

Научный журнал

Основан в 2005 г.

Зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
ПИ № ФС77-61025 от 5 марта 2015 г.

Учредитель:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение
высшего образования
«Тверской государственный университет»

Редакционная коллегия серии:

д-р биол. наук, проф. А.В. Зиновьев (*глав. редактор*);
д-р биол. наук, проф. А.Я. Рыжов;
действительный член РАН, д-р мед. наук, проф. В.М. Баранов;
д-р биол. наук, проф. А.Н. Панкрушина; д-р биол. наук В.И. Николаев;
д-р биол. наук, проф. М.Б. Петрова; д-р биол. наук, проф. Л.В. Алексеева;
д-р биол. наук Н.П. Александрова; д-р мед. наук, проф. Н.Н. Слюсарь;
д-р биол. наук, проф. Г.М. Зубарева; д-р биол. наук А.Д. Потёмкин;
д-р биол. наук, проф. Л.В. Маловичко; д-р биол. наук, проф. А.А. Нотов;
д-р биол. наук А.Ф. Мейсурова; д-р биол. наук, проф. М.С. Игнатов;
д-р биол. наук Ю.К. Виноградова; канд. биол. наук, доц. Л.В. Петухова;
д-р мед. наук проф. И.И. Макарова; канд. биол. наук, доц. А.А. Емельянова;
д-р биол. наук, доц. В.В. Ивановский (Беларусь); канд. биол. наук, доц. Н.Е. Николаева;
канд. биол. наук, проф. С.М. Дементьева;
канд. биол. наук, доц. С.А. Иванова (*отв. секретарь*);
канд. физ.-мат. наук, доц. В.Е. Домбровская;
канд. биол. наук Д.И. Игнатъев (*техн. редактор*)

Адрес редакции:

Россия, 17002, г. Тверь, пр-т Чайковского, д. 70, каб. 201
Тел.: +7 (4822) 32-06-80

*Все права защищены. Никакая часть этого издания
не может быть репродуцирована без письменного разрешения издателя.*

© Тверской государственный
университет, 2024

Scientific Journal

Founded in 2005

Registered by the Federal Service for Supervision of Communications,
Information Technology and Mass Media
PI № ФС77-6125 of March 5, 2015

Translated Title:

Herald of Tver State University. Series: Biology and Ecology

Founder:

Federal State Budget Educational Institution
of Higher Education
«Tver State University»

Editorial Board of the Series:

D.Sc. in Biology, prof. A.V. Zinoviev (*editor-in-chief*);
D.Sc. in Biology, prof. A.Ya. Ryzhov;
Corresponding Member of RAMS, Dr. of Medical Sciences, prof. V.M. Baranov;
D.Sc. in Biology, prof. A.N. Pankrushina; D.Sc. in Biology, prof. V.I. Nikolaev;
D.Sc. in Biology, prof. M.B. Petrova; D.Sc. in Biology, prof. L.V. Alekseeva;
D.Sc. in Biology N.P. Aleksandrova; Dr. of Medical Sciences, prof. N.N. Slusar;
D.Sc. in Biology, prof. G.M. Zubareva; D.Sc. in Biology A.D. Potemkin;
D.Sc. in Biology, prof., L.V. Malovichko, D.Sc. in Biology, prof. A.A. Notov;
D.Sc. in Biology, assoc. prof. A.F. Meysurova; D.Sc. in Biology, prof. M.S. Ignatov;
D.Sc. in Biology, prof. A.E. Rodionova; D.Sc. in Biology Yu.K. Vinogradova;
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. L.V. Petukhova; Dr. of Medical Sciences, prof. I.I. Makarova;
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. A.A. Emelyanova;
D.Sc. in Biology, assoc. prof. V.V. Ivanovsky (Belarus);
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. N.E. Nikolaeva;
Cand.Sc. in Biology, prof. S.M. Dementyeva;
Cand.Sc. in Biology, assoc. prof. S.A. Ivanova (*executive secretary*);
Cand. of Physical and Technical Sciences, assoc. prof. V.E. Dombrovskaya;
Cand.Sc. in Biology D.I. Ignatiev (*technical editor*)

Editorial Office:

Office 201, 70, Chaikovsky prospekt, Tver, 170002, Russia
Tel.: +7 (4822) 32-06-80

*All rights reserved. No part of this publication
may be reproduced without the written permission of the publisher.*

© Tver State University, 2024

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ

С.А. Моисеев

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И МОДИФИКАЦИИ СТРУКТУРЫ
МЫШЕЧНЫХ СИНЕРГИЙ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ЛОКОМОЦИЙ.....7

М.Н. Петушков, А.А. Ткачева

ОСОБЕННОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СПЕРМОГРАММЫ У МУЖЧИН
С АУТОИММУННЫМ ФАКТОРОМ БЕСПЛОДИЯ.....16

Ю.А. Алешина, О. Н. Павлова, Ю.В. Мякишева, А.И. Дудина

АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПСИХОЭМОЦИОНАЛЬНОЙ СФЕРЫ СТУДЕНТОВ
В УСЛОВИЯХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ
АДАПТАЦИИ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ВУЗОВСКОГО ОБУЧЕНИЯ
К ДИСТАНЦИОННОЙ ФОРМЕ.....25

Ю.Г. Солонин

ФИЗИОЛОГИЯ – ЧЕЛОВЕКУ ТРУДА (ИСТОРИЯ ВОПРОСА).....36

БИОХИМИЯ

И.И. Тузова, А.Н. Панкрушина, Н.О. Горшкова

ИЗУЧЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ СОБАК
ПРИ ПИРОПЛАЗМОЗЕ.....45

ЗООЛОГИЯ

С.Л. Сандакова, Д.К. Куксина, О.В. Дандаа

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЯДРА СИНАНТРОПНОЙ
ПОПУЛЯЦИИ ПТИЦ В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ, В ТОМ ЧИСЛЕ
МОНГОЛИИ.....54

И.В. Степанкова, К.А. Африн, В.Р. Саитов, Р.А. Иволга, А.А. Кидов

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, РОСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ
(*RANA TEMPORARIA*, AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE) В ПОПУЛЯЦИЯХ
ГОРОДА МОСКВЫ71

Л.В. Маловичко, С.В. Бакка, Н.Ю. Киселева, Ю.В. Литвинов

ДЯТЛЫ КАК СОЗДАТЕЛИ ГНЕЗДОВОГО ФОНДА ДЛЯ ДРУГИХ ПТИЦ-
ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ
ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СТЕПНОГО И ЛЕСОСТЕПНОГО СТАВРОПОЛЬЯ.....83

А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, Е.А. Виноградова, Т.Ю. Козлов,

С.С. Емельянов

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ УЯЗВИМЫХ
ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ОБИТАЮЩИХ
НА ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: КОЖАНОК СЕВЕРНЫЙ
(*EPTESICUS NILSSONII* KEYSERLING, BLASIUS, 1839).....97

БОТАНИКА

- И.Л. Крахмалева, О.И. Молканова, Ю.К. Виноградова*
ИЗМЕНЕНИЕ МИКРОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ УСТЬИЧНОГО
АППАРАТА ВИДОВ РОДА АКТИНИДИЯ (*ACTINIDIA ARGUTA*,
A. KOLOMIKTA, *A. POLYGAMA*) ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ
IN VITRO И АДАПТАЦИИ *EX VITRO*123
- Е.А. Беляков, О.А. Лебедева*
К БИОМОРФОЛОГИИ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *PETASITES HYBRIDUS*
(*ASTERACEAE*).....137
- И.Б. Кучеров, А.В. Разумовская, Е.И. Копеина, Н.С. Ликсакова, К.В. Щукина*
МОЛИНИЕВЫЕ ЛУГА И ПУСТОШИ НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПРЕДЕЛЕ
АРЕАЛА В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ.....153

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

- А.А. Колонтаева, У.Н. Спирина*
УСТОЙЧИВОСТЬ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА *NYNOLMIELLA OBTUSIFOLIA*
К ВОЗДЕЙСТВИЮ ДИОКСИДА АЗОТА.....189
- Е.В. Уличкина, У.Н. Спирина*
ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ХИМИЧЕСКИЙ
СОСТАВ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ.....200
- Е.К. Парамонова, В.П. Цветков, С.А. Михеев, И.В. Цветков*
ИНДЕКСЫ РЕГУЛЯРНОСТИ И НЕРЕГУЛЯРНОСТИ РАСШИРЕННОГО
КВАНТОВОГО ФАЗОВОГО ПРОСТРАНСТВА МГНОВЕННОГО
СЕРДЕЧНОГО РИТМА КАК МАРКЕРЫ СОСТОЯНИЯ
СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ.....209

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

- А.А. Нотов, А.Ф. Мейсурова, В.А. Нотов, С.А. Иванова*
САМОЕ ТРУДНОЕ – ВОЗМОЖНО
(К 90-ЛЕТИЮ ВЛАДИМИРА ИВАНОВИЧА ФЕРТИКОВА).....224

CONTENT

PHYSIOLOGY

- S.A. Moiseev*
PATTERNS OF FORMATION AND MODIFICATION OF THE STRUCTURE
OF MUSCLE SYNERGIES IN VARIOUS CONDITIONS OF LOCOMOTION.....7
- M.N. Petushkov, A.A. Tkacheva*
PECULIARITIES OF SPERMOGRAM PARAMETERS IN MEN
WITH AUTOIMMUNE FACTOR INFERTILITY.....16
- Yu.A. Aleshina, O.N. Pavlova, Yu.V. Myakisheva, A.I. Dudina*
ANALYSIS OF PHYSIOLOGICAL AND PSYCHOPHYSIOLOGICAL ADAPTATION
OF STUDENTS IN THE CONTEXT OF THE TRANSITION OF UNIVERSITY
EDUCATION TO DISTANCE LEARNING.....25
- Iu.G. Solonin*
PHYSIOLOGY – TO THE WORKER (HISTORY OF THE QUESTION).....36

BIOCHEMISTRY

- I.I. Tuzova, A.N. Pancrushina, N.O. Gorshkova*
STUDY OF BIOCHEMICAL PARAMETERS OF BLOOD IN DOGS
WITH PYROPLASMOSIS.....45

ZOOLOGY

- S.L. Sandakova, D.K. Kuksina, O.V. Dandaa*
COMPARATIVE ANALYSIS OF THE POPULATION OF THE SYNANTHROPIC
BIRD POPULATION CORE IN THE ASIAN PART OF RUSSIA, INCLUDING
MONGOLIA.....54
- I.V. Stepankova, K.A. Afrin, V.R. Saitov, R.A. Ivolga, A.A. Kidov*
AGE STRUCTURE, GROWTH AND FERTILITY OF THE COMMON FROG
(*RANA TEMPORARIA*, AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE) IN THE MOSCOW
POPULATIONS.....71
- L.V. Malovichko, S.V. Bakka, N.Yu. Kiseleva, Yu.V. Litvinov*
WOODPECKERS AS NEST SITES PROVIDERS FOR OTHER CAVITY-NESTING
BIRDS UNDER ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF STEPPE
AND FOREST-STEPPE ZONES IN THE STAVROPOL REGION.....83
- A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko, A.S. Volkova, E.A. Vinogradova, T.Yu. Kozlov,
S.S. Emelyanov*
DISTRIBUTION, NUMBER, BIOLOGY AND ECOLOGY OF VULNERABLE SPECIES
OF CHIROPTERANS (CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), INHABITING
THE TVER REGION: NORTHERN BAT (*EPTESICUS NILSSONII* (KEYSERLING,
BLASIUS, 1839).....97

BOTANY

- I.L. Krakhmaleva, O.I. Molkanova, Yu.K. Vinogradova*
VARIABILITY IN MICROMETRIC FEATURES OF THE STOMATAL APPARATUS
OF *ACTINIDIA* SPECIES (*ACTINIDIA ARGUTA*, *A. KOLOMIKTA*, *A. POLYGAMA*)
DURING *IN VITRO* CULTIVATION AND *EX VITRO* ADAPTATION.....123
- E.A. Belyakov, O.A. Lebedeva*
ISSUES OF *PETASITES HYBRIDUS* (ASTERACEAE) BIOMORPHOLOGY
OF THE SHOOT SYSTEM.....137
- I.B. Kucherov, A.V. Razumovskaya, E.I. Kopeina, N.S. Liksakova, K.V. Shchukina*
MOLINIA MEADOWS AND HEATHS AT THE NORTH-EASTERN LIMITS
OF THEIR DISTRIBUTION IN EUROPEAN RUSSIA.....153

INTERDISCIPLINARY STUDIES

- A.A. Kolontaeva, U.N. Spirina*
THE RESISTANCE OF THE CHEMICAL COMPOSITION OF *NYHOLMIELLA*
OBTUSIFOLIA TO THE INFLUENCE OF NITROGEN DIOXIDE.....189
- E.V. Ulichkina, U.N. Spirina*
THE EFFECT OF ATMOSPHERIC POLLUTION ON THE CHEMICAL
COMPOSITION OF CULTIVATED MEDICINAL PLANTS.....200
- E.K. Paramonova, V.P. Tsvetkov, S.A. Mikheev, I.V. Tsvetkov*
REGULARITY AND IRREGULARITY INDICES OF THE EXPANDED QUANTUM
PHASE SPACE OF THE INSTANT HEART RATE AS MARKERS
OF THE STATE OF THE CARDIOVASCULAR SYSTEM.....209

ANNIVERSARIES AND DATES

- A.A. Notov, A.F. Meysurova, V.A. Notov, S.A. Ivanova*
THE MOST DIFFICULT THING MAY BECOME POSSIBLE
(FOR THE 90TH ANNIVERSARY OF VLADIMIR IVANOVICH FERTIKOV).....224

ФИЗИОЛОГИЯ

УДК УДК 612.763+612.743
DOI: 10.26456/vtbio340

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ И МОДИФИКАЦИИ СТРУКТУРЫ МЫШЕЧНЫХ СИНЕРГИЙ В РАЗЛИЧНЫХ УСЛОВИЯХ ЛОКОМОЦИЙ*

С.А. Моисеев

¹Великолукская государственная академия физической культуры и спорта,
Великие Луки

Изучали особенности пространственно-временной структуры мышечных синергий при разбеге, беге по прямой и виражу с максимальной скоростью, а также при медленном беге по прямой. Синергии извлекали с применением факторного анализа по методу главных компонент. Установлено изменение степени вовлечения скелетных мышц в структуру всех выявленных синергий, затрагивающее, преимущественно, мышцы бедра. В управлении структурой цикла бегового шага в разных условиях оказываются задействованы одни и те же мышечные модули пространственная структура которых модифицируется при изменении условий реализации локомоций.

Ключевые слова: мышечные синергии, локомоция, факторный анализ, межмышечное взаимодействие.

Введение. Известно, что управление локомоциями человека может быть реализовано с применением механизма образования синергий, т.е. такой организации, при которой элементы управляемой системы образуют модули меньшей размерности, активируемые единым управляющим сигналом (Cheung, 2009; d'Avella, 2016). Структура таких образований может быть описана понятиями весовых коэффициентов и коэффициентов активации, получаемых при факторизации матриц, включающих различные характеристики моторного выхода движений, в том числе локомоций (Tresch, 2005; Kim, 2020). Управление мышечными синергиями при локомоторной активности может осуществляться на спинальном уровне с участием центральных генераторов паттернов. В этом случае синергия реализуется как моторная программа, определяющая попеременную активацию мышц флексоров и экстензоров в структуре цикла шага

* Финансирование осуществлено в рамках плановой работы ФГБОУ ВО «Великолукская государственная академия физической культуры и спорта»

(Latash, 2021). Однако, почти всегда при рассмотрении локомоций наблюдается некоторая вариативность параметров синергий и выяснение ее природы является фундаментальной задачей физиологии движений. В работе предполагалось выяснить, являются ли сформированные синергии пластичными, способными модифицироваться в разных условиях локомоторной активности, или же они реализуются как запрограммированный процесс, имеющий ограничения в отношении количества используемых элементов двигательной системы и их временной организации. В связи с этим цель работы заключалась в изучении пространственной и временной структуры синергий, организованных на мышечном уровне, в условиях бега с разной интенсивностью и с изменением его направления.

Методика. В исследованиях приняли участие 12 спортсменов в возрасте от 21 до 24 лет, специализирующихся в беге на короткие дистанции. Все эксперименты проведены с соблюдением требований и принципов биомедицинской этики, сформулированными в Хельсинской декларации 1964 г., и одобрены локальным биоэтическим комитетом. Каждый участник представил добровольное письменное информированное согласие на участие в исследованиях.

Моделировали следующие условия локомоторной активности: разбег, медленный бег, бег с максимальной скоростью при движении по прямой и виражу. В каждом экспериментальном условии обрабатывали 10 полных циклов шага в пяти попытках, выполняемых последовательно каждым испытуемым с интервалом отдыха 5 минут между ними. Исследования проводились в специализированном зале для занятий легкой атлетикой Великолукской государственной академии физической культуры и спорта.

Во время бега регистрировали электромиограммы (ЭМГ) шестнадцати билатеральных поверхностных мышц верхних и нижних конечностей: камбаловидной (SOL), передней большеберцовой (TA), прямой бедра (BF), двуглавой бедра (RF), медиальной широкой бедра (VM), латеральной широкой бедра (VL), передних пучков дельтовидной (DELTP), задних пучков дельтовидной (DELTA). ЭМГ регистрировали при помощи 16-и канального биомонитора ME6000 (Финляндия). Синхронно осуществляли 3D-видеозахват движений антропометрических точек нижних конечностей: вертельной, верхнеберцовой, нижеберцовой, конечной, применяли систему Qualisys (Швеция). Частота дискретизации ЭМГ составляла 2000 Гц, а видеоряда – 500 Гц. Полученные вариационные ряды ЭМГ и координаты названных точек экспортировали в систему Statistica 10.0 (США), где формировали матрицу исходных данных, включающую динамические вариационные ряды ЭМГ 16 скелетных мышц и антропометрических точек для 10 полных циклов бегового шага в

каждом экспериментальном условии для каждого испытуемого. Разложение матриц выполняли с помощью факторного анализа по методу главных компонент.

В системе Statistica формировали матрицу исходных данных (X), размерностью ($I \times J$), где I – число отсчетов (мгновенных измерений), а J – число независимых переменных. Переменными являлись вариационные ряды ЭМГ и координаты антропометрических точек (Moiseev, 2022). Исходная матрица X разлагалась на произведение двух матриц: $X = T \times P + E$, где T – матрица счетов, P – матрица нагрузок, E – матрица остатков. Рассматривали компоненты – мышечные синергии (МС), имеющие собственные значения больше единицы и учитывающие не менее 5% общей дисперсии. Анализировали количество извлекаемых компонент, процент общей дисперсии (VAF), весовые коэффициенты и коэффициенты активации. Сравнение коэффициентов выполняли с помощью дисперсионного (ANOVA) и кросскорреляционного анализа. Математико-статистическая обработка данных включала расчет среднего арифметического (M), ошибки среднего арифметического (SE), коэффициентов вариативности (CV).

Результаты и обсуждение. При разбеге количество извлекаемых синергий составляло четыре с долей объясняемой дисперсии в среднем по группе $89,25 \pm 1,03$. При беге по прямой и виражу с максимальной скоростью регистрировалось такое же количество синергий и лишь в условиях медленного бега было получено большее их количество – $4,50 \pm 0,28$ при объясняемой дисперсии, достигающей $91,00 \pm 1,47\%$.

Весовые коэффициенты мышц в структуре выделенных синергий представлены на рисунках 1 и 2. При реализации разбега первая синергия характеризовалась наибольшими весовыми коэффициентами следующих мышц: камбаловидной левой, двуглавой бедра правой и левой ноги, а также передних и задних пучков дельтовидной мышцы левой стороны. Вторая синергия демонстрировала высокое вовлечение камбаловидной мышцы левой, медиальной широкой обеих нижних конечностей и латеральной широкой правой, весовые коэффициенты данных мышц превышали $0,71 \pm 0,04$ в среднем по группе. Вариативность вовлечения данных мышц в синергию оценивалась как низкая, CV не превышали $33,86\%$, а в некоторых случаях она была очень низкой, например для латеральной широкой – $4,18\%$. Третий фактор демонстрировал, преимущественно, средние весовые коэффициенты большинства мышц, среди которых можно выделить камбаловидную правой, переднюю большеберцовую левую, а также заднюю часть дельтовидной мышцы правой стороны. Здесь весовые коэффициенты имели сравнительно большие значения достигающие $0,68 \pm 0,05$, также

отмечена низкая вариативность – не более 23,55%. Четвертый фактор демонстрировал средние или высокие коэффициенты только для передних большеберцовых мышц обеих нижних конечностей – $0,79 \pm 0,08$ и $0,55 \pm 0,09$ соответственно, а CV данных мышц при оценке их включения в разных реализациях не превышали 33,17%.

