyskikh regionakh»* [Proceedings of the XXV International Scientific Conference with Elements of a School for Young Scientists. "The Impact of Climate Change on Biological Diversity and the Spread of Infections in the Black Sea-Caspian Region", Makhachkala, November 2–4, 2023]. Makhachkala, 2023, pp. 178–180. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Зоя А. Федотова, Гюльнара М. Нахибашева, Гюльнара М. Мухтарова и Азиза Г. Гасангаджиева приняли участие в сборе галлов, выведении имаго и провели анализ полученных данных. Абдулгамид А. Теймуров участвовал в сборе галлов и определял все растения, на которых были обнаружены галлы. Зоя А. Федотова определила видовой состав галлообразователей. 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

Zoya A. Fedotova, Gylunara M. Nakhibasheva, Gulnara M. Mukhtarova and Aziza G. Gasangadzhieva took part in collecting galls, rearing imagoes and analysed the data obtained. Abdulgamid A. Teymurov took part in collecting galls and identified all plants on which galls were found, Zoya A. Fedotova determined the species composition of gall-forming organisms. 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

Зоя А. Федотова / Zoya A. Fedotova <https://orcid.org/0000-0002-8888-5979>
 Гюльнара М. Нахибашева / Gylunara M. Nakhibasheva <https://orcid.org/0000-0001-9356-9033>
 Гюльнара М. Мухтарова / Gulnara M. Mukhtarova <https://orcid.org/0000-0001-8232-2115>
 Абдулгамид А.Теймуров / Abdulgamid A. Teymurov <https://orcid.org/0000-0003-0736-1522>
 Азиза Г. Гасангаджиева / Aziza G. Gasangadzhieva <https://orcid.org/0000-0002-7210-6571>

Original article / Оригинальная статья
УДК 577.1:551.4:551.5:628.1
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-9



Bacterial Composition of Soils in the Fatala River Basin (Guinea) during the Dry Season: An Examination of its Relationship with Ecological Landscape Characteristics

Darya A. Ignateva¹, Tatiana Yu. Gorbunova¹, Ibrahima Keita², Yakov I. Alekseev³, Roman V. Gorbunov¹, Aleksey A. Shvartsev³, Aleksandr A. Volkov³, Yuliya A. Monakhova³, Vladimir A. Tabunshchik¹, Sory Diakité², Abdoulaye M. Baldé², Mamadou D. Sow² and Alpha I. P. Diallo²

¹A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia

²Marine and Coastal Research Centre of Guinea (CEREMAC-G), Conakry, Guinea

³Syntol LLC, Moscow, Russia

Principal contact

Roman V. Gorbunov, Doctor of Geographical Sciences, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS; 2 Nakhimov Ave, Sevastopol, Russia 299011.
Tel. +79787294312
Email gorbunov@ibss-ras.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8222-3819>

How to cite this article

Ignateva D.A., Gorbunova T.Yu., Keita I., Alekseev Ya.I., Gorbunov R.V., Shvartsev A.A., Volkov A.A., Monakhova Yu.A., Tabunshchik V.A., Diakité S., Baldé A.M., Sow M.D., Diallo A.I.P. Bacterial Composition of Soils in the Fatala River Basin (Guinea) during the Dry Season: An Examination of its Relationship with Ecological Landscape Characteristics. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):110-130. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-9

Received 22 August 2024

Revised 24 September 2024

Accepted 2 October 2024

Abstract

This paper examines the bacterial composition of soils in the Fatala River basin, Republic of Guinea.

This work is based on molecular genetic analysis.

The research findings indicate that the most prevalent phyla are *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* and *Acidobacteria*. Notable dominant species include *Candidatus Koribacter versatilis* and *Candidatus Solibacter usitatus*. In facies 11, particularly in a bauxite mining zone, there is an increase in cyanobacteria, potentially due to their capacity to enrich soil fertility. Alpha diversity peaks in facies 10, 12, 17 and 18 and bottoms out in facies 7. The decline in alpha diversity in facies 7 might be attributed to the increase in plankomycetes, which produce antimicrobial substances to outcompete other species. When examining beta diversity, facies 10, 12 and 17 show the highest similarity, while facies 3, 5, and 7 exhibit the most significant differences compared to all points analysed.

The identification of the prevailing bacterial phylum and dominant species, along with specific taxa exhibiting increases or decreases in biodiversity, is a crucial first step in characterising the microbial communities found in the natural environments studied. The methodology established can be employed in environmental surveillance and evaluation of the health of diverse soil types.

Key Words

Microbiome, bacterial composition, ecology, species diversity indices, soil, river basin, Fatala River, Republic of Guinea.

Бактериальный состав почв бассейна реки Фатала (Гвинейская Республика) в сухой сезон и его взаимосвязь с экологическими характеристиками ландшафтов

Дарья А. Игнатьева¹, Татьяна Ю. Горбунова¹, Ибрагима Кейта², Яков И. Алексеев³, Роман В. Горбунов¹, Алексей А. Шварцев³, Александр А. Волков³, Юлия А. Монахова³, Владимир А. Табунщик¹, Сори Диаките², Абдулайе М. Балде², Мамаду Д. Соу², Альфа И. П. Диалло²

¹Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», Севастополь, Россия

²Морской и прибрежный исследовательский центр Гвинеи (CEREMAC-G), Конакри, Гвинея

³ООО «НПФ Синтол», Москва, Россия

Контактное лицо

Роман В. Горбунов, доктор географических наук, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»; 299011 Россия, Севастополь, Нахимова 2. Тел. +79787294312

Email gorbunov@ibss-ras.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8222-3819>

Формат цитирования

Игнатьева Д.А., Горбунова Т.Ю., Кейта И., Алексеев Я.И., Горбунов Р.В., Шварцев А.А., Волков А.А., Монахова Ю.А., Табунщик В.А., Диаките С., Балде А.М., Соу М.Д., Диалло А.И.П. Бактериальный состав почв бассейна реки Фатала (Гвинейская Республика) в сухой сезон и его взаимосвязь с экологическими характеристиками ландшафтов // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 110-130. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-9

Получена 22 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 24 сентября 2024 г.

Принята 2 октября 2024 г.

Резюме

В данной статье рассматривается бактериальный состав почв в бассейне реки Фатала (Гвинейская Республика).

Работа основана на молекулярно-генетическом анализе.

Результаты исследования показывают, что наиболее представленные филумы — это *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Actinobacteria* и *Acidobacteria*. В качестве видов-доминантов наиболее часто отмечены *Candidatus Koribacter versatilis* и *Candidatus Solibacter usitatus*. В фации 11, в районе, специализирующемся на добыче бокситов, наблюдается увеличение цианобактерий, что может быть связано с их способностью восстанавливать плодородие почв. Наиболее высокие показатели альфа-разнообразия фиксируются в фациях 10, 12, 17 и 18, а наименьшие — в фации 7. Снижение альфа-разнообразия в фации 7 может быть связано с увеличением численности планктомицетов, способные вырабатывать антимикробные вещества для устранения видов-конкурентов. При оценке бета-разнообразия выявлено, что наиболее схожими являются фации 10, 12 и 17, а фации 3, 5 и 7 имеют наибольшие отличия в сравнении со всеми проанализированными точками.

Выявление преобладающих бактериальных филумов и видов-доминантов, а также специфических видов с фиксацией повышения или понижения биоразнообразия является важным шагом для оценки характерных для исследуемых природных объектов микроорганизмов. Разработанный подход может быть применен для проведения экологического мониторинга и оценки состояния различных типов почв.

Ключевые слова

Микробиом, бактериальный состав, экология, индексы видового разнообразия, почва, бассейн реки, река Фатала, Гвинейская Республика.

INTRODUCTION

The Republic of Guinea, a West African nation, boasts substantial mineral, hydropower, and agricultural resources, ranking as Africa's top and globally the second-largest bauxite exporter, with reserves also including gold, uranium, iron ore, and diamonds [1]. The Fatale River basin spans Boke and Kindia provinces, home to the majority of Guinea's aluminum ore reserves [2–4]. The rich bauxite deposits of Fouta Djallon province, holding up to a third of Guinea's total aluminum reserves [5; 6], fuel industrial growth and infrastructure development, consequently impacting the environment [7]. Anthropogenic influences on Guinea's landscapes are mainly driven by urban expansion and a lack of active introduction of modern working methods into industrial enterprise activities aimed at reducing negative impact on the environment [8].

To mitigate the adverse, often devastating impacts of mining and safeguard natural landscapes, comprehensive environmental monitoring is essential. This involves periodic assessments of the extent and magnitude of human-induced landscape transformations, followed by the development of strategies for their rehabilitation. A key indicator of soil health is the analysis of its bacterial diversity [8–10]. Moreover, targeted manipulation of soil bacterial composition using both natural and synthetic microbial communities can aid in repairing and protecting healthy soil ecosystems, thereby mitigating or reversing environmental damage [11]. Nevertheless, the relationship between the soil microbiome of Guinea and its ecological and geographical landscape features remains unexplored to this day.

Soil, as a vital living system, underpins Earth's life support functions, with its microbiome serving as the primary driving force [12]. Soil hosts an extraordinary density of microorganisms, up to 10^8 bacterial cells per gram, contributing significantly to its biomass [13]. These microorganisms play a pivotal role in biogeochemical nutrient cycling, mobilising and stabilising nutrients for plants, thereby impacting overall soil fertility and plant health [14]. The soil microbiota mitigates greenhouse gas emissions, sequesters carbon, aids in pollutant degradation and disease suppression and secures nutrients for growth [15].

The soil microbiome is indispensable to the proper functioning of soil ecosystems [16]. Its abundance and diversity are shaped by soil type, climate, edaphic factors, nutrient availability, and oxygen levels [17]. Bacterial composition differs across habitats, from deserts to forests and is heavily influenced by abiotic and biotic factors such as pH, carbon content, soil structure, texture, vegetation and can vary markedly depending on the ecosystem and the corresponding inhabitants [16]. Soil microbiome composition is largely dictated by soil edaphic properties, acting as the primary ecological filter [16]. Surveys of diverse soils reveal that soil bacteria predominantly belong to phyla such as *Verrucomicrobia*, *Acidobacteria*, *Proteobacteria* (*Alphaproteobacteria*, *Betaproteobacteria*, *Gammaproteobacteria*, and *Deltaproteobacteria*), *Planctomycetes*, *Bacteroidetes*, and *Actinobacteria* [18]. Soil structure influences mesofauna development, with micropores of clay molecules potentially impeding microbial predation and lighter structures promoting bacterial growth. Moisture content impacts the microbiome, as water availability enables bacterial existence, mobility, nutrient dissolution, and gas diffusion. Different soil microorganisms prefer distinct pH ranges, as seen in correlations with specific microbiome compositions. For instance, liming acidic soil

triggers high-frequency changes in bacterial composition and abundance, notably affecting phyla such as *Actinobacteria*, *Gemmatimonadetes*, β and δ *Proteobacteria*, *Chloroflexi*, and *Nitrospirae* [16].

Beyond their direct roles in nutrient cycling and organic matter transformation soil microorganisms can reshape the soil habitat through numerous biochemical and biophysical processes, leading to notable environmental impacts [19]. This becomes increasingly relevant in contemporary times, as global changes like anthropogenic soil threats (e.g., forest conversion to agriculture) and climate change challenge normal soil functioning. To ensure soil health, it is vital to have trustworthy indicators that pinpoint the nature of harmful changes and reflect soil quality [20]. Rapid advancements in molecular (DNA-based) methods now enable deciphering microbiomes and revealing associations between microbial communities and soil ecological states [21].

The objective of this study was to describe the bacterial diversity of soils within the Fatale River basin, which exhibits a range of ecological and geographical features, through molecular genetic analysis.

MATERIALS AND METHODS

The Fatale River serves as a vital waterway for the surrounding region, with its basin encompassing diverse landscape zones, such as plains, hilly terrain and mountain systems. This variability offers an ideal setting for expeditionary research.

The Fatale River is located in the Republic of Guinea, in its western part and belongs to the Atlantic Ocean basin (Fig. 1). The relief of the territory is diverse: the coastal plains give way to the dismembered Fouta Djallon plateau, in the east there is an elevated stratum plain and in the south the North Guinean Upland with low mountains rises. The climate of the Fatale River basin is subequatorial, with pronounced wet and dry seasons. The average annual air temperature range is 24–30 °C. The rainy season lasts from May to October, during which time the bulk of precipitation falls, which maintains a high level of humidity and contributes to the rapid development of vegetation [22]. Soils in the basin are mainly represented by three types: lithic leptosols, ferrallitic soils and thionic fluvisols [23]. The vegetation within the basin comprises tropical forests, savannas, and dense shrubby thickets.

During the expedition studies, 18 facies in various landscape conditions were described. In each, soil profiles were established and horizons identified and described (Fig. 2). Samples from each horizon were collected to ascertain soil bacterial composition. Table 1 offers a concise description of the sampled facies.

METHOD FOR ISOLATING TOTAL DNA FROM SOILS

A detailed soil profile was made at each of the 18 chosen facies, followed by a thorough soil description. Soil samples were collected from each selected horizon, with approximately 15–20 ml of soil placed in a 50 ml tube and preserved with a 95% ethanol solution to maintain the bacterial composition unchanged. Total DNA was extracted from all selected samples, except for facies 14 due to irreparable damage during transportation. Prior to extraction, soil samples were removed from the alcoholic solution into a 1.5 ml tube (700–800 mg), centrifuged at 5000 rpm for three minutes, and the supernatant was discarded. The remaining pellets were heated in an oven at 50°C with open lids until all alcohol had evaporated.

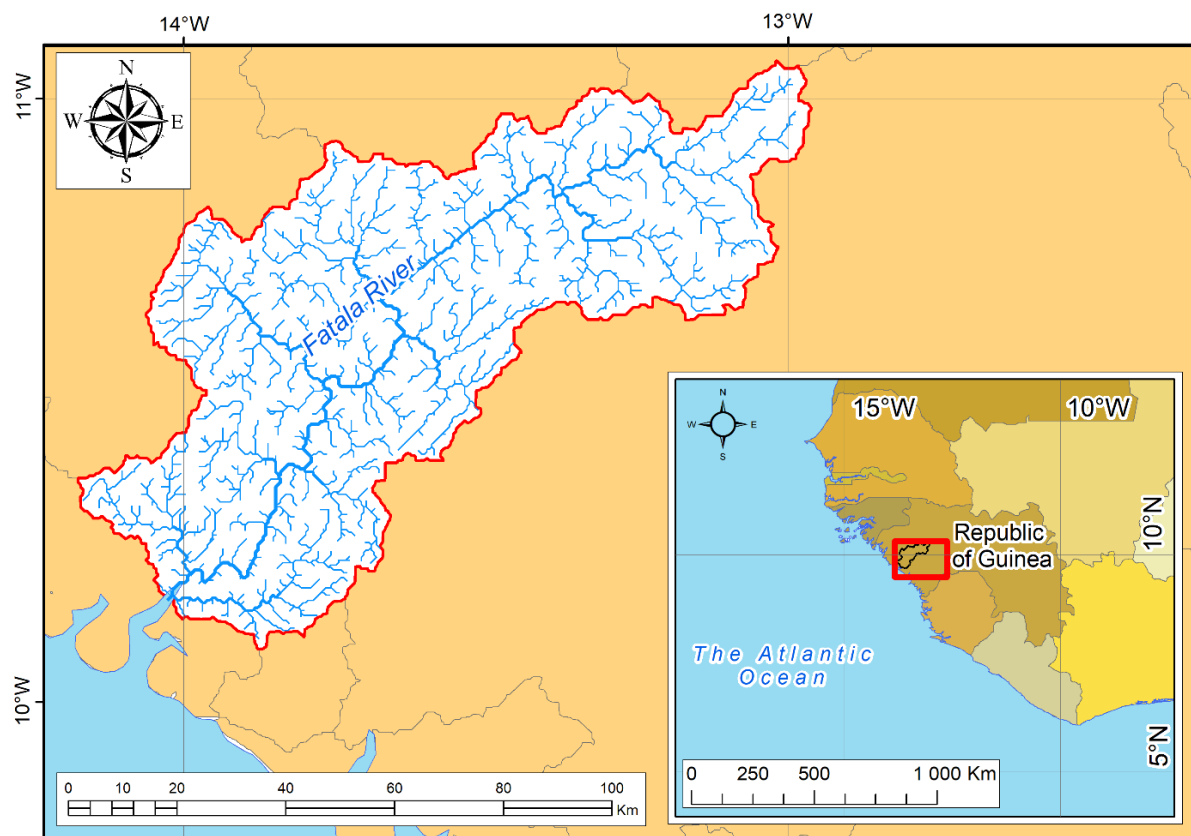


Figure 1. Geographical location of the Fatale River basin

Рисунок 1. Географическое положение бассейна реки Фатала

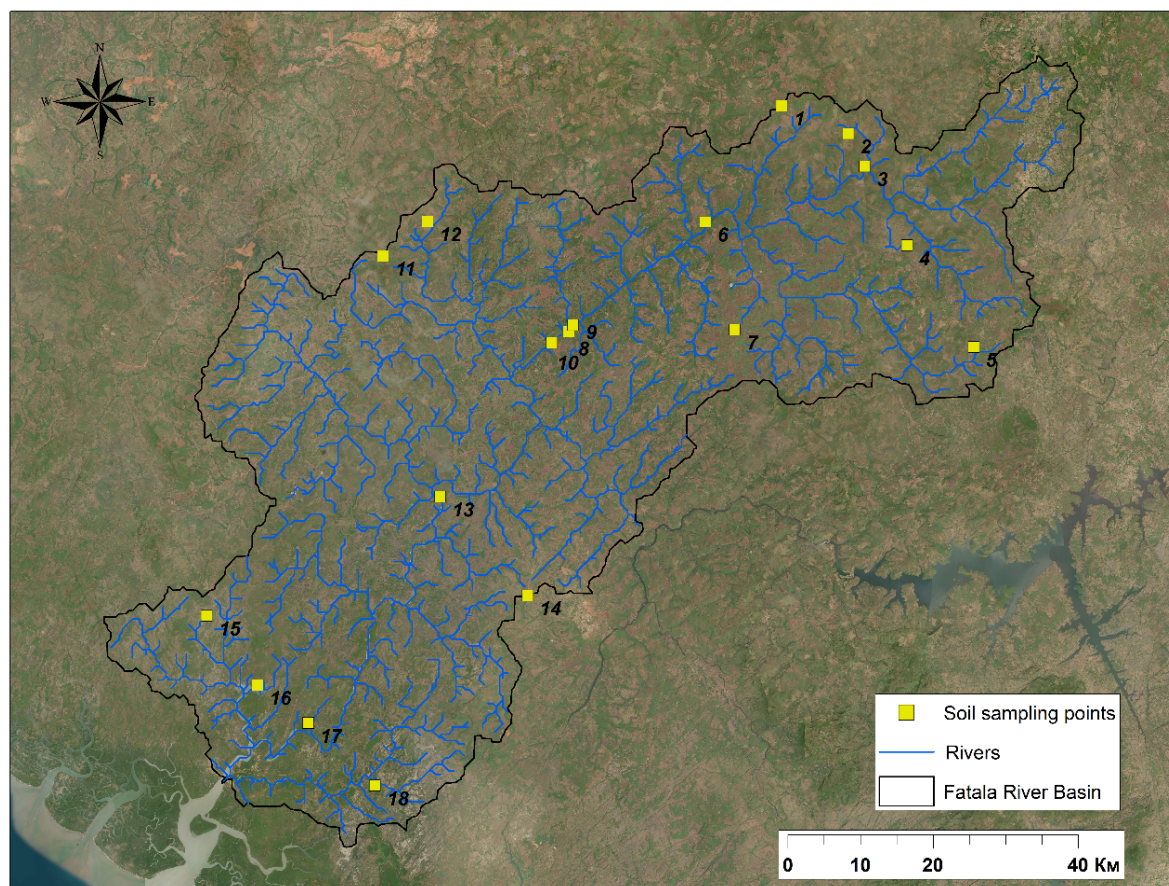


Figure 2. Sampling points in the Fatale River basin

Рисунок 2. Точки отбора проб в бассейне реки Фатала

Table 1. Brief description of the studied facies [22]**Таблица 1.** Краткая характеристика исследуемых фаций [22]

Facies Фация	Description / Описание
1	Narrow, gently sloping (1–2°) watershed surface of south-southwest exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstones, with a low-growing, single-storied sparse forest on medium-thick, weakly humus-bearing, skeletal sandy loam leptosols on stony-blocky eluvium of Devonian deposits. Поверхность водораздела узкая слабонаклонная (1–2°) юго-юго-западной экспозиции, сложенная девонскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистых песчаников с низкорослым одноярусным разреженным лесом на литосолях среднетощих слабогумусированных супесчаных сильноскелетных на каменисто-глыбистом элювии девонских отложений.
2	Steep (23°) middle part of the slope of southern exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstones, with a dense, low-growing, single-storied forest on shallow, poorly humus-bearing sandy loam leptosols on the bedrock massif of Devonian deposits. Средняя часть склона крутая (23°), южной экспозиции, сложенная девонскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистых песчаников с густым низкорослым одноярусным лесом на литосолях маломощных слабогумусированных супесчаных на скальном массиве девонских отложений.
3	Gently sloping (1–2°) surface of the Fatała River high floodplain of west-north-western exposure, composed of Devonian coarse-grained quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a dense, tall, two-storied forest on fluvisols, thick, poorly humus-bearing, light loamy soil on alluvium of Devonian deposits. Поверхность высокой поймы реки Фатала слабонаклонная 1–2°, западно-северо-западной экспозиции, сложенная девонскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с густым высокорослым двоярусным лесом на аллювиальной мощной слабогумусированной легкосуглинистой почве на аллювии девонских отложений.
4	Gentle (5–10°) upper part of the slope of south-southwestern exposure, composed of Devonian coarse-grained quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a dense, tall, two-storied forest on medium-thick, low-humus, skeletal sandy loam leptosols on the colluvium of Devonian deposits. Верхняя часть склона пологая (5–10°), юго-юго-западной экспозиции, сложенная девонскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с густым высокорослым двоярусным лесом на литосолях среднетощих малогумусных супесчаных сильноскелетных на делювии девонских отложений.
5	Gentle (10–15°) watershed surface of the ridge of southern exposure, composed of Devonian coarse-grained quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a dense, tall, two-storied forest on deep, poorly humus-bearing, skeletal sandy loam ferrallitic soils on the eluvium-colluvium of Devonian deposits. Водораздельная поверхность хребта пологая (10–15°), южной экспозиции, сложенная девонскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с густым высокорослым двоярусным лесом на желтоземах мощных слабогумусированных супесчаных сильноскелетных на элюво-делювии девонских отложений.
6	Periodically flooded, slightly wavy, gently sloping (1–2°) surface of the Fatała River floodplain of north-northwestern exposure, composed of Devonian dolerites, congadiabases and gabbro-dolerites, with a dense, single-storied floodplain forest on fluvisols soils, thick, poorly humus-bearing, light loamy soil on gravelly alluvium. Поверхность поймы реки Фатала, периодически затопляемая, слабонаклонная (1–2°), северо-северо-западной экспозиции сложенная девонскими долеритами, конгадиабазитами и габбро-долеритами с пойменным одноярусным густым лесом на аллювиальной мощной слабогумусированной легкосуглинистой почве на галечниковом аллювии.
7	Slightly wavy, gently sloping (1–2°) watershed surface is of south-south-western exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstones, with a grass monodominant community on shallow, low-humus, skeletal sandy loam leptosols on the stony-blocky eluvium of Devonian deposits. Поверхность водораздела слабоволнистая слабонаклонная (1–2°) юго-юго-западной экспозиции сложенная девонскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистых песчаников со злаковым монодоминантным сообществом на литосолях маломощных малогумусных супесчаных сильноскелетных на каменисто-глыбистом элювии девонских отложений.
8	Inclined (5–7°) upper part of the slope of north-eastern exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, fine-grained sandstones and mudstones, with shrub communities and isolated standing trees on deep, poorly humus-bearing, skeletal sandy loam ferrallitic soils on the stony-blocky colluvium of Devonian deposits. Верхняя часть склона наклонная (5–7°) северо-восточной экспозиции сложенная девонскими алевро-аргиллитами, мелкозернистыми песчаниками и аргиллитами с кустарниковыми сообществами и единично стоящими деревьями на желтоземах мощных слабогумусированных супесчаных сильноскелетных на каменисто-глыбистом делювии девонских отложений
9	Steep (40–45°) lower part of the slope of the Fatała River valley of north-western exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sand, with a two-storied broad-leaved forest on deep, poorly humus-bearing, medium loamy skeletal ferrallitic soils on the stony-blocky

	colluvium of Devonian deposits. Нижняя часть склона долины реки Фатала, крутая (40–45°) северо-западной экспозиции сложенная девонскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями мелкозернистого песка с двухъярусным широколиственным лесом на желтоземах мощных слабогумусированных среднесуглинистых скелетных на каменисто-глыбистом делювии девонских отложений.
10	Periodically flooded, slightly wavy, gently sloping (5–7°) surface of the first terrace above the floodplain of the Fatala River of south-eastern exposure, composed of Devonian siltstone-mudstones, fine-grained sandstones and mudstones, with a two-storied broad-leaved floodplain forest on fluvisols, deep, poorly humus-bearing, medium-heavy loamy soil on sandy-boulder alluvium. Поверхность первой надпойменной террасы реки Фатала, периодически затопляемая, слабоволнистая, пологонаклонная (5–7°), юго-восточной экспозиции сложенная девонскими алевро-аргиллитами, мелкозернистыми песчаниками и аргиллитами с пойменным двухъярусным широколиственным лесом на аллювиальной мощной слабогумусированной средне-тяжелосуглинистой почве на песчано-валунном аллювии.
11	Wavy, gently sloping (1–2°) surface of the watershed of northeastern exposure, composed of Silurian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstones, with a regenerated young forest on medium-depth, poorly humus-bearing, skeletal sandy loam leptosols on the stony-blocky eluvium of Silurian deposits. Поверхность водораздела волнистая слабонаклонная (1–2°), северо-восточной экспозиции, сложенная силурскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистых песчаников с восстановленным молодым лесом на литосолях среднемощных слабогумусированных супесчаных сильноскелетных на каменисто-глыбистом элювии силурских отложений.
12	Gentle (6–7°) middle part of the slope of the watershed ridge of southern exposure, composed of Silurian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstones, with a dense regenerated young forest on medium-depth, low-humus, skeletal sandy loam leptosols on the stony-blocky colluvium of Silurian deposits. Средняя часть склона водораздельной гряды пологая (6–7°), южной экспозиции, сложенная силурскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистых песчаников с густым восстановленным молодым лесом на литосолях среднемощных малогумусных супесчаных сильноскелетных на каменисто-глыбистом делювии силурских отложений.
13	Periodically flooded, slightly wavy, gently sloping (5–14°) surface of the first terrace above the floodplain of the Fatala River of south-southwestern exposure, composed of Silurian siltstone-mudstones, fine-grained sandstones and mudstones, with a dense single-storied broad-leaved floodplain forest on fluvisols, gleyed, deep, poorly humus-bearing, medium loamy soil on Silurian alluvial deposits. Поверхность первой надпойменной террасы реки Фатала, периодически затопляемая, слабоволнистая, пологонаклонная (5–14°), юго-юго-западной экспозиции сложенная силурскими алевро-аргиллитами, мелкозернистыми песчаниками и аргиллитами с пойменным одноярусным широколиственным густым лесом на аллювиальной оглеенной мощной слабогумусированной среднесуглинистой почве на аллювии силурских отложений.
14	Wide, slightly wavy, gently sloping (3–4°) surface of the watershed of southern exposure, composed of Silurian siltstone-mudstones, mudstones with interlayers of fine-grained sandstone, with a grass-shrub association on shallow, poorly humus-bearing, skeletal light loamy leptosols on the stony-blocky eluvium of Silurian deposits. Поверхность водораздельная, широкая, слабоволнистая слабонаклонная (3–4°), южной экспозиции, сложенная силурскими алевро-аргиллитами, аргиллитами с прослоями из мелкозернистого песчаника со злаково-кустарниковой ассоциацией на литосолях маломощных слабогумусированных легкосуглинистых скелетных на каменисто-глыбистом элювии силурских отложений.
15	Stepped, gentle (2–7°) middle part of the slope of a low watershed ridge of north-western exposure, composed of Ordovician coarse quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with grassy communities in combination with scattered shrubs on deep, poorly humus-bearing sandy loam ferralitic soils on the bedrock massif of Ordovician deposits. Средняя часть склона низкой водораздельной гряды, ступенчатая пологая (2–7°), северо-западной экспозиции, сложенная ордовикскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами со злаковыми сообществами в комплексе с единично стоящими кустарниками на желтоземах мощных слабогумусированных супесчаных на скальном массиве ордовикских отложений.
16	Periodically flooded, slightly wavy, gently sloping (2–3°) surface of the first terrace above the floodplain of the Fatala River of southern exposure, composed of Ordovician coarse quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a dense two-storied broad-leaved floodplain forest dominated by palm trees, on fluvisols, gleyed, deep, poorly humus-bearing, medium-light loamy soil on Ordovician alluvial deposits. Поверхность первой надпойменной террасы реки Фатала, периодически затопляемая, слабоволнистая, слабонаклонная (2–3°), южной экспозиции сложенная ордовикскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с пойменным двухъярусным широколиственным густым лесом с доминированием пальм на аллювиальной оглеенной мощной слабогумусированной средне-легкосуглинистой почве на аллювии ордовикских отложений.
17	Gently sloping (5–7°) lower part of the slope of the hill of south-western exposure, composed of Ordovician coarse quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a single-storied low-growing forest on deep, low-humus, light loamy ferralitic soils on the colluvium of Ordovician deposits.

	Нижняя часть склона холма пологая (5–7°), юго-западной экспозиции, сложенная ордовикскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с однокорпусным низкорослым лесом на желтоземах мощных малогумусных легкосуглинистых на делювии ордовикских отложений.
18	Gentle (4°) upper part of the slope of a gentle low hill is of western exposure, composed of Ordovician coarse quartz sandstones, gritstones and conglomerates, with a sparse open forests on deep, poorly humus-bearing, medium loamy ferrallitic soils on the colluvium of Ordovician deposits. Верхняя часть склона пологого низкого холма пологая (4°), западной экспозиции, сложенная ордовикскими крупными кварцевыми песчаниками, гравелитами и конгломератами с разреженным редколесьем на желтоземах мощных слабогумусированных среднесуглинистых на делювии ордовикских отложений.

Total DNA was isolated from selected soil samples using the protocol developed by the Phylogenomics and Transcriptomics Scientific and Educational Research Equipment Sharing Centre of the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences (RAS). This process was designed to isolate total bacterial DNA from soil samples for subsequent analysis of soil bacterial composition via mass parallel sequencing [24].

The resulting filler liquid contained a solution of purified total DNA suitable for the preparation of metagenomic libraries. The assessment of the quality and quantity of the isolated DNA was carried out using real-time PCR (PCR-RV). Samples for which the threshold cycle value (Ct) was 30 or less were used for further analysis. Samples with a Ct value of more than 30 were isolated repeatedly.

Preparation of metagenomic libraries with subsequent sequencing for the analysis of the bacterial composition of soils

The bacterial diversity of the selected soil samples was analyzed using the Phylogenomics and Transcriptomics Scientific and Educational Research Equipment Sharing Centre at the A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the RAS, according to the technology developed by the authors for assessing soil bacterial composition via mass parallel sequencing of V3 and V4 amplicon libraries from the 16S rRNA gene [24].

Raw sequencing data (fastq) was analyzed using FastQC and MultiQC utilities for bioinformatic analysis. Key metrics, including read quality, read length, GC content distribution, and other parameters that allows the evaluation of the quality of sequencing and the efficiency of the device, were presented in a detailed HTML report. This information was used to make decisions about the parameters for further data filtering. At the subsequent stage, we employed the Trimomatic tool to remove subpar data. Throughout this filtration process, we eliminated reads exhibiting an average quality score below Q25, as well as the removal of adapter sequences and nucleotides at read ends with a quality score below Q20. This improved the overall quality of the data before further analysis. For taxonomic classification, we employed the Kraken2 tool, utilizing its proprietary database, Minikraken v2. To visualize the results and generate an HTML report featuring Sankey diagrams, we used the web version of the Pavian utility. Additionally, we created tables and graphs based on Kraken2's output files to facilitate operation. To this end, we developed custom Python scripts that automated data processing and visualization generation.

Methods for identifying dominant species and assessing the alpha and beta diversity of soil bacteria

At each site studied, we identified dominant, subdominant, secondary and rare species based on standard criteria for the distribution of individual numbers in the biocenosis, as presented in Table 2.

Table 2. Criteria for the distribution of the importance of species in the biocenosis

Таблица 2. Критерии распределения значимости видов в биоценозе

Position in the biocenosis Положение в биоценозе	Relative abundance (%) Относительное обилие (%)
Dominant species / Виды-доминанты	10–100
Subdominant species / Виды-субдоминанты	1–10
Secondary types / Второстепенные виды	0,1–1
Rare species / Редкие виды	less then 0,1 / менее 0,1

To evaluate the alpha diversity of microbial communities, we computed the Margalef species richness index, the Shannon index, the Simpson index, and the Pielou's evenness index. The Margalef's species richness index (DM_g) gauges biodiversity within a specific area, leveraging absolute values, i.e., abundance, rendering it highly sensitive to sample size. It is calculated using the formula:

$$DM_g = (S - 1) / \ln(N), \quad (1)$$

where S represents the total number of species, and N signifies the total number of individuals. A higher index value indicates that the community is richer in species diversity.

The Shannon index (H) is a diversity measure that considers both species richness and evenness. It is calculated using the formula:

$$H = -\sum(p_i * \ln(p_i)), \quad (2)$$

where p_i represents the relative abundance of the i -th species. A higher Shannon index value corresponds to greater species diversity.

Simpson's diversity index (D) quantifies species diversity, with heightened sensitivity to dominant species. It is calculated as:

$$D = \sum(n_i * (n_i - 1)) / (N * (N - 1)), \quad (3)$$

where n_i is the number of organisms of species i , and N is the total number of organisms. Simpson's diversity index ranges from 0 to 1, with higher values indicating lower diversity. To facilitate comparison with other alpha-diversity indices, the value of $(1 - D)$ was also calculated.

The Pielou's Evenness (E) metric quantifies the uniformity of species distribution within a community. It is

calculated using Shannon's Index and falls within the range of 0 to 1.

$$E = H / \ln S, \quad (4)$$

where H – the Shannon Index, S – number of identified species. The closer the value is to 1, the more evenly species are distributed within the community.

To analyse the beta-diversity among microbial communities, the Jaccard and Bray-Curtis indices were calculated. The Jaccard similarity index (JI) is a measure of the similarity between two communities, focusing solely on the presence or absence of species and ranging from 0 to 1. A value closer to 1 indicates a higher degree of similarity between the two datasets.

$$JI = C / (A + B - C), \quad (5)$$

where A is the number of species in the first community, B is the number of species in the second community, and C is the number of shared species between the two communities. The Bray-Curtis dissimilarity (BC_{ij}) is used to quantitatively assess the compositional dissimilarity between two different communities based on abundance data, considering both the presence/absence and relative abundance of species. Values closer to 1 indicate a higher degree of dissimilarity between the two datasets.

$$BC_{ij} = 1 - (2 * C_{ij}) / (S_i + S_j), \quad (6)$$

where C_{ij} represents the sum of the lesser values among the species found on each plot, S_i is the total number of individuals on plot i, and S_j is the total number of individuals on plot j.

RESULTS AND DISCUSSION

Presence of Bacterial Phylum in Soils

In analysing bacterial diversity among types across 18 sites, it was found that the most prevalent phyla were *Proteobacteria* (ranging from 19.3 % to 46.8 %), *Firmicutes* (ranging from 8.5 % to 52 %), *Actinobacteria* (ranging from 7.6 % to 30.5 %), and *Acidobacteria* (ranging from 3.6 % to 15.8 %). Based on the data collected, we constructed diagrams illustrating the distribution of phyla in the humic horizon of soils (Fig. 3).

The phylum *Proteobacteria* is dominant in facies 1 (35.9 %), 2 (36.3 %), 7 (46.8 %), 10 (35.2 %), and 12 (36.2 %), while *Firmicutes* dominates in facies 3 (34.5 %), 4 (38.7 %), 5 (52 %), 6 (50.9 %), 9 (50.5 %), 13 (34.6 %), 15 (30.3 %) and 18 (45.6 %). In facies 8, 11, and 17, *Proteobacteria* and *Firmicutes* are equally prevalent (27.3 % and 30 % in facies 8; 33 % and 29.9 % in facies 11; and 31.2 % and 30.2 % in facies 17). In facies 16, *Actinobacteria* and *Firmicutes* are equally dominant (30.5 % and 27.2 %, respectively).

The content of *Proteobacteria* is lowest in facies 5 and 6 (20.5 % and 19.3 %, respectively), and the number of phylum *Firmicutes* decreases sharply in facies 7 (up to 8.5 %), also in this area the lowest content of bacteria of the phylum *Actinobacteria* (7.6 %), but there is an increased content of *Planctomycetes* (14.9 %), *Thermotogae* (2.4 %) and *Verrucomicrobia* (2.7 %). The least *Acidobacteria* was found in facies 4 (3.6 %), and the most in facies 3 (15.8 %). The highest amount of *Cyanobacteria* is observed in facies 7, 11 and 15 (5.1 %, 7.8 % 5.3 %). The phylum *Caldisei* is specifically present in small numbers in facies 10, 15 and 17, the phylum *Candidatus Cloacimonetes* in facies 2 and 10, *Candidatus Gracilibacteria* in facies 5, *Candidatus Micrarchaeota* in

facies 3, *Kiritimatiellaeota* in facies 8 and 12. The phylum *Armatimonadetes* is specifically absent in facies 6, *Candidatus Saccharibacteria* and *Euryarchaeota* in facies facies 7, *Chlorobi* in facies 5, 7, 9. *Cyanobacteria* in facies 16, *Deferribacteres* in facies 2 and 9, *Dictyoglomi* in facies 5.

Bacterial Diversity in Soils

Based on the acquired data, we constructed diagrams displaying the distribution of dominant and fluctuating subordinate species (Fig.4).

Upon analysing the bacterial diversity across 18 sites, calculating relative abundances, and identifying dominant, subdominant, secondary, and rare species, it was found that *Acidisphaera* sp. G45-3 is a dominant species in facies 7 (13.3 %) (and also a subdominant species in 6 facies and a secondary species in 9 facies). *Aneurinibacillus soli* is dominant in facies 9 (18.8 %) and absent in facies 3. It is a secondary species in facies 2 and 7, and subdominant in the remaining facies. *Candidatus Koribacter versatilis* is dominant in facies 3 (11.3 %), 5 (10.4 %), 8 (10.3 %), 11 (11.5 %), and 15 (12.1 %). It is a secondary species in facies 7 (0.7 %) and subdominant in the other facies. *Candidatus Solibacter usitatus* is dominant in facies 1 (13.4 %), 2 (10 %), 3 (14.2 %), 7 (15 %), 8 (14.9 %), 10 (12.8 %), 12 (12 %) and 17 (11.1 %), and is subdominant in the remaining facies. *Cutibacterium acnes* is dominant in facies 2 (16.4 %) and is subdominant in facies 6. It is a secondary species in the remaining facies. *Rhodoplanes* sp. Z2-YC6860 is dominant in facies 4 (11.3 %) and is subdominant in the other facies. *Scytonema* sp. HK-05 is dominant in facies 11 (12.1 %), is subdominant in facies 8 and 16 and is absent in facies 3, 5, and 6. *Luteitalea pratensis* is subdominant, except in facies 7 where it is a secondary species (0.2 %). *Mahella australiensis* is subdominant in facies 10 and 16, and is secondary or rare in the other facies. *Methylobacterium* sp. 4-46, *Singulisphaera acidiphila*, and *Planctopirus limnophila* are subdominant in facies 7 and are secondary or rare in the others. *Moraxella osloensis* is subdominant in facies 11, and is rare or secondary in the others. *Mycoplasma wenyonii* is subdominant in facies 2 and 17 and is absent in facies 3, being rare or secondary in the others. *Paenibacillus sordellii* is subdominant in facies 5, 6, and 18 and is absent in facies 3, 7, 9, and 13. *Planctomyces* sp. SH-PL62 is subdominant in facies 7 and absent in facies 3. *Prevotella intermedia* is subdominant in facies 6 and either absent or rare in the others. *Sphaerochaeta globosa* is subdominant in facies 15. *Thermanaeromonas toyohensis* is subdominant in facies 12 and 13. *Jeotgalibacillus malaysiensis* is subdominant in facies 3 (2.6 %) and secondary in facies 5 and has not been found in the other facies. *Lysinibacillus* sp. Marseille-P5727 is subdominant in facies 5 and rare in facies 3 and has not been found in the other facies.

Bacterial community alpha-diversity in soil

According to the Margalef richness index, facies 1 and 16 exhibit the highest species richness (10.6 and 10.51, respectively). The lowest species richness is observed in facies 7 and 11 (both 8.6). The remaining facies show intermediate values ranging from 9.1 to 10.1. The highest Shannon index values are recorded in facies 10 (3.88), 12 (3.86), 17 (3.92), and 18 (3.85), while the lowest value is found in facies 7 (3.13). Simpson's index exhibits its lowest value in facies 7, aligning with Margalef's and Shannon's

indices, while its highest value is seen in facies 18, consistent with the Shannon index. Based on Pielou's evenness, the lowest evenness is found in facies 7, while

the highest evenness is observed in facies 10, 12, 17, and 18. Table 3 presents calculated alpha-diversity indices for bacterial communities.

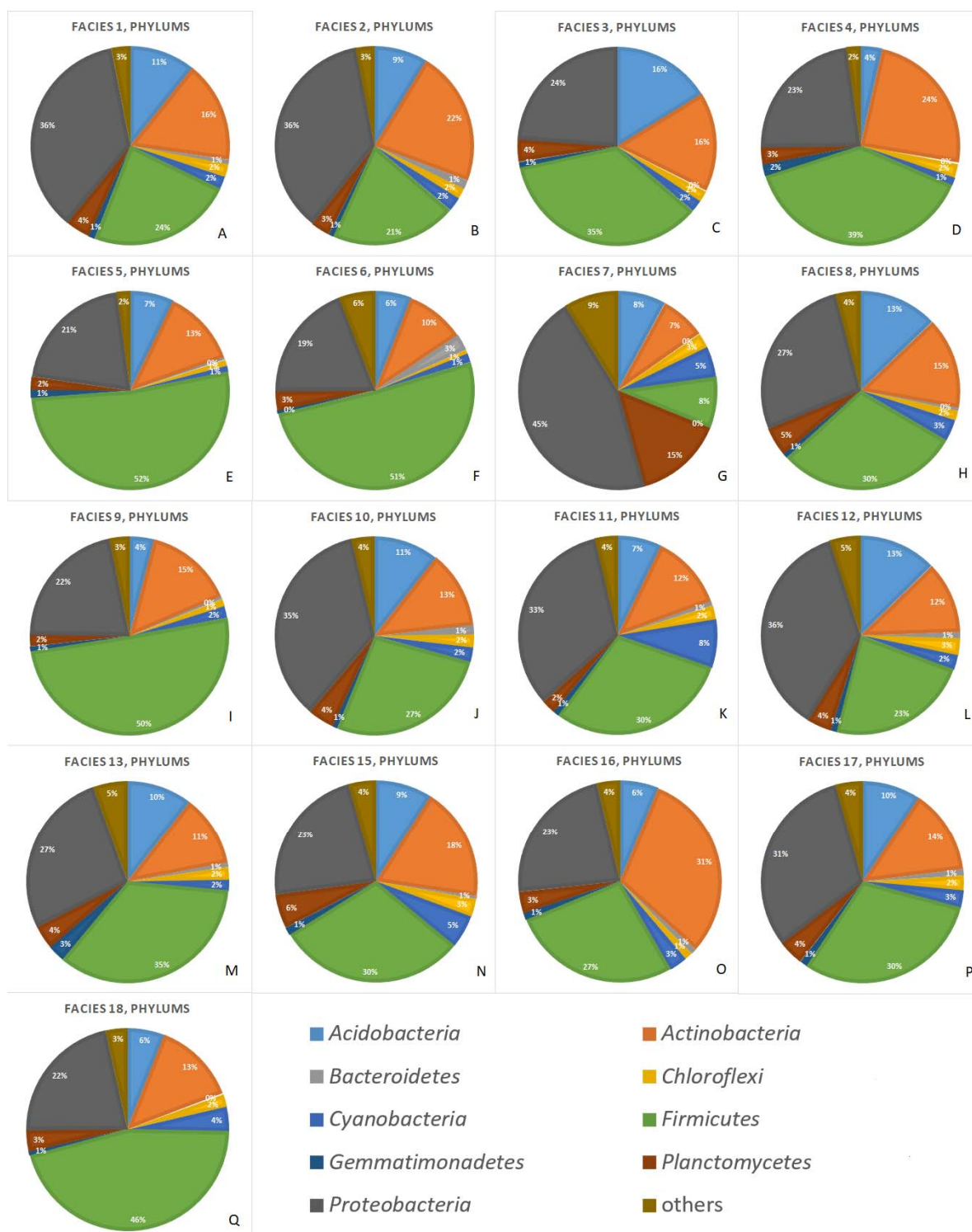


Figure 3. Content of major bacterial phylum in soil
Рисунок 3. Содержание основных филумов бактерий в почве

Bacterial community beta-diversity in soils

Upon calculating the Jaccard similarity index, it was found that the most distinct bacterial communities are those of facies 3 (0.51 ± 0.01) and facies 5 (0.56 ± 0.02). The most similar communities are those of facies 10 and 17 (0.99), as well as facies 2 and 10 and facies 8 and 16 (0.98).

For facies 1, the closest community is that of facies 16 (0.95), for facies 2, it is facies 10 (0.98), 12 (0.96),

and 17 (0.95). Considering its significant difference from other points, facies 3 is most similar to facies 5 and 17 (0.53). Facies 4 is most similar to facies 8 (0.96) and 12 (0.95). Both facies 5 and 3 exhibit notable differences in species composition with all studied facies, with facies 7, 9, and 13 (0.58) being the closest among the investigated sites. Facies 6 is most similar to facies 16 (0.91) and 12 (0.9), facies 7 to 2 and 12 (0.91), facies 8 to 16 (0.98),

12 (0.97) and 4 (0.96) and facies 9 to facies 4 and 8 (0.94). Facies 10 exhibits the highest index values among all studied points and is most similar in species composition to facies 17 (0.99) and 2 (0.98). For facies 11, the closest communities are facies 18 (0.9), 4 and 12 (0.88). Facies 12 shows the greatest similarity with facies 8 and 16 (0.97) and also with facies 2 (0.96). Facies 13 is most similar to

facies 16 (0.95), 8 and 17 (0.93). Facies 15 is most similar to facies 4, 8, and 17 (0.91). Facies 16 is most similar to facies 8 (0.98), 12 (0.97) and 17 (0.96). Facies 17 has the highest index value of 0.99 with facies 10 and also exhibits high indices with facies 16 (0.96) and 2 (0.95). Facies 18 is similar to facies 8 and 16 (0.95).

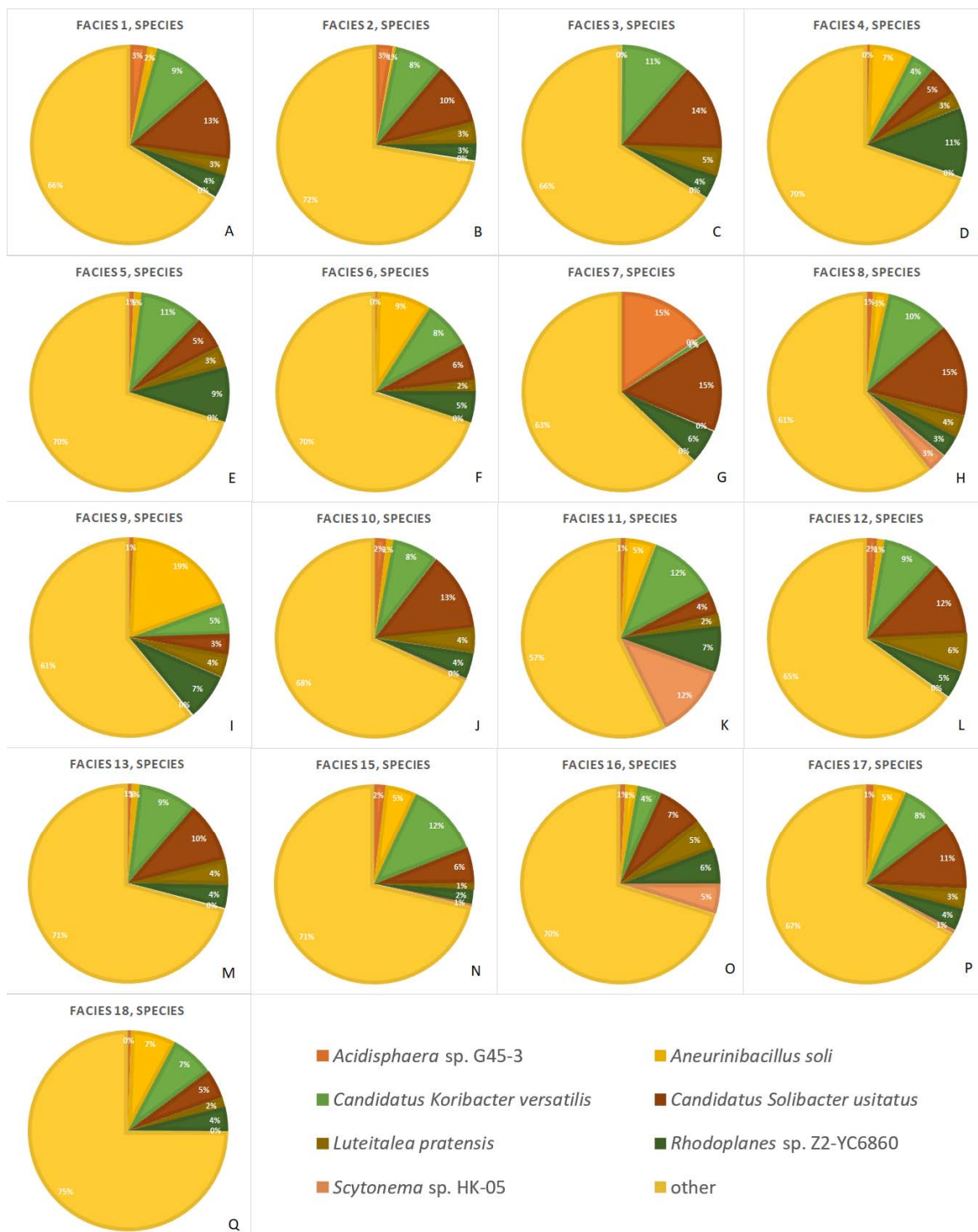


Figure 4. Facies distribution of dominant species and a selection of subordinate species with the most variable representation

Рисунок 4. Диаграммы распределения в фациях видов-доминантов и ряда видов-субдоминантов с наиболее изменчивой представленностью

This allows us to identify the most distinct communities in terms of species composition for facies 3 and 5, as well as a similar group of communities comprising facies 2, 4, 8, 10,

12, 16 and 17. Table 4 presents the most similar communities based on species composition.

A statistical inconsistency has been found between the Jacard index and the Brey-Curtis index. While the differences between facies 3, 5 and the rest remain relatively high (0.51 ± 0.08 ; 0.5 ± 0.07), there are several points where the differences are more pronounced, whereas in previous calculations, the greatest differences were observed when comparing facies 3 and 5 with the overwhelming majority of facies. According to the Brey-

Curtis index, the most distinct facies are 7 and 5, 7 and 9 (0.73), 7 and 16 (0.72), as well as there are very high differences between facies 7 and 6, 7 and 11 (0.7), 7 and 2 (0.69). Consequently, the community of facies 7 is the most variable, with an average Brey-Curtis index of 0.65 ± 0.06 ($p < 0.05$). The results of the Brey-Curtis index calculation are presented in Table 5.

Table 3. Alpha-diversity indices for bacterial communities

Таблица 3. Индексы альфа-разнообразия бактериальных сообществ

Facies Фация	Margalef index Индекс Маргалефа	Shannon index Индекс Шеннона	Simpson index Индекс Симпсона	Pielou's evenness Выравненность Пиелу
1	10.60	3.84	0.96	0.83
2	9.89	3.68	0.95	0.81
3	9.69	3.48	0.94	0.76
4	10.06	3.71	0.96	0.81
5	10.14	3.55	0.95	0.78
6	9.20	3.77	0.96	0.84
7	8.58	3.13	0.93	0.70
8	9.55	3.69	0.95	0.81
9	9.42	3.54	0.94	0.79
10	9.30	3.88	0.96	0.86
11	8.61	3.57	0.95	0.80
12	9.62	3.86	0.96	0.85
13	9.32	3.72	0.96	0.82
15	9.14	3.73	0.96	0.83
16	10.51	3.76	0.96	0.82
17	9.51	3.92	0.97	0.86
18	9.44	3.85	0.97	0.85

Table 4. Similar communities identified through beta-diversity index calculations

Таблица 4. Выявленные при расчете индексов бета-разнообразия схожие сообщества

Facies Фация	The most similar communities Наиболее схожие сообщества	Average similarity Средняя схожесть
1	16 (0,95)	$0,85 \pm 0,13$
2	10 (0,98), 12 (0,96), 17 (0,95)	$0,86 \pm 0,14$
3	5, 17 (0,53)	$0,51 \pm 0,01$
4	8 (0,96), 12 (0,95)	$0,85 \pm 0,13$
5	7, 9, 13 (0,58)	$0,56 \pm 0,02$
6	16 (0,91) и 12 (0,9)	$0,82 \pm 0,12$
7	2, 12 (0,91)	$0,84 \pm 0,12$
8	16 (0,98), 12 (0,97), 4 (0,96)	$0,88 \pm 0,14$
9	4, 8 (0,94)	$0,85 \pm 0,12$
10	17 (0,99), 2 (0,98)	$0,86 \pm 0,14$
11	18 (0,9), 4, 12 (0,88)	$0,82 \pm 0,11$
12	8, 16 (0,97), 2 (0,96)	$0,88 \pm 0,14$
13	16 (0,95), 8, 17 (0,93)	$0,86 \pm 0,12$
15	4, 8, 17 (0,91)	$0,84 \pm 0,13$
16	8 (0,98), 12 (0,97), 17 (0,96)	$0,88 \pm 0,14$
17	10 (0,99), 16 (0,96), 2 (0,95)	$0,87 \pm 0,13$
18	8, 16 (0,95).	$0,86 \pm 0,13$

DISCUSSION

It has been observed that the phylum *Proteobacteria*, which includes methanotrophic bacteria [25], iron bacteria comprising acidophilic aerobic iron oxidizers, neutrophilic aerobic iron oxidizers, neutrophilic anaerobic iron oxidizers, anaerobic photosynthetic iron oxidizers [26], thiobacteria [27; 28] and denitrifying bacteria [29] dominates in facies 1, 2, 7, 10 and 12 (Fig. 3A, 3B, 3G, 3J, 3L), which are characterized by soils composed of Devonian (with the exception of facies 12, which belongs to Silurian deposits) aleurite-argillites with fine-grained sandstones

(Table 1). Members of this phylum are highly adapted to carbon-rich conditions, enabling high metabolic activity, rapid growth, and reproduction and are thus considered copiotrophs or fast-growing microbes [30]. Consequently, their abundance may increase in soil contaminated with petroleum hydrocarbons, as proteobacteria are capable of biodegrading them [31; 32]. Notably, some pathogenic representatives of proteobacteria, such as the genus *Salmonella*, exhibit enhanced survival in clay-rich soils [33; 34]. Moreover, the lowest abundance of *Proteobacteria* was observed in facies 5 (coarse sandy soil)

and 6 (light loamy soil) (Fig. 3E), located in the northeastern part of the study area (Fig. 2) and characterised by the presence of thick weakly humus soils on Devonian deposits (Table 1). Furthermore, the abundance of *Salmonella* in soil can increase with increasing soil moisture and location at the top of the slope [35], but no significant correlations with these factors were found. In facies 6, located on the periodically flooded

surface of the Fatala River floodplain, the phylum *Armatimonadetes*, which metabolises various forms of carbon [36], disappears (Fig. 3F). Previously, a decrease in the abundance of this phylum was observed with the transition from leptosols to luvisols, accompanied by an increase in soil carbon content, water-stable aggregates, porosity, moisture and acidity [37].

Table 5. Brey-Curtis index
Таблица 5. Индекс Брея-Кертиса

	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	15	16	17	18
1	0.24	0.50	0.45	0.44	0.42	0.64	0.31	0.48	0.25	0.43	0.21	0.30	0.37	0.35	0.22	0.38
2		0.52	0.52	0.54	0.47	0.69	0.43	0.52	0.34	0.49	0.31	0.42	0.47	0.43	0.31	0.47
3			0.55	0.55	0.53	0.61	0.31	0.61	0.45	0.50	0.43	0.44	0.50	0.58	0.48	0.55
4				0.43	0.41	0.67	0.46	0.31	0.49	0.39	0.50	0.53	0.46	0.39	0.43	0.36
5					0.49	0.73	0.47	0.52	0.50	0.46	0.49	0.49	0.51	0.40	0.49	0.44
6						0.70	0.41	0.39	0.41	0.42	0.42	0.46	0.45	0.52	0.37	0.35
7							0.54	0.73	0.56	0.70	0.59	0.65	0.60	0.72	0.60	0.64
8								0.51	0.28	0.35	0.27	0.27	0.35	0.42	0.28	0.38
9									0.49	0.47	0.51	0.54	0.50	0.43	0.45	0.40
10										0.42	0.15	0.29	0.40	0.45	0.15	0.42
11											0.41	0.42	0.42	0.46	0.37	0.41
12												0.24	0.39	0.44	0.17	0.41
13													0.39	0.45	0.29	0.44
15														0.47	0.33	0.32
16															0.43	0.45
17																0.35

The *Firmicutes* type, which includes pathogenic and industrially significant bacterial strains [38], dominates in facies 3, 4, 5, 6, 9, 13, 15, 18 (Fig.3C–3F, 3I, 3M, 3N, 3Q). In most of these facies, dense, tall, two-story forests (facies 3, 4, 5, 9) or dense, single-story floodplain forests (facies 6, 13) grow, with exceptions being facies 15, characterised by grass communities with scattered shrubs and facies 18, featuring sparse, open woodlands. These facies are positioned in floodplain (facies 3, 6, 13) and slope (facies 4, 5, 9, 18) areas in the landscape (Table 1). It has been previously established that bacteria of this type can dominate in soils with less favourable ecological conditions, as they help maintain the stability of the soil ecosystem [39]. For instance, a representative of *Paenibacillus polymyxa* enhances plant growth in an unfavorable environment and provides protection against abiotic stresses [38]. It has also been noted earlier that *Firmicutes* are widely distributed in the soils of deciduous forests [40] and meadows [29], which aligns with the findings of this study.

The phyla *Proteobacteria* and *Firmicutes* are equally dominant in facies 8, 11, and 17 (Fig. 3H, 3K, 3P), which are gently sloping (1–2°) and low-angle (5–7°) slope segments containing restored young (facies 11) and low-stature forests (facies 17) or shrub thickets (facies 8) (Table 1). These phyla, along with actinobacteria, share the ability to degrade oxalate to obtain carbon and energy, which is commonly found in natural environments as free acid or in the form of salts [41].