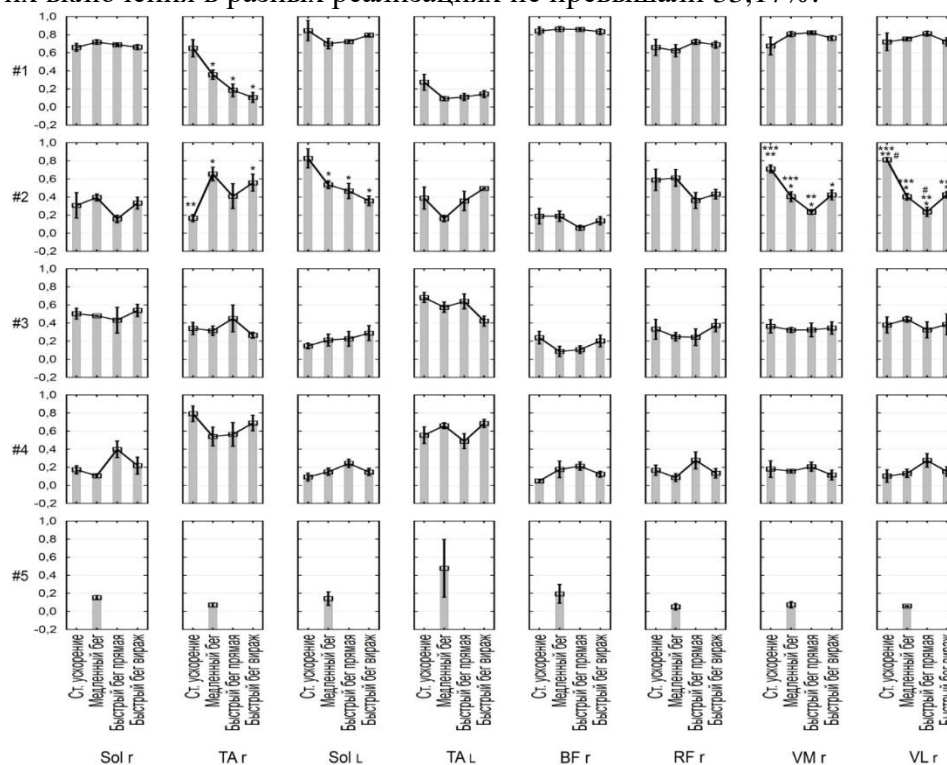


Рис. 1. Весовые коэффициенты скелетных мышц голени и бедра (правой стороны) в структуре выделенных факторов (синергий) при различных условиях локомоторной активности. #1,2,3,4,5 – номер фактора: по оси ординат – весовые коэффициенты. Данные на рисунке представлены в виде $M \pm m$. Статистически значимые различия относительно: * – разбега, ** – медленного бега, *** – быстрого бега по прямой, # – быстрого бега по виражу

В структуре первой мышечной синергии существенные различия весовых коэффициентов были обнаружены для передней большеберцовой мышцы правой ноги относительно всех рассматриваемых условий локомоций. Например, при реализации медленного бега коэффициенты достигали $0,35 \pm 0,05$, что существенно ниже, чем при стартовом ускорении ($P < 0,05$). При быстром беге по прямой и виражу также отмечены более низкие коэффициенты по отношению к таковым при стартовом ускорении. Аналогичная картина наблюдалась и с прямой мышцей бедра левой ноги, наблюдалось снижение ее вовлечение в первую синергию во всех условиях

локомоций по отношению к разбегу (рис. 2). Медиальная широкая мышца продемонстрировала снижение весовых коэффициентов при медленном беге, которые составляли в среднем по группе $0,66 \pm 0,05$, а вариативность оценивалась как низкая – не более 17,19%.

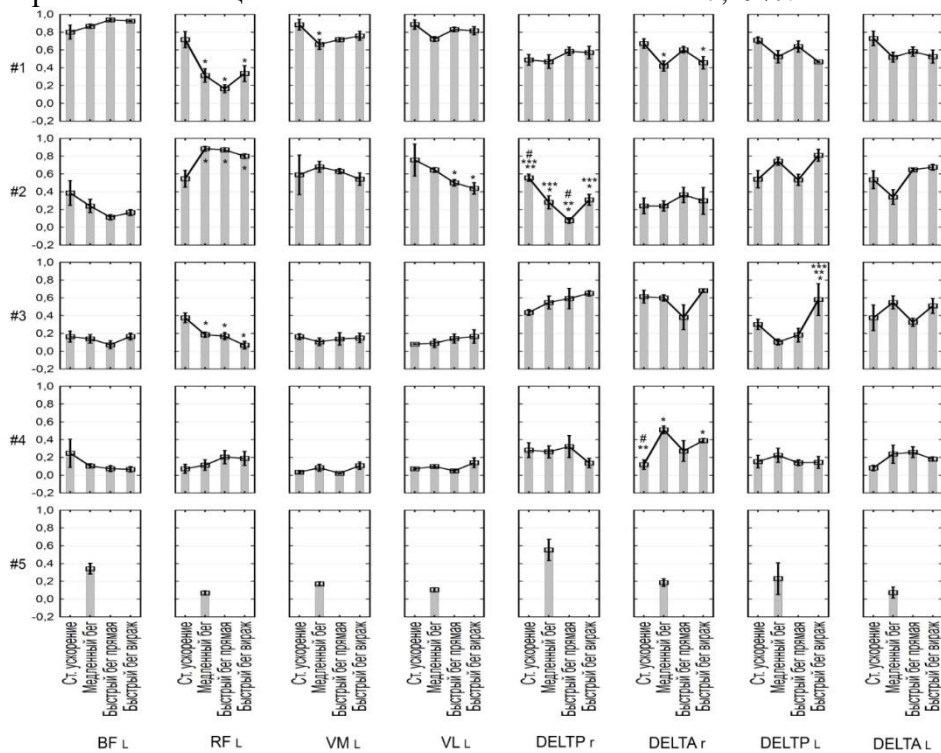


Рис. 2. Весовые коэффициенты скелетных мышц бедра (левой стороны) и верхних конечностей в структуре выделенных факторов (синергий) при различных условиях локомоторной активности.

#1,2,3,4,5 – номер фактора: по оси ординат – весовые коэффициенты. Данные на рисунке представлены в виде $M \pm m$. Статистически значимые различия относительно: * – разбега, ** – медленного бега, *** – быстрого бега по прямой, # – быстрого бега по виражу

Дельтовидная мышца (передние пучки) показывала достоверные различия весовых коэффициентов в условиях медленного бега и при беге по виражу ($P < 0,05$). В первом случае они достигали $0,41 \pm 0,05$ при вариативности 27,64% в среднем по группе, а во втором – $0,45 \pm 0,07$ ($CV = 31,18\%$). В других исследуемых мышцах различий весовых коэффициентов при разных условиях локомоций выявлено не было. Наиболее существенные изменения вовлечения мышц были обнаружены в структуре второй мышечной синергии. Так, передняя большеберцовая мышца правой ноги продемонстрировала существенно большие весовые коэффициенты при медленном беге и при быстром беге по виражу. В первом случае они достигали $0,65 \pm 0,07$, а во втором

– $0,55 \pm 0,09$, вариативность в обоих случаях оценивалась как низкая. Камбаловидная мышца левой нижней конечности, наоборот, показывала снижение вовлечения по отношению к условиям бега при разбеге ($P < 0,05$). Наибольшие различия при сравнении коэффициентов в разных условиях бега были получены для медиальной и латеральной широкой мышц правой нижней конечности. Например, отмечалось статистически значимое их снижение до $0,40 \pm 0,05$ и $0,42 \pm 0,05$ по отношению к условиям при разбеге, где коэффициенты составляли $0,71 \pm 0,04$ и $0,81 \pm 0,02$ соответственно (рис. 1). Также во второй мышечной синергии было отмечено значимое возрастание вовлечения в ее структуру прямой бедра левой ноги, где весовые коэффициенты достигали $0,88 \pm 0,02$, а CV демонстрировали очень низкие значения – не более 6,53%. Аналогично коэффициенты латеральной широкой мышцы левой ноги снижались по отношению к разбегу ($P < 0,05$). Значимые изменения вовлечения задних пучков дельтовидной мышц правой руки были выявлены во всех экспериментальных условиях, отмечалось снижение коэффициентов, наиболее существенное при быстром беге по прямой.

Третья мышечная синергия демонстрировала существенные различия весовых коэффициентов для прямой мышцы бедра левой и задних пучков дельтовидной мышцы правой стороны ($P < 0,05$). Для первой мышцы отмечалось снижение вовлечения, наименьшие коэффициенты были получены при беге по виражу – $0,06 \pm 0,04$ при высокой вариативности, превышающей 100%. Вторая мышца демонстрировала большие весовые коэффициенты при быстром беге по виражу и достигали $0,65 \pm 0,03$, а вариативность оценивалась как низкая ($CV = 8,03\%$). В четвертой мышечной синергии значимые различия были выявлены только для передних пучков дельтовидной мышцы правой стороны. Было отмечено возрастание коэффициентов до $0,51 \pm 0,04$ при медленном беге по прямой и до $0,31 \pm 0,02$ при быстром беге по виражу ($P < 0,05$). Коэффициенты вариативности в названных условиях оценивались как низкие и не превышали 16,99%.

Установлено, что временная структура мышечных синергий при различных условиях реализации локомоций имела ряд закономерностей. При выполнении разбега активность первой синергии до середины цикла шага практически не изменялась, а после снижалась до его окончания (рис. 3). При медленном беге и беге с максимальной скоростью по прямой и виражу активность синергии снижалась в первых двух четвертях цикла шага, а в третьей четверти отмечался рост. В четвертой четверти наблюдался спад активности первой мышечной синергии. При сравнении коэффициентов активации в разных условиях бега отмечалось высокое их сходство только при медленном беге и беге по прямой и виражу с максимальной скоростью,

здесь коэффициенты кросскорреляционных функций с учетом смещения относительно нуля находились в диапазоне от $0,88 \pm 0,06$ до $0,92 \pm 0,06$. Коэффициенты активации в названных условиях относительно стартового ускорения демонстрировали низкое соответствие ($r < 0,37 \pm 0,07$).

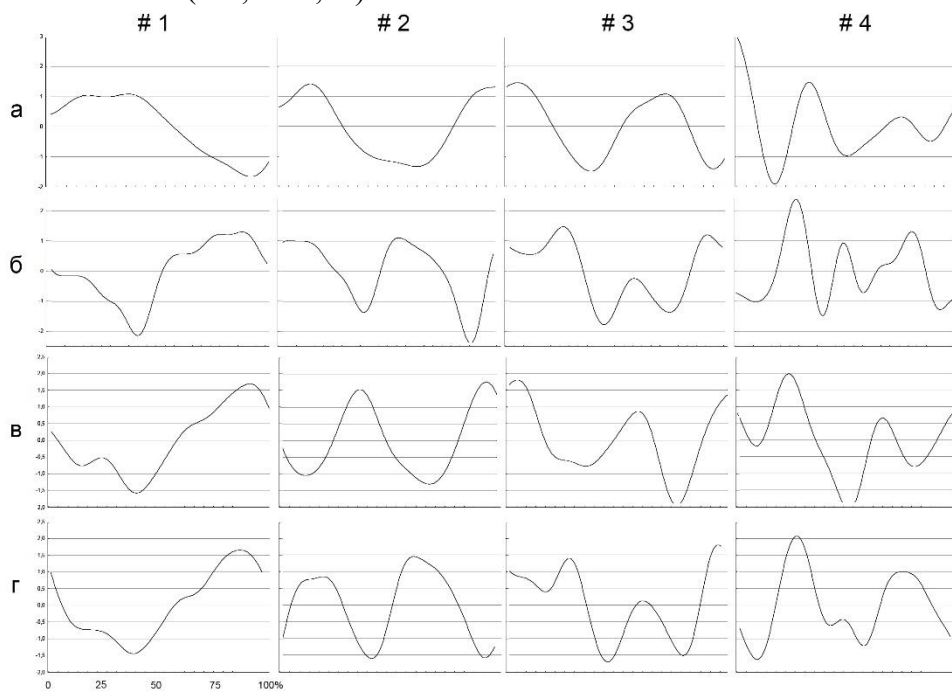


Рис. 3. Коэффициенты активации мышечных синергий при различных условиях локомоций: а – разбег, б – медленный бег, в – бег по прямой, г – бег по виражу. #1,2,3,4 – номер синергии; по оси абсцисс – прогресс цикла бегового шага, по оси ординат – у.е.

Вторая мышечная синергия при разбеге характеризовалась одним отрицательным пиком активации, приходящимся на третью четверть цикла бегового шага (рис. 3). Другие условия бега демонстрировали структуру с двумя положительными и двумя отрицательными пиками активации. Степень их соответствия в разных условиях локомоций была средней и высокой. Наибольшие коэффициенты кросскорреляции были установлены при сравнении временной структуры бега по прямой и виражу с максимальной скоростью – $0,84 \pm 0,06$ и при медленном беге с условиями разбега – $0,78 \pm 0,07$.

Третья мышечная синергия в условиях разбега демонстрировала два пика активации – в начале цикла и в третьей его четверти (рис. 3). В других условиях отмечались по три пика активации, находящиеся в разных периодах шага. Высокое сходство коэффициентов активации

данной синергии отмечались в условиях бега по прямой и виражу ($0,84 \pm 0,06$), при беге по виражу и медленном беге ($0,74 \pm 0,06$), а также при разбеге и медленном беге – $0,78 \pm 0,07$. Аналогично, в структуре четвертой мышечной синергии отмечались множественные пики активации, а степень соответствия временной структуры синергии была высокой только при сопоставлении бега с медленной скоростью и при беге по прямой и виражу, где коэффициенты кросскорреляции достигали $0,70 \pm 0,06$. С условиями разбега было отмечено низкое соответствие – не более $0,23 \pm 0,09$.

Заключение. Локомоции, выполняемые в различных направлениях и разной скоростью, реализуются посредством четырех мышечных синергий. Пространственная их организация демонстрирует изменение вовлечения отдельных мышц, преимущественно мышц бедра, в структуру выделяемых мышечных модулей. Тем не менее, временная их структура в некоторых условиях, а именно при медленном беге и при беге с максимальной скоростью по прямой и виражу, демонстрирует высокое сходство паттернов активации. Таким образом, в управлении структурой цикла бегового шага в разных условиях могут быть задействованы одни и те же мышечные модули, которые модифицируются в соответствии с изменяющимися условиями реализации локомоций, что выражается в изменении степени вовлечения отдельных мышц в их структуру.

Список литературы

- d'Avella A.* 2016. Modularity for Motor Control and Motor Learning // *Adv. Exp. Med. Biol.* № 957. P.3-19.
- Cheung V.C., d'Avella A., Bizzi E.* 2009. Adjustments of motor pattern for load compensation via modulated activations of muscle synergies during natural behaviors // *J. Neurophysiol.* V. 101. № 3. P.1235-1257.
- Tresch M.C., Cheung V.C., d'Avella A.* 2006. Matrix factorization algorithms for the identification of muscle synergies: evaluation on simulated and experimental data sets // *J. Neurophysiol.* V. 95. № 4. P. 2199-212.
- Kim Y., Stapornchaisit S., Miyakoshi M., Yoshimura N., Koike Y.* 2020. The Effect of ICA and Non-negative Matrix Factorization Analysis for EMG Signals Recorded From Multi-Channel EMG Sensors // *Front Neurosci.* V.14. P.600-804.
- Latash M.L.* 2021. One more time about motor (and non-motor) synergies // *Exp Brain Res.* V. 239. №.10. P. 2951-2967.
- Moiseev S., Pukhov A., Mikhailova E, Gorodnichev R.* 2022. Methodological and computational aspects of extracting extensive muscle synergies in moderate-intensity locomotions // *J. Evol. Biochem. Phys.* V. 58. P.88-97.

PATTERNS OF FORMATION AND MODIFICATION OF THE STRUCTURE OF MUSCLE SYNERGIES IN VARIOUS CONDITIONS OF LOCOMOTION

S.A. Moiseev

Velikiye Luki State Academy of Physical Education and Sports, Velikiye Luki

The features of the spatio-temporal structure of muscle synergies were studied in man when running, running in a straight line and turning at maximum speed, as well as when running slowly in a straight line. The synergies were extracted using factor analysis according to the principal component method. A change in the degree of involvement of skeletal muscles in the structure of all identified synergies, affecting mainly the thigh muscles, was found. In controlling the structure of the running step cycle in different conditions, the same muscle modules are involved, the spatial structure of which is modified when the conditions for the implementation of locomotion change.

Keywords: *muscle synergies, locomotion, factor analysis, intermuscular interaction.*

Об авторе

МОИСЕЕВ Сергей Александрович – кандидат биологических наук, научный сотрудник НИИ «Проблем спорта и оздоровительной физической культуры» Великолукской государственной академии физической культуры и спорта, 182105, Великие Луки, пл. Юбилейная, 4, e-mail: sergey_moiseev@vlgafc.ru.

Моисеев С.А. Закономерности формирования и модификации структуры мышечных синергий в различных условиях локомоций / С.А. Моисеев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 4(73). С. 7-15.

Дата поступления рукописи в редакцию: 09.11.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 57.089.32
DOI: 10.26456/vtbio341

ОСОБЕННОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СПЕРМОГРАММЫ У МУЖЧИН С АУТОИММУННЫМ ФАКТОРОМ БЕСПЛОДИЯ

М.Н. Петушков, А.А. Ткачева

Тверской государственной университет, Тверь

Проведена сравнительная оценка качества эякулята мужчин с высоким уровнем антиспермальных антител (АСАТ), с сомнительным иммунологическим статусом и с низким уровнем АСАТ. Учитывались время разжижения и объем эякулята, концентрация и общее количество сперматозоидов, категории их подвижности, морфологический индекс Крюгера и концентрация лейкоцитов в эякуляте. Дополнительно проанализирована результативность оплодотворения в супружеских парам с мужчинами различного иммунологического статуса в отношении АСАТ. Выявлено, что при повышении концентрации антиспермальных антител в эякуляте ухудшаются морфологический индекс Крюгера и общая подвижность сперматозоидов, увеличивается концентрация лейкоцитов и количество сперматозоидов, вступающих в реакции агглютинации и агрегации. Зависимости результативности оплодотворения от иммунологического статуса мужчин не выявлено.

Ключевые слова: бесплодие, вспомогательные репродуктивные технологии (ВРТ), антиспермальные антитела (АСАТ), иммунологическое бесплодие, спермограмма.

Введение. Во всем мире число людей, страдающих бесплодием, увеличивается с каждым годом, и тенденции к уменьшению этого заболевания не наблюдается. По данным Всемирной организации здравоохранения, в настоящее время бесплодием страдают 17,5 % людей репродуктивного возраста, или каждый шестой человек в мире (ВОЗ, 2010). В связи с этим супружеские пары, не способные зачать ребенка самостоятельно, вынуждены обращаться за помощью в клиники, специализирующиеся на лечении бесплодия. Вспомогательные репродуктивные технологии (ВРТ) помогают парам с фертильной дисфункцией создать полноценную семью.

На результаты репродуктивных технологий влияет состояние как женской, так и мужской репродуктивной системы. Фертильность мужчины возможно определить с помощью специального лабораторного клинического исследования – спермограммы. Это исследование биологического материала мужчины (эякулята) необходимо для определения качественных, количественных и иммунологических характеристик семенной жидкости, которые могут

отражать возможные патологические изменения в репродуктивной системе мужчины (Корсак, 2019). Спермограмма включает в себя исследование большого спектра показателей, которые необходимо тщательно анализировать перед проведением процедуры ЭКО, так как один из нескольких показателей может стать решающим при выборе метода оплодотворения (Корнеев, 2018).

Достаточно часто причиной нарушения мужской репродуктивной функции являются антиспермальные антитела (АСАТ) (Божедомов, 2003). В научной литературе одной из основных причин образования АСАТ указывается нарушение баланса Т-хелперов и Т-супрессоров в органах репродуктивного тракта, следствием которого является повышенная чувствительность к аутоантигенам сперматозоидов (Божедомов, 2012). Для определения иммунологического бесплодия используют метод смешанной антиглобулиновой реакции «mixed antiglobulin reaction» или MAR-тест. Данный метод диагностики выявляет процент сперматозоидов, связанных с антиспермальными антителами (АСАТ). При большой концентрации сперматозоидов, контактирующих с АСАТ, можно подозревать наличие иммунологического бесплодия (Леваков, 2010).

Методика. Исследование проводилось на базе ООО «Клиника Парацельс» г. Тверь. В ходе исследования проанализированы показатели спермограммы 215 мужчин, обратившихся в клинику по поводу обследования репродуктивной функции. По результатам проведенного MAR-теста мужчины были разделены на три группы. Первую группу составили 36 мужчин с положительным результатом MAR-теста (более 50% АСАТ-связанных сперматозоидов) – далее АСАТ-положительная группа. Во вторую группу включены 81 мужчина, у которых по результатам MAR-теста доля АСАТ-связанных сперматозоидов составила от 10% до 50% (АСАТ-сомнительная группа). Третью группу (АСАТ-отрицательная) составили 97 мужчин с низким уровнем антиспермальных антител (менее 10% АСАТ-связанных сперматозоидов). Результативность оплодотворения определялась по количеству супружеских пар с наступившей после применения ВРТ беременностью.

При статистической обработке экспериментального материала, при помощи пакета анализа Microsoft Office Excel, были вычислены средняя арифметическая (M), ошибка средней арифметической ($\pm m$), коэффициент корреляции (r). Для оценки достоверности различий параметров использовались критерии Стьюдента и Фишера.

Результаты и обсуждение. В рамках проведенного исследования проведена сравнительная характеристика параметров спермограммы мужчин с различным иммунологическим статусом, в попытке выявить влияние АСАТ на ее показатели.

Количество мужчин с положительным тестом на АСАТ класса IgG в выборке составило 36. Среднее значение АСАТ-связанных сперматозоидов по результатам MAR-тест составило в данной группе $54,4 \pm 1,03$ (при верхнем значении референтного диапазона $\leq 50\%$).

Выявлено, что средние значения некоторых показателей спермограммы в группе с высоким уровнем АСАТ выходят за пределы референсных значений (табл. 1).

Таблица 1

Показатели спермограммы у мужчин различных иммунологических групп

Параметры	Группы мужчин			P _≤ 1-2	P _≤ 1-3	P _≤ 2-3
	АСАТ-положительная (n=36)	АСАТ-сомнительная (n=81)	АСАТ-отрицательная (n=97)			
	Группа 1	Группа 2	Группа 3			
Средний возраст, (лет)	$35,2 \pm 1,3$	$35,9 \pm 0,74$	$34,4 \pm 0,63$	-	-	-
MAR-test, (%)	$54,4 \pm 1,03$	$26,9 \pm 1,2$	$9,0 \pm 0,25$	0,01	0,01	0,01
Время разжижения, (мин)	$51,5 \pm 2,1$	$40,1 \pm 1,5$	$34,7 \pm 1,4$	0,01	0,01	0,01
Объем эякулята, (мл)	$3,6 \pm 0,4$	$2,8 \pm 0,2$	$3,6 \pm 1,5$	-	-	-
Лейкоциты, млн/мл	$1,4 \pm 0,2$	$0,7 \pm 0,04$	$0,2 \pm 0,02$	0,01	-	-
Характеристика сперматозоидов						
Общее количество, (млн)	$124,5 \pm 21,2$	$119,9 \pm 12,6$	$112,5 \pm 10,1$	-	-	-
Концентрация, (млн/мл)	$44,8 \pm 6,7$	$53,3 \pm 6,5$	$38,8 \pm 4,2$	-	-	-
Прогрессивно-подвижные (А), (%)	$15,2 \pm 1,8$	$21,3 \pm 1,3$	$27,6 \pm 1,1$	0,01	0,01	0,01
Прогрессивно-слабоподвижные (В), (%)	$10,4 \pm 0,6$	$11,2 \pm 0,5$	$12,9 \pm 0,4$	0,01	0,01	0,01
Общая подвижность (А+В), (%)	$25,6 \pm 2,3$	$33,5 \pm 1,5$	$40,5 \pm 1,3$	0,01	0,01	0,01
Непрогрессивно-подвижные, (С)	$9,9 \pm 0,6$	$10,4 \pm 0,3$	$10,7 \pm 0,4$	-	-	-
Неподвижные, (D)	$64,5 \pm 0,6$	$56,9 \pm 1,6$	$48,7 \pm 1,4$	0,01	0,01	0,01
Индекс Крюгера, (%)	$2,3 \pm 0,2$	$3,1 \pm 0,1$	$4,0 \pm 0,01$	0,01	0,01	0,01

Примечание: P_≤ – уровень статистической значимости по Стьюденту.