Actinobacteria, on par with *Firmicutes*, dominates in facies 16 (Fig. 3O), located in the southwestern part of

the Fatala River basin (Fig. 2) and characterized by medium-light clayey soil with floodplain two-story broad-leaved dense forest dominated by palms (Table 1). The disappearance of the nitrogen-fixing phylum *Cyanobacteria* is noted. The lowest abundance of *Actinobacteria* and *Firmicutes*, with an increase in *Planctomycetes*, *Thermotogae*, *Cyanobacteria*, and *Verrucomicrobia*, and the specific disappearance of the phylum *Candidatus Saccharibacteria* and *Euryarchaeota*, is observed in facies 7 (Fig. 3G), located closer to the central part of the studied territory (Fig. 2) and distinguished by a grass monodominant community on thin, low-humus leptosols (Table 1). Bacteria of the *Planctomycetes* phylum actively interact with phototrophs and utilize carbon but have very slow growth and may be outcompeted in this ecological niche, potentially leading to the production of antimicrobial substances to deter bacterial competitors [42; 43], which may explain the decrease in the abundance of *Actinobacteria* and *Firmicutes* phylum, as well as the disappearance of *Candidatus Saccharibacteria* and *Euryarchaeota* phylum. The increase in *Cyanobacteria* and *Proteobacteria* phylum can be attributed to the absence of competition with planctomycetes due to different ecological niches.

Acidobacteria are least abundant in the soils of facies 4 and most abundant in those of facies 3 (Fig. 3C), both of which are located in the northeastern part of the Fatala River basin (Fig. 2). However, there is a transition from medium-textured, low-humus, sandy-skeletal leptosols on Devonian large quartz sandstone, gravel, and conglomerate alluvium to a thick, weakly humified, sandy-

silt soil on Devonian alluvium (Table 1). Previous studies have shown a decrease in *Acidobacteria* populations when leptosols are replaced by luvisols, accompanied by an increase in porosity, moisture, acidity, and carbon content, as well as water-stable aggregates [37]. Additionally, *Acidobacteria* are known to possess a wide range of transporters for the uptake of multiple substrates and can easily adapt to oligotrophic conditions and complex environments [42].

The highest abundance of *Cyanobacteria*, which are nitrogen-fixing bacteria, is observed in facies 7, 11, and 15 (Fig. 3G, 3K, 3N), located on water divides and mid-slope positions of low water divides with slopes ranging from 1° to 7° with thin, weakly humified sandy soils (Table 1). The presence of *Cyanobacteria* in facies 11, located in the vicinity of bauxite mining operations, can be explained by their ability to enhance soil fertility and restore soil properties [45,46]. *Caldiserica*, containing acetate-degrading bacteria [47] and serobacteria [48], specifically appears in facies 10, 15 and 17 (Fig. 3N, 3P). *Candidatus Cloacimonetes*, containing a row of syntrophic bacteria specialized in the anaerobic fermentation of propionate [49] and also involved in nitrogen and carbon metabolism cycles [50], arises in facies 2 and 10 (Fig. 3B, 3J). These areas are characterised by the presence of forests on low-humus soils, formed on Devonian aleuroliths and fine-grained sandstones (Table 1). The heat-loving chemoorganotrophic phylum *Dictyoglomi* [51] disappears, while *Candidatus Gracilibacteria*, whose significance for soils is poorly understood, arises in facies 5 (Fig. 3E) on the water divide surface of the ridge (Table 1). Acidophilic archaea *Candidatus Micrarchaeota* [52] arise in facies 3 (Fig. 3C), which is the surface of the high floodplain of the Fatala River (Table 1). It is known that this phylum is widely distributed in thermophilic and mesophilic acidic environments [53].

The phylum *Kiritimatiellaeota*, which includes strains that can break down sulfated polysaccharides under anaerobic conditions [54], has been discovered in facies 8 and 12 (Fig. 3H, 3L). These facies consist of sandy, highly skeletal soils that have formed on rocky debris from aleuritic-argillaceous rocks and fine-grained sandstones (Table 1). *Chlorobi* is absent from facies 5, 7, and 9 (Fig. 3E, 3G, 3I) that contain low- and medium-humus, skeletal, and highly skeletal soils (Table 1). Previous studies have shown a correlation between the presence of this phylum and soil texture, quality and organic carbon content [55]. *Deferribacteres* disappears in facies 2 and 9 (Fig. 3B, 3I), which are located on steep slopes composed of Devonian aleuritic-argillaceous rocks, argillites with interbeds of fine-grained sandstones, and forests on weakly humus soils (Table 1). It has been previously observed that this phylum dominates in forests undergoing restoration, a process that enhances ecosystem stability by increasing the number of nitrogen and phosphorus cycling species. This may indicate the involvement of these bacteria in enhancing soil multifunctionality [56].

Upon analysing facies 7 (Fig. 4G), which is characterised by a grass-dominated community on thin, low-humus leptosols (Table 1), it was found that *Acidisphaera* sp. G45-3 is the dominant species. The genus *Acidisphaera*, belonging to the alpha-proteobacteria phylum, consists of acidophilic chemoautotrophs that thrive in acidic and strongly acidic environments and are capable of photosynthesis [57]. They produce bacteriochlorophyll-a in the presence of zinc sulfate [58].

Methylobacterium sp. 4-46, *Singulisphaera acidiphila*, and *Planctopirus limnophila* are subdominants in this facies. *Methylobacterium* sp. 4-46 belongs to the nitrogen-fixing bacteria, but, unlike other members of this genus, it cannot perform methylophony. The mechanism of their symbiotic relationship with the host organism is not yet fully understood [59]. *Singulisphaera acidiphila* bacteria are moderately acidophilic, mesophilic planctomycetes that can grow and degrade various biopolymers under acidic, microaerobic and cold conditions [60]. One of their key ecological roles is the ability to utilise chitin as a growth substrate [61]. *Planctopirus limnophila* are planctomycetes that produce bioactive molecules, form biofilms in water, actively metabolise carbon and, like other *Planctomycetes*, can synthesize their own antibiotics to compete with other species in their niche [42; 62]. *Luteitalea pratensis* is a secondary species in facies 7 (subdominant elsewhere), a slow-growing psychrotroph and a chemoorganotroph [63].

Candidatus Solibacter usitatus is the dominant or subdominant species across all studied sites (Fig. 4A–4Q). It belongs to *Acidobacteria*, which are widely distributed in soils and sediments [64] and play a role in soil organic carbon cycling [65]. The enhanced competitiveness of this bacterium in exploiting environmental resources, coupled with its possession of a vast array of diverse genes that enable a broad spectrum of metabolic and regulatory functions [64], accounts for its dominance and subdominance in virtually all points. Among the acidobacteria is also the species *Candidatus Koribacter versatilis* [66], which dominates in facies 3, 5, 8, 11, 15 (Fig. 4C, 4E, 4H, 4K, 4N), characterised by sandy (except for facies 3) weakly humus soils (Table 1). Its ecological role is to utilize soil carbon [65].

Aneurinibacillus soli dominates at facies 9 (Fig. 4I), found on the steep (40–45°) lower slope of the northwest-facing Fatala River valley, underlain by Devonian aleurolithic-argillites, argillites interbedded with fine-grained sand with a two-story broad-leaved forest on ferrallitic soils of thick weakly humus medium-loamy skeletal soils on rocky-blocky colluvium of Devonian deposits (Table 1) and is absent at point 3 (Fig. 4C) – a gently sloping (1–2°) high floodplain surface of the west-northwest-facing Fatala River, underlain by Devonian coarse quartz sandstones, gravels, and conglomerates with a dense tall two-story forest on thick weakly humus light-loamy fluvisols on the alluvium of Devonian deposits (Table 1). This species possesses capabilities for the biosynthesis of streptomycin, taxol, auxin and gibberellin inactivation, which causes plant hormone degradation, suggesting active interactions with plants [67].

The species *Cutibacterium acnes*, which is pathogenic to humans and causes dermatological diseases [68], predominates in facies 2 (Fig. 4B) in the northwest part of the Fatala River basin (Fig. 2). The species *Rhodoplanes* sp. Z2-YC6860, an anaerobic phototrophic bacterium of the alpha-proteobacteria class [69], dominates in the headwaters of the river (Fig. 2) – in facies 4 (Fig. 4D). This genus of bacteria is capable of degrading pollutants such as polyaromatic hydrocarbons and polybrominated diphenyl ethers [70] and is also able to participate in nitrogen fixation [71]. The species *Scytonema* sp. HK-05 is dominant, while *Moraxella osloensis* is subdominant in facies 11 (Fig. 4K), which is located in an area with a high concentration of aluminum ore mining facilities. *Scytonema* sp. has been observed to produce cyanobactins – peptides associated with cytotoxicity, antiviral

and antimalarial activity [72], as well as the ability to fix nitrogen [73]. *Moraxella* bacteria produce an enzyme, which degrades non-biodegradable plastics such as polyethylene terephthalate and polyurethane, as well as biodegradable synthetic polyethers such as polycaprolactone, polyhydroxybutyrate, polybutylenesuccinate and polylactic acid [74]. The relationship between the genera *Scytonema* and *Moraxella* and aluminum pollution is not yet studied.

Facies 7 (Table 3) has the lowest alpha-diversity, as indicated by Margalef, Simpson and Shannon indices and the least even species distribution in the bacterial community. This facies is a gently sloping (1–2°) water divide surface with a south-southwest exposure, composed of Devonian aleurite-argillites and argillites with interlayers of fine-grained sandstones, with a monodominant grassland community on thin, low-humus, sandy-skeletal leptosols over rocky-eluvial weathering of Devonian deposits (Table 1). Decreasing alpha-diversity can be linked to an increase in the abundance of planctomycetes (Fig. 3G) on this site, which are capable of producing antibiotics to outcompete other species that actively consume carbon [42].

According to Shannon and Simpson indices, the highest bacterial alpha-diversity is observed in facies 18 (Table 3) on the upper, gentle (4°) slope of a gentle, low hill with a western aspect, composed of Ordovician large quartz sandstones, gravelites and conglomerates with sparse woodland on ferralitic soils, moderately thick, weakly humic, medium-loamy loess on the deluvium of Ordovician deposits (Table 1). The most even species distribution is observed in bacterial communities of facies 10, 12, 17, and 18 (Table 3).

Based on calculations of Jaccard (Table 4) beta-diversity indices, it was found that the most distinct in terms of species composition are the communities of facies 3 and 5 and a group of communities with similar species composition was also identified, including facies 2, 4, 8, 10, 12, 16, and 17. Facies 3 is a high floodplain surface of the Fatala River, covered with a dense, multi-layered, tall forest on powerful, weakly humus, light loamy fluvisols, overlying Devonian large quartz sandstone, gravelite, and conglomerate alluvium (Table 1). Facies 5, on the other hand, is a water divide surface of a ridge with a dense, multi-layered, tall forest on powerful, weakly humus, sandy, strongly skeletal ferralitic soils, developed on the eluvium and colluvium of Devonian large quartz sandstone, gravelite, and conglomerate (Table 1). Facies 2, 4, and 12 are characterized by the presence of forests of different ages on thin to moderately thick leptosols with low to moderate humus content and sandy loam texture. Facies 10 and 16 consist of periodically flooded, gently undulating surfaces of the first floodplains of the Fatala River, supporting a two-story broad-leaved forest in the fluvisol, thick, low-humus soil (Table 1). The Brey-Curtis index distinguishes a narrower group of points with similar species composition – facies 10, 12, and 17 (Table 5). Furthermore, based on the calculations, facies 7 (Table 5) stands out as the most distinct, being a gently sloping water divide surface with a grass-dominated monodominant community (Table 1). On this site, *Planctomycetes* (Fig. 3G) dominate, producing antimicrobial substances to compete against other species [42; 43], which likely accounts for the striking differences in bacterial diversity observed.

CONCLUSIONS

Based on the research conducted, several correlations between soil bacterial composition and soil characteristics have been identified. The dominant phyla were *Proteobacteria*, *Firmicutes*, and *Actinobacteria*. Meanwhile, reduced levels of the *Proteobacteria* phylum were observed on areas with thick, low-humus soils (facies 5 and 6), while *Actinobacteria* dominated in the medium-light clay soil (facies 16), with the disappearance of the *Cyanobacteria* phylum. The decrease in *Actinobacteria* and *Firmicutes* and the increase in *Planctomycetes*, *Thermotogae*, and *Verrucomicrobia*, as well as the absence of phyla *Candidatus Saccharibacteria* and *Euryarchaeota* and the dominance of the species *Acidisphaera* sp. G45-3 is likely due to the presence of a grass-dominated monoculture on thin, low-fertility leptosols (facies 7).

The highest abundance of the phylum *Cyanobacteria* was recorded on poorly and weakly humus leptosols on water divide surfaces and yellow earths on interfluvial slopes (facies 7, 11, 15). The prevalence of this phylum in an area with a high concentration of bauxite mining enterprises (facies 11) can be preliminarily explained by the ability of cyanobacteria to restore soil fertility and quality. Across a vast number of facies, the species *Candidatus Solibacter usitatus* dominates, owing to its enhanced competitiveness, which is facilitated by its possession of genes that confer an expanded repertoire of metabolic and regulatory functions. In several weakly humified sandy and loamy soils with varying topographic positions (facies 3, 5, 8, 11, and 15), the species *Candidatus Koribacter versatilis* dominates. At the lower slope of the Fatala River valley (facies 9), the dominant species *Aneurinibacillus soli* has been identified, which is completely absent from the high floodplain surface (facies 3). In the northwest-north part of the Fatala River basin (facies 2), *Cutibacterium acnes* is the dominant species. In the headwaters of the Fatala River (facies 4), *Rhodoplanes* sp. Z2-YC6860 is the dominant species. In an aluminum-rich area (facies 11), the species *Scytonema* sp. HK-05 is predominant.

The lowest bacterial diversity and poor species evenness are observed in thin, low-humus sandy, strongly skeletal leptosols with grass monodominant vegetation (facies 7), with the acidophilic species *Acidisphaera* sp. G45-3 being dominant. The decrease in alpha-diversity is presumably associated with an increase in *Planctomycetes*, which are capable of producing antimicrobial compounds to eliminate competitor species that actively consume carbon. The highest bacterial diversity is observed in thick, weakly humified, medium-loamy ferralitic soils with sparse, open forest (facies 18).

Beta-diversity analysis revealed that the most distinct facies are several in the northern part of the basin, namely: facies 3 – high floodplain surface composed of large Devonian quartz sandstones, gravelites and conglomerates with dense, tall two-story forests growing on thick, weakly humified, easily clayey fluvisols over Devonian deposits; facies 5 – water divide surface on the ridge composed of large Devonian quartz sandstones, gravelites and conglomerates with dense, tall two-story forests growing on thick, weakly humified, sandy, strongly skeletal ferralitic soils over Devonian eluvium and colluvium; facies 7 – gently undulating water divide surface composed of Devonian aleurolites and argillites with layers of fine-grained sandstones, featuring a grass-dominant monodominant community on thin, weakly humified,

sandy, strongly skeletal leptosols over Devonian rocky and bouldery eluvium. Despite their differences in vegetation cover and topographic position, several facies (10, 12, 17) exhibit a great similarity in their bacterial composition.

ACKNOWLEDGMENT

This work was supported by a grant from the Russian Federation through the Ministry of Science and Higher Education (Agreement No. 075-15-2023-592, Project No. 13.2251.21.0216) in accordance with Article 78.1, Point 4 of the Russian Federation Budget Code.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при финансовой поддержке Проекта Российской Федерации в лице Минобрнауки России: грант в форме субсидий в соответствии с пунктом 4 статьи 78.1 Бюджетного кодекса Российской Федерации (Соглашение № 075-15-2023-592 по теме № 13.2251.21.0216).

REFERENCES

1. Navarrete A.A., Tsai S.M., Mendes L.W., Faust K., de Hollander M., Cassman N.A., Raes J., van Veen J.A., Kuramae E.E. Soil microbiome responses to the short-term effects of Amazonian deforestation. *Mol Ecol*, 2015, vol. 24, no. 10, pp. 2433–2448. <https://doi.org/10.1111/mec.13172>.
2. Islam W., Noman A., Naveed H., Huang Z., Chen H.Y.H. Role of environmental factors in shaping the soil microbiome. *Environ Sci Pollut Res*, 2020, vol. 27, no. 33, pp. 41225–41247. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-10471-2>.
3. Khan S.T., Adil S.F., Shaik M.R., Alkhathlan H.Z., Khan M., Khan M. Engineered Nanomaterials in Soil: Their Impact on Soil Microbiome and Plant Health. *Plants*, 2022, vol. 11, no. 1, pp. 109. <https://doi.org/10.3390/plants11010109>.
4. Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat Rev Microbiol.*, 2017, vol. 15, no. 10, pp. 579–590. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2017.87>.
5. Dubey A., Malla M.A., Khan F., Chowdhary K., Yadav S., Kumar A., Sharma S., Khare P.K., Khan M.L. Soil microbiome: a key player for conservation of soil health under changing climate. *Biodivers Conserv*, 2019, vol. 28, pp. 2405–2429. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01760-5>.
6. Goss-Souza D., Mendes L.W., Rodrigues J.L.M., Tsai S.M. Ecological Processes Shaping Bulk Soil and Rhizosphere Microbiome Assembly in a Long-Term Amazon Forest-to-Agriculture Conversion. *Microb Ecol*, 2020, vol. 79, no. 1, pp. 110–122. <https://doi.org/10.1007/s00248-019-01401-y>.
7. Hermans S.M., Buckley H.L., Case B.S., Curran-Cournane F., Taylor M., Lear G. Bacteria as Emerging Indicators of Soil Condition. *Appl Environ Microbiol*, 2017, vol. 83, pp. e02826–16. <https://doi.org/10.1128/AEM.02826-16>.
8. Ossowicki A., Raaijmakers J.M., Garbeva P. Disentangling soil microbiome functions by perturbation. *Environmental Microbiology Reports*, 2021, vol. 13, no. 5, pp. 582–590. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12989>.
9. Philippot L., Chenu C., Kappler A., Rillig M.C., Fierer N. The interplay between microbial communities and soil properties. *Nat Rev Microbiol*, 2024, vol. 22, no. 4, pp. 226–239. <https://doi.org/10.1038/s41579-023-00980-5>.
10. Jansson J.K., McClure R., Egbert R.G. Soil microbiome engineering for sustainability in a changing environment. *Nat Biotechnol*, 2023, vol. 41, no. 12, pp. 1716–1728. <https://doi.org/10.1038/s41587-023-01932-3>.
11. Mishra A., Singh L., Singh D. Unboxing the black box— one step forward to understand the soil microbiome: A systematic review. *Microb Ecol*, 2023, vol. 85, pp. 669–683. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-01962-5>.
12. Hiraishi A., Matsuzawa Y., Kanbe T., Wakao N. *Acidisphaera rubrifaciens* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacteriochlorophyll-containing bacterium isolated from acidic environments. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, vol. 50, pp. 1539–1546. <https://doi.org/10.1099/00207713-50-4-1539>.
13. Okamura K., Hisada T., Kanbe T., Hiraishi A. *Rhodovastum atsumiense* gen. nov., sp. nov., a phototrophic alphaproteobacterium isolated from paddy soil. *J Gen Appl Microbiol*, 2009, vol. 55, no. 1, pp. 43–50. <https://doi.org/10.2323/jgam.55.43>.
14. Ardley J.K., O'Hara G.W., Reeve W.G., Yates R.J., Dilworth M.J., Tiwari R.P., Howieson J.G. Root nodule bacteria isolated from South African *Lotononis bainesii*, *L. listii* and *L. solitudinis* are species of *Methylobacterium* that are unable to utilize methanol. *Arch Microbiol*, 2009, vol. 191, no. 4, pp. 311–318. <https://doi.org/10.1007/s00203-009-0456-0>.
15. Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Baulina O.I., Bodelier P.L., Damsté J.S., Dedys S.N. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, Isosphaera-like planctomycete from acidic northern wetlands. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2008, vol. 58, no. 5, pp. 1186–1193. <https://doi.org/10.1099/ijs.0.65593-0>.
16. Ivanova A.A., Naumoff D.G., Kulichevskaya I.S., Rakitin A.L., Mardanov A.V., Ravin N.V., Dedys S.N. Planctomycetes of the Genus *Singulisphaera* Possess Chitinolytic Capabilities. *Microorganisms*, 2024, vol. 12, pp. 1266. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12071266>.
17. Kruppa O., Czermak P. Screening for Biofilm-Stimulating Factors in the Freshwater Planctomycete *Planctopirus limnophila* to Improve Sessile Growth in a Chemically Defined Medium. *Microorganisms*, 2022, vol. 10, pp. 801. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10040801>.
18. Jeske O., Surup F., Ketteniß M., Rast P., Förster B., Jogler M., Wink J., Jogler C. Developing Techniques for the Utilization of Planctomycetes As Producers of Bioactive Molecules. *Front. Microbiol*, 2016, vol. 7, pp. 1242. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01242>.
19. Pizzetti I., Gobet A., Fuchs B.M., Amann R., Fazi S. Abundance and diversity of Planctomycetes in a Tyrrhenian coastal system of central Italy. *Aquat Microb Ecol*, 2011, vol. 65, pp. 129–141. <https://doi.org/10.3354/ame01535>.
20. Vieira S., Luckner M., Wanner G., Overmann J. *Luteitalea pratensis* gen. nov., sp. nov. a new member of subdivision 6 Acidobacteria isolated from temperate grassland soil. *Int J Syst Evol Microbiol*, 2017, vol. 67, no. 5, pp. 1408–1414. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001827>.
21. Challacombe J.F., Eichorst S.A., Hauser L., Land M., Xie G., Kuske C.R. Biological consequences of ancient gene acquisition and duplication in the large genome of *Candidatus Solibacter usitatus* Ellin6076. *PLoS One*, 2011, vol. 6, no. 9, pp. e24882. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024882>.
22. Rawat S.R., Männistö M.K., Bromberg Y., Häggblom M.M. Comparative genomic and physiological analysis

- provides insights into the role of Acidobacteria in organic carbon utilization in Arctic tundra soils. *FEMS Microbiol Ecol*, 2012, vol. 82, no. 2, pp. 341–355. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01381.x>.
23. Liu Y., Wang L.H., Hao C.B., Li L., Li S.Y., Feng C.P. Microbial diversity and ammonia-oxidizing microorganism of a soil sample near an acid mine drainage lake. *Huan Jing Ke Xue*, 2014, vol. 35, no. 6, pp. 2305–2313. (In Chinese). <https://doi.org/10.13227/j.hjxx.2014.06.037>.
24. Ignateva D.I., Volkov A.A., Shvartsev A.A., Alekseev Y.I. *Sposob vydeleniya total'noy dna bakteriy iz obrazcov pochvy, sposob otsenki bakterial'nogo sostava pochv posredstvom metagenomnogo sekvenirovaniya i nabory dlya osushchestvleniya sposobov* [Method for isolating total bacterial DNA from soil samples, method for assessing bacterial composition of soils using metagenomic sequencing and kits for implementing the methods]. Patent RF, no. 2829656, 2024.
25. Lee J.S., Lee K.C., Kim K.K., Lee B. Complete genome sequence of the *Aneurinibacillus soli* CB4(T) from soil of mountain. *J Biotechnol*, 2016, vol. 221, pp. 116–117. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.01.027>.
26. De Canha M.N., Komarnytsky S., Langhansova L., Lall N. Exploring the Anti-Acne Potential of *Impepho* [*Helichrysum odoratissimum* (L.) Sweet] to Combat *Cutibacterium acnes* Virulence. *Front Pharmacol*, 2020, vol. 10, pp. 1559. <https://doi.org/10.3389/fphar.2019.01559>.
27. Rayyan A.A., Kyndt J.A. Genome Sequences of *Rhodoplanes serenus* and Two Thermotolerant Strains, *Rhodoplanes tepidamans* and "*Rhodoplanes cryptolactis*," Further Refine the Genus. *Microbiol Resour Announc*, 2023, vol. 12, no. 7, pp. e0009923. <https://doi.org/10.1128/mra.00099-23>.
28. Wu Y., Song Q., Wu J., Zhou J., Zhou L., Wu W. Field study on the soil bacterial associations to combined contamination with heavy metals and organic contaminants. *Sci Total Environ*, 2021, vol. 778, pp. 146282. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146282>.
29. Too C.C., Keller A., Sickel W., Lee S.M., Yule C.M. Microbial Community Structure in a Malaysian Tropical Peat Swamp Forest: The Influence of Tree Species and Depth. *Front. Microbiol*, 2018, vol. 9, pp. 2859. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02859>.
30. Crnkovic C.M., Braesel J., Kronic A., Eustáquio A.S., Orjala J. Scytodecamide from the Cultured *Scytonema* sp. UIC 10036 Expands the Chemical and Genetic Diversity of Cyanobactins. *Chembiochem*, 2020, vol. 21, no. 6, pp. 845–852. <https://doi.org/10.1002/cbic.201900511>.
31. Adelizzi R., O'Brien E.A., Hoellrich M., Rudgers J.A., Mann M., Fernandes V.M.C., Darrouzet-Nardi A., Stricker E. Disturbance to biocrusts decreased cyanobacteria, N-fixers abundance, and grass leaf N but increased fungal abundance. *Ecology*, 2022, vol. 103, no. 4, pp. e3656. <https://doi.org/10.1002/ecy.3656>.
32. Nikolaivits E., Taxeidis G., Gkountela C., Vouyiouka S., Maslak V., Nikodinovic-Runic J., Topakas E. A polyesterase from the Antarctic bacterium *Moraxella* sp. degrades highly crystalline synthetic polymers. *J Hazard Mater*, 2022, vol. 434, pp. 128900. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.128900>.
33. Hervé V., Junier T., Bindschedler S., Verrecchia E., Junier P. Diversity and ecology of oxalotrophic bacteria. *World J Microbiol Biotechnol*, 2016, vol. 32, no. 2, pp. 28. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1982-3>.
34. Ling N., Wang T., Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions. *Nat Commun*, 2022, vol. 13, no. 1, pp. 836. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28448-9>.
35. Gu Z., Feng K., Li Y., Li Q. Microbial characteristics of the leachate contaminated soil of an informal landfill site. *Chemosphere*, 2022, vol. 287, no. 2, pp. 132155. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132155>.
36. Li Y., Zheng B., Yang Y., Chen K., Chen X., Huang X., Wang X. Soil microbial ecological effect of shale gas oil-based drilling cuttings pyrolysis residue used as soil covering material. *J Hazard Mater*, 2022, vol. 436, pp. 129231. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129231>.
37. Gao H., Wu M., Liu H., Xu Y., Liu Z. Effect of petroleum hydrocarbon pollution levels on the soil microecosystem and ecological function. *Environ Pollut*, 2022, vol. 15, no. 293, pp. 118511. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118511>.
38. Brennan F.P., Moynihan E., Griffiths B.S., Hillier S., Owen J., Pendlowski H., Avery L.M. Clay mineral type effect on bacterial enteropathogen survival in soil. *Sci Total Environ*, 2014, vol. 468–469, pp. 302–305. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.08.037>.
39. Callahan M.T., Micallef S.A., Buchanan R.L. Soil Type, Soil Moisture, and Field Slope Influence the Horizontal Movement of *Salmonella enterica* and *Citrobacter freundii* from Floodwater through Soil. *J Food Prot*, 2017, vol. 80, no. 1, pp. 189–197. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-16-263>.
40. Phan-Thien K., Metaferia M.H., Bell T.L., Bradbury M.I., Sassi H.P., van Ogtrop F.F., Suslow T.V., McConchie R. Effect of soil type and temperature on survival of *Salmonella enterica* in poultry manure-amended soils. *Lett Appl Microbiol*, 2020, vol. 71, no. 2, pp. 210–217. <https://doi.org/10.1111/lam.13302>.
41. Kuramae E.E., Yergeau E., Wong L.C., Pijl A.S., van Veen J.A., Kowalchuk G.A. Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type. *FEMS Microbiol Ecol*, 2012, vol. 79, no. 1, pp. 12–24. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01192.x>.
42. Han X., Huang C., Khan S., Zhang Y., Chen Y., Guo J. nirS-type denitrifying bacterial communities in relation to soil physicochemical conditions and soil depths of two montane riparian meadows in North China. *Environ Sci Pollut Res Int*, 2020, vol. 27, no. 23, pp. 28899–28911. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09171-8>.
43. Hedrich S., Schlömann M., Johnson D.B. The iron-oxidizing proteobacteria. *Microbiology (Reading)*, 2011, vol. 157, no. 6, pp. 1551–1564. <https://doi.org/10.1099/mic.0.045344-0>.
44. Ghosh S., Bagchi A. Protein dynamics and molecular motions study in relation to molecular interaction between proteins from sulfur oxidizing proteobacteria *Allochrocatium vinosum*. *J Biomol Struct Dyn*, 2021, vol. 39, no. 8, pp. 2771–2787. <https://doi.org/10.1080/07391102.2020.1754914>.
45. Shao M.F., Zhang T., Fang H.H. Sulfur-driven autotrophic denitrification: diversity, biochemistry, and engineering applications. *Appl Microbiol Biotechnol*, 2010, vol. 88, no. 5, pp. 1027–1042. <https://doi.org/10.1007/s00253-010-2847-1>.
46. Puri A.W. Specialized Metabolites from Methylophilic Proteobacteria. *Curr Issues Mol Biol*, 2019, vol. 33, pp. 211–224. <https://doi.org/10.21775/cimb.033.211>.
47. Sánchez-Marañón M., Miralles I., Aguirre-Garrido J.F., Anguita-Maeso M., Millán V., Ortega R., García-Salcedo J.A., Martínez-Abarca F., Soriano M. Changes in the soil

- bacterial community along a pedogenic gradient. *Sci Rep*, 2017, vol. 7, pp. 14593. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15133-x>
48. Lee K.C., Morgan X.C., Dunfield P.F., Tamas I., McDonald I.R., Stott M.B. Genomic analysis of *Chthonomonas calidirosea*, the first sequenced isolate of the phylum Armatimonadetes. *ISME J*, 2014, vol. 8, no. 7, pp. 1522–1533. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.251>
49. Langendries S., Goormachtig S. *Paenibacillus polymyxa*, a Jack of all trades. *Environ Microbiol*, 2021, vol. 23, no. 10, pp. 5659–5669. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15450>
50. Liu L., Wang Z., Ma D., Zhang M., Fu L. Diversity and Distribution Characteristics of Soil Microbes across Forest–Peatland Ecotones in the Permafrost Regions. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 2022, vol. 19, pp. 14782. <https://doi.org/10.3390/ijerph192214782>
51. Abinandan S., Subashchandrabose S.R., Venkateswarlu K., Megharaj M. Soil microalgae and cyanobacteria: the biotechnological potential in the maintenance of soil fertility and health. *Crit Rev Biotechnol*, 2019, vol. 39, no. 8, pp. 981–998. <https://doi.org/10.1080/07388551.2019.1654972>
52. Nowruz B., Bouaïcha N., Metcalf J.S., Porzani S.J., Konur O. Plant-cyanobacteria interactions: Beneficial and harmful effects of cyanobacterial bioactive compounds on soil-plant systems and subsequent risk to animal and human health. *Phytochemistry*, 2021, vol. 192, pp. 112959. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112959>
53. Aoyagi T., Inaba T., Aizawa H., Mayumi D., Sakata S., Charfi A., Suh C., Lee J.H., Sato Y., Ogata A., Habe H., Hori T. Unexpected diversity of acetate degraders in anaerobic membrane bioreactor treating organic solid waste revealed by high-sensitivity stable isotope probing. *Water Res*, 2020, vol. 176, pp. 115750. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115750>
54. Martinez M.A., Woodcroft B.J., Ignacio Espinoza J.C., Zayed A.A., Singleton C.M., Boyd J.A., Li Y.F., Purvine S., Maughan H., Hodgkins S.B., Anderson D., Sederholm M., Temperton B., Bolduc B., Saleska S.R., Tyson G.W., Rich V.I., IsoGenie Project Coordinators, Saleska S.R., Tyson G.W., Rich V.I. Discovery and ecogenomic context of a global *Caldiserica*-related phylum active in thawing permafrost, *Candidatus Cryoserica* class nov., *Ca. Cryoserica* ord. nov., *Ca. Cryoserica* fam. nov., comprising the four species *Cryosericum septentrionale* gen. nov. sp. nov., *Ca. C. hinesii* sp. nov., *Ca. C. odellii* sp. nov., *Ca. C. terrychapinii* sp. nov. *Syst Appl Microbiol*, 2019, vol. 42, no. 1, pp. 54–66. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.12.003>
55. Dyksma S., Gallert C. *Candidatus Syntrophosphaera thermopropionivorans*: a novel player in syntrophic propionate oxidation during anaerobic digestion. *Environ Microbiol Rep*, 2019, vol. 11, no. 4, pp. 558–570. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12759>
56. Zhou S., Wang G., Han Q., Zhang J., Dang H., Ning H., Gao Y., Sun J. Long-term saline water irrigation affected soil carbon and nitrogen cycling functional profiles in the cotton field. *Front Microbiol*, 2024, vol. 15, pp. 1310387. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1310387>
57. Rozanov A.S., Bryanskaya A.V., Malup T.K., Meshcheryakova I.A., Lazareva E.V., Taran O.P., Ivanisenko T.V., Ivanisenko V.A., Zhmodik S.M., Kolchanov N.A., Peltek S.E. Molecular analysis of the benthos microbial community in Zavarzin thermal spring (Uzon Caldera, Kamchatka, Russia). *BMC Genomics*, 2014, vol. 12, pp. S12. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-S12-S12>
58. Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Mardanov A.V., Beletsky A.V., Chupakov A.V., Kokryatskaya N.M., Pimenov N.V., Ravin N.V. Metabolic Diversity and Evolutionary History of the Archaeal Phylum "Candidatus Micrarchaeota" Uncovered from a Freshwater Lake Metagenome. *Appl Environ Microbiol*, 2020, vol. 86, no. 23, pp. e02199-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02199-20>
59. Golyshina O.V., Bargiela R., Toshchakov S.V., Chernykh N.A., Ramayah S., Korzhenkov A.A., Kublanov I.V., Golyshin P.N. Diversity of "Ca. Micrarchaeota" in Two Distinct Types of Acidic Environments and Their Associations with Thermoplasmatales. *Genes*, 2019, vol. 10, pp. 461. <https://doi.org/10.3390/genes10060461>
60. van Vliet D.M., Palakawong Na Ayudthaya S., Diop S., Villanueva L., Stams A.J.M., Sánchez-Andrea I. Anaerobic Degradation of Sulfated Polysaccharides by Two Novel Kiritimatiellales Strains Isolated From Black Sea Sediment. *Front Microbiol*, 2019, vol. 10, pp. 253. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00253>
61. Constancias F., Saby N.P., Terrat S., Dequiedt S., Horrigue W., Nowak V., Guillemin J.P., Biju-Duval L., Chemidlin Prévost-Bouré N., Ranjard L. Contrasting spatial patterns and ecological attributes of soil bacterial and archaeal taxa across a landscape. *Microbiologyopen*, 2015, vol. 4, no.3, pp. 518–531. <https://doi.org/10.1002/mbo3.256>
62. Hu M., Sardans J., Sun D., Yan R., Wu H., Ni R., Peñuelas J. Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration. *Environ Res*, 2024, vol. 251, no. 2, pp. 118715. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2024.118715>
63. Sidiki S. Bauxite Mining in the Boké Region (Western Guinea): Method Used and Impacts on Physical Environment. *European Journal of Sustainable Development Research*, 2019, vol. 3, no. 3, pp. em0087. <https://doi.org/10.29333/ejosdr/5735>
64. Kolie B., Jun Y., Sunahara G., Camara M. Characterization of the rock blasting process impacts in Lefa gold mine, Republic of Guinea. *Environ Earth Sci*, 2021, vol. 80, pp. 175. <https://doi.org/10.1007/s12665-021-09477-x>
65. Tabunschik V., Gorbunov R., Bratanov N., Gorbunova T., Mirzoeva N., Voytsekhovskaya V. Fatale River Basin (Republic of Guinea, Africa): Analysis of Current State, Air Pollution, and Anthropogenic Impact Using Geoinformatics Methods and Remote Sensing Data. *Sustainability*, 2023, vol. 15, pp. 15798. <https://doi.org/10.3390/su152215798>
66. Sidibé D., Konaté A.A., Kaba O.B., Traoré S. Bauxite Mining Industry in Guinea and the Valorization Prospects of the Resulting Residue for Engineering Purposes. *Novel Perspectives of Engineering Research*, 2021, vol. 4, pp. 94–110. <https://doi.org/10.9734/bpi/nper/v4/3680F>
67. Diallo P. Regime Stability, Social Insecurity and Bauxite Mining in Guinea. *Developments Since the Mid-Twentieth Century*, 1st ed., London, UK, 2019, 142 p. <https://doi.org/10.4324/9780429286544>
68. Diallo A.K., Conte M.S.M., Kaba O.B., Soumah A., Camara M. Petrological and Statistical Studies of the Limbiko Bauxite Deposit, Republic of Guinea. *International Journal of Geosciences*, 2023, vol. 14, pp. 351–376. <https://doi.org/10.4236/ijg.2023.144020>
69. Wilhelm C., Maconachie R. Exploring local content in Guinea's bauxite sector: Obstacles, opportunities and future trajectories. *Resources Policy*, 2020, vol. 71, pp. 101935. <https://doi.org/10.1016/j.resourpol.2020.101935>

70. Knierzinger J. The socio-political implications of bauxite mining in Guinea: A commodity chain perspective. *Extractive Industries and Society*, 2014, vol. 1, pp. 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.exis.2014.01.005>.

71. Daniel R. The metagenomics of soil. *Nat Rev Microbiol*, 2005, vol. 3, pp. 470–478. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1160>.

72. Chernov T.I., Kholodov V.A., Kogut B.M., Ivanov A.L. The Method of Microbiological Soil Investigations within the Framework of the Project “Microbiome of Russia”. *Dokuchaev Soil Bulletin*, 2017, vol. 87, pp. 100–113. (In Russian) <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-87-100-113>

73. Jones A., Breuning-Madsen H., Brossard M., Dampha A., Dewitte O., Hallett S., Jones R., Kilasara M., Le Roux P., Micheli E., Montanarella L., Spaargaren O., Tahar G., Thiombiano L., Van Ranst E., Yemefack M., Zougmore R. Soil Atlas of Africa. Luxembourg, Luxembourg, 2013, 176 p.

74. Gorbunova, T., Gorbunov, R., Camara, A.I., Bratanov, N., Sow, B.B., Pham, C.N., Safonova, M., Faerman, A., Tabunshchik, V., Nikiforova, A., Lineva, N., Diallo, A.I.P., Keita, I. Heavy Metals in Soils of the Fatale River Basin (Republic of Guinea). *RGSa2024*, vol. 18, pp. e08309. <https://doi.org/10.24857/rgsa.v18n9-161>

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- Mishra A., Singh L., Singh D. Unboxing the black box—one step forward to understand the soil microbiome: A systematic review // *Microb Ecol*, 2023, vol. 85, pp. 669–683. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-01962-5>
- Hiraishi A., Matsuzawa Y., Kanbe T., Wakao N. *Acidisphaera rubrifaciens* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacteriochlorophyll-containing bacterium isolated from acidic environments // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, vol. 50, pp. 1539–1546. <https://doi.org/10.1099/00207713-50-4-1539>
- Okamura K., Hisada T., Kanbe T., Hiraishi A. *Rhodovastum atsumiense* gen. nov., sp. nov., a phototrophic alphaproteobacterium isolated from paddy soil // *J Gen Appl Microbiol*, 2009, vol. 55, no. 1, pp. 43–50. <https://doi.org/10.2323/jgam.55.43>
- Ardley J.K., O'Hara G.W., Reeve W.G., Yates R.J., Dilworth M.J., Tiwari R.P., Howieson J.G. Root nodule bacteria isolated from South African *Lotononis bainesii*, *L. listii* and *L. solitudinis* are species of *Methylobacterium* that are unable to utilize methanol // *Arch Microbiol*, 2009, vol. 191, no. 4, pp. 311–318. <https://doi.org/10.1007/s00203-009-0456-0>
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Baulina O.I., Bodelier P.L., Damsté J.S., Dedysh S.N. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, *Isosphaera*-like planctomycete from acidic northern wetlands // *Int J Syst Evol Microbiol*, 2008, vol. 58, no. 5, pp. 1186–1193. <https://doi.org/10.1099/ijms.0.65593-0>
- Ivanova A.A., Naumoff D.G., Kulichevskaya I.S., Rakitin A.L., Mardanov A.V., Ravin N.V., Dedysh S.N. Planctomycetes of the Genus *Singulisphaera* Possess Chitinolytic Capabilities // *Microorganisms*, 2024, vol. 12, pp. 1266. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12071266>
- Kruppa O., Czermak P. Screening for Biofilm-Stimulating Factors in the Freshwater Planctomycete *Planctopirus limnophila* to Improve Sessile Growth in a Chemically Defined Medium // *Microorganisms*, 2022, vol. 10, pp. 801. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10040801>
- Jeske O., Surup F., Ketteniß M., Rast P., Förster B., Jogler M., Wink J., Jogler C. Developing Techniques for the Utilization of Planctomycetes As Producers of Bioactive Molecules // *Front. Microbiol*, 2016, vol. 7, pp. 1242. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01242>
- Pizzetti I., Gobet A., Fuchs B.M., Amann R., Fazi S. Abundance and diversity of Planctomycetes in a Tyrrhenian coastal system of central Italy // *Aquat Microb Ecol*, 2011, vol. 65, pp. 129–141. <https://doi.org/10.3354/ame01535>
- Vieira S., Luckner M., Wanner G., Overmann J. *Luteitalea pratensis* gen. nov., sp. nov. a new member of subdivision 6 Acidobacteria isolated from temperate grassland soil // *Int J Syst Evol Microbiol*, 2017, vol. 67, no. 5, pp. 1408–1414. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001827>
- Mishra A., Singh L., Singh D. Unboxing the black box—one step forward to understand the soil microbiome: A systematic review // *Microb Ecol*, 2023, vol. 85, pp. 669–683. <https://doi.org/10.1007/s00248-022-01962-5>
- Hiraishi A., Matsuzawa Y., Kanbe T., Wakao N. *Acidisphaera rubrifaciens* gen. nov., sp. nov., an aerobic bacteriochlorophyll-containing bacterium isolated from acidic environments // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 2000, vol. 50, pp. 1539–1546. <https://doi.org/10.1099/00207713-50-4-1539>
- Okamura K., Hisada T., Kanbe T., Hiraishi A. *Rhodovastum atsumiense* gen. nov., sp. nov., a phototrophic alphaproteobacterium isolated from paddy soil // *J Gen Appl Microbiol*, 2009, vol. 55, no. 1, pp. 43–50. <https://doi.org/10.2323/jgam.55.43>
- Ardley J.K., O'Hara G.W., Reeve W.G., Yates R.J., Dilworth M.J., Tiwari R.P., Howieson J.G. Root nodule bacteria isolated from South African *Lotononis bainesii*, *L. listii* and *L. solitudinis* are species of *Methylobacterium* that are unable to utilize methanol // *Arch Microbiol*, 2009, vol. 191, no. 4, pp. 311–318. <https://doi.org/10.1007/s00203-009-0456-0>
- Kulichevskaya I.S., Ivanova A.O., Baulina O.I., Bodelier P.L., Damsté J.S., Dedysh S.N. *Singulisphaera acidiphila* gen. nov., sp. nov., a non-filamentous, *Isosphaera*-like planctomycete from acidic northern wetlands // *Int J Syst Evol Microbiol*, 2008, vol. 58, no. 5, pp. 1186–1193. <https://doi.org/10.1099/ijms.0.65593-0>
- Ivanova A.A., Naumoff D.G., Kulichevskaya I.S., Rakitin A.L., Mardanov A.V., Ravin N.V., Dedysh S.N. Planctomycetes of the Genus *Singulisphaera* Possess Chitinolytic Capabilities // *Microorganisms*, 2024, vol. 12, pp. 1266. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12071266>
- Kruppa O., Czermak P. Screening for Biofilm-Stimulating Factors in the Freshwater Planctomycete *Planctopirus limnophila* to Improve Sessile Growth in a Chemically Defined Medium // *Microorganisms*, 2022, vol. 10, pp. 801. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10040801>
- Jeske O., Surup F., Ketteniß M., Rast P., Förster B., Jogler M., Wink J., Jogler C. Developing Techniques for the Utilization of Planctomycetes As Producers of Bioactive Molecules // *Front. Microbiol*, 2016, vol. 7, pp. 1242. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01242>
- Pizzetti I., Gobet A., Fuchs B.M., Amann R., Fazi S. Abundance and diversity of Planctomycetes in a Tyrrhenian coastal system of central Italy // *Aquat Microb Ecol*, 2011, vol. 65, pp. 129–141. <https://doi.org/10.3354/ame01535>
- Vieira S., Luckner M., Wanner G., Overmann J. *Luteitalea pratensis* gen. nov., sp. nov. a new member of subdivision 6 Acidobacteria isolated from temperate grassland soil // *Int J Syst Evol Microbiol*, 2017, vol. 67, no. 5, pp. 1408–1414. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.001827>
- Challacombe J.F., Eichorst S.A., Hauser L., Land M., Xie G., Kuske C.R. Biological consequences of ancient gene acquisition and duplication in the large genome of *Candidatus Solibacter usitatus* Ellin6076 // *PLoS One*. 2011, vol. 6, no. 9, pp. e24882. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024882>
- Rawat S.R., Männistö M.K., Bromberg Y., Häggblom M.M. Comparative genomic and physiological analysis provides insights into the role of Acidobacteria in organic carbon utilization in Arctic tundra soils // *FEMS Microbiology Ecology*.

- 2012, vol. 82, no. 2, pp. 341–355.
<https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01381.x>
23. Liu Y., Wang L.H., Hao C.B., Li L., Li S.Y., Feng C.P. Microbial diversity and ammonia-oxidizing microorganism of a soil sample near an acid mine drainage lake // *Huan Jing Ke Xue*. 2014, vol. 35, no. 6, pp. 2305–2313. (In Chinese).
<https://doi.org/10.13227/j.hj.kx.2014.06.037>
24. Игнатъева Д.И., Волков А.А., Шварцев А.А., Алексеев Я.И. Способ выделения тотальной ДНК бактерий из образцов почвы, способ оценки бактериального состава почв посредством метагеномного секвенирования и наборы для осуществления способов. Патент RU 2829656 C1, 2024.
25. Lee J.S., Lee K.C., Kim K.K., Lee B. Complete genome sequence of the *Aneurinibacillus soli* CB4(T) from soil of mountain // *Journal of Biotechnology*. 2016, vol. 221, pp. 116–117. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2016.01.027>
26. De Canha M.N., Komarnytsky S., Langhansova L., Lall N. Exploring the Anti-Acne Potential of *Impepho* [*Helichrysum odoratissimum* (L.) Sweet] to Combat *Cutibacterium acnes* Virulence // *Frontiers in Pharmacology*. 2020, vol. 10, pp. 1559. <https://doi.org/10.3389/fphar.2019.01559>
27. Rayyan A.A., Kyndt J.A. Genome Sequences of *Rhodoplanes serenus* and Two Thermotolerant Strains, *Rhodoplanes tepidamans* and "*Rhodoplanes cryptolactis*," Further Refine the Genus // *Microbiology Resource Announcements*. 2023, vol. 12, no. 7, pp. e0009923. <https://doi.org/10.1128/mra.00099-23>
28. Wu Y., Song Q., Wu J., Zhou J., Zhou L., Wu W. Field study on the soil bacterial associations to combined contamination with heavy metals and organic contaminants // *Science of The Total Environment*. 2021, vol. 778, pp. 146282. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.146282>
29. Too C.C., Keller A., Sickel W., Lee S.M., Yule C.M. Microbial Community Structure in a Malaysian Tropical Peat Swamp Forest: The Influence of Tree Species and Depth // *Frontiers in Microbiology*. 2018, vol. 9, pp. 2859. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02859>
30. Crnkovic C.M., Braesel J., Krunic A., Eustáquio A.S., Orjala J. Scytodamide from the Cultured *Scytonema* sp. UIC 10036 Expands the Chemical and Genetic Diversity of Cyanobactins // *ChemBioChem*. 2020, vol. 21, no. 6, pp. 845–852. <https://doi.org/10.1002/cbic.201900511>
31. Adelizzi R., O'Brien E.A., Hoellrich M., Rudgers J.A., Mann M., Fernandes V.M.C., Darrouzet-Nardi A., Stricker E. Disturbance to biocrusts decreased cyanobacteria, N-fixer abundance, and grass leaf N but increased fungal abundance // *Ecology*. 2022, vol. 103, no. 4, pp. e3656. <https://doi.org/10.1002/ecy.3656>
32. Nikolaivits E., Taxeidis G., Gkoutela C., Vouyiouka S., Maslak V., Nikodinovic-Runic J., Topakas E. A polyesterase from the Antarctic bacterium *Moraxella* sp. degrades highly crystalline synthetic polymers // *Journal of Hazardous Materials*. 2022, vol. 434, pp. 128900. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.128900>
33. Hervé V., Junier T., Bindschedler S., Verrecchia E., Junier P. Diversity and ecology of oxalotrophic bacteria // *World Journal of Microbiology and Biotechnology*. 2016, vol. 32, no. 2, pp. 28. <https://doi.org/10.1007/s11274-015-1982-3>
34. Ling N., Wang T., Kuzyakov Y. Rhizosphere bacteriome structure and functions // *Nature Communications*. 2022, vol. 13, no. 1, pp. 836. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-28448-9>
35. Gu Z., Feng K., Li Y., Li Q. Microbial characteristics of the leachate contaminated soil of an informal landfill site // *Chemosphere*. 2022, vol. 287, no. 2, pp. 132155. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.132155>
36. Li Y., Zheng B., Yang Y., Chen K., Chen X., Huang X., Wang X. Soil microbial ecological effect of shale gas oil-based drilling cuttings pyrolysis residue used as soil covering material // *Journal of Hazardous Materials*. 2022, vol. 436, pp. 129231. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129231>
37. Gao H., Wu M., Liu H., Xu Y., Liu Z. Effect of petroleum hydrocarbon pollution levels on the soil microecosystem and ecological function // *Environmental Pollution*. 2022, vol. 15, no. 293, pp. 118511. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118511>
38. Brennan F.P., Moynihan E., Griffiths B.S., Hillier S., Owen J., Pendowski H., Avery L.M. Clay mineral type effect on bacterial enteropathogen survival in soil // *Science of The Total Environment*. 2014, vol. 468–469, pp. 302–305. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.08.037>
39. Callahan M.T., Micallef S.A., Buchanan R.L. Soil Type, Soil Moisture, and Field Slope Influence the Horizontal Movement of *Salmonella enterica* and *Citrobacter freundii* from Floodwater through Soil // *Journal of Food Protection*. 2017, vol. 80, no. 1, pp. 189–197. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-16-263>
40. Phan-Thien K., Metaferia M.H., Bell T.L., Bradbury M.I., Sassi H.P., van Ogtrop F.F., Suslow T.V., McConchie R. Effect of soil type and temperature on survival of *Salmonella enterica* in poultry manure-amended soils // *Letters in Applied Microbiology*. 2020, vol. 71, no. 2, pp. 210–217. <https://doi.org/10.1111/lam.13302>
41. Kuramae E.E., Yergeau E., Wong L.C., Pijl A.S., van Veen J.A., Kowalchuk G.A. Soil characteristics more strongly influence soil bacterial communities than land-use type // *FEMS Microbiology Ecology*. 2012, vol. 79, no. 1, pp. 12–24. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2011.01192.x>
42. Han X., Huang C., Khan S., Zhang Y., Chen Y., Guo J. nirS-type denitrifying bacterial communities in relation to soil physicochemical conditions and soil depths of two montane riparian meadows in North China // *Environmental Science and Pollution Research International*. 2020, vol. 27, no. 23, pp. 28899–28911. <https://doi.org/10.1007/s11356-020-09171-8>
43. Hedrich S., Schlömann M., Johnson D.B. The iron-oxidizing proteobacteria // *Microbiology (Reading)*. 2011, vol. 157, no. 6, pp. 1551–1564. <https://doi.org/10.1099/mic.0.045344-0>
44. Ghosh S., Bagchi A. Protein dynamics and molecular motions study in relation to molecular interaction between proteins from sulfur oxidizing proteobacteria *Allochrocatium vinosum* // *Journal of Biomolecular Structure and Dynamics*. 2021, vol. 39, no. 8, pp. 2771–2787. <https://doi.org/10.1080/07391102.2020.1754914>
45. Shao M.F., Zhang T., Fang H.H. Sulfur-driven autotrophic denitrification: diversity, biochemistry, and engineering applications // *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2010, vol. 88, no. 5, pp. 1027–1042. <https://doi.org/10.1007/s00253-010-2847-1>
46. Puri A.W. Specialized Metabolites from Methylophilic Proteobacteria // *Current Issues in Molecular Biology*. 2019, vol. 33, pp. 211–224. <https://doi.org/10.21775/cimb.033.211>
47. Sánchez-Marañón M., Miralles I., Aguirre-Garrido J.F., Anguita-Maeso M., Millán V., Ortega R., García-Salcedo J.A., Martínez-Abarca F., Soriano M. Changes in the soil bacterial community along a pedogenic gradient // *Scientific Reports*. 2017, vol. 7, pp. 14593. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-15133-x>
48. Lee K.C., Morgan X.C., Dunfield P.F., Tamas I., McDonald I.R., Stott M.B. Genomic analysis of *Chthonomonas calidirosea*, the first sequenced isolate of the phylum *Armatimonadetes* // *ISME Journal*. 2014, vol. 8, no. 7, pp. 1522–1533. <https://doi.org/10.1038/ismej.2013.251>
49. Langendries S., Goormachtig S. *Paenibacillus polymyxa*, a Jack of all trades // *Environmental Microbiology*. 2021, vol. 23, no. 10, pp. 5659–5669. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.15450>
50. Liu L., Wang Z., Ma D., Zhang M., Fu L. Diversity and Distribution Characteristics of Soil Microbes across Forest–Peatland Ecotones in the Permafrost Regions // *International*

- Journal of Environmental Research and Public Health. 2022, vol. 19, pp. 14782. <https://doi.org/10.3390/ijerph192214782>
51. Abinandan S., Subashchandrabose S.R., Venkateswarlu K., Megharaj M. Soil microalgae and cyanobacteria: the biotechnological potential in the maintenance of soil fertility and health // *Critical Reviews in Biotechnology*. 2019, vol. 39, no. 8, pp. 981–998. <https://doi.org/10.1080/07388551.2019.1654972>
52. Nowruzi B., Bouaicha N., Metcalf J.S., Porzani S.J., Konur O. Plant-cyanobacteria interactions: Beneficial and harmful effects of cyanobacterial bioactive compounds on soil-plant systems and subsequent risk to animal and human health // *Phytochemistry*. 2021, vol. 192, pp. 112959. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2021.112959>
53. Aoyagi T., Inaba T., Aizawa H., Mayumi D., Sakata S., Charfi A., Suh C., Lee J.H., Sato Y., Ogata A., Habe H., Hori T. Unexpected diversity of acetate degraders in anaerobic membrane bioreactor treating organic solid waste revealed by high-sensitivity stable isotope probing // *Water Research*. 2020, vol. 176, pp. 115750. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2020.115750>
54. Martinez M.A., Woodcroft B.J., Ignacio Espinoza J.C., Zayed A.A., Singleton C.M., Boyd J.A., Li Y.F., Purvine S., Maughan H., Hodgkins S.B., Anderson D., Sederholm M., Temperton B., Bolduc B., Saleska S.R., Tyson G.W., Rich V.I., IsoGenie Project Coordinators, Saleska S.R., Tyson G.W., Rich V.I. Discovery and ecogenomic context of a global *Caldiserica*-related phylum active in thawing permafrost, *Candidatus Cryoserica* phylum nov., *Ca. Cryoserica* class nov., *Ca. Cryosericales* ord. nov., *Ca. Cryoseriaceae* fam. nov., comprising the four species *Cryosericum septentrionale* gen. nov. sp. nov., *Ca. C. hinesii* sp. nov., *Ca. C. odellii* sp. nov., *Ca. C. terrychapinii* sp. nov. // *Systematic and Applied Microbiology*. 2019, vol. 42, no. 1, pp. 54–66. <https://doi.org/10.1016/j.syapm.2018.12.003>
55. Dykstra S., Gallert C. *Candidatus Syntrophosphaera thermopropionivorans*: a novel player in syntrophic propionate oxidation during anaerobic digestion // *Environmental Microbiology Reports*. 2019, vol. 11, no. 4, pp. 558–570. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12759>
56. Zhou S., Wang G., Han Q., Zhang J., Dang H., Ning H., Gao Y., Sun J. Long-term saline water irrigation affected soil carbon and nitrogen cycling functional profiles in the cotton field // *Frontiers in Microbiology*. 2024, vol. 15, pp. 1310387. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1310387>
57. Rozanov A.S., Bryanskaya A.V., Malup T.K., Meshcheryakova I.A., Lazareva E.V., Taran O.P., Ivanisenko T.V., Ivanisenko V.A., Zhmodik S.M., Kolchanov N.A., Peltek S.E. Molecular analysis of the benthos microbial community in Zavarzin thermal spring (Uzon Caldera, Kamchatka, Russia) // *BMC Genomics*. 2014, vol. 12, pp. S12. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-S12-S12>
58. Kadnikov V.V., Savvichev A.S., Mardanov A.V., Beletsky A.V., Chupakov A.V., Kokryatskaya N.M., Pimenov N.V., Ravin N.V. Metabolic Diversity and Evolutionary History of the Archaeal Phylum "Candidatus Micrarchaeota" Uncovered from a Freshwater Lake Metagenome // *Applied and Environmental Microbiology*. 2020, vol. 86, no. 23, pp. e02199–20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02199-20>
59. Golyshina O.V., Bargiela R., Toshchakov S.V., Chernyh N.A., Ramayah S., Korzhenkov A.A., Kublanov I.V., Golyshin P.N. Diversity of "Ca. Micrarchaeota" in Two Distinct Types of Acidic Environments and Their Associations with Thermoplasmatales // *Genes*. 2019, vol. 10, pp. 461. <https://doi.org/10.3390/genes10060461>
60. van Vliet D.M., Palakawong Na Ayudthaya S., Diop S., Villanueva L., Stams A.J.M., Sánchez-Andrea I. Anaerobic Degradation of Sulfated Polysaccharides by Two Novel Kiritimatiellales Strains Isolated From Black Sea Sediment // *Frontiers in Microbiology*. 2019, vol. 10, pp. 253. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00253>
61. Constancias F., Saby N.P., Terrat S., Dequiedt S., Horrigue W., Nowak V., Guillemin J.P., Biju-Duval L., Chemidlin Prévost-Bouré N., Ranjard L. Contrasting spatial patterns and ecological attributes of soil bacterial and archaeal taxa across a landscape // *MicrobiologyOpen*. 2015, vol. 4, no. 3, pp. 518–531. <https://doi.org/10.1002/mbo3.256>
62. Hu M., Sardans J., Sun D., Yan R., Wu H., Ni R., Peñuelas J. Microbial diversity and keystone species drive soil nutrient cycling and multifunctionality following mangrove restoration // *Environmental Research*. 2024, vol. 251, no. 2, pp. 118715. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2024.118715>
63. Sidiki S. Bauxite Mining in the Boké Region (Western Guinea): Method Used and Impacts on Physical Environment // *European Journal of Sustainable Development Research*. 2019, vol. 3, no. 3, pp. em0087. <https://doi.org/10.29333/ejosdr/5735>
64. Kolie B., Jun Y., Sunahara G., Camara M. Characterization of the rock blasting process impacts in Lefa gold mine, Republic of Guinea // *Environmental Earth Sciences*. 2021, vol. 80, pp. 175. <https://doi.org/10.1007/s12665-021-09477-x>
65. Tabunshchik V., Gorbunov R., Bratanov N., Gorbunova T., Mirzoeva N., Voytsekhovskaya V. Fatala River Basin (Republic of Guinea, Africa): Analysis of Current State, Air Pollution, and Anthropogenic Impact Using Geoinformatics Methods and Remote Sensing Data // *Sustainability*. 2023, vol. 15, pp. 15798. <https://doi.org/10.3390/su152215798>
66. Sidibé D., Konaté A.A., Kaba O.B., Traoré S. Bauxite Mining Industry in Guinea and the Valorization Prospects of the Resulting Residue for Engineering Purposes // *Novel Perspectives of Engineering Research*. 2021, vol. 4, pp. 94–110. <https://doi.org/10.9734/bpi/nper/v4/3680F>
67. Diallo P. Regime Stability, Social Insecurity and Bauxite Mining in Guinea // *Developments Since the Mid-Twentieth Century*. 1st ed., London, UK, 2019. 142 p. <https://doi.org/10.4324/9780429286544>
68. Diallo A.K., Conte M.S.M., Kaba O.B., Soumah A., Camara M. Petrological and Statistical Studies of the Limbiko Bauxite Deposit, Republic of Guinea // *International Journal of Geosciences*. 2023, vol. 14, pp. 351–376. <https://doi.org/10.4236/ijg.2023.144020>
69. Wilhelm C., Maconachie R. Exploring local content in Guinea's bauxite sector: Obstacles, opportunities and future trajectories // *Resources Policy*. 2020, vol. 71, pp. 101935. <https://doi.org/10.1016/j.resourpol.2020.101935>
70. Knierzinger J. The socio-political implications of bauxite mining in Guinea: A commodity chain perspective // *Extractive Industries and Society*. 2014, vol. 1, pp. 20–27. <https://doi.org/10.1016/j.exis.2014.01.005>
71. Daniel R. The metagenomics of soil // *Nature Reviews Microbiology*. 2005, vol. 3, pp. 470–478. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1160>
72. Чернов Т. И., Холодов В. А., Когут Б. М., Иванов А. Л. Методология микробиологических исследований почвы в рамках проекта "Микробиом России" // *Бюл. Почв. ин-та им. В.В. Докучаева*. 2017. Т. 87. С. 100–113. <https://doi.org/10.19047/0136-1694-2017-87-100-113>
73. Jones A., Breuning-Madsen H., Brossard M., Dampha A., Dewitte O., Hallett S., Jones R., Kilasara M., Le Roux P., Micheli E., Montanarella L., Spaargaren O., Tahar G., Thiombiano L., Van Ranst E., Yemefack M., Zougmore R. *Soil Atlas of Africa*. Luxembourg: Luxembourg, 2013. 176 p.
74. Gorbunova T., Gorbunov R., Camara A.I., Bratanov N., Sow B.B., Pham C.N., Safonova M., Faerman A., Tabunshchik V., Nikiforova A., Lineva N., Diallo A.I.P., Keita I. Heavy Metals in Soils of the Fatala River Basin (Republic of Guinea) // *RGSA2024*. 2024, vol. 18, pp. e08309. <https://doi.org/10.24857/rgsa.v18n9-161>

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Yakov I. Alekseev, Roman V. Gorbunov, Darya A. Ignateva, Tatiana Yu. Gorbunova, Ibrahima Keita and Vladimir A. Tabunshchik were involved in data analysis, manuscript writing and graphic material creation. Sory Diakit , Abdoulaye M. Bald , Mamadou D. Sow and Alpha I.P. Diallo participated in data collection and text editing. Aleksey A. Shvartsev, Aleksandr A. Volkov and Yuliya A. Monakhova developed the methodology, analyzed data, and edited the text. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Яков И. Алексеев, Роман В. Горбунов, Дарья А. Игнат ева, Татьяна Ю. Горбунова, Ибрагима Кейта, Владимир А. Табунщик принимали участие в анализе данных, написании рукописи и создании графического материала. Сори Диаките, Абдулайе М. Балде, Мамаду Д. Соу, Альфа И. П. Диалло участвовали в сборе данных и редактировании текста. Алексей А. Шварцев, Александр А. Волков, Юлия А. Монахова разработали методологию, проанализировали данные и отредактировали текст. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

ORCID

Darya A. Ignateva / Дарья А. Игнат ева <https://orcid.org/0000-0003-0432-1760>
Tatiana Yu. Gorbunova / Татьяна Ю. Горбунова <https://orcid.org/0000-0003-2155-6502>
Ibrahima Keita / Ибрагима Кейта <https://orcid.org/0009-0001-2560-9117>
Yakov I. Alekseev / Яков И. Алексеев <https://orcid.org/0000-0002-1696-7684>
Roman V. Gorbunov / Роман В. Горбунов <https://orcid.org/0000-0002-8222-3819>
Aleksey A. Shvartsev / Алексей А. Шварцев <https://orcid.org/0000-0002-2786-9860>
Aleksandr A. Volkov / Александр А. Волков <https://orcid.org/0000-0002-4305-8726>
Yuliya A. Monakhova / Юлия А. Монахова <https://orcid.org/0000-0002-6772-6098>
Vladimir A. Tabunshchik / Владимир А. Табунщик <https://orcid.org/0000-0003-3555-6087>
Sory Diakit  / Сори Диаките <https://orcid.org/0009-0009-0284-7495>
Abdoulaye M. Bald  / Абдулайе М. Балде <https://orcid.org/0009-0003-1231-5608>
Mamadou D. Sow / Мамаду Д. Соу <https://orcid.org/0009-0005-1297-5424>
Alpha I. P. Diallo / Альфа И. П. Диалло <https://orcid.org/0000-2603-1959-1992>

Оригинальная статья / Original article

УДК 564.3+546.3; 577.4 (20)

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-10



Накопление тяжелых металлов в пищевых продуктах из прилегающих территорий Алавердского медно-химического комбината

Людмила С. Мирумян¹, Варужан С. Оганесян¹, Рузанна Г. Арутюнян¹, Марине В. Варданян¹, Армен С. Гаспарян², Людмила Г. Аванесян², Сирина А. Шогерян², Мадина З. Магомедова³, Патимат Д. Магомедова³, Жасмина А. Рустамова³, Асият Ш. Магомедова³, Лаура Д. Арутюнова¹

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

Лаура Д. Арутюнова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА; 0014 Республика Армения, г. Ереван, ул. П. Севака, 7. Тел. +37494574202

Email zool_laura@yahoo.com

ORCID <http://orcid.org/0000-0001-7814-6577>

Формат цитирования

Мирумян Л.С., Оганесян В.С., Арутюнян Р.Г., Варданян М.В., Гаспарян А.С., Аванесян Л.Г., Шогерян С.А., Магомедова М.З., Магомедова П.Д., Рустамова Ж.А., Магомедова А.Ш., Арутюнова Л.Д. Накопление тяжелых металлов в пищевых продуктах из прилегающих территорий Алавердского медно-химического комбината // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 131-136. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-10

Получена 22 июня 2024 г.

Прошла рецензирование 14 сентября 2024 г.

Принята 11 октября 2024 г.

Резюме

Цель: определить концентрацию тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) в продуктах растительного и животного происхождения, подверженных влиянию Алавердского медно-химического комбината.

Материалом для данной работы послужили пищевые продукты растительного и животного происхождения (яйца, молоко, айва, топинамбур, красное яблоко, мушмула, королек, картофель), собранные из окрестностей Алавердского медно-химического комбината на расстоянии 5000–8000 м (сс. Санаин, Одзун, Ахтала). Концентрации Cu, Zn, Pb определяли методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии (AAS extraction & ISO-8288).

Анализы показали, что содержание Pb в продуктах соответствует нормам, однако концентрации Cu и Zn превышают допустимые уровни. Негативное воздействие комбината на окружающую среду сохраняется и на расстоянии 8000 м. Загрязнение продуктов тяжелыми металлами может иметь экологические и биологические последствия.

Полученные результаты показали, что в окрестностях Алавердского медно-химического комбината пищевые продукты животного и растительного происхождения загрязнены тяжелыми металлами (Zn, Cu). Средние концентрации Cu и Zn в некоторых продуктах превышали максимально допустимые уровни, установленные международными организациями. Содержание меди и цинка на расстоянии 5000–8000 м от Алаверди, где находится медно-химический комбинат, выше нормы, содержание свинца соответствует норме. Превышающее норму содержание тяжелых металлов в пищевых продуктах является риском для здоровья населения, потенциально их употребление может нанести вред здоровью. Представленные результаты могут быть использованы для экологического мониторинга в горнодобывающих и металлургических районах.

Ключевые слова

Тяжелые металлы, медно-химический комбинат, Алаверди, пищевые продукты, экологический мониторинг.

Accumulation of heavy metals in food products from territories adjacent to the Alaverdi copper-chemical combine, Armenia

Lyudmila S. Mirumyan¹, Varuzhan S. Hovhannisyan¹, Ruzanna G. Harutyunyan¹, Marine V. Vardanyan¹, Armen S. Gasparyan², Lyudmila G. Avanesyan², Sirine A. Shogheryan², Madina Z. Magomedova³, Patimat D. Magomedova³, Jasmina A. Rustamova³, Asiyat Sh. Magomedova³ and Laura D. Harutyunova¹

¹Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia, Yerevan, Armenia

²Khachatur Abovyan Armenian State Pedagogical University, Yerevan, Armenia

³Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Laura D. Harutyunova, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Scientific Centre of Zoology and Hydroecology, National Academy of Sciences of the Republic of Armenia; 7 P. Sevak St, Yerevan, Armenia 0014.

Tel. +37494574202

Email zool_laura@yahoo.com

ORCID <http://orcid.org/0000-0001-7814-6577>

How to cite this article

Mirumyan L.S., Hovhannisyan V.S., Harutyunyan R.G., Vardanyan M.V., Gasparyan A.S., Avanesyan L.G., Shogheryan S.A., Magomedova M.Z., Magomedova P.D., Rustamova J.A., Magomedova A.Sh., Harutyunova L.D. Accumulation of heavy metals in food products from territories adjacent to the Alaverdi copper-chemical combine, Armenia. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):131-136. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-10

Received 22 June 2024

Revised 14 September 2024

Accepted 11 October 2024

Abstract

Aim. Determination of heavy metals (Cu, Zn, Pb) concentration in plant- and animal-based food products (FP) in locations adjacent to the Alaverdi Copper Chemical Combine (CCC).

Analysis has been undertaken of local FP of plant and animal origin (eggs, milk, quince, Jerusalem artichoke, red apple, medlar, persimmon and potato) collected within 5,000–8,000 m from the Alaverdi CCC (villages of Sanahin, Odzun and Akhtala). Concentrations of Cu, Zn and Pb were determined using atomic absorption spectrophotometry (AAS extraction & ISO-8288).

Analyses revealed that Pb levels comply with permissible standards, whereas Cu and Zn concentrations exceed allowable limits. The combine's negative impact on the environment persists even at distance of 8,000 m. Contamination of FP with heavy metals may lead to adverse ecological and biological consequences.

The findings indicate that FP of plant and animal origin in the vicinity of the Alaverdi CCC are contaminated with heavy metals (Zn, Cu). Average Cu and Zn concentrations in some products exceed the maximum levels set by international standards. The elevated levels of copper and zinc at distances of 5,000–8,000 m from Alaverdi CCC present a health risk to the population with potential adverse effects from FP consumption. These results can be used for ecological monitoring in other mining and metallurgical regions.

Key Words

Heavy metals, copper-chemical plant, Alaverdi CCC, food products, environmental monitoring.

ВВЕДЕНИЕ

Потребление в пищу продуктов, загрязненных тяжелыми металлами, является важной проблемой современного здравоохранения, связанной с рисками для здоровья человека. В этом отношении важное значение имеет загрязнение микроэлементами в результате деятельности объектов горнодобывающей промышленности.

Горное дело и металлургия веками играли огромную роль в экономической жизни Армении. Алавердский медно-химический комбинат – промышленное предприятие в г. Алаверди, был образован путем слияния Алавердского медеплавильного завода с химическими заводами. Алавердский медно-химический завод работает с момента его приватизации в 1997 году, но его закрыли в 2018 году. Через 4 года завод вновь был открыт [1]. Крупнейший в

Армении промышленный объект расположен в центре г. Алаверди на северо-востоке Армении, в Лорийской области, недалеко от границы с Грузией (41°05'28,3" с.ш., 44°39'32,4" в.д.), на высоте 1000 м над уровнем моря. Район окружен высокими горами и лесами (рис. 1).

Ранее в Армении проводились исследования по накоплению тяжелых металлов в организмах беспозвоночных, обитающих в почве, растениях, гидроэкосистемах [2–6]. Однако в условиях постоянно меняющейся экологической ситуации возникает необходимость в продолжении подобных исследований.

Целью работы является измерение концентрации некоторых тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) в пищевых продуктах, собранных из окрестностей Алавердского медно-химического комбината.

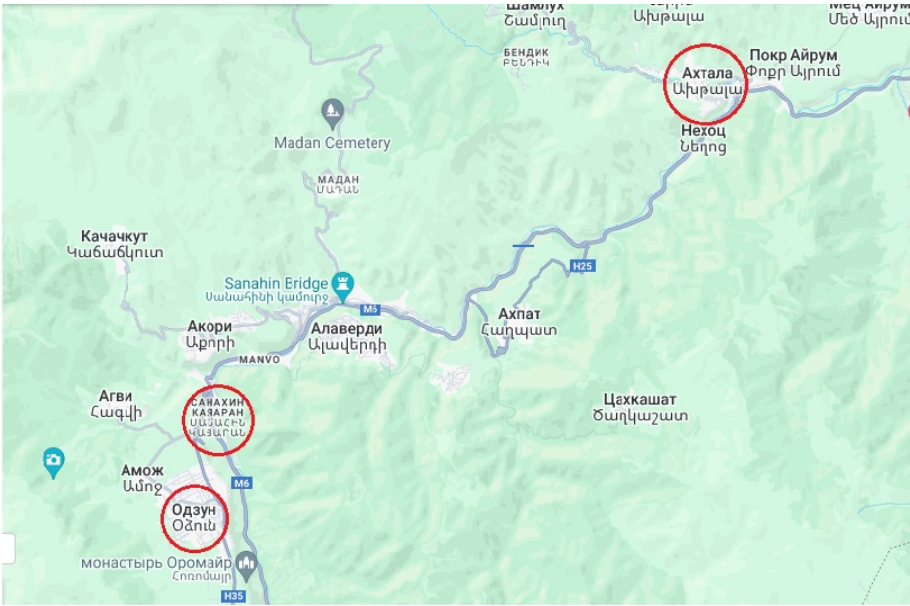


Рисунок 1. Карта г. Алаверди и его окрестностей
Figure 1. Map of Alaverdi and its surroundings

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал для исследования собран из прилегающих территорий Алавердского медно-химического комбината, в населенных пунктах Санаин, Одзун и в окрестностях Ахталы, находящихся на расстоянии от 5000 до 8000 м от города Алаверди (табл. 1). На определение количества содержания тяжелых металлов (Pb, Zn, Cu) были взяты пробы из следующих пищевых продуктов: яиц, молока, айвы, топинамбура, красных яблок, мушмулы, королька – по 30 экземпляров каждого продукта. Все продукты были переданы нами в Республиканский ветеринарно-

санитарный и фитосанитарный центр лабораторных исследований. Был применен метод атомно-абсорбционной спектрофотометрии AAS extraction & ISO-8288 определения токсичных элементов в пищевых продуктах и пищевом сырье. Взаимосвязь между содержанием тяжелых металлов (ТМ), а также между ТМ и биомассой определяли по критерию Стьюдента (Т-тест) [7]. Работа выполнена в Научном Центре зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения и Армянском государственном педагогическом университете им. Х.Абовяна (Лаборатория оценки экологического мониторинга, по программе 10-5/1-4).

Таблица 1. Координаты пунктов сбора в окрестностях г. Алаверди
Table 1. Coordinates of collection points in the surroundings of Alaverdi CCC

Пункты сбора Collection points	Широта Latitude	Долгота Longitude	Высота н.у.м. Height ASL	Расстояние от комбината в м Distance from Combine in m
Санаин Sanahin	41° 5'9.28"C	44°39'54.16"B	1077	8000
Одзун Odzun	41° 2'48.28"C	44°36'41.38"B	1144	7000
Ахтала Akhtala	41° 8'59.90"C	44°46'13.87"B	677	5000

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В исследовании были измерены концентрации некоторых тяжелых металлов (Cu, Zn, Pb) в продуктах, потенциально подверженных влиянию эксплуатации Алавердского медно-химического комбината, на основании которых оценены загрязнение тяжелыми металлами и их экологические и биологические последствия. Концентрации тяжелых металлов (Cu, Zn и Pb) измерялись в различных пищевых продуктах: овощах (топинамбур, картофель), фруктах (яблоки,

мушмула, королек, айва), молоке и яйцах с целью оценки накопления в них тяжелых металлов. По результатам анализов на тяжелые металлы (по МУК 4.1.98600, ГОСТ EN 14084-2014) показано, что в результате эксплуатации металлургического предприятия в яйцах, яблоках, мушмуле, топинамбуре, корольке, картофеле, айве и молоке содержание свинца соответствует норме, а содержание меди и цинка превышает норму (табл. 2, 3).

Таблица 2. Содержание тяжелых металлов в продуктах растительного происхождения по ГОСТ EN 14084-2014**Table 2.** Content of heavy metals in products of plant origin according to GOST EN 14084-2014

Показатели по ГОСТ EN 14084-2014 Indices according to GOST EN 14084-2014	Пункты сбора Collection points	Одзун Odzun	Санаин Sanahin	Санаин Sanahin	Ахтала Akhtala	Ахтала Akhtala	Ахтала Akhtala
	Продукты Products	Картофель Potato	Яблоко Apple	Мушмула Medlar	Топинамбур Jerusalem artichoke	Корольке Kinglet fruit	Айва Quince
Свинец Plumbum		<0,02	<0,02	<0,021	0,026	<0,02	0,02
Медь Copper		0,8	<0,5	1,5	1,5	<0,5	0,9
Цинк Zinc		2,4	<0,5	1,8	3,8	<0,5	2,4

Таблица 3. Содержание тяжелых металлов в продуктах животного происхождения по ГОСТ EN 14084-2014**Table 3.** Content of heavy metals in products of animal origin according to GOST EN 14084-2014

Показатели по ГОСТ EN 14084-2014 Indices according to GOST EN 14084-2014	Пункты сбора Collection points	Ахтала Akhtala	Санаин Sanahin
	Продукты Products	Яйцо Egg	Молоко Milk
Свинец Plumbum		<0,02	<0,02
Медь Copper		0,5	<0,5
Цинк Zinc		11,3	2,4

Рассчитанная с помощью критерия достоверности разницы по Стьюденту [7] взаимосвязь между тяжелыми металлами и биомассой (M, N) показала, что во всех продуктах показатели свинца (Pb) в пределах нормы, а содержание меди (Cu) и цинка (Zn) – выше нормы (табл. 4). В тех продуктах, где показатель

достоверности (p) меньше 0,05, указывает на высокое содержание тяжелых металлов: медь (Cu) – достоверно повышенное содержание в топинамбуре, мушмуле, картофеле и айве, цинк (Zn) – в пределах нормы в яблоках и корольке, в остальных продуктах содержание достоверно повышено.

Таблица 4. Сравнительные показатели содержания тяжелых металлов в пищевых продуктах

(M ± m, N=30)

Table 4. Comparative indicators of heavy metal content in food products (M ± m, N=30)

Наименование продукта Product Name	Свинец Plumbum	Медь Copper	Цинк Zinc
Яйцо / Egg	0,02±0,0013	0,5±0,0051*	11,3±0,087*
Топинамбур / Jerusalem artichoke	0,026±0,002	1,5±0,0028*	3,8±0,17*
Яблоко / Apple	0,02±0,0021	0,5±0,073*	0,5±0,064*
Мушмула / Medlar	0,02±0,003	1,5±0,0019*	1,8±0,021*
Корольке / Kinglet fruit	0,02±0,002	0,5±0,0061*	0,5±0,071*
Картофель / Potato	0,02±0,003	0,8±0,073*	2,4±0,22*
Айва / Quince	0,02±0,002	0,9±0,081*	2,4±0,23*
Молоко / Milk	0,02±0,0013	0,5±0,0049*	2,4±0,27*

Примечание: * – обозначены достоверные значения (p < 0,05)

Note: * – significant values are indicated (p < 0.05)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в окрестностях Алавердского медно-химического комбината пищевые продукты животного и растительного происхождения загрязнены тяжелыми металлами (Zn, Cu). Содержание меди и цинка на расстоянии 5000–8000 м от города Алаверди, где находится медно-химический комбинат, выше нормы, содержание свинца соответствует норме. Отсюда следует, что даже на расстоянии 8000 м от промышленного объекта сохраняется его воздействие на окружающую среду, а Алавердский медно-химический комбинат представляет собой источник экологического загрязнения. Превышающее норму содержание тяжелых металлов в пищевых продуктах является риском для здоровья населения. Представленные результаты могут быть использованы для экологического мониторинга в горнодобывающих и металлургических районах.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке Комитета по высшему образованию и науке РА в рамках научного проекта № 10-5/И-4.

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out with the support of the Committee on Higher Education and Science of the Republic of Armenia within the framework of Scientific Project No. 10-5/И-4.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Petrosyan V., Orlova A., Dunlap Ch., Babayan E., Farfel M., Von Braun M. Lead in Residential Soil and Dust in a Mining and Smelting District in Northern Armenia: A Pilot Study // *Environ. Res.* 2004. V. 94. N 3. P. 297–308. [https://doi.org/10.1016/S0013-9351\(03\)00113-0](https://doi.org/10.1016/S0013-9351(03)00113-0)
2. Hovhannisyan V., Vaseashta A., Avanesyan L., Sadoyan R., Gasparyan A., Shogheryan S., Harutyunova L., Mirumyan L., Gevorgyan G. Ecological Characterization and Bio-Mitigation Potential of Heavy Metal Contamination in Metallurgically Affected Soil // *Applied Sciences*. 2022. V. 12. N 13. Article ID: 6312. P. 1–12. <https://doi.org/10.3390/app12136312>
3. Оганесян В.С., Арутюнова Л.Д., Мирумян Л.С., Магомедова М.З., Магомедова П.Д., Погосян Т.Э. Особенности накопления тяжелых металлов в организме моллюсков (Mollusca: Limacidae) южного склона горного массива Арагац // *Юг России: экология, развитие*. 2022. Т. 17. N 2. С. 37–41. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-2-37-41>
4. Gevorgyan G., Mamyan A., Boshyan T., Vardanyan T., Vaseashta A. Heavy Metal Contamination in an Industrially Affected River Catchment Basin: Assessment, Effects, and Mitigation // *Int. J. Environ. Res. Public Health*. 2021. V. 18.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Людмила С. Мирумян проводила анализ и обработку полученных данных, выполняла работу в написании рукописи. [Варужан С. Оганесян] проводил организацию всех работ и научную обработку материала. Рузанна Г. Арутюнян проводила анализ и обработку полученных данных, выполняла работу в написании рукописи. Марина В. Варданян проводила обработку полученных

N 6. Article ID: 2881.

<https://doi.org/10.3390/ijerph18062881>

5. Mamyan, A.S., Gevorgyan G.A. Comparative Investigation of the River Phytoplankton of the Debed River Catchment Basin's Mining and Non-mining Areas // *Biol. J. Armen.* 2017. V. 69. N 4. P. 50–55.

6. Pipoyan D., Beglaryan M., Sireyan L., Merendino N. Exposure assessment of potentially toxic trace elements via consumption of fruits and vegetables grown under the impact of Alaverdi s mining complex // *Human and Ecological Risk Assessment*. 2018. V. 25. Iss. 4. P. 819–834. <https://doi.org/10.1080/10807039.2018.1452604>

7. William Sealy Gosset Student. The Probable Error of a Mean // *Biometrika*. 1908. V. 6. N 1. P. 1–25. <http://dx.doi.org/10.2307/2331554>

REFERENCES

1. Petrosyan V., Orlova A., Dunlap Ch., Babayan E., Farfel M., Von Braun M. Lead in Residential Soil and Dust in a Mining and Smelting District in Northern Armenia: A Pilot Study. *Environ. Res.*, 2004, vol. 94, no. 3, pp. 297–308. [https://doi.org/10.1016/S0013-9351\(03\)00113-0](https://doi.org/10.1016/S0013-9351(03)00113-0)
2. Hovhannisyan V., Vaseashta A., Avanesyan L., Sadoyan R., Gasparyan A., Shogheryan S., Harutyunova L., Mirumyan L., Gevorgyan G., Ecological Characterization and Bio-Mitigation Potential of Heavy Metal Contamination in Metallurgically Affected Soil. *Applied Sciences*, 2022, vol. 12, no. 13, article id: 6312, pp. 1–12. <https://doi.org/10.3390/app12136312>
3. Hovhannisyan V.S., Arutyunova L.D., Mirumyan L.S., Magomedova M.Z., Magomedova P.D., Poghosyan T.E. Specific features of accumulation of heavy metals in the body of mollusks (Mollusca: Limacidae) of the southern slope of the Aragats mountain range. *South of Russia: ecology, development*, 2022, vol. 17, no. 2, pp. 37–41. (In Russian) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-2-37-41>
4. Gevorgyan G., Mamyan A., Boshyan T., Vardanyan T., Vaseashta A. Heavy Metal Contamination in an Industrially Affected River Catchment Basin: Assessment, Effects, and Mitigation. *Int. J. Environ. Res. Public Health*. 2021, vol. 18, no. 6, article id: 2881. <https://doi.org/10.3390/ijerph18062881>
5. Mamyan A.S., Gevorgyan G.A. Comparative Investigation of the River Phytoplankton of the Debed River Catchment Basin's Mining and Non-mining Areas. *Biol. J. Armen.* 2017, vol. 69, no. 4, pp. 50–55.
6. Pipoyan D., Beglaryan M., Sireyan L., Merendino N. Exposure assessment of potentially toxic trace elements via consumption of fruits and vegetables grown under the impact of Alaverdi s mining complex. *Human and Ecological Risk Assessment*. 2018, vol. 25, iss. 4, pp. 819–834. <https://doi.org/10.1080/10807039.2018.1452604>
7. Sealy W. The Probable Error of a Mean. *Biometrika*. 1908, vol. 6, no. 1, pp. 1–25. <http://dx.doi.org/10.2307/2331554>

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Ludmila S. Mirumyan carried out the analysis and processed the data obtained and participated in the writing of the manuscript. [Varuzhan S. Hovhannisyan] carried out the organisation of all the work and scientific processing of the material. Ruzanna G. Harutyunyan carried out the analysis and processed the data obtained and participated in the writing of the manuscript. Marine V. Vardanyan carried out

данных. Армен С. Гаспарян проводил сбор и обработку научного материала. Людмила Г. Аванесян, Серине А. Шогерян проводили сбор и обработку научного материала. Мадина З. Магомедова, Патимат Д. Магомедова, Асият Ш. Магомедова, Жасмина А. Рустамова проводили научный анализ полученных данных. Лаура Д. Арутюнова проводила анализ и обработку полученных данных, выполняла работу в написании рукописи. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

the processing of data obtained. Armen S. Gasparyan carried out the collection and processing of scientific material. Lyudmila G. Avanesyan, Sirine A. Shogheryan carried out the collection and processing of scientific material. Laura D. Harutyunova, Madina Z. Magomedova, Patimat D. Magomedova, Asiyat Sh. Magomedova, Jasmina A. Rustamova conducted the scientific analysis of the data obtained. Laura J. Harutyunova carried out the analysis and processing of the data obtained and participated in the writing of the manuscript. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Людмила С. Мирумян / Lyudmila S Mirumyan <http://orcid.org/0000-0003-2821-9795>
Варужан С. Оганесян / Varuzhan S. Hovhannisyan <http://orcid.org/0000-0002-1029-8379>
Рузанна Г. Арутюнян / Ruzanna G. Harutyunyan <http://orcid.org/0000-0002-9992-7142>
Марине В. Варданян / Marine V. Vardanyan <http://orcid.org/0009-0000-5610-0375>
Армен С. Гаспарян / Armen S. Gasparyan <http://orcid.org/0000-0002-9498-0761>
Людмила Г. Аванесян / Lyudmila G. Avanesyan <http://orcid.org/0000-0002-1419-821X>
Серине А. Шогерян / Sirine A. Shogheryan <http://orcid.org/0000-0001-7298-9581>
Мадина З. Магомедова / Madina Z. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-8425-166>
Патимат Д. Магомедова / Patimat D. Magomedova <http://orcid.org/0000-0001-6072-1094>
Жасмина А. Рустамова / Jasmina A. Rustamova <https://orcid.org/0009-0003-9151-8437>
Асият Ш. Магомедова / Asiyat Sh. Magomedova <https://orcid.org/0009-0003-5594-0059>
Лаура Дж. Арутюнова / Laura J. Harutyunova <http://orcid.org/0000-0001-7814-6577>

Оригинальная статья / Original article

УДК 632.66/.69

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-11



Первичный скрининг аборигенных бактерий-антагонистов в отношении личинок *Meloidogyne hapla*

Светлана Н. Нековаль, Максим Н. Чернякович, Вячеслав С. Муравьев, Арина К. Чурикова

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный научный центр биологической защиты растений» (ФГБНУ ФНЦБЗР), Краснодар, Россия

Контактное лицо

Светлана Н. Нековаль, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр биологической защиты растений; 350039 Россия, г. Краснодар, п/о-39.

Тел. +79034551103

Email s.nekoval@yandex.ruORCID <https://orcid.org/0000-0003-4217-3156>**Формат цитирования**Нековаль С.Н., Чернякович М.Н., Муравьев В.С., Чурикова А.К. Первичный скрининг аборигенных бактерий-антагонистов в отношении личинок *Meloidogyne hapla* // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 137-148. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-11

Получена 14 мая 2024 г.

Прошла рецензирование 17 июня 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель – определить нематическую активность аборигенных изолятов бактерий выделенных из ризосферы пораженных томатов северной галловой нематодой *Meloidogyne hapla*.

Исследование проводилось с использованием бактериальных изолятов, полученных из ризосферы томата, пораженного мелойдогинозом, видовая принадлежность которых была определена при помощи анализа нуклеотидной последовательности ДНК. Анализ проводили на приборе DNeasy Plant Mini Kit и идентифицировали полученные результаты с использованием программы Unipro UGENE. Нематическая активность рассчитывалась исходя из количества мёртвых особей нематод, посчитанных с использованием микроскопа.

Из ризосферы томатов, пораженных северной галловой нематодой *Meloidogyne hapla*, выделено в чистую культуру и идентифицировано 10 изолятов бактерий-антагонистов. Учитывая безопасность для человека и теплокровных животных, 7 из них проверили на нематическую активность. Согласно полученным данным, применение 5 исследуемых штаммов бактерий вызывало массовую смертность личинок северной галловой нематоды, начиная с 24 часов и к 96 часам после закладки опыта достигла 92,2–97,2 %.

Штаммы бактерий *Bacillus thuringiensis* ИБ17 (титр 1×10^5 , КОЕ/мл), *Pseudomonas silesiensis* ИБ18 (титр 1×10^6 , КОЕ/мл), *Bacillus mycoides* ИБ19 (титр 1×10^8 , КОЕ/мл), *Glutamicibacter arilaitensis* ИБ23 (титр 1×10^6 , КОЕ/мл), *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 (титр 1×10^7 , КОЕ/мл) проявляют высокую нематическую активность в отношении личинок *M. hapla* и могут быть использованы для создания бионематических.

Ключевые слова*Meloidogyne hapla*, нематоды, секвенирование, бактериальные изоляты, выживаемость нематод, ПЦР-анализ.

Primary screening of indigenous antagonist bacteria against *Meloidogyne hapla* larvae

Svetlana N. Nekoal, Maxim N. Chernyakovich, Vyacheslav S. Muraviev and Arina K. Churikova

Federal Scientific Centre of Biological Plant Protection (FSBSI FSCBPP), Krasnodar, Russia

Principal contact

Svetlana N. Nekoal, Leading Researcher, Federal Scientific Centre for Biological Plant Protection, P.O. 39, Krasnodar, Russia 350039.

Tel. +79034551103

Email s.nekoal@yandex.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4217-3156>

How to cite this article

Nekoal S.N., Chernyakovich M.N., Muraviev V.S., Churikova A.K. Primary screening of indigenous antagonist bacteria against *Meloidogyne hapla* larvae. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):137-148. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-11

Received 14 May 2024

Revised 17 June 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To determine the nematicidal activity of native bacterial isolates from the rhizosphere of tomatoes affected by the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla*.

The study was carried out using bacterial isolates obtained from the rhizosphere of a tomato affected by meloidogynosis, the species of which was determined using DNA nucleotide sequence analysis. The analysis was carried out on a DNeasy Plant Mini Kit and the results were compared using the Unipro UGENE program. Nematicidal activity was calculated based on the number of dead nematodes counted using a microscope.

From the rhizosphere of tomatoes infected with the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla*, 10 isolates of antagonist bacteria were isolated into a pure culture and identified. To consider their safety for humans and warm-blooded animals, 7 of these were tested for nematicidal activity. According to the data obtained, the use of 5 studied bacterial strains caused mass mortality of northern root-knot nematode larvae, starting from 24 hours and reaching 92.2–97.2 % by 96 hours after the start of the experiment.

Bacterial strains *Bacillus thuringiensis* IB17 (titer 1×10^5 , CFU/ml), *Pseudomonas silesiensis* IB18 (titer 1×10^6 , CFU/ml), *Bacillus mycoides* IB19 (titer 1×10^8 , CFU/ml), *Glutamicibacter arilaitensis* IB23 (titer 1×10^6 , CFU/ml), *Pseudomonas silesiensis* IB24 (titer 1×10^7 , CFU/ml) exhibits high nematicidal activity against *M. hapla* larvae and can be used to create bionematicides.

Key Words

Meloidogyne hapla, nematicides, sequencing, bacterial isolates, nematode survival, PCR analysis.

ВВЕДЕНИЕ

Нематоды – одна из многочисленных групп живых организмов, обитающих в почве. Они участвуют в её минерализации и круговороте биомассы, имеют большое влияние на другие организмы [1]. В целом, появление в почве нематод положительно сказывается на состоянии экосистемы, но фитопаразитические виды подавляют развитие культурных растений. Наиболее распространённым видом фитопатопаразитических нематод является северная галловая нематода *Meloidogyne hapla* Chitwood, 1949 [2]. В России распространена повсеместно от центральных областей до предгорий Кавказа. В мире ареал обитания охватывает Европу, Канаду, США, Южную Америку, Центральную и Южную Африку [2; 3]. Вредоносность *M. hapla* заключается в блокировке тока питательных веществ через проводящую систему. Этот вид нематод стимулирует развитие патогенных инфекций, в результате их проникновения через повреждённую кутикулу растения [4]. Личинки второго возраста мигрируют через почву с корнями поражённого растения на здоровое. Инвазируя корни культурных и дикорастущих растений открытого и защищённого грунтов, образуют галлы или сингаллы [5]. Учитывая особенности жизненного цикла *Meloidogyne hapla*, почвенные микроорганизмы, обладающие нематодической активностью, будут эффективны для контроля и борьбы с данным фитопаразитом [6; 7].

С целью уменьшения химической нагрузки на биосферу, при борьбе с нематодами всё чаще прибегают к препаратам биологического происхождения. Среди патогенов нематод известно множество инфекций бактериального происхождения, что позволяет создавать нематодические биопрепараты на их основе.

Одним из главных механизмов нематотоксичности бактерий является действие продуктов метаболизма бактерий, представленных родами *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Pasteuria*, *Azotobacter*, *Clostridium*, *Desulfovibrio*, *Serratia* и *Hirsutiella*.

Среди соединений с нематодической активностью известны вторичные метаболиты, принадлежащие к таким классам органических соединений, как хинины, алкалоиды, терпеноиды, пептиды и нафталины [8–18]. Обнаружено, что бактерии родов *Bacillaceae*, *Serratia*, *Corynebacterium* и *Stenotrophomonas* обладают способностью к продуцированию ряда литических ферментов, влияющих на различные этапы жизненного цикла нематод [19]. Бактерии могут продуцировать сурфактин, бацилломицин D, фенгигин, итурин и бактериоцин. Данные липопептиды вызывают повреждение белковой структуры яиц и кутикулы нематод. Продуцируемые бактериями ферменты, за счёт активизации биосинтеза гормонов фитоалексинов и фенольных соединений, стимулируют повышение устойчивости растений к фитопатогенам [19; 20]. Hussain T. et al. отмечено, что антибиотики, внеклеточные ферменты и другие токсичные соединения, присутствующие в культуральной жидкости штамма *B. subtilis* Hussain T-AMU значительно увеличивает смертность личинок J2 и подавляет откладку яиц по сравнению с контролем [21].

Таким образом, благодаря метаболитам, выделяемым бактериями во внешнюю среду, многие из них могут быть эффективны в борьбе с галловой

нематодой в сельском хозяйстве и поиск новых бактерий-антагонистов является важной задачей для достижения этой цели.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужила северная галловая нематода *Meloidogyne hapla*, из коллекции лаборатории биорациональных средств и технологий защиты растений для ведения экологизированного, ресурсосберегающего и органического сельского хозяйства, ФГБНУ ФНЦБЗР. Выделение аборигенных бактерий из ризосферы растений томата проводили по методике, описанной Безлером, Хуссейном и Петюренко [22]. Морфологию полученных изолятов бактерий описывали с использованием окраски по Граму [23].

Для определения видовой принадлежности выделенных изолятов бактерий проводили анализ нуклеотидной последовательности ДНК образцов с использованием прибора DNeasy Plant Mini Kit компании QIAGEN согласно методике, описанной в протоколе изготовителя. В процессе определения из бактериальных изолятов выделяли ДНК и производили секвенирование её определённых областей. Затем выполняли ПЦР-анализ с использованием праймеров. Параметры ПЦР были следующими: 95 °С – 2 мин, далее 30 циклов: 95 °С – 30 сек, 60 °С – 30 сек, 72 °С – 1 мин, после чего проводили финальную элонгацию при 72 °С в течение 5 мин.

Продукты амплификации разделяли в 2 % ТАЕ-агарозном геле, после чего ДНК-бенды вырезали и очищали по протоколу, приложенному к набору реактивов MinElute PCR Purification (QIAGEN). Секвенирование выполняли на генетическом анализаторе ABI3130xl по методу Сэнгера с использованием прямого и обратного праймеров.

Проверку исходных файлов для наиболее удачных результатов секвенирования проводили при помощи программы Unipro UGENE. С использованием стандартных параметров в базе данных GenBank NCBI осуществляли поиск последовательностей и их видовую идентификацию. Выравнивание последовательностей и поиск полиморфных участков выполняли с использованием Clustal Omega, а кластеризацию генотипов – в программе MEGA-X по параметрам UPGMA.

Первичную оценку нематодической активности аборигенных штаммов бактерий в отношении *Meloidogyne hapla* проводили по методике Конрат и др [24]. Данный способ позволяет оценить смертность нематод, исключая нематостатический эффект, за счёт дополнительного фильтрования суспензии нематод спустя 96 часов после начала опыта. Стерильной одноразовой пипеткой, суспензию нематод объемом 1,0 мл, содержащую 50 шт. *M. hapla* вносили в чашки Петри (ЧП) диаметром 35 мм в 4-х повторностях. После внесения нематод в каждую ЧП, добавляли 1,0 мл исследуемых бактерий и оставляли при температуре 25 °С. Учёт мёртвых и живых нематод производили с использованием микроскопа «Nexcore NE 700» через 24 часа, 48 часов, 72 часа после начала опыта и через 24 часа после фильтрации нематод [24; 25].

Смертность нематод на каждые сутки была рассчитана по формуле Шнайдера-Орелли:

$$C = (C_b - C_k) / (100 - C_k) * 100,$$

где C – смертность нематод (%); C_v – смертность в варианте (%); C_k – смертность в контроле [24; 25].

Статистическая обработка данных осуществлялась с использованием программ Microsoft Office Excel 2007 и Statistica 10.0.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

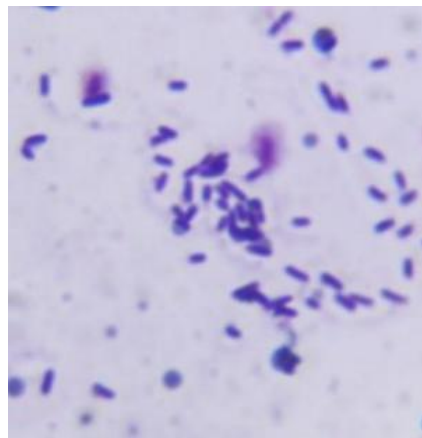
Всего выделено в чистую культуру и описано 10 изолятов бактерий-антагонистов, которые были внесены в рабочую коллекцию лаборатории с присвоением последовательных номеров. Бактериаль-

ные колонии имели белый цвет, при этом встречались как почти прозрачные, так и практически непрозрачные колонии. Микроскопирование позволило обнаружить только бактерии палочковидной формы, которые отличались по размеру, спорообразованию и окраске по Граму.

Колония изолята ИБ16 прозрачная, белого цвета, круглой формы, выпуклая, край колонии гладкий, поверхность колонии гладкая, блестящая, диаметр – 3–4 мм. Короткие палочки, одиночные, без спор, грамположительные (рис. 1).



a



b

Рисунок 1. Изолят ИБ16. а – Колонии на ГРМ; b – Микроструктуры

Figure 1. Isolate IB16. a – Colonies on GRM; b – Microstructures

Колония изолята ИБ17 не прозрачная, белого цвета, круглой формы, выпуклая, край колонии волнистый, поверхность колонии гладкая, блестящая, диаметр – 1–2 мм. Короткие палочки, одиночные, без спор, грамотрицательные (рис. 2).

Колония изолята ИБ18 прозрачная, белого цвета, круглой формы, выпуклая, край колонии волнистый, поверхность колонии гладкая, блестящая, диаметр – 2–3 мм. Короткие палочки, одиночные, без спор, грамотрицательные (рис. 3).

Колония изолята ИБ19 не прозрачная, белого цвета, круглой формы, выпуклая, край колонии волнистый, поверхность колонии гладкая, блестящая,

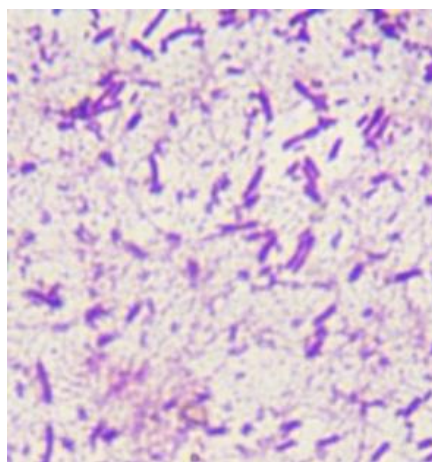
диаметр – 1–2 мм. Длинные палочки, собранные в цепочки, без спор, грамположительные (рис. 4).

Колония изолята ИБ20 не прозрачная, белого цвета, круглой формы, плоская, край колонии гладкий, поверхность колонии гладкая, блестящая, диаметр – 1–2 мм. Палочки, расположены цепочками и одиночно, образуют споры, грамположительные (рис. 5).

Колония изолята ИБ21 непрозрачная белого цвета, неправильной формы, выпуклая, край колонии зубчатый, поверхность гладкая, блестящая, диаметр – 3–5 мм. Мелкие (средние) палочки, расположены цепочками и одиночно, имеются споры, грамположительные (рис. 6).



a



b

Рисунок 2. Изолят ИБ17. а – Колонии на ГРМ; b – Микроструктуры

Figure 2. Isolate IB17. a – Colonies on GRM; b – Microstructures

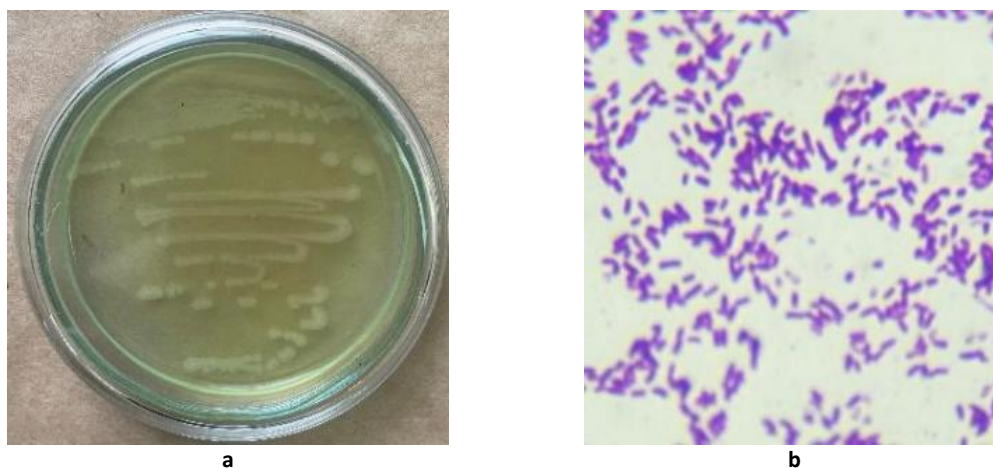


Рисунок 3. Изолят ИБ18. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 3. Isolate IB18. a – Colonies on GRM; b – Microstructures



Рисунок 4. Изолят ИБ19. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 4. Isolate IB19. a – Colonies on the GRM; b – Microstructures

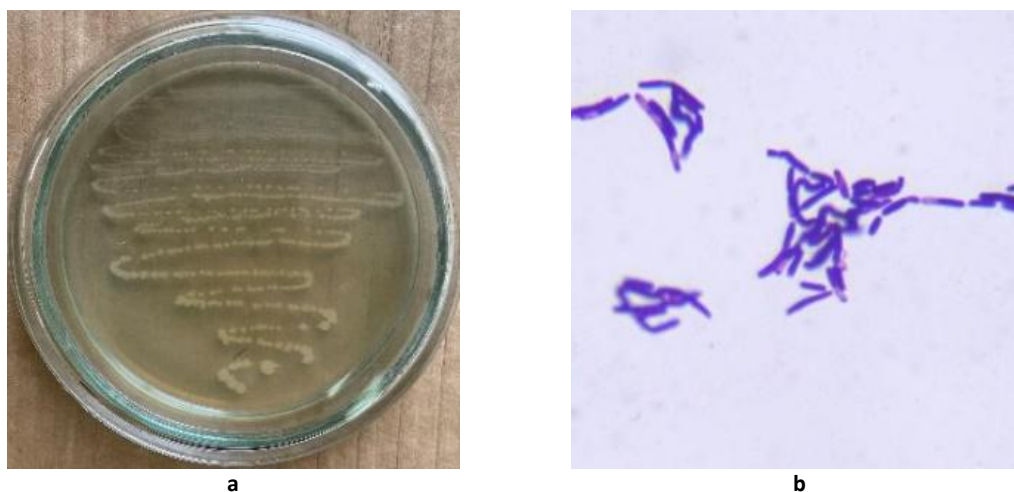


Рисунок 5. Изолят ИБ20. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 5. Isolate IB20. a – Colonies on GRM; b – Microstructures

Колония изолята ИБ22 непрозрачная белого цвета, неправильной формы, выпуклая, край колонии волнистый, поверхность гладкая, блестящая, диаметр – 3–5 мм. Мелкие палочки, расположены цепочками и одиночно, без спор, грамположительные (рис. 7).

Колонии изолята ИБ23 белого цвета круглые с шероховатой поверхностью, образуют длинные нити мицелия. Грамположительные актиномицеты (рис. 8).

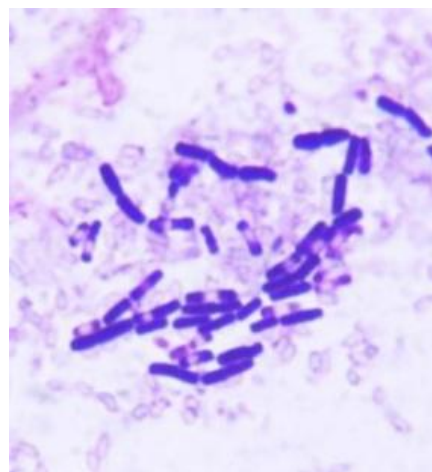
Колония изолята ИБ24 непрозрачная белого цвета, неправильной формы, выпуклая, край колонии

волнистый, поверхность гладкая, блестящая, диаметр – 1–2 мм. Длинные палочки, одиночные по 2, имеются споры, грамположительные (рис. 9).

Колония изолята ИБ25 не прозрачная, белого цвета, круглой формы, плоская, край колонии гладкий, поверхность колонии гладкая, блестящая, диаметр – 1–2 мм. Мелкие палочки, одиночные и цепочками, имеются споры, грамположительные (рис. 10).



a

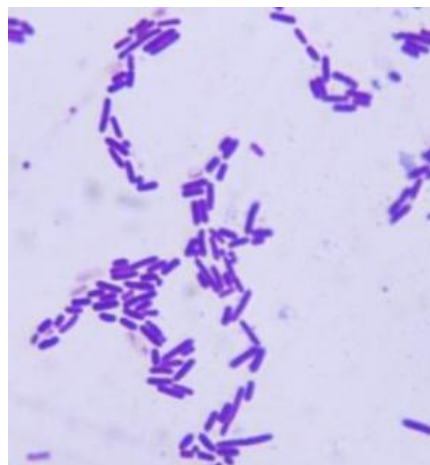


b

Рисунок 6. Изолят ИБ21. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 6. Isolate IB21. a – Colonies on GRM; b – Microstructures



a

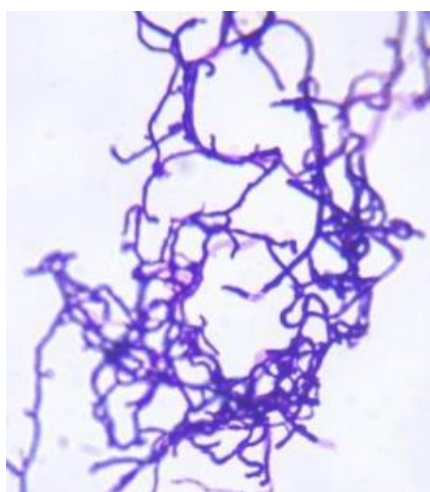


b

Рисунок 7. Изолят ИБ22. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 7. Isolate IB22. a – Colonies on GRM; b – Microstructures



a



b

Рисунок 8. Изолят ИБ23. а – Колонии на ГРМ; б – Микроструктуры
Figure 8. Isolate IB23. a – Colonies on GRM; b – Microstructures



Рисунок 9. Изолят ИБ24. а – Колонии на ГРМ; b – Микроструктуры
Figure 9. Isolate IB24. a – Colonies on GRM; b – Microstructures

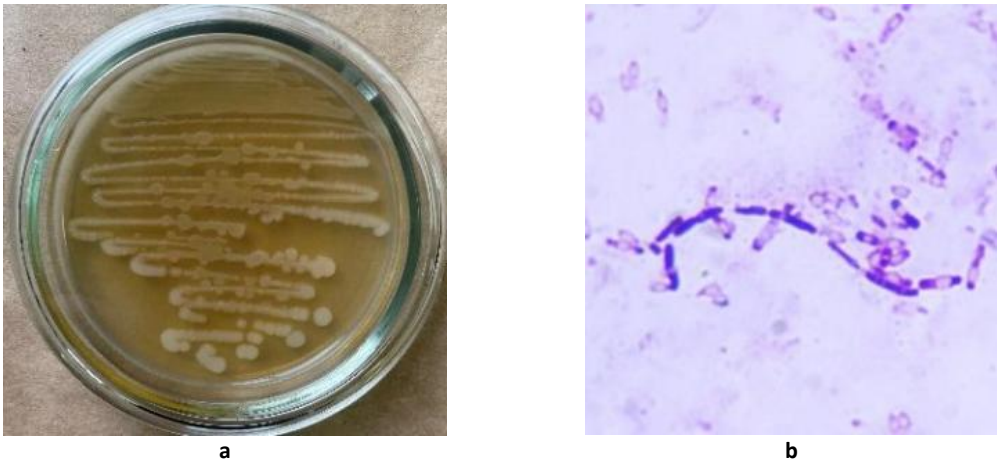


Рисунок 10. Изолят ИБ25. а – Колонии на ГРМ; b – Микроструктуры
Figure 10. Isolate IB25. a – Colonies on GRM; b – Microstructures

По культурально-морфологическому описанию выделенных культур и на основе анализа литературных данных, можно предположить, что изоляты выделенных бактерий относятся к представителям родов *Bacillus* и *Pseudomonas*.

Анализ нуклеотидной последовательности позволил уточнить родовую и установить видовую принадлежность каждого образца. Поиск последовательностей и определение их идентификации осуществляли с использованием стандартных параметров в базе данных GenBank NCBI (табл. 1).

После определения видовой принадлежности штаммы бактерий *Bacillus idriensis*, *Bacillus cereus*, *Brucella intermedia* были утилизированы. По литературным данным, они характеризуются как опасные для человека и теплокровных животных [26]. Штаммы *Pseudomonas silesiensis* ИБ16; *Bacillus thuringiensis* ИБ17; *Pseudomonas silesiensis* ИБ18; *Bacillus mycoides* ИБ19; *Lysinibacillus fusiformis* ИБ22; *Bacillus thuringiensis* ИБ23; *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 были отобраны для дальнейшего эксперимента по определению их нематичесидной активности.