От стандартных показателей спермограммы отклоняются общая подвижность сперматозоидов (нормальное значение $\geq 32\%$), индекс

Крюгера (≥ 4 %), концентрация лейкоцитов (≤ 1 млн/мл). Средние значения таких показателей спермограммы, как время разжижения эякулята, его объем, концентрация сперматозоидов в эякуляте не имеют отклонений от нормативных значений. Высокие значения содержания антиспермальных антител в исследуемой группе приводят к увеличению содержания сперматозоидов, вступающих в реакции агглютинации и агрегации (табл. 2).

Таблица 2

Показатели агглютинации и агрегации у мужчин различных иммунологических групп

Показатель	Иммунологические группы			P \leq 1-2	P \leq 1-3	P \leq 2-3
	АСАТ- положительная	АСАТ- сомнительная	АСАТ- отрицательная			
	Группа 1	Группа 2	Группа 3			
Агглютинация, (%)	72 %	42 %	23 %	0,01	0,01	0,01
Агрегация, (%)	61 %	49 %	10 %	-	0,01	0,01

Примечание: P \leq – уровень статистической значимости по Фишеру

В группе мужчин из АСАТ-сомнительной группы средние значения большинства показателей спермограммы находятся в пределах нормы. Отклонения от референсных значений характерны только для индекса Крюгера. При этом время разжижения, концентрация лейкоцитов и доля неподвижных сперматозоидов были меньше, а общая подвижность сперматозоидов и индекс Крюгера больше, чем в группе мужчин с положительным АСАТ-статусом (табл. 1, 2).

Средние значения всех показателей спермограммы у мужчин из АСАТ-отрицательной группы соответствовали норме. При этом время разжижения и доля неподвижных сперматозоидов были меньше, а общая подвижность сперматозоидов и индекс Крюгера больше, чем в группе мужчин с положительным и сомнительным АСАТ-статусом. (табл. 1, 2).

Аналогичные исследования (Божедомов, 2000) также показали снижение количества прогрессивно-подвижных и морфологически нормальных сперматозоидов, а также увеличение концентрации лейкоцитов в эякуляте мужчин, с высоким уровнем антиспермальных антител. Однако взаимосвязи концентрации АСАТ в эякуляте и доли сперматозоидов, вступающих в агглютинацию, в данном исследовании выявлено не было.

Ухудшение подвижности сперматозоидов в группе мужчин с положительным АСАТ-статусом может быть обусловлено рядом причин. Антиспермальные антитела в большой концентрации атакуют мембрану сперматозоидов, создавая препятствия к нормальному их передвижению. Чаще всего атаке АСАТ подвержена головка сперматозоида, которая отвечает за прямое поступательное передвижение (Никифоров, 2017). Также воздействие АСАТ на поверхность сперматозоидов ухудшают сопротивляемость оболочки к агглютинации и агрегации путем изменения электрического потенциала в мембране, в следствие чего, можно наблюдать склеивание отдельных или групп сперматозоидов друг с другом или к другим структурам эякулята. В связи с этим, время разжижения эякулята увеличивается. Ухудшение показателя морфологической оценки сперматозоидов, вероятно, связано с негативным влиянием АСАТ на процессы сперматогенеза, в связи с чем могут формироваться аномальные формы сперматозоидов (Камалов, 2017).

В результате статистического анализа данных было обнаружена корреляция между концентрацией АСАТ и временем разжижения эякулята ($r = 0,39$ при $P \leq 0,01$), содержанием прогрессивно-подвижных ($r = -0,37$ при $P \leq 0,01$), неподвижных ($r = 0,39$ при $P \leq 0,01$) прогрессивно-слабоподвижных ($r = 0,25$ при $P \leq 0,01$) сперматозоидов, общей подвижностью сперматозоидов ($r = -0,4$ при $P \leq 0,01$), концентрацией лейкоцитов ($r = 0,22$ при $P \leq 0,01$), индексом Крюгера ($r = -0,46$ при $P \leq 0,01$), агглютинацией ($r = 0,35$ при $P \leq 0,01$) и агрегацией ($r = 0,44$ при $P \leq 0,01$) сперматозоидов.

Дополнительно был проведен индивидуальный анализ соответствия показателей спермограммы нормативным значениям. Выявлено, что в группе мужчин с высоким уровнем АСАТ значительно чаще отмечаются отклонения от нормы таким показателей спермограммы как общая подвижность сперматозоидов, индекс Крюгера и концентрация лейкоцитов в эякуляте (рис. 1).

В ходе исследования были проанализированы исходы оплодотворения в супружеских парах с мужчинами каждой из групп. В клинику за процедурой искусственного оплодотворения обратились 9 семейных пар с мужчинами из АСАТ-положительной группы, 27 семейных пар с мужчинами из АСАТ-сомнительной группы и 30 семейных пар с мужчинами из АСАТ-отрицательной группы. Процент свежих переносов эмбрионов в АСАТ-положительной группе составил 77,6 %, в АСАТ-сомнительной – 85,2 %, в АСАТ-отрицательной – 80 %. Доля семейных пар с наступившей беременностью в АСАТ-положительной группе составила 55,5 %, в АСАТ-сомнительной – 51,8 %, в АСАТ-отрицательной – 56,6 % (рис. 2). Таким образом не

выявлено зависимости эффективность использования ВРТ от уровня АСАТ.

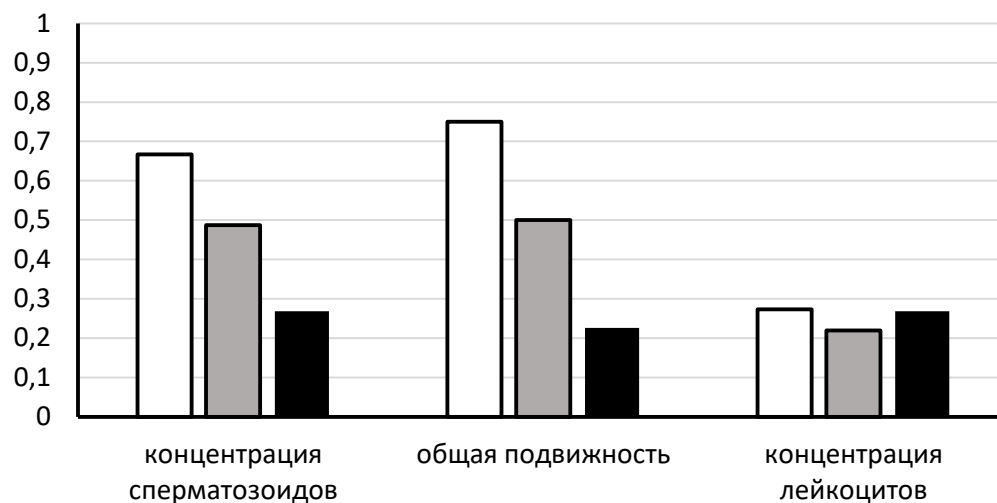


Рис. 1. Соотношение мужчин с отклоняющимися от нормативных значений показателями спермограммы: белые столбцы – АСАТ-положительная группа, серые столбцы – АСАТ-сомнительная группа, черные столбцы – АСАТ-отрицательная группа

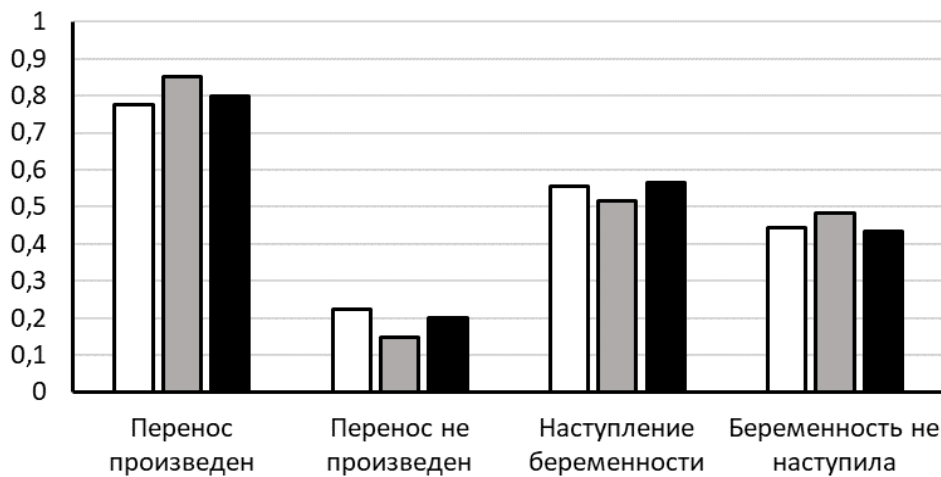


Рис. 2. Результативность оплодотворения в семейных парах с мужчинами различного иммунологического статуса: белые столбцы – АСАТ-положительная группа, серые столбцы – АСАТ-сомнительная группа, черные столбцы – АСАТ-отрицательная группа

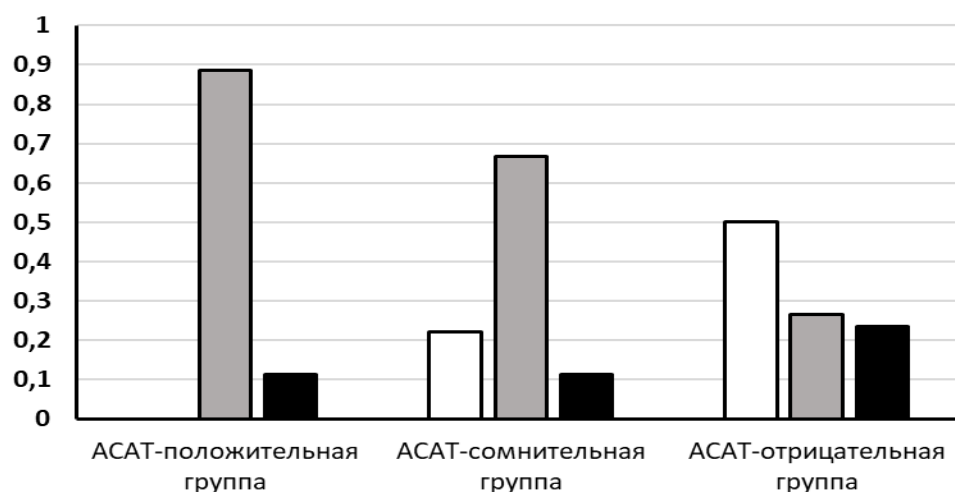


Рис. 3. Соотношение методов оплодотворения, используемых в супружеских парах с мужчинами различного иммунологического статуса: белые столбцы – метод ЭКО, серые столбцы – метод ИКСИ, черные столбцы – СПЛИТ

Известно, что эффективность оплодотворения сильно зависит от применяемого при ВРТ метода оплодотворения. На рисунке 3 показано соотношение методов оплодотворения в супружеских парах с мужчинами каждой из иммунологических групп. В АСАТ-положительной группе в основном использовался метод ИКСИ (88,7 %), а также СПЛИТ (11,3 %). Метод ЭКО без дополнительного ИКСИ в данной группе не применялся. В группе мужчин из АСАТ-сомнительной группы метод ИКСИ применялся в 66,7 % случаев, ЭКО – в 22,1 % случаев и СПЛИТ в 11,2 %. В АСАТ-отрицательной группе, напротив, больший процент оплодотворений приходился на метод ЭКО – 50 %. Метод ИКСИ был использован в 26,5 % случаев, СПЛИТ в 23,5 %.

Снижение качества эякулята у мужчин вынуждает использовать методы оплодотворения с тщательным морфологическим отбором и подготовкой сперматозоидов, такого как ИКСИ. Таким образом, эффективность применения методов ВРТ в большей степени зависит не от качества эякулята, а от применяемого метода оплодотворения.

Заключение. На основании проведенного нами исследования можно заключить, что с увеличением концентрации АСАТ в эякуляте снижаются такие показатели спермограммы как подвижность сперматозоидов, их морфологическое качество (индекс Крюгера) и повышаются – концентрация лейкоцитов в эякуляте, время его разжижения, а также чаще наблюдается агглютинация и агрегация сперматозоидов. Значительных различий в исходах оплодотворения

среди групп выявлено не было в связи с преимущественным использованием метода ИКСИ в супружеских парах с мужчинами из АСАТ-положительной и АСАТ-сомнительной групп, где необходим более тщательный отбор сперматозоидов для оплодотворения.

Обнаружение отклонений в вышеупомянутых параметрах спермограммы, может служить основанием для проведения дополнительного анализа на АСАТ для выявления иммунологического бесплодия и назначения метода ИКСИ, что может увеличивать положительный исход применения ЭКО.

Список литературы

- Руководство ВОЗ по исследованию и обработке эякулята человека*: пер. с англ. Н.П. Макарова. 2012. М.: Капитал принт. 291 с.
- Божедомов В.А. 2003. Лабораторная диагностика иммунного мужского бесплодия // *Новости прикладной иммунологии и аллергологии*. №7. С. 7-9.
- Божедомов В.А., Николаева М.А., Спорши Е.А., Рохликов И.М. 2012. Этиопатогенез аутоиммунных реакций против сперматозоидов // *Андрология и генитальная хирургия*. №. 4. С. 45-53.
- Камалов А.А., Охоботов Д.А. 2017. Изменения уровня иммуноглобулинов (антиспермальных антител классов а и g) у пациентов с инфертильностью на фоне терапии проспериоматогенным биостимулятором // *Медицинский совет*. №. 13. С. 144-149.
- Корнеев И.А. 2018. Вспомогательные репродуктивные технологии у мужчин: показания к применению, рекомендации по обследованию и подготовке к лечению // *Репродуктивная медицина*. №. 2. С. 43-47
- Корсак В.С. 2019. *Руководство по клинической эмбриологии*. М.: Специальное издательство медицинских книг. 224 с.
- Леваков С.А., Бугрова Т.И., Кедрова А.Г., Павлова С.А. 2010. Современный взгляд на бесплодный брак // *Клиническая практика*. №. 3. С. 92-97.
- Никифоров О.А., Авраменко Н.В., Михайлов В.В. 2017. Антиспермальные антитела как фактор мужского бесплодия. Актуальность, современные подходы к диагностике и лечению // *Актуальні питання фармацевтичної і медичної науки та практики*. № 2. С. 230-235.

PECULIARITIES OF SPERMOGRAM PARAMETERS IN MEN WITH AUTOIMMUNE FACTOR INFERTILITY

M.N. Petushkov, A.A. Tkacheva
Tver State University, Tver

We undertook the comparative evaluation of the ejaculate quality from men with high levels of antisperm antibodies (ASAT), questionable immunologic status, and low levels of ASAT. Evaluation procedure accounted the jaculate liquefaction time and volume, concentration and total number of

spermatozoa, sperm motility categories, Krueger morphological index and leukocyte concentration in ejaculate. In addition, we analyzed the fertilization efficiency in couples with men of different immunological status with respect to ASAT. It has been revealed that the Krueger morphological index and total sperm motility deteriorate with increasing concentration of ASAT in the ejaculate, while the concentration of leukocytes and the number of spermatozoa engaging in agglutination and aggregation reactions increase. No connection of fertilization efficiency to the immunological status of men was found.

Keywords: *infertility assisted reproductive technologies (ART), antisperm antibodies (ASAT), immunologic infertility, spermogram.*

Об авторах:

ПЕТУШКОВ Михаил Николаевич – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: bio.biology@tversu.ru

ТКАЧЕВА Анна Андреевна – магистрант биологического факультета по направлению «Медико-биологические науки», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: medbio@tversu.ru.

Петушков М.Н. Особенности показателей спермограммы у мужчин с аутоиммунным фактором бесплодия / М.Н. Петушков, А.А. Ткачева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 4(73). С. 16-24.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.11.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 378.172/ 178:612.017.2
DOI: 10.26456/vtbio342

АНАЛИЗ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ПСИХОЭМОЦИОНАЛЬНОЙ СФЕРЫ СТУДЕНТОВ В УСЛОВИЯХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АДАПТАЦИИ ПРИ ПЕРЕХОДЕ ВУЗОВСКОГО ОБУЧЕНИЯ К ДИСТАНЦИОННОЙ ФОРМЕ

Ю.А. Алешина, О. Н. Павлова, Ю.В. Мякишева, А.И. Дудина
Самарский государственный медицинский университет, Самара

Распространение инфекции COVID-2019 обусловило появление новых трудностей в адаптации студентов-первокурсников к условиям обучения в вузах, связанных с дистанционным обучением. Цель статьи – исследование показателей психоэмоциональной сферы студентов в условиях физиологической и психофизиологической адаптации при переходе вузовского обучения к дистанционной форме. Материалы и методы. Участниками исследования стали студенты I курсов Самарского государственного медицинского университета. Для сбора материалов статьи использовались базовые и расчетные методики, характеризующие состояния сердечно-сосудистой системы и адаптационные возможности студентов и их влияние на психоэмоциональную сферу студентов. Результаты: выявлены совершенно новые данные в отношении физиологической и психофизиологической адаптации студентов первого года обучения. Переходы обучения с очной формы на дистанционную и обратно в течение первого семестра 2020 года обусловили значимое снижение возможностей организма в процессе физиологической и психофизиологической адаптации первокурсников к условиям обучения в вузе, что также обусловило снижение показателей умственной работоспособности, произвольного внимания на фоне более выраженного психоэмоционального стресса, связанных с переходом вузовского обучения к дистанционной форме и обратно. Результаты станут научной основой для разработки педагогами вузов мер по снижению напряженности адаптации у первокурсников.

Ключевые слова: *адаптация, студенты-первокурсники, психоэмоциональное состояние, дистанционное обучение, напряжение механизмов адаптации, стресс.*

Введение. Адаптацию человека признают одной из наиболее актуальных медико-психологических проблем, что обусловлено многими факторами (Агаджанян и др., 2006). В нашем исследовании общая проблема адаптации человека рассматривается в прикладном медико-биологическом аспекте, как частный пример адаптации

студентов-первокурсников к условиям обучения в ВУЗе, что имеет особое значение в сохранении здоровья будущих специалистов и молодежи. В последние два-три года к существующей проблеме адаптации студентов-первокурсников медицинских вузов добавились трудности, связанные с переходом от традиционной к новым формам, дистанционно-гибридного обучения и обратно.

Выявить особенности протекания некоторых психофизиологических показателей и процесса адаптации студентов в условиях перехода вузовского обучения к дистанционной форме.

Методика. Исследование проводилось в течении трех лет (с 2019 по 2021 годы). Объектом исследования выступила репрезентативная выборка студентов I курса Самарского государственного медицинского университета (СамГМУ). Общая выборка составила 211 студентов первого курса обучения, из них 72 представителей мужского пола, 139 женского: в 2019 году (в доковидный период) – контрольная группа (N=96 чел.); и экспериментальная группа (2020 году в период гибридной формы обучения) (N=115 чел.). Обследования велись в соответствии с положениями Хельсинской Декларации этических принципов для исследований с участием людей. Все показатели измерялись общепринятыми методами самими студентами в первой половине дня (в промежутке времени от 9.00 до 12.00) на практических занятиях (при очной форме обучения), а с введением удаленного обучения в 2020 году, в этих же группах в первый день возвращения от дистанционной формы обучения к очной.

Оценка состояния сердечно-сосудистой системы (ССС) производилась по базовым и расчётным показателям. Регистрировались следующие базовые показатели: ЧСС – методом пульсометрии, путем подсчёта ударов пульсовой волны, пальпацией дистального отдела лучевой артерии. Подсчёт ЧСС производился в покое, за 60 и 15 секунд в положении сидя, а также за 15 секунд во время физической нагрузки и за 15 сек., после 45 секундного отдыха. Артериальное давление (АД) определялось с помощью тонометра по методу Короткова, регистрировались систолическое (СД) и диастолическое (ДД) давления.

Расчётные показатели: пульсовое давление (ПД) – представляет собой разницу между систолическим и диастолическим давлением и показывает зависимость между эластичностью сосудов артериального русла и максимального давления крови во время систолы. ПД рассчитывается по формуле:

$$\text{ПД} = \text{СД} - \text{ДД}$$

– коэффициент выносливости организма (КВ) этот параметр определяется по формуле Кваса и характеризует функциональное состояние сердечно-сосудистой системы. Рассчитывается по формуле:

$$KB = \frac{ЧСС}{ПД}$$

В норме $KB = 1,6$, увеличение KB указывает на ослабление, а уменьшение – на усиление деятельности сердечно – сосудистой системы.

– проба Руфье (ПР) – позволяет судить об адаптации сердечной мышцы к средним физическим нагрузкам, рассчитывается по формуле:

$$ПР = \frac{4 \times (P1 + P2 + P3) - 200}{10}$$

$P1$ – ЧСС в покое за 15 сек; $P2$ – ЧСС за 15 секунд после физической нагрузки (30 приседаний за 1 минуту); $P3$ – ЧСС за последние 15 секунд первой минуты восстановления.

Оценка состояния сердца: значения ПР в границах от 0 до 5,0 единиц как отличное, от 5,1 до 10,0 – хорошее, от 10,1 до 15,0 – удовлетворительное, больше 15 – неудовлетворительное (Баевский, Берсенева, 1997). Для определения адаптационного статуса организма студентов мы использовали расчеты по общепринятой методике Р.М. Баевского (1997) по формуле:

$$АП = 0,011 \times ЧСС + 0,012 \times СД + 0,008 \times ДД + 0,014 \times В + 0,009 \times m_T - 0,009 \times H_T - 0,27$$

где: АП – адаптационный потенциал; ЧСС – частота сердечных сокращений (уд/в мин); СД – систолическое давление (мм рт. ст.); ДД – диастолическое давление (мм рт. ст.); В – возраст (годы); m_T – масса тела (кг); H_T – длина тела (см);

Интерпретация результатов: если значение показателя $АП < 2$, то оно с высокой валидностью соответствуют удовлетворительному уровню адаптации организма студентов; в диапазоне от 2,1 до 3,0 – напряжению адаптации; от 3,1 до 4,0 – неудовлетворительному; от 4,1 и выше – срыву процесса адаптации.