Таблица 1. Результаты анализа нуклеотидной последовательности исследуемых изолятов
Table 1. Results of analysis of the nucleotide sequence of the studied isolates

Номер изолята Isolate number	Последовательность нуклеотидов Nucleotide sequence	Видовая принадлежность Species affiliation
ИБ16 IB16	GTTTTCTGGGATTAGCTCCCCTCGCGGCTTGGCACCTCTGTACCGACATTGT AGCTAGTGTGTAGCCAGGCCGTAAGGGCCATGATGACTTGACGTCATCCCC ACCTTCTCCGGTTTGTACCGGCAGTCTCCTTAGAGTGCCACCAATTACGTGC TGGTAACTAAGGACAAGGGTTGCGCTCGTTACGGGACTTAACCAACATCTC ACGACACGAGCTGACGACAGCCATGCAGCACCTGTCTCAATGTTCCCGAAGG CACCAATCCATCTCTGGAAGTTCATTGGATGTCAAGGCCTGGTAAGGTTCTT CGCGTTGCTTCGAATTAACCACATGCTCCACCGCTTGTGCGGGCCCCGTC ATTCAATTGAGTTTTAACCTTGCGGCCGTAAGGCTCCCAAGGCGGTCAACTTAATGC GTTAGCTGCGCCACTAAGAGCTCAAGGCTCCCAACGGCTAGTTGACATCGTTT ACGGCGTGGACTACCAGGGTATCTAATCCTGTTTGCTCCCAACGCTTTCGCAC CTCAGTGTCAATCAGTCCAGGTGGTCGCCTTCGCCACTGGTGTTCTTCCTTA TATCTACGCA	<i>Pseudomonas silesiensis</i> 99,33 %

ИБ17 IB17	GCCCAGGTCATAAGGGGCATGATGATTTGACGTCATCCCCACCTTCCTCCGGT TTGTACCCGGCAGTCACCTTAGAGTGCCCACTTAATGATGGCAACTAAGATC AAGGGTTGCGCTCGTTGCGGGACTTAACCAACATCTCACGACACGAGCTGA CGACAACCATGCACCACCTGTCACTCTGCTCCCGAAGGAGAAGCCCTATCTCT AGGGTTTTAGAGGATGTCAAGACCTGGTAAGGTTCTTCGCGTTGCTTCGAAT TAAACCAACATGCTCCACCGCTTGTCGGGGCCCCGTCATTCCTTTGAGTTTCA GCCTTGCGGCCGTACTCCCCAGGCGGAGTGCTTAATGCGTTAACTTCAGCACT AAAGGGCGGAAACCTCTAACACTTAGCACTCATCGTTACGGCGTGGACTAC CAGGGTATCT	<i>Bacillus thuringiensis</i> 100,00 %
ИБ18 IB18	AGATTAGCTCACCTCGCGGTTTGCCACCCTCTGTACCGACCATTTAGCTAG TGTGTAGCCAGGCCGTAAGGGCCATGATGACTTGACGTCATCCCCACCTTCC TCCGGTTTGTCACCGGCAGTCTCCTTAGAGTGCCACCATAACTGCTGGTAA CTAAGGACAAGGGTTGTAGCTCGTTACGGGACTTAACCAACATCTCACGACA CGAGCTGACGACAGCCATGCAGACCTGTGTAGAGTTCCCGAAGGCACCAA TCCATCTCTGGAAGTTCTGTGCATGTCAAGGCCTGGTAAGGTTCTTCGCGTT GCTTCGAATTAACCAACATGCTCCACCGCTTGTCGGGGCCCCGTCATTCATT TGAGTTTTAACCTTGCGGCCGTACTCCCCAGGCGGTCAACTTAATGCGTTAGC TGCGCCACTAAAA	<i>Pseudomonas silesiensis</i> 98,63 %
ИБ19 IB19	GGTCGTAAGGCCATGATGACTTGACGTCATCCCCACCTTCCTCCGGTTTGTC ACCGGCAGTCTCTAAGAGTGCCCACTTAATGATGGGAAAAAAGCAAGG GGTGTGCTGGCTGTGCGAGTTTACCAAACTCTCTGACACGAGCTGAGGAC ACCCCTGCACCCCTGTGTCTGCTCCCCAAAGCACCATTATCTATAGTT GTAGAGGATGTCACGACCTGGGAGTTCTTCGCGCGGCTTCGAATTAAGAAA TGCTTACCCGCGTGC	<i>Bacillus mycoides</i> 84,47 %
ИБ20 IB20	GAGAATGTTTTCTATGGGATTGGCTAAACCTCGCGGTGTGCGCGCTGTTTGT CCCCCATTTAGCATAGTGTGTAGCCAGGTCATAAGGGGCATGATGATTTG ACGTCATCCCCACCTTCCTCCGGTTTGTCACCGGCAGTCACCTTAGAGTGCCCA ACTGAATGCTGGCAACTAAGATCAAGGGTTGCGCTCGTTGCGGGACTTAACC CAACATCTCACGACAGCTGACGACAACCATGCACCACCTGTCACTTTGTC CCCCGAAGGGGAACCTTCTATCTCTAGAAGTGCGCAAGGATGTCAAGACCTG GTAAGGTTCTTCGCGTTGCTTCGAATTAACCAACATGCTCCACCGCTTGTCG GGCCCCGTCATTCCTTTGAGTTTCAGTCTTGCGACCGTACTCCCCAGGCGG AGTGCTTAATGCGTTAGCTGCAGCACTAAAGGGCGGAAACCTCTAACACTTA GCACTCATCGTTACGGCGTGGACTACCAGGGTATCTAATCCTGTTGCTCCC CAGCTTTGCGCGCTCAGCG	<i>Bacillus idriensis</i> 98,00 %
ИБ21 IB21	GCGGTGTTGCCGCTTTTGTTCGCCATTGTAGCTAGTGTGTAGCCAGGTCA TAAGGGGCATGATGATTTGACGTCATCCCCACCTTCCTCCGGTTTGTCACCGG CAGTCACCTTAGAGTGCCCACTTAATGATGGCAACTAAGATCAAGGGTTGC GCTCGTTGCGGGACTTAACCAACATCTCACGACACGAGCTGACGACAACCAT GCACCACCTGTCACTCTGCTCCCGAAGGAGAAGCCCTATCTTAGGGTTTTCA GAGGATGTCAAGACCTGGTAAGGTTCTTCGCGTTGCTTCGAATTAACCAACAT GCTCCACCGCTTGTCGGGGCCCCGTCATTCCTTTGAGTTTCAGCCTTGCGG CCGTACTCCCCAGGCGGAGTGCTTAATGCGTTAACTTCAGCACTAAAGGGCG GAAACCTCTAACACTTAGCACTCATCGTTTACGGCGTGGACTACCAGGGTAT CTAATCCTGTTTGCTCCCCACGCTTTGCGCGCTCAGTGTACAGACCAGA AAGTGCCTTCGCCACTGGTGTCTCCATATCTACGCATTTACCGCTACA CATGGAATTCACCTTTCTCTCTGCACTCAAGTCTCCAGTTTCCAATGACCCT	<i>Bacillus cereus</i> 99,06 %
ИБ22 IB22	CTCGCGAGTTGTCAACCGTTGTATCGTCATTGAGGCTAGTGTGTAGCCAGG TCATAAGGGGCATGATGATTTGACGTCATCCCCACCTTCCTCCGGTTTGTCGG GCACCCTAAGTGCCCACTAAATGATGGCAACTAAGATCAAGGGTTGCGCTC CTTGCGGGACTTAACCAACATCTCACGACACGAGCTGACGACACCCCTCCCC CACCTGTACCGTTGCCCGGAAGGGGAACTATCTCTACAGTGGTCAACG GGATGTCAAGACCTGGTAAGGTTCTTCGCGTTGCTTCGAATTAACCAACATGC TCCACCGCTTGTCGGGGCCCCGTCATTCCTTTGAGTTTCAGTCTTGCGACCG TACTCCCCAGGCGGAGTGCTTAATGCGTTAGCTGCAGCACTAAGGGGCGGAA ACCACCTAACACTTAGCACTCATCGTTTACGGCGTGGACTACCAGGGTATCTA ATCCTGTTTGCTCCCCACGCTTTGCGCGCTCAGTGTACAGACCAGATAG TCGCTTCGCGCACTGGTGTCTCTCAAGTCTACGCATTTACCGCTACACTT GGAATTCACCTATCTCTCTGCACTC	<i>Lysinibacillus fusiformis</i> 96,93 %
ИБ23 IB23	GTGTCTCCCTATTGTATCGGCCATTGTAGCTAGCGTGAAGCCCAAGACATAA GGGGCATGATGATTTGACGTCATCCCCACCTTCCTCCGAGTTGACCCCGGCAC GCCCTGAGTCCCCACCACTACGTGTGGCAACATGGAACGAGGGTTGCCCTC GTTGCGGGACTTAACCAACATCTCACGACACGAGCTGACGACACCCCTGCAC CACCTGTGAACAGCCCCGAAGGGGAGAACTCCATCTCTGAAGCGGTCTGGCA CATGTCAAGCCTTGGTAAGGTTCTTCGCGTTGCATCGAATTAATCCGCATGCT	<i>Glutamicibacter arilaitensis</i> 96,50 %

	CCGCCGCTTGTGCGGGCCCCGTCAATTCCTTTGAGTTTTAGCCTTGCGGCCG TACTCCCCAGGGCGGGGCACTTAATGCGTTAGCTACGGCGCGGAAACGTGGA ATGTAAATAATACCTAGTGCCCAACGTTTACGGCATGGACTACCAGGGTATC TAATCCTGTTGCTCCCCATGCTTTCGCTCCTCAGCGTCAGTAATGCCAGAGA CCTGCCTTCGCCATCGGTGTTCTCTGATATCTGCGCATTTACACGCTACAC CAGGAATCCAGTCTCCCCTACATCACTCTAGTCTGCCCGTACCCACCG	
ИБ24 IB24	CGGTTTGGCCACCCTCTGTACCGACCATTGTAGCATAGTGTAGCCCAGGCC GTAAGGGCCATGATGACTTGACGTATCCCCACCTTCTCCGGTTTGTCACCG GCAGTCTCCTTAGAGTGCCCAACATAACGTGCTGGTAAGGACAAGGGT TGCGCTCGTTACGGGACTTAACCAACATCTCACGACAGAGCTGACGACAGC CATGCAGCACCTGTGTGAGAGTTCGGAAGGCACCAATCCATCTCTGGAAAGT TCTCTGCATGTCAAGGCCTGGTAAGGTTCTTCGCGTTGCTTCGAATTAACCA CATGCTCCACCGCTGTGCGGGCCCCCGTCAATTCATTTGAGTTTTAACCTTGC GGCCGTACTCCCCAGGCGGTCAACTTAATGCGTTAGCTGCGCCACTAAAATCT CAAGGATCCAACGGCTAGTTGACATCGTTTACGGCGTGGACTACCAGGGTA TCTAATCCTGTTTGCTCCCCACGCTTTCGCACCTCAGTGTCAGTATCAGTCCAG GTGGTCGCCTTCGCCACTGGTGTTCTTCTATATCTACGCATTTACCGCTAC ACA	<i>Pseudomonas silesiensis</i> 99,49 %
ИБ25 IB25	GAGATTAGCTCAACTCGCGTGTGCTGCTGCCGCTGTACTCCACCATTGTAGCA CTATGTGTAGCCCAGCCGTAAGGGCCATGAGGACTTGACGTATCCCCACCT TCCTCTCGGCTTATACCGGCAGTCCCTTAGAGTGCCCAACTGAATGCTGGC AACTAAGGGCGAGGGTTGCGCTCGTTGCGGGACTTAACCAACATCTCACGA CACGAGCTGACGACAGCCATGCAGCACCTGTCTCCGATCCAGCCGAAGTAA GGATAGTGTCTCCACTAACCGCGATCGGGATGTCAAGGGCTGGTAAGGTTCT GCGCGTTGCTTGAATTAACACATGTCCACCGCTTGTGCGGGCCCCCGTC AATTCCTTTGAGTTTTAATCTTGCGACCGTACTCCCCAGGCGGAATGTTAATG CGTTAGCTGCGCCACCGAAGAGTAACTCCCCAACGGCTAACATTCATCGTTT ACGGCGTGGACTACCAGGGTATCTAATCCTGTTTGCTCCCCACGCTTTCGCAC CTCAGCGTCAGTAATGGTCCAGTGAGCCGCCTTCGCCACTGG	<i>Brucella intermedia</i> 98,95 %

Через 24 часа в ЧП с жидкими культурами микроорганизмов смертность личинок *Meloidogyne hapla* достигала от 45,5±1,2 % до 85,0±2,8 %. Штаммы бактерий *Lysinibacillus fusiformis* ИБ22 (3х10⁹ КОЕ/мл) показали меньшую смертность. Проведение однофакторного дисперсионного анализа позволило выявить статистически значимую разницу по их

нематическим активностям. Между штаммами бактерий *Pseudomonas silesiensis* ИБ18; *Bacillus thuringiensis* ИБ23; *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 значимых различий не выявлено, что указывает на их одинаковую эффективность против *M. hapla* в пределах погрешности. В контрольном варианте с обработкой водой, все личинки были живы (табл. 2).

Таблица 2. Влияние жидких культур бактерий на смертность галловых нематод (*M. hapla*) в лабораторных условиях через 24, 48, 72 часа после обработки и 24 часа после фильтрации, %
Table 2. Effect of liquid bacterial cultures on root-knot nematode mortality (*M. hapla*) in laboratory conditions in 24, 48, 72 hours after treatment and 24 hours after filtration, %

Штаммы Strains	Через 24 часа In 24 hours	Через 48 часов In 48 hours	Через 72 часа In 72 hours	Через 24 часа после фильтрации 24 hours after filtration
<i>Pseudomonas silesiensis</i> ИБ16 (2х10⁹ КОЕ/мл)				
<i>Pseudomonas silesiensis</i> IB16 (2х10 ⁹ CFU/ml)	47,1±0,6	51,1±0,6	60,4±1,5	62,2±1,0
<i>Bacillus thuringiensis</i> ИБ17 (4х10⁵ КОЕ/мл)				
<i>Bacillus thuringiensis</i> IB17 (4х10 ⁵ CFU/ml)	83,4±1,1	94,0±2,3	98,9±1,1	92,2±1,0
<i>Pseudomonas silesiensis</i> ИБ18 (2х10⁹ КОЕ/мл)				
<i>Pseudomonas silesiensis</i> IB18 (2х10 ⁹ CFU/ml)	81,8±2,0	91,6±1,5	97,0±1,1	93,9±1,0
<i>Bacillus mycoides</i> ИБ19 (3х10⁸ КОЕ/мл)				
<i>Bacillus mycoides</i> IB19 (3х10 ⁸ CFU/ml)	85,0±1,7	98,9±0,6	100,0±0,1	97,2±1,0
<i>Lysinibacillus fusiformis</i> ИБ22 (3х10⁹ КОЕ/мл)				
<i>Lysinibacillus fusiformis</i> IB22 (3х10 ⁹ CFU/ml)	45,5±1,0	48,9±0,2	57,1±0,7	57,2±0,7

<i>Bacillus thuringiensis</i> ИБ23 (3x10 ⁸ КОЕ/мл)				
<i>Bacillus thuringiensis</i> ИБ23 (3x10 ⁸ CFU/ml)	82,4±1,4	92,9±1,4	97,3±0,9	94,4±0,6
<i>Pseudomonas silesiensis</i> ИБ24 (2x10 ⁹ КОЕ/мл)				
<i>Pseudomonas silesiensis</i> ИБ24 (2x10 ⁹ CFU/ml)	81,9±0,5	91,8±0,8	97,3±1,4	95,0±1,0
Контроль (стерильная вода) Control (sterile water)	0,0±0,0	1,5±0,1	2,4±0,1	5,0±0,2
НСП₀₅ LSD ₀₅	1,28	1,22	1,04	0,88

С течением времени, через 48 часов и 72 часа наблюдалась похожая тенденция. Через 72 часа штаммы бактерий *Bacillus mycoides* ИБ19, *Pseudomonas silesiensis* ИБ24, *Bacillus thuringiensis* ИБ23, *Pseudomonas silesiensis* ИБ18 и *Bacillus thuringiensis* ИБ17 показали наибольшую нематотическую активность, где смертность личинок нематод была более 92,2 %. Штамма *Pseudomonas silesiensis* ИБ18; *Bacillus thuringiensis* ИБ23; *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 не показали статистически значимой разницы эффективности, из чего можно сделать заключение, что их эффективность была на одном уровне.

Для исключения нематостатического эффекта или обездвиживания нематод по истечению 96 часов с начала закладки опыта проведена их фильтрация. Установлено, что смертность личинок с наивысшими показателями получена в тех же вариантах, что и в конце опыта без фильтрации. По показателю НСП₀₅ штаммы *Pseudomonas silesiensis* ИБ18; *Bacillus thuringiensis* ИБ23; *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 показали одинаковую смертность личинок *M. hapla*. Во всех вариантах опыта был отмечен незначительный нематостатический эффект, что не повлияло на итоговую нематотическую активность штаммов. В контроле с применением стерильной воды, более 95,0 % личинок оставались подвижными и живыми.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате работы были получены изоляты бактерий из ризосферы растений томата, поражённых северной галловой нематодой *Meloidogyne hapla*. Проведено культурально-морфологическое описание и анализ нуклеотидной последовательности их ДНК. Получены данные о высокой нематотической активности в отношении северной галловой нематоды *M. hapla* жидких культур штаммов бактерий *Bacillus thuringiensis* ИБ17 (титр 1x10⁵, КОЕ/мл), *Pseudomonas silesiensis* ИБ18 (титр 1x10⁶, КОЕ/мл), *Bacillus mycoides* ИБ19 (титр 1x10⁸, КОЕ/мл), *Glutamicibacter arilaitensis* ИБ23 (титр 1x10⁶, КОЕ/мл), *Pseudomonas silesiensis* ИБ24 (титр 1x10⁷, КОЕ/мл). Данные штаммы могут быть в дальнейшем использованы для создания бионематотиков.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследование выполнено при финансовой поддержке Кубанского научного фонда в рамках научного проекта № МФИ-20.1/118.

ACKNOWLEDGMENT

The research has been carried out with the financial support of the Kuban Science Foundation in the framework of the scientific project Num. MFI-20.1/118.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

- van den Hoogen J. et al. A global database of soil nematode abundance and functional group composition // Scientific data. 2020. V. 7. N 1. P. 103–105.
- Nekoval S.N., Churikova A.K., Chernyakov M.N., Pridannikov M.V. Primary Screening of Microorganisms against *Meloidogyne hapla* (Chitwood, 1949) under the Conditions of Laboratory and Vegetative Tests on Tomato // Plants. 2023. V. 12. N 18. P. 3323. <https://doi.org/10.3390/plants12183323>
- Корчагин В.Н. Атлас болезней и вредителей плодовых, ягодных, овощных культур и винограда. Справочник. Москва: Агропромиздат, Природа, 1989. 333 с.
- Казаченко И.П., Волкова Т.В., Мухина Т.И., Иванов И.Н. Корневые галловые нематоды рода *Meloidogyne* на Дальнем Востоке России // Российский паразитологический журнал. 2012. N 2. С. 1–116.
- Нековаль С.Н., Черняков М.Н., Чурикова А.К. Нематотические грибы и их механизм действия в отношении галловых нематод (*Meloidogyne* spp.) (обзор) // Достижения науки и техники АПК. 2023. Т. 37. N 5. С. 10–20. https://doi.org/10.53859/02352451_2023_37_5_10
- Зиновьева С.В., Чижов В.Н. Фитопаразитические нематоды России. Москва: КМК, 2012. 385 с.
- 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.
- Gao H. et al. *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine // Scientific reports. 2016. V. 6. N 1. P. 1–11.
- 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. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-3-175-186>
- Poveda J., Baptista P. Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: Mycorrhizal and endophytic fungi // Crop Protection. 2021. V. 146. Article ID: 105672.
- Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: Trichoderma, mycorrhizal and endophytic fungi // Frontiers in Microbiology. 2020. V. 11. Article ID: 530260.
- Gu Y.Q., Mo M.H., Zhou J.P., Zou C.S., Zhang K.Q. Evaluation and identification of potential organic nematocidal volatiles from soil bacteria // Soil Biology and Biochemistry. 2007. V. 39. N 10. P. 2567–2575.

13. Diypoglu A., Oner M., Meng M. Application potential of bacterial volatile organic compounds in the control of root-knot nematodes // *Molecules*. 2022. V. 27. N 14. P. 4355.
14. Evidente A. Microbial and plant derived low risk pesticides having nematocidal activity // *Toxins*. 2022. V. 14. N 12. P. 849.
15. Abebew D., Sayedain F.S., Bode E., Bode H.B. Uncovering nematocidal natural products from *Xenorhabdus* bacteria // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2022. V. 70. N 2. P. 498–506.
16. Abdel Rasoul M.A., El-Habashy D.E. Nematicidal activity of some nanoemulsions of monoterpenes on tomato root-knot nematodes (*Meloidogyne javanica*) // *Journal of Plant Protection and Pathology*. 2021. V. 12. N 9. P. 655–661.
17. Mhatre P.H., Thorat Y.E., Manimaran B., Divya K.L., Bairwa A., Chavan S.N., Karthik C. Nematicidal Activity of Secondary Metabolites from Soil Microbes // *Sustainable Management of Nematodes in Agriculture*, Vol. 2: Role of Microbes-Assisted Strategies. 2024. P. 297–324.
18. Rao M.S., Umamaheswari R., Priti K., Rajinikanth R., Grace G.N., Kamalnath M., Vidyashree M. Role of biopesticides in the management of nematodes and associated diseases in horticultural crops // *Plant, soil and microbes*. Springer, Cham. 2016. P. 117–148.
19. 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. N 3. С. 191–219. <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219>
20. Gamalero E., Glick B.R. The use of plant growth-promoting bacteria to prevent nematode damage to plants // *Biology*. 2020. V. 9. N 11. P. 381. <https://doi.org/10.3390/biology9110381>
21. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M.A. 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.
22. Безлер Н.В., Хуссейн А.С., Петюренко М.Ю. ПЦР идентификация и генетическое разнообразие *Pseudomonas fluorescens* выделенных из агроценоза сахарной свёклы (*Beta vulgaris* L.) // *Вестник ВГУ*. 2016. N 1. С. 43–49.
23. Тюкавкина С.Ю., Сылка О.И., Харсеева Г.Г., Лабушкина А.В. Систематика и морфология микроорганизмов. Методы изучения морфологии бактерий. Ростов-на-Дону: Ростовский государственный медицинский университет, 2016. 66 с.
24. Конрат А.Н., Лычагина С.В., Шестернов А.А. Методические указания «Методология по скринингу in vitro штаммов, изолятов бактерий, обладающих паразитарными и нематодными свойствами» // *Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями*. 2021. N 22. С. 575–590.
25. Ayala-Doñas A., Cara-García, M.D. Talavera-Rubia M., Verdejo-Lucas S. Management of soil-borne fungi and root-knot nematodes in cucurbits through breeding for resistance and grafting // *Agronomy*. 2020. V. 10. N 11. P. 1641.
26. Ko K.S., Oh W.S., Lee M.Y., Lee J.H., Lee H., Peck K.R., Song J.H. *Bacillus infantis* sp. nov. and *Bacillus idriensis* sp. nov., isolated from a patient with neonatal sepsis // *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2006. V. 56. N 11. P. 2541–2544.

REFERENCES

1. van den Hoogen J. et al. A global database of soil nematode abundance and functional group composition. Scientific data. 2020, vol. 7, no. 1, pp. 103–105.
2. Nekoval S. N., Churikova A. K., Chernyakovich M. N., Pridannikov M. V. Primary Screening of Microorganisms against *Meloidogyne* hapla (Chitwood, 1949) under the Conditions of Laboratory and Vegetative Tests on Tomato. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 18, p. 3323. <https://doi.org/10.3390/plants12183323>
3. Korchagin V.N. *Atlas boleznei i vreditelei plodovykh, yagodnykh, ovoshchnykh kul'tur i vinograda* [Atlas of diseases and pests of fruit, berry, vegetable crops and grapes. Directory]. Moscow, Agropromizdat, Priroda Publ., 1989, 333 p. (In Russian)
4. Kazachenko I.P., Volkova T.V., Mukhina T.I., Ivanov I.N. Root-knot nematodes of the genus *Meloidogyne* in the Russian Far East. *Rossiiskii parazitologicheskii zhurnal* [Russian Journal of Parasitology]. 2012, no. 2, pp. 1–116. (In Russian)
5. Nekoval' S.N., Chernyakovich M.N., Churikova A.K. Nematicidal fungi and their mechanism of action against root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) (review). *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* [Achievements of science and technology of the agro-industrial complex]. 2023, vol. 37, no. 5, pp. 10–20. (In Russian) https://doi.org/10.53859/02352451_2023_37_5_10
6. Zinov'eva S.V., Chizhov V.N. *Fitoparaziticheskie nematody Rossii Monografiya* [Phytoparasitic nematodes of Russia Monograph]. Moscow, KMK Publ., 2012, 385 p. (In Russian)
7. Ostasheva N.A. Root-knot nematode (*Meloidogyne hapla* Chitwood) is a dangerous parasite of medicinal, fruit and subtropical crops on the Black Sea coast of Russia and measures to combat it. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo* [Subtropical and ornamental gardening]. 2011, no. 44, pp. 236–240. (In Russian)
8. Gao H. et al. *Bacillus cereus* strain S2 shows high nematocidal activity against *Meloidogyne incognita* by producing sphingosine. *Scientific reports*. 2016, vol. 6, no. 1, pp. 1–11.
9. 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) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-3-175-186>
10. Poveda J., Baptista P. Filamentous fungi as biocontrol agents in olive (*Olea europaea* L.) diseases: Mycorrhizal and endophytic fungi. *Crop Protection*. 2021, vol. 146, p. 105672.
11. Poveda J., Abril-Urias P., Escobar C. Biological control of plant-parasitic nematodes by filamentous fungi inducers of resistance: Trichoderma, mycorrhizal and endophytic fungi. *Frontiers in Microbiology*. 2020, vol. 11, p. 530260.
12. Gu Y.Q., Mo M.H., Zhou J.P., Zou C.S., Zhang K.Q. Evaluation and identification of potential organic nematocidal volatiles from soil bacteria. *Soil Biology and Biochemistry*. 2007, vol. 39, no. 10, pp. 2567–2575.
13. Diypoglu A., Oner M., Meng M. Application potential of bacterial volatile organic compounds in the control of root-knot nematodes. *Molecules*. 2022, vol. 27, no. 14, p. 4355.

14. Evidente A. Microbial and plant derived low risk pesticides having nematocidal activity. *Toxins*. 2022, vol. 14, no. 12. p. 849.
15. Abebew D., Sayedain F.S., Bode E., Bode H.B. Uncovering nematocidal natural products from *Xenorhabdus* bacteria. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2022, vol. 70, no. 2. pp. 498–506.
16. Abdel Rasoul M.A., El-Habashy D.E. Nematicidal activity of some nanoemulsions of monoterpenes on tomato root-knot nematodes (*Meloidogyne javanica*). *Journal of Plant Protection and Pathology*. 2021, vol. 12, no. 9, pp. 655–661.
17. Mhatre P.H., Thorat Y.E., Manimaran B., Divya K.L., Bairwa A., Chavan S.N., Karthik C. Nematicidal Activity of Secondary Metabolites from Soil Microbes. *Sustainable Management of Nematodes in Agriculture, Vol. 2: Role of Microbes-Assisted Strategies*. 2024, pp. 297–324.
18. Rao M.S., Umamaheswari R., Priti K., Rajinikanth R., Grace G.N., Kamalnath M., Vidyashree M. Role of biopesticides in the management of nematodes and associated diseases in horticultural crops. *Plant, soil and microbes*. Springer, Cham. 2016, pp.117–148.
19. Khomyak A.I., Asaturova A.M., Sidorov N.M., Dubyaga V.M. Microorganism-based biological control of plant-parasitic nematodes (review). *Tauride Bulletin of Agrarian Science*, 2021, no. 3, pp. 191–219. (In Russian) <https://doi.org/10.33952/2542-0720-2021-3-27-191-219>
20. Gamalero E., Glick B.R. The use of plant growth-promoting bacteria to prevent nematode damage to plants. *Biology*, 2020, vol. 9, no. 11, p. 381. <https://doi.org/10.3390/biology9110381>
21. Hussain T., Haris M., Shakeel A., Ahmad G., Ahmad Khan A., Khan M.A. Bio-nematicidal activities by culture filtrate of *Bacillus subtilis* HussainT-AMU: New promising biosurfactant bioagent for the management of Root Galling caused by *Meloidogyne incognita*. *Vegetos*. 2020, vol. 33, no. 2, pp. 229–238.
22. Bezler N.V., Khussein A.S., Petyurenko M.Yu. PCR identification and genetic diversity of *Pseudomonas fluorescens* isolated from sugar beet (*Beta vulgaris* L.) agroecosystem. *Vestnik VGU [VSU Bulletin]*. 2016, no. 1, pp. 43–49.
23. Tyukavkina S.Yu., Sylka O.I., Kharseeva G.G., Labushkina A.V. *Sistematika i morfologiya mikroorganizmov. Metody izucheniya morfologii bakterii* [Systematics and morphology of microorganisms. Methods for studying the morphology of bacteria]. Rostov-na-Donu, Rostov State Medical University Publ., 2016, 66 p. (In Russian)
24. Konrat A.N., Lychagina S.V., Shesteporov A.A. Guidelines "Methodology for in vitro screening of strains, isolates of bacteria with parasitic and nematicidal properties". *Teoriya i praktika bor'by s parazitarnymi boleznyami* [Theory and practice of combating parasitic diseases]. 2021, no. 22, pp. 575–590. (In Russian)
25. Ayala-Doñas A., Cara-García, M.D. Talavera-Rubia M., Verdejo-Lucas S. Management of soil-borne fungi and root-knot nematodes in cucurbits through breeding for resistance and grafting. *Agronomy*. 2020, vol. 10, no. 11, p. 1641.
26. Ko K.S., Oh W.S., Lee M.Y., Lee J.H., Lee H., Peck K.R., Song J.H. *Bacillus infantis* sp. nov. and *Bacillus idriensis* sp. nov., isolated from a patient with neonatal sepsis. *International journal of systematic and evolutionary microbiology*. 2006, vol. 56, no. 11, pp. 2541–2544.

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Максим Н. Чернякович, Арина К. Чурикова и Светлана Н. Нековаль проводили исследования, собрали экспериментальные данные. Вячеслав С. Муравьев, Светлана Н. Нековаль и Максим Н. Чернякович проанализировали данные, написали рукопись. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Maxim N. Chernyakovich, Arina K. Churikova and Svetlana N. Nekoval conducted research and collected experimental data. Vyacheslav S. Muraviev, Svetlana N. Nekoval and Maxim N. Chernyakovich analyzed the data and wrote the manuscript. All authors are equally responsible for detecting plagiarism, self-plagiarism or other genetic problems.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Светлана Н. Нековаль / Svetlana N. Nekoval <https://orcid.org/0000-0003-4217-3156>

Максим Н. Чернякович / Maxim N. Chernyakovich <https://orcid.org/0000-0002-7158-8396>

Вячеслав С. Муравьев / Vyacheslav S. Muraviev <https://orcid.org/0000-0003-1626-1603>

Арина К. Чурикова / Arina K. Churikova <https://orcid.org/0000-0003-1429-4153>

Оригинальная статья / Original article

УДК 574.24 (581.5)

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-12



Видовые особенности накопления химических элементов некоторыми видами макрофитов дельты Волги

Алина С. Куанова¹, Татьяна С. Ершова¹, Владимир А. Чаплыгин¹, Вячеслав Ф. Зайцев¹,
Наталья В. Литвинова², Наталья Г. Шабоянц³, Анастасия А. Матвеева¹

¹Астраханский государственный технический университет, Астрахань, Россия

²Астраханский ордена Трудового Красного Знамени государственный природный биосферный заповедник, Астрахань, Россия

³Астраханский государственный медицинский университет Министерства здравоохранения Российской Федерации, Астрахань, Россия

Контактное лицо

Алина С. Куанова, ассистент кафедры гидробиология и общая экология, ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет»; 414056 Россия, г. Астрахань, ул. Татищева, 16.

Тел. +79275511900

Email alina29-94@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0009-0006-6434-420X>

Формат цитирования

Куанова А.С., Ершова Т.С., Чаплыгин В.А., Зайцев В.Ф., Литвинова Н.В., Шабоянц Н.Г., Матвеева А.А. Видовые особенности накопления химических элементов некоторыми видами макрофитов дельты Волги // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 149-153. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-12

Получена 15 августа 2024 г.

Прошла рецензирование 20 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель: выявить особенности накопления химических элементов некоторыми видами макрофитов дельты Волги.

Объектами исследования являлись многокоренник обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* L.) и роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.). Отбор проб растений производился дельте Волги. Определение концентрации химических элементов осуществлялось с помощью метода атомно – абсорбционной спектроскопии.

В результате проведенных исследований показаны некоторые сходства в накоплении металлов *Spirodela polyrhiza* и *Ceratophyllum demersum*. Так, железо и марганец исследованные виды растений аккумулируют в большей мере, а содержание кадмия в них минимально. При этом отмечена видовая специфичность растений аккумулировать химические элементы: по сравнению с *Spirodela polyrhiza* в *Ceratophyllum demersum* выявлено более высокое их содержание, что обусловлено биологическими и физиологическими особенностями растений.

Ceratophyllum demersum обладает способностью более эффективно концентрировать химические элементы, такие как Fe, Ni, Pb и Zn из окружающей среды, чем *Spirodela polyrhiza*. В связи с этим роголистник темно-зеленый рекомендован в качестве индикаторного вида в мониторинге загрязнения водных экосистем.

Ключевые слова

Высшая водная растительность, макрофиты, дельта Волги, аккумуляция, химические элементы.

Specific features of accumulation of chemical elements by some types of macrophytes of the Volga Delta

Alina S. Kuanova¹, Tatiana S. Ershova¹, Vladimir A. Chaplygin¹, Vyacheslav F. Zaitsev¹,
Natalia V. Litvinova², Natalia G. Shaboyants³ and Anastasia A. Matveeva¹

¹Astrakhan State Technical University, Astrakhan, Russia

²Astrakhan Order of the Red Banner of Labour State Nature Biosphere Reserve, Astrakhan, Russia

³Astrakhan State Medical University of the Ministry of Health of the Russian Federation, Astrakhan, Russia

Principal contact

Alina S. Kyanova, Assistant, Department of Hydrobiology and General Ecology, Astrakhan State Technical University; 16 Tatishcheva St, Astrakhan, Russia 414056.

Tel. +79275511900

Email alina29-94@mail.ru

ORCID <https://orcid.org/0009-0006-6434-420X>

How to cite this article

Kuanova A.S., Ershova T.S., Chaplygin V.A., Zaitsev V.F., Litvinova N.V., Shaboyants N.G., Matveeva A.A. Specific features of accumulation of chemical elements by some types of macrophytes of the Volga Delta. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):149-153. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-12

Received 15 August 2024

Revised 20 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To identify the features of accumulation of chemical elements by some types of macrophytes of the Volga Delta.

The objects of the study were common mulberry (*Spirodela polyrhiza* L.) and dark green hornwort (*Ceratophyllum demersum* L.). Plant sampling was carried out in the Volga Delta. The concentration of chemical elements was determined using atomic absorption spectrometry.

As a result of the studies conducted, some similarities in the accumulation of metals *Spirodela polyrhiza* and *Ceratophyllum demersum* are shown. Thus, the plant species studied accumulate iron and manganese to a greater extent, whereas the cadmium content is minimal. At the same time, the species specificity of plants to accumulate chemical elements was noted: compared with *Spirodela polyrhiza*, *Ceratophyllum demersum* revealed a higher content due to the biological and physiological characteristics of the plants investigated.

Ceratophyllum demersum has the ability to concentrate chemical elements such as Fe, Ni, Pb and Zn from the environment more efficiently than *Spirodela polyrhiza*. In this regard, the dark green hornwort is recommended as an indicator species in monitoring pollution of aquatic ecosystems.

Key Words

Higher aquatic vegetation, macrophytes, Volga Delta, accumulation, chemical elements.

ВВЕДЕНИЕ

Дельта реки Волга представляет собой уникальный объект для исследования процессов трансформации загрязняющих веществ. Дельтовые водотоки и устьевые отмели характеризуются небольшой глубиной (1,5–2,5 м) и высокой степенью зарастания высшей водной растительностью [1].

Высшие водные растения выполняют роль барьера, поглощая различные химические элементы из водоемов и способствуют снижению их концентрации в окружающей водной среде [2; 3].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами изучения являлись представители высшей водной растительности дельты Волги: многокоренник

обыкновенный (*Spirodela polyrhiza* L.) и роголистник темно-зеленый (*Ceratophyllum demersum* L.).

Отбор проб растений осуществлялся в водотоках дельты Волги.

Определение концентрации химических элементов в объектах исследования осуществляли на кафедре «Гидробиология и общая экология» ФГБОУ ВО «Астраханский государственный технический университет», используя метод атомно-абсорбционной спектроскопии.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

При исследовании содержания химических элементов в *Spirodela polyrhiza* отмечено, что в наибольшем количестве аккумулировались железо и марганец (табл. 1).

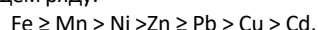
Таблица 1. Содержание химических элементов в *Spirodela polyrhiza* и *Ceratophyllum demersum*, мг/кг сухого вещества
Table 1. Content of chemical elements in *Spirodela polyrhiza* and *Ceratophyllum demersum*, mg/kg of dry matter

Вид View	Химический элемент / Chemical element						
	Fe	Mn	Ni	Zn	Pb	Cu	Cd
<i>Spirodela polyrhiza</i>	201,43±	198,87±8,	11,75±	5,33±	4,93±	2,33 ±0,8	0,23±
	12,5	3	0,3	0,8	0,3		0,01
<i>Ceratophyllum demersum</i>	486,57±	240,13±4,	21,98±	16,42±	14,27±	7,42 ±0,2	0,66±
	9,3	7	0,3	2,8	2,4		0,1

Содержание железа составляло 201,43±12,5 мг/кг, а марганца – 198,87±8,3 мг/кг сухого вещества. Выявленные различия в значениях концентрации железа и марганца в многокореннике обыкновенном статистически незначимы ($p>0,05$).

Содержание Ni, Zn и Pb в *Spirodela polyrhiza* составляли 11,75±2,5, 5,33±0,8 и 4,93±0,3 мг/кг сухого вещества соответственно. Концентрация кадмия составляла 0,23±0,01 мг/кг сухого вещества, а содержание кобальта и хрома обнаружено в следовых количествах.

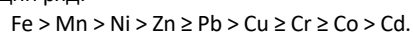
По концентрации в *Spirodela polyrhiza* химические элементы распределялись в следующем убывающем ряду:



В *Ceratophyllum demersum* в наибольшем количестве выявлено содержание железа (486,57±9,3 мг/кг сухого вещества), а содержание марганца составляло 240,13±4,7 мг/кг сухого вещества, что в 2 раза меньше, чем железа.

Как и у многокоренника обыкновенного у роголистника темно-зеленого концентрации остальных исследованных химических элементов на порядок ниже, чем марганца и железа. Так, концентрации Ni, Zn и Pb составляли 21,98±0,3; 16,42±2,8 и 14,27±2,4 мг/кг сухого вещества соответственно. Статистических различий в значениях накопления Cu, Cr и Co роголистником не отмечено ($p>0,05$). Концентрации выше отмеченных химических элементов составляли 7,42±0,2; 6,74±2,1; 4,75±0,2 мг/кг сухого вещества соответственно. В наименьшем количестве в растениях обнаружен кадмий, концентрация которого составляла 0,66±0,1 мг/кг сухого вещества.

Средние концентрации изученных металлов в *Ceratophyllum demersum* представляют собой следующий убывающий ряд:



Сравнительный анализ содержания химических элементов в *Spirodela polyrhiza* и *Ceratophyllum demersum*

показал некоторые сходства в накоплении металлов. Так, железо и марганец, исследованные виды растений аккумулируют в большей мере, а содержание кадмия в них минимально. Кроме того, у обоих видов растений обнаружена аналогичная закономерность распределения химических элементов по значениям концентрации в убывающих рядах.

Железо является одним из важнейших микроэлементов, необходимых растениям для нормального роста и развития, оно участвует в процессе фотосинтеза и дыхания, т.к. оно входит в состав ферментов, отвечающих за перенос электронов в митохондриях и хлоропластах [1]. Марганец является не менее важным микроэлементом, чем железо необходимым также для фотосинтеза и других метаболических процессов у растений [4]. Вероятно, роль этих металлов в организме растений и обуславливает наибольшие концентрации этих химических элементов.

В то же время у исследованных видов растений отмечена видовая специфичность в способности аккумулировать в своем организме химические элементы. Так, по сравнению с *Spirodela polyrhiza* *Ceratophyllum demersum* обладает большими концентрациями химических элементов. Одной из причин таких различий в способности аккумулировать химические элементы является структура и площадь поверхности растений. У многокоренника обыкновенного плотная структура и меньшая площадь поверхности, поэтому он имеет ограниченную способность к поглощению тяжелых металлов [5]. Еще одной причиной, приводящей к различному накоплению химических элементов в исследованных видах растений, является степень их погруженности в воду процессов [6]. Так, *Ceratophyllum demersum*, являясь полностью погруженным в воду растением, способен большему поглощению тяжелых металлов из воды, на что ранее обращал свое внимание А.П. Садчиков [3]. Кроме того, известно, что в *Ceratophyllum demersum* простая форма диссимиляционных процессов [7], которая не позволяет

эффективно расщеплять и выводить токсичные вещества, в том числе тяжелые металлы, из организма, в результате чего они накапливаются в тканях растений [8].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в силу биологических особенностей и широкому распространению на всех участках дельты Волги *Ceratophyllum demersum* обладает способностью более эффективно концентрировать химические элементы, такие как Fe, Ni, Pb и Zn из окружающей среды, чем *Spirodela polyrhiza*. В связи с этим роголистник темно-зеленый рекомендован в качестве индикаторного вида в мониторинге загрязнения водных экосистем этими металлами.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследования проводились при финансовой поддержке гранта РНФ № 23-24-10043.

ACKNOWLEDGMENT

The research was carried out with the financial support of the Russian Science Foundation grant No. 23-24-10043.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Бреховских В.Ф., Волкова З.В., Савенко А.В. Высшая водная растительность и накопительные процессы в дельте р. Волги // Аридные экосистемы. 2009. Т. 15. N 3(39). С. 34–45.
2. Фомина Е.С., Трошина Е.А. Влияние высшей водной растительности на доочистку сточных вод // Сборник статей межвузовской III конференции «Современные проблемы экологии», Житомир, 16–17 марта, 2006 С. 150–154.
3. Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидрботаника: прибрежно-водная растительность. М.: Юрайт, 2022. 254 с.
4. Рогачева С.М., Каменец А.Ф., Шилова Н.А. Влияние растворимых соединений марганца на высшие водные растения и оценка фитоэкстракционной способности растений // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2016. Т. 18. N 5(3). С. 484–488.
5. Королёва О.В., Королёв А.Н. Метаболизм аминокислот у многокоренника (*Spirodela polyrhiza* L.) при действии хлорида меди. Ботанический журнал. 2008. N 95(5). С. 73–80.
6. Түлөпбергенова А.Р., Ершова Т.С., Куанова А.С., Литвинова Н.В., Чаплыгин В.А., Зайцев В.Ф. Содержание тяжелых металлов в некоторых видах растений дельты Волги // Астраханский вестник экологического образования. 2023, Т. 22, N 5 (77). С. 116–119. DOI: 10.36698/2304-5957-2023-5-116-119

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Наталья В. Литвинова, Владимир А. Чаплыгин и Анастасия А. Матвеева собрали и обработали материал. Алина С. Куанова, Татьяна С. Ершова и Наталья Г. Шабоянц проанализировали полученные данные, написали рукопись. Вячеслав Ф. Зайцев проанализировал полученные данные, проверил рукопись до подачи в редакцию. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

7. Савенко А.В., Бреховских В.Ф., Покровский О.С. Макро- и микроэлементный состав макрофитов пресноводной части устьевой области Волги // Аридные экосистемы. 2020, Т. 26. N 3(84). С. 93–102.

8. Христофорова Н.К. Биоиндикация и мониторинг загрязнения морских вод тяжелыми металлами. Л.: Наука, 1989. 192 с.

REFERENCES

1. Brekhovskikh V.F., Volkova Z.V., Savenko A.V. Higher aquatic vegetation and accumulation processes in the delta of the river Volga. Aridnyye ekosistemy [Arid ecosystems]. 2009, vol. 15, no. 3 (39), pp. 34–45. (In Russian)
2. Fomina E.S., Troshina E.A. Vliyaniye vysshei vodnoi rastitel'nosti na doochistku stochnykh vod [The influence of higher aquatic vegetation on wastewater treatment] *Sbornik statei mezhvuzovskoi III konferentsii «Sovremennye problemy ehkologii», Zhitomir, 16–17 marta, 2006* [Collection of articles of the interuniversity III conference «Modern problems of ecology», Zhytomyr, March 16 – 17 2006]. Zhytomyr, 2006, pp. 150–154. (In Russian)
3. Sadchikov A.P., Kudryashov M.A. *Gidrobotanika: pribrezhno-vodnaya rastitel'nost'* [Hydrobotany: coastal aquatic vegetation]. Moscow, Yurait Publ., 2022, 254 p. (In Russian)
4. Rogacheva S.M., Kamenets A.F., Shilova N.A. Effect of soluble manganese compounds on higher aquatic plants and assessment of phytoextractive ability of plants. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]. 2016, vol. 18, no. 5(3), pp. 484–488. (In Russian)
5. Koroleva O.V., Korolev A.N. Metabolism of amino acids in a multicore (*Spirodela polyrhiza* L.) under the action of copper chloride. *Botanicheskiy zhurnal* [The Botanical journal]. 2008. no. 95(5), pp.73–80. (In Russian)
6. Tulepbergenova A.R., Ershova T.S., Kuanova A.S., Litvinova N.V., Chaplygin V.A., Zaitsev V.F. The content of heavy metals in some plant species of the Volga Delta. *Astrakhan Bulletin of Ecological Education*, 2023, vol. 22, no. 5 (77), pp. 116–119. DOI: 10.36698/2304-5957-2023-5-116-119
7. Savenko A.V., Brekhovskikh V.F., Pokrovsky O.S. Macro- and microelement composition of macrophytes of the freshwater part of the estuary region of the Volga. Aridnye ekosistemy [Arid ecosystems]. 2020, vol. 26, no. 3(84), pp. 93–102. (In Russian)
8. Khristoforova N.K. *Bioindikatsiya i monitoring zagryazneniya morskikh vod tyazhelymi metallami* [Bioindication and monitoring of marine pollution by heavy metals]. Leningrad, Nauka Publ., 1989, 192 p. (In Russian)

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Natalia V. Litvinova, Vladimir A. Chaplygin and Anastasia A. Matveeva collected and processed the material. Alina S. Kuanova, Tatiana S. Ershova and Natalia G. Shabayants analysed the data obtained and wrote the manuscript. Vyacheslav F. Zaitsev analysed the data received and checked the manuscript before submitting it to the Editor. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCIDАлина С. Куанова / Alina S. Kuanova <https://orcid.org/0009-0006-6434-420X>Татьяна С. Ершова / Tatiana S. Ershova <https://orcid.org/0000-0003-4089-6115>Владимир А. Чаплыгин / Vladimir A. Chaplygin <https://orcid.org/0000-0002-0509-702X>Вячеслав Ф. Зайцев / Vyacheslav F. Zaitsev <https://orcid.org/0000-0001-6350-2129>Наталья В. Литвинова / Natalia V. Litvinova <https://orcid.org/0000-0002-5842-133X>Наталья Г. Шабоянц / Natalia G. Shaboyants <https://orcid.org/0000-0001-8615-0517>Анастасия А. Матвеева / Anastasia A. Matveeva <https://orcid.org/0009-0000-1928-008X>

Оригинальная статья / Original article

УДК: 577.13, 615.322

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-13



Оценка изменчивости содержания фенольных соединений в надземных органах природных образцов *Silybum marianum* (L.) Gaertn L.

Фазина А. Вагабова¹, Маина М. Мамалиева¹, Гаджи К. Раджабов¹,Асият Н. Алибегова¹, Зарема И. Солтанмуродова²¹Горный ботанический сад дагестанского федерального исследовательского центра РАН, Махачкала, Россия²Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Фазина А. Вагабова, кандидат технических наук, старший научный сотрудник, лаборатория фитохимии и медицинской ботаники, Горный ботанический сад ДФИЦ РАН; 365000 Россия, г. Махачкала, ул. Ярагского, 75.
Тел. +79288334151

Email fazina@mail.ruORCID <https://orcid.org/0000-0003-3315-3874>

Формат цитирования

Вагабова Ф.А., Мамалиева М.М., Раджабов Г.К., Алибегова А.Н., Солтанмуродова З.И. Оценка изменчивости содержания фенольных соединений в надземных органах природных образцов *Silybum marianum* (L.) Gaertn L. // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 154-163. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-13

Получена 22 июля 2024 г.

Прошла рецензирование 14 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Целью работы является исследование содержания суммы флавоноидов и антоцианов в надземных органах *Silybum marianum* (L.) Gaertn L., произрастающей в природных условиях, и оценка их накопления в зависимости от условий места произрастания (высота над уровнем моря) в условиях Дагестана (Россия).

В фазу цветения 2013 году собрана надземная часть растения в природных популяциях. Использование общепринятой дифференциальной спектрометрической методики показало, что суммарное содержание флавоноидов и антоцианов во всех органах независимо от места сбора составляет 0,22–3,07% в пересчете на рутин, и 0,03–0,26% в пересчете на 3-глюкозид цианидина, соответственно. Во всех частях растений отмечено содержание фенольных соединений: максимальное содержание их – в листьях и соцветиях, минимальное – в стеблях. Зависимость суммарного содержания флавоноидов и антоцианов от высотного фактора носит разновекторный характер, в большинстве случаев связь несущественная.

Поскольку впервые изучалось суммарное содержание флавоноидов и антоцианов во всех органах надземной части природных образцов расторопши пятнистой, то полученные результаты будут интересны в аспекте комплексного использования сырья. Результаты оценки изменчивости содержания фенольных соединений в образцах в зависимости от комплекса факторов высотного градиента в природных условиях Дагестана дают информацию для выяснения механизмов накопления вторичных метаболитов.

Ключевые слова

Silybum marianum (L.) Gaertn L., флавоноиды, антоцианы, корреляция, природные образцы, высотный градиент.

Assessment of variability in the content of phenolic compounds in above-ground organs of natural samples of *Silybum marianum* (L.) Gaertn L.

Fazina A. Vagabova¹, Maina M. Mamaliev¹, Gadzhi K. Radzhabov¹,
Asiyat N. Alibegova¹ and Zarema I. Soltanmuradova²

¹Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Makhachkala, Russia

²Dagestan State University, Makhachkala, Russia

Principal contact

Fazina F. Vagabova, Candidate of Technical Sciences, Senior Researcher, Laboratory of Phytochemistry and Medical Botany, Mountain Botanical Garden of the Dagestan Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences; 75 Yaragsky St, Makhachkala, Russia, 365000.
Tel. +79288334151
Email fazina@mail.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-3315-3874>

How to cite this article

Vagabova F.A., Mamaliev M.M., Radzhabov G.K., Alibegova A.N., Soltanmuradova Z.I. Assessment of variability in the content of phenolic compounds in above-ground organs of natural samples of *Silybum marianum* (L.) Gaertn L. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):154-163. (In Russ.)
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-13

Received 22 July 2024

Revised 14 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

The aim of the work is to study the content of flavonoids and anthocyanins in the above-ground organs of *Silybum marianum* (L.) Gaertn L., growing in natural conditions, and to assess their accumulation as this depends on the conditions of the place of growth (altitude above sea level) in Dagestan (Russia). In the flowering phase of 2013, the above-ground part of the plant was collected from natural populations and using the generally accepted differential spectrometric technique. This showed that the total content of flavonoids and anthocyanins in all organs, regardless of the place of collection, is 0.22% – 3.07% in terms of rutin, and 0.03% – 0.26% in terms of 3-glucoside of cyanidin, respectively. Phenolic compounds were noted in all parts of the plants: their maximum content being in the leaves and inflorescences, while the minimum is in the stems. The dependence of the total content of flavonoids and anthocyanins on the altitude factor is multi-vectoral; in most cases the connection is insignificant. Since the total content of flavonoids and anthocyanins in all organs of the above-ground part of natural samples of milk thistle was studied for the first time, the results obtained will be interesting in terms of the complex use of raw materials. The results of assessment of the variability of the content of phenolic compounds in samples depending on the complex of factors of the altitude gradient in the natural conditions of Dagestan provide information for clarifying the mechanisms of accumulation of secondary metabolites.

Key Words

Silybum marianum (L.) Gaertn L., flavonoids, anthocyanins, correlation, natural samples, altitudinal gradient.

ВВЕДЕНИЕ

Расторопша пятнистая (*Silybum marianum* (L.) Gaertn. L.), род *Silybum* Adans., сем. *Asteracea*) является одним из самых распространенных лекарственных растений в мире, которое произрастает вдоль дорог, на сухих и сорных местах [1–3]. Как лекарственное средство издавна используется в традиционной медицине при заболеваниях печени, при воспалениях верхних дыхательных путей и легких и других заболеваниях [4]. Наиболее изученными компонентами являются флаволигнаны, содержащиеся в плодах растения и которые определяют гепатопротекторную активность расторопши пятнистой [2; 3; 5–10].

В плодах расторопши пятнистой содержатся флавоноиды, органические кислоты, горечи, смолы, жирное масло, макро- и микроэлементы, зола, эфирное масло, белки, незаменимые аминокислоты, фосфолипиды и другие вещества [1–4; 8; 10–13]. В настоящее время ведутся работы по поиску образцов расторопши пятнистой с высоким содержанием флаволигнанов, а также изучение влияния экологических факторов места культивирования сортовых форм расторопши и агротехники возделывания на накопление флаволигнанов в их плодах [14–16]. Кроме того, интересны данные, касающиеся накопления флавоноидов, антоцианов, антиоксидантов, флаволигнанов в траве, листьях, плодах дикорастущих образцов расторопши пятнистой [1; 3; 5; 9]. Как показывает анализ литературы, исследования *S. marianum* в основном касаются изучения химического состава ее плодов, в частности флаволигнанов, имеющих, несомненно, важное значение. Но, немаловажную роль, как продукта комплексной переработки плодов, играет жирное масло, фенольные соединения, проявляющее широкий спектр фармакологических свойств [17]. На сегодня очень важным является комплексное изучение всей надземной части данного вида [7; 17]. Сведений о химическом составе надземной части расторопши пятнистой, как культивируемой, так и дикорастущей, весьма малочисленны [1; 3; 5; 18]. Из травы расторопши пятнистой впервые выделены и идентифицированы шесть индивидуальных соединений флавоноидной и фенилпропаноидной природы (апигенин, *p*-кумаровая кислота, 5-*p*-кумароилхинная кислота, кофейная кислота, хлорогеновая кислота) [2]. В листьях *S. marianum* содержатся гидроксикоричные кислоты, стерины, флавоноиды: апигенин, лютеолин, кемпферол и их гликозиды; β -ситостерол и его гликозиды, при этом силимарин не был обнаружен [1; 19]. Авторы [1] отмечают связь между накоплением суммы флавоноидов в листьях и окраской кожуры плода расторопши пятнистой, а именно: чем темнее окраска, тем выше накопление флавоноидов в фазе цветения. Кроме того, при раннем цветении *S. marianum* и при продолжительной фазе цветения происходит максимальное накопление флавоноидов в листьях и флаволигнанов в плодах расторопши пятнистой.

Накопление фенольных соединений, к которым относятся флавоноиды и антоцианы, в растениях зависит от ряда факторов: части растения, фенофазы, времени сбора и других биотических и абиотических условий [20; 21]. Имеют важное адаптивное значение, являются продуктами вторичного метаболизма высших растений и входят в состав антиоксидантной системы растений, выполняя функции мембраностабилизаторов, защиты от УФ – излучения, стрессовых факторов, от

микроорганизмов и отвечая за пигментацию органов растений [21–27]. Фенольные соединения, особенно полифенолы, проявляют противоаллергические, противоопухолевые, антигипертензивные, антимикробные, антибактериальные, антиоксидантные свойства и для организма человека [28]. Поскольку Дагестан известен сложным рельефом, то можно ожидать высокую изменчивость в накоплении фенольных соединений в лекарственных растениях, произрастающих на его территории.

Как видно из анализа научной литературы, исследований надземной части (травы), различных органов *S. marianum* очень мало, а тем более, дикорастущих образцов данного вида. Исследования, прежде всего, касаются изучения химического состава плодов, а именно, флаволигнанов и жирного масла, хотя изученность жирнокислотного состава жирного масла далека до завершения. Что касается исследований по изучению накопления суммы флавоноидов в плодах и листьях *S. marianum* носят обрывочный характер, а данных по содержанию флавоноидов и антоцианов в органах надземной части растения отсутствуют.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Расторопша пятнистая растет на сухих склонах, полях, до нижнего горного пояса, сплошной полосой от севера к югу Дагестана (Россия) [29].

Поскольку трава *S. marianum* из литературных данных считается перспективным видом лекарственного растительного сырья, цель наших исследований стало изучение содержания суммы некоторых фенольных соединений в надземной части расторопши пятнистой, собранной в различных природных географических пунктах, чтобы выявить влияние абиотических факторов среды произрастания на накопление и изменчивость суммарного содержания изучаемых компонентов. Для реализации поставленной цели необходимо было собрать образцы дикорастущей *S. marianum* во время цветения, подготовить сырье к анализу согласно стандартным спектрометрическим методам.

Материал для исследования был собран в разных географических точках Дагестана (Россия) в фазу цветения 2013 года. Подготовка собранного сырья к анализу, получение 70 % водно-спиртовых экстрактов изучаемых образцов данного вида и дальнейшее определение суммарного содержания флавоноидов и антоцианов проводили по общепринятым стандартным методикам [30].

Содержание суммы флавоноидов и антоцианов определяли спектрофотометрическим методом (СФ-56) с использованием реакции образования комплексов соединений с хлоридом алюминия (стандартный раствор – рутин) и с хлоридом кобальта (стандартный раствор – 3-глюкозид цианидин) [31].

Для статистической обработки полученных результатов была использована лицензионная система обработки данных Statistica V.5.5. и пакет программ «MS Excel».

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты анализа представлены в таблицах. В таблице 1 даются данные, характеризующие место и время сбора растения, и суммарное содержание фенольных соединений в разных органах расторопши пятнистой.

Таблица 1. Содержание флавоноидов и антоцианов в дагестанских природных образцах *S. marianum* (L.) Gaertn, фаза цветения, 2013 г.

Table 1. Content of flavonoids and anthocyanins in natural samples of *S. marianum* (L.) Gaertn in Dagestan, flowering phase, 2013

Место сбора Gathering place	Высота над ур. моря, м Altitude above sea level, m	Часть растения Part of a plant	Содержание флавоноидов, % Flavonoid content, %	Содержание антоцианов, % Anthocyanin content, %
Окрестности поселка Красноармейск (Махачкала), 15.05.13. Vicinity of the village of Krasnoarmeisk (Makhachkala), 15.05.13	15	Соцветия Inflorescences	1,68±0,01	0,10±0,00
//-//	15	Листья Leaves	1,79±0,01	0,22±0,00
//-//	15	Стебли Stems	0,26±0,01	0,03±0,00
//-///	15	Трава Grass	0,85±0,01	0,08±0,00
Окрестности села. Уллубий, Буйнакский район, 19.06.13 Vicinity of the village of Ullubiy, 19.06.13.	34	Соцветия Inflorescences	1,21 ±0,01	0,12±0,00
///-//	34	Листья Leaves	2,34±0,01	0,14±0,00
///-//	34	Стебли Stems	0,22±0,01	0,03±0,00
///-//	34	Трава Grass	1,16±0,01	0,06±0,00
Окрестности села Зидьян, Дебентский район, 16.05.13 Vicinity of the village of Zidiyan, 16.05.13	35	Соцветия Inflorescences	1,29±0,01	0,08±0,00
//-//	35	Листья Leaves	2,84±0,01	0,14±0,00
//-//	35	Стебли Stems	0,40±0,01	0,03±0,00
//-//	35	Трава Grass	1,49±0,01	0,11±0,00
Окрестности поселка Талги, Ленинский район, г. Махачкала, 22.05.13 Vicinity of the village of Talgi ((Makhachkala), 22.05.13	150	Листья Leaves	1,98±0,01	0,16±0,00
//-//	150	Трава Grass	1,11±0,01	0,10±0,00
Окрестности села Гиляяр, Магарамкентский район, 16.05.13 Vicinity of the village of Giliyar, 16.05.13	153	Соцветия Inflorescences	1,37±0,01	0,11±0,00
//-//	153	Листья Leaves	2,46±0,01	0,17±0,00
//-//	153	Стебли Stems	0,31±0,01	0,04±0,00
//-//	153	Трава Grass	1,55±0,01	0,12±0,00
Окрестности села Эминхюр, Сүлейман Стальский район, 16.05.13 Vicinity of the village of Eminhyur, 16.05.13	212	Соцветия Inflorescences	1,52±0,01	0,18±0,00

//-//	212	Листья Leaves	3,07±0,01	0,12±0,00
//-//	212	Стебли Stems	0,52±0,01	0,05±0,00
//-//	212	Трава Grass	1,34±0,01	0,11±0,00
Окрестности села Новый поселок, Сулейман Стальский район, 16.05.13 Vicinitys of the New village, 16.05.13	434	Соцветия Inflorescences	2,43±0,01	0,12±0,00
//-//	434	Листья Leaves	1,77±0,01	0,26±0,00
//-//	434	Стебли Stems	0,24±0,01	0,07±0,00
//-//	434	Трава Grass	0,75±0,01	0,11±0,00
Окрестности села Джепель, Магарамкентский район, 16.05.13 Vicinitys of the village of Dzhepel, 16.05.13	540	Соцветия Inflorescences	0,84±0,01	0,07±0,00
//-//	540	Листья Leaves	0,97±0,01	0,25±0,00
//-//	540	Стебли Stems	0,22±0,01	0,06±0,00
//-//	540	Трава Grass	0,79±0,01	0,13±0,00

Для оценки зависимости накопления суммарного содержания изучаемых фенольных соединений от высоты места сбора сырья и корреляционной зависимости этих показателей от высотного фактора приведены таблицы 2,3. Все приведенные табличные результаты значимы на достоверном уровне $p \leq 0,05$.

Таблица 2. Однофакторный дисперсионный анализ по высотному градиенту *S. marianum* (L.) Gaertn. (Отмеченные эффекты значимы на уров. $p \leq 0,05$)
Table 2. One-way analysis of variance along the altitudinal gradient of *S. marianum* (L.) Gaertn. (The noted effects are significant at the $p \leq 0.05$ level)

Показатель Indicator	F	h ² (%)	r ²
1	4420,48	99,9	-
2	324,51	99,3	-
3	17700,44	100	-
4	1099,14	99,8	0,64
5	11351,58	100	-
6	321,67	99,3	-
7	1520,19	99,8	0,55
8	89,06		0,70

Примечание: 1 – содержание флавоноидов в соцветиях, %; 2 – содержание антоцианов в соцветиях, %; 3 – содержание флавоноидов в листьях, %; 4 – содержание антоцианов в листьях, %; 5 – содержание флавоноидов в стеблях, %; 6 – содержание антоцианов в стеблях, %; 7 – содержание флавоноидов в траве, %; 8 – содержание антоцианов в траве, %; F – критерий Фишера; h², % – сила влияния фактора; r² – коэффициент детерминации между высотным уровнем и изучаемым признаком
Note: 1 – flavonoid content in inflorescences, %; 2 – anthocyanin content in inflorescences, %; 3 – flavonoid content in leaves, %; 4 – anthocyanin content in leaves, %; 5 – flavonoid content in stems, %; 6 – anthocyanin content in stems, %; 7 – flavonoid content in grass, %; 8 – anthocyanin content in grass, %; F – Fisher's criterion; h², % – strength of influence of the factor; r² – determination coefficient between the altitude level and the studied trait

С помощью дискриминантного анализа показателей суммарного содержания фенольных соединений в различных частях растений *S. marianum*, собранных с разных пунктов Дагестана, была проведена оценка степени обособленности изучаемых популяций. Рисунок 1 показывает распределение образцов (популяций) в пространстве двух факторов абиотической среды.

Таким образом, с помощью дискриминантного анализа удалось объяснить изменчивость содержания фенольных соединений в различных органах образцов *S. marianum*, которые под влиянием абиотических факторов среды произрастания полностью разделены в самостоятельные популяции. За исключением популяции уллубийской (h=34 м над уровнем моря) и джепельской (h=540м над уровнем моря), остальные расположены близко друг к другу по первому корню

вдоль возрастания высоты над уровнем моря. Уллубийская популяция также расположена вдоль первого корня, хотя и отстоит довольно далеко от всех изучаемых популяций. Исключение составляет джелельская популяция, которая расположилась вдоль второго корня.

Таблица 3. Корреляционный анализ накопления содержания флавоноидов и антоцианов в органах природных образцов *S. marianum* (L.) Gaertn, фаза цветения, 2013 год вдоль высотного градиента (значимость корреляций на уровне $p \leq 0,05$ N=21)

Table 3. Correlation analysis of accumulation of flavonoid and anthocyanin content in organs of natural samples of *S. marianum* (L.) Gaertn, flowering phase, 2013 along the altitudinal gradient (significance of correlations at the level of $p \leq 0.05$ N=21)

Показатель Indicator	1	2	3	4	5	6	7	8
1	1,00	-	-	-	-	-	-	-
2		1,00	-	-	-	-	-	-
3			1,00	-	-0,62	-0,81	0,56	-
4				1,00	-0,83	-0,51	-0,61	0,65
5					1,00	0,88	-	-0,77
6						1,00	-	-0,54
7							1,00	-

Примечание: 1 – содержание флавоноидов в соцветиях, %; 2 – содержание антоцианов в соцветиях, %;
3 – содержание флавоноидов в листьях, %; 4 – содержание антоцианов в листьях, %;
5 – содержание флавоноидов в стеблях, %; 6 – содержание антоцианов в стеблях, %;
7 – содержание флавоноидов в траве, %; 8 – содержание антоцианов в траве, %
Note: 1 – flavonoid content in inflorescences, %; 2 – anthocyanin content in inflorescences, %;
3 – flavonoid content in leaves, %; 4 – anthocyanin content in leaves, %; 5 – flavonoid content in stems, %;
6 – anthocyanin content in stems, %; 7 – flavonoid content in grass, %; 8 – anthocyanin content in grass, %

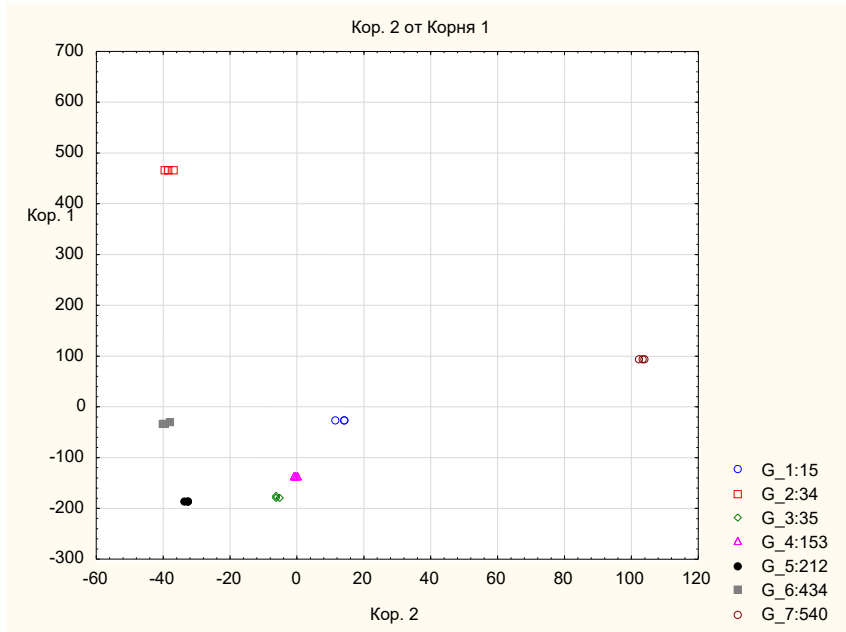


Рисунок 1. Группировка природных популяций *S. marianum* (L.) Gaertn. в пространстве первых двух канонических корней (дискриминантный анализ)

Figure 1. Grouping of natural populations of *S. marianum* (L.) Gaertn. in the space of the first two canonical roots (discriminant analysis)

Как видно, в результате исследования различных органов расторопши пятнистой нами выявлено, что во всех изучаемых природных образцах, независимо от различных факторов (фенотип, место сбора, анализируемая часть растения) среднее суммарное содержание флавоноидов колеблется от 0,22 % до 3,07 % в пересчете на рутин, а среднее суммарное содержание антоцианов от 0,03 % до 0,26 % в пересчете на 3-глюкозид цианидина. Наибольшее накопление флавоноидов и антоцианов происходит в листьях, соцветиях, а наименьшее в стеблях. Так, в листьях

независимо от места сбора сырья содержание флавоноидов наблюдается в пределах 0,97 % – 3,07 %; в соцветиях – в пределах 0,84 % – 2,43 %; в траве – от 0,79 % до 1,55 %; в стеблях – от 0,22 % до 0,40 %. Что касается накопления антоцианов, то содержание их в листьях варьирует в пределах 0,12 % – 0,26 %; в соцветиях – в пределах 0,07 % – 0,18 %; в траве – в пределах 0,06 % – 0,13 %; в стеблях – в пределах 0,03 % – 0,07 %. При этом разница в накоплении флавоноидов выше, чем антоцианов.

В литературе приводятся данные исследования суммарного содержания флавоноидов в листьях расторопши пятнистой. Так, согласно данным [2] в листьях *S. marianum* содержание флавоноидов колеблется в пределах 1,17 % – 1,37 % в пересчете на цинарозид. По данным других авторов [1] в зависимости от года и места сбора сырья содержание флавоноидов в листьях расторопши пятнистой варьирует от 2,39 мг/г до 13,85 мг/г и 4,12 мг/г до 13,96 мг/г; 3,59 мг/г до 13,05 мг/г и 4,42 мг/г – 14,1 мг/г. в пересчете на цинарозид. Сравнение результатов наших и литературных исследований некорректно, потому что использованы в методике разные растворы сравнения. Поскольку в литературе нет сведений о суммарном содержании флавоноидов и антоцианов в различных органах расторопши пятнистой, то наши исследования в этом аспекте являются первыми. Ранее мы приводили первичные данные, касающиеся этого вопроса [17].

В регионах с большим разнообразием экологических условий наблюдается высокое количественное и качественное разнообразие накапливаемых растениями фенольных соединений [27]. Поскольку Дагестан входит в число таких регионов, то можно ожидать высокую изменчивость в накоплении фенольных соединений в лекарственных растениях, произрастающих на его территории, в частности, *S. marianum*.

Изучение изменчивости содержания фенольных соединений в зависимости от высоты места сбора над уровнем моря дает нам возможность оценить влияние абиотического фактора высотного градиента и выявить образцы (популяции) с высокими показателями фенольных соединений. Так, оценка результатов количественного содержания флавоноидов и антоцианов позволила выделить образцы растений, перспективные с точки зрения накопления этих вторичных метаболитов. Образцы расторопши пятнистой, собранные с окрестностей села Джепель (540 м над уровнем моря), обладают самыми низкими показателями в содержании изучаемых вторичных метаболитов, а максимальные показатели – в образцах, собранных на высоте 434 м над ур. моря, 34 м над ур. моря, 35 и 153 и 212 м над ур. моря. Кроме того, основными источниками флавоноидов и антоцианов могут быть листья, соцветия, трава расторопши пятнистой, собранные во время цветения.

В связи с тем, что фенольные соединения (антоцианы и флавоноиды) выполняют важную функцию защиты растений от УФ – лучей, от других стрессовых условий, то можно предположить увеличение накопления их во всех органах расторопши пятнистой с ростом высоты над уровнем моря места сбора растения. Полученные данные свидетельствуют о разнонаправленном влиянии факторов высотного градиента на их содержание, в большинстве случаев не имеющие достоверной связи. В разных органах выявлены как положительные, так и отрицательные корреляционные связи между накоплением групп фенольных соединений и высотой места сбора сырья при доверительном уровне $p \leq 0,05$ (табл. 2 и 3).

Оценка изменчивости суммарного содержания флавоноидов и антоцианов в разных частях расторопши пятнистой с помощью дисперсионного однофакторного анализа показала большую разницу в наличии изменчивости между популяциями, чем внутри

популяций (табл. 2). Следовательно, изучаемые образцы расторопши пятнистой составляют отдельные популяции.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Нами впервые были исследованы дагестанские природные образцы *S. marianum* на суммарное содержание некоторых фенольных соединений (флавоноидов и антоцианов).

Установлено, что источниками флавоноидов и антоцианов расторопши пятнистой является надземная часть растения (соцветия, листья, стебли, трава). Так, максимальное содержание флавоноидов и антоцианов установлено в листьях (от 0,97 % до 3,07 % и от 0,12 % до 0,26 %, соответственно); в стеблях – минимальное содержание (от 0,22 % до 0,40 % и от 0,03 % до 0,07 %, соответственно).

Согласно полученным данным, между популяциями отмечается большая изменчивость в количественном суммарном содержании флавоноидов и антоцианов, чем внутри популяции.

Проведены исследования по оценке влияния абиотических факторов вдоль высотного градиента на содержание фенольных соединений в образцах расторопши пятнистой, собранных в природных условиях Дагестана.

Полученные нами результаты представляют интерес для выявления механизмов влияния абиотических факторов среды (высотный фактор) на изменчивость содержания некоторых фенольных групп соединений, так и для поиска образцов с высоким содержанием флавоноидов и антоцианов.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при финансовой поддержке проекта «Поиск новых природных растительных источников, богатых флавоноидами, во флоре Дагестана» на 2012–2014 гг., выполнявшейся в рамках Программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук Российской академии наук «Биологические ресурсы России: динамика в условиях глобальных климатических и антропогенных воздействий». Раздел: «Биотехнология рационального использования биологических ресурсов».

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out with the financial support of the project “Search for new natural plant sources rich in flavonoids in the flora of Dagestan” for 2012–2014, carried out within the framework of the Basic Research Program of the Department of Biological Sciences of the Russian Academy of Sciences “Biological resources of Russia: dynamics under global climatic and anthropogenic influences.” Section: “Biotechnology for the rational use of biological resources.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Кошелев Е.А., Комаревцева Е.К., Черёмушкина В.А., Неуймин С.И. Структурные особенности соцветий морфогенетических групп *Silybum marianum* (Asteraceae), произрастающих в условиях интродукции в Сибири и на Урале // Растительный мир Азиатской России: Вестник Центрального Сибирского ботанического сада СО РАН. 2014. N 1. С. 19–24.

2. Куркин В.А. Расторопша пятнистая – источник лекарственных средств (обзор) // Химико-фармацевтический журнал. 2003. Т. 37. N 4. С. 27–41.
3. Росихин Д.В., Куркин В.А., Рыжов В.М. Фармакогностическое исследование по обоснованию комплексного использования расторопши пятнистой // Аспирантский вестник Поволжья. 2015. Т. 5. N 6. С. 342–346.
4. Цаприлова С.В., Родионова Р.А. Расторопша пятнистая: химический состав, стандартизация, применение // Вестник фармации. 2008. Т. 3. N 41. С. 92–104.
5. Вагабова Ф.А., Мамалиева М.М., Мусаев А.М., Чубарова А.С., Раджабов Г.К. Изменчивость содержания флаволигнанов в плодах *Silybum marianum* Gaertn. из природных популяций Дагестана // Вопросы биологической, фармакологической, медицинской химии. 2018. Т. 21. N 11. С. 24–29.
6. Коваленко Д.Н., Джашеева З.А.-М. Флаволигнаны расторопши пятнистой как антиоксиданты в сливочном масле // Масло-жировая промышленность. 2007. Т. 6. С. 45–46.
7. Росихин Д.В., Куркин В.А., Рыжов В.М. Фармакологическое изучение плодов расторопши пятнистой // Сеченовский вестник. 2016. Т. 51. С. 71–72.
8. Сокольская Т.А. Комплексная переработка плодов расторопши пятнистой и создание на ее основе препарата «Силимар» // Химико-фармацевтический журнал. 2000. Т. 34. N 9. С. 27–30.
9. Чернов С. В. Изучение химического состава флаволигнанов *Silibum marianum* (L.) в зависимости от места произрастания // Сборник материалов IV научно-практической конференции студентов и молодых ученых «Актуальные проблемы химии и образования», Астрахань, 2018. С. 126–128.
10. Щекатихина А.С., Гавриленко Н.В., Курченко В.П. Оценка содержания изомеров флаволигнанов расторопши пятнистой в гепатопротекторных препаратах // Вестник Брянского государственного университета. 2010. Т. 2. N 2. С. 73–178.
11. Балаева Ш.А., Магомедова Г., Рамазанов А.Ш. Содержание селена в плодах *Silybum marianum* (L.) Gaertn, произрастающей на территории Республики Дагестан // Материалы научных трудов XIV Международной научно-практической конференции: «Фундаментальные и прикладные проблемы получения новых материалов: исследования, инновации и технологии», Астрахань, 2020. С. 50–53.
12. Куркин В.А., Росихин Д.В. Стандартизация сиропа расторопши // Фармация. 2017. Т. 66. N1. С. 19–22.
13. Куркин В.А., Росихин Д.В., Рязанова Т.К. Сравнительное изучение состава жирных кислот масла расторопши, подсолнечного масла и облепихового масла // Фармация. 2017. Т. 66. N 6. С. 25–29.
14. Вагабова Ф.А., Раджабов Г.К., Мамалиева М.М., Мусаев А.М., Абдулмагомедова З.Н. Изучение содержания фенольных соединений в органах дагестанских образцов расторопши пятнистой // Сборник материалов XXXIX итоговой научно-технической конференции аспирантов и студентов Дагестанского государственного технического университета «Неделя науки», Махачкала, 2018. С. 155–157.
15. Джашеев А.М. С., Джашеева З.А.-М., Акбаева Ф.А., Гочияева З.У., Токова Ф.М. Характеристика семян расторопши пятнистой (*Silybum marianum* (L.), выращенных в условиях предгорной зоны Северного Кавказа // Успехи современного естествознания. 2018. Т. 12. N 1. С. 36–41.
16. Кильянова Т.В., Немцев С.Н. Влияние агротехники возделывания на качество плодов расторопши пятнистой // Овощи России. 2021. N 1. С. 74–78.
17. Росихин Д.В., Куркин В.А., Зайцева Е.Н., Правдивцева О.Е., Дубищев А.В. Изучение диуретической активности препаратов на основе травы расторопши // Вестник Башкирского государственного медицинского университета. 2018. N 4. С. 156–163.
18. Вагабова Ф.А., Алиев А.М., Мамалиева М.М., Раджабов Г.К., Мусаев, А.М. Химический состав СК CO₂-экстракта травы *Silybum marianum* (L.) Gaertn. из природной популяции флоры Дагестана // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. 2015. Т. 9. С. 35–38.
19. Pereira C., Barros L., Carvalho A.M., Santos-Buelga C., Ferreira, I.C. Infusions of artichoke and milk thistle represent a good source of phenolic acids and flavonoids // Food & function. 2015. V. 6. N 1. P. 55–61. DOI:10.1039/C4FO00834K
20. Khan T.A., Mazid M., Mohammad F. Status of secondary plant products under abiotic stress: an overview // Journal of Stress Physiology & Biochemistry. 2011. V. 7. N 2. P. 74–98. www.researchgate.net/publication/285695735
21. Щербakov А.В., Чистякова М.В., Усманов И.Ю. Экологические аспекты регуляции пластичности накопления флавоноидов на Южном Урале // Вестник Башкирского университета. 2011. Т. 16. N 4. С. 1198–1205.
22. Hammerstone J.F., Lazarus S.A., Schmitz H.H. Procyanidin content and variation in some commonly consumed foods // The Journal of nutrition. 2000. V. 130. N 8. P. 20864–20924. <https://doi.org/10.1093/jn/130.8.20865>
23. Nijveldt R.J., Van Nood, E.L.S., Van Hoorn, D.E., Boelens, P.G., Van Norren K., Van Leeuwen P. A. Flavonoids: a review of probable mechanisms of action and potential applications // The American journal of clinical nutrition. 2001. V. 74. N 4. P. 418–425. <https://doi.org/10.1093/ajcn/74.4.418>
24. Pietta P.G. Flavonoids as antioxidants // Journal of Natural Products. 2000. V. 63. P. 1035–1042. <https://doi.org/10.1021/np9904509>
25. Куркин В.А., Авдеева Е.В., Правдивцева О.Е., Куркина А.В., Рыжов В.М., Росихин Д.В., Кулагин О.Л. Сравнительное исследование антиоксидантной активности некоторых флавоноидов и гепатопротекторных лекарственных препаратов на основе плодов расторопши пятнистой // Современные проблемы науки и образования. 2016. N 6. С. 203–203.
26. Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н. Функции и свойства антоцианов растительного сырья // Труды белорусского государственного университета. 2010. Т. 4. N 2. С. 1–11.
27. Полякова Л.В., Ершова Э. А. Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутрииндивидуального (эндогенного) уровня // Химия растительного сырья. 2000. Т. 1. С. 121–129.
28. Клименко В.П., Тураев Д.О., Лушай Е.А., Лиховской В.В. Взаимосвязь между содержанием фенольных соединений в листьях и ягодах винограда // Магарач. Виноградарство и виноделие. 2019. Т. 21. N 3. С. 198–203.

29. Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана / Отв. ред. чл.-корр. РАН Р.В. Камелин. Махачкала: Эпоха, 2009. Т. III. 304 с.
30. Государственная фармакопея. Москва: 2018. XIV изд., Т. 4. С.11–83.

REFERENCES

- Koshelev E.A., Komarevceva E.K., Cherjomushkina V.A., Neujmin S.I. Structural features of inflorescences of morphogenetic groups of *Silybum marianum* (Asteraceae), growing under conditions of introduction in Siberia and the Urals. *Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii: Vestnik Tsentral'nogo Sibirskogo botanicheskogo sada SO RAN [Flora of Asian Russia: Bulletin of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS]*. 2014, no. 1, pp. 19–24. (In Russian)
- Kurkin V.A. Milk Thistle – A Source of Medicines (Review). *Khimiko-farmatsevticheskii zhurnal [Chemical and pharmaceutical journal]*. 2003, vol. 37, no. 4, pp. 27–41. (In Russian)
- Rosihin D.V., Kurkin V.A., Ryzhov V.M. Pharmacognostic study to substantiate the complex use of milk thistle. *Aspirantskii vestnik Povolzh'ya [Postgraduate Bulletin of the Volga Region]*. 2015. vol. 5, no. 6, pp. 342–346. (In Russian)
- Caprilova S.V., Rodionova R.A. Milk thistle: chemical composition, standardization, application. *Vestnik farmatsii [Herald of Pharmacy]*. 2008. vol. 3, no. 41, pp. 92–104. (In Russian)
- Vagabova F.A., Mamaliev M.M., Musaev A.M., Chubarova A.S., Radzhabov, G.K. Variability of flavonolignan content in *Silybum marianum* Gaertn. fruits from natural populations of Dagestan. *Voprosy biologicheskoi, farmakologicheskoi, meditsinskoi khimii [Issues of biological, medical and pharmaceutical chemistry]*. 2018, vol. 21, no.11, pp. 35–38. (In Russian)
- Kovalenko D.N., Dzhasheeva Z.A.-M. Milk Thistle Flavonolignans as Antioxidants in Butter. *Maslo-zhirovaya promyshlennost' [Oil and fat industry]*. 2007, vol. 6, pp. 45–46. (In Russian)
- Rosihin D.V., Kurkin V.A., Ryzhov V.M. Pharmacological study of milk thistle fruits. *Sechenovskii vestnik [Sechenov Bulletin]*. 2016, vol. 51, pp. 71–72. (In Russian)
- Sokol'skaja T.A. Complex processing of milk thistle fruits and creation of the drug "Silimar" on its basis. *Khimiko-farmatsevticheskii zhurnal [Chemical and pharmaceutical journal]*. 2000, vol. 34, no. 9, pp. 27–30. (In Russian)
- Chernov S. V. Izuchenie khimicheskogo sostava flavolignanov *Silimum marianum* (L.) v zavisimosti ot mesta proizrastaniya [Study of the chemical composition of flavonolignans of *Silimum marianum* (L.) depending on the place of growth]. *Sbornik materialov IV nauchno-prakticheskoi konferentsii studentov i molodykh uchenykh «Aktual'nye problemy khimii i obrazovaniya», Astrakhan'*, 2018 [Collection of materials of the IV scientific and practical conference of students and young scientists "Actual problems of chemistry and education", Astrakhan, 2018]. Astrakhan, 2018, pp. 126–128. (In Russian)
- Shhekatihina A.S., Gavrilenko N.V., Kurchenko V.P. Evaluation of the content of flavonolignans isomers of milk thistle in hepatoprotective drugs. *Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta [Bulletin of Bryansk State University]*. 2010. vol. 2, no. 2, pp. 73–178. (In Russian)
- Balaeva Sh.A., Magomedova G., Ramazanov A.Sh. Soderzhanie selena v plodakh *Silybum marianum* (L.) Gaertn, proizrastayushchei na territorii Respubliki Dagestan [Selenium content in the fruits of *Silybum marianum* (L.) Gaertn, growing in the Republic of Dagestan]. *Materialy nauchnykh trudov XIV Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii: «Fundamental'nye i prikladnye problemy polucheniya novykh materialov: issledovaniya, innovatsii i tekhnologii», Astrakhan'*, 2020 [Proceedings of the XIV International Scientific and Practical Conference: "Fundamental and Applied Problems of Obtaining New Materials: Research, Innovation and Technology", Astrakhan, 2020]. Astrakhan, 2020, pp. 50–53. (In Russian)
- Kurkin V.A., Rosihin D.V. Standardization of milk thistle syrup. *Farmatsiya [Pharmacy]*. 2017. vol. 66, no. 1, pp. 19–22. (In Russian)
- Kurkin V.A., Rosihin D.V., Rjzanova T. K Comparative study of fatty acid composition of milk thistle oil, sunflower oil and sea buckthorn oil. *Farmatsiya [Pharmacy]*. 2017. vol. 66, no. 6, pp. 25–29. (In Russian)
- Vagabova F.A., Radzhabov G.K., Mamaliev M.M., Musaev A.M., Abdulmagomedova Z.N. Izuchenie soderzhaniya fenol'nykh soedinenii v organakh dagestanskikh obraztsov rastoropshi pyatnistoi [Study of the content of phenolic compounds in the organs of Dagestan samples of milk thistle]. *Sbornik materialov XXXIX itogovoi nauchno-tekhnicheskoi konferentsii aspirantov i studentov Dagestanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta «Nedelya nauki», Makhachkala, 2018* [Collection of materials of the XXXIX final scientific and technical conference of postgraduates and students of the Dagestan State Technical University "Science Week", Makhachkala, 2018]. Makhachkala, 2018, pp. 155–157. (In Russian)
- Dzhasheev A.-M.S., Dzhasheeva Z.A.-M., Akbaeva F.A., Gochijeva Z.U., Tokova F.M. Characteristics of milk thistle seeds (*Silybum marianum* (L.) grown in the foothills of the Northern Caucasus. *Uspekhi sovremenno ego estestvoznaniya [Achievements of modern natural science]*. 2018, vol. 12. no 1, pp. 36–41. (In Russian)
- Kil'janova T.V., Nemcev S.N. The influence of cultivation techniques on the quality of milk thistle fruits. *Ovoshchi Rossii [Vegetables of Russia]*. 2021, no. 1, pp. 74–78. (In Russian)
- Rosihin D.V., Kurkin V.A., Zajceva E.N., Pravdivceva O.E., Dubishhev A.V. Study of diuretic activity of preparations based on milk thistle herb. *Vestnik Bashkirskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta [Bulletin of the Bashkir State Medical University]*. 2018, no. 4, pp. 156–163. (In Russian)
- Vagabova F.A., Aliev A.M., Mamaliev M.M., Radzhabov G.K., Musaev, A.M. Chemical composition of the SC CO₂ extract of the herb *Silybum marianum* (L.) Gaertn. from the natural population of the flora of Dagestan. *Voprosy biologicheskoi, meditsinskoi i farmatsevticheskoi khimii [Issues of biological, medical and pharmaceutical chemistry]*. 2015, vol. 9, pp. 35–38. (In Russian)
- Pereira C., Barros L., Carvalho A. M., Santos-Buelga C., Ferreira, I.C. Infusions of artichoke and milk thistle represent a good source of phenolic acids and flavonoids. *Food & function*, 2015, vol. 6, no.1, pp. 55–61. DOI:10.1039/C4FO00834K
- Khan T.A., Mazid M., Mohammad F. Status of secondary plant products under abiotic stress: an overview. *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, 2011, vol. 7, no. 2, pp. 74–98. www.researchgate.net/publication/285695735
- Shherbakov A.V., Chistjakova M.V., Usmanov I.Ju. Ecological aspects of regulation of plasticity of flavonoid accumulation in the Southern Urals. *Vestnik Bashkirskogo*

- universiteta [Bulletin of the Bashkir University]. 2011, vol. 16, no. 4, pp. 1198–1205. (In Russian)
22. Hammerstone J.F., Lazarus S.A., Schmitz H.H. Procyanidin content and variation in some commonly consumed foods. *The Journal of nutrition*, 2000, vol. 130, no. 8, pp. 20864–20924. (in English)
<https://doi.org/10.1093/jn/130.8.2086S>
23. Nijveldt R.J., Van Nood, E.L.S., Van Hoorn, D.E., Boelens, P.G., Van Norren K., Van Leeuwen P. A. Flavonoids: a review of probable mechanisms of action and potential applications. *The American journal of clinical nutrition*, 2001, vol. 74, no. 4, pp. 418–425.
<https://doi.org/10.1093/ajcn/74.4.418>
24. Pietta P.G. Flavonoids as antioxidants. *Journal of Natural Products*, 2000, vol. 63, pp. 1035–1042.
<https://doi.org/10.1021/np9904509>
25. Kurkin V.A., Avdeeva E.V., Pravdivceva O.E., Kurkina A.V., Ryzhov V.M., Rosihin D.V., Kulagin O.L. Comparative study of antioxidant activity of some flavonoids and hepatoprotective drugs based on milk thistle fruits. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Modern problems of science and education]. 2016, no. 6, pp. 203–203. (In Russian) Retrieved from <http://science-education.ru/ru/article/view?id=25833>
26. Makarevich A.M., Shutova A.G., Spiridovich E.V., Reshetnikov V.N. Functions and properties of anthocyanins in plant materials. *Trudy belorusskogo gosudarstvennogo universiteta* [Proceedings of the Belarusian State University]. 2010, vol. 4, no. 2, pp. 1–11. (In Russian)
27. Poljakova L.V., Ershova Je. A. Variability of phenolic compounds in some herbaceous and woody plants from interpopulation to intra-individual (endogenous) level. *Kyimiya rastitel'nogo sir'ya* [Chemistry of plant materials]. 2000, vol. 1, pp. 121–129. (In Russian)
28. Klimenko V.P., Turaev D.O., Lushhaj E.A., Lihovskoj V.V. Relationship between the content of phenolic compounds in grape leaves and berries. *Magarach. Vinogradarstvo i vinodelie* [Donkey. Viticulture and winemaking]. 2019, vol. 21, no. 3. pp. 198–203. (In Russian)
29. Murtazaliev R.A. *Konspekt flory Dagestana* [Abstract of the flora of Dagestan]. Makhachkala, Epokha Publ., 2009, vol. 3, pp. 304. (In Russian)
30. *Gosudarstvennaya farmakopeya RF, 14-oye izd.* [State Pharmacopoeia of the Russian Federation, 14th ed.]. Moscow, 2018, vol. IV, 1294 p. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Фазина А. Вагабова планировала эксперимент, собрала и проанализировала данные, интерпретировала результаты и написала статью. Маина М. Мамалиева собрала сырье для анализа, систематизировала вид, подготовила сырье к анализу. Гаджи К. Раджабов собрал сырье, определил содержание флавоноидов, антоцианов. Асият Н. Алибегова провела статистическую обработку данных. Зарема И. Солтанмурадова проанализировала полученные данные. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата и других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Fazina A. Vagabova designed the experiment, collected and analyzed the data, interpreted the results, and wrote the paper. Maina M. Mamaliev collected raw materials for analysis, systematized the species, prepared raw materials for analysis. Gadzhi K. Radzhabov collected the raw materials, determined the content of flavonoids and anthocyanins. Asiyat N. Alibegova carried out statistical processing of the data. Zarema I. Soltanmuradova analyzed the data obtained. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Фазина А. Вагабова / Fazina A. Vagabova <https://orcid.org/0000-0003-3315-3874>
 Маина М. Мамалиева / Maina M. Mamaliev: <https://orcid.org/0000-0001-6235-3248>
 Гаджи К. Раджабов / Gadzhi K. Radzhabov <https://orcid.org/0000-0001-9263-5684>
 Асият Н. Алибегова / Asiyat N. Alibegova <https://orcid.org/0000-0002-8977-4728>
 Зарема И. Солтанмурадова / Zarema I. Soltanmuradova <https://orcid.org/0000-0003-3018-9097>

Оригинальная статья / Original article
УДК 630*561.24:581.5(470.324)
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-14



Динамика радиального прироста и углерододепонирующей способности сосновых насаждений (*Pinus sylvestris* L.) под влиянием рекреационной нагрузки и климатических изменений в условиях лесостепи

Дарья А. Литовченко, Сергей С. Шешнищан, Наталия В. Яковенко

Воронежский государственный лесотехнический университет имени Г.Ф. Морозова, Воронеж, Россия

Контактное лицо

Сергей С. Шешнищан, кандидат биологических наук, руководитель лаборатории мониторинга и проектирования лесов, Воронежский государственный лесотехнический университет им. Г.Ф. Морозова; 394087 Россия, г. Воронеж, ул. Тимирязева, 8.
Тел. +7 (473) 253 79 98
Email sheshnitsan@gmail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8027-855X>

Формат цитирования

Литовченко Д.А., Шешнищан С.С., Яковенко Н.В. Динамика радиального прироста и углерододепонирующей способности сосновых насаждений (*Pinus sylvestris* L.) под влиянием рекреационной нагрузки и климатических изменений в условиях лесостепи // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 164-177. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-14

Получена 17 июля 2024 г.

Прошла рецензирование 27 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель состояла в оценке влияния климатических факторов и рекреации на динамику радиального прироста и депонирования углерода в стволовой древесине сосны обыкновенной в условиях лесостепной зоны.

Исследования проводились на территории Усманского бора в Воронежской области. Для изучения антропогенного влияния на сосновые насаждения заложены пробные площади в насаждениях сосны обыкновенной в возрасте 105–145 лет на различных стадиях рекреационной дигрессии. На объектах отобраны и проанализированы керны со 120 деревьев.

Проведен анализ циклической динамики радиального прироста, связей с климатическими факторами, оценка силы влияния климатических параметров на прирост, а также расчет годичного депонирования углерода. Выявлено значительное снижение радиального прироста древостоев на поздних стадиях дигрессии, нарушение цикличности прироста. Установлена высокая положительная связь между атмосферными осадками и индексами прироста в весенне-летние месяцы ($r = 0,50$ при $p < 0,05$). У деревьев, которые пережили засуху и не пострадали от пожаров в 2010 году наблюдалась значительная и продолжительная депрессия в приросте, которая не завершилась даже спустя пять лет после неблагоприятных условий.

В условиях, когда антропогенная рекреационная нагрузка накладывается на воздействие неблагоприятных климатических факторов, деградация древостоев сосны усиливается. Это сочетание факторов приводит к еще более значительным изменениям в продуктивности древостоев. При этом, способность деревьев депонировать углерод значительно снижается по мере прогрессирования стадии дигрессии. Основным лимитирующим фактором для сосны в лесостепной зоне являются осадки, однако суммарное влияние климатических факторов оказалось более значимым, чем индивидуальное воздействие каждого из них.

Ключевые слова

Индекс прироста, климатические изменения, углерододепони-
рование, дендрохронология, рекреационная дигрессия.

Dynamics of radial increment and carbon sequestration of pine forests (*Pinus sylvestris* L.) affected by recreational stress and climate change in the forest steppe, Voronezh region, Russia

Daria A. Litovchenko, Sergey S. Sheshnitsan and Natalia V. Yakovenko

G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technologies, Voronezh, Russia

Principal contact

Sergey S. Sheshnitsan, G.F. Morozov Voronezh State University of Forestry and Technologies; 8 Timiryazev St, Voronezh, Russia 394087. Tel. +7 (473) 253 79 98
Email sheshnitsan@gmail.com
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-8027-855X>

How to cite this article

Litovchenko D.A., Sheshnitsan S.S., Yakovenko N.V. Dynamics of radial increment and carbon sequestration of pine forests (*Pinus sylvestris* L.) affected by recreational stress and climate change in the forest steppe, Voronezh region, Russia. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):164-177. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-14

Received 17 July 2024

Revised 27 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

The aim was to assess the influence of climatic factors and recreation on the dynamics of radial increment and carbon sequestration in the stem wood of Scots pine in the environment of the forest-steppe region of Voronezh, Russia.

The research was carried out in the Usmansky Bor, Voronezh region. Sample plots were established in 105–145-year-old pine stands at different stages of recreational degression to study the anthropogenic impact on pine forests. Cores were taken from 120 trees in the sample plots and analysed.

We analysed the cyclical dynamics of radial increment, relationships with climatic factors, assessed the strength of the influence of climatic parameters on increment and calculated annual carbon sequestration. A significant decrease in radial increment of tree stands in late degression stages and a violation of increment cyclicity was observed. A strong positive relationship between atmospheric precipitation and incremental indices was found in spring-summer months ($r = 0,50$, $p < 0,05$). Trees that survived recent drought and were not affected by wildfire in 2010 showed a significant and prolonged depression in stem growth, which had not completed even after five years of adverse environmental factors.

When anthropogenic recreational pressure is combined with the effects of adverse climatic factors, the degradation of pine stands increases significantly. This combination of factors leads to even more significant changes in forest productivity. At the same time, the carbon sequestration capacity of the trees decreases significantly as the stage of degradation progresses. The main limiting factor for pine in the forest-steppe zone is precipitation but the total influence of climatic factors was more significant than the individual effects of each of them.

Key Words

Incremental index, climate change, carbon deposition, dendrochronology, recreational degression.

ВВЕДЕНИЕ

Леса являются ключевым компонентом глобального углеродного цикла. По последним данным, глобальный сток углерода в лесах оставался стабильным в течение последних трех десятилетий на уровне $3,6 \pm 0,4$ Гт С/год. Однако за этой общей стабильностью незаметными остаются значительные региональные изменения, в частности увеличение стока в умеренных (+30%) и снижение в бореальных (–36%) лесах из-за усиления нарушений в лесных экосистемах и обезлесения [1]. В последние десятилетия наблюдается устойчивая тенденция к сокращению площади лесных экосистем на фоне усиливающегося влияния последствий климатических изменений [2; 3]. Повышение температуры воздуха и изменение режима осадков приводят к увеличению частоты нарушений в лесах и ухудшению санитарного состояния древостоев, что негативно сказывается на их углерододепонирующей способности [4].

Помимо климатических факторов, существенное влияние на продуктивность лесных экосистем оказывает антропогенная нагрузка, в частности рекреационное использование лесов. Рекреационная нагрузка на лесные насаждения приводит к их постепенной деградации, выражающейся в снижении продуктивности, ухудшении санитарного состояния, нарушении структуры и видового состава растительности [5]. В условиях Центральной лесостепи Русской равнины особенно остро проявляется проблема рекреационной дигрессии насаждений в местах массового отдыха населения. Особый интерес представляет изучение сосновых насаждений Усманского бора, занимающих около половины его площади и играющих важную роль в депонировании углерода в малолесном лесостепном регионе [6; 7; 8]. В условиях интенсивной рекреационной нагрузки и меняющегося климата оценка их углерододепонирующей способности приобретает особую актуальность для разработки стратегий смягчения последствий климатических изменений и сохранения лесных экосистем.

Оценка углерододепонирующей способности лесных экосистем и факторов, влияющих на нее, является важной научной и практической задачей. Данные о запасах и потоках углерода в лесах

необходимы для разработки стратегий смягчения последствий изменения климата. Кроме того, информация о влиянии климатических изменений и антропогенной деятельности на продуктивность и углерододепонирующую способность лесов необходима для разработки эффективных мер по сохранению и восстановлению лесных экосистем [9; 10].

Целью данного исследования является оценка влияния климатических факторов и рекреационной нагрузки на динамику радиального прироста и депонирование углерода в стволовой древесине сосны обыкновенной в условиях лесостепной зоны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Усманский бор приурочен к водоразделу рек Воронеж и Усмань и находится в лесостепной зоне. Большей частью он расположен на территории Воронежской области, однако его северная часть простирается и на Липецкую область. Несмотря на то, что в настоящее время доля естественных сосняков сократилась примерно до половины от общей площади, на его территории выделяются все типы соснового леса.

Изучение антропогенного влияния осуществлялось на постоянных пробных площадях (далее – ПП). Район исследования – туристическая база «Летние зори», вблизи которой были заложены 5 ПП, каждая площадью 0,5 га (50 м × 100 м), за исключением ПП N1, площадь которой составила 1 га. Возраст чистых естественных сосняков для исследования – 105–145 лет. ПП приурочены к типу лесорастительных условий В₂ с преобладающим типом леса сосняк травяной (С_{срт}). Расположение ПП было выбрано таким образом, чтобы учесть все стадии рекреационной дигрессии. Исследования позволили выявить ослабление интенсивности дигрессии, связанное с удалением от турбазы. Так, в ПП N1 насаждения характеризуются четвертой стадией дигрессии, в ПП N2 отмечается переход с третьей стадии в четвертую, в ПП N3 – со второй в третью, в ПП N4 – сохраняется вторая стадия, а в ПП N5 древостой характеризуется отсутствием антропогенных нарушений.

Таксационная характеристика древостоев на ПП в условиях разной степени антропогенной нарушенности обобщена и представлена в таблице 1.

Таблица 1. Таксационная характеристика древостоев сосны обыкновенной на пробных площадях Левобережного участкового лесничества

Table 1. Characteristics of Scots pine stands on sample plots of Levoberezhny district forestry

Пробная площадь / Sample plot	ПП 1 SP 1	ПП 2 SP 2	ПП 3 SP 3	ПП 4 SP 4	ПП 5 SP 5
Стадия рекреационной дигрессии Stage of recreational degression	IV	III–IV	II–III	II	I
Тип лесорастительных условий Forest growth conditions type	B ₂	B ₂	B ₂	B ₂	B ₂
Тип леса / Forest type	С _{срт}	С _{срт}	С _{срт}	С _{срт}	С _{срт}
Состав / Composition	10С	10С	10С	10С	10С+Б
Возраст, лет / Age, years	152	116	116	142	157
Бонитет / Site index	II	II	II	II	II
Средняя высота, м / Mean height, m	32	30	29	29	29
Средний диаметр, см / Mean diameter, cm	42	41	39	40	42
Полнота / Canopy cover	0,55	0,58	0,54	0,53	0,58
Запас на 1 га, м³ / Volume stock, m³	462	360	328	302	335

На объектах исследования в сентябре 2022 г. отобраны с помощью возрастного бурава керны со стволов на уровне 1 м от земной поверхности у 120 деревьев сосны обыкновенной, из которых 100 кернов использовали для анализа циклической динамики радиального прироста с последующим выявлением её связи с климатическими параметрами. Разброс возрастных значений был не велик – 116–157 лет.

Ширина годичных колец в образцах кернов определялась с помощью установки LINTAB-6 и пакета прикладных программ TSAP-Win (Rinntech Inc.). Кроме того, были рассчитаны относительные индексы с помощью программы TREND [11] по общепринятой методике [12]. Для расчёта возрастного тренда выбирался различный период осреднения, при этом применялся метод скользящего сглаживания с последующей аппроксимацией полиномиальной функцией.

Для дендрохронологических рядов рассчитывались традиционные для вариационной статистики показатели – среднее значение ширины годичных колец, вероятная ошибка, коэффициент вариации, стандартное отклонение, а также специализированные соотношения – сигнал-шум (SNR) и выраженный сигнал популяции (EPS) [13].

Для оценки сходства или различия индивидуальных хронологий годичных колец с осреднённым показателем рассчитывали коэффициент корреляции (CC), коэффициент синхронности (GLK) и уровень синхронности (GSL), а также индекс перекрёстного датирования индивидуальных хронологий со средней (CDI) [12]. При этом значения GLK менее 67 % относили к низкой синхронности рядов со средним, а значения GLK в диапазоне 79–100 % – к высокой синхронности. Значения GSL ниже 56 % свидетельствуют об отсутствии синхронности. По мере роста показателя синхронность также возрастает: 57–60 % – помечается звездочкой (*); 60–64 % – помечается (**); >68 % – помечается (***). Межгодовую изменчивость прироста годичных колец для индивидуальных хронологий выражают при помощи коэффициента чувствительности, который представляет собой относительную величину. Для расчёта индекса перекрёстного датирования индивидуальных хронологий со средней (CDI), значения которого принимаются достоверными при показателях более 10%, использовали коэффициент синхронности (GLK), коэффициент корреляции (CC) и *t*-критерий Стьюдента (t_{st}).

Климатические параметры для анализа получены на метеостанции N34123 «Воронеж» (51°42'55" с.ш., 39°12'57" в.д.) [14]. Расчёты произво-

дились с использованием сумм атмосферных осадков и среднемесячных температур воздуха.

Для оценки связи между радиальным приростом сосны и климатическими факторами использовался коэффициент линейной корреляции Пирсона (r), а для его интерпретации применялась шкала Чеддока. Кроме того, для части деревьев, включённых в выборку по стадиям дигрессии, был проведен анализ их реакции на засуху. Для этого были выделены три временных отрезка [15]: за 2–3 года до засухи, собственно засуха, которая создает стрессовые условия, а также 2–3 года после стрессирующего события (засухи).

Продуктивность древостоя и депонирование углерода древесиной (при этом вклад в депонирование кроны и корней не учитывался – только наземной части ствола) оценивали по годовичному объёмному приросту за последние 10 лет, при этом предполагалось, что высота дерева остаётся неизменной. Подробное изложение методики расчётов представлено в работе [6].

Все базовые статистические расчёты и корреляционный анализ проводили помощью пакета статистического анализа STATISTICA 13.0. Во всех расчётах принят уровень значимости $p < 0,05$.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты комплексного статистического анализа полученных дендрохронологических данных показали, что параметр соотношения сигнал-шум SNR характеризуется существенной вариабельностью в диапазоне 65–85 единиц, при этом его значения детерминированы стадией рекреационной дигрессии древостоев. Это, несомненно, указывает на высокую степень гетерогенности обобщённой древесно-кольцевой хронологии, сформированной путём интеграции индивидуальных дендрохронологических рядов исследуемой выборки.

Выявленная вариабельность обусловлена преимущественно воздействием климатических детерминант, что свидетельствует о значительной чувствительности исследуемых древостоев к изменению климата. Размер выборки, представленной в настоящем исследовании, является достаточным, что убедительно подтверждается количественными показателями выраженного сигнала популяции EPS. Последний изменялся в анализируемых хронологиях в узком интервале 0,97–0,99, что существенно превосходит общепринятый пороговый уровень 0,85 (табл. 2).

Таблица 2. Статистические параметры осреднённых древесно-кольцевых хронологий сосны (*Pinus sylvestris* L.) в градиенте рекреационной дигрессии

Table 2. Statistical parameters of averaged tree-ring chronologies of Scots pine in the recreational degradation gradient

Стадия дигрессии Degression stage	I	II	II–III	III–IV	IV
Период / Term	1865–2022	1880–2022	1906–2022	1906–2022	1870–2022
Длина ряда, лет Series length, years	157	142	116	116	152
Среднее, мм Mean, mm	1,38	1,32	1,27	1	1,1
Минимум Minimum	0,3	0,2	0,1	0,05	0,05
Максимум Maximum	3,2	3	3	2,2	1,9

Стандартное отклонение Standard deviation	0,854	0,996	0,448	0,335	0,412
Стандартная ошибка Standard error	0,085	0,09	0,074	0,102	0,078
EPS	0,98	0,98	0,97	0,98	0,99

Следовательно, можно с высокой степенью достоверности констатировать, что полученные древесно-кольцевые хронологии характеризуются репрезентативностью, а среднеарифметические значения радиального прироста для каждого календарного года являются статистически значимыми индикаторами динамики роста генеральной совокупности древостоев

на всех стадиях дигрессионной трансформации хвойных древостоев.

Обобщённые в таблице 3 показатели позволяют оценить синхронность роста деревьев в различных условиях, а также их чувствительность к климатическим изменениям.

Таблица 3. Коэффициенты синхронности осредненных рядов радиального прироста сосны (*Pinus sylvestris* L.) по общей древесине

Table 3. Synchrony coefficients of averaged series of Scots pine radial growth by total wood

№ ядра / Core No	GLK, %	GSL	CC, %	CDI, %	K _s
III–IV стадия дигрессии / Degression stage 3–4					
1	47	-	60	8	0,41
3	65	*	92	19	0,38
4	84	***	92	67	0,35
7	75	***	90	45	0,44
10	53	-	87	7	0,36
14	82	***	95	56	0,39
15	79	***	95	41	0,45
18	64	*	94	26	0,35
20	80	***	95	37	0,37
22	79	***	84	33	0,41
Среднее / Mean	66	**	79	31	0,42
IV стадия дигрессии / Degression stage 4					
3	60	-	64	17	0,31
4	55	-	90	9	0,30
6	68	*	87	24	0,32
7	64	*	81	23	0,36
9	59	-	65	3	0,37
10	64	*	12	63	0,35
15	63	-	91	23	0,38
16	63	-	53	7	0,32
18	71	**	42	17	0,31
20	61	-	77	20	0,33
Среднее / Mean	65	*	66	21	0,35
I стадия дигрессии / Degression stage 1					
4	44	-	53	31	0,55
5	76	***	89	26	0,68
9	80	***	82	45	0,51
10	83	***	76	36	0,55
11	66	*	87	9	0,57
13	81	***	93	49	0,65
8	78	***	94	36	0,64
19	66	*	91	26	0,63
20	78	***	95	48	0,66
23	79	***	81	28	0,51
Среднее / Mean	73	***	78	42	0,61

Анализируя данные таблицы 3 по стадиям дигрессии, можно заметить, что на начальных этапах показатели GLK и GSL имеют более высокие значения, что указывает на более выраженную синхронность роста деревьев. Результаты показали значительный диапазон колебаний GLK – от 47 до 80 %. Лишь один из образцов

на III–IV стадии дигрессии характеризовался уровнем синхронности 47 %, что согласно шкале С.Г. Шиятова [13], соответствует отсутствию синхронности. Средние значения синхронности для различных стадий дигрессии распределились следующим образом: для III–IV и IV стадии среднее значение составило 66 % и

65 % соответственно, отражая низкий уровень синхронности, а для I стадии – 73 %, что соответствует среднему уровню синхронности. Это может быть связано с более стабильными условиями среды и меньшим антропогенным воздействием на древостой на I стадии дигрессии.

Очевидно, что эти результаты подчеркивают значительные различия в уровнях синхронности на разных стадиях дигрессии, и отражают влияние условий местопроизрастания деревьев на исследуемых пробных площадях. По мере прогрессирования дигрессии наблюдается снижение этих показателей, что указывает на возрастающее влияние неблагоприятных факторов и увеличение variability прироста.

Коэффициент корреляции CC также демонстрирует закономерную динамику, хотя и более вариативен, чем GLK . На ранних стадиях дигрессии он имел более высокие значения, что указывает на сильную взаимосвязь между ростом деревьев и внешними факторами, например, климатическими условиями. Однако на поздних стадиях этот показатель снижался, что может свидетельствовать о преобладающем влиянии иных факторов на прирост деревьев, включая переуплотнение в верхних горизонтах лесных почв, изменение гидрологического режима или другие последствия антропогенного воздействия [16]. Индекс перекрестного датирования CDI также показал снижение на поздних стадиях дигрессии, подтверждая гипотезу о том, что климатические факторы играют менее значимую роль в условиях интенсивной антропогенной нагрузки. Среднее значение CDI на IV стадии дигрессии самое низкое – 21 %, при этом диапазон колебаний индекса составлял один порядок – от 3 % до 63 %.

Необходимо отметить, что значения коэффициента чувствительности K_s превышают пороговое

значение 0,3, возрастая от 0,35 на IV стадии до 0,61 на I стадии дигрессии. На основании этого можно заключить о достаточно высокой восприимчивости исследуемых древостоев к стрессовым факторам окружающей среды.

Анализ variability радиального прироста древостоев *P. sylvestris* L. в условиях рекреационного воздействия демонстрирует значительную зависимость от экстремальных климатических факторов, в частности, засушливых периодов. Особый научный интерес представляет реакция древесных насаждений на пролонгированные периоды засухи, особенно двухлетние, зафиксированные в периоды 1971–1972 и 2009–2010 гг. В результате их воздействия отмечено существенное повышение коэффициентов вариации, превысивших пороговое значение 60 % (табл. 4).

Примечательно, что ответная реакция древостоев проявляется на протяжении 2–3 лет после воздействия экстремальных климатических условий (периоды 1973–1974 и 2011–2013 гг.), когда отмечаются повышенные значения коэффициентов вариации. Наиболее выраженная динамика показателей variability радиального прироста зафиксирована в 2011–2013 гг. При этом заметны различия в ответной реакции насаждений в зависимости от степени рекреационной нагрузки: в древостоях I стадии дигрессии (контроль) коэффициент вариации увеличился с 19,6% до 48,9%, тогда как в насаждениях II–IV стадий дигрессии данный показатель возрастал до 88,9%. Максимальные значения коэффициента вариации были зафиксированы в два наиболее засушливых года (1924 и 1975 годы), а также в годы с наибольшим количеством весенне-летних атмосферных осадков (1973 и 2012 годы) (табл. 4).

Таблица 4. Временная изменчивость (CV, %) радиального прироста сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) и точность определения среднего прироста в условиях различной рекреационной нагрузки

Table 4. Temporal variability (CV, %) of radial growth of Scots pine and accuracy of mean growth estimation in the recreational degradation gradient

Стадия дигрессии Degression stage	Среднее значение CV Mean CV	Диапазон колебаний CV CV range	Максимальный CV / год Maximum CV / year	Среднее значение вероятной ошибки (P_{sr}) Mean of probable error (P_{sr})
I	28,6	19,6 – 48,9	48,9 / 2012	5,4
II	33,7	22,7 – 54,8	54,8 / 1992	4,6
II–III	45,1	26,8 – 61,2	61,2 / 1983	4,5
III–IV	59,7	41,4 – 76,5	76,5 / 2012	5,0
IV	66,1	52,2 – 88,9	88,9 / 2010	5,6

Анализ динамики прироста годовых колец деревьев позволил выявить сложное взаимодействие между климатическими факторами и приростом стволовой древесины. Несмотря на то, что периоды засухи достаточно отчетливо отражаются на динамике прироста, их влияние не всегда прямо пропорционально интенсивности, что связано с рядом иных факторов, таких как возраст дерева, его физиологическое состояние, а также степень воздействия других экологических факторов. Наиболее значительное снижение ширины годовых колец по нашим данным действительно наблюдалось в периоды сильных засух в 1939, 1972 и 2009–2010 годах. В частности, в интервале с 1938 по 1942 год мы отмечали заметное уменьшение радиального прироста деревьев.

Длительная депрессия радиального прироста в период 2010–2014 гг. была зафиксирована у деревьев, проявивших устойчивость к экстремальным гидротермическим условиям и пирогенному фактору в 2010 году. Этот феномен особенно ярко проявлялся у деревьев на IV стадии дигрессии даже несмотря на благоприятные гидротермические условия в последующие годы: в 2012 и 2013 годах в течение вегетационного сезона выпадали обильные осадки. Кроме того, в ядрах, отобранных у деревьев на IV стадии дигрессии значительно чаще встречались ложные кольца – аномалии в структуре древесины, возникающие в ответ на кратковременные изменения условий окружающей среды, такие как внезапные

похолодания или временные улучшения влагообеспеченности.

Рисунок 3 иллюстрирует изменения индексов прироста естественных сосновых древостоев на различных стадиях рекреационной дигрессии.

С началом рекреационного воздействия в 1970 году произошло заметное снижение радиального прироста древостоев. Затем отмечается некоторое увеличение показателя индекса прироста. Данные исследований позволяют заключить, что при сохранении уровня нагрузки показатели радиального прироста будут уменьшаться. В периоды 1991–1997 гг., а также с 2007 г. по настоящее время на участках с

IV стадией дигрессии отмечается уменьшение прироста. При этом для I стадии дигрессии отмечается совершенно иная картина: на протяжении всего рассматриваемого временного интервала динамика остается неизменной, амплитуда колебаний равномерна, а «реперные» годы прослеживаются очень явно.

Влияние рекреационного воздействия в наибольшей степени прослеживается в образцах, полученных из насаждений IV стадии дигрессии. Графики позволяют отметить нарушение цикличности радиального прироста, а также увеличение амплитуды колебаний.

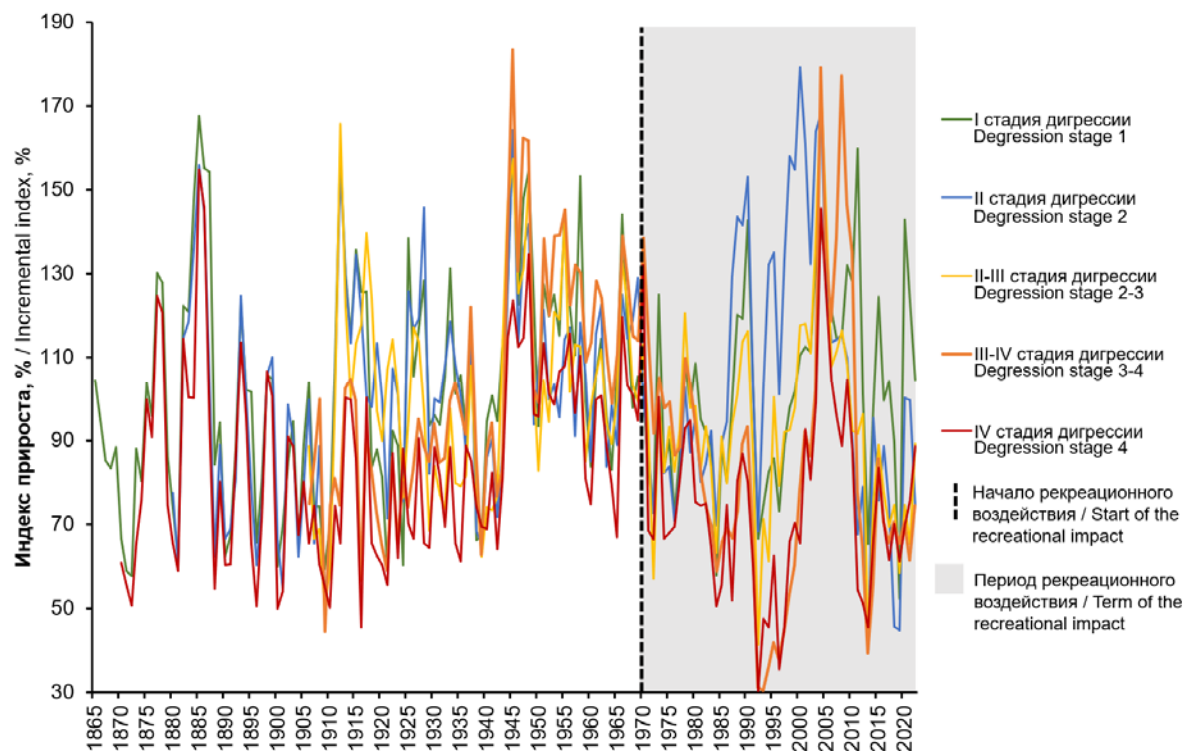


Рисунок 1. Динамика относительных индексов прироста древостоев сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) на разных стадиях рекреационной дигрессии

Figure 1. Dynamics of relative incremental indices of Scots pine stands at different stages of recreational degeneration

В целом высокий уровень рекреационной нагрузки и её длительное воздействие обуславливает снижение прироста, что негативно сказывается на древостое: деревья становятся ослабленными. Напротив, при минимальном воздействии отмечается иная тенденция прироста, которая в том числе позволяет выявить зависимость от климатических факторов. В частности, отмечается уменьшение амплитуды колебаний исследуемого показателя между образцами от I к IV стадии дигрессии.

Вегетационные периоды после засухи 2010 г. отличались теплыми и влажными условиями, однако, несмотря на это, ширина годичного кольца даже в древостоях, подверженных минимальной рекреационной нагрузке, оставалась малой (вплоть до 2022 г.). В образцах древостоев на III и IV стадиях дигрессии отсутствует положительная динамика ширины годичного кольца даже в оптимальном по условиям 2013 г., что позволяет говорить о сохранении тенденции усыхания после засухи 2010 г. То есть интенсивная рекреационная нагрузка выступила дополнительным фактором, который усугубил неспособность

ослабленных деревьев к восстановлению после засухи 2009–2010 гг. В образцах деревьев, подверженных минимальной нагрузке, напротив, отмечается увеличение прироста после завершения засухи (в 2014 г.). В целом анализ годичных колец за период 1865–2022 гг. во всей выборке подтвердил, что наиболее часто выпадающие кольца отмечаются именно в периоды наиболее сильных засух (1921, 1936, 1975 и 1992 гг.). При этом наибольшее количество случаев выпадающих колец зафиксировано для участков, подверженных наибольшей рекреационной нагрузке (IV стадия дигрессии).

Более того, в образцах, отобранных на IV стадии дигрессии, выпадающие кольца отмечаются у большей части деревьев даже в условиях более слабых и непродолжительных засух. Это может быть связано с особенностями вертикальной структуры насаждения: а именно, отсутствием нижних ярусов растительности. Это приводит к повышению скорости испарения с поверхности почвы: интенсивного (зависящего от метеоусловий), убывающего (отмечаемого при иссушении тонкого поверхностного слоя почвы) и низкого [17].

Мы также рассмотрели реакцию пяти наиболее чувствительных хронологий индексов прироста сосны на I и IV стадиях дигрессии на засуху за три временных отрезка (рис. 2): период перед засухой, период засухи и период после засухи и выявили дифференцированную реакцию отдельных деревьев. Дифференцированная

реакция на засуху наблюдалась как у деревьев, произрастающих на I стадии дигрессии, так и у деревьев, произрастающих на IV стадии дигрессии. Вариативность реакции деревьев сосны на разных стадиях дигрессии показана на рисунке 2.