Психоэмоциональные состояния у студентов выявлялись как аппаратными методами, так и с помощью вербальных тестов. Тестирование *умственной работоспособности* производилось по общепринятой корректурной пробе с использованием специальных таблиц Анфимова. Процедура: испытуемому выдаётся бланк с хаотичным набором и расстановкой букв, после чего предлагается подчеркивать (вычёркивать) заданные буквы, просматривая строки слева направо и сверху вниз. Задание выполняется в течение двух минут в максимально возможном для испытуемого темпе. При обработке данных подсчитывается количество полных просмотренных строк, количество правильно отмеченных контрольных букв и количество ошибок. Ошибками при выполнении исследования считаются: подчёркивание букв, которые требуется зачеркнуть, и

наоборот; пропуск контрольных букв; отметка букв, не являющихся контрольными; пропуск строк. Расчёт показателей умственной работоспособности производится по следующим формулам:

$$S = \frac{Q - 2.807 \times n}{T}$$

S – пропускная способность зрительного анализатора (норма – для юношей – 2,4 бит/с, для девушек – 2,8 бит/с); n – количество ошибок и пропущенных знаков; T – время выполнения задания. Q – умственная работоспособность, в прямой зависимости от S .

$$Q = 0.5936 \times N$$

Q – умственная работоспособность, N – количество просмотренных знаков.

Исследование *величины произвольного внимания* производилась по общепризнанной методике Мюнстенберга, которая позволяет определить и диагностировать степень избирательности и концентрации внимания (Углов и др., 1994). Процедура: испытуемому выдаётся бланк с хаотичным набором и расстановкой букв, среди которых имеется 20 слов. Испытуемый должен в течении 2 минут отыскать эти слова и подчеркнуть их. Затем подсчитывалось количество найденных слов.

Для исследования уровня ситуативной и личностной тревожности (фрустрации) мы использовали методику, предложенную И.Д. Спилбергером. Бланк шкал самооценки Спилбергера включает в себя инструкции, 40 вопросов-суждений, 20 из которых предназначены для оценки уровня ситуативной тревожности (СТ) и 20 для оценки уровня личностной тревожности (ЛТ). Итоговый показатель, по личностной и ситуативной тревожности может находиться в диапазоне от 20 до 80 баллов. Чем выше итоговый показатель, тем выше уровень ситуативной тревожности и личностной тревожности. Оценка: если до 30 баллов – низкий уровень; 31-44 балла – средний уровень; более 45 баллов – высокий уровень тревожности (Большая..., 2007).

Полученные результаты тестирований подверглись статистической обработке с помощью общепризнанных методик с применением средств программы *MS Excel*. Обработка всех параметров осуществлялась вариационно-статистическим методом с вычислением параметров: n – число случаев разрабатываемой возрастно-половой группы; M – среднее арифметическое значение показателя, характеризующая типичное значение признака; m – ошибка средней арифметической величины.

Для оценки статистической значимости различий между показателями рассчитывали корреляции с использованием парного t -теста Стьюдента, значимыми различиями по критерию t -теста Стьюдента считалась при $p \leq 0,05$ (Углов и др., 1994).

Результаты и обсуждение. Важнейшая особенность оптимального развития вегетативных функций в процессе адаптирования студентов-первокурсников, преимущественно относящихся к юношескому возрастному периоду, к новым условиям учебы в вузе состоит в расширении резервных возможностей всех систем организма, и, прежде всего, системы кровообращения, поэтому вначале мы сравнивали динамику ряда показателей ССС, результаты отражены в таблице 1.

Таблица 1

Динамика показателей сердечно-сосудистой системы ($M \pm m$) в течение 1 семестра

Показатели	Контрольная (n = 96)				Экспериментальная (n = 115)			
	Муж. пол (n = 31)		Жен. Пол (n = 65)		Муж. пол(n = 41)		Жен. пол(n = 74)	
	в начале	в конце	в начале	в конце	в начале	в конце	в начале	в конце
ЧСС	70,1 ±3,9	73,8 ±3,9	72,7 ±3,7	71,5 ±4,0	67,7 ±3,7	73,1 ±3,5	72,2 ±3,7	77,8 ±4,0
СД	115,2 ±5,3	122,4 ±6,1	110,3 ±5,7	115,0 ±6,1	117,8 ±5,9	125,4 ±6,1	120,3 ±5,7	125,0 ±6,1
ДД	70,9 ±5,0	75,4 ±3,6*	68,3 ±4,8	72,1 ±2,9*	70,3 ±5,1	74,4 ±3,3*	68,3 ±4,8	72,1 ±2,9*
ПД	44,9 ±2,7	47,0 ±2,1*	42,0 ±2,5	42,9 ±2,0*	43,9 ±2,5	47,0 ±2,1*	42,0 ±2,5	42,9 ±2,0*
КВ	1,52 ±0,08*	0,59 ±0,09	1,71 ±0,1	1,55 ±0,09	1,56 ±0,08	1,57 ±0,08	1,73 ±0,1	1,81 ±0,09
ПР	7,1 ±0,5*	6,4 ±0,4*	8,6 ±0,5	7,7 ±0,7*	8,1 ±0,4*	8,4 ±0,4*	8,4 ±0,5	8,9 ±0,5

Примечание. * – $p \leq 0,05$.

Как видно из таблицы 1, базовые, и расчетные показатели сердечно-сосудистой системы в начале семестра как 2019, так и в 2020 году, соответствовали величинам нормы, определённой многими исследователями для лиц данной возрастной категории (Ходжаян и др., 2016; Сарыг, 2019), исключение в рамках погрешности вычисления – пониженное систолическое давление (СД) в контрольной группе девушек. В конце семестра в контрольной группе все показатели варьируют незначительно и рамках нормы для возрастной группы, а после завершения адаптации системы организма функционировали практически в исходном режиме (закон гомеостаза).

Новые условия обучения в вузе, как правило, хотя и являются стрессовыми, но не экстремальными для здорового организма студентов-первокурсников, поэтому их адаптация обычно завершается в первом семестре в течении 2-3 месяцев. Самые существенные сдвиги в организме у первокурсников проявляются при необходимости

приспособления к новым климатическим условиям у студентов, приехавших учиться в Самару из отдаленных регионов России, и к новым языковым и культурным условиям среды обитания для иностранных студентов (Мякишева и др., 2017). У части студентов происходит адаптация еще и к новым социальным условиям, например, обусловленным проживанием в общежитии или необходимостью работать.

Показатели сердечной деятельности (по пробе Руфье) у студентов экспериментальной группы в начале семестра имели незначительные отличия от контрольной. Однако, в конце семестра они были значимо хуже, особенно по коэффициенту выносливости, которая выше нормы в обеих группах, а группе девушек, где она составляет $1,8 \pm 0,09$ ($p \leq 0,05$), что говорит о значимом напряжении ССС. Величины пробы Руфье хотя и находятся в рамках границы «хорошего», но характеризуются меньшими приспособительными возможностями сердечной мышцы к средней нагрузке в период адаптации. Это, на наш взгляд, связано с рядом новых неблагоприятных факторов, сопутствующих учебе в условиях «удаленки» – вынужденным снижением физической активности (гипокинезии) из-за длительного нахождения у монитора, напряжения зрительного анализатора (спазма аккомодации).

Анализ динамики показателя адаптационного потенциала студентов-первокурсников показал, что в 2019 году средний показатель АП в контрольной группе в начале семестра составил $2,50 \pm 0,03$, что свидетельствует о наличии напряжения адаптационных механизмов, а в конце – $1,80 \pm 0,08$, что уже говорит об относительно удовлетворительном протекании процесса адаптации (при $p \leq 0,01$) к условиям обучения в ВУЗе (табл. 2).

Таблица 2

Динамика среднего показателя адаптационного потенциала ($M \pm m$) студентов-первокурсников СамГМУ в 2019 и 2020 годах

Контрольная			
Группы	в начале семестра	в начале семестра	Прирост
Всего (n = 96)	$2,50 \pm 0,03$	$1,80 \pm 0,08$	$- 0,70$ ($p \leq 0,01$)
Муж (n = 31)	$2,40 \pm 0,02$	$1,50 \pm 0,07$	$- 0,90$ ($p \leq 0,05$)
Жен (n = 65)	$2,60 \pm 0,07$	$2,10 \pm 0,05$	$- 0,50$ ($p \leq 0,01$):
Экспериментальная			
Всего (n = 115)	$2,70 \pm 0,05$	$2,60 \pm 0,05$	$-0,10$ ($p \leq 0,01$)
Муж (n = 41)	$2,80 \pm 0,01$	$2,50 \pm 0,04$	$- 0,30$ ($p \leq 0,05$)
Жен (n = 74)	$2,60 \pm 0,08$	$2,60 \pm 0,07$	$- 0,00$ ($p \leq 0,01$)

Динамика психофизиологических показателей отражена в таблицах 3 и 4. Из таблицы 3 видно, что пропускная способность зрительного анализатора в контрольной группе в среднем была выше нормы. Установлен высокий уровень произвольного внимания для лиц обоих полов. Факты высокой работоспособности обследованных мы связываем с особенностями данной категории выборки (в медицинский ВУЗ на первый курс зачисляются наиболее продвинутые в учебе выпускники средних учебных заведений). Высокий уровень ситуативной тревожности мы также связываем со стрессовым состоянием, вызванным первыми днями обучения в ВУЗе. При повторном проведении данного комплекса тестов в контрольной (таблица 3) и экспериментальной группах (таблица 4), выявлено значимое снижение уровня умственной работоспособности, снижение уровня произвольного внимания в обеих группах, хотя в группе юношей было очень незначительным (при $p \leq 0,05$).

Таблица 3

Динамика показателей психоэмоционального состояния студентов контрольной группы ($M \pm m$) в течение 1 семестра

Показатели		Мужской пол (n = 31)		Женский пол (n = 65)	
		в начале	в конце	в начале	в конце
Коррек- турная проба	Пропускная способность (бит в с)	2,5±0,1*	2,5±0,1*	3,0±0,1*	2,8±0,1*
	Количество знаков	297,9±18,6	292,5±20,1	302,0±18,5	300,4±20,1
	Количество ошибок	2,3±0,2	2,8±0,2	2,0±0,4	2,7±0,6
Произвольное внимание		15,3±1,3	16,6±0,9*	16,0±1,1	16,9±1,5
Тревож- ность	Личностная	38,8±3,2	41,9±3,6	39,2±3,2	42,3±3,7
	Ситуативная	48,4±3,7	37,1±2,9	49,5±3,9	38,4±3,1

Примечание. * – $p \leq 0,05$.

Уровень ситуативной тревожности в общей выборке снизился, следовательно, перешел из категории «высокая» в категорию «умеренная» тревожность, причём, для юношей и для девушек данный показатель снизился в примерно равных долях (при $p \leq 0,05$). Таким образом, адаптация оказывает выраженное воздействие на динамику основных психоэмоциональных особенностей обоих полов и в обеих группах, но в экспериментальной группе тенденции снижения показателей, обеспечивающих лучшую успеваемость в вузе более выражены.

Таблица 4

Динамика показателей психоэмоционального состояния экспериментальной группы ($M \pm m$) в течение 1 семестра

Показатели		Мужской пол (n = 41)		Женский пол (n = 74)	
		в начале	в конце	в начале	в конце
Коррек- турная проба	Пропускная способность (бит в с)	2,5 ± 0,1*	2,4 ± 0,1*	2,9 ± 0,1*	2,8 ± 0,1*
	Количество знаков	293,8 ± 18,7	284,6 ± 19,3	302,0 ± 18,5	300,4 ± 20,1
	Количество ошибок	2,9 ± 0,4	3,0 ± 0,4	2,1 ± 0,4	2,7 ± 0,6
Произвольное внимание		15,3 ± 1,3	15,2 ± 1,4	16,0 ± 1,1	16,9 ± 1,5
Тревож- ность	Личностная	38,4 ± 3,1	41,9 ± 3,6	41,2 ± 3,2	49,3 ± 3,7
	Ситуативная	49,4 ± 3,7	35,1 ± 2,9	48,5 ± 3,9	39,4 ± 3,1

Примечание. * – $p \leq 0,05$.

Переходы обучения с очной формы на дистанционную и обратно в течение первого семестра 2020 года помимо состояния психоэмоционального стресса, еще обусловили и снижение адаптационных возможностей. Так, в экспериментальной группе в начале семестра в 2020 году – $2,70 \pm 0,05$, что также свидетельствует о наличии значимого напряжения адаптационных механизмов (при $p \leq 0,01$), соотносимые с преморбидным, и которое сохраняется в конце семестра, после выхода из дистанционной формы обучения, причем, у женского пола напряженность адаптации носила более выраженный характер ($p \leq 0,01$), чем у мужского пола.

Таким образом, можно констатировать, что в контрольной группе, в конце семестра в 2019 году аварийная и адаптивная фазы приспособления к условиям обучения в вузе в основном проходят у большинства относительно здоровых первокурсников; и начинается 3-я фаза адаптации – стадия устойчивой адаптации, или резистентности. В экспериментальной группе гибридная форма обучения способствует затягиванию процесса физиологической адаптации у студентов-первокурсников, она и является объективной причиной сохранения напряжения в системах организма, особенно в функционировании сердечно-сосудистой системы.

Заключение. Проблема адаптации студентов-первокурсников к условиям вуза не нова, но в условиях 2020-2021 учебного года в условиях гибридной формы обучения она стала особо актуальной, потому что возросла нагрузка на функциональные системы организма

у студентов, начиная от вегетативных (сердечно-сосудистой системы) и до психофизиологических характеристик, обуславливающих когнитивные функции обучающихся.

Профессиональная подготовка в ВУЗе не всегда справляется с новыми вызовами времени, поэтому еще на первом курсе важно обеспечить функциональные и структурные изменения систем организма, ответственные за долговременную адаптацию в течение всей жизни человека, обеспечивающую его здоровье, успешную учебу на старших курсах и в профессиональной деятельности.

Изложенные в статье механизмы взаимосвязи адаптации к условиям вуза и показателей психоэмоциональной сферы станут научной основой для разработки педагогами ВУЗа мер по снижению напряженности адаптации у первокурсников, усвоению приемов эффективной эмоциональной регуляции и саморегуляции, выбора оптимального стиля учения студентами медицинских специальностей.

Список литературы

- Агаджанян Н.А., Баевский Р.М., Берсенева А.П.* 2006. Проблемы адаптации и учение о здоровье. М.: Издат. РУДН.
- Баевский Р.М., Берсенева А.П.* 1997. Оценка адаптационных возможностей организма и риска развития заболеваний. М.: Медицина. 236 с.
- Большая энциклопедия психологических тестов.* 2007 / А. А. Карелин. М.: Эксмо. 416 с.
- Углов Б.А., Котельников Г.П., Углова М.В.* 1994. Основы статистического анализа и математического моделирования в медико-биологических исследованиях. Самара. 67 с.
- Сарыг С.К.* 2019. Особенности физиологической адаптации организма у современной молодежи в условиях высшей школы // Вестн. Тувин. гос. ун-та. Вып. 2. Естественные и сельскохозяйственные науки. –2019. – № 4 (53). – С. 44–51.
- Ходжаян А.Б., Гевандова М.Г., Маяцкая Н.К., Савченко В.В.* 2016. Проблемы адаптации первокурсников к обучению в медицинском университете // Современные наукоемкие технологии. – 2016. –№ 2-2. – С. 389–392.
- Мякишева Ю. В., Алешина Ю.А., Федосейкина И.В., Сказкина О.Я., Дудина А.И., Богданова Р.А.* 2017. Способы изучения и оптимизации адаптации студентов-первокурсников к вузовской системе образования // Междунар. журн. Приклад. и фундам. исследований. № 6-2. – С. 269-273. URL: <https://applied-research.ru/ru/article/view?id=11666>

ANALYSIS OF PHYSIOLOGICAL AND PSYCHOPHYSIOLOGICAL ADAPTATION OF STUDENTS IN THE CONTEXT OF THE TRANSITION OF UNIVERSITY EDUCATION TO DISTANCE LEARNING

Yu.A. Aleshina, O.N. Pavlova, Yu.V. Myakisheva, A.I. Dudina
Samara State Medical University, Samara

The spread of COVID-2019 infection caused the emergence of new difficulties in the adaptation of first-year students to the conditions of higher education associated with distance learning. The aim of the article is to study the indicators of psycho-emotional sphere of students in the conditions of physiological and psychophysiological adaptation during the transition of higher education to the distance form. The participants of the study were first-year students of Samara State Medical University. The basic and computational methods describing the cardiovascular system and the students' adaptation abilities and their influence on the psycho-emotional sphere of the students were used to collect the article materials. New data on physiological and psychophysiological adaptation of first-year students were revealed. Transitions of learning from full-time to distance form and back during the first semester of 2020 caused a significant decrease in the capacity of the body in the process of physiological and psychophysiological adaptation of first-year students to the conditions of learning at university. This also caused a decrease in the indicators of mental performance, voluntary attention against a more pronounced psychoemotional stress associated with the transition of university education to distance form and back. The results can be treated as the scientific basis for university teachers to develop measures to reduce the tension of adaptation in first-year students. **Keywords:** *adaptation, first-year students, psychoemotional state, distance learning, tension of adaptation mechanisms, stress.*

Об авторах:

АЛЕШИНА Юлия Александровна – старший преподаватель кафедры общей и молекулярной биологии, ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет», 443099, Самара, ул. Чапаевская, 89, e-mail: yu.a.aleshina@samsmu.ru.

ПАВЛОВА Ольга Николаевна – доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой физиологии с курсом безопасности жизнедеятельности и медицины катастроф, ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет», 443099, Самара, ул. Чапаевская, 89, e-mail: o.n.pavlova@samsmu.ru.

МЯКИШЕВА Юлия Валерьевна – доктор медицинских наук, профессор, заведующий кафедрой общей и молекулярной биологии, проректор по образовательной деятельности, ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет», 443099, Самара, ул. Чапаевская, 89, e-mail: yu.v.myakisheva@samsmu.ru.

ДУДИНА Алла Ивановна – старший преподаватель кафедры общей и молекулярной биологии, ФГБОУ ВО «Самарский государственный медицинский университет», 443099, Самара, ул. Чапаевская, 89, e-mail: a.i.dudina@samsmu.ru.

Алешина Ю.А. Анализ показателей психоэмоциональной сферы студентов в условиях физиологической и психофизиологической адаптации при переходе вузовского обучения к дистанционной форме / Ю.А. Алешина, О.Н. Павлова, Ю.В. Мякишева, А.И. Дудина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 25-35.

Дата поступления рукописи в редакцию: 08.06.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 612.766.1
DOI: 10.26456/vtbio343

ФИЗИОЛОГИЯ – ЧЕЛОВЕКУ ТРУДА (ИСТОРИЯ ВОПРОСА)*

Ю.Г. Солонин

Институт физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкарский
государственный университет им. Питирима Сорокина, Сыктывкар

Цель настоящего краткого обзора – показать практическую полезность физиологии как фундаментальной и экспериментальной науки для человека труда, его работоспособности и здоровья. Перечислены научные работы известных ученых, внесших заметный вклад в развитие физиологии труда в нашей стране. Впервые приводится перечень документов, утвержденных Минздравом СССР и Роспотребнадзором, касающихся рационализации режимов труда и отдыха и профилактики заболеваемости работающих.

***Ключевые слова:** физиология, человек, труд, здоровье, учёные, документы профилактической направленности.*

Следует отметить, что в России с самого начала появления физиологии как науки ее основоположниками был проявлен интерес и к физиологии трудовой деятельности. Сеченов Иван Михайлович (1829–1905 годы) – «отец русской физиологии», основатель физиологии труда в нашей стране и мире. Он сконструировал ручной эргометр и проводил на нем многочисленные опыты по изучению работоспособности и утомления. Открыл явление «активного отдыха», названное впоследствии «феноменом Сеченова». Впервые в мире физиологически обосновал длительность рабочего дня. В его трудах «Физиологические критерии для установки длины рабочего дня» (1894) и «Очерк рабочих движений человека» (1901) на основании анализа соотношений систолы и диастолы сердца, неустоляющего режима чередования работы и отдыха скелетных мышц он пришел к выводу, что человек должен трудиться не более 8 часов в сутки. Так рабочий класс во многих странах мира, боровшийся за сокращение рабочего дня с 10-12, а иногда и более часов, получил научно обоснованную поддержку своих требований.

* Работа выполнена в рамках темы НИР Института физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН FUUU-2022-0063 (регистрационный номер 1021051201877-3)

Советские физиологи труда – продолжатели дела И.М.Сеченова - проделали большую работу по изучению физиологических функций у человека при различных видах труда. В довоенные годы ими проводились исследования в основном энергетической стоимости трудовых операций в разных профессиях (Конради, Слоним, Фарфель, 1934 и другие). Вопросам физиологии труда уделяли огромное внимание и такие выдающиеся учёные как Н.Е. Введенский, А.А. Ухтомский, В.В. Ефимов, М.Е. Маршак и другие.

Особенно большое развитие получила физиология труда в нашей стране во второй половине 20-го века: С.А. Косилов, 1965; М.И. Виноградов, 1966; З.М. Золина, 1967; В.В.Розенблат, 1975; И.С.Кандрор, Д.М.Демина, 1978; А.И.Киколов, 1978; А.О. Навакатилян, 1980; В.И. Медведев, 1981; А.Л. Решетюк, 1981; К.М. Смирнов, 1984 и многие другие крупные ученые в этой области.

Применение новых методов исследования в физиологии труда, в частности, телеметрических, позволило физиологам получать информацию о состоянии организма работающего человека в процессе выполнения трудовых операций (Функции организма в процессе труда, 1975). Вышли важнейшие научные труды: Руководство по физиологии труда (1983), коллективные монографии (Физиологические принципы разработки режимов труда и отдыха, 1984; Физиологическое нормирование в трудовой деятельности, 1988) и много статей в различных журналах.

Физиологами труда, работающими в ряде институтов гигиены и охраны труда, проведена так называемая физиологическая паспортизация труда сотен профессий в различных отраслях промышленности, предложена физиологическая классификация работ и видов труда. Разработано более 600 рациональных режимов труда и отдыха. Подготовлены Межотраслевые рекомендации по разработке рациональных режимов труда и отдыха (1975). Установлены связи между трудовой нагрузкой, напряжением, перенапряжением организма и развитием ряда патологий (Солонин, 1991). Промышленности даны физиологически обоснованные рекомендации по оптимизации трудовой нагрузки, нормированию труда на основе данных физиологии, рационализации рабочего места и улучшению условий труда, профилактике переутомления и перенапряжения, повышению работоспособности трудящихся, снижению заболеваемости как общей, так и профессиональной.

Министерством здравоохранения СССР был утвержден ряд важных для практической деятельности по оздоровлению трудящихся Методических рекомендаций, касающихся: снижения отрицательного воздействия монотонности при поточно-конвейерном производстве (1980), рациональных режимов труда и отдыха операторов химической

промышленности (1980), физиологических норм напряжения организма при физическом труде (1980), борьбы с монотонией в условиях современного производства (1980), рациональных режимов труда и отдыха операторов тепловых электростанций (1982), эргономической оценки рабочих мест для выполнения работ сидя и стоя (1985), методов определения показателей зрительной работоспособности (1985), режимов труда и отдыха при вахтовом и экспедиционно-вахтовых методах организации труда в условиях Севера (1988).

Один из документов, разработанный автором настоящего сообщения, под названием «Физиологические нормы напряжения организма при физическом труде», утвержден Минздравом СССР (1980) и является действующим в практической работе Роспотребнадзора до сих пор. Его основные положения неоднократно включались в учебники и учебные пособия для студентов, руководства для врачей, руководства по физиологии. Минздрав СССР при издании документа «Гигиенические требования к условиям труда женщин» (1996) внес в него из вышеупомянутых рекомендаций в виде приложения таблицу «Физиологические нормативы физического напряжения при труде».

После распада Советского Союза и революционных изменений в народном хозяйстве (уменьшение числа работающих и смена собственности на многих предприятиях) масштабы физиологических исследований работающего населения в Российской Федерации существенно снизились. Перед этим состоялись последняя Проблемная комиссия по физиологии и психологии труда Программного совета АН и АМН СССР под руководством В.И. Медведева (июнь 1999 г., Юрмала в Латвии), последняя IX Всесоюзная конференция по физиологии труда под руководством Ю.В. Мойкина (октябрь 1990 г., Свердловск) и вторая и последняя Всесоюзная школа по физиологии труда, организованная Донецким институтом гигиены труда и профзаболеваний (октябрь 1991 г., п. Лапси под Севастополем). Существующие в то время лаборатории физиологии труда в ряде крупных санэпидстанций и на многих предприятиях были ликвидированы.

Но тем не менее, в отдельных НИИ (Институт медицины труда АМН в Москве, Институт физиологии СО АМН в Новосибирске и Институты гигиены труда и профзаболеваний в Екатеринбурге и в Санкт-Петербурге) и в вузах (Тверской государственный университет, Казанский медицинский университет и Военно-медицинская академия) работы в области физиологии труда продолжились. Вышло последнее Руководство «Физиология трудовой деятельности» при участии и под редакцией В.И.Медведева (1993). Уместно отметить работы таких

видных специалистов по физиологии труда как Ю.В. Мойкин в Москве (1994), Н.Х. Амиров и Л.М. Фатхутдинова в Казани (1997, 2000), С.Г. Кривошеков в Новосибирске (2000), А.Я. Рыжов в Твери (1999, 2004), Г.А. Сорокин в Санкт-Петербурге (2008), С.Л. Устьянцев в Екатеринбурге (2008), В.В. Матюхин в Москве (2009), Ю.Г. Солонин в Сыктывкаре (2017) и др. Центром таких исследований по-прежнему остался Институт медицины труда РАН в Москве во главе с И.В. Бухтияровым (2014).

Заслугой физиологов труда является изучение особенностей организма подростков, женщин и лиц разного возраста (в том числе пенсионного) и учет этих особенностей при оценке тяжести и напряженности труда и при нормировании физических и трудовых нагрузок. Дана физиологическая характеристика таких новых форм трудовой деятельности как монотонный труд на конвейерах, операторский труд, напряженные графики работы (ротация смен или удлиненные смены), вахтовый труд, экстремальные виды труда (летчики, космонавты, водолазы, акванавты и др.) и, наконец, самого массового вида труда нашего времени - работы с видеодисплейным терминалом (за компьютером).

Физиологи также участвовали в разработке нормативных и иных официальных документов, внедрение которых в практику обеспечило сохранение работоспособности и трудоспособности человека на должном уровне и поддержание здоровья и трудового долголетия.

Ряд разработок физиологов труда был утвержден Государственными органами. Так «Нормы предельно-допустимых нагрузок для женщин при подъеме и перемещении тяжестей вручную» (1993), утвержденные Постановлением Правительства Российской Федерации в 1993 году, разрабатывались физиологами Института медицины труда РАМН и других организаций. Эти нормы устанавливались с учетом реакций нервно-мышечной, сердечно-сосудистой и дыхательной систем, колебаний внутрибрюшного давления при подъеме и переноске разных грузов. Напомним, что когда-то в СССР женщинам позволялось поднимать грузы до 20 кг, потом была норма – 15 кг, и, наконец, с 1993 года допустимым пределом стали 10 кг. Аналогичный документ для лиц моложе 18 лет был принят Постановлением Минтруда России в 1999 году (1999). Документ был разработан физиологами Института гигиены детей и подростков Минздрава СССР и других организаций после проведения комплексных физиологических исследований.

Оценка тяжести и напряженности трудовых процессов всегда была одной из центральных задач физиологов труда нашей страны. Эта оценка стала обязательной составляющей при аттестации рабочих мест

по условиям труда в соответствии с Постановлением Минтруда РФ (1997). Коллективы ряда научных организаций страны провели большую работу по уточнению многочисленных эргономических и физиологических критериев трудовой нагрузки, нахождению корреляций между показателями нагрузки и напряжения организма и с учетом существующих физиологических классификаций, в том числе и вышеупомянутых наших методических рекомендаций, касающихся физического труда, разработали классификацию условий труда по показателям тяжести и напряженности трудового процесса (документ Роспотребнадзора «Руководство Р 2.2.2006-05» (2005). Очень важно, что в ней используются доступные для измерения параметры внешней нагрузки, не требующие обязательного участия физиолога в этом процессе.

На основании проведения специальных исследований в климатических камерах Институтом медицины труда РАМН совместно с другими институтами гигиены разработан важнейший документ Роспотребнадзора «Гигиенические требования к микроклимату производственных помещений» (1996). В соответствии с этим документом по энергозатратам в ваттах выделяют лёгкие, средней тяжести и тяжёлые физические работы.

Физиологи институтов охраны труда ВЦСПС участвовали в обосновании норм освещения. Например, имеются строительные нормы и правила (СНиП 23-05-95) под названием «Естественное и искусственное освещение» от 1995 года, утвержденные Госстроем РФ (1995). Этим документом установлены минимальные нормы освещения на базе изучения зрительных функций: видимость, острота зрения, скорость зрительного восприятия, устойчивость ясного видения, контрастная чувствительность, цветоощущения, латентный период зрительно-моторных реакций, пропускная способность зрительного анализатора.

Методические рекомендации МУК 4.3.1896-04 «Оценка теплового состояния человека с целью обоснования гигиенических требований к микроклимату рабочих мест и мерам профилактики охлаждения и перегревания» (2004) были разработаны специалистами Института медицины труда РАМН.

Ряд документов был утвержден Роспотребнадзором и Главным государственным санитарным врачом Российской Федерации. Это Руководство по оценке профессионального риска для здоровья работников (2003), Методические рекомендации: профилактика перенапряжения и профессиональных заболеваний спины у работников физического труда (2006), режимы труда и отдыха работающих на холоде (2006), профилактика стресса работников при

различных видах деятельности (2007), оценка профессиональной надежности водителей автотранспортных средств (2014).

Таким образом, даже очень краткая обзорная информация показывает, что физиология не только дает человечеству новые знания о функционировании живых организмов, но и помогает проектировщикам, эргономистам, организаторам производства и службам охраны труда и медицины труда оптимизировать труд и всю систему «человек-машина-среда» и сохранять здоровье человека труда.

Список литературы

- Амиров Н.Х., Фатхутдинова Л.М.* 1997. Влияние работы за ВДТ, в том числе рабочего стресса, на психический профиль личности пользователей // Медицина труда и промышленная экология. № 11. С. 20-23.
- Бухтияров И.В., Матюхин В.В.* 2014. Физиология труда – теоретические и научно-практические аспекты современности // Российский физиологический журнал им. И.М. Сеченова. Т. 100. № 10. С. 1118-1129.
- Виноградов М.И.* 1966. Физиология трудовых процессов. М.: Медицина. 376 с.
- Гигиенические требования к микроклимату производственных помещений.* СанПиН 2.2.4.548-96. М.: Минздрав России, 1996.
- Гигиенические требования к условиям труда женщин.* СанПиН 2.2.0.555-96. М.: Минздрав России, 1996. Приложение 1 «Физиологические нормативы физического напряжения при труде».
- Естественное и искусственное освещение.* СНиП 23-05-95. М.: Госстрой РФ, 1995.
- Золина З.М.* 1967. Физиологические основы рациональной организации труда на конвейере. М.: Медицина. 330 с.
- Кандрор И.С., Демина Д.М.* 1978. О принципах и критериях физиологической классификации видов труда по степени их тяжести и напряженности // Физиология человека. Т. 4. № 1. С. 136-147.
- Николов А.И.* 1978. Умственный труд и эмоции. М.: Медицина. 366 с.
- Комплексная профилактика развития перенапряжения и профессиональных заболеваний спины у работников физического труда.* Методические рекомендации № 2.2.9.2128-06. М.: Роспотребнадзор 2006.
- Конради Г.П., Слоним А.Д., Фарфель В.С.* 1934. Физиология труда (Общие основы физиологии труда). М.-Л.: Биомедгиз. 638 с.
- Косилов С.А.* 1965. Очерки физиологии труда. М.: Медицина. 379 с.
- Кривошеиков С.Г., Охотников С.В.* 2000. Производственные миграции и здоровье человека на Севере. Москва-Новосибирск. 118 с.
- Матюхин В.В., Елизарова В.В., Шардакова Э.Ф., Ямпольская Е.Г.* 2009. Факторы риска в развитии функциональных нарушений у работников физического труда // Медицина труда и промышленная экология. № 6. С. 1-6.
- Медведев В.И.* 1981. Теоретические и прикладные проблемы физиологии труда // Физиология человека. Т. 7. № 3. С. 391-399.

- Межотраслевые рекомендации по разработке рациональных режимов труда и отдыха.* 1975. М.: Экономика. 134 с.
- Методические рекомендации по рациональным режимам труда и отдыха операторов тепловых электростанций.* Методические рекомендации № 2556-82. М.: Минздрав СССР, 1982.
- Методические рекомендации по снижению отрицательного воздействия монотонности при конвейерно-поточном производстве.* Методические рекомендации № 2181-80. М.: Минздрав СССР, 1980.
- Методы определения показателей зрительной работоспособности.* Методические рекомендации № 4052-85. М.: Минздрав СССР, 1985.
- Мойкин Ю.В.* 1994. Физиология труда, её успехи и задачи в условиях современного производства // Медицина труда и промышленная экология. № 11. С. 2-7.
- Навакатилян А.О.* 1980. Механизмы и критерии нервно-эмоционального напряжения при умственной работе // Гигиена труда и профзаболевания. № 6. С. 5-9.
- О новых нормах предельно допустимых нагрузок для женщин при подъеме и перемещении тяжестей вручную.* Постановление Совета Министров – Правительства РФ от 06.02.1993 г. № 105.
- О проведении аттестации рабочих мест по условиям труда.* Постановление Минтруда России от 14.03.1997 г. № 12.
- Об утверждении норм предельно допустимых нагрузок для лиц моложе 18 лет при подъеме и перемещении тяжестей вручную.* Постановление Минтруда и социального развития России от 7 апреля 1999 г.
- Оптимизация режимов труда и отдыха при вахтовом и экспедиционно-вахтовых методах организации труда в условиях Севера.* Методические указания № 4614-88. М.: Минздрав СССР, 1988.
- Основные принципы и методы эргономической оценки рабочих мест для выполнения работ сидя и стоя.* Методические рекомендации № 3212-85. М.: Минздрав СССР, 1985.
- Оценка и прогноз профессиональной надежности и профессионального риска водителей различных автотранспортных средств.* Методические рекомендации № 2.2.0085-14. М.: Роспотребнадзор, 2014.
- Оценка теплового состояния человека с целью обоснования гигиенических требований к микроклимату рабочих мест и мерам профилактики охлаждения и перегревания.* Методические рекомендации № 4.3.1896-04. М.: Институт медицины труда РАМН, 2004.
- Профилактика стрессового состояния работников при различных видах деятельности.* Методические рекомендации № 2.2.9.2311-07. М.: Роспотребнадзор, 2007.
- Режимы труда и отдыха работающих в холодное время года на открытой территории или в неотапливаемых помещениях.* Методические рекомендации № 2.2.7.2129-06. М.: Роспотребнадзор, 2006.
- Рекомендации по устранению и предупреждению неблагоприятного влияния монотонии на работоспособность человека в условиях современного производства.* Методические рекомендации № 2257-80. М.: Минздрав

- СССР, 1980.
- Решетюк А.Л.* 1981. Принципы физиологического нормирования труда // Гигиена и санитария. № 1. С. 53-56.
- Розенблат В.В.* 1975. Проблема утомления. Изд. 2-е. М.: Медицина. 240 с.
- Руководство по гигиенической оценке факторов рабочей среды и трудового процесса. Критерии и классификация условий труда.* Руководство Р 2.2.2006-05. М.: Роспотребнадзор, 2005.
- Руководство по оценке профессионального риска для здоровья работников. Организационно-методические основы, принципы и критерии оценки.* Руководство Р 2.2.1766-03. М.: Роспотребнадзор, 2003.
- Руководство по физиологии труда.* 1983 / под ред. З.М. Золиной, Н.Ф. Измерова. М.: Медицина. 528 с.
- Рыжов А.Я., Сурсимова О.Ю.* 1999. Эргономическая характеристика профессиональной деятельности скрипачей // Медицина труда и промышленная экология. № 9. С. 11-14.
- Рыжов А.Я.* 2004. Профилактические аспекты оздоровления и оптимизации труда преподавателей вуза. Тверь: Твер. гос. ун-т. 160 с.
- Сеченов И.М.* 1884. Физиологические критерии для установки длины рабочего дня // Известия общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Т. 83. Вып. 2. С. 42-44.
- Сеченов И.М.* 1952. Очерк рабочих движений человека / И.М.Сеченов, И.П. Павлов, Н.Е. Введенский. Физиология нервной системы. Избранные труды. Вып. 1, книга первая / под ред. К.М.Быкова. М. С. 145-149.
- Смирнов К.М.* 1984. Напряженность труда // Успехи физиологических наук. Т. 15. № 1. С. 76-99.
- Солонин Ю.Г.* 2017. Нормирование физического напряжения при труде. Монография. – Новосибирск: Изд. АНС «СибАК». 180 с.
- Солонин Ю.Г.* 1991. Физиологические подходы к нормированию напряжения организма при труде // Физиология человека. Т. 17. № 2. С. 141-146.
- Сорокин Г.А.* 2008. Хронофизиологическое исследование профессионально-обусловленной усталости // Физиология человека. Т. 34. № 6. С. 70-77.
- Устьянцев С.Л.* 2008. Тяжесть, напряженность труда и гиподинамокинезия – важнейшие составляющие индивидуального профессионального риска // Медицина труда и промышленная экология. № 9. С. 34-40.
- Фатхутдинова Л.М.* 2000. Влияние работы с видеодисплейными терминалами на состояние здоровья пользователей: автореф. дис. ... д-ра мед. наук. Казань: Казан. гос. мед. ун-т. 43 с.
- Физиологические нормы напряжения организма при физическом труде. Методические рекомендации № 2189-80.* М.: Минздрав СССР, 1980.
- Физиологические принципы разработки режимов труда и отдыха.* 1984 / под ред. В.И.Медведева. Л.: Наука, 1984. 140 с. Колл. Монография
- Физиологическое нормирование в трудовой деятельности.* 1988 / отв. ред. В.И. Медведев. Л.: Наука, 1988. 127 с.
- Физиология трудовой деятельности (из серии «Основы современной физиологии»).* 1993 / отв. ред. тома В.И. Медведев. СПб.: Наука. 528 с.
- Физиолого-гигиенические обоснования рациональных режимов труда и*

отдыха операторов химической промышленности. Методические рекомендации № 2188-80. М.: Минздрав СССР, 1980.
Функции организма в процессе труда: сб. науч. трудов. 1975 / под ред. В.В. Розенבלата, Ю.Г. Солонина. М.: МНИИ гигиены им. Ф.Ф. Эрисмана. 174 с.

PHYSIOLOGY – TO THE WORKER (HISTORY OF THE QUESTION)

Iu.G. Solonin

Institute of Physiology, FRC Komi Scientific Center, Ural Branch RAS, Syktyvkar
State University named after Pitirim Sorokin, Syktyvkar

The purpose of this brief review is to show the practical usefulness of physiology as a fundamental and experimental science for a working person, his performance and health. The scientific works of famous scientists who have made a significant contribution to the development of labor physiology in our country are listed. For the first time, a list of documents approved by the USSR Ministry of Health and Rospotrebnadzor concerning the rationalization of work and rest regimes and the prevention of morbidity among workers is given.

Keywords: *physiology, human, labor, health, scientists, preventive documents.*

Об авторе

СОЛОНИН Юрий Григорьевич – доктор медицинских наук, профессор, главный научный сотрудник Института физиологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. 167982, Сыктывкар, ул. Первомайская, e-mail: solonin@physiol.komisc.ru.

Солонин Ю.Г. Физиология – человеку труда (история вопроса) / Ю.Г. Солонин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 36-44.

Дата поступления рукописи в редакцию: 02.05.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

БИОХИМИЯ

УДК 616.993.192.6
DOI: 10.26456/vtbio344

ИЗУЧЕНИЕ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ СОБАК ПРИ ПИРОПЛАЗМОЗЕ

И.И. Тузова¹, А.Н. Панкрушина¹, Н.О. Горшкова²

¹Тверской государственный университет, Тверь

²Независимая ветеринарная лаборатория экспертного класса
«VetLabTver», Тверь

Впервые проведено исследование биохимических показателей на основе сравнения крови собак, зараженных бабезиозом, и в дальнейшем лабораторно подтвержденным, с кровью собак с подозрением на заражение, но в дальнейшем пироплазмоз подтвержден не был. Выявлено, что в биохимическом анализе сыворотки крови среди всех параметров о заражении пироплазмозом (бабезиозом) можно судить по резкому повышению общего билирубина и мочевины, а также мочевины. Если известен пол исследуемой собаки, то у женской особи для диагностики данного заболевания также могут быть применимы такие показатели, как содержание аспартатаминотрансферазы (АсАТ), креатинфосфокиназы, количество неорганического фосфора, калия и кальция; у самцов специфических показателей не выявлено, но косвенно можно ориентироваться на показатели содержания лактатдегидрогеназы, сывороточной липазы, триглицеридов и альфа – амилазы.

Ключевые слова: бабезиоз, пироплазмоз, половые особенности, *Babesia canis*, биохимический анализ, сыворотка крови, мочевина, мочевиная кислота, АсАТ, общий билирубин.

Введение. Пироплазмоз (бабезиоз) собак хотя и является природно-очаговым трансмиссивным кровепаразитарным заболеванием, вызываемым простейшим паразитом *Babesia canis*, но, уже начиная с 1990х годов, большая часть заражений была зарегистрирована именно в городской черте (Христиановский, 2017; Kubiak et al., 2024). Данное заболевание в последнее время приобретает массовый характер и наносит ущерб здоровью, вплоть до поражений печени, почек и центральной нервной системы, в результате чего животное может даже погибнуть. Но так как искоренить полностью пироплазмоз практически невозможно, то следует уметь его диагностировать в короткие сроки, а также эффективно лечить зараженных собак. Несмотря на применение новых методов

диагностики, профилактических мероприятий, повышение осведомленности ветеринарных специалистов и владельцев домашних животных, зараженность собак бабезиозом остается высокой. До сих пор спорны некоторые результаты исследований в отношении патогенеза заболевания (Соколов и др., 2017). Все это показывает важность исследований в области первичной диагностики пироплазмоза и своевременного лечения. Изменяющиеся показатели в анализах крови являются как важным диагностическим признаком, так и своеобразным отражением течения заболевания и состояния организма (Vishwakarma et al., 2019). Биохимический анализ сыворотки крови способен отразить состояние кровеносной системы, а также косвенно связанных с ней систем (Тузова и др., 2023). Изучая литературу, заметно, что нет единой точки зрения, какие именно показатели сильно изменяются при бабезиозе, а какие нет (Жукова, 2019; Новикова и др., 2020; Болтаев и др., 2020; Özdek et al., 2023).

В связи с этим, целью данной работы было изучение параметров биохимического анализа сыворотки крови собак с учетом половых различий животных, а также количество паразитов в мазке.

Методика. Практическая часть выполнена на базе «Независимой ветеринарной лаборатории экспертного класса VetLabTver» (ИП Горшкова Н.О.) Объектом исследования была венозная кровь и сыворотка крови собак, поступавших от разных ветеринарных клиник. Материалом исследования служили полученные результаты биохимического анализа, в том числе и данные за прошлые годы из амбулаторных журналов (2018 – 2022 годы). Использовались архивные данные исследований крови больных и здоровых животных прежде всего весенне – летнего периода, так как ранее была выявлена сезонность данного заболевания (Иовлева и др., 2020).

Была взята выборка в количестве 185 особей, при этом 91 из них – с положительным результатом на бабезиоз. При этом исследовании также не учитывались микст – инфекции. Подтверждение данного заболевания происходит при наличии кровяных форм паразитов в мазке крови, окрашенного по Романовскому – Гимзе. Биохимический анализ сыворотки венозной крови проводился на автоматическом биохимическом анализаторе А - 15 BIOSYSTEMS (Испания); сыворотка предварительно центрифугировалась в лабораторной центрифуге LISTON C2204 Classic на скорости 3000 оборотов в течение 10 минут.