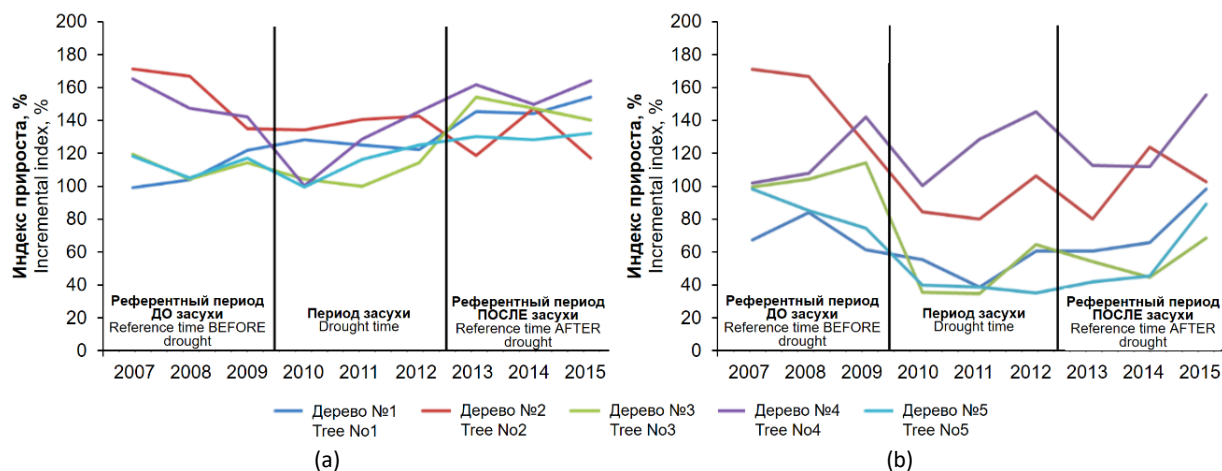


Рисунок 2. Реакция и динамика индексов прироста по отдельным деревьям во время засухи, до и после засухи: (a) I стадия дигрессии; (b) IV стадия дигрессии

Figure 2. Response and dynamics of growth indices for individual sots pine trees during drought, before and after drought: (a) degression stage 1; (b) degression stage 4

На примере отдельных деревьев заметно, что засуха приводит к замедлению роста в течение года после засухи, следовательно, минимум прироста наблюдается после воздействия климатического события. На IV стадии дигрессии можно наблюдать спады роста, в период до засухи, что может быть связано со снижением осадков в течение ряда лет перед наступлением засухи, лесорастительными условиями, где произрастает данное дерево, а также интенсивности рекреационного воздействия.

Периоды депрессии прироста могут иметь различную продолжительность даже в пределах одного древостоя: реакция деревьев на климатические воздействия индивидуальна. В частности, отдельные деревья демонстрировали интенсивное и продолжительное снижение прироста в ответ на внешнее воздействие экстремальных факторов, причем оно могло продолжаться в течение трех – четырех лет; у других деревьев снижение прироста происходило лишь на один – два года. Примечательно, что у некоторых деревьев вовсе не обнаруживалось снижение прироста или же оно происходило с запаздыванием на один год.

Оценка вклада климатических параметров в изменчивость прироста сосны на двух контрастных стадиях рекреационной дигрессии (I и IV) проведена на основе корреляционного анализа парных связей между индексами годовых колец и климатическими показателями – суммой атмосферных осадков и температурой воздуха (рис. 3 и 4).

Из анализа рисунка 3 видно, что значительную роль в формировании годовых колец играют осадки, выпадающие в апреле и мае: именно в эти месяцы коэффициенты корреляции достигают $r = 0,31$ и $r = 0,50$ соответственно (при $p < 0,05$), что отвечает периоду формирования ранней древесины. Напротив, осадки в марте не оказывают значимого влияния. Аналогично апрелю, наблюдается сходное влияние осадков,

выпадающих в августе, когда происходит формирование поздней древесины. Слабая отрицательная корреляция наблюдалась между индексами радиального прироста сосны и осадками в октябре. Исходя из данных, представленных на рисунке 4, наблюдается низкая связь радиального прироста сосны с летними осадками – коэффициент корреляции в мае достигает 0,23 (слабая связь) на IV стадии дигрессии. Коэффициент корреляции с осадками октября показывает также отрицательную зависимость ($r = -0,11$).

Необходимо отметить, что корреляционная связь индексов прироста с осадками выше, чем с температурой воздуха, при этом коэффициенты корреляции с температурой воздуха для отдельных месяцев оказались статистически незначимы. Анализ корреляционной связи между индексами годовых колец и климатическими параметрами позволяет говорить о том, что в наибольшей степени влиянию климатических факторов подвержены насаждения с наименьшим уровнем рекреационной нагрузки (I стадия дигрессии).

Для всех насаждений выборки отмечалась значимая зависимость между показателем радиального прироста и суммой осадков в июне текущего года. При этом степень связи уменьшается от менее нарушенных участков к более нарушенным (от значений коэффициента 0,24 на I стадии дигрессии до 0,13 на IV стадии). В насаждениях с минимальной нагрузкой (I стадия дигрессии) отмечается отрицательная связь показателя прироста сосны с температурами воздуха. В частности, высокие температуры декабря, предшествовавшего вегетационному сезону, негативно сказываются на приросте. Однако в отличие от показателей осадков апреля и мая текущего года, данный параметр, очевидно, является не влияющим фактором, а лишь коррелированным.

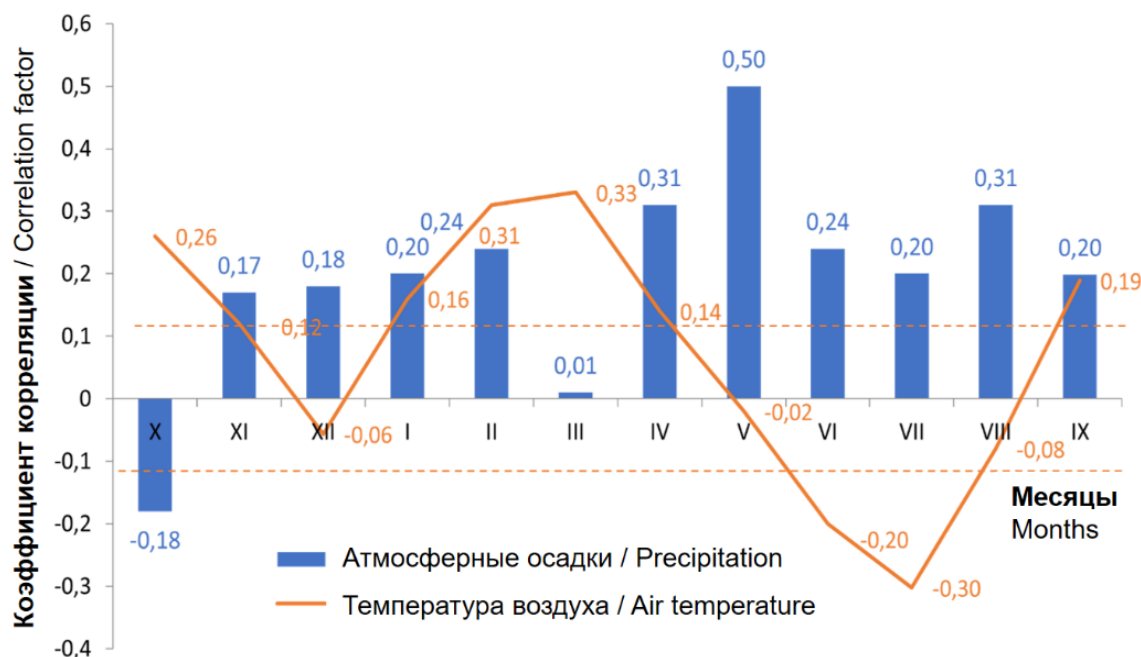


Рисунок 3. Взаимосвязь климатических параметров и радиального прироста сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) на участках с начальной стадией рекреационной дигрессии

Figure 3. Relationship between climatic parameters and radial growth of Scots pine at sites with the initial stage of recreational degeneration

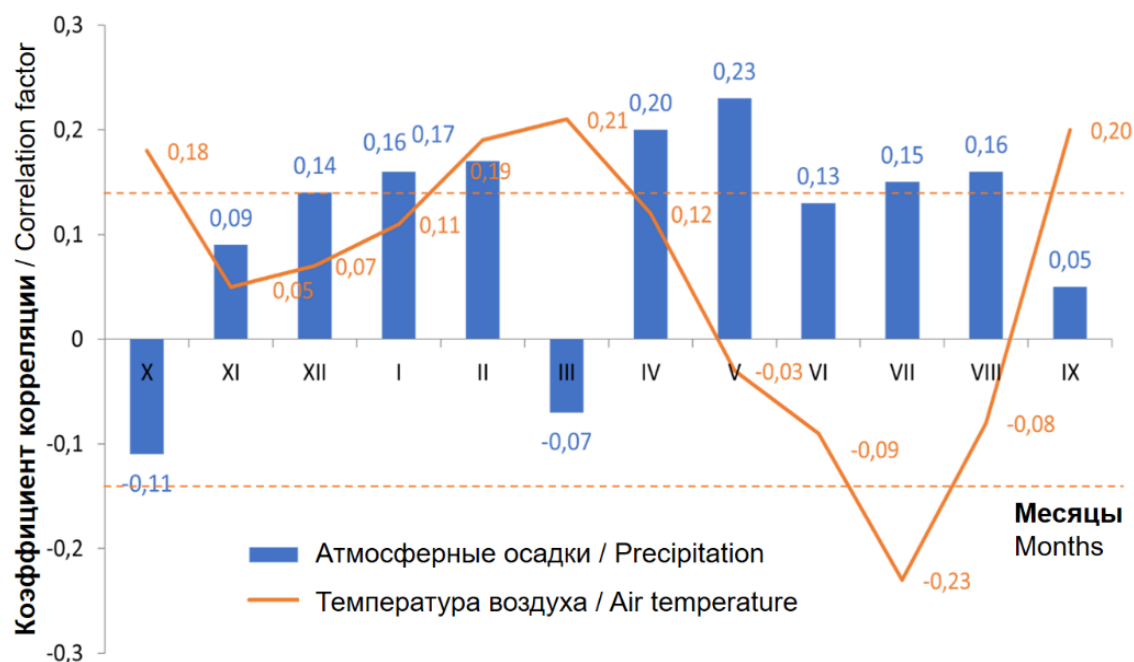


Рисунок 4. Взаимосвязь климатических параметров и радиального прироста сосны обыкновенной (*P. sylvestris* L.) на участках с IV стадией рекреационной дигрессии

Figure 4. Relationship between climatic parameters and radial growth of Scots pine at sites with the IV stage of recreational degeneration

По всем насаждениям, включенным в выборку, была обнаружена значимая корреляция между темпами радиального прироста и суммой осадков, выпавших в июне того же года. Сила этой связи несколько ослабевает от менее нарушенных местообитаний к более нарушенным, о чем свидетельствует снижение коэффициентов с 0,24 на I стадии дигрессии до 0,13 на IV стадии. В насаждениях, подвергшихся минимальному рекреационному воздействию (I стадия), отмечена отрицательная корреляция между приростом сосны и

температурой окружающей среды. Примечательно, что повышенные температуры в декабре, предшествующие вегетационному периоду, негативно влияют на прирост. Однако при сравнении с другими коэффициентами, эта ситуация, по-видимому, свидетельствует о коррелированности фактора, а не его причинной роли.

Исследования динамики радиального прироста сосновых древостоев в относительно сухих условиях ленточных боров Прииртышского региона Восточного Казахстана позволили установить

существенную зависимость данного показателя от температурного режима [18]. Согласно полученным результатам, за пятидесятилетний период наблюдений отмечена дифференциация влияния температурного фактора: зафиксировано снижение значимости майских температур текущего вегетационного периода при одновременном усилении корреляционных связей с июльскими показателями. В последние полтора-два десятилетия выявлен устойчивый положительный тренд воздействия позднелетних и раннеосенних (август–сентябрь) температур воздуха. Аналогичная тенденция прослеживается в отношении августовских атмосферных осадков предшествующего года. Отмечено также, что связь между количеством осадков в июне–июле и годичным приростом сосны оказывается нестабильной во времени. Выявленные закономерности свидетельствуют о трансформации климатического отклика древесных растений в условиях современных изменений регионального климата.

Положительные коэффициенты корреляции между приростом сосны и зимними температурами были отмечены во многих исследованиях, проведенных в различных регионах Европы [19; 20]. Вероятно, эта тенденция объясняется повреждением деревьев и их корневых систем в условиях сильных морозов. Кроме того, при глубоком промерзании почвы (в условиях низких температур февраля) увеличивается период её оттаивания. Напротив, мягкие зимы способствуют более раннему возобновлению камбиальной активности и создают благоприятные условия для фотосинтеза.

Статистические расчеты позволяют доказать, что на прирост сосны значительное влияние оказывают климатические факторы – осадки и температура воздуха, причём наиболее выражено влияние атмосферных осадков за гидрологический год в древостоях на I стадии дигрессии (до 76 %) (табл. 5).

Таблица 5. Сила влияния климатических факторов на прирост сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)
Table 5. Strength of influence of climatic factors on the growth of Scots pine

Индексы прироста на разных стадиях дигрессии Growth indices at different degression stages	Климатические факторы Climatic factors		
	<i>t</i>	<i>P_y</i>	<i>P_{гy}</i>
I стадия дигрессии Degression stage 1	0,41	0,73	0,76
II стадия дигрессии Degression stage 2	0,36	0,71	0,73
II–III стадия дигрессии Degression stage 2–3	0,30	0,62	0,60
III–IV стадия дигрессии Degression stage 3–4	0,22	0,40	0,36
IV стадия дигрессии Degression stage 4	0,14	0,25	0,29

Примечание: *t* – температура воздуха, °C; *P_{гy}* – атмосферные осадки за гидрологический год, мм;
P_y – сумма атмосферных осадков за год, мм
Note: *t* – air temperature, °C; *P_{гy}* – precipitation for the hydrological year, mm; *P_y* – total precipitation for the year, mm

В исследовании Шиятова с соавт. [21], посвященном анализу влияния крупномасштабных климатических циркуляций на реконструированную динамику осадков по дендрохронологическим данным лиственницы сибирской, выявлена достоверная положительная зависимость между радиальным приростом древесины и атмосферными осадками в период с февраля по октябрь, а также в июле–августе предшествующего года вегетации. В то же время корреляционный анализ продемонстрировал значимую отрицательную зависимость между шириной годичных колец и температурным режимом в мае–сентябре/октябре года, предшествующего формированию годичного слоя древесины. На основании полученных результатов авторы выдвигают гипотезу о негативном влиянии пониженных температур в завершающей фазе вегетационного периода (октябрь) на процессы ксилогенеза, что находит отражение в редукции радиального прироста древесины.

По мере увеличения возраста сосновых насаждений, их способность к депонированию углерода также возрастает. При этом средние показатели изменения скорости депонирования достигают пиковых значений к четвертому классу возраста, а затем снижаются в восьмом и последующих классах [22]. В исследованиях отмечается, что

старовозрастные леса также выполняют важную роль в митигации климатических изменений [23; 24]. Несмотря на то, что в возрасте более 150 лет сосна не имеет столь значительного поглощения углерода и скорости роста, как в более ранних классах возраста, углерододепонирующая функция также продолжает выполняться древостоем.

Согласно проведенным исследованиям, среднегодовое депонирование углерода в стволовой древесине одного «среднего» дерева в 160-летнем древостое на I стадии дигрессии за десятилетний период наблюдений (2013–2022 гг.) по нашим расчетам составило 15,2 г. Следует подчеркнуть, что данный показатель характеризуется значительной межгодовой вариабельностью: минимальные значения были зафиксированы в 2013 году (10,31 г), в то время как максимальный уровень депонирования углерода наблюдался в 2022 году (22,55 г) (рис. 5).

По результатам дендрохронологического анализа установлено, что аккумуляция углерода одним «средним» деревом на IV стадии дигрессии характеризуется существенно меньшими значениями: среднегодовое депонирование углерода за аналогичный период составило 2,6 г, при этом амплитуда колебаний варьировала от минимального значения 0,92 г (2013 г) до максимума 6,56 г (2021 г).

Кроме того, дендрохронологическая серия 2010–2013 гг. демонстрирует аномально низкие значения радиального прироста древостоя на IV стадии дигрессии, что, несомненно, обусловлено экстремальной засухой 2010 года. Климатические условия 2014–2015 и 2020 годов также характеризовались выраженным гидротермическим стрессом (рис. 5).

Анализ древесно-кольцевых хронологий показал, что для древостоев I стадии дигрессии ключевым лимитирующим фактором радиального прироста и, следовательно, депонирования углерода является гидротермический режим, в особенности сезонное распределение осадков. В то же время, древостои IV стадии дигрессии демонстрируют

устойчивую депрессию радиального прироста как в период до 2010 года, так и после него.

Дендрохронологическая реконструкция и количественный анализ погодичной изменчивости прироста позволяют судить о том, что начальный период рекреационного воздействия характеризуется значительной депрессией радиального прироста сосновых древостоев. Хотя в последующие годы наблюдается некоторая стабилизация средних значений прироста, можно с высокой степенью вероятности прогнозировать, что дальнейшее усиление рекреационной нагрузки неизбежно приведет к существенному снижению как радиального прироста, так и показателей депонирования углерода.

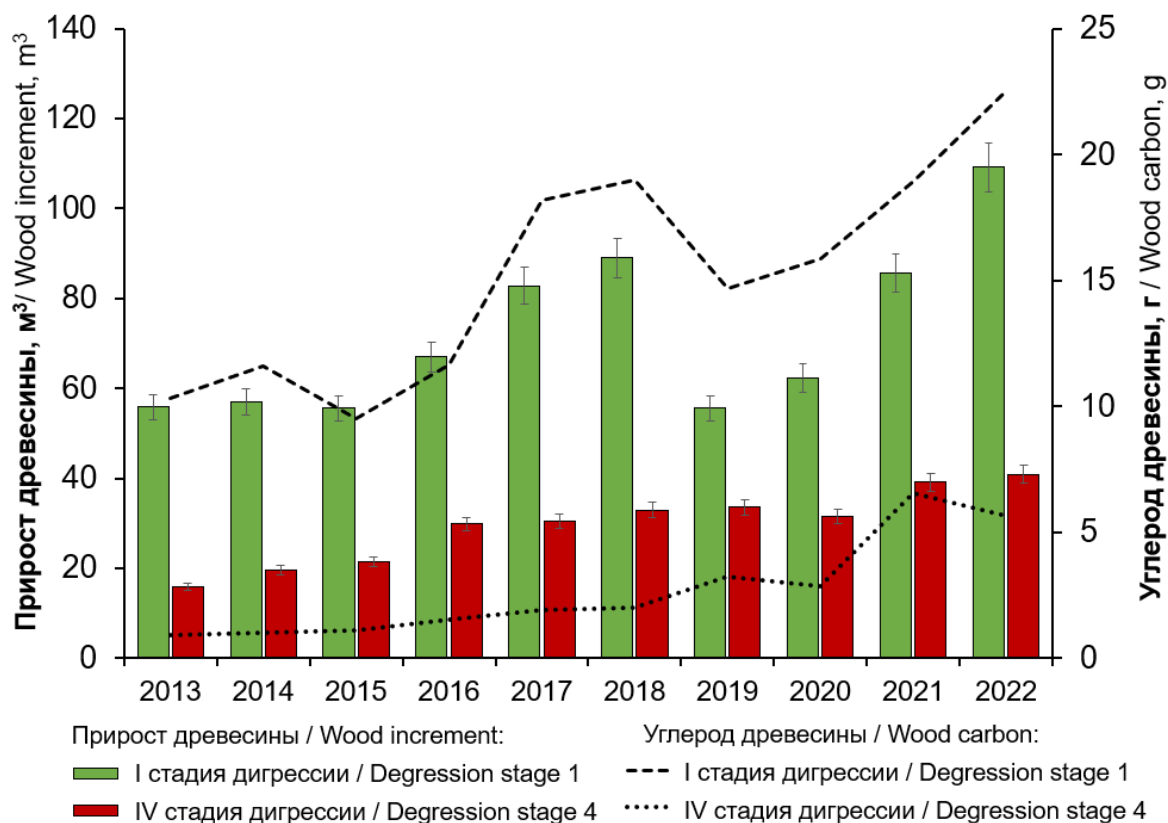


Рисунок 5. Годичное депонирование углерода одним средним деревом сосны обыкновенной на I стадии дигрессии
Figure 5. Mean annual carbon sequestration by model trees of Scots pine at degression stage 1

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного исследования выявили значительные изменения в коэффициенте изменчивости прироста древесины на всех стадиях дигрессии в период 2011–2013 годов, с особенно резкими колебаниями в наиболее засушливые и влажные годы. Установлено, что динамика радиального прироста древостоев на последних стадиях рекреационной дигрессии демонстрирует значительную вариабельность показателей годичного прироста, при этом, на IV стадии дигрессии наблюдается существенное снижение амплитуды и дестабилизация цикличности прироста древесины и депонирования углерода. Анализ древесно-кольцевых хронологий свидетельствует о наличии достоверной положительной связи между количеством атмосферных осадков и индексами радиального прироста в периоды формирования ранней (апрель – май) и поздней древесины (август). Данная закономерность убедительно подтверждает доминирующую роль

гидротермического режима как основного лимитирующего фактора, детерминирующего камбиальную активность сосны. Следует особо подчеркнуть, что синергический эффект антропогенной рекреационной нагрузки и неблагоприятных климатических факторов приводит к усилению депрессии прироста в сосновых древостоях, что отражается на формировании годичных колец и, как следствие, проявляется в снижении продуктивности лесных экосистем и секвестрации углерода.

Очевидно, что способность деревьев депонировать углерод значительно снижается по мере прогрессирования стадии дигрессии, что особенно заметно на IV стадии. В целом, результаты подчеркивают важность учета климатических и антропогенных изменений и их влияния на лесные экосистемы в долгосрочной перспективе.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации N 1023013000012-7 «Биогеохимический мониторинг цикла углерода в природных и антропогенных экосистемах Воронежской области в условиях глобального изменения климата (FZUR-2023-0001)».

ACKNOWLEDGMENT

The study was carried out within the state assignment of Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (theme No. 1023013000012-7, Biogeochemical Monitoring of the Carbon Cycle in Natural and Anthropogenic Ecosystems of the Voronezh Region under Conditions of Global Climate Change (FZUR-2023-0001)).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Pan Y., Birdsey R.A., Phillips O.L., Houghton R.A., Fang J. et al. The enduring world forest carbon sink // *Nature*. 2024. V. 8021. N 631. P. 563–569. <https://doi.org/10.1038/s41586-024-07602-x>
2. De Frenne P., Lenoir J., Luoto M., Scheffers B.R., Zellweger F. et al. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda // *Global Change Biology*. 2021. V. 27. N 11. P. 2279–2297. <https://doi.org/10.1111/gcb.15569>
3. Pardi F., Ruziman H.H., Suratman M.N. The Vulnerability of Forest Resources to Climate Change / Ed. by A. Raj et al. Wiley, 2023. P. 103–131.
4. Lázaro-Lobo A., Ruiz-Benito P., Cruz-Alonso V., Castro-Díez P. et al. Quantifying carbon storage and sequestration by native and non-native forests under contrasting climate types // *Global Change Biology*. 2023. V. 16. N 29. P. 4530–4542. <https://doi.org/10.1111/gcb.16810>
5. Тимащук Д.А., Потапова Э.Н. Лесоводственная оценка сосновых насаждений в зоне рекреационного воздействия в Воронежской области // *Лесотехнический журнал*. 2016. Т. 6. N 1. С. 53–61.
6. Матвеев С.М., Литовченко Д.А. Дендроклиматология сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях Усманского бора Воронежской области // *Лесотехнический журнал*. 2024. Т. 13. N 4. С. 110–136. <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/20>
7. Стародубцева Е.А., Ханина Л.Г. Классификация растительности Воронежского заповедника // *Растительность России*. 2009. Т. 14. С. 63–141. <https://doi.org/10.31857/S2587556623040039>
8. Morkovina S., Sheshnitsan S., Panyavina E., Ivanova A., Kuznetsov D. Opportunities and prospects for the implementation of reforestation climate projects in the forest steppe: an economic assessment // *Forests*. 2023. V. 14. N 8. P. 1611. <https://doi.org/10.3390/f14081611>
9. Константинов А.В. Сценарный подход к адаптации лесных экосистем Российской Федерации в условиях изменений климата // *Известия РАН. Серия географическая*. 2023. Т. 87. N 4. С. 558–567. <https://doi.org/10.31857/S2587556623040039>
10. Anderson-Teixeira K.J., Herrmann V., Morgan R.B., Bond-Lamberty B., Cook-Patton S.C. et al. Carbon cycling in mature and regrowth forests globally // *Environmental Research Letters*. 2021. V. 16. N 5. Article id: 053009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abed01>
11. Мироненко А.В., Матвеев С.М., Литовченко Д.А. Программа для обработки временных рядов методами скользящего среднего и математического моделирования. Патент РФ, N 2023615502, 2023.

12. Шиятов С.Г., Ваганов Е.А., Кирдянов А.В., Круглов В.Б., Мазепа В.С. и др. Методы дендрохронологии. Красноярск: Издат. центр Краснояр. гос. ун-та, 2000. 80 с.
13. Шевелина И.В., Нагимов З.Я., Нуриев Д.Н. Особенности роста озеленительных посадок березы в г. Екатеринбурге // *Материалы I Всероссийской научно-практической конференции «Ландшафтная архитектура: традиции и перспективы – 2022»*, Екатеринбург, 2022. С. 195–200.
14. Метеостанция «Воронеж». Климат Воронежа // *Погода и климат*. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=34123> (дата обращения: 20.10.2023).
15. Lloret F., Siscart D., Dalmases C. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain) // *Global Change Biology*. 2004. V. 12. N 10. P. 2092–2099. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00870.x>
16. Лысыков А.Б., Судницына Т.Н. Влияние рекреации на почву лиственных насаждений Серебряноборского опытного лесничества // *Лесоведение*. 2008. Т. 3. С. 47–56.
17. Миронов Б.А. Экологические особенности и восстановительная динамика темнохвойных лесов Среднего Урала. Свердловск: УрО АН СССР, 1991. 127 с.
18. Данчева А.В., Залесов С.В., Муканов Б.М. Влияние климатических факторов на радиальный прирост деревьев в сосняках казахского мелкосопочника // *Международный научно-исследовательский журнал*. 2020. Т. 93. N 3. С. 68–76. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2020.93.3.010>
19. Dauškanė I., Elferts D. Influence of climate on Scots pine growth on dry and wet soils near Lake Engure in Latvia // *Estonian Journal of Ecology*. 2011. Т. 60. N 3. С. 225. <https://doi.org/10.3176/eco.2011.3.05>
20. Edvardsson J., Rimkus E., Corona Ch., Šimanauskienė S., Kažys J., Stoffel M. Exploring the impact of regional climate and local hydrology on *Pinus sylvestris* L. growth variability – A comparison between pine populations growing on peat soils and mineral soils in Lithuania // *Plant and Soil*. 2015. V. 392. N 1-2. P. 345–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2466-9>
21. Шиятов С.Г. Дендрохронология, ее принципы и методы. Свердловск: Уральский Научный Центр АН СССР, 1973.
22. Рожков Л.Н. Годичная абсорбция углекислого газа сосновых древостоев в связи с возрастом // *Труды БГТУ. Серия 1, Лесное хозяйство, природопользование и переработка возобновляемых ресурсов*. 2020. Т. 234. N 2. С. 64–68
23. Лукина Н.В. Смирнов В.Э., Тебенюкова Д.Н., Данилова М.А., Тихонова Е.В. и др. Роль старовозрастных лесов в аккумуляции и хранении углерода // *Известия Российской Академии Наук. Серия Географическая*. 2023. Т. 87. N 4. С. 536–557. <https://doi.org/10.31857/S2587556623040064>
24. Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D. et al. Old-growth forests as global carbon sinks // *Nature*. 2008. V. 7210. N 455. P. 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>

REFERENCES

1. Pan Y., Birdsey R.A., Phillips O.L., Houghton R.A., Fang J. et al. The enduring world forest carbon sink. *Nature*, 2024,

- vol. 8021, no. 631, pp. 563–569.
<https://doi.org/10.1038/s41586-024-07602-x>
2. De Frenne P., Lenoir J., Luoto M., Scheffers B.R., Zellweger F. et al. Forest microclimates and climate change: Importance, drivers and future research agenda. *Global Change Biology*, 2021, vol. 27, no. 11, pp. 2279–2297.
<https://doi.org/10.1111/gcb.15569>
 3. Pardi F., Ruziman H.H., Suratman M.N. The Vulnerability of Forest Resources to Climate Change. Ed. by A. Raj et al. Wiley, 2023, pp. 103–131.
 4. Lázaro-Lobo A., Ruiz-Benito P., Cruz-Alonso V., Castro-Díez P. Quantifying carbon storage and sequestration by native and non-native forests under contrasting climate types. *Global Change Biology*, 2023, vol. 16, no. 29, pp. 4530–4542. <https://doi.org/10.1111/gcb.16810>
 5. Timashchuk D.A., Potapova E.N. Silvicultural assessment of pine plantations in the zone of recreational impact in the Voronezh region. *Lesotekhnicheskii zhurnal [Forestry Engineering Journal]*. 2016, vol. 6, no. 1, pp. 53–61. (In Russian)
 6. Matveev S.M., Litovchenko D.A. Dendroclimatology of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Usmansky pine forest conditions of Voronezh region. *Lesotekhnicheskii zhurnal [Forestry Engineering Journal]*. 2024, vol. 13, no. 4, pp. 110–136. (In Russian) <https://doi.org/10.34220/issn.2222-7962/2023.4/20>
 7. Starodubtseva E.A., Khanina L.G. Classification of the vegetation of the Voronezh Nature Reserve. *Rastitel'nost' Rossii [Vegetation of Russia]*. 2009, vol. 14, pp. 63–141. (In Russian)
 8. Morkovina S., Sheshnitsan S., Panyavina E., Ivanova A., Kuznetsov D. Opportunities and prospects for the implementation of reforestation climate projects in the forest steppe: an economic assessment. *Forests*, 2023, vol. 14, no. 8, pp. 1611. <https://doi.org/10.3390/f14081611>
 9. Konstantinov A.V. Scenario approach to adaptation of forest ecosystems in the Russian Federation under climate change. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Geographical Series*, 2023, vol. 87, no. 4, pp. 558–567. (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S2587556623040039>
 10. Anderson-Teixeira K.J., Herrmann V., Morgan R.B., Bond-Lamberty B., Cook-Patton S.C. et al. Carbon cycling in mature and regrowth forests globally. *Environmental Research Letters*, 2021, vol. 16, no. 5, article id: 053009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abed01>
 11. Mironenko A.V., Matveev S.M., Litovchenko D.A. *Programma dlya obrabotki vremennykh ryadov metodami skol'zyashchego srednego i matematicheskogo modelirovaniya* [Program for processing time series by moving average and mathematical modeling methods]. Patent RF, no. 2023615502, 2023.
 12. Shiyatov S.G., Vaganov E.A., Kirdyanov A.V., Kruglov V.B., Mazepa V.S. et al. *Metody dendrokronologii* [Methods of Dendrochronology]. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State University Publ., 2000, 80 p. (In Russian)
 13. Shevelina I.V., Nagimov Z.Ya., Nuriev D.N. Osobennosti rosta ozelenitel'nykh posadok berezy v g. Ekaterinburge [Growth features of birch plantings in Yekaterinburg]. *Materialy Vserossiskoi konferentsii «Landshaftnaya arkhitektura: traditsii i perspektivy»*, Yekaterinburg, 2022 [Proceedings of All-Russian Conference “Landscape architecture: traditions and prospects”, Yekaterinburg, 2022]. Yekaterinburg, 2022, pp. 195–200. (In Russian)
 14. Voronezh weather station. [Climate of Voronezh] *Pogoda i klimat*. (In Russian) Available at: <http://www.pogodaiklimat.ru/monitor.php?id=34123> (accessed 20.10.2023)
 15. Lloret F., Siscart D., Dalmases C. Canopy recovery after drought dieback in holm-oak Mediterranean forests of Catalonia (NE Spain). *Global Change Biology*, 2004, vol. 12, no. 10, pp. 2092–2099. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2004.00870.x>
 16. Lysikov A. B., Sudnitsyna T. N. The influence of recreation of soils under deciduous stands of the Serebryanoborskii Forestry. *Lesovedenie [Russian Journal of Forest Science]*. 2008, vol. 3, pp. 47–56. (In Russian)
 17. Mironov B. A. *Ekologicheskie osobennosti i vosstanovitel'naya dinamika temnokhvoinykh lesov Srednego Urala* [Ecological peculiarities and regeneration dynamics of dark coniferous forests of the Middle Urals]. Sverdlovsk, Ural Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., 1991, 127 p. (In Russian)
 18. Dancheva A.V., Zalesov S.V., Mukanov B.M. Influence of climatic factors on radial growth of trees in pine forests of Kazakh Upland. *International Research Journal*, 2020, vol. 93, no. 3, pp. 68–76. (In Russian) <https://doi.org/10.23670/IRJ.2020.93.3.010>
 19. Dauškanė I., Elferts D. Influence of climate on Scots pine growth on dry and wet soils near Lake Engure in Latvia. *Estonian Journal of Ecology*, 2011, vol. 60, no. 3, pp. 225. <https://doi.org/10.3176/eco.2011.3.05>
 20. Edvardsson J., Rimkus E., Corona Ch., Šimanauskienė S., Kažys J., Stoffel M. Exploring the impact of regional climate and local hydrology on *Pinus sylvestris* L. growth variability – A comparison between pine populations growing on peat soils and mineral soils in Lithuania. *Plant and Soil*, 2015, vol. 392, no. 1–2, pp. 345–356. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2466-9>
 21. Shiyatov S.G. *Dendrokronologiya, ee printsipy i metody* [Dendrochronology, its principles and methods]. Sverdlovsk, Ural Scientific Center of the USSR Academy of Sciences Publ., 1973. (In Russian)
 22. Rozhkov L.N. Annual carbon dioxide absorption of pine stands in relation to age. *Trudy BGU. Seria 1, Lesnoe khozyaistvo, prirodopol'zovanie i pererabotka vozobnovlyaemykh resursov* [Proceedings of BSTU. Series 1, Forestry, Nature Management and Processing of Renewable Resources]. 2020, vol. 234, no. 2, pp. 64–68. (In Russian)
 23. Lukina N.V., Smirnov V.E., Tebenkova D.N., Danilova M.A., Tikhonova E.V. et al. Role of old-growth forests in carbon accumulation and storage. *Proceedings of the Russian Academy of Sciences. Geographical Series*, 2023, vol. 87, no. 4, pp. 536–557. (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S2587556623040064>
 24. Luyssaert S., Schulze E.D., Börner A., Knohl A., Hessenmöller D. et al. Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 2008, vol. 7210, no. 455, pp. 213–215. <https://doi.org/10.1038/nature07276>

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Дарья А. Литовченко собрала эмпирические данные, провела анализ климатических и дендрохронологических данных, написала рукопись.

AUTHOR CONTRIBUTIONS

Daria A. Litovchenko collected empirical data, analyzed climatic and dendrochronological data, and wrote the manuscript. Sergey S. Sheshnitsan analyzed and interpreted

Сергей С. Шешнищан проводил анализ и интерпретацию данных, подготовил рисунки и корректировал рукопись до подачи в редакцию. Наталия В. Яковенко корректировала рукопись до подачи в редакцию. Все авторы в равной степени несут ответственность при обнаружении плагиата, самоплагиата или других неэтических проблем.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

data, prepared figures, and proofread the manuscript before submission to the editorial board. Natalia V. Yakovenko proofread the manuscript before submission to the editorial board. All authors are equally responsible for plagiarism, self-plagiarism and other ethical transgressions.

NO CONFLICT OF INTEREST DECLARATION

The authors declare no conflict of interest.

ORCID

Дарья А. Литовченко / Daria A. Litovchenko <http://orcid.org/0000-0003-2973-7447>

Сергей С. Шешнищан / Sergey S. Sheshnitsan <http://orcid.org/0000-0002-8027-855X>

Наталия В. Яковенко / Natalia V. Yakovenko <https://orcid.org/0000-0003-4203-0040>

Оригинальная статья / Original article
УДК 63.631.1
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-15



Региональные адаптационные меры по минимизации климатических рисков в сельском хозяйстве

Самир А. Теймуров, Магомед-Расул А. Казиев, Абдулмеджид А. Багомаев

Федеральный аграрный научный центр Республики Дагестан, Махачкала, Россия

Контактное лицо

Самир А. Теймуров, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела агроландшафтного земледелия, ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Республики Дагестан»; 367014, Россия, г. Махачкала, МКР Научный городок, ул. А. Шахбанова 30.
Тел. +7 (903) 499-13-22
Email samteim@rambler.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0336-7380>

Формат цитирования

Теймуров С.А., Казиев М.-Р.А., Багомаев А.А. Региональные адаптационные меры по минимизации климатических рисков в сельском хозяйстве // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 178-190. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-15

Получена 2 июля 2024 г.

Прошла рецензирование 26 сентября 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель. Определение комплекса региональных адаптационных мер по снижению отрицательных последствий климатических рисков в сельском хозяйстве Дагестана.

Материалом исследований послужило сбор и обработка климатических изменений по данным источника программы ERA5 (атмосферный реанализ глобального климата пятого поколения ECMWF, охватывающий временной диапазон с 1979 по 2022 год с пространственным разрешением 30 км). Комплекс аналитических работ, научных исследований по оценке рисков и адаптации сельского хозяйства, анализ современного состояния и ресурсоведческого потенциала почв аридных экосистем равнинной зоны Дагестана.

В Республике Дагестан можно наблюдать циклический характер климатических изменений, начиная с 1979 г. С 1979 по 2022 годы годовое изменение средней температуры увеличилось на 2,8 °C (линия тренда на 2,3 °C), а среднее количество осадков уменьшилось на 173,4 мм (линия тренда на 196,3 мм). С увеличением степени засушливости и угасания гидроморфного режима почвообразования для минимизации климатических рисков равнинной зоны Дагестана выделены пять экологических групп по степени деградации: земли хорошего, удовлетворительного, посредственного, плохого и очень плохого агроэкологического состояния. Предложены меры адаптации по минимизации климатических рисков в сельскохозяйственном секторе.

Адаптационные меры, необходимы по управлению природными и экологическими рисками, к изменению климата должны соответствовать современным требованиям ведения устойчивого сельского хозяйства, способствовать совершенствованию сельскохозяйственного производства.

Ключевые слова

климатические изменения, меры адаптации, плодородие, орошаемое земледелие, отрасли сельского хозяйства.

Regional adaptation measures to minimise climate risks in agriculture

Samir A. Teymurov, Magomed-Rasul A. Kaziev and Abdulmedjid A. Bagomaev

Federal Agricultural Research Centre of the Republic of Dagestan», Makhachkala, Russia

Principal contact

Samir A. Teymurov, Candidate of Agricultural Sciences, Leading Researcher, Department of Agro-landscape Agriculture, Federal Agricultural Research Center of the Republic of Dagestan; Nauchny Gorodok microdistrict, 30 A. Shabanova St, Makhachkala, Russia 367014.

Tel. +7 (903) 499-13-22

Email samteim@rambler.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0002-0336-7380>

How to cite this article

Teymurov S.A., Kaziev M.-R.A., Bagomaev A.A. Regional adaptation measures to minimise climate risks in agriculture. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):178-190. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-15

Received 2 July 2024

Revised 26 September 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. Definition of a set of regional adaptation measures to reduce the negative effects of climate risks in agriculture in Dagestan.

The research material was the collection and processing of climate change data gathered during the ERA5 programme (atmospheric reanalysis of the global climate of the fifth generation ECMWF, covering the time range from 1979 to 2022 with a spatial resolution of 30 km). Analytical works, scientific research on risk assessment and adaptation of agriculture, and analysis of the current state and resource potential of soils of arid ecosystems of the Dagestan plain zone were used in this study.

In the Republic of Dagestan, data on the cyclical nature of climate change can be observed, starting in 1979. From 1979 to 2022, the annual change in average temperature increased by 2.8 °C (trend line by 2.3 °C), while the average precipitation decreased by 173.4 mm (trend line by 196.3 mm). In analysing the increase in the degree of aridity and the extinction of the hydromorphic regime of soil formation, five ecological groups were identified according to the degree of degradation in order to develop a strategy to minimise the climatic risks of the Dagestan lowland (plain) zone: lands of good, satisfactory, mediocre, poor and very poor agroecological condition. Adaptation measures to minimize climate risks in the agricultural sector are proposed.

Adaptation measures necessary to manage natural and environmental risks to climate change should meet modern requirements for sustainable agriculture and contribute to the improvement of agricultural production.

Key Words

climate change, adaptation measures, fertility, irrigated agriculture, agricultural sectors.

ВВЕДЕНИЕ

Исследования показывают важность долгосрочного глобального мониторинга климатических изменений на отрасли сельского хозяйства, наряду со всесторонним сбором данных, для улучшения нашего понимания текущей изменчивости производительности и влияющих на нее факторов. Глобальные климатические изменения – значимый фактор современности, определяющий тенденции развития как мировой, так и российской экономики. Один из важных секторов экономики – сельское хозяйство, где оценка вероятных последствий, в зависимости от природных и климатических зон, приобретает важное государственное значение.

Изменение климата оказывает значительное влияние на сельскохозяйственное производство и продовольственную безопасность в мире и требует эффективных решений для их корректировки [1]. Моделирование и эмпирические исследования показали, что наблюдаемые изменения климата привели к значительной изменчивости многих сельскохозяйственных культур [2–4]. Было установлено, что этот эффект в значительной степени зависит от географического местоположения и соответствующий урожай. В северных регионах мира, где температура воздуха значительно повышалась весной и летом, наблюдалось увеличение продолжительности вегетационного периода и его теплообеспеченности, условия для выращивания многих сельскохозяйственных культур стали более благоприятными и, вероятно, будут улучшены в краткосрочной и среднесрочной перспективе [5]. Из-за климатических изменений в этих северных регионах с прохладным климатом, как правило, наблюдается повышается урожайность сельскохозяйственных культур, выводятся новые сорта, расширяются площади возделывания сельскохозяйственных культур и появляется возможность получения повышенной урожайности.

Однако в южных регионах мира с теплым климатом негативные последствия изменения климата для сельскохозяйственных культур гораздо более значительны, чем положительные, и тенденция будет усиливаться с дальнейшим повышением температуры [6]. Увеличение частоты рецидивов и интенсивность экстремальных погодных явлений, особенно волн жары и засух, обусловили нехватку влаги и питательных веществ, снижение урожайности и качества зерновых культур, сократили сельскохозяйственное производство и повлияли на безопасность пищевых продуктов в мире. В некоторых странах негативные последствия изменения климата достигают таких масштабов, что снижение урожайности зерновых не может быть компенсировано даже применением современных технологий, внесении удобрений и другие факторы [7].

Согласно перспективным оценкам, климатические условия будут способствовать аграрному производству до середины XXI века, но к концу столетия эти условия начнут ухудшаться. Изменения температуры воздуха влияют на урожайность и качество зерна гораздо сильнее, чем колебания количества осадков, особенно если эти изменения выходят за пределы значений, оптимальных для роста растений. Повышение средней максимальной температуры воздуха в течение вегетационного периода наносит гораздо больший ущерб урожайности

сельскохозяйственных культур, чем повышение минимальной температуры. Этот эффект более выражен при дефиците осадков, особенно когда количество осадков в течение вегетационного периода составляет менее 400 мм.

Влияние влажности на продуктивность сельскохозяйственных культур обычно оценивается по совокупному годовому количеству осадков или количеству осадков, выпадающих в течение вегетационного периода [8].

Однако изменение климата также часто приводит к перераспределению осадков как в течение года, так и в течение вегетационного периода, что может существенно повлиять на урожайность сельскохозяйственных культур. Понимание того, каким образом различные климатические факторы взаимодействуют и влияют на продуктивность сельскохозяйственных культур в течение их вегетационного цикла позволяет разрабатывать эффективные стратегии адаптации сельского хозяйства к последствиям изменения климата.

Риски и их последствия при изменении климата могут быть снижены принимаемыми мерами и ответными стратегиями [9]. Самый актуальный вопрос – адаптация к климатическим изменениям, которая рассматривается как разработка технологий экологического развития. Адаптационные мероприятия зависят от конкретной специфики региона, природно-экологических и социально-экономических особенностей, финансовых и технологических ресурсов.

В южных регионах России, включая Республику Дагестан, условия ведения сельского хозяйства усложняются из-за неустойчивости агрометеорологических условий, повторяемости аномальных явлений. Исследования показывают, что без выбора направлений адаптационных мер к последствиям климатических изменений сельскому хозяйству может быть нанесен ощутимый экономический ущерб.

Изменение климата вызывает перемены в ландшафтной структуре и функционировании экосистем. Самое заметное проявление в южных регионах России – это экстремально жаркое лето (высокие температурные режимы, имеющие долговременную динамику из года в год, климат становится жарче и суше, увеличивается периодичность засух). В районах расположения аридных земель России, в том числе Республике Дагестан, наблюдается наибольший рост температуры, который составляет 0,066 °C за 10 лет и по своим показателям превышает данные Оценочных докладов [10].

Цель работы – определение комплекса региональных адаптационных мер по снижению отрицательных последствий климатических рисков в сельском хозяйстве Дагестана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследований послужил сбор и обработка климатических изменений по данным источника программы ERA5 (атмосферный реанализ глобального климата пятого поколения ECMWF, охватывающий временной диапазон с 1979 по 2022 год с пространственным разрешением 30 км). Комплекс аналитических работ, научных исследований по оценке рисков и адаптации сельского хозяйства, анализ современного состояния и ресурсоведческого потенциала почв аридных экосистем равнинной зоны

Дагестана выполнен в Федеральном аграрном научном центре Республики Дагестан.

Республика Дагестан расположена на северо-восточном склоне Большого Кавказа, части Прикаспийской низменности, занимает территорию 50,3 тыс. км², из них сельскохозяйственные угодья – 3348,8 тыс. га, из которых пашня – 523,9 тыс. га, кормовые угодья – 2751,2 га.

Развитие сельского хозяйства во многом определяется природно-экономическими и геоморфологическими условиями. Сельское хозяйство в РД ведется в равнинной, предгорной и горной провинциях. На территории республики проявляется сложное сочетание различных климатов. В то же время, она представляет собой ресурс «концентрированного разнообразия» для сельскохозяйственного производства.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Последствия изменения климата уже хорошо заметны по повышению температуры воздуха, таянию ледников и уменьшению полярных ледяных шапок, повышению уровня моря, усилению опустынивания, а также по участвующимся экстремальным погодным явлениям, таким как волны жары, засухи, наводнения и штормы. Изменение климата не является глобально равномерным и влияет на некоторые регионы больше, чем на другие. На следующих диаграммах можно увидеть, как изменение климата повлияло на регион Дагестан за последние 40 лет (рис.1). В Республике Дагестан можно наблюдать циклический характер климатических изменений, начиная с 1979 г. С 1979 по 2022 годы годовое изменение средней температуры

увеличилось на 2,8 °C (линия тренда на 2,3 °C), а среднее количество осадков уменьшилось на 173,4 мм (линия тренда на 196,3 мм).

Исследования показывают, что сельское хозяйство зависит от характера изменения климата. Метеорологические факторы активны и изменчивы, они в значительной мере обуславливают величину урожая. Климатические модели прогнозируют дальнейшее повышение температуры, более неравномерное выпадение осадков и возможное увеличение интенсивности или частоты экстремальных погодных явлений [11].

На рисунке 1 на верхнем графике пунктирная синяя линия – это линейная тенденция изменения климата: а) если линия тренда поднимается слева направо, то тенденция изменения температуры положительная и становится теплее из-за изменения климата, а если линия горизонтальна, то четкой тенденции не наблюдается, а если она идет вниз, то условия со временем становятся холоднее; б) если линия тренда идет вверх слева направо, то тенденция выпадения осадков положительная и становится влажнее из-за изменения климата; если линия горизонтальна, то четкой тенденции не наблюдается, а если она идет вниз, то условия со временем становятся суше. В нижней части графика показаны так называемые полосы аномалий: а) каждая цветная полоса представляет собой среднюю температуру за год, синяя – более холодные годы, красная – более теплые; б) цветная полоса представляет собой общее количество осадков за год, зеленая – более влажные годы, коричневая – более сухие.

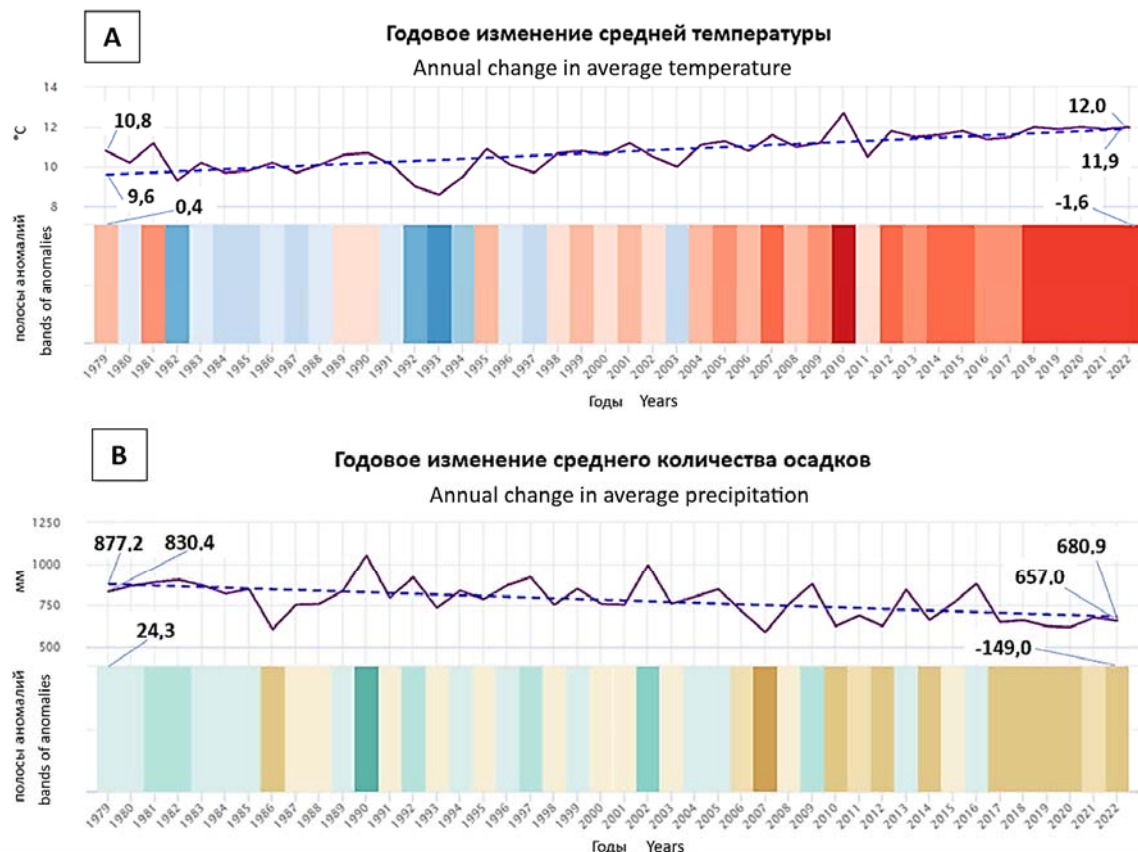


Рисунок 1. Годовое изменение средней температуры (А) и среднего количества осадков (В) в Республике Дагестан (1979–2022 гг.)

Figure 1. Annual change in average temperature (A) and average precipitation (B) in the Republic of Dagestan (1979–2022)

Один из регионов экологического бедствия – территория Северо-Западного Прикаспия, где развиты процессы опустынивания земель. Здесь сосредоточены основные площади (1519,1 тыс. га) отгонных пастбищ. Географически они расположены на территории Терско-Кумской провинции, которая представляет собой безводную полупустынную равнину (уклон на восток и северо-восток) с огромным количеством мелких соленых озер и песчаных массивов.

Западный Прикаспий, включая Черные земли и Кизлярские пастбища, – регион, где деградация земель и опустынивание усиливаются с каждым годом.

Территории аридных зон России находятся в сфере важных государственных интересов, благодаря своим природным кормовым ресурсам, составляют основу кормовой базы для пастбищного животноводства, особенно овцеводства.

Учитывая важность проблемы, еще в 1986 году разработана «Генеральная схема по борьбе с опустыниванием Черных земель и Кизлярских пастбищ», которая утверждена постановлением Правительства России и не потеряла своей значимости.

Создан опытный полигон на площади более 50 га, где отработаны все технологические аспекты по улучшению и рациональному применению зимних пастбищ. Результаты рассмотрены и одобрены научно-техническим Советом Министерства сельского хозяйства СССР и РФ, проходившим в г. Махачкале.

Практика использования аридных пастбищ, сложившаяся на протяжении последних десятилетий, не отвечает задачам рационального ведения пастбищного хозяйства. Практикуемые способы (бессистемный, нерегулируемый, сверхнормативный и бесконтрольный) привели к их деградации.

В целом по стране опустыниванием охвачено 50 млн га в 35 субъектах России, особенно в республиках Калмыкия, Дагестан, Чечня, Астраханской, Волгоградской, Саратовской и Ростовской областях, Ставропольском крае и других регионах.

В конце 60-х годов прошлого столетия площадь барханов (движущиеся пески) составляла 10 % площади сельскохозяйственных угодий, 70-х – 20 % (стадия экологического риска), в конце 80-х – 50–60 % (прирост – 60 тыс. га), к их числу относятся Черные земли и Кизлярские пастбища. Ситуация в настоящее время оценивается как экологическая катастрофа. За последние 40–50 лет урожайность кормовых угодий снизилась с 5–7 до 1,5–2,0 ц/га. Убытки, которые терпят хозяйства от деградации пастбищ, когда их продуктивность и емкость снижаются в 1,5–2,0 раза и более, в экономике аридных регионов не учитываются.

В результате чрезмерного воздействия антропогенного фактора и аномальных засушливых климатических условий площадь открытых песков достигла 100 тыс. га. По экспертным оценкам потери годичной продуктивности пастбищ в регионе составляют около 350 тыс. т корм. ед. Сложная ситуация во многом определяется появлением землепользователей, которые получив пастбища в долгосрочную аренду, крайне неэффективно с ней обращаются. Если восстановленные пастбища не будут защищены со стороны государства, сохранится существующая бесконтрольность в их применении, то они могут за один сезон вернуться в прежнее сбитое состояние. Поэтому необходимо одновременно с рабочим проектированием составлять

паспорта использования восстановленных и улучшенных пастбищ с эколого-экономическим обоснованием.

Принимавшиеся за последние годы решения Правительства Российской Федерации, руководящих органов республик, областей по улучшению использования и восстановлению продуктивности зимних пастбищ Западного Прикаспия ощутимых результатов не дали, процессы опустынивания усиливаются, а запасы пастбищного корма сокращаются. При длительных ураганных ветрах за 2019–2020 годы в северной части Кочубеевской зоны Кизлярских пастбищ около 230 тыс. га земель покрылись движущимися песками, ближайшие несколько лет размещение скота на них невозможно. Объем фитомелиоративных мероприятий (4 тыс. га ежегодно) не позволяет решать задачи по предотвращению процессов деградации и опустынивания данных территорий. Необходимо безотлагательно и повсеместно осуществлять комплекс организационно-хозяйственных и природоохранных мероприятий.

Проведенные ФАНЦ РД исследования показывают, что несмотря на засушливые условия, в зоне Кизлярских пастбищ возможно повысить продуктивность естественных кормовых угодий.

Перспектива достижения устойчивости в большей степени связана с мобилизацией биологических факторов интенсификации сельскохозяйственных, сеяных многолетних трав, фитомелиорацией деградированных угодий, защитой и возрождением генофонда полезных растений. Необходимы новые подходы, применение групп экологически и физиологически специализированных видов, способных нормально функционировать, формировать урожай кормовой и семенной продукции в этих условиях (бобовые: люцерна разных видов, донник; злаковые: пырей, житняк, овсяница, прутняк, камфоросма и другие; кустарниковые: терсекен, джузгун).

Учитывая всю важность решения проблем опустынивания, предусматриваются работы по обводнению пастбищ, агролесомелиоративные и фитомелиоративные мероприятия (табл. 1).

Основной элемент концепции адаптивного агролесопастбищного природопользования – фитомелиорация, наиболее экологична и экономически целесообразна в борьбе с почвенной деградацией. Улучшить экологическую обстановку, предотвратить деградацию, повысить продуктивность пашни и пастбищ, создать рекреационные зоны позволит закладка защитных лесных насаждений.

С учетом региональных климатических условий и прогнозируемых изменений, необходимо сформулировать концепцию и дать эколого-экономическое обоснование лесоаграрного адаптивного природопользования в районах проявления дефляции и эрозии почв, а также совместного действия этих факторов [12].

Процессы почвообразования в равнинной зоне в неразрывной связи с зонально-климатическими факторами, основные – засушливость климата (ГТК 0,2–0,5), уровень залегания и степень минерализации грунтовых вод (1,5–2,5 м), гранулометрический состав почв и почвогрунтов, ветровая эрозия и дигрессия растительного покрова. Почти все земли региона, засоленные легкорастворимыми солями, подвергнуты процессам дефляции или эрозионно-опасные [13].

Исходя из вышеизложенного, мы выделили пять экологических групп по степени деградации почв (табл. 2).

Таблица 1. Предложения по минимизации климатических рисков равнинной зоны Дагестана
Table 1. Proposals to minimise climate risks in the lowland zone of Dagestan

Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации) Proposals for minimising climate risks in agriculture (adaptation measure)		Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change
существующие риски existing risks	возможные (ожидаемые) риски possible (expected) risks	
освобождение сильно деградированных пастбищ от выпаса alleviation of grazing of heavily degraded pastures;	долгосрочный прогноз климатических условий региона long-term forecast of the climatic conditions of the region	принятие госпрограммы по восстановлению природно- ресурсного потенциала продуктивности пастбищ Западного Прикаспия adoption of a state programme to restore the natural resource potential of pasture productivity in the Western Caspian region
оптимизация пастбищной нагрузки в зависимости от продуктивности пастбищ optimization of pasture load depending on pasture productivity	повышение эффективности проводимых мероприятий и культуры ведения пастбищного хозяйства improving the effectiveness of the activities and culture of pasture management	разработка и реализация концепции лесоаграрного адаптивного природопользования development and implementation of the concept of forest and agrarian adaptive nature management
проведение агролесомелиоративных мероприятий в рамках госпрограмм conducting agroforestry activities within the framework of state programs	совершенствование нормативно- правовой базы использования деградированных земель improving the regulatory framework for the use of degraded lands	создание базовых хозяйств по производству семенного посадочного материала лугопастбищных трав, кустарников creation of basic farms for the production of seed planting material for grassland grasses, shrubs
создание орошаемых кормовых угодий с артезианскими водами creation of irrigated forage lands with artesian waters	обеспечение эффективной работы контрольно-надзорных органов по соблюдению требований земельного законодательства ensuring the effective work of control and supervisory authorities in compliance with the requirements of land legislation	
соблюдение установленных регламентов и правил применения пестицидов compliance with established regulations and rules for the use of pesticides	применение биологических методов борьбы the use of biological methods of control	
	усиление работы по профилактике распространения особо опасных вредителей strengthening efforts to prevent the spread of particularly dangerous pests	

В районах орошаемого земледелия следует проанализировать зимние условия. Расчет ожидаемых изменений оптимальных сроков начала сева (зависит от степени промерзания почв, весенних влагозапасов и перехода температуры воздуха через 5 и 10 °C) показывает 10–15 дней. Важное значение имеет продолжительность безморозного периода (температура воздуха выше 0 °C), так как существенно снижается напряженность графика проведения полевых работ [14]. Усовершенствование и развитие методов прогнозирования продуктивности озимых культур играют существенную роль в ее формировании и неразрывно связаны с метеорологическими показателями (осадки, температура), позволяют задолго до уборки прогнозировать урожайность и определять стоимость продукции. Прогнозируется и продолжительность вегетационного периода, удлинение которого влияет на урожайность.

В соответствии с долгосрочной стратегией развития и интенсификации растениеводства необхо-

димо расширить ассортимент выращиваемых продовольственных культур, а для улучшения плодородия орошаемых угодий осуществить комплекс мероприятий: внедрение эффективных севооборотов, наращивание органического вещества почвы, применение новых засухоустойчивых и солевыносливых видов, сортов культур и другое.