При статистической обработке весь массив данных был разделен на 2 группы: анализы собак с лабораторно подтвержденным бабезиозом и отрицательным анализом на бабезиоз. Каждому из этих анализов был присвоен порядковый номер, с которым была указана основная информация – пол и возраст собаки, дата проведения анализа,

для подтвержденного анализа на паразитов – дополнительно количество паразитов на 1 или 100 полей зрения. Затем под присвоенным порядковым номером результаты анализа из бланка заносились в таблицы Excel. Среднеквадратичное отклонение рассчитывалось на основе встроенной формулы в данной программе СТАНДОТКЛОН В. Общие своды данных анализов собак с лабораторно подтвержденным бабезиозом и отрицательным анализом на бабезиоз были разделены на анализы самок и анализы самцов.

Результаты и обсуждение. Полученные нами результаты показали, что при заражении бабезиозом ключевым признаком в биохимическом анализе крови может являться повышение содержания мочевины (табл. 1). Это указывает на преобладание катаболических процессов в организме зараженного животного и на возможную почечную недостаточность, т.к. при внутрисосудистом гемолизе в кровотоке могут оставаться элементы эритроцита, которые не полностью фильтруются, из-за чего может произойти закупорка почечных канальцев. Нагрузка на печень при этом возрастает из-за избыточного гемоглобина, который находится в плазме. Частичный ресинтез гемоглобина и избыточный его распад приводит к повышению общего билирубина в биохимическом анализе сыворотки крови. На возможную патологию гепатоцитов указывает аномальное повышение АсАТa по сравнению с показателем АсАТa у не болеющих бабезиозом собак. При этом показатели АлАТa в обеих группах выше в 2,3 – 2,4 раза по сравнению с физиологической нормой. Также видно, что сильно завышен показатель креатинфосфокиназы, что может указывать на патологии миоцитов и недостаток энергии в мышечных волокнах. Ранее упоминалось, что возможно нарушение функции почек. На это указывает и повышение содержания фосфора в сыворотке. Снижается почечная экскреция, и скорее всего данное состояние может перейти в хроническую почечную недостаточность. Кроме того, также у зараженных собак выше установленной физиологической нормы находится показатель содержания мочевой кислоты. Это тоже указывает на сильную патологию почек в результате заражения бабезиозом.

При корреляции с половыми особенностями видно, что показатель АсАТa сильнее завышен у самок, значит при заражении бабезиозом гепатоциты скорее подвержены патологии у этого пола. Показатель содержания мочевины и креатинфосфокиназы, а также неорганического фосфора остался ключевым только для самок, у самцов он не является специфическим. Среди самок также можно также выделить изменение таких параметров, как повышение содержания калия и снижение содержания общего кальция. Электролитный дисбаланс может образовываться из-за

патологического влияния бабезиоза на функционирование почек - выведение калия с мочой затрудняется. Гиперкальцимию можно рассматривать как симптом почечной недостаточности.

Таблица 1

Показатели биохимического анализа сыворотки крови у здоровых и зараженных бабезиозом собак

Биохимический показатель [Единицы измерения] (норма)	Отрицательный анализ на бабезиоз	Положительный анализ на бабезиоз
Глюкоза сыворотки [ммоль/л] (3,5 - 6,5)	6,18 ± 2,83	5,97 ± 1,67
АсАТ [Е/л] (8 - 42)	77,91 ± 14,72	204,81 ± 52,77
АлАТ [Е/л] (10 - 58)	142,01 ± 20,53	136,22 ± 31,40
Щелочная фосфатаза [Е/л] (10 - 70)	486,82 ± 63,66	463,45 ± 60,83
Гамма - ГТП [Е/л] (0 - 8)	14,48 ± 4,35	16,29 ± 5,09
Общий белок [г/л] (55 - 75)	68,66 ± 9,22	57,90 ± 9,49
Альбумин [г/л] (25 - 39)	32,08 ± 4,20	27,69 ± 4,78
Глобулин [г/л] (27 - 44)	37,99 ± 7,68	29,93 ± 6,11
А/Г коэффициент (1,2 - 2,0)	0,89 ± 0,22	0,95 ± 0,18
Мочевина [ммоль/л] (3,5 - 9,2)	8,84 ± 3,40	14,28 ± 3,05
Креатинин [мкмоль/л] (26 - 128)	115,42 ± 14,15	116,64 ± 11,21
Азот мочевины/креатинин (5,0 - 35,0)	17,82 ± 7,70	31,15 ± 6,92
Билирубин общий [мкмоль/л] (2 - 13,5)	7,14 ± 1,09	26,25 ± 5,52
Билирубин прямой [мкмоль/л] (0 - 5,5)	1,29 ± 0,22	4,58 ± 2,33
Билирубин не прямой [мкмоль/л] (-)	5,86 ± 1,33	21,67 ± 5,30
Коэффициент де Ритиса (1,1 - 1,3)	1,04 ± 0,33	2,00 ± 0,69
Альфа - амилаза [Е/л] (300 - 1500)	1119,43 ± 270,03	1451,07 ± 247,71
Креатинфосфокиназа [Е/л] (32 - 220)	280,05 ± 73,11	588,07 ± 121,44
Лактатдегидрогеназа [Е/л] (23 - 220)	303,26 ± 64,73	590,39 ± 65,40
Фосфор неорганический [ммоль/л] (1,1 - 2,0)	1,87 ± 0,30	2,20 ± 0,87
Липаза сывороточная [Е/л] (30 - 250)	395,76 ± 70,53	487,10 ± 84,37
Холестерин [ммоль/л] (3,8 - 7,0)	5,65 ± 2,19	6,88 ± 1,89
Кальций общий [ммоль/л] (2,3 - 3,3)	2,48 ± 0,31	2,36 ± 0,13
Общая осмолярность [мосм/л] (290 - 310)	306,78 ± 3,31	310,04 ± 0,01
Панкреат.альфа- амилаза [Е/л] (150 - 830)	716,17 ± 153,38	776,25 ± 108,53
pH крови (7,31 - 7,42)	7,43 ± 0,04	7,40 ± 0,01
Мочевая кислота [ммоль/л] (0 - 60)	48,71 ± 8,30	77,73 ± 7,52
Триглицериды [ммоль/л] (0,24 - 0,9)	1,03 ± 0,18	0,94 ± 0,24
Калий [ммоль/л] (3,8 - 5,6)	4,43 ± 0,80	5,00 ± 1,48
Натрий [ммоль/л] (140 - 154)	146,73 ± 2,69	145,78 ± 3,06
Соотношение Na/K (> 27,0)	34,29 ± 7,61	28,01 ± 0,01
Кальций общий [ммоль/л] (2,3 - 3,3)	2,48 ± 0,31	2,36 ± 0,13

Примечание: значение меньше установленной физиологической нормы – жирный шрифт, значение выше физиологической нормы – курсив.

Что касательно самцов, то следует обратить внимание на такие показатели, как лактатдегидрогеназа, липаза сывороточная, содержание триглицеридов и альфа – амилазы. Они не являются прямыми признаками каких-то нарушений, но косвенно

свидетельствуют о возможных патологиях почек и печени, а также поджелудочной железы.

Таблица 2

Процентное отклонение показателей биохимического анализа крови собак с подтверждённым показателем бабезиоза от показателей незаражённых собак

Биохимический показатель	+ , ++ *	+++ , ++++
Глюкоза сыворотки	0%	0%
АсАТ	+ 78,19 %	+350,39 %
АлАТ	- 5,84 %	- 0,18 %
Щелочная фосфатаза	- 6,54 %	- 1,15 %
Гамма – ГТП	- 8,63%	+ 49,93%
Общий белок	0%	0%
Альбумин	0%	0%
Глобулин	0%	0%
А/Г коэффициент	+12,22 %	- 6,62 %
Мочевина	+ 32,80 %	+ 126,13 %
Креатинин	0%	+ 40,00 %
Азот мочевины/креатинин	0%	+ 99,61 %
Билирубин общий	+ 192,30 %	+ 397,62 %
Билирубин прямой	0%	+ 355, 81%
Билирубин не прямой	0%	0%
Коэффициент де Ритиса	+ 43,27 %	+ 203,85%
Альфа – амилаза	0%	+ 74,00 %
Креатинфосфокиназа	+ 132,38%	+ 57,73%
Лактатдегидрогеназа	+ 75,57%	+ 126, 54%
Фосфор неорганический	+ 8,02 %	+ 32,62%
Липаза сывороточная	+ 76, 04%	0%
Холестерин	0%	Нет данных
Мочевая кислота	+ 56,81 %	+ 65,16 %
Триглицериды	0%	- 0,97%
Калий	0%	+ 60, 05 %
Натрий	0%	0%
Соотношение Na/K	0%	Нет данных
Кальций общий	0%	Нет данных
Общая осмолярность	0%	Нет данных
Панкреат.альфа- амилаза	+ 27, 56%	0%
pH крови	0%	Нет данных

Примечание: * условное обозначение количества паразитов в крови (табл. 3)

Повышение общего билирубина и мочевой кислоты в сыворотке можно считать индикаторным для обоих полов собак.

Также можно предположить, что с большей вероятностью течение бабезиоза и его последствия будут сильнее отражаться на организме самок собак, чем самцов, т.к. биохимические показатели крови у них сильнее отклоняются от установленной физиологической нормы. Кроме того, у самок более подвержены патологии почки, тогда как у самцов страдают как почки, так и печень.

Стоит заметить такой показатель, как коэффициент де Ритиса. Его значение выше нормы свидетельствует о возможных сердечных патологиях у больных собак. У собак с отрицательным анализом на бабезиоз данный коэффициент в норме либо занижен.

Тяжесть течения болезни и степень проявления клинических симптомов косвенно связаны с количеством паразитов в мазке крови. Было высчитано процентное отклонение (относительное) данных показателей от «нормы» (т.е. тех значений показателей, которые были у собак с отрицательным анализом на паразитов) (табл.2). Но следует учитывать, что подсчет количества паразитов – субъективен в некоторой степени, кроме того показатели «нормы» в некоторых случаях отклонялись от физиологически установленной нормы, но в значительно меньшей степени.

Таблица 3

Соответствие количества паразитов в мазке крови и условным обозначением

Количество паразитов	Условное обозначение
1 – 10 паразитов на 100 полей зрения	+
11 – 100 паразитов на 100 полей зрения	++
1-10 паразитов на 1 поле зрения	+++
Более 10 паразитов на 1 поле зрения	++++

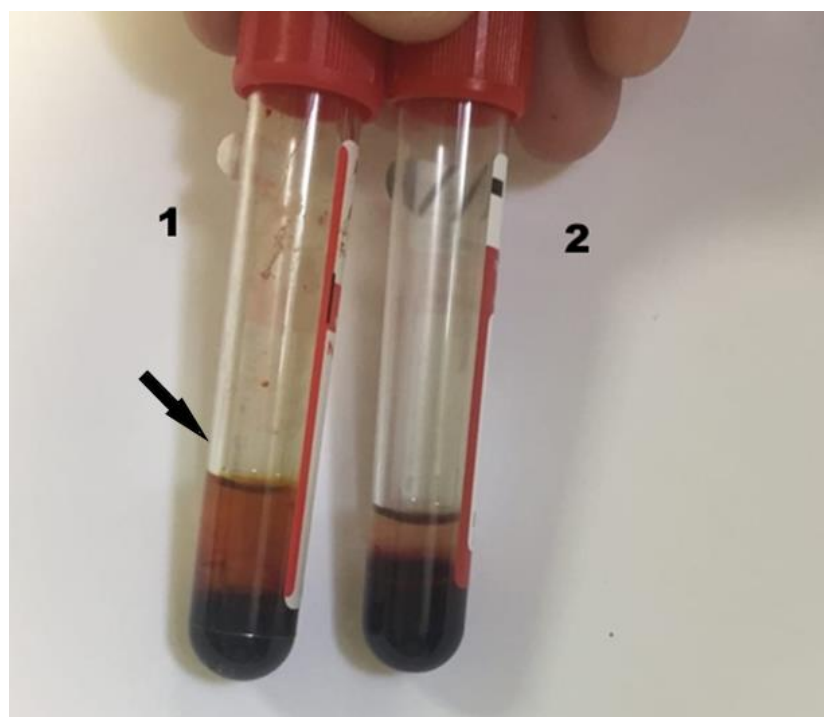


Рис. 1. Появление желтого оттенка в сыворотке зараженного животного:
1 – сыворотка зараженной бабезиозом собаки; 2 – сыворотка крови собаки с отрицательным анализом на пироплазмоз (фото автора)

Чем сильнее заражено животное, тем большее отклонение у него будет показателя АсАТа (в 4,5 раза с большим количеством паразитов), мочевины (почти в 4 раза больше по сравнению с легкой формой болезни), мочевой кислоты и общего билирубина (в 2 раза больше с более тяжелой формой болезни). При сильном заражении показатели креатинина и соотношение азота мочевины/креатинина, прямого билирубина, альфа-амилазы, и калия завышено. Количество сывороточной липазы чаще всего при сильном заражении не выходит за пределы нормы, как и панкреатической альфа-амилазы.

В ходе исследования также было выявлено, что иногда при центрифугировании сыворотка зараженного животного становится желтого оттенка (рис. 1). Особенно это заметно на верхней границе раздела фаз.

Про данное явление в литературе не было никаких упоминаний, возможно, потому что оно нечасто встречается, но при этом имеет место быть. Предположительно, данное явление можно объяснить сильнейшим разрушением красных кровяных клеток и повышенным содержанием общего билирубина (либо липаз).

Заключение. Впервые проведено исследование на основе сравнения крови собак, зараженных бабезиозом, и в дальнейшем лабораторно подтвержденным, с кровью собак с подозрением на заражение, но в дальнейшем пироплазмоз не был подтвержден. Выявлено, что в биохимическом анализе сыворотки крови среди всех параметров о заражении пироплазмозом (бабезиозом) можно судить по резкому повышению общего билирубина и мочевой кислоты, а также мочевины. Если известен пол исследуемой собаки, то к женской особи также могут быть применимы такие показатели, как содержание АсАТ, креатинфосфокиназы, количество неорганического фосфора, калия и кальция. У самцов специфических показателей не выявлено. Можно только косвенно ориентироваться на показатели содержания лактатдегидрогеназы, сывороточной липазы, триглицеридов и альфа – амилазы.

Список литературы

- Белименко В.В., Саруханян А.Р., Заблоцкий В.Т.* 2012. Бабезиоз собак (история открытия, патогенез, клинические признаки, современные методы диагностики, терапии и профилактики) // JSAP/Российское издание. № 3(2). С. 40-41.
- Болтаев У.М., Кочеткова Н.А., Шувалов Н.Р.* 2020. Биохимический статус организма собак при бабезиозе // Научные исследования XXI века. № 4 (6). С. 16-19.
- Жукова А.А.* 2019. Изменения биохимического статуса крови собак при бабезиозе // Вестник молодежной науки Алтайского государственного

- аграрного университета. № 1. С. 154-156.
- Иовлева А.М., Панкрушина А.Н.* 2020. Сезонные особенности заражения собак бабезиозом в г. Тверь // Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики. Материалы XVII Международной научно – практической конференции. В 3-х т. Т. 2. С. 232-235.
- Новикова М.Ю., Понамарев Н.М., Тихая Н.В.* 2020. Особенности эпизоотологии и биохимические показатели собак при бабезиозе в г. Барнаул // Российский паразитический журнал. Т. 4. № 2. С. 46-52.
- Соколов Е.А., Егоров Д.С., Синельщикова Д.И.* 2017. Иксодовые клещи – переносчики бабезиоза собак в малых и средних городах восточного Верхневолжья // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. № 18. С. 464-466.
- Тузова И.И., Панкрушина А.Н.* 2023. Гематологические изменения у собак при заражении бабезиозом // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии. Тезисы докладов Всероссийской молодежной научной конференции. Ярославль. С. 73.
- Христиановский П.И.* 2017. Бабезиоз собак (обзор научной литературы) // Инновации в сельском хозяйстве. №1 (22). С. 279-285.
- Kubiak K., Szymańska H., Dziekońska – Rynko J.* 2024. Tick-borne pathogens in questing adults *Dermacentor reticulatus* from the Eastern European population (northeastern Poland) // Scientific Reports. № 14 (1), P. 698.
- Özdek U., Değer Y., Oğuz B.* 2023. Evaluation of total and lipid – bound sialic acids, trace and macro elements, and some biochemical parameters in the dogs with babesiosis // Van veterinary journal. № 34 (3), P. 224-229.
- Vishwakarma P., Nandini M.K.* 2019. Overview of Canine Babesiosis // Veterinary Medicine and Pharmaceuticals. IntechOpen.

STUDY OF BIOCHEMICAL PARAMETERS OF BLOOD IN DOGS WITH PYROPLASMOSIS

I.I. Tuzova¹, A.N. Pancrushina¹, N.O. Gorshkova²

¹Tver State University, Tver

²Independent Veterinary Laboratory of Expert Class "VetLabTver", Tver

For the first time, we conducted a study of biochemical parameters was based on a comparison of the blood of dogs. We selected dogs both infected with babesiosis, and later laboratory-confirmed, and dogs with suspected infection, but wit later-unconfirmed pyroplasmosis. Study revealed that in the biochemical analysis of blood serum, among all parameters, infection with pyroplasmosis (babesiosis) can be estimated by a sharp increase in total bilirubin and uric acid, as well as urea. If the sex of the studied dog is known, then in a female individual such indicators as AsAT, creatine phosphokinase content, the amount of inorganic phosphorus, potassium and calcium may also be applicable for the diagnosis of this disease; no specific

indicators have been identified in males, but indirectly it is possible to focus on the indicators of lactate dehydrogenidase, serum lipase, triglycerides and alpha – amylase.

Keywords: *babesiosis, piroplasmosis, sexual characteristics, Babesia canis, biochemical analysis, blood serum, urea, uric acid, ASAT, total bilirubin.*

Об авторах:

ТУЗОВА Ирина Игоревна – магистр 1 года обучения, направление «Медико-биологические науки», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: ellvav398@gmail.com.

ПАНКРУШИНА Алла Николаевна – доктор биологических наук, профессор кафедры физиологии и зоологии ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Pankrushina.AN@tversu.ru.

ГОРШКОВА Наталья Олеговна – директор независимой ветеринарной лаборатории экспертного класса «VetLabTver», ИП Горшкова Н.О., 170008, Тверь, пр-т Победы, 42, e-mail: doc.veterinar@gmail.com.

Тузова И.И. Изучение биохимических показателей крови собак при пироплазмозе / И.И. Тузова, А.Н. Панкрушина, Н.О. Горшкова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 45-53.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.11.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

ЗООЛОГИЯ

УДК 598.2:591.9:591.5 (571.5; 517.3)

DOI: 10.26456/vtbio345

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ЯДРА СИНАНТРОПНОЙ ПОПУЛЯЦИИ ПТИЦ В АЗИАТСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ В ТОМ ЧИСЛЕ МОНГОЛИИ

С.Л. Сандакова¹, Д.К. Куксина², О.В. Дандаа²

¹Дальневосточный государственный аграрный университет, Благовещенск

²Тувинский государственный университет, Кызыл

Материалами для данного исследования птиц послужили результаты работ, проведенные в населенных пунктах азиатской части России в том числе Монголии. Города выбраны с учетом разницы степени их аридности, различающихся ландшафтов, культурно-этнических особенностей. Выявлено, что при выделении ядра синантропной популяции, не достаточно полагаться только на показатели плотности населения. Учет биомассы образуемой конкретным видом в разные сезоны года на единицу площади дают возможность оценить значение популяции для конкретных экосистем этих населенных пунктов, т.е. является особенностью населения синантропных птиц.

Ключевые слова: *птицы, авифауна, популяция птиц, экосистемы населенных пунктов.*

Введение. Преобразование естественных природных территорий человеком приводит к созданию новых экологических условий для животного мира. Синантропизации животных имеет важное общебиологическое значение (Вахрушев, Швецов, 1974). Деятельность человека - наиболее динамичный фактор, действующий в биосфере. Поэтому проблема приспособления животных к новым, постоянно меняющимся антропогенным условиям на основе преадаптации затрагивает закономерности микроэволюции, а проблема формирования урбоценозов – проблему эволюции сообществ (Латыпов, Рахимова, 2014).

Темпы и скорость развития индустриализации, урбанизации влияют на адаптации птиц к изменяющимся условиям. Значительную часть городской фауны составляют пролетные и залетные виды, лишь немногие виды птиц могут приспособиться к тем своеобразным условиям жизни, которые предлагает им современный город с его напряженным уличным движением, шумом, ярким ночным освещением. Однако пернатые, которые в силу своей экологической

приспособленности смогли заселить города, нашли там благоприятную среду для быстрого и массового размножения. В больших городах сформировалась специфическая фауна птиц. Основные ее особенности – это небольшое число видов и высокая численность.

На юго-востоке Сибири и в Северной Монголии синантропизация птиц предположительно началась в период между каргинским и сартанским оледенениями (50-22 тыс. лет до н.э.). Так как в периоды потепления образовывались крупные постоянные поселения. В последнем ледниковом периоде был перерыв (20-10 тыс. лет до н.э.), в который люди были вынуждены перейти на кочевое скотоводство. Процесс синантропизации снова возобновился в середине голоцена (3,8-2,2 тыс. лет назад), в эпоху бронзы, когда местами появились осёдлость и земледелие. Современные синантропные виды птиц в населённых пунктах Сибири и Монголии появились только в XVII столетии. На сегодня зарегистрировано обитание 169 видов; ядро слагают всего 1-3 вида птиц.

На Дальнем Востоке процесс синантропизации птиц начался со времён верхнего палеолита (Сандакова и др., 2017) (около 12 тыс. лет до н.э.), т.е. на десятки миллионов лет позже, чем в Сибири. Этот процесс не был постоянным, имел перерывы, так как сами антропогенные экосистемы то исчезали, то снова появлялись. На сегодня в отдельных населённых пунктах Дальнего Востока отмечено около 93 видов птиц; ядро слагает только сизый голубь (Сандакова, Таушкина, 2017).

Материал и методы. Материалами для данного исследования послужили результаты работ, собранные нами в населенных пунктах азиатской части России в том числе Монголии с 2000 г: город Улаанбаатар, Улан-Удэ, Кызыл и Благовещенск. Города расположены в разных ландшафтах азиатской части Евразии, с разной влажностью климата и ветров, с разными культурно-историческими особенностями населения людей.

Изучен видовой состав синантропных птиц, особенности и сезонная динамика населения птиц. Выделенная нами группа птиц, из всего состава синантропной авифауны – это лишь та часть птиц, которые стабильно обитают во всех экосистемах городов и имеют довольно высокую плотность (особи/10 га) и доминирование в населении, определенная нами как ядро синантропной популяции птиц (Таушкин, Таушкина, 2018; Сандакова, Куксина, 2020).