Способность живых организмов, включая растения, к адаптации в онто- и филогенезе за счет модификационной и генотипической изменчивости – важное свойство, которое широко применяется в адаптивном хозяйстве [15].

При ожидаемом изменении климата в регионе возможны перемены: рост аридности климата, процессы дегумификации и снижение урожайности.

Предлагаемые меры адаптации помогут существенно снизить ожидаемые риски в районах орошаемого земледелия (табл. 3).

Таблица 2. Характеристики групп почв по степени их деградации

Table 2. Characteristics of soil groups according to their degree of degradation

Шифр агроэкологических групп почв Agroecological groups of soils code	Почва, агроэкологическое состояние, вид сельского использования Soil, agroecological condition, type of rural use	Преобладающий механический состав Prevailing mechanical composition	Лимитирующий экологический фактор Limiting environmental factor	Дигрессия растительного покрова Vegetation digression	Площадь Square тыс. га (%) thousand ha (%)	Экологические особенности территории, экологический прогноз Ecological features of the territory, ecological forecast	
1	светло-каштановые, лугово-каштановые, аллювиальные луговые незасоленные и слабосолончаковые с орошаемыми (5–10%), недеградированные на морских и аллювиальных отложениях light chestnut, meadow-chestnut, alluvial meadow, unsalted and slightly saline with irrigated (5–10%), undegraded on marine and alluvial deposits	земли хорошего агроэкологического состояния lands of good agro-ecological condition	легкий и средний суглинок, супесь light and medium loam, sandy loam	Засоление Salinization	нет no	итого 22,4 (1,5) из них: кормовые угодья – 23,1 (1,4); орошаемая пашня – 1,3 (0,1) total of 22.4 (1.5): forage lands – 23.1 (1.4); irrigated arable land – 1.3 (0.1)	высыхающие плавни; прогноз: быстрое усиление процессов засоления drying fens; forecast: rapid intensification of salinization processes
2	луговые, аллювиальные луговые, лугово-, светло-каштановые с орошаемыми (25–50%) слабосолончаковые, слабодифлированные на аллювиальных и морских отложениях meadow, alluvial meadow, meadow, light chestnut with irrigated (25–50%) slightly saline, slightly ventilated on alluvial and marine sediments	земли удовлетворительного агроэкологического состояния lands of satisfactory agroecological condition	легкий, средний и тяжелый суглинки light, medium and heavy loam	засоление, дефляция salinization, deflation	слабая (5–10%) weak (5–10%)	итого 49,1 (3,2) из них: кормовые угодья – 25,5 (1,7); орошаемая пашня – 14,6 (4,9) total of 49.1 (3.2): forage lands – 25.5 (1.7); irrigated arable land – 14.6 (4.9)	бывшие разливы рек, долина сухой Кумы; прогноз: усиление дефляции и засоления former river floods, the valley of the dry Kuma; forecast: increased deflation and salinization
3	лугово-каштановые, луговые, аллювиальные луговые, бурые пустынно-степные, светло-каштановые с орошаемыми (10–25%) среднесолончаковые, среднедефлированные, среднедеградированные на морских и аллювиальных отложениях meadow-chestnut, meadow, alluvial meadow, brown desert-steppe, light chestnut with irrigated (10–25%) medium-marsh, medium-leaved, medium-degraded on marine and alluvial deposits	земли посредственного агроэкологического состояния lands of mediocre agroecological condition	супесь, легкий и средний суглинки sandy loam, light and medium loam	засоление, дефляция salinization, deflation	слабая (10–25%) weak (10–25%)	итого 436,5 (28,7) из них: кормовые угодья – 82,8 (5,5); орошаемая пашня – 519,3 (34,2) total of 436.5 (28.7): forage lands – 82.8 (5.5); irrigated arable land – 519.3 (34.2)	аллювиально-морская равнина; прогноз: усиление дефляции alluvial-marine plain; forecast: increased deflation

4	луговые, лугово-болотные, пески и слабозакрепленные, аллювиальные луговые с орошаемыми (5–10%) сильносолончаковые, сильнодефлированные, сильнодеградированные на аллювиальных и морских отложениях meadow, meadow-marsh, sands and weakly fortified, alluvial meadows with irrigated (5–10%) highly saline, highly ventilated, highly degraded on alluvial and marine sediments	земли плохого агроэкологического состояния lands of poor agroecological condition			аллювиально-морская равнина; прогноз: усиление дефляции и засоления alluvial-marine plain; forecast: increased deflation and salinization
		легкий суглинок, супесь, песок light loam, sandy loam, sand	засоление, дефляция salinization, deflation	сильная (25–50%) strong (25–50%)	
5	солончаки луговые, типичные, соровые, болотные, солонцы лугово-каштановые с орошаемыми до (5%), пески незакрепленные (развеваемые), морские отложения засоленные, очень сильно деградированные на морских, озерных и аллювиальных отложениях meadow salt marshes, typical, soric, marsh, meadow-chestnut salt marshes with irrigated up to (5%), loose sands (fluttering), saline marine sediments, very heavily degraded on marine, lake and alluvial deposits	земли очень плохого агроэкологического состояния the land is in very poor agroecological condition			приморская равнина; прогноз: усиление дефляции и засоления the coastal plain; forecast: increased deflation and salinization
		песок, супесь, тяжелый суглинок sand, sandy loam, heavy loam	засоление, дефляция salinization, deflation	очень сильная (более 50%) very strong (over 50%)	
Итого / Total					1337,7 (88,1)
Не обследуемые земли / Non-surveyed lands					181,4 (11,9)
Всего земель / Total land					1519,1 (100)

Садоводство, виноградарство были и остаются одними из приоритетных отраслей агропромышленного комплекса Республики Дагестан, где имеются уникальные почвенно-климатические условия для их развития.

Программой развития отраслей предусмотрено расширение площадей под садами и виноградниками для реализации главной задачи – обеспечение населения плодами, виноградом и продуктами переработки по научно-обоснованным нормам. Для ее решения необходимо обратить внимание на ряд проблем: потеря продуктивных земель, снижение плодородия почвы, увеличение площадей деградированных почв в районах промышленного развития виноградарства и садоводства, глобальное потепление климата, большая частота погодных колебаний.

Сложность орографических, разнообразие рельефных, климатических и почвенных условий республики требуют, в первую очередь для многолетних сельскохозяйственных культур знать тенденцию наступления природных стресс-факторов среды и пути преодоления их негативного воздействия. По нашему мнению, выход из сложившейся ситуации в реализации стратегии адаптивного развития отрасли.

Изменение температурного режима зимне-весеннего периода приводит к гибели цветковых почек

плодовых культур, учащаются весенние заморозки в горной зоне, происходит потеря урожая абрикоса.

В равнинной зоне в фазе органического покоя снижение абсолютного минимума до -22 °C наблюдается с частотой один раз в десятилетие [16].

Условия приморской низменности и предгорной зоны подходят для перезимовки плодовых культур. В горной зоне Дагестана, в долинах Северо-Западных среднегорий абсолютный минимум температур в фазе органического покоя за 1986–2000 годы достиг показателя -18 °C в 2006 году. По результатам исследований проведен анализ проявления лимитирующих факторов среды (температурные условия зимне-весеннего периода) и реакции на них каждой плодовой культуры в разрезе фаз развития [17].

Для виноградных насаждений губительны низкие температуры и заморозки. Критические низкие температуры (от -20 до -27 °C, 2012 год) приводят к повреждениям глазков, однолетних побегов, в неукрытых и слабоукрытых виноградниках по всей России, в том числе и Дагестане. Анализ климатических данных и опыт возделывания винограда показывает, что неукрывные виноградники испытывают низкотемпературные стресс-факторы.

Таблица 3. Предложения по минимизации климатических рисков в районах орошаемого земледелия
Table 3. Proposals for minimising climate risks in irrigated farming areas

Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации) Proposals for minimising climate risks in agriculture (adaptation measure)		Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change
существующие риски existing risks	возможные (ожидаемые) риски possible (expected) risks	
применение влагосберегающих технологий возделывания сельскохозяйственных культур use of moisture-saving technologies for the cultivation of agricultural crops	использование устойчивых к засушливым условиям сортов сельскохозяйственных культур use of drought-resistant varieties of agricultural crops	проведение фундаментальных исследований по проблеме оценки рисков и адаптации агропромышленного комплекса региона conducting fundamental research on the problem of risk assessment and adaptation of the agro-industrial complex of the region
увеличение доли орошаемых площадей под посевами increasing the share of irrigated areas under crops	расширение посевов стрессоустойчивых к засухе культур (рожь, тритикале, просо, сорго, суданская трава) expansion of crops of drought-resistant crops (rye, triticale, millet, sorghum and Sudanese grass)	реализация целевой программы «Сохранение и восстановление плодородия почв земель сельскохозяйственного назначения» и «Развитие мелиорации земель» implementation of the target programme, Conservation and Restoration of Soil Fertility of Agricultural Lands and Development of Land Reclamation
	улучшение мелиоративного фонда improvement of the land reclamation fund	
	введение в оборот неиспользуемых сельскохозяйственных земель introduction of unused agricultural land into circulation	

Для дальнейшего развития виноградовинодельческой отрасли необходимо вводить корнесобственную культуру винограда новых комплексно устойчивых сортов: Гечеи заматоз, Дунавски лазур, Лакхеи мезеш, Молдова, Агат Донской, Кардинал и другие.

В зависимости от степени повреждений винограда за последние 15...20 лет определены группы:

Первая – гибель от 30 до 70 % центральных почек и глазков, повреждены однолетние и многолетние побеги.

Вторая – повреждения центральных почек на 70–90 %, сохраняются замещающие почки в глазках, так как они более устойчивы к низким температурам.

Третья – на 90% повреждены глазки и пострадала большая часть однолетних побегов, сохранились многолетние части куста, в том числе и рукава.

Четвертая – повреждение всех глазков, почти полное отсутствие многолетних частей древесины. Главная задача – быстрое восстановление надземной части кустов с использованием порослевых и искусственно вызванных пасынковых побегов первого и второго порядков.

Дифференциация и совершенствование агротехнологических адаптационных мероприятий по уходу за плодоносящими виноградниками, в зависимости от состояния их перезимовки, будут способствовать восстановлению кустов под урожай будущего года.

Анализ агроклиматических ресурсов Южного Дагестана за 49 лет свидетельствует о привлекательности региона для расширения зоны промышленного субтропического садоводства [18].

По нашим наблюдениям экстремально холодные зимы 2008 и 2012 годов (–19 °С и от –20 до –24 °С, соответственно) и раннеосенние заморозки (–8 °С, ноябрь 2011 года) нанесли значительные повреждения насаждениям хурмы восточной, нарушив процесс формирования и развития генеративных почек насаждений. Поэтому важно соблюдать агроприемы, обеспечивающие снижение отрицательного влияния погодных условий: посадка защитных лесополос, подбор морозоустойчивых сортов хурмы восточной (Сидлес, Тамопан большой, Хиакуме, Хачиа); регулирования нагрузки урожаем; проведение 8–10 поливов; внесение органических и минеральных удобрений [19].

Условия вегетации требуют всесторонней оценки биологических, физиолого-биохимических особенностей и других процессов, определяющих адаптационную способность культур в конкретных ареалах возделывания. Предложенные мероприятия по минимизации существующих и возможных рисков повысят устойчивость многолетних насаждений и усилят заложенные в них адаптационные механизмы (табл. 4).

Для комплексной оценки степени уязвимости и поиска путей для адаптации животноводства к изменению климата необходимо проанализировать: современное состояние горных пастбищ, разнообразие состава и продуктивность сеяных трав, возможный риск деградации культурных сенокосов и пастбищ, уязвимость сельскохозяйственных животных к водно-тепловым стрессам и их реакция на резкие погодно-климатические изменения, возможный риск увеличения инфицируемости животных, в том числе при ведении отгонно-пастбищного животноводства.

Таблица 4. Предложения по минимизации климатических рисков для зоны промышленного садоводства и виноградарства в Республике Дагестан
Table 4. Proposals for minimising climate risks for the zone of industrial horticulture and viticulture in the Republic of Dagestan

Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации) Proposals for minimizing climate risks in agriculture (adaptation measure)		
Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации) Proposals for minimizing climate risks in agriculture (adaptation measure)	Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change	Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change
подбор сортов с высоким потенциалом адаптивности к низким температурам selection of varieties with high adaptability potential	подбор сортов с поздними сроками вступления в период вегетации selection of varieties with late dates of entry into the growing season	разработка и внедрение современной модели размещения садовых культур с учетом особенностей вертикальной и горизонтальной зональности территории development and implementation of a modern model for the placement of garden crops, taking into account the peculiarities of vertical and horizontal zoning of the territory
размещение сортов плодовых культур и винограда в рельефах местности с учетом их потенциала адаптивности placement of varieties of fruit crops and grapes in the terrain, taking into account their adaptability potential	применение различных физиологически активных веществ задерживающих выход растений из состояния покоя the use of various physiologically active substances that delay the release of plants from a dormant state	создание базы субтропического садоводства на юге России (хлопководство, цитрусовые культуры) creation of a base for subtropical horticulture in the south of Russia (cotton growing and citrus crops)
подбор сортов с высоким потенциалом засухоустойчивости и внедрение водосберегающих технологий (гидрогели с абсорбирующей способностью) selection of varieties with high potential for drought resistance and the introduction of water-saving technologies (hydrogels with absorbent capacity)	подбор оптимальных экологических ниш с учетом адаптивности сорта selection of optimal ecological niches, taking into account the adaptability of the variety	
	использование потенциала адаптивности сортов к низкотемпературным стрессам using the potential of adaptability of varieties to low-temperature stresses	
	проведение исследований по выявлению потенциала засухо- и жароустойчивости сортов, поиск путей и методов их борьбы с засухой и эффективным использованием поливной воды conducting research to identify the potential of drought and heat resistance of varieties, searching for ways and methods of their drought control and effective use of irrigation water	
	подбор сортов с высоким потенциалом адаптивности к факторам стресса летнего периода selection of varieties with high adaptability potential to stress factors of the summer period	
	применение абсорбентов с влагоудерживающей способностью the use of absorbents with moisture-retaining ability	

Возможные риски для животноводства в период засухи: недостаток грубых и сочных кормов; снижение продуктивности, падеж скота; увеличение себестоимости продукции животного происхождения; ухудшение экстерьерных данных животных; снижение устойчивости организма, повышение чувствительности

к болезням и инфекциям инвазионной и незаразной патологии; хронический рецидив протекающих болезней (табл. 5). Совершенствование селекционно-племенной работы с использованием наиболее приспособленного к местным условиям аборигенного скота даст положительную динамику в отрасли.

Таблица 5. Предложения по минимизации климатических рисков для отрасли животноводства в Республике Дагестан

Table 5. Proposals to minimize climate risks for the livestock industry in the Republic of Dagestan

Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации)		
Proposals for minimizing climate risks in agriculture (adaptation measure)		
Предложения по минимизации климатических рисков в АПК (мера адаптации) Proposals for minimizing climate risks in agriculture (adaptation measure)	Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change	Предложения для включения в план адаптации АПК РФ к изменениям климата Proposals for inclusion in the plan of adaptation of the agro-industrial complex of the Russian Federation to climate change
обеспечение животных высококачественными кормами в полном объеме и ассортименте providing animals with high-quality feed in full and assortment	создание условий для полного обеспечения животных сбалансированными кормами creating conditions for the complete provision of balanced animal feed проведение селекции на основе скороспелых мясошерстных пород, ранней случки ягнят conducting breeding based on precocious meat-wool breeds, early mating of lambs использование в селекции наиболее приспособленного к местным условиям аборигенного скота the use of native cattle most adapted to local conditions in breeding применение в селекции белый, слегка окрашенный, а также красный волосяной покров в сочетании с темной кожей для отражения солнечных лучей application in breeding white, slightly colored, as well as red hair in combination with dark skin to reflect sunlight	создание специализированных кормодобывающих хозяйств для обеспечения животноводства страховыми запасами кормов creation of specialized forage farms to provide livestock with insurance stocks of feed совершенствование региональной программы селекционно-племенной работы improvement of the regional program of breeding and breeding work

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Адаптационные меры, необходимы по управлению природными и экологическими рисками, к изменению климата должны соответствовать современным требованиям ведения устойчивого сельского хозяйства, способствовать совершенствованию сельскохозяйственного производства. Такие мероприятия подразумевают увеличение видов, сортов культур, пород животных способных устоять к меняющимся условиям климата, поиск рационального размещения отраслей животноводства и растениеводства в связи с экономическими и экологическими рисками.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена при поддержке Минобрнауки РФ рамках Государственного задания ФГБНУ «ФАНЦ РД» (тема № 1220211800247-5 FNMN-2022-0010).

ACKNOWLEDGMENT

The work was carried out with the support of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation within the framework of the State Task of the FSBSI «Federal agricultural research center of the Republic of Dagestan» (topic No. 1220211800247-5 FNMN-2022-0010).

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Asseng S., Ewert F., Martre P. et al. Rising temperatures reduce global wheat production // Nature Clim Change. 2015. N 5. P.143–147.

2. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production // *Nature*. 2016. V. 529 (7584). P. 84–87.
3. Polevoy A.N., Bozhko L.E., Barsukova E.A. Impact of climate changes on agro-climatic indices of the vegetative period of main agriculture crops // *Ukr Hydrometeorol J*. 2017. N 20. P. 61–70.
4. Balabukh V., Oreshchenko A., Yagodynets S. Emergency fire weather in September-October 2020 in the Luhansk region: causes and consequences // *Proc Hydrometeorological congress*. 2021. P. 147–148.
5. Shrestha S., Ciaian P., Himics M., Van Doorslaer B. Impacts of Climate Change on EU Agriculture // *Review of Agricultural and Applied Economics (RAAE)*. 2013. V. 16. Iss. 2(16). P. 24–39.
6. Fishman R. More uneven distributions overturn benefits of higher precipitation for crop yields // *Environmental Research Letters*. 2016. V. 11. N 2.
7. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations)-2021: The impact of disasters and crises on agriculture and food security. Rome, 2021. 244 p.
8. Schipper L., Liu W., Krawanchid D., Chanthay S. Review of climate change adaptation methods and tools. MRC Technical Paper no 34. Mekong River Commission, Vientiane, 2010. 76 p.
9. Семенов С.М., Гладильщикова А.А., Дмитриева Т.М. Антропогенные нарушения взаимодействия суши и атмосферы: оценки МГЭИК // *Фундаментальная и прикладная климатология*. 2019. Т. 3. С. 5–29.
10. Акимов Л.М. Тенденции изменения термического режима на аридных и сопредельных территориях Европейской части России в летний период // *Аридные экосистемы*. 2021. N 4. С. 3–12.
11. Теймуров С.А., Алиева Н.А. Оценка влияния агрометеорологических факторов на урожайность зерновых культур с учетом глобального изменения климата // *Горное сельское хозяйство*. 2023. N 4. С. 42–47.
12. Иванова А.Л. Глобальные проявления изменений климата в агропромышленной сфере. Москва: Россельхозакадемия, 2005. 332 с.
13. Казиев М.Р.А., Аличаев М.М. Меры предотвращения деградации земель сельскохозяйственного назначения в предгорьях Дагестана // *Вестник сельскохозяйственной науки*. 2017. N 4. С. 49–52.
14. Сиротенко О.Д., Абашина Е.В., Павлова В.Н. Чувствительность сельского хозяйства России к изменениям климата, химического состава атмосферы и плодородия почв // *Метеорология и гидрология*. 1995. N 4. С. 107–114.
15. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы): монография. Кишинев: Издательство Штиинца, 1990. 431 с.
16. Загиров Н.Г., Драгавцева И.А., Савин И.Ю. Возможности адаптации плодовых культур к региональным изменениям температурного режима зимне-весеннего периода в Республике Дагестан: методические рекомендации. Махачкала-Краснодар, 2014. 52 с.
17. Драгавцева И.А., Савин И.Ю., Загиров Н.Г. и др. Ресурсный потенциал земель Северного Кавказа для плодоводства: монография. Махачкала, Краснодар, 2016. 318 с.
18. Мукайлов М.Д., Алиев Х.Ф. Оценка агроклиматических ресурсов Южного Дагестана для развития субтропического плодоводства // *Вестник*

- Российской академии сельскохозяйственных наук. 2009. N 3. С. 64–65.
19. Казиев М.Р.А., Шахмирзоев Р.А., Казиметова Х.М., Габиев Т.Г. Результаты обследования садов хурмы восточной после аномальных заморозков в Южном Дагестане // *Садоводство и виноградарство*. 2014. N 1. С. 22–26.

REFERENCES

1. Asseng S., Ewert F., Martre P. et al. Rising temperatures reduce global wheat production. *Nature Clim Change*. 2015, no. 5, pp. 143–147.
2. Lesk C., Rowhani P., Ramankutty N. Influence of extreme weather disasters on global crop production. *Nature*. 2016, vol. 529 (7584), pp. 84–87.
3. Polevoy A.N., Bozhko L.E., Barsukova E.A. Impact of climate changes on agro-climatic indices of the vegetative period of main agriculture crops. *Ukr Hydrometeorol J*. 2017, no. 20, pp. 61–70.
4. Balabukh V., Oreshchenko A., Yagodynets S. Emergency fire weather in September-October 2020 in the Luhansk region: causes and consequences. *Proc Hydrometeorological congress*. 2021, pp. 147–148.
5. Shrestha S., Ciaian P., Himics M., Van Doorslaer B. Impacts of Climate Change on EU Agriculture. *Review of Agricultural and Applied Economics (RAAE)*. 2013, vol. 16, iss. 2(16), pp. 24–39.
6. Fishman R. More uneven distributions overturn benefits of higher precipitation for crop yields. *Environmental Research Letters*. 2016, vol. 11, no. 2.
7. FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations)-2021: The impact of disasters and crises on agriculture and food security. Rome, 2021, 244 p.
8. Schipper L., Liu W., Krawanchid D., Chanthay S. Review of climate change adaptation methods and tools. MRC Technical Paper no 34. Mekong River Commission, Vientiane, 2010, 76 p.
9. Semenov S.M., Ironing A.A., Dmitrieva T.M. Anthropogenic disturbances of the interaction of land and atmosphere: IPCC estimates. *Fundamentalnaya i prikladnaya klimatologiya* [Fundamental and applied climatology]. 2019, vol. 3, pp. 5–29. (In Russian)
10. Akimov L.M. Trends in the thermal regime in arid and adjacent territories of the European part of Russia in the summer period. *Aridnyye ekosistemy* [Arid ecosystems]. 2021, no. 4, pp. 3–12. (In Russian)
11. Teymurov S.A., Alieva N.A. Assessment of the influence of agrometeorological factors on the yield of grain crops taking into account global climate change. *Gornoye selskoye khozyaystvo* [Mountain agriculture]. 2023, no. 4, pp. 42–47. (In Russian)
12. Ivanova A.L. *Globalnyye proyavleniya izmeneniy klimata v agropromyshlennoy sfere* [Global manifestations of climate change in the agro-industrial sector]. Moscow, Russian Agricultural Academy Publ., 2005, 332 p. (In Russian)
13. Kaziev M.R.A., Alichaev M.M. Measures to prevent degradation of agricultural lands in the foothills of Dagestan. *Vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki* [Bulletin of Agricultural Science]. 2017, no. 4, pp. 49–52. (In Russian)
14. Sirotenko O.D., Abashina E.V., Pavlova V.N. The sensitivity of agriculture in Russia to changes in climate, atmospheric chemistry and soil fertility. *Meteorologiya i gidrologiya* [Meteorology and Hydrology]. 1995, no. 4, pp. 107–114. (In Russian)

15. Zhuchenko A.A. *Adaptivnoe rastenievodstvo (ekologo-geneticheskie osnovy)* [Adaptive crop production (ecological and genetic foundations)]. Chisinau, Stiinets Publ., 1990. 431 p. (In Russian)
16. Zagirov N.G., Dragavtseva I.A., Savin I.Yu. *Vozmozhnosti adaptatsii plodovykh kul'tur k regional'nyim izmeneniyam temperaturnogo rezhima zimne-vesennego perioda v Respublike Dagestan: metodicheskie rekomendatsii* [Possibilities of adaptation of fruit crops to regional changes in the temperature regime of the winter-spring period in the Republic of Dagestan: methodological recommendations]. Makhachkala-Krasnodar, 2014, 52 p. (In Russian)
17. Dragavtseva I.A., Savin I.Yu., Zagirov N.G., etc. *Resursnyi potentsial zemel' Severnogo Kavkaza dlya plodovodstva*

- [The resource potential of the lands of the North Caucasus for fruit growing]. Makhachkala, Krasnodar, 2016, 318 p. (In Russian)
18. Mukailov M.D., Aliyev H.F. Assessment of agro-climatic resources of Southern Dagestan for the development of subtropical fruit growing. *Vestnik Rossiiskoi akademii sel'skokhozyaistvennykh nauk* [Bulletin of the Russian Academy of Agricultural Sciences]. 2009, no. 3, pp. 64–65. (In Russian)
19. Kaziev M.R.A., Shakhmirzoev R.A., Kazimetova H.M., Gabibov T.G. The results of the survey of oriental persimmon orchards after abnormal frosts in Southern Dagestan. *Sadovodstvo i vinogradarstvo* [Horticulture and viticulture]. 2014, no. 1, pp. 22–26. (In Russian)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Самир А. Теймуров, Магомед-Расул А. Казиев, Абдумеджид А. Багомаев проанализировали данные, корректировали рукопись до подачи в редакцию, представили фактический материал. 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

Samir A. Teymurov, Magomed-Rasul A. Kaziev, Abdulmedjid A. Bagomaev analyzed the data, corrected the manuscript before submitting it to the editorial office and presented the factual material. 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

Самир А. Теймуров / Samir A. Teymurov <https://orcid.org/0000-0002-0336-7380>
Магомед-Расул А. Казиев / Magomed-Rasul A. Kaziev <https://orcid.org/0000-0002-6929-9034>
Абдумеджид А. Багомаев / Abdulmedjid A. Bagomaev <https://orcid.org/0009-0000-6721-3180>

Оригинальная статья / Original article

УДК 913:338.483

DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-16



Пространственная организация лечебно-оздоровительного туризма в Российско-Казахстанском трансграничном регионе

Наталья Ю. Святоха, Александр А. Чибилёв, Дмитрий А. Грудинин

Институт степи Уральского отделения Российской академии наук – обособленное структурное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Оренбургский федеральный исследовательский центр
Уральского отделения Российской академии наук, Оренбург, Россия

Контактное лицо

Наталья Ю. Святоха, кандидат географических наук, научный сотрудник, Институт степи Уральского отделения Российской академии наук – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Оренбургский федеральный исследовательский центр Уральского отделения Российской академии наук; 460040 Россия, г. Оренбург, ул. Пионерская, 11.

Тел. +79878723284

Email osugeo@yandex.ruORCID <https://orcid.org/000-0002-5707-2932>**Формат цитирования**

Святоха Н.Ю., Чибилёв А.А., Грудинин Д.А. Пространственная организация лечебно-оздоровительного туризма в Российско-Казахстанском трансграничном регионе // Юг России: экология, развитие. 2024. Т.19, N 4. С. 191-201. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-16

Получена 2 марта 2024 г.

Прошла рецензирование 8 апреля 2024 г.

Принята 15 июня 2024 г.

Резюме

Цель: проанализировать специфику пространственно-временной организации ресурсной и инфраструктурной баз лечебно-оздоровительного туризма в Российско-Казахстанском трансграничном регионе.

Проведён сравнительный анализ исторических данных, полученных из научных источников, и современной официальной статистической информации о ресурсной и инфраструктурной базе лечебно-оздоровительного туризма в Российско-Казахстанском трансграничном регионе; часть исходных данных была получена в ходе полевых исследований научного коллектива.

За анализируемый период установлено незначительное расширение сети санаторно-курортных организаций на территории Республики Казахстан; на территории приграничных российских регионов число организаций увеличилось более чем в 1,5 раза.

Анализ пространственных данных выявил диспропорции в региональном развитии курортной сферы по обе стороны от государственной границы; в ряде приграничных регионов выявлено формирование трансграничных ядер концентрации организаций курортной сферы. Определена специфика организации бальнеологического лечения в регионе: использование привозного сырья, массовое распространение «диких» лечебниц, отсутствие научного обоснования использования ресурсов.

Комплексное сочетание природных лечебных ресурсов, особенности климата и ландшафтов, наличие сети санаторно-курортных организаций формирует уникальный «терапевтический» степной ландшафт Российско-Казахстанского региона, который может стать основой для создания новых туристских маршрутов и программ, направленных на улучшение здоровья населения.

Ключевые слова

Российско-Казахстанский регион, трансграничный регион, лечебно-оздоровительный туризм, бальнеологические ресурсы.

Spatial organization of medical and health tourism in the Russia-Kazakhstan transboundary region

Natalia Yu. Svyatokha, Alexander A. Chibilev and Dmitry A. Grudinin

Steppe Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences – a separate structural unit of the Federal State Budgetary Institution of Science Orenburg Federal Research Centre, Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

Principal contact

Natalia Yu. Svyatokha, Candidate of Geographical Sciences, Researcher, Steppe Institute, Ural Branch, Russian Academy of Sciences; 11 Pioneerskaya St, Orenburg, Russia 460040.

Tel. +79878723284

Email osugeo@yandex.ru

ORCID <https://orcid.org/000-0002-5707-2932>

How to cite this article

Svyatokha N.Yu., Chibilev A.A., Grudinin D.A. Spatial organization of medical and health tourism in the Russia-Kazakhstan transboundary region. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):191-201. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-16

Received 2 March 2024

Revised 8 April 2024

Accepted 15 June 2024

Abstract

Aim. To analyze the specifics of the spatio-temporal organization of the resource and infrastructure base of medical and health tourism in the Russia-Kazakhstan transboundary region.

A comparative analysis of historical data obtained from scientific sources and modern official statistical information on the resource and infrastructure base of medical and health tourism in the Russian-Kazakhstan cross-border region was carried out; some of the initial data was obtained during field research by the research team.

During the period analysed, a slight expansion of the network of sanatoria and health resort organisations of the Republic of Kazakhstan was established, while in the Russian border regions, the number of organizations has increased more than 1.5 times.

Analysis of spatial data revealed disparities in the regional development of the resort sector on both sides of the border. In a number of border regions, the formation of transboundary concentration centres of health resort sector organisations has been revealed. The specifics of the organisation of balneological treatment in the region have been determined namely: the use of imported raw materials, the extensive spread of “wild” hospitals and the lack of scientific justification for the use of resources.

A complex combination of natural healing resources, climate and landscape features, and the presence of a network of sanatorium and resort organisations forms a unique ‘therapeutic’ steppe landscape in the Russia-Kazakhstan transboundary region, which can become the basis for the creation of new tourist routes and programmes aimed at improving the health of the population of both countries.

Key Words

Russia-Kazakhstan transboundary region, cross-border region, medical and health tourism, balneological resources.

ВВЕДЕНИЕ

Лечебно-оздоровительный туризм стабильно занимает позиции одного из самых быстроразвивающихся направлений в туристической отрасли. Этот сектор, отличающийся динамикой и креативностью, продолжает удерживать лидирующие позиции в мировом туризме, так как все больше людей по всему миру стремятся к здоровому образу жизни. Развитие лечебно-оздоровительного туризма, помимо наличия подходящих благоприятных природных предпосылок и ресурсов требует специфической и привлекательной инфраструктуры, обученного персонала, понимания целевой аудитории, специализированного маркетинга и т.д. Ещё одно специфическое свойство данного вида туризма в нашей стране заключается в источнике финансирования: значительная часть туристов совершают лечебно-оздоровительные туры за счёт программ социального обеспечения, а не за счёт собственных средств.

Пандемия COVID-19 способствовала росту спроса на услуги санаторно-курортных комплексов – организаций, максимально приближенных к сфере здравоохранения. По прогнозам специалистов рынок оздоровительного туризма удвоится в период с 2022 по 2027 гг. Темпы роста оздоровительного туризма значительно превышают темпы роста туристской индустрии в целом: ежегодный рост расходов на оздоровительный туризм составляет 36 % (для туризма в целом – 28,4 %), а ежегодный рост количества оздоровительных поездок составляет 30 % (по всей туристской индустрии – 23,8 %) [1].

В 2022 г. туристы совершили 819,4 миллиона международных и внутренних оздоровительных поездок, что значительно больше, чем в 2020 и 2021 гг. Среди этих поездок международные поездки составляют всего 12 %, в то время как на внутренние оздоровительные поездки приходится 88 % [1]. Так как внутренний оздоровительный туризм играет значительную роль в общем объёме оздоровительных поездок, актуален комплексный анализ как местных рекреационных ресурсов, востребованных в данном виде туризма, так и сложившейся инфраструктурной базы.

Истории становления и развития лечебно-оздоровительного туризма посвящены научные труды специалистов разных областей науки – экономистов, историков, социологов и др. С точки зрения географической науки акцент в исследованиях ставится на территориальный аспект, а именно на пространственную организацию ресурсов и инфраструктуры лечебно-оздоровительного туризма.

Среди зарубежных исследований, посвящённых лечебно-оздоровительному туризму, можно отметить работу коллектива учёных из Турции [2], в которой проведён библиометрический анализ научных статей, изданных в период с 1970 по 2020 гг. и индексированных в базе Web of Science. Авторы выявили 100 наиболее цитируемых статей, посвящённых лечебно-оздоровительному туризму, самой цитируемой среди которых оказалась работа Д. Коннелла «Медицинский туризм: море, солнце, песок и... хирургия» [3]. Автор рассматривает медицинский туризм как особое направление в структуре лечебно-оздоровительного туризма, которое напрямую связано с медицинским вмешательством, а результаты его более долгосрочны и ощутимы туристами. Также

развитию медицинского туризма, в развивающихся странах, посвящена работа М. и К. Букман [4]; учёные исследуют международную торговлю медицинскими услугами и её огромный экономический потенциал для развивающихся стран, а также серьёзные последствия для мирового здравоохранения. В итоговом рейтинге самых цитируемых статей лидирующие позиции занимают работы, посвящённые медицинскому туризму, что свидетельствует о высоком уровне интереса зарубежных учёных к этой отрасли лечебно-оздоровительного туризма. По общему количеству публикаций на данную тематику лидируют авторы из США и Китая.

Роль природных ресурсов в становлении и развитии лечебно-оздоровительного туризма рассмотрена в работе Е. Пессот и др. [5]; количественный анализ исследуемых в научных статьях природных ресурсов позволил авторам сделать вывод, что наиболее популярны в лечебно-оздоровительном туризме гидрологические и гидроминеральные ресурсы (природные минеральные воды, грязи, озера, реки, ручьи, водопады). Также много работ посвящено анализу таких ресурсов как лес, горы, климат; аутентичные местные продукты питания и традиционные местные лечебные средства изучены меньше.

Российские учёные также изучают различные аспекты лечебно-оздоровительного туризма, в частности много работ (например, [6]) посвящено вопросам терминологии и типологии данного вида туризма. Отдельный пласт работ составляют статьи, посвящённые истории становления и развития лечебно-оздоровительного туризма и курортного дела на территории России и СССР [7; 8].

Особый интерес представляют работы, в которых анализируются различные факторы и ресурсы, способствующие развитию лечебно-оздоровительного туризма, как России, так и стран постсоветского пространства. Учитывая размеры территории России, работы на данную тему в основном имеют региональный аспект: специалисты анализируют бальнеологические ресурсы Крыма [9], Северо-Востока России [10], Забайкалья [11] и других территорий [12]. Принимая во внимание целостность природных ландшафтов, искусственно разделённых государственной границей, а также тесные связи между соседними государствами, актуальны работы и казахстанских географов [13].

Большое количество работ (например, [14]) посвящено такому важному аспекту лечебно-оздоровительного туризма как трансграничные путешествия с медицинскими и оздоровительными целями. Данное направление особо актуально для приграничных территорий и трансграничных регионов. Для Российской Федерации самым крупным трансграничным регионом (в силу большой протяжённости этого участка государственной границы) можно рассматривать Российско-Казахстанский трансграничный регион.

Уникальное географическое положение данного региона на стыке двух частей света, Европы и Азии, с сочетанием пустынных, степных и лесостепных экосистем, способствовало формированию разнообразных рекреационных ландшафтов. В этом регионе выявлено множество минеральных источников, термальных вод, природных накоплений лечебных грязей, а также уникальных природных объектов,

которые могут быть использованы как для оздоровления и реабилитации, так и в познавательном туризме. Кроме того, благодаря своему расположению, этот регион привлекает туристов из обеих стран, способствуя развитию трансграничного туризма.

Цель данного исследования – проанализировать пространственную организацию ресурсной и инфраструктурной базы лечебно-оздоровительного туризма в Российско-Казахстанском трансграничном регионе. Интеграция ресурсной и инфраструктурной баз, а также сотрудничество между двумя странами в сфере инноваций и научных исследований, может привести к формированию конкурентоспособного продукта на мировом рынке туризма. Важность данного направления обусловлена глобальными трендами к здоровому образу жизни, сохранению природного разнообразия и устойчивому развитию территорий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве информационной базы в исследовании использовались научные источники, в частности для анализа состояния санаторно-курортного дела в СССР середины XX в. использовалась книга под ред. С.В. Курашова «Курорты СССР» [15]. Для оценки современной ситуации использовались статистические данные, полученные с официальных статистических ресурсов Российской Федерации [16] и Республики Казахстан [17]. Информация о современных санаторно-курортных организациях была получена с официального сайта «Государственный реестр курортного фонда РФ» [18] и с сайта «Реестр предприятий Республики Казахстан» [19]. Данные о месторождениях минеральной воды и лечебных грязей были получены из «Государственного кадастра месторождений и проявлений полезных ископаемых» [20] и «Государственного реестра участков недр, предоставленных в пользование, и лицензиях на пользование недрами» [21].

Пространственный геоинформационный анализ и геобработка данных выполнялись в среде ArcGis Online – облачной картографической ГИС-платформе компании ESRI. В частности, для создания карты плотности санаторно-курортных организаций в Российско-Казахстанском трансграничном регионе использовался инструмент «Подсчитать плотность» с параметром «Радиус поиска» равным 150 км. Следовательно, в выходном слое, при вычислении плотности санаториев в любом участке карты, были подсчитаны все санатории, находящиеся в пределах 150 км от заданной точки.

Для оформления карт и инфографики использовались программа QGIS версии 3.34.3 «Prizren», а также программа Microsoft Excel. В качестве базовой карты использована версия Positron [no labels] (retina) от компании CartoDB, распространяемая по свободной лицензии.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Становление сети санаторно-курортных учреждений в России обычно связывают с деятельностью Петра I [15]. Первый российский курорт, Марциальные воды, был также основан при Петре I в 1719 г. на основе железистых минеральных источников; сегодня это работающий бальнеологический и грязевой курорт в посёлке Марциальные Воды Кондопожского района Республики Карелия.

Эволюция курортной отрасли в России проходила в несколько фаз, определяемых политическими, экономическими и социальными изменениями в стране. Начальная фаза была связана с формированием военных поселений, которые способствовали развитию курортной инфраструктуры в разных регионах страны (например, развитие Соль-Илецка как курорта началось в XIX в., когда военное начальство обратило внимание на лечебные свойства соли и грязей).

С середины XIX века начинается новая фаза в развитии курортной отрасли, связанная с развитием железнодорожного транспорта и усилением связей с Западной Европой. Это привело к тому, что богатая часть русского общества стала предпочитать зарубежные курорты отечественным. Правительство приняло решение о развитии курортного дела в России и организации его на научной основе. К началу XX века всего было исследовано порядка 600 лечебных местностей, и только 36 из них функционировали как курорты [15].

Новый виток развития курортная сфера получила в 1920-х гг., когда была создана профильная структура – Главное курортное управление. В этот период сеть санаторно-курортных организаций расширяется, отдых в санаториях приобрёл массовый характер, повысилась доступность такого вида отдыха [15]. Среди курортов общегосударственного значения в 1926 году значились: Кавказские минеральные воды; курорты Крыма – Южный берег, Евпатория, Саки, Севастополь; курорты Сочинского района – Сочи, Мацеста, Красная Поляна; Анапа; курорты Одесса, Славянск и Бердянск; курорты Абхазии – Сухум и Гагры; курорты Грузии – Абас-Туман и Боржом; кумысолечебные районы – Шафрановский, Оренбургский и Боровое; замкнутые курорты – Старая Русса и Сергиевские минеральные воды [22].

В 1940 году было уже 225000 санаторных коек, а общее количество человек, получивших санаторно-курортное лечение, достигло 4 миллионов [23]. В 1960 г. в стране насчитывалось 2073 санатория [15]. По состоянию на 2022 г. в России расположены 1742 санаторно-курортные организации [16], а в Республике Казахстан – 172 организации восстановительного лечения и медицинской реабилитации [17].

Особое внимание обращает на себя тот факт, что уже в ранних комплексных трудах начала XX в. [22], посвящённых развитию курортной сферы, в качестве обособленного региона рассматривается степной климатический курортный район, включающий юго-восточные заволжские степи. Таким образом, исторически данная территория, которая в сочетании с бальнео-терапевтическими и грязевыми курортами степной и полупустынной зон образует основу курортной сферы Российско-Казахстанского трансграничного региона, характеризуется как особо ценная и требующая научного изучения.

Ранние упоминания о бальнеологических ресурсах Российско-Казахстанского региона можно встретить в работах Н.А. Бородина (1891 г.) [24], упоминавшего лечебные свойства грязи Индерского озера (Казахстан) и описавшего озеро Кара-Баспак (Казахстан); К.И. Грум-Гржимайло (1855 г.), описавшего илецкие минеральные грязи (Россия), солёное озеро Индер (Казахстан), астраханские минеральные грязи и грязи озера Эльтон (Россия), группу Камыш-Самарских

озёр (Казахстан), озеро Карасор (Казахстан), озеро Эбейты (Россия) и др. [25]; А.Н. Зарудного (1915 г.) [26], описавшего кумысолечебное заведение «Степной дар» (ныне Саратовская область России), курорт Столыпинские минеральные воды. Подробно ранние описания бальнеологических ресурсов, расположенных на территории современного Казахстана, рассмотрены в статье Р.А. Халеловой и Т.А. Терещенко [13].

Оценка современного состояния и перспектив развития курортной сферы в регионе возможна посредством анализа ряда факторов и предпосылок. Так, в качестве одной из задач исследования был осуществлён сравнительный историко-географический анализ численных показателей развития санаторно-курортного дела в Российско-Казахстанском регионе за

период с 1960 по 2022 гг. В качестве одного из параметров был выбран показатель количества санаторно-курортных организаций.

Сравнение показателей за 1960 г. (рис. 1) и за 2022 г. (рис. 2) показывает незначительное расширение сети санаторно-курортных организаций и организации восстановительного лечения и медицинской реабилитации на территории Республики Казахстан. Сеть же данных организаций в России увеличилась более чем в 1,5 раза. К регионам с самым большим количеством санаториев следует отнести Челябинскую и Самарскую области, а также Алтайский край (численность организаций на территории Алтайского края за 60 лет увеличилась практически в три раза).

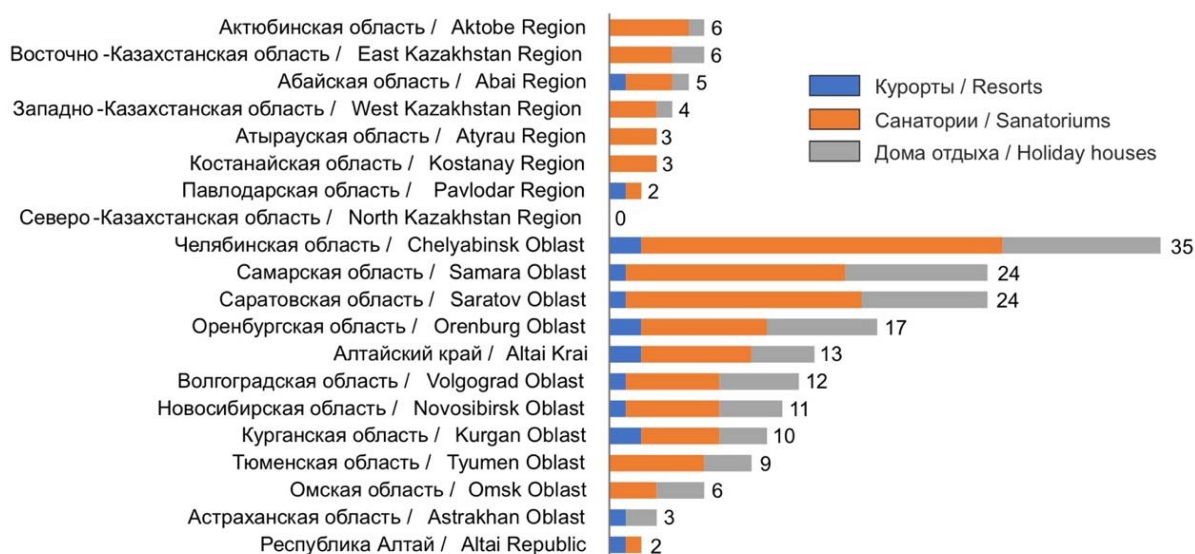


Рисунок 1. Количество санаторно-курортных организаций в приграничных регионах России и Казахстана (данные пересчитаны с учётом современного административно-территориального деления) в 1960 г. Составлено по [15]

Figure 1. Number of sanatoria and health resort organisations in the Russia-Kazakhstan transboundary region (data recalculated considering the modern administrative-territorial division) in 1960. Compiled from [15]

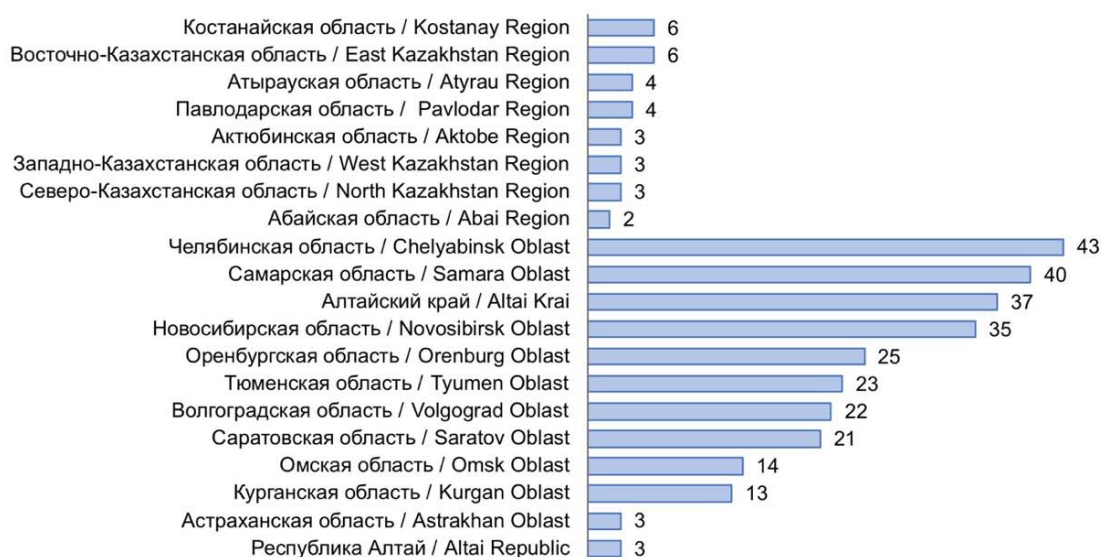


Рисунок 2. Количество санаторно-курортных организаций в приграничных регионах России и Казахстана в 2022 г. Составлено по [16; 17]

Figure 2. Number of sanatoria and health resort organizations in the Russia-Kazakhstan transboundary region in 2022. Compiled from [16; 17]

Лечебный профиль санаторных организаций в 1960-е годы существенно отличался от современных. Так, подавляющее число санаториев на территории современного Российско-Казахстанского трансграничного региона принимало больных различными формами туберкулёза. Например, из восьми санаториев Оренбургской области, расположенных вне курортов, – 7 значилось [15] как для больных туберкулёзом лёгких, костей и других форм туберкулёза, а Астраханской

области 5 из 5. Современные санаторно-курортные организации имеют более разнообразный медицинский профиль.

Данные из открытых источников [18; 19] позволили оценить пространственную организацию современных санаторно-курортных организаций Российско-Казахстанского трансграничного региона (рис. 3).

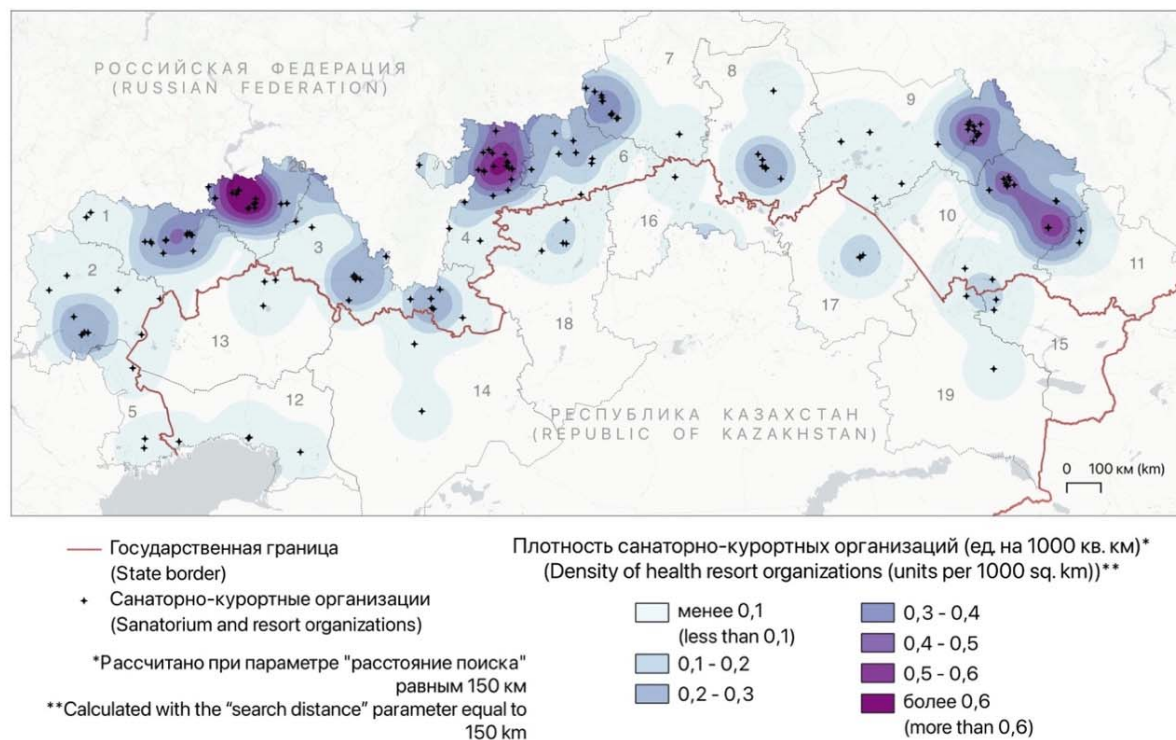


Рисунок 3. Плотность санаторно-курортных организаций в Российско-Казахстанском трансграничном регионе по состоянию на 2024 г. Рассчитано на основе данных [18; 19]

Цифрами на карте обозначены: 1 – Саратовская область, 2 – Волгоградская область, 3 – Оренбургская область, 4 – Челябинская область, 5 – Астраханская область, 6 – Курганская область, 7 – Тюменская область, 8 – Омская область, 9 – Новосибирская область, 10 – Алтайский край, 11 – Республика Алтай, 12 – Атырауская область, 13 – Западно-Казахстанская область, 14 – Актыубинская область, 15 – Восточно-Казахстанская область, 16 – Северо-Казахстанская область, 17 – Павлодарская область, 18 – Костанайская область, 19 – Абайская область, 20 – Самарская область

Figure 3. Density of sanatoria and health resort organizations in the Russia-Kazakhstan transboundary region as of 2024. Calculated based on data [18; 19]

Numbers on the map denote: 1 – Saratov Oblast, 2 – Volgograd Oblast, 3 – Orenburg Oblast, 4 – Chelyabinsk Oblast, 5 – Astrakhan Oblast, 6 – Kurgan Oblast, 7 – Tyumen Oblast, 8 – Omsk Oblast, 9 – Novosibirsk Oblast, 10 – Altai Krai, 11 – Altai Republic, 12 – Atyrau Region, 13 – West Kazakhstan Region, 14 – Aktobe Region, 15 – East Kazakhstan Region, 16 – North Kazakhstan Region, 17 – Pavlodar Region, 18 – Kostanay Region, 19 – Abai Region, 20 – Samara Oblast

Анализ данных выявил диспропорции в региональном развитии курортной сферы: с российской стороны курортных организаций, во-первых, больше, а, во-вторых, расположены они «ядрами», тяготеющими либо к областным центрам регионов, либо к бальнеологическим ресурсам. На территории Казахстана размещение данных организаций более редкое и дисперсное. Визуализация данных выявила формирование трансграничных ядер концентрации организаций курортной сферы близ государственной границы – на стыке Абайской и Восточно-Казахстанской областей Казахстана и Алтайского края России, на стыке Костанайской области Казахстана и Челябинской и Курганской областей России, а также на границе Оренбургской области России и Актыубинской области Казахстана. Трансграничные кластеры санаториев и

реабилитационных организаций как инновационная форма международного сотрудничества в сфере здравоохранения и туризма могут способствовать расширению туристского рынка, повышению качества медицинских услуг и укреплению международных отношений.

Востребованность организаций санаторно-курортного лечения оценивалась по параметру «Численность размещённых (отдохнувших) в санаторно-курортных организациях приграничных регионов России и Казахстана на 1000 чел. постоянного населения» (рис. 4), рассчитанному на основе статистических данных за 2022 г. Максимальные показатели – у Алтайского края и Тюменской области России, минимальные – у Абайской области Казахстана. В связи с этим, можно сделать вывод о том, что

санаторно-курортные организации в Алтайском крае и Тюменской области России являются наиболее востребованными среди приграничных регионов России и Казахстана. Это может быть связано с различными факторами, включая уникальные природные условия этих регионов, качество предостав-

ляемых услуг, а также политику ценообразования. С другой стороны, низкий показатель в Абайской области Казахстана может говорить о необходимости улучшения условий для развития санаторно-курортного лечения в этом регионе.

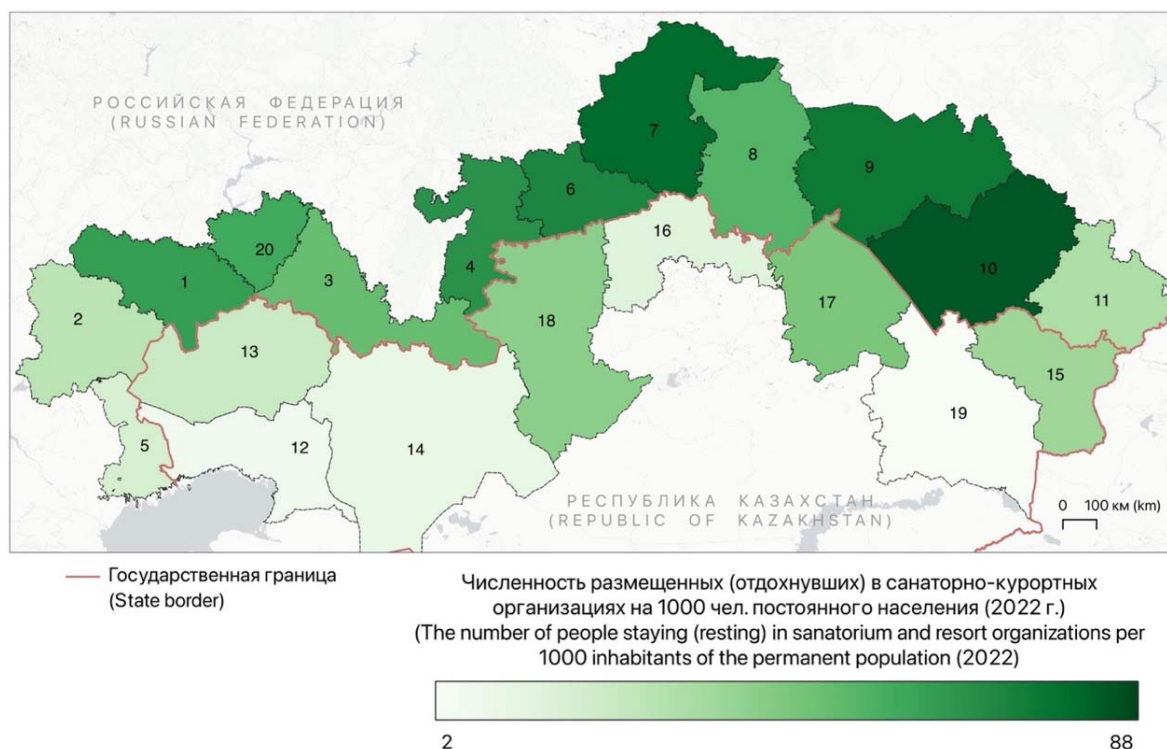


Рисунок 4. Численность размещённых (отдохнувших) в санаторно-курортных организациях приграничных регионов России и Казахстана на 1000 чел. постоянного населения (2022 г.) Рассчитано на основе данных [16; 17] Цифрами на карте обозначены: 1 – Саратовская область, 2 – Волгоградская область, 3 – Оренбургская область, 4 – Челябинская область, 5 – Астраханская область, 6 – Курганская область, 7 – Тюменская область, 8 – Омская область, 9 – Новосибирская область, 10 – Алтайский край, 11 – Республика Алтай, 12 – Атырауская область, 13 – Западно-Казахстанская область, 14 – Актыбинская область, 15 – Восточно-Казахстанская область, 16 – Северо-Казахстанская область, 17 – Павлодарская область, 18 – Костанайская область, 19 – Абайская область, 20 – Самарская область

Figure 4. Number of people accommodated in sanatoria and health resort organizations in the Russia-Kazakhstan transboundary region per 1000 people resident population (2022) Calculated based on data from [16; 17] Numbers on the map denote: 1 – Saratov Oblast, 2 – Volgograd Oblast, 3 – Orenburg Oblast, 4 – Chelyabinsk Oblast, 5 – Astrakhan Oblast, 6 – Kurgan Oblast, 7 – Tyumen Oblast, 8 – Omsk Oblast, 9 – Novosibirsk Oblast, 10 – Altai Krai, 11 – Altai Republic, 12 – Atyrau Region, 13 – West Kazakhstan Region, 14 – Aktope Region, 15 – East Kazakhstan Region, 16 – North Kazakhstan Region, 17 – Pavlodar Region, 18 – Kostanay Region, 19 – Abai Region, 20 – Samara Oblast

Несмотря на контрасты в уровне востребованности санаторно-курортных организаций, на территории приграничных регионов России и Казахстана расположено большое количество разнообразных природных лечебных (бальнеологических) ресурсов, освоение которых будет способствовать становлению курортной сферы двух государств. Под лечебными природными ресурсами понимаются минеральные воды, лечебные грязи, рапа лиманов и озёр, другие природные объекты и условия, используемые для лечения и организации отдыха, также к таким ресурсам относят климат.

Согласно официальным данным [20; 21] среди действующих лицензий на геологическое изучение, разведку и добычу лечебных грязей в российских приграничных с Казахстаном регионах числятся лицензии на освоение грязей таких озёр как Тинаки, Лечебное (Астраханская область); Эльтон (Волго-

градская область); Сабанай, Светленькое, Подборное (Челябинская область); Медвежье, Птичье, Горькое-Виктория, Горькое-Звериноголовское (Курганская область), Малый Тараскуль, Ахманка, Тулубаево, Большой Тараскуль, Ахманка (Тюменская область); Ульжай (Омская область); Карачи, Островное (Новосибирская область); Малое Яровое, Горькое, Мормышанское (Алтайский край). На части объектов не ведётся добыча, отсутствуют выданные активные лицензии, но месторождения числятся в реестре. Так, например, в Оренбургской области лечебные грязи залегают в оз. Тузлучное и оз. Высокое, в Самарской области – оз. Тепловка и оз. Молочка и др.

Среди казахстанских озёр с запасами грязей можно выделить оз. Карабатан (Атырауская область), грязи которого использует санаторий «Атырау». В Атырауской области местным населением активно используются грязи оз. Индер и других солёных озёр,

однако официальное научное обоснование использования с учётом их химического состава отсутствует. Изучение состава грязей оз. Индер и оз. Альжансор (Западно-Казахстанская область) проводилось отдельными инициативными группами учёных (например, [27]). Также известны оз. Маралды (Павлодарская область), оз. Жаман и оз. Становое (Северо-Казахстанская область), оз. Мыльное (Костанайская область) и др.

Организованные местным населением «дикие» лечебницы распространены на всей территории Российско-Казахстанского трансграничного региона. В качестве примера можно привести Соляное озеро в Атырауской области, Тузлуккольские грязи в Оренбургской области, оз. Минкесер в Северо-Казахстанской области, оз. Эбейты в Омской области, Алгабас в Актюбинской области и др.

Несмотря на богатство региона разнообразными грязями, местные санатории зачастую используют привозное сырьё. Так, например, санаторий «Волжские дали» (Саратовская область) указывает, что использует грязь озера Тамбукан (Кабардино-Балкария), санаторий «Волга» (Самарская область) – лечебные иловые грязи из Восточного бассейна Сакского месторождения (Крым). Таким образом, бальнеологические грязевые ресурсы региона изучены и освоены не в полной мере, что создаёт перспективы для расширения сети санаторно-курортных организаций.

Ресурсы минеральных вод Российско-Казахстанского региона богаты и разнообразны. Среди разведанных месторождений минеральных вод можно отметить Тинакское, Минерал (Астраханская область); Ергенинское (Волгоградская область); Терновское (Саратовская область); Сулакское (Оренбургская область); Карагайское, Увильдинское (Челябинская область); Шестаковское (Тюменская область); Карачинское (Новосибирская область); Барлык-Арасан, Рахмановские ключи (Восточно-Казахстанская область).

Сочетание таких ресурсов, расположенных в пределах Российско-Казахстанского трансграничного региона, как лечебные грязи, минеральные воды, рапа озёр и лиманов в совокупности с местными факторами (например, кумысолечение) и особенностями климата создают так называемые «терапевтические ландшафты» (по У. Геслеру [28]) степей. Такие ландшафты, при грамотном их освоении, будут способствовать комфортному отдыху, лечению и реабилитации населения, развитию рекреационной сферы трансграничья в целом.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Российско-Казахстанский трансграничный регион имеет большой потенциал для развития лечебно-оздоровительного туризма. Комплексное сочетание разнообразных природных лечебных ресурсов, особенности климата и ландшафтов, наличие сети санаторно-курортных организаций формирует уникальный «терапевтический» степной ландшафт, который может стать основой для создания новых туристических маршрутов и программ, направленных на улучшение здоровья населения.

Сеть санаторно-курортных учреждений в регионе продолжает расширяться, однако есть определенная неравномерность в их географическом распределении: с российской стороны организации

размещены более плотно, их загруженность больше, чем у казахстанских. Трансграничные кластеры санаториев и реабилитационных организаций, как инновационная форма международного сотрудничества в сфере здравоохранения и туризма, могут способствовать расширению туристского рынка, повышению качества медицинских услуг и укреплению международных отношений.

В настоящее время многие бальнеологические ресурсы региона используются населением для лечебных целей стихийно, во вне курортной обстановке, без контроля медицинского персонала. В связи с этим существует необходимость научного обоснования курортного лечения, исследование физико-химических свойств минеральных вод и грязей, а также доведение достоверной научной информации до местного населения. Однако, многие из уже изученных и разведанных лечебных местностей ещё не используются в полном объёме и составляют тот резерв, который должен учитываться при планировании строительства новых санаторно-курортных организаций.

Для формирования эффективной пространственной структуры санаторно-курортной сферы региона необходимо учесть и преодолеть ряд существующих проблем и вызовов. Одним из них является необходимость совершенствования инфраструктуры и услуг, предоставляемых туристам. Другим важным аспектом является необходимость соблюдения экологических норм и стандартов для сохранения уникальных природных ресурсов этого региона. Для освоения рекреационно-туристического потенциала трансграничного региона необходимо разработать стратегии, направленные на привлечение инвестиций и развитие международного сотрудничества.

Российскую Федерацию и Республику Казахстан связывает самая протяженная сухопутная граница, что обязывает обращать внимание на развитие приграничного сотрудничества. В связи с этим было бы целесообразным поставить вопрос о совместном использовании рекреационно-туристического потенциала приграничных, преимущественно степных регионов на заседаниях Комиссии по сотрудничеству между Советом Федерации Федерального Собрания РФ и Сенатом Парламента Республики Казахстан. Кроме того, эти вопросы целесообразно рассмотреть в рамках соглашений между Правительством Российской Федерации и Республики Казахстан по сохранению экосистем бассейнов трансграничных рек Урал и Иртыш. Это будет способствовать не только сохранению природных ресурсов, но и эффективному использованию лечебно-оздоровительного потенциала трансграничного региона.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работа выполнена в рамках гранта РФФ № 20-17-00069-П «Географические основы пространственного развития земледельческих постцелинных регионов Урала и Сибири».

ACKNOWLEDGMENT

The study was supported by a grant from the Russian Science Foundation project No. 20-17-00069, The Geographical Basis of Spatial Development in the Agricultural Post-Virgin Regions in Ural and Siberia.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. McGroarty B. Wellness Tourism Will Cross the \$1 Trillion Mark in 2024 // Global Wellness Institute. 2023. URL: <https://globalwellnessinstitute.org/global-wellness-institute-blog/2023/11/28/wellness-tourism-will-cross-the-1-trillion-mark-in-2024/> (дата обращения: 23.12.2023)
2. Ozturk N., Coban M., Ekinici R.E. A bibliometric analysis of the 100 top-cited publications in health tourism // *International Journal of Health Management and Tourism*. 2020. V. 5. P. 315–335. <https://doi.org/10.31201/ijhmt.790108>
3. Connell J. Medical tourism: Sea, sun, sand and ... surgery // *Tourism Management*. 2006. V. 27. P. 1093–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tourman.2005.11.005>
4. Bookman M., Bookman K. Medical Tourism in Developing Countries. Palgrave Macmillan New York, 2007, 249 p. <https://doi.org/10.1057/9780230605657>
5. Pessot E., Spoladore D., Zangiacomi A., Sacco M. Natural Resources in Health Tourism: A Systematic Literature Review // *Sustainability*. 2021. V. 13. Article Id: 2661. <https://doi.org/10.3390/su13052661>
6. Ветитнев А.М., Дзюбина А.В., Торгашева А.А. Лечебно-оздоровительный туризм: вопросы терминологии и типологии // *Известия Сочинского государственного университета*. 2012. N 2. С. 50–56.
7. Ефименко Н.В., Глухов А.Н. Лечебно-оздоровительный туризм в России и за рубежом с позиций курортной науки // *Курортная медицина*. 2012. N 3. С. 51–56.
8. Борисова А.В., Иерусалимский Ю.Ю. История развития санаторно-курортного дела в России // *Современные проблемы сервиса и туризма*. 2009. N 3. С. 31–34.
9. Пасынков А.А., Соцкова Л.М., Чабан В.И. Экологические проблемы сохранения и использования бальнеологических ресурсов солёных озёр Крыма // *Учёные записки Таврического национального университета имени В.И. Вернадского. Серия: География*. 2014. Т. 27. N 2. С. 97–117.
10. Глотов В.Е., Глотова Л.П. Особенности распространения бальнеологических ресурсов Северо-Востока России // *Вестник Дальневосточного отделения Российской академии наук*. 2007. N 6. С. 79–94.
11. Башкуева Е.Ю. Состояние и проблемы санаторно-курортного сегмента туристского рынка Республики Бурятия // *Карельский научный журнал*. 2015. N 3. С. 49–53.
12. Мязина Н.Г. Бальнеологические ресурсы степей Юго-Востока России // *Степи Северной Евразии : материалы VIII международного симпозиума, Оренбург, 10–13 сентября, 2018*. С. 671–674.
13. Халелова Р.А., Терещенко Т.А. Бальнеологические ресурсы Казахстана: история и современное состояние // *Вестник Тверского государственного университета. Серия: География и геоэкология*. 2023. N 3. С. 76–89. DOI: 10.26456/2226-7719-2023-3-76-89.
14. Mainil T., Van Loon F., Dinnie K., Botterill D., Platenkamp V., Meulemans H. Transnational health care: From a global terminology towards transnational health region development // *Health Policy*. 2012. V. 108(1). P. 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.healthpol.2012.08.002>
15. Курорты СССР. Под ред. С. В. Курашова. М.: Медгиз, 1962. 798 с.
16. Единая межведомственная информационно – статистическая система (ЕМИСС) // Федеральная служба государственной статистики. URL: <https://fedstat.ru/> (дата обращения: 23.12.2023)
17. Талдау. Информационно-аналитическая система Бюро национальной статистики // Бюро национальной статистики Агентства по стратегическому планированию и реформам Республики Казахстан. URL: <https://taldau.stat.gov.kz/> (дата обращения: 23.12.2023)
18. Государственный реестр курортного фонда РФ // Министерство здравоохранения Российской Федерации. URL: <https://kurort.minzdrav.gov.ru/> (дата обращения: 23.12.2023)
19. Реестр предприятий Республики Казахстан // Национальная палата предпринимателей Республики Казахстан «Атамекен». URL: <http://reestr.curs.kz/ru/branch/> (дата обращения: 23.12.2023)
20. Государственный кадастр месторождений и проявлений полезных ископаемых // Российский федеральный геологический фонд. URL: <https://www.rfgf.ru/gkm/> (дата обращения: 23.12.2023)
21. Государственный реестр участков недр, предоставленных в пользование, и лицензий на пользование недрами // Российский федеральный геологический фонд. URL: <https://rfgf.ru/ReestrLic/> (дата обращения: 23.12.2023)
22. Курорты СССР: справочные сведения для едущих на курорты СССР в сезон 1926 г. Сост. Л. Г. Гольдфайль. Москва, Гл. курортное упр. 1926. 34 с.
23. Курорты СССР. Под ред. С. В. Курашова. М.: Медгиз, 1951. 504 с.
24. Бородин Н.А. Уральское казачье войско: статистическое описание в двух томах Уральск, Урал. войск. хоз. правл. 1891. Т.1. 947 с.
25. Грум-Гржимайло К.И. Полное, систематическое, практическое описание минеральных вод, лечебных грязей и купаний в Российской империи, с присовокуплением Краткого описания известных заграничных минеральных вод и патологии хронических болезней. Ч. 1. Минеральные воды, лечебные грязи и купанья в Российской империи. Санкт-Петербург. 1855. 412 с.
26. Зарудный А.Н. Курорты и санатории России: описание 126 местностей: Минеральные воды. Морские купанья. Грязи. Кумыс. Петроград. 1915. 168 с.
27. Ахмеденов К.М., Петрищев В.П., Мухси А.С. Бальнеологическая оценка лечебных грязей солянокупольных структур Западного Казахстана // *Вопросы степеведения*. 2016. N 13. С. 12–17.
28. Gesler W.M. Therapeutic landscapes: Medical issues in light of the new cultural geography // *Social Science & Medicine*. 1992. V. 34(7). P. 735–746. [https://doi.org/10.1016/0277-9536\(92\)90360-3](https://doi.org/10.1016/0277-9536(92)90360-3)

REFERENCES

1. McGroarty B. Wellness Tourism Will Cross the \$1 Trillion Mark in 2024. Available at: <https://globalwellnessinstitute.org/global-wellness-institute-blog/2023/11/28/wellness-tourism-will-cross-the-1-trillion-mark-in-2024> (accessed: 23.12.2023)
2. Ozturk N., Coban M., Ekinici R.E. A bibliometric analysis of the 100 top-cited publications in health tourism. *International Journal of Health Management and Tourism*, 2020, vol. 5, pp. 315–335. <https://doi.org/10.31201/ijhmt.790108>
3. Connell J. Medical tourism: Sea, sun, sand and ... surgery. *Tourism Management*, 2006, vol. 27, pp. 1093–1100. <https://doi.org/10.1016/j.tourman.2005.11.005>

4. Bookman M., Bookman K. Medical Tourism in Developing Countries. Palgrave Macmillan New York, 2007, 249 p. <https://doi.org/10.1057/9780230605657>
5. Pessot E., Spoladore D., Zangiacomi A., Sacco M. Natural Resources in Health Tourism: A Systematic Literature Review. *Sustainability*, 2021, vol. 13, article id: 2661. <https://doi.org/10.3390/su13052661>
6. Vetitnev A.M., Dzyubina A.V., Torgasheva A.A. Medical and health tourism: issues of terminology and typology. *Izvestiya Sochinskogo gosudarstvennogo universiteta* [News of Sochi State University]. 2012, no. 2, pp. 50–56. (In Russian)
7. Efimenko N.V., Glukhov A.N. Medical and health tourism in Russia and abroad from the perspective of resort science. *Kurortnaya meditsina* [Resort Medicine]. 2012, no. 3, pp. 51–56. (In Russian)
8. Borisova A.V., Ierusalimskii Yu.Yu. History of the development of sanatorium and resort business in Russia. *Sovremennyye problemy servisa i turizma* [Modern problems of service and tourism]. 2009, no. 3, pp. 31–34. (In Russian)
9. Pasyukov A.A., Sotskova L.M., Chaban V.I. Environmental problems of conservation and use of balneological resources of salt lakes of Crimea. *Uchenye zapiski Tavricheskogo natsional'nogo universiteta imeni V.I. Vernadskogo. Seriya: Geografiya*. [Scientific notes of the Tauride National University named after V.I. Vernadsky. Series: Geography]. 2014, vol. 27, no. 2, pp. 97–117. (In Russian)
10. Glotov V.E., Glotova L.P. Features of the distribution of balneological resources in the North-East of Russia. *Vestnik Dal'nevostochnogo otdeleniya Rossiiskoi akademii nauk* [Bulletin of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences]. 2007, no. 6, pp. 79–94. (In Russian)
11. Bashkueva E.Yu. State and problems of the sanatorium-resort segment of the tourist market of the Republic of Buryatia. *Karel'skii nauchnyi zhurnal* [Karelian scientific journal]. 2015, no. 3, pp. 49–53. (In Russian)
12. Myazina N.G. Bal'neologicheskie resursy stepei Yugo-Vostoka Rossii [Balneological resources of the steppes of the South-East of Russia]. *Stepi Severnoi Evrazii : materialy VIII mezhdunarodnogo simpoziuma, Orenburg, 10-13 sentyabrya 2018* [Steppes of Northern Eurasia: materials of the VIII international symposium, Orenburg, 10-13 September 2018]. Orenburg, 2018, pp. 671–674. (In Russian)
13. Khalelova R.A., Tereshchenko T.A. Balneological resources of Kazakhstan: history and current state. *Bulletin of Tver State University. Series: Geography and geoecology*, 2023, no. 3, pp. 76–89. (In Russian) <https://doi.org/10.26456/2226-7719-2023-3-76-89>
14. Mainil T., Van Loon F., Dinnie K., Botterill D., Platenkamp V., Meulemans H. Transnational health care: From a global terminology towards transnational health region development. *Health Policy*, 2012, vol. 108(1), pp. 37–44. <https://doi.org/10.1016/j.healthpol.2012.08.002>
15. Kurashov S.V., ed. *Kurorty SSSR* [Resorts of the USSR]. Moscow, Medgiz Publ., 1962, 798 p. (In Russian)
16. *Edinaya mezhvedomstvennaya informatsionno – statisticheskaya sistema (EMISS)* [Unified Interdepartmental Information and Statistical System (EMISS)]. Federal State Statistics Service. Available at: <https://fedstat.ru/> (accessed: 23.12.2023)
17. *Taldau. Informatsionno-analiticheskaya sistema Byuro natsional'noi statistiki* [Taldau. Information and analytical system of the Bureau of National Statistics]. Bureau of National Statistics of the Agency for Strategic Planning and Reforms of the Republic of Kazakhstan. Available at: <https://taldau.stat.gov.kz/> (accessed: 23.12.2023)
18. *Gosudarstvennyi reestr kurortnogo fonda RF* [State register of the resort fund of the Russian Federation]. Ministry of Health of the Russian Federation. Available at: <https://kurort.minzdrav.gov.ru/> (accessed: 23.12.2023)
19. *Reestr predpriyatii Respubliki Kazakhstan* [Register of enterprises of the Republic of Kazakhstan]. National Chamber of Entrepreneurs of the Republic of Kazakhstan “Atameken”. Available at: <http://reestr.curs.kz/ru/branch/> (accessed: 23.12.2023)
20. *Gosudarstvennyi kadastr mestorozhdenii i proyavlenii poleznykh iskopaemykh* [State cadastre of mineral deposits and occurrences]. Russian Federal Geological Fund. Available at: <https://www.rfgf.ru/gkm/> (accessed: 23.12.2023)
21. *Gosudarstvennyi reestr uchastkov nedr, predostavlenykh v pol'zovanie, i litsenzii na pol'zovanie nedrami* [State register of subsoil plots granted for use and licenses for subsoil use]. Russian Federal Geological Fund. Available at: <https://rfgf.ru/ReestrLic/> (accessed: 23.12.2023)
22. Goldfeil L.G. *Kurorty SSSR: spravochnye svedeniya dlya edushchikh na kurorty SSSR v sezon 1926 g.* [Resorts of the USSR: reference information for those traveling to the resorts of the USSR during the 1926 season]. Moscow, 1926, 34 p. (In Russian)
23. Kurashov S.V. ed. *Kurorty SSSR* [Resorts of the USSR]. Moscow, Medgiz Publ., 1951, 504 p. (In Russian)
24. Borodin N.A. *Ural'skoe kazach'e voisko: statisticheskoe opisanie v dvukh tomakh* [Ural Cossack Army: statistical description in two volumes]. Uralsk, Ural. voisk. khoz. pravl. Publ., 1891, vol. 1, 947 p. (In Russian)
25. Grum-Grzhimailo K.I. *Polnoe, sistemicheskoe, prakticheskoe opisanie mineral'nykh vod, lechebnykh gryazei i kupanii v Rossiiskoi imperii, s prisovokupleniem Kratkogo opisaniiya izvestnykh zagranichnykh mineral'nykh vod i patologii khronicheskikh boleznei* [A complete, systematic, practical description of mineral waters, therapeutic mud and bathing in the Russian Empire, with the addition of a Brief description of famous foreign mineral waters and the pathology of chronic diseases]. In: *Mineral'nye vody, lechebnye gryazi i kupan'ya v Rossiiskoi imperii* [Mineral waters, therapeutic mud and bathing in the Russian Empire]. Saint Petersburg, 1855, part 1, 412 p. (In Russian)
26. Zarudnyi A.N. *Kurorty i sanatorii Rossii: opisanie 126 mestnostei: Mineral'nye vody. Morskoe kupan'ya. Gryazi. Kumys* [Resorts and sanatoriums of Russia: description of 126 localities: Mineralnye Vody. Sea bathing. Mud. Kumis]. Petrograd, 1915, 168 p. (In Russian)
27. Akhmedenov K.M., Petrishchev V.P., Mukhsi A.S. Bal'neologicheskaya otsenka lechebnykh gryazei solyanokupol'nykh struktur Zapadnogo Kazakhstana. *Voprosy stepevedeniya* [Questions of steppe studies]. 2016, no. 13, pp. 12–17. (In Russian)
28. Gesler W.M. Therapeutic landscapes: Medical issues in light of the new cultural geography. *Social Science & Medicine*, 1992, vol. 34(7), pp. 735–746. [https://doi.org/10.1016/0277-9536\(92\)90360-3](https://doi.org/10.1016/0277-9536(92)90360-3)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Наталья Ю. Святоха обработала статистические и пространственные данные, составила картосхемы и инфографики. Александр А. Чибилёв вел научное руководство исследованием, составил план работы, корректировал материалы. Дмитрий А. Грудинин составил исторический обзор, обработал данные полевых исследований. 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

Natalia Yu. Svyatokha processed statistical and spatial data, drew up maps and infographics. Alexander A. Chibilev undertook scientific management of the research, drawing up a work plan and correcting materials. Dmitry A. Grudinin undertook an historical review and processed field research 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

Наталья Ю. Святоха / Natalia Yu. Svyatokha <https://orcid.org/000-0002-5707-2932>

Александр А. Чибилёв / Alexander A. Chibilev <http://orcid.org/0000-0002-6214-1437>

Дмитрий А. Грудинин / Dmitry A. Grudinin <https://orcid.org/0000-0003-2833-948X>

Оригинальная статья / Original article
УДК 340
DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-17



Пропаганда экологических знаний как условие формирования экологической культуры

Галина Н. Комкова, Екатерина Н. Тогузаева, Мария С. Карамышева

Саратовский национальный исследовательский государственный университет имени Н.Г. Чернышевского, Саратов, Россия

Контактное лицо

Екатерина Н. Тогузаева, кандидат юридических наук, доцент, зав.кафедрой гражданского права и процесса, Саратовский государственный университет им.Н.Г. Чернышевского; 410012 Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, 83.
Тел. +79297742929
Email belana1@yandex.ru
ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4462-677X>

Формат цитирования

Комкова Г.Н., Тогузаева Е.Н., Карамышева М.С. Пропаганда экологических знаний как условие формирования экологической культуры // Юг России: экология, развитие. 2024. Т. 19, N 4. С. 202-210. DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-17

Получена 2 июня 2024 г.

Прошла рецензирование 26 августа 2024 г.

Принята 15 октября 2024 г.

Резюме

Цель – изучить значение пропаганды экологических знаний, выявить ее роль в формировании экологической культуры в современном российском обществе, проанализировать основные проблемы регулирования процесса формирования экологической культуры как новой социальной необходимости.

Для достижения цели использовались методы анализа научной литературы, нормативно-правовых актов и правоприменительной практики, использовался теоретический системный анализ, сравнительно-правовой метод, общенаучные методы.

Государству и негосударственному сектору надлежит принимать меры по воспитанию у граждан ответственного экологического поведения путем пропаганды экологической культуры, внедрения экологического образования, формирования специальной эколого-ориентированной модели потребления. Процесс формирования экологической культуры незаслуженно минимизирован исключительно до воспитательных и просветительских целей, в правовом поле имеются пробелы регулирования экологического образования и переподготовки кадров.

Значимость формирования экологической культуры в контексте новых приоритетов государственной политики не вызывает сомнения. Следует обратить внимание на стимулирование правомерного, социально-активного поведения в сфере формирования экологической культуры, как новой социальной необходимости. Расширение адресата экологического просвещения, исключение декларативности норм экологического законодательства в отношении обучения специалистов в области обеспечения экологической безопасности, решение вопроса об унификации требований, предъявляемых к руководителям организаций и специалистам в области охраны окружающей среды и экологической безопасности на уровне федерального закона видится необходимыми условиями. Действующим инструментом повышения экологических знаний населения и формирования высокого уровня экологической культуры должна стать пропаганда, нашедшая отражение в правовом поле.

Ключевые слова

Пропаганда, экологические знания, экологическое обучение, экологическая культура.

Promotion of environmental knowledge as a condition for the formation of ecological culture

Galina N. Komkova, Ekaterina N. Toguzaeva and Maria S. Karamysheva

N.G. Chernyshevsky Saratov National Research State University, Saratov, Russia

Principal contact

Ekaterina N. Toguzaeva, Candidate of Legal Sciences, Associate Professor, Head, Department of Civil Law and Procedure, N.G. Chernyshevsky Saratov State University; 83 Astrakhanskaya St, Saratov, Russia 410012.

Tel. +79297742929

Email belana1@yandex.ru

ORCID <https://orcid.org/0000-0003-4462-677X>

How to cite this article

Komkova G.N., Toguzaeva E.N., Karamysheva M.S. Promotion of environmental knowledge as a condition for the formation of ecological culture. *South of Russia: ecology, development*. 2024; 19(4):202-210. (In Russ.) DOI: 10.18470/1992-1098-2024-4-17

Received 2 June 2024

Revised 26 August 2024

Accepted 15 October 2024

Abstract

Aim. To study the importance of promoting environmental knowledge, to identify its role in the formation of environmental culture in modern Russian society and to analyse the main problems of regulating the process of formation of environmental culture as a new social necessity.

In order to achieve the goal, scientific literature, regulations and law enforcement practice, theoretical system analysis, comparative legal method and general scientific methods were used.

The state and non-state sector should take measures to educate citizens in responsible environmental behavior by promoting environmental culture, introducing environmental education and forming a special environmentally-oriented consumption model. Undeservedly, the process of forming an environmental culture is restricted exclusively to educational and educational purposes and, as a consequence there are gaps in the legal framework for regulating environmental education and the retraining of personnel.

The significance of the formation of an environmental culture in the context of new public policy priorities is beyond doubt. Attention should be paid to stimulating lawful, socially active behavior in the sphere of formation of environmental culture as a new social necessity. The expansion environmental education, the elimination of the declarative nature of environmental legislation regarding the training of specialists in the field of ensuring environmental safety, and the resolution of the issue of unifying requirements for heads of organizations and specialists in the field of environmental protection and environmental safety at the level of federal law are seen as necessary conditions. Propaganda reflected in the legal domain, should become an effective tool for increasing the environmental knowledge of the population and the creation of a high level of environmental culture.

Key Words

Propaganda, environmental knowledge, environmental education, environmental culture.

ВВЕДЕНИЕ

Россия как современное демократическое и социальное государство позиционирует себя в качестве страны, заботящейся об обеспечении экологической безопасности, значимости сохранения окружающей среды, причем формирование экологической культуры населения, эколого-правовое просвещение, прежде всего молодежи, играет в данном процессе значимую роль. В ныне действующей Конституции РФ поощряется деятельность, способствующая экологическому благополучию населения (ст.41), провозглашается право на благоприятную окружающую среду и достоверную информацию о ее состоянии (ст.42), закреплена обязанность каждого сохранять природу и окружающую среду, бережно относиться к природным богатствам (ст.58).

С 2020 года к исключительному ведению Российской Федерации относится установление основ федеральной политики и федеральные программы в области экологического развития РФ (ст.71 пункт «е»), в совместном ведении РФ и субъектов РФ находится охрана окружающей среды и обеспечение экологической безопасности (пункт «д» ст.72). Поправки, внесенные в Конституцию Российской Федерации в 2020 году впервые наделили Правительство РФ полномочиями по созданию условий для развития системы экологического образования граждан, воспитания экологической культуры (ст.114, ч.1 п.е.б). Помимо Конституции РФ нормативное регулирование различных аспектов охраны окружающей среды осуществлено во множестве нормативных актов, среди которых есть как общие законы, такие как ФЗ «Об охране окружающей среды», так и отдельное природоресурсное законодательство (напр., Лесной кодекс РФ, Земельный кодекс РФ, Водный кодекс РФ, закон о рыболовстве и др.), большой комплекс законодательства об отходах, об экологическом мониторинге, экологическом аудите и др.

Отдельным блоком стоят документы концептуально-стратегического планирования, это акты программного содержания:

- Экологическая доктрина РФ, утвержденная распоряжением Правительства РФ от 31 августа 2002 г.;
- Основы государственной политики в области экологического развития Российской Федерации на период до 2030 года;
- Стратегия экологической безопасности Российской Федерации до 2025 года.

Отличительной особенностью всех этих документов, является то, что они не только учитывают вектор развития современного законодательства об охране окружающей среды, практические механизмы, но и настоятельно подчеркивают значимость развития экологической культуры для российского общества и особенно ее формирования у молодежи. Сравнение действующего законодательства с законодательством 50–60 годов прошлого столетия демонстрирует смену прежнего курса активного освоения земель и ресурсов, когда подчеркивалось богатство ресурсов СССР и их неисчерпаемость, на уверенное ресурсосбережение.

Сложности встраиваемости экологических знаний в российское общество объективны, они часто отторгаются как не особо удобные для человека.

Исследуя причины правового регулирования в данной сфере, считаем, что следует обратить внимание на ст.58 Конституции РФ, в которой закреплена юридическая обязанность каждого жителя России сохранять природу и окружающую среду, бережно относиться к природным богатствам. Представляется, что в этой норме заложены основы формирования экологической культуры личности. Однако развитие данной обязывающей нормы в отраслевом законодательстве должно проходить в большей степени не через перечень обязанностей, а через нормы, поддерживающие реализацию законного интереса. Очевидно, что без присутствия правового регулирования в уголовно-правовой и административно-правовой сфере не обойтись, однако совершенно другую функцию в данном случае выполняют поощрительные нормы. Важно, что поощрительные нормы направлены даже не просто на стимулирование правомерного поведения, а призваны «пробудить» именно социально активное поведение, которое можно считать наивысшим уровнем правомерного поведения. Как верно отметил профессор А.В. Малько, при помощи поощрений достигаются такие общественно значимые цели, достичь которые иными юридическими средствами не представляется возможным [1. С.208]. Как раз такой целью, на наш взгляд, можно считать формирование высокого уровня экологической культуры отдельной личности и общества в целом, который достигается путем проведения обширной работы по экологическому просвещению, поскольку принятием очередного закона, даже самого удачного с точки зрения юридической техники, указанная проблема не решится при отсутствии в обществе должного уровня экологической культуры и экологической грамотности. Государству и негосударственному сектору надлежит принимать меры по воспитанию у молодежи ответственного экологического поведения путем пропаганды экологической культуры, внедрения экологического образования, формирования специальной эколого-ориентированной модели потребления, в последнем важно подключение комплекса средств пропаганды, разновекторной и разнонаправленной (так к примеру, уместно даже говорить и об эффективности маркетинговой пропаганды с вхождением в информационное пространство молодежи для формирования стойких представлений об освоении новых природных ресурсов для будущих поколений [2. С.121]).

Воспитание ответственного экологического поведения, пропаганда экоэффективности в совокупности с мерами поощрения, с ориентиром на выполнение эколого-социальных целей и задач станет одним из инструментов достижения поставленной цели в комплексе с мерами по экологическому информированию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалами для проведения настоящего исследования послужили труды отечественных ученых в области формирования экологической культуры, экологического просвещения, а также нормативно-правовые акты федерального и регионального уровня, в том числе ведомственные акты, изучались на предмет отображения в них обязанности органов публичной

власти вести работу по пропаганде с целью формирования экологической культуры населения и на предмет закрепления отдельных видов пропаганды. В ходе научного исследования применялись такие методы, как диалектический подход к познанию предмета исследования, описательный метод, логико-формальный метод, метод сравнения и обобщения информации. При описании региональных подходов к унификации термина «экологическая культура» применялся сравнительно-правовой метод и метод анализа.

ПОЛУЧЕННЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Считаем, что проблема российского общества в том, что в настоящее время процесс формирования экологической культуры незаслуженно минимизирован исключительно до воспитательных и просветительских целей, однако в данной деятельности важно увидеть не только очевидные связи, но и неочевидные, что подчеркнет необходимость комплексного подхода с воздействием на все компоненты:

- нормативный (регулирование на законодательном уровне значимости формирования экологической культуры, поскольку зачастую общественная опасность экологических правонарушений в обществе недооценивается. Проработанность нормативного компонента важна и с точки зрения юридической техники и такого важного качества нормы права, как ее исполнимость. В научной литературе отмечается, что современное законодательство не отличается тщательной проработкой механизма финансирования экологических проектов в регионах, а также недостаточно урегулированы вопросы контроля за реализацией этапов программ и проектов и не в полную силу используется потенциал заинтересованности бизнеса в реализации экологических программ [3. С.200]);

- ценностный (или мотивационный, здесь более выгоден антропоцентристский подход с уклоном на значимость и важность для самого человека и повышение качества его жизни);

- деятельностный (напр., эковолонтерство и экодобровольчество активно развивается в молодежной среде. Специалистами по исследованию региональной экологической криминологии уже не единожды подчеркивалось значение формирования экологического сознания и культуры в системе противодействия экологической преступности в современное время развития цифровых технологий, таким целям отвечает проведение пропаганды основ экологической безопасности, привлекая новые технологии из цифрового мира - экологические краудсорсинговые проекты, сетевые сообщества, виртуальные гражданские площадки как антипод офлайн-(традиционного) гражданского участия [4. С.121]);

- познавательный (распространение экологических знаний, образовательный компонент).

При этом деятельность по воспитанию экологической культуры среди молодежи будет эффективна только в том случае, если она будет носить комплексный, системный характер. В научной литературе подчеркивается, что повышение экологической культуры должно быть рассчитано на многие десятилетия, чтобы давать ощутимые результаты и обеспечить надлежащее отношение граждан к экологии [5], В.Н. Власенко верно отмечает разрозненный, декларативный характер

правового регулирования отношений по формированию экологического образования и воспитанию экологической культуры в связи с тем, что долгое время экологические проблемы не являлись приоритетными для власти [6. С.23-24]. Такая деятельность должна осуществляться непрерывно при условии единства приоритетов общества и государства, что как раз прослеживается в поправках Конституции РФ 2020 года. Кроме того, в свете появившихся изменений в главном законе страны экологическую культуру сейчас следует рассматривать как новую ценность, которая поднялась на уровень социальной необходимости. В новой статье 67.1 Конституции РФ акцентируется внимание на важности воспитания патриотизма как приоритетного направления для российского государства, чего сделать невозможно без воспитания уважения и любви к родному краю со школьной скамьи, что является одним из самых прямых проявлений патриотизма.

В 1996 году не называя экологическую культуру как правовую категорию, тем не менее Указом Президента Российской Федерации от 1 апреля 1996 г. № 440 «О концепции перехода Российской Федерации к устойчивому развитию» были предусмотрены ряд важнейших задач и предпосылок, которые способствовали в дальнейшем как нормативному развитию данного понятия, так и становлению его как явления, среди таких задач — существенная экологизация процесса социально-экономического развития, создание правовой основы перехода к устойчивому развитию и формирование эффективной системы пропаганды идей устойчивого развития.

В 2001 году были предприняты попытки принять Федеральный закон «Об экологической культуре» [7], однако законопроект так и не перешел в статус закона, а в 2009 году был отклонен Государственной Думой Федерального Собрания РФ. Текст данного законопроекта содержал определение «экологической культуры», в котором, на наш взгляд, весьма выгодно подчеркивалась преемственность формирования последней в общественном сознании и поведении людей на протяжении жизни и деятельности поколений, а экологическое образование и просвещение определялись как основа экологической культуры. Законопроект также разграничивал полномочия органов власти по управлению в области экологической культуры.

Несмотря на то, что на федеральном уровне подобного закона, закрепляющего дефиницию «экологической культуры», так и не появилось, тем не менее регионы активно поддерживали данную инициативу, и во многих субъектах РФ были приняты специальные региональные законы. Большинство региональных законодателей пошли по пути регулирования в одном акте экологической культуры, экологического просвещения и образования, что не лишено логики, включив все эти категории в название соответствующего закона большей части субъектов РФ (напр. Калининградская область, Костромская область, Алтайский край, Забайкальский край, Новгородская область, Приморский край, Воронежская область, Республика Дагестан и др.).

Отдельная группа субъектов из названия закона исключила экологическое просвещение, оставив только экологическое образование и экологическую культуру (напр., по такому пути пошли Кемеровская область, Томская область, Саратовская область и ряд

других субъектов), несмотря на то, что в тексте своих актов все же оставили регулирование экологического просвещения, вопросов и полномочий, с ним связанных.

Другая группа регионов наоборот из названия закона исключили образование, оставив только экологическое просвещение и экологическую культуру (напр. Курганская область). Небольшая часть субъектов РФ, отказавшись от регулирования на уровне закона, пошли по пути принятия Концепций по формированию экологической культуры населения субъекта (Архангельская область, Волгоградская область, Челябинская область).

Обратим внимание на определение «экологической культуры», которое предлагают региональные законотворческие органы. Анализ действующих региональных актов показал, что в некоторые региональные акты было заимствовано определение экологической культуры из вышеупомянутого законопроекта (напр., в Томской области). В оставшихся нормативное развитие дефиниция «экологическое культура» получила в основном через:

- совокупность экологического сознания и экологического поведения (Краснодарский край, Ханты-Мансийский автономный округ, Курганская область, Республика Алтай, Краснодарский край и др.);
- формируемый опыт жизни и деятельности человека в его взаимодействии с окружающей средой (Архангельская область);
- систему социальных отношений, моральных ценностей, норм и способов взаимодействия человека и общества с природной средой (Владимирская область);
- систему социальных отношений, моральных ценностей, норм и способов взаимодействия человека и общества с окружающей средой (Иркутск, Кострома).

Конструкции далеко не всех региональных определений «экологической культуры» представляются удачными, так, например, определение, содержащееся в законе Костромской области от 12 июля 2006 года № 60-4-ЗКО «Об экологическом образовании и просвещении, формировании экологической культуры в Костромской области», звучит следующим образом: «экологическая культура - система социальных отношений, моральных ценностей, норм и способов взаимодействия человека, общества с окружающей средой», что, на наш взгляд, не отражает истинной цели экологической культуры. Отмеченные в определении способы взаимодействия человека, общества с окружающей средой бывают разрушающими и явно непопадающими в рамки понимания экологической культуры. В свою очередь неинформативность определения вносит неясность в законодательство и затрудняет правоприменение.

Следует согласиться с подходом, обозначенным в Концепции по формированию экологической культуры населения Челябинской области до 2025 года (утвержденной постановлением Правительства Челябинской области от 20 февраля 2013 года №23-П), в которой отмечается, что процесс экологизации культуры возможен по двум

направлениям. Первое направление связано с индивидуальным образованием, воспитанием и другими формами воздействия на членов общества как личностей. Второе направление связано с необходимостью изменять в той или иной степени все сферы жизни общества: экономическую, социальную, политическую, духовную. Такой подход представляется верным, поскольку было бы ошибочным понимать возможность повышения экологической культуры только через повышение уровня экологической просвещенности граждан, оставляя за пределами исследования вопросы экопроизводства и всей хозяйственной деятельности, социально-ответственного предпринимательства, системы экологического менеджмента и др.

В контексте такого пристального внимания к экологическим проблемам приобретает особую значимость пропаганда экологических знаний среди молодежи и деятельность, направленная на формирование эколого-правовой культуры граждан и экологического правосознания.

Следует отметить, что сегодня в Российской Федерации отсутствует комплексный, централизованный подход к экологическому просвещению и распространению экологической культуры среди населения. В 1995 г. была предпринята попытка разработки федеральной целевой программы «Экологическое образование населения России» на период до 2000 г. Программа включала в себя подходы развития экологического просвещения, в том числе в образовательных учреждениях, в вопросах профессиональной переподготовки и повышения квалификации руководящих работников и специалистов предприятий, учреждений и органов управления. Однако данная программа так и не была реализована [8]. На недостаток эколого-просветительских программ в вузах обращает внимание ряд современных исследователей [9. С.90].

Кроме того, в Российской Федерации в настоящий момент отсутствует специализированный орган, функции которого непосредственно были бы связаны с экологическим просвещением. Однако, важно, что попытки создания такого органа были предприняты на уровне субъектов РФ. Так, обращает на себя внимание положительный опыт Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Здесь была создана и воплощена в жизнь региональная концепция непрерывного экологического образования, создана межведомственная комиссия по экологическому образованию населения Ханты-Мансийского автономного округа – Югры. Согласно п. 2.2 постановления Губернатора Ханты-Мансийского Автономного округа – Югры от 11.12.2014 г. №138 О внесении изменений в постановление Губернатора Ханты-Мансийского автономного округа – Югры от 2 сентября 2002 года № 157 «О межведомственной комиссии по экологическому образованию населения Ханты-Мансийского автономного округа – Югры» основными целями деятельности комиссии является обеспечение реализации программных мероприятий в области общего и профессионального образования, просвещения и формирования экологической культуры населения автономного округа, а также организация методической помощи образовательным организациям и общественным объединениям в области экологического образования,

просвещения и формирования экологической культуры населения автономного округа. В качестве позитивного примера стоит отметить создание Правительством Москвы Координационного общественного совета по вопросам экологического образования, просвещения и пропаганды и Центра экологического образования, просвещения и пропаганды. Целью их создания является активизация процесса разрешения вопросов, возникающих в системе экологического образования в г. Москва, а также усиление взаимодействия государственных и общественных организаций по вопросам экологического просвещения. Приведенные примеры следует рассматривать в качестве положительного опыта деятельности субъектов РФ в вопросе систематизации аспектов экологического образования и просвещения, тем более что в настоящий момент, в Российской Федерации экологическое просвещение в большей степени осуществляется на основе разрозненных экологических практик, каждая из которых преследует собственные цели и задачи, претворяемых в жизнь организациями различной правовой формы. Так, в 2022 г. Российским обществом «Знание» был подготовлен перечень эколого-просветительских практик и форм поддержки данных практик [10]. Необходимо упомянуть некоторые из них:

1. Программа «Экостанции России», реализуемая Федеральным государственным бюджетным образовательным учреждением дополнительного образования «Федеральный центр дополнительного образования и организации отдыха и оздоровления детей», направленная на создание образовательной практико-ориентированной среды, обеспечивающей формирование у детей и молодежи любви и ответственного отношения к окружающей природе.

2. Программа «Зеленая школа», реализуемая Всероссийской общественной организацией Алтайское региональное объединение волонтеров-экологов «Делай», нацеленная на просвещение обучающихся образовательных учреждений и их педагогов относительно аспектов правильного обращения с отходами, популяризация раздельного сбора ТКО.

3. Программа «Арктический волонтер» выполняемая автономной некоммерческой организацией Экспертный центр «Проектный офис развития Арктики (ПОРА)», направленная на поддержку инициатив, стимулированию общественной активности жителей арктических регионов (граждан России, достигших 18 лет, проживающих в Мурманской области, Норильске и на Таймыре) для решения общих задач в области экологии и помощи при чрезвычайных ситуациях.

4. Школа Эко-Скиллс, проект, реализуемый Неправительственным экологическим фондом им. В.И. Вернадского, направленный на формирование у обучающихся общеобразовательных учреждений знаний и навыков в области экологической безопасности и охраны окружающей среды.

Анализ данных проектов позволяет обнаружить, что каждый из них охватывает лишь конкретную аудиторию и тематический круг вопросов, что не способствует расширению контингента, что в отношении которого реализуются вышеупомянутые мероприятия по экологическому просвещению.

Отсутствие систематизации в вопросах экологического просвещения также подтверждается тем, что сегодня нет универсальных программ по экологическому обучению для лиц, которые в силу выполняемых ими трудовых функций должны обладать наиболее высоким уровнем экологических знаний. Это особенно актуально для руководителей организаций и специалистов в области охраны окружающей среды и экологической безопасности. В соответствии с ч. 1 ст. 73 Федерального закона от 10.01.2002 г. № 7-ФЗ «Об охране окружающей среды» указанные лица должны иметь соответствующую подготовку в области охраны окружающей среды и экологической безопасности. Однако, здесь возникает вопрос: «Какой объем экологических знаний должен быть усвоен в ходе прохождения такой подготовки и когда подобная подготовка может быть признана надлежащей?»

Данный вопрос актуален в связи с тем, что сегодня в нормативно-правовых актах РФ отсутствует четкий перечень лиц, обязанных проходить подобную подготовку, отсутствует законодательно закрепленный перечень должностей, а также объем подобной подготовки в часах.

Последний момент особенно актуален для вопроса нормативной регламентации требований к обучению специалистов в области обеспечения экологической безопасности. Ранее действующий Приказ Ростехнадзора от 20.11.2007 № 793 «О подготовке и аттестации руководителей и специалистов организаций в области обеспечения экологической безопасности», устанавливал временной интервал подготовки специалистов по программе «Обеспечение экологической безопасности руководителями и специалистами общехозяйственных систем управления», который должен был составлять 72 часа. Однако, в настоящий момент продолжительность освоения программы вышеуказанными лицами по вопросам обеспечения экологической безопасности нормативно не установлена.

Кроме того, программа такого обучения разрабатывается на основании Профессионального стандарта «Специалист по обеспечению экологической безопасности (в промышленности)», утвержденного Приказом Министерства труда и социальной защиты РФ № 569н от 07.09.2020 г. «Об утверждении профессионального стандарта "Специалист по экологической безопасности (в промышленности)". Данный профессиональный стандарт устанавливает рекомендуемый срок повышения квалификации – не реже одного раза в 5 лет. Здесь стоит обратить внимание на то, что срок повышения квалификации носит именно рекомендательный характер и не связывается с какими-либо объективными обстоятельствами, при возникновении которых, было бы необходимо проходить указанные курсы повышения квалификации чаще, например, изменение производственного процесса в организации, влияющего на состояние окружающей среды и экологическую обстановку в целом.

Указанный пример не является единичным, так в 2020 году были утверждены приказ Министерства труда и социальной защиты РФ от 27 октября 2020 г. № 751н «Об утверждении профессионального стандарта «Работник в области обращения с отходами», в соответствии с вышеупомянутым документом возможно прохождение повышения квалификации

таким работником не реже одного раза в три года. Указанный срок также является рекомендательным.

Таким образом, сегодня обнаруживается декларативность норм экологического законодательства в отношении обучения специалистов в области обеспечения экологической безопасности. Вопрос унификации требований, предъявляемых к руководителям организаций и специалистам в области охраны окружающей среды и экологической безопасности, должен быть разрешен на уровне федерального закона.

Поскольку настоящее исследование носит правовой характер, нами был проведен анализ действующего законодательства на предмет закрепления различных видов пропаганды, встречающихся в нормативно-правовых актах и имеющих целью обеспечение сохранности окружающей среды, стимулирование бережного природопользования и т.п. Опираясь на изученные нами нормативные материалы, можно выделить различные виды пропаганды в исследуемой сфере. Данные виды носят не сугубо теоретический характер, а непосредственным образом закреплены в правовом поле (в различного уровня нормативных актах) как действующие инструменты повышения экологических знаний населения и формирования высокого уровня экологической культуры:

- пропаганда экологических знаний;
- пропаганда экологической культуры;
- пропаганда бережного отношения к природной среде;
- пропаганда здорового образа жизни;
- популяризация и пропаганда ботанических и экологических знаний;
- популяризация и пропаганда биоэкологических знаний;
- пропаганда экологической ценности редких и находящихся под угрозой исчезновения видов животных, растений и грибов (в целях формирования заинтересованности общества в их сохранении);
- пропаганда знаний в области охраны окружающей среды, обеспечения экологической безопасности и сохранения биологического разнообразия (в контексте системы всеобщего непрерывного экологического воспитания и образования);
- пропаганда потребления биоразлагаемой тары и упаковки;
- пропаганда и популяризация лесных профессий и пропаганда охотничьих хозяйств (с учетом интересов управления конкретных популяций животных);
- пропаганда бережного сохранения и использования лесных ресурсов;
- пропаганда знаний в области обеспечения пожарной безопасности;
- пропаганда традиционных знаний, обрядов и обычаев, основанных на уважительном отношении к конкретному виду животных (напр., к снежному барсу среди народов Алтае-Саянского региона);
- пропаганда энергосбережения и повышения энергетической эффективности.

Как видно из приведенного перечня, в Российской Федерации уделяется достаточное внимание правовому регулированию различных видов пропаганды, закрепляя как можно больше разновидностей узконаправленной пропаганды исключительно под заявленную проблематику. Это как раз тот случай, когда законодатель умышленно вводит

эти отношения в сферу правового регулирования для того, чтобы подчеркнуть их актуальность и значимость, а также для обеспечения выполнения обязанностей по каждому конкретному виду пропаганды, не ограничиваясь только лишь общей пропагандой экологических знаний.

ВЫВОДЫ

1. В современных условиях развития российского общества следует вернуться к обсуждению законопроекта «Об экологической культуре», актуализировав его положения в соответствии с настоящими запросами общества и актуальной повесткой дня, далее в системное соответствие с вновь принятым законом привести региональное законодательство об экологической культуре, максимально унифицировав в регионах понимание термина «экологическая культура». Тем более, что с внесением в 2021 году изменений в Федеральный закон «Об охране окружающей среды» в виде долгожданного легального определения информации о состоянии окружающей среды (экологической информации) все предпосылки для этого сложились.
2. Необходимо обратить внимание на значимость формирования экологической культуры молодежи в контексте новых приоритетов государственной политики, обозначенных в конституционных поправках 2020 года положениях, в частности, в рамках патриотического воспитания в том числе.
3. Максимально задействовать в регулировании воспитания экологической культуры молодежи меры поощрительного характера, как наиболее эффективные в обеспечении законного интереса граждан, основанные на личной заинтересованности, добровольном характере поведения, выгоды последствий.
4. Эффективное правовое регулирование множества видов пропаганды, имеющих цель сформировать экологические знания у населения, должно найти действенный механизм реализации путем конкретизации ответственных лиц за выполнение действий по пропаганде каждой разновидности, а также путем увеличения поощрительных мер с конкретизацией их содержательной части. Необходимо более четко сформулировать основания поощрения, желаемый результат с учетом особенностей восприятия субъектами, на кого рассчитана поощрительная мера (школьники, студенты, пенсионеры и др.), с последующим контролем донесения соответствующей информации о системе поощрительных мер до адресата. Особенно такой механизм должен быть тщательно проработан на муниципальном уровне с уклоном на экологическую проблематику конкретной местности.
5. В отдельных регионах, где экологическая повестка стоит очень остро, следует задуматься о создании специализированного органа, ответственного за экологическое просвещение, пропаганду и содействие экологической информированности широких слоев населения, такая положительная практика уже имеется, например, Правительством Москвы создан Координационный общественный совет по вопросам экологического образования, просвещения и пропаганды.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-28-00386, <https://rscf.ru/project/24-28-00386/>.

ACKNOWLEDGMENT

The research was supported by the Russian Science Foundation grant No. 24-28-00386, <https://rscf.ru/project/24-28-00386/>.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Малько А.В. Льготная и поощрительная политика. СПб.: Юридический центр Пресс, 2004. 231 с.
2. Мелихов В.В., Медведева Л.Н., Фролова М.В. Экологический императив в развитии национальной экономики: повышение потенциала микроводорослей // Юг России: экология, развитие. 2020. N 15(3). С. 117–131. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-117-131>
3. 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. N 17(3). С. 197–207. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-3-197-207>
4. Зиядова Д.З., Диева М.Г., Гусейнов А.Э., Гусейнова Н.О. Роль региональной экологической криминологии в эпоху цифровых технологий // Юг России: экология, развитие. 2023. N 18(2). С. 175–182. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-2-175-182>
5. Баскакова С.И. Экологическое просвещение граждан // Российская юстиция. 2011. N 12. С. 65–68.
6. Власенко В.Н. О перспективах реализации конституционного полномочия Правительства Российской Федерации по созданию условий для развития системы экологического образования и воспитания экологической культуры // Экологическое право. 2021. N 1. С. 23–27. <https://doi.org/10.18572/1812-3775-2021-1-23-27>
7. Паспорт проекта Федерального закона N 90060840-3 "Об экологической культуре" (внесен депутатами Государственной Думы ФС РФ В.А. Грачевым, С.М. Ахметхановым, Р.С. Бакиевым, А.Н. Грешневиковым, В.Д. Кадочниковым, А.Н. Косариковым, Р.И. Нигматулиным, В.В. Оленьевым, О.Н. Смолиным, А.Н. Томовым) (снят с рассмотрения) // Система обеспечения законодательной деятельности Государственной Думы РФ. URL: <https://sozd.duma.gov.ru/bill/90060840-3?ysclid=lsdjh4sqe0199574755> (дата обращения 23.03.2024)
8. Захлебный А.Н., Дзятковская Е.Н., Ермаков Д.С. История и перспективы развития системы непрерывного экологического образования (к 50-летию научного совета по экологическому образованию Российской Академии образования) // Непрерывное образование XXI век. 2020. N 4(32). С. 22–36. <https://doi.org/10.15393/j5.art.2020.634>
9. Кичерова М.Н., Киров Д.Н., Шелемеха К.С. На пути к межвузовским кампусам: зелёное декларирование и реальные экологические практики студенческой молодежи // Высшее образование в России. 2023. Т. 32. N 11. С. 77–94. <https://doi.org/10.31992/0869-3617-2023-32-11-77-94>
10. Сборник эколого-просветительских практик и форм поддержки данных практик // URL: https://mboush2.ru/wp-content/uploads/2023/01/Сборник-эколого-просветительских-практик-pdf.io_.pdf

[content/uploads/2023/01/Сборник-эколого-просветительских-практик-pdf.io_.pdf](https://mboush2.ru/wp-content/uploads/2023/01/Сборник-эколого-просветительских-практик-pdf.io_.pdf)

REFERENCES

1. Mal'ko A.V. *L'gotnaya i pooshchritel'naya politika* [Preferential and incentive policies]. SPb., Yuridicheskii tsentr Press., 2004, 231 p. (In Russian)
2. Melikhov V.V., Medvedeva L.N., Frolova M.V. Ecological imperative in the development of the national economy: increasing the potential of microalgae. *South of Russia: ecology, development*, 2020, no. 15(3), pp. 117–131. (In Russian) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2020-3-117-131>
3. Gadzhiev N.G., Konovalenko S.A., Trofimov M.N., Rozhkova N.V., Saipullaev A.M. Modern green course of Russia: problems and prospects for implementation. *South of Russia: ecology, development*, 2022, no. 17(3), pp. 197–207. (In Russian) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2022-3-197-207>
4. Ziyadova D.Z., Dieva M.G., Guseinov A.E., Guseinova N.O. The role of regional environmental criminology in the era of digital technologies. *South of Russia: ecology, development*, 2023, no. 18(2), pp. 175–182. (In Russian) <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2023-2-175-182>
5. Baskakova S.I. Environmental education of citizens. *Rossiiskaya yustitsiya* [Russian justice]. 2011, no. 12, pp. 65–68. (In Russian)
6. Vlasenko V.N. On the prospects for the implementation of the constitutional authority of the Government of the Russian Federation to create conditions for the development of a system of environmental education and upbringing of environmental culture. *Environmental law*, 2021, no.1, pp. 23–27. (In Russian) <https://doi.org/10.18572/1812-3775-2021-1-23-27>
7. *Pasport proekta Federal'nogo zakona N 90060840-3 "Ob ehkologicheskoi kul'ture" (vnesen deputatami Gosudarstvennoi Dumy FS RF V.A. Grachevym, S.M. Akhmetkhanovym, R.S. Bakievym, A.N. Greshnevikovym, V.D. Kadochnikovym, A.N. Kosarikovym, R.I. Nigmatuliny, V.V. Olen'evym, O.N. Smolinym, A.N. Tomovym) (snyat s rassmotreniya)* [Passport of the draft Federal Law N. 90060840-3 "On Ecological Culture"]. Available at: URL: <https://sozd.duma.gov.ru/bill/90060840-3?ysclid=lsdjh4sqe0199574755> (accessed 23.03.2024)
8. Zakhlebnyi A.N., Dzyatkovskaya E.N., Ermakov D.S. History and prospects for the development of the system of continuous environmental education (to the 50th anniversary of the scientific council on environmental education of the Russian Academy of Education). *Continuing education XXI century*, 2020, no. 4(32), pp. 22–36. (In Russian) <https://doi.org/10.15393/j5.art.2020.634>
9. Kicherova M.N., Kirov D.N., Shelemekha K.S. On the way to interuniversity campuses: green declaration and real environmental practices of student youth. *Higher education in Russia*, 2023, vol. 32, no. 11. pp. 77–94 (In Russian) <https://doi.org/10.31992/0869-3617-2023-32-11-77-94>
10. *Sbornik ehkologo-prosvetitel'skikh praktik i form podderzhki dannykh praktik* [Collection of environmental-educational practices and forms of support for these practices]. Available from: // URL: https://mboush2.ru/wp-content/uploads/2023/01/Sbornik-ekologo-prosvetitel'skih-praktik-pdf.io_.pdf (accessed 23.03.2024)

КРИТЕРИИ АВТОРСТВА

Галина Н. Комкова подготовила концепцию и дизайн исследования, проанализировала специфику правового регулирования обязанностей экологического просвещения. Екатерина Н. Тогузаева собрала и обработала материалы по вопросам видовых характеристик экологической пропаганды, проанализировала региональное законодательство, выполнила окончательную редакцию статьи, составила библиографический список. Мария С. Карамышева обработала материалы по вопросам правового регулирования переподготовки кадров в сфере экологического просвещения и экологической подготовки, проанализировала правовые проблемы. 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

Galina N. Komkova conceived and designed the study, and analysed the specifics of legal regulation of the obligation of environmental education. Ekaterina N. Toguzayeva collected and processed materials on the specific characteristics of environmental propaganda, analysed regional legislation, undertook final editing of the article and compiled a bibliographic list. Maria S. Karamysheva processed materials on the legal regulation of personnel retraining in the field of environmental education and environmental training and analysed legal problems. 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

Галина Н. Комкова / Galina N. Komkova <https://orcid.org/0000-0002-2572-2443>

Екатерина Н. Тогузаева / Ekaterina N. Toguzayeva <https://orcid.org/0000-0003-4462-677X>

Мария С. Карамышева / Maria S. Karamysheva <https://orcid.org/0000-0002-3707-2636>

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций.
Свидетельство о регистрации: серия ПИ № ФС77-77994 от 03.03.2020 г.

Учредитель (соучредители) журнала:

ООО Издательский Дом «КАМЕРТОН»
ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет»

Издатель:

ФГБОУ ВО «Дагестанский государственный университет»
Адрес издателя: 367000, Россия, г. Махачкала, ул. М. Ярагского, 59е

Адрес редакции: 367000, Россия, г. Махачкала, ул. Дахадаева, 21,
Институт экологии и устойчивого развития ДГУ,
Email dagecolog@mail.ru, моб. тел. +79285375323

Главный редактор

Шестопалов Александр Михайлович, доктор биологических наук, профессор

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

С ПРАВИЛАМИ ДЛЯ АВТОРОВ НАУЧНОГО ЖУРНАЛА «ЮГ РОССИИ: ЭКОЛОГИЯ, РАЗВИТИЕ»
можете ознакомиться на сайте <http://ecodag.elpub.ru>

Founders of journal:

The limited liability company Publishing House «Kamerton»
Dagestan State University

Publisher:

Dagestan State University
367000, Russia, Makhachkala, 59e M. Yaragskogo str.,

Editorial address: 367001, Russia, Makhachkala, 21 Dakhadaeva st.
Email dagecolog@mail.ru, tel. +79285375323

Editor-in-Chief

Alexander M. Shestopalov, Doctor of Biological Sciences, Professor

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

Подписные индексы в каталоге «Газеты и журналы» Агентства «Роспечать»:
36814 (полугодовой) и 81220 (годовой).
Цена свободная.

Перепечатка без разрешения редакции запрещена, ссылки на журнал при цитировании обязательны.
Оригинал-макет подготовлен в Институте экологии и устойчивого развития ДГУ.

Подписано в печать 30.12.2024 г.
Объем 211 стр. Тираж 100. Заказ № 71
Формат 70х90%. Печать офсетная.
Бумага офсетная № 1.
Тиражировано в типографии издательства ДГУ
по адресу: г. Махачкала, ул. М. Ярагского, 59е