Во всех исследованных нами городах, работы проводились по единой методике, а также соблюден единый принцип зонирования. Экосистемы населенных пунктов – это участки в пределах строений и суммарно составляющие зону и районы. Селитебная зона – жилая с многоэтажными и малоэтажными постройками, зона промышленного

типа комплексов, вобранные природные и подобные им экосистемы. На основании зонирования города были заложены постоянные учетные площадки по типу реперных исследовательских участков в середине массива однородного типа биотопа. Не все площадки являются сплошными, в местах, не имеющих достаточной общей площади по однородной характеристике биотопа в 10 га, заложено несколько участков необходимой суммой площадей. Полученные данные усреднены в зависимости от числа выборки, без экстраполяции, для более точной картины организации птичьего населения в разных зонах населенных пунктов, согласно авторской апробированной методике анализа синантропного населения птиц (Сандакова, 2004, 2010).

Результаты и обсуждение. С 1924 года г. Уланбаатар – это столица Монголии, город, расположенный в глубине степных ландшафтов Азии. Для исследованного региона самый старый город, так как основан в 1778 году и назывался Их Хурэ, ранее он был, но неоднократно перемещался и был кочевым, с 1911 года он же стал называться как г. Ургоо (Урга).

Особенностью города являются вобранные в город обширные естественные степные участки и пустыри, не характерные для степи парковые насаждения, ветровая защита и корма. Данный факт заметен как в количественных, так и в качественных характеристиках авифауны, что отражается и в особенностях ядра синантропных птиц, так как это в основном представители местной авифауны, проходившие синантропизацию на местности и достаточно долговременный период.

В г. Улаанбаатар наиболее массовым видом в теплое время года является белопоясный стриж, который создает колонии на старых высотных зданиях и покидает город в середине августа. Колонии устраивает совместно с черным стрижом. Современные строения не имеют условий для поселения этих птиц, поэтому такие районы почти пустынные.

Следующие по плотности населения птицы – это полевой и домовый воробьи (табл. 1). Полевой воробей обитает повсеместно во всех зонах и районах города, домовый же только в центральных его частях. Именно домовый воробей показатель длительности оседлости в Монголии, так как в ближайших современных поселках, которым лет по 50 их нет. Полевой воробей распространяется по местам, где имеется кустарниковое озеленение и газоны, но основным местом их обитания являются набережная реки Гола.

Клушица на гнездование предпочитает чердаки и крыши с щелями не высоких строений на окраинах города, при чем не мало гнезд находятся в пустотах каменных останцов ближайших гор. Становится массовым видом к концу лета. Птица шумная и причиняет

множество проблем людям. Птенцы, создавая обособленные стаи порой до 150 и более птиц кочуют в поисках корма по открытым пространствам всего города. Взрослые же птицы с меньшими по размерам стаями, до 10 птиц исследуют в основном внутренние районы в городе.

Бородатая куропатка на лето, в основном покидает город, но не мало птиц остается гнездится в поймах рек среди строений во дворах домов, на пустырях, среди сорняков и мусора промышленных объектов. Во второй половине лета поднимается на склоны ближайших гор, где не редко их встречают ранним утром с выводками.

Как видно из таблицы 1, белопоясный стриж по плотности населения имеет лидирующую позицию, но по сумме плотности населения и биомассы, уступает восточному грачу, бородатой куропатке, ворону, клушице и черному коршуну.

В зависимости от численности, размеров и массы птиц теоретически возможно предположить их влияние на местные экосистемы, так как их жизнедеятельность более заметна в количестве помета, насыщенности мест, в потреблении кормов, в естественном регулировании численности других птиц. Поэтому суммарная биомасса взята за одну из единиц влияния на состояние и специфику городских экосистем, так как учетной и испытываемой площадью для оценки авифауны нами принята модельная площадка в 10 га, и эти данные актуальны именно на эти части экосистем города. Среднегодовой коэффициент – это все-таки это оба фактора (плотность населения и биомасса).

Таблица 1

Средняя плотность населения птиц в сезон, составляющих ядро синантропной популяции в г. Уланбаатар

№	Вид	Мин вес одной ос./г	ЛЕТО		Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы
			Σ/10 га	Биомасса/10 га	
1.	Черный коршун	730	8,5	6205	6213,5
2.	Клушица	280	11,8	3304	3315,8
3.	Ворон	920	2,7	2484	2486,7
4.	Бородатая куропатка	295	9,4	2773	2782,4
5.	Черная ворона	800	2,6	2080	2082,6
6.	Грач	340	7,1	2414	2421,1
7.	Белопоясный стриж	31	70,2	2176,2	2246,4
8.	Голубь сизый	265	7,3	1934,5	1941,8
9.	Голубь скалистый	256	6,5	1664	1670,5
10.	Сорока	203	2,8	568,4	571,2
11.	Домовый воробей	24	15,92	382,08	398
12.	Полевой воробей	15	17,3	259,5	276,8
13.	Белая трясогузка	24	8,5	204	212,5
14.	Амурский кобчик	130	1,1	143	144,1
15.	Черный стриж	38	30,82	92,46	123,28

Черный коршун, на первый взгляд кажется практически многочисленным, когда в районе мясокомбината с одной учетной площадки можно насчитать от 63 до 120 особей, сидящих и парящих в небе птиц. Но при более подробном изучении таких мест с образованием скоплений в городе всего три. Причиной тому являются не санкционированные свалки с мясными отходами в силу специфики питания самого населения. Люди употребляют свежее мясо, привозя или покупая животных с самостоятельным их забоем. Внутренности не употребляются в пищу, выбрасываются на землю в ближайšie овраги и во дворах частных строений, где они поедаются воронами и коршунами. Поэтому коршун в таких местах образует скопления, и крайне неравномерно распространен по городу. Грачи так же неравномерны в городе, они заселяют более или менее высокие деревья в городе, образуя колонии. Нередки во время кормления на газонах города и на лужайках возле реки. Исходя из полученных данных (рис. 1), ядро синантропных птиц этого города – это черный коршун. Остальные 8 видов – птицы с заметным пребыванием в синантропной авифауне.

Белая трясогузка обычный вид птицы, гнездится везде, где найдет нишу. Так как в городе, много рекламных щитов и вывесок, то и гнезда трясогузки не сложно найти в таких сооружениях. Этот вид пример более равномерного заселения городских ландшафтов.

Амурский кобчик не равномерен во временном отношении в году. В данную группу птиц попал лишь исходя из показателей плотности населения лишь и за счет численности в августе. Вместе с вылетевшими птенцами они становятся менее привязанными во время кормления к определенным районам и их строениям и повсеместно регистрируются везде. Нередко в центральных районах города, на карнизах крыш, летом можно увидеть кобчика, но и в районах индивидуальных строений, где больше наземных линий электропередач они заметнее и в связи с большим обилием кормов их численность резко увеличивается. Во второй половине лета мы насчитывали на 10 га по 3, 4 птицы.

Город Улан-Удэ – столица Республики Бурятия, находится в Селенгинском среднегорье с восточной стороны озера Байкал, в лесостепной зоне. Город расположен между хребтами гор Улан Бургасы и Цаган Дабан, более или менее защищен от сезонных ветров, и окружен сосновыми и смешанными лесами отрогов этих гор. Имеет обширные прилегающие и вобранные остепненные пойменные участки двух крупных рек Селенга и Уда с не большой кромкой ивы и других кустарников. Город находится на трех пойменных террасах, имеет в озеленении остатки естественных сосновых лесов, не много старых

тополей и участками высаженные кустарники. Мало газонов и почти нет скверов.

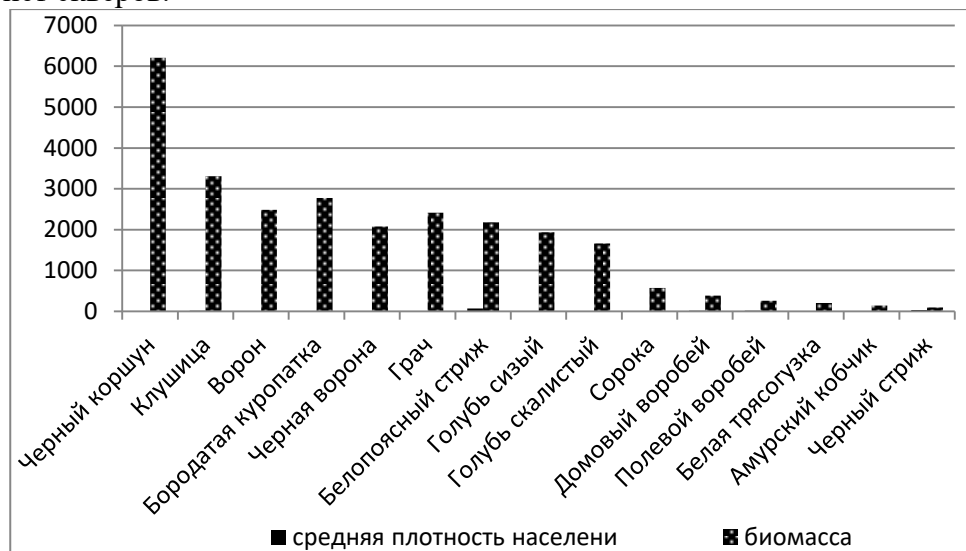


Рис. 1. Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы г. Улаанбаатар

Как видно из таблицы 2, при более подробном рассмотрении по сезонам года лидирование по плотности населения сменяет разные виды. Птиц с заметным пребыванием в городе составило всего пять. Это птицы типичные для большинства сибирских городов (домовые и полевые воробьи, сизый и скалистый голуби, большая синица). Зимние условия города предоставляют возможность выжить в немного более теплом микроклимате, укрыться от морозных ветров и обилие мест ночевки, наличие дополнительных кормов – эти факторы являются стимулирующими активную синантропизацию оседлых видов птиц. Кроме перечисленных птиц активно осваивающими городские экосистемы являются и черная ворона и сорока обыкновенная. Не редки и стаи свиристеля.

С наступлением весны общая картина не претерпевает особо значимых изменений. В июне, с первым выводком домовый и полевой воробьи увеличат свою численность. Скалистый голубь, с времени наступления оттепели обитавший в ближайших к городу природных экосистемах, возвращается в районы частных строений, тем самым увеличив плотность своего населения уже в середине мая. Как видно по данным таблицы 2 совершенно иная картина с сизым голубем, и это связано с тем, что самки в это время находятся на кладках и не учтены во время подсчетов, хотя по наблюдениям до и после можно утверждать, что их количество больше, чем скалистого.

Таблица 2

Средняя плотность населения птиц в сезон, составляющих ядро синантропной популяции в г. Улан-Удэ

№	Вид	Мин вес, г	ЗИМА		ВЕСНА		ЛЕТО		ОСЕНЬ		Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы
			Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	
1.	Черная ворона	800	9,45	7560	7,95	6360	4,1	3280	3,7	2952	20177,2
2.	Голубь скалистый	256	12,8	217,6	23,1	5913,6	20,2	5171,2	31,1	7961,6	19351,2
3.	Голубь сизый	265	19,2	1250,6	18,9	5027,0	12,7	3378,7	27,4	7261	16995,6
4.	Бородатая куропатка	295	3,06	1062	8,5	2507,5	7,1	2094,5	5,5	1622	7310,1
5.	Домовый воробей	24	57,1	1370,4	88,6	196,4	33,9	813,6	154,5	3708	6422,5
6.	Полевой воробей	15	36,8	102	65,2	978	22,0	3075	78,0	1170,4	5527,4
7.	Сорока	203	6,5	1319	7,9	1603,7	4,6	933,8	5,6	1136,8	5017,9
8.	Белопопый стриж	31	-	-	-	-	105,1	3258,1	-	-	3363,2
9.	Голубая сорока	85	8,8	748	2,25	191,2	4,5	22,5	8,6	733,5	1719,4
10.	Ворон	920	1,7	1564	-	-	-	-	1,9	-	1567,6
11.	Сизая чайка	320	-	-	-	-	2,5	800	2,3	736	1540,8
12.	Даурская галка	136	-	-	-	-	1,4	190,4	5,5	748	945,3
13.	Белая трясогузка	24	-	-	17,8	427,2	10,5	252,7	9,5	228	945,7
14.	Пестрый дятел	75	0,9	67,5	1,7	131,2	4,4	333,7	2,5	187,5	729,4
15.	Свиристель	60	8,9	534	2,3	138	-	-	0,8	48	732
16.	Удод	67	-	-	3,1	209,0	3,05	204,3	1,5	100,5	521,5
17.	Черный коршун	730	-	-	-	-	0,7	511	-	-	511,7
18.	Деревенская ласточка	17	-	-	-	-	17,9	304,3	1,8	30,6	354,6
19.	Обыкновенная каменка	25	-	-	1,6	39,5	6,5	165,2	5,2	131,2	349,2
20.	Речная крачка	120	-	-	-	-	2	140	1,7	204	347,7
21.	Большая синица	14	10,6	42,6	6,5	91,9	1,76	24,6	10,1	141,4	329,5
22.	Большая горлица	230	-	-	-	-	2,5	300	-	-	302,5
23.	Рябинник	75	-	-	-	-	-	-	2,8	210	212,8
24.	Обыкновенная кукушка	148	-	-	-	-	0,9	133,2	-	-	134,1
25.	Рогатый жаворонок	37	3,1	113,2	-	-	-	-	-	-	116,26
26.	Обыкновенный снегирь	25	4,2	105	-	-	-	-	-	-	109,2
27.	Береговая ласточка	11	-	-	-	-	12,5	12,5	-	-	25

С конца марта начинается прилет белой трясогузки и предельных значений численности прилетевших птиц они достигнут к середине апреля.

Сезонная разница в плотности населения черной вороны позволяет утверждать, что примерно 80% особей весной исчезает из городских ландшафтов, и так как в прилегающих экосистемах их численность не возрастает, то вероятно миграции происходят в более северные регионы (предположительно юг Якутии). С наступлением холодов эта часть вернется снова в город. Останется на гнездование в городе только 20% особей черной вороны, именно их можно считать собственной популяцией города.

Наступающее лето принесет жару, которая в городе с сухим климатом еще более ощутима. Поэтому большая часть птиц, которая вывела потомство и первые птенцовые стаи покидают ее пределы и уходят в пригородные районы, а порой и вовсе за ее пределы. Это видно в диаграмме 2 по видам с высокой численностью.

К осени, с первыми холодами начинается возвращение птиц, покинувших город в летнюю жару. Виды, составляющие ядро синантропных популяций, займет свои привычные места обитания. В первой половине осени особенно это будет заметно у домового и полевого воробьев и у скалистого голубя (рис. 2). Как мы видим по данным рисунка, видов не покидающих, хотя бы частично, городские экосистемы в летний период в городе практически нет.

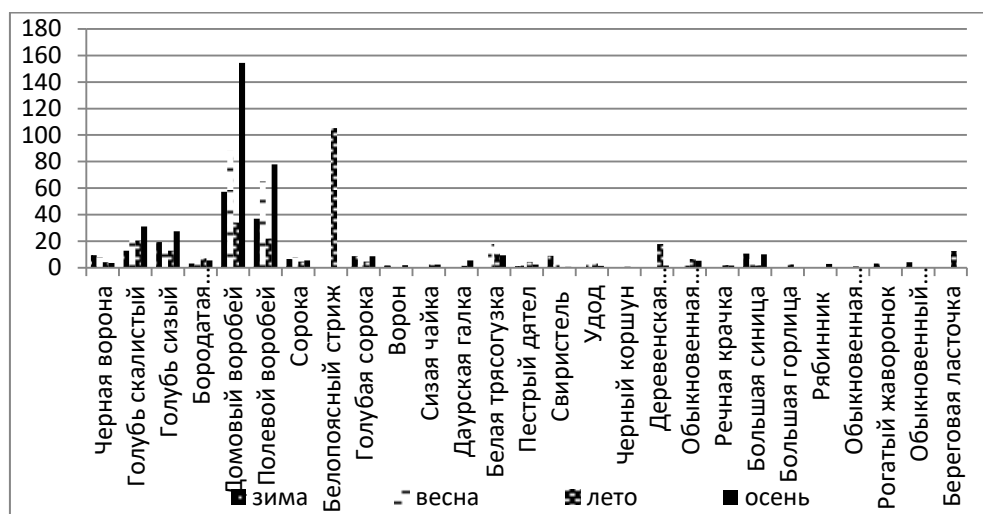


Рис. 2. Соотношение плотности населения птиц, составляющих ядро синантропной популяции в г. Улан-Удэ

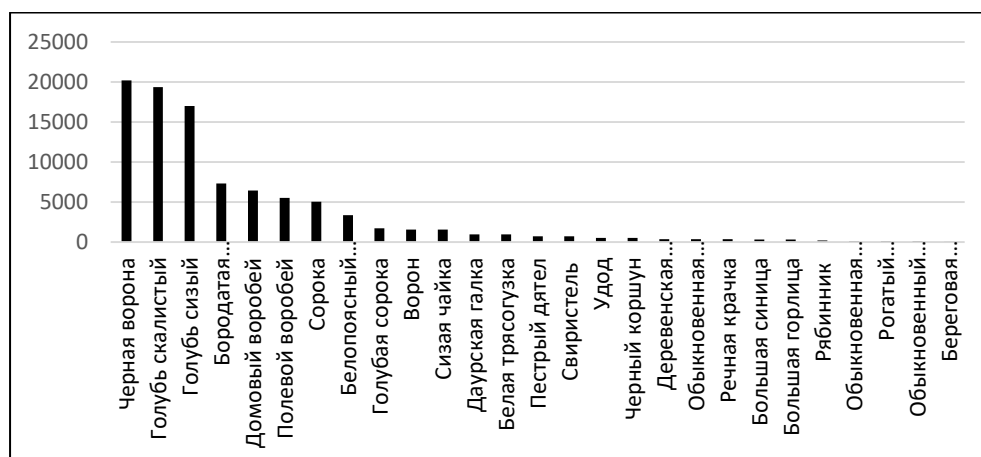


Рис. 3. Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы г. Улан-Удэ

Продуктивными популяциями являются те, которые за счет размножения приобретают высокую долю биомассы, т.е. сизый и скалистый голуби, черная ворона, домовый и полевой воробьи, бородатая куропатка, белопоясный стриж, обыкновенна и голубая сорока. Как видно из рисунка 3 ядро синантропных птиц при суммировании плотности населения и биомассы состоит из трех видов птиц (черная ворона, голуби скалистый и сизый). Это дает возможность оценить заметные различия между условиями двух выше указанных городов. На стадии активного формирования синантропного комплекса находится еще 5 видов птиц.

Город Кызыл – столица Республики Тыва, расположен в каменистой, сильно редуцированной степи. Населенный пункт расположен в месте слияния двух рек Бий-Хем и Каа-Хем, образуя Улуг-Хем. Берега этих рек имеют густые заросли тополей, кустарниковый подлесок и высокотравье. Сами жилые и промышленные массивы находятся в очень сухой опустыненной степи, с заметной редуциацией почвенного покрова и местами почти полным отсутствием озеленения.

По плотности населения лидирующее положение занимает 5 видов птиц: домовый и полевой воробьи, сизый голубь, маскированная трясогузка и большая синица, что делает этот город больше приближенным к г. Улан-Удэ, но специфика образуется за счет отсутствия скалистого голубя и присутствия маскированной трясогузки.

Зимнее господство в населении (табл. 3) принадлежит только домовому воробью и сизому голубю. В разных районах города много свиристея, большой синицы и полевого воробья.

С наступлением весны, среди самых заметных птиц прилетает маскированная трясогузка и черный коршун. По мере приближения летнего сезона, когда появляются первые выводки постоянные обитатели начинают покидать город. Плотность населения городских птиц начинает уменьшаться. Большая их часть перемещается вдоль поймы рек. Не мало птиц уйдет в прилегающие степи, где к этому времени образуется обилие насекомых для пропитания выводков. В черте города такие выводки гибнут под колесами автотранспорта, беспокоят дети и домашние животные. Но за пределами города в разы возрастает влияние естественных природных хищников. В основном это хищные птицы, среди которых много черного коршуна.

Поэтому нельзя утверждать, что за городом меньше факторов беспокойства. Тем ни менее до глубокой осени не возвращается в город сизый голубь и полевой воробей. Выводок домового воробья вместе с частью взрослых птиц вернется в город, но часть останется на залежных землях вокруг города с обилием конопляных зарослей. Поэтому плотность населения домового воробья, возрастает к первой половине осени, но не в разы (рис. 4). Полное возвращение в город всей популяции происходит во второй половине осени, с выпадением снега.

Таблица 3

Средняя плотность населения птиц в сезон, составляющих ядро синантропной популяции в г. Кызыл

№	Вид	Мин вес, г	ЗИМА		ВЕСНА		ЛЕТО		ОСЕНЬ		Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы
			Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	Σ/10 га	Биомасса/10 га	
1.	Голубь сизый	265	18,6	4929	18,1	4796,5	12,7	3365,5	12,1	3206,5	16359
2.	Черная ворона	800	9,5	7600	-	-	1,3	1040	3,3	221,1	8875,2
3.	Черный коршун	730	-	-	5,4	3942	2,9	2117	1,8	1314	7383,1
4.	Ворон	920	5,1	4692	-	-	1,1	1012	1,1	1012	6723,3
5.	Домовый воробей	24	21,6	518,4	42,1	1010,4	24,4	585,6	45,1	1082,4	3330
6.	Сорока	203	5,7	1157,1	-	-	2,5	507,5	3,4	690,2	2366,4
7.	Бородатая куropатка	295	4,6	1357	-	-	-	-	0,8	236	1598,4
8.	Полевой воробей	15	11,8	177	32,5	487,5	20,9	313,5	23,7	355,5	1422,4
9.	Свиристель	60	14,6	876	-	-	-	-	-	-	890,6
10.	Маскированная трясогузка	21	-	-	17,6	369,6	12,7	266,7	5,1	107,1	778,8
11.	Обыкновенный снегирь	30	1,3	390	-	-	-	-	-	-	391,3

12.	Большая синица	14	11,9	166,6	-	-	1,4	19,6	11,4	159,6	370,5
13.	Голубь скалистый	256	0,8	204,8	-	-	0,2	51,2	0,1	25,6	282,7
14.	Белоспинный дятел	130	0,9	117	-	-	0,8	104	0,2	26	248,9
15.	Удод	67	-	-	1,02	68,3	1,07	71,69	1,5	100,5	244,1
16.	Даурская галка	136	-	-	-	-	1,4	190,4	0,3	40,8	232,9
17.	Обыкновенная галка	140	-	-	-	-	0,5	70	1,1	154	225,6

Популяция синантропной черной вороны вместе с выводком также переместится на прилегающие поля, где они к осени пасутся стадами, поедая беспозвоночных и семена растений и лишь только к зиме вернется вся в город.

Большая синица, сорока, ворон и бородатая куропатка в большей степени присутствует в городе лишь в холодное время года. Постепенно к концу сентября происходит отлет черного коршуна, маскированной трясогузки. Менее всего заметны стайки скалистого голубя, отдельные птицы: белоспинный дятел, даурская галка, обыкновенная галка и удод. Данная группа птиц внесена в ядро синантропной популяции лишь по стабильности встречаемости в большинстве биотопов города.

Как видно из таблицы 3 лидирующее место по биомассе в целом за год принадлежит сизому голубю. Зимой значительно влияние черной вороны, сизого голубя и ворона. Эти птицы в основном приурочены к местам скопления мусора и пищевых отходов. Весной сизый голубь, черный коршун и домовый воробей. В летнюю жару в городе очень сухо и в таких условиях успешно могут прокормиться лишь голуби, коршуны и вороны. К осени картина очень нестабильна, так как основная биомасса птиц сконцентрирована в пригородной части. Основная картина только сформируется к началу зимних холодов.

При усреднении данных по плотности населения с учетом биомассы популяций видов, имеющих высокий статус обитания в городе видно (рис. 5) доминирующее значение сизого голубя, т.е. можно утверждать, что ядро синантропной популяции образует всего лишь один вид птицы и имеется группа из 7-8 видов которая находится на активной стадии освоения городских экосистем.

В г. Благовещенск ядро синантропной популяции составляют лишь 7 видов птиц (табл. 4). Доля участия в населении сизого голубя составляет около 80% – это очень сильно выделяет его среди всех остальных птиц города, т.е. все остальные птицы, которые имеют заметную долю в населении составляют всего лишь 20%.

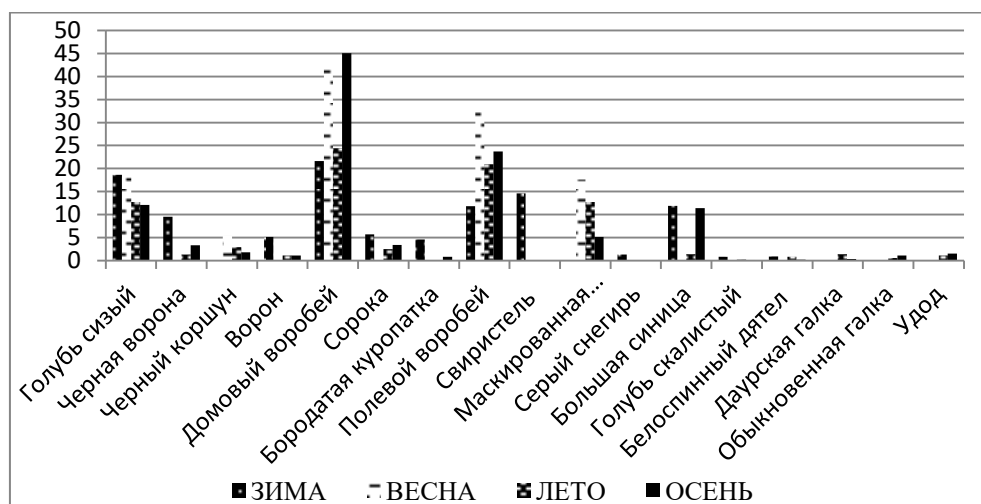


Рис. 4. Соотношение плотности населения птиц, составляющих ядро синантропной популяции в г. Кызыл

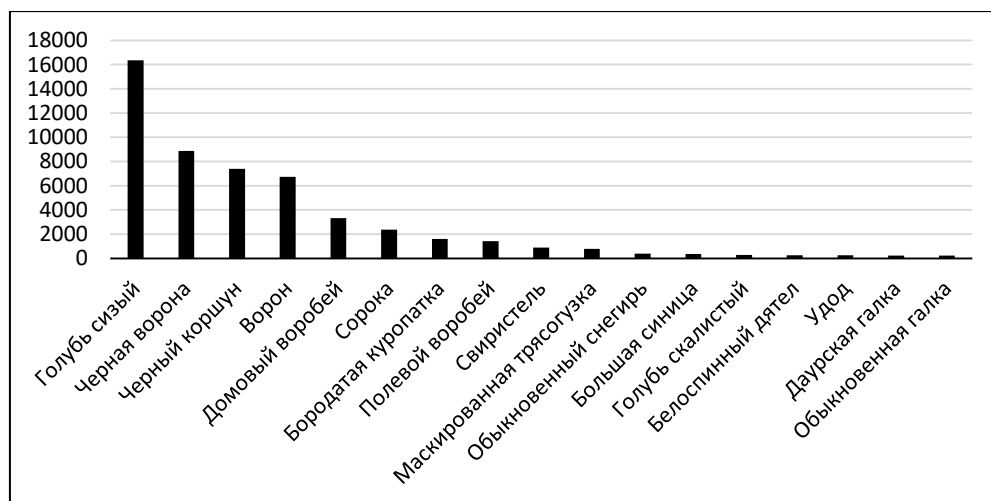


Рис. 5. Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы г. Кызыл

Полевой воробей хоть и превышает по численности сизого голубя, но имеет меньшую биомассу. Черная ворона заметна лишь на протяжении зимних месяцев и с наступлением гнездового периода с ранней весны полностью покидает пределы города. Численность вида в прилегающих к городу экосистемах резко возрастает, поэтому можно предположить, что сезонная миграция не имеет больших расстояний.

Даже зимой черная ворона в дневное время мало заметна, так как с наступлением рассвета образует мигрирующие вереницы с верхнего берега р. Амур и Зeya (г. Благовещенск) в сторону нижней

террасы этих рек (через Амур в г. Хэйхэ, Китай; через Зeya в п. Владимировка, Россия). Перед наступлением заката, а зимой это с 17-19 часов возвращаются обратно на ночевки, образуя скопления на высоких тополях и карнизах крыш высотных зданий. Днем их в городе очень мало, практически единицы. В последний год на крышах и в парках стали устанавливать устройства, отпугивающие птиц в черте города и мест таких ночевок, становится меньше.

Возвращение черной вороны происходит в два этапа. Первая группа вернется в сентябре с наступлением первых морозов, займет постоянные места ночевок и сформирует постоянные миграционные кормовые маршруты. Вторая партия птиц пребывает в октябре, когда происходит резкий скачок численности.

Таблица 4

Средняя плотность населения птиц в сезон, составляющих ядро синантропной популяции в г. Благовещенск

№	Вид	Мин вес, г	ЗИМА		ВЕСНА		ЛЕТО		ОСЕНЬ		Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы
			Σ	биомасса	Σ	биомасса	Σ	биомасса	Σ	биомасса	
1	Сизый голубь	265	64,9	17198,5	102,9	27280,7	68,8	18229,3	74,1	19636,5	82920,7
2	Полевой воробей	15	136,1	2041,5	122,6	1839	191,4	2871	97,9	1468,5	8783
3	Сорока обыкновенная	203	6,5	1319,5	8,8	1787,2	7,74	1571,2	9,7	1969,1	6882,7
4	Большая синица	14	28,1	393,4	15,8	221,2	28,8	403,5	25,75	360,5	1491,05
5	Восточная чёрная ворона	800	3,8	304	0,08	64	-	-	0,37	296	1468,2
6	Зелёная пеночка	8	-	-	10,9	810,9	0,86	6,88	5,64	45,1	888,3
7	Восточная синица	14	14,9	208,6	-	-	-	-	3,2	44,8	285,5

Продуктивность экосистемы можно расценить скоростью прироста биомассы вида на протяжении одного сезона размножения, а также по годам, так как год от года может иметь вариации из-за климата. Поэтому биомасса постепенно за сезон размножения увеличивается только у сороки обыкновенной. Зимой часть полевого воробья погибает, особенно молодые птицы и мелкие самочки, которые за теплое время года не смогли набрать массу. Часть сизого голубя сразу после вылета погибает под колесами автотранспорта, часть уйдет на поля и за тем пополнит стаи, живущие на

сельскохозяйственных сооружений и в город до следующей зимы может не возвращаться.

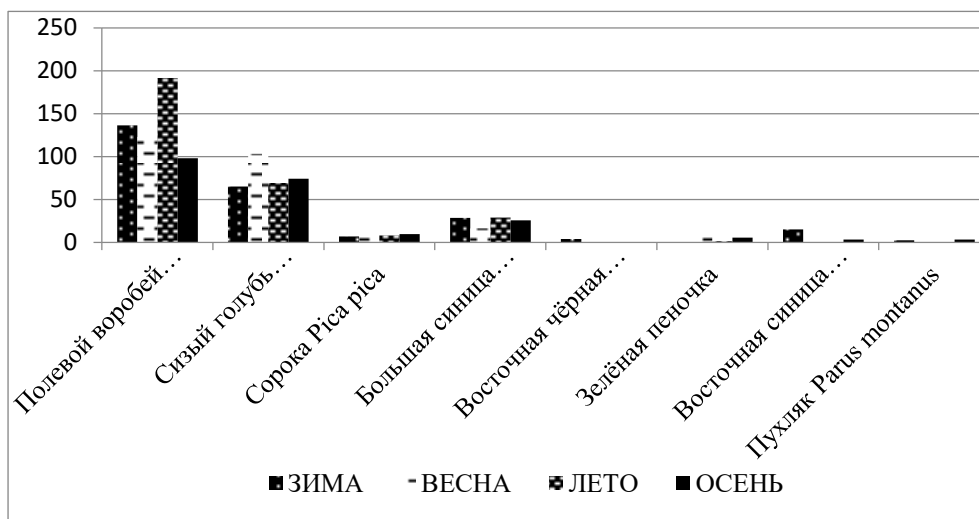


Рис. 6. Соотношение плотности населения птиц, составляющих ядро синантропной популяции в г. Благовещенск

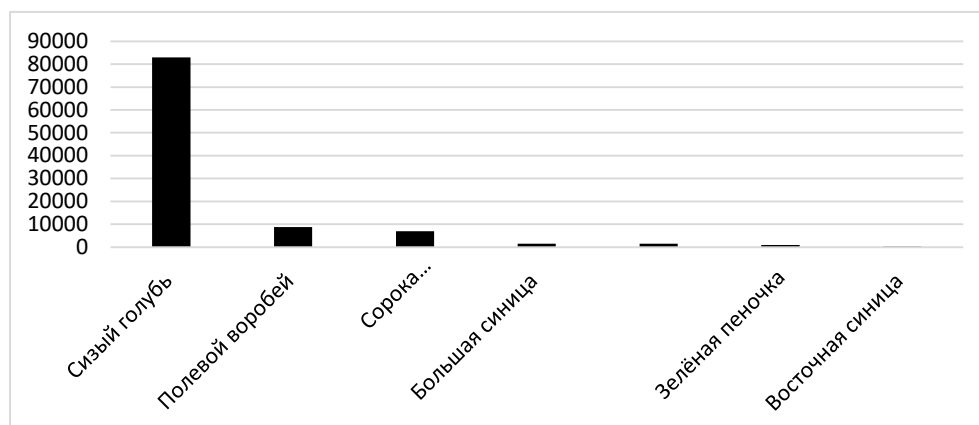


Рис. 7. Среднегодовой суммарный коэффициент плотности населения и биомассы г. Благовещенск

При сопоставлении данных (рис. 6) доминирует только 2 вида птиц, при чем, с большой разницей в плотности населения. Полевой воробей характеризуется как супердоминантный вид, сизый голубь как доминантный. Небольшая разница в плотности населения среди остальных видов, приведенных в таблице 4, имеет большая синица, но все же не может быть отнесена к ядру синантропного комплекса птиц этого города так как исходя из доли в плотности населения она

субдоминантна (1,0-9,9 % от общей плотности населения всех видов птиц в данном биотопе) (Тодераш,1984).

Это говорит о том, что часть особей популяции этих видов птиц остается на территории города, а какая-то часть покинет городские ландшафты. Иначе происходит у местной популяции черной вороны и у большой синицы, которые практически полностью уйдут в ближайшие природные леса. Летом, особенно во второй половине, часть популяции полевого воробья и большой синицы начнет возвращаться в город.

Суммарный коэффициент плотности населения и биомассы г. Благовещенск (рис. 6) показывает лидерование лишь одного вида птицы – сизый голубь, поэтому к ядру синантропной популяции все же отнесем только его.

Заключение. Результаты данного анализа показывают, что в исследованных городах доминирующих видов птиц не много, список почти сходен. Исходя из плотности населения заметна доля птиц, которые активно осваивают городские экосистемы. Ядро синантропных птиц в выбранных для исследования городах азиатской части Евразии образован птицами оседлыми, проходившими синантропизацию на месте (черный коршун, скалистый голубь, черная ворона), сизый голубь является видом, приведенным вместе с развитием антропогенных экосистем региона. Данная группа птиц не всегда четко показывает специфику городской среды, но все же может дать объяснение некоторых особенностей ландшафтов города и другие характеристики.

Список литературы

- Вахрушев А.А., Швецов А.Н.* 1974. Зимнее население птиц Москвы и населенных пунктов Подмосковья: материалы 6-й Всесоюз. Орнитологической конф. М.: Изд-во МГУ. С. 63-67.
- Латынова Л.И., Рахимов И.И.* 2014. Большая поганка (*Podiceps cristatus*) и другие водоплавающие на водоемах г. Казани // Успехи современного естествознания. № 8. С. 40-41.
- Сандакова С.Л., Тоушкин А.А., Тоушкина А.Ф.* 2017. История формирования антропогенных экосистем и синантропной фауны птиц Дальнего Востока // Агропромышленный комплекс: проблемы и перспективы развития: материалы международной научно-практической конференции (Благовещенск, 5 апреля 2017 г.) Благовещенск: изд-во Дальневосточного ГАУ, 2017. Ч. 2. С. 280-286.
- Сандакова С.Л., Тоушкина А.Ф.* 2017. Распределение птиц г. Благовещенск по степени синантропизации // Агропромышленный комплекс: проблемы и перспективы развития: материалы международной научно-практической конференции (Благовещенск, 5 апреля 2017 г.). Благовещенск: Изд-во Дальневосточного ГАУ. Ч. 2. С. 286-289.

- Сандакова С.Л., Куксина Д.К.* 2020. Птицы селитебных ландшафтов северной части Центральной Азии (фауна, население и экология). Кызыл: Изд-во Тувинский государственный университет. 220 с.
- Тоушкин А.А., Тоушкина А.Ф.* 2018. Характеристика городских экосистем зимой и особенности населения птиц в Благовещенске Амурской области // Байкальский зоологический журнал. № 1 (22). С. 86-89.
- Сандакова С.Л.* 2004. Структура населения птиц г.Улан-Удэ: автореф. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ: Изд-во БГУ. 20 с.
- Сандакова С.Л.* 2010. Птицы селитебных ландшафтов северной части Центральной Азии (фауна, население и экология): автореф. дис... д-ра биол. наук. Улан-Удэ. 53 с.
- Тодераш И.К.* 1984. Функциональное значение хирономид в экосистемах водоемов Молдавии / отв. ред. М.З. Владимиров. Кишинев: Штиинца. С. 145-171.

COMPARATIVE ANALYSIS OF THE POPULATION OF THE SYNANTHROPIC BIRD POPULATION CORE IN THE ASIAN PART OF RUSSIA, INCLUDING MONGOLIA

S.L. Sandakova¹, D.K. Kuksina², O.V. Dandaa²

¹Far Eastern State Agrarian University, Blagoveshchensk

²Tuva State University, Kyzyl

Here we analyze data that resulted from the research carried out in the settlements of the Asian part of Russia, including Mongolia. We chose cities taking into account the difference in the aridity, landscapes, and cultural and ethnic characteristics. When isolating the core of the synanthropic population is not enough to rely only on population density indicators. Accounting for the biomass formed by a particular species in different seasons of the year per unit area makes it possible to assess the significance of the population for specific ecosystems of the settlements. This is thus the feature of the population of synanthropic birds.

Keywords: *birds, avifauna, bird population, human settlements ecosystems, biotopes, natural and anthropogenic landscapes, synantropization.*

Об авторах:

САНДАКОВА Светлана Линховоевна – доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный аграрный университет», 675005, Благовещенск, ул. Политехническая 86, e-mail: sandsveta@mail.ru.

КУКСИНА Долаана Кызыл-ооловна – кандидат биологических наук, ФГБОУ ВО «Тувинский государственный университет», 667000, Кызыл, ул. Ленина, д. 36, e-mail: kdolaana@yandex.ru.

ДАНДАА Олеся Викторовна – преподаватель, ФГБОУ ВО «Тувинский государственный университет», 667000, Кызыл, ул. Ленина, д. 36, e-mail: dandaa2020@mail.ru.

Сандакова С.Л. Сравнительный анализ населения ядра синантропной популяции птиц в азиатской части России в том числе Монголии // С.Л. Сандакова, Д.К. Кукукина, О.В. Дандаа // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 54-70.

Дата поступления рукописи в редакцию: 11.01.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 59.009:597.6
DOI: 10.26456/vtbio346

ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, РОСТ И ПЛОДОВИТОСТЬ ТРАВЯНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA TEMPORARIA*, AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE) В ПОПУЛЯЦИЯХ ГОРОДА МОСКВЫ *

**И.В. Степанкова¹, К.А. Африн¹, В.Р. Сайтов², Р.А. Иволга¹,
А.А. Кидов¹**

¹ Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва

² Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань

Москва является одним из немногих крупных городов, где травяная лягушка (*Rana temporaria*) превосходит по численности другие виды земноводных. Предполагается, что это связано с расположением большинства парков города по берегам рек, где происходит зимовка этого вида. Характерной чертой лягушек из московских популяций является большой размер тела взрослых особей и высокая плодовитость. Ранее считалось, что это обусловлено высокой продолжительностью жизни. Нами были проведены исследования размножающихся особей в трех локалитетах: Лесная опытная дача РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, Природно-исторический парк «Битцевский лес», Коттеджный поселок «Лукоморье». У отловленных животных измеряли длину тела и в условиях лаборатории получали от них яйца. Возраст лягушек определяли при помощи метода скелетохронологии. В качестве регистрирующей структуры использовали срезы фаланги четвертого пальца задней конечности. Всего были изучены препараты от 42 самок и 61 самца. Было выявлено, что половозрелые самки имеют возраст от 2 до 8 лет, а самцы от 2 до 6 лет. Таким образом, самки *R. temporaria* в Москве принимают участие в размножении не более 6 раз в жизни, а в среднем 3 раза, в то время как самцы – 5 и 2–3 раз соответственно. Размер самок в изученных нами выборках статистически значимо коррелировал с плодовитостью. Явление увеличения плодовитости самки с увеличением размеров тела можно считать характерной чертой именно московских популяций. Авторы предполагают, что ускоренные темпы роста, обуславливающие раннее достижение максимальной плодовитости, являются механизмом, компенсирующим низкую продолжительность жизни в условиях мегаполиса.

Ключевые слова: *бесхвостые амфибии, демография, продолжительность жизни.*

* Работа выполнена за счёт средств Программы развития РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева в рамках Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030»

Введение. Травяная лягушка (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) является наиболее многочисленным видом амфибий на большей части лесного пояса Европы, что обусловило ее популярность в разнообразных исследованиях, в том числе посвященных влиянию антропогенных факторов на динамическую демографию животных (Косинцева, 2006; Северцова и др., 2015). В большинстве крупных городов в пределах ареала травяная лягушка при возрастании урбанизации исчезает одной из первых, обычно уступая по численности другому виду бурых лягушек – *R. arvalis* Nilsson, 1842 (Вершинин, 1997; Петровский и др., 2021). По всей видимости, это обусловлено особенностями экологии *R. temporaria*: в отличие от большинства других европейских земноводных, они нуждаются не только в мелководных стоячих водоемах для размножения, но и в проточных непромерзающих для зимовки. В Москве, крупнейшем по площади и населению городе России, большинство значимых для земноводных островов зеленой растительности расположено вдоль водотоков, обеспечивающих успешную гистерезисную регуляцию травяной лягушки (Степанкова, Кидов, 2019; Петровский и др., 2021). Вероятно, именно по этой причине *R. temporaria* в столице является одним из наиболее устойчивых к антропогенной нагрузке видов, превосходя по численности остальных амфибий (Степанкова и др., 2020). При этом, травяные лягушки в Москве характеризуются очень крупными размерами размножающихся особей и высокой плодовитостью (Северцова, 2001; Северцова и др., 2015; Степанкова и др., 2020) (табл. 1). Предполагалось (Степанкова и др., 2020), что высокие размерно-весовые и репродуктивные показатели самок могут быть обусловлены большой продолжительностью жизни в московских популяциях. В связи с этим, нами были проведены специальные исследования, направленные на изучение возрастной структуры, роста и плодовитости травяной лягушки в Москве.

Таблица 1

Длина тела и плодовитость *Rana temporaria* в Москве
(по данным предыдущих исследований)

Локалитет	Длина тела, мм	Плодовитость, яиц	Источник
Москва (в целом по городу)	до 81	1500–4000	Терентьев, 1924
Лесная опытная дача РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева	49,0–88,9	1311–3799	Степанкова и др., 2020
Братеево	–	725–3370	Северцова и др., 2015
		2639	Северцова, 2001
Востряковское кладбище	–	2333	Северцова, 2001
		860–6750	Северцова и др., 2015
Матвеевское	–	827–5361	Северцова и др., 2015
		2982	Северцова, 2001
Южное Бутово	–	1238–4860	Северцова и др., 2015
Кокошкино	63,2–87,3	1193–3119	Степанкова и др., 2020

Методика. В трех локалитетах, расположенных в разных градиентах урбанизации (рис. 1), исследовали только половозрелых животных, отловленных непосредственно в нерестовых водоемах в период размножения. У лягушек измеряли длину тела (L) по стандартной методике (Банников и др., 1977) и отсекали третью фалангу четвертого пальца правой задней конечности. Пары в амplexусе переносили в лабораторию, где содержали в наполненных водой контейнерах размером 56×39×28 см вплоть до откладки яиц (Степанкова и др., 2021). Плодовитость определяли полным поштучным пересчетом всех яиц в кладке. После всех манипуляций лягушек выпускали в место поимки.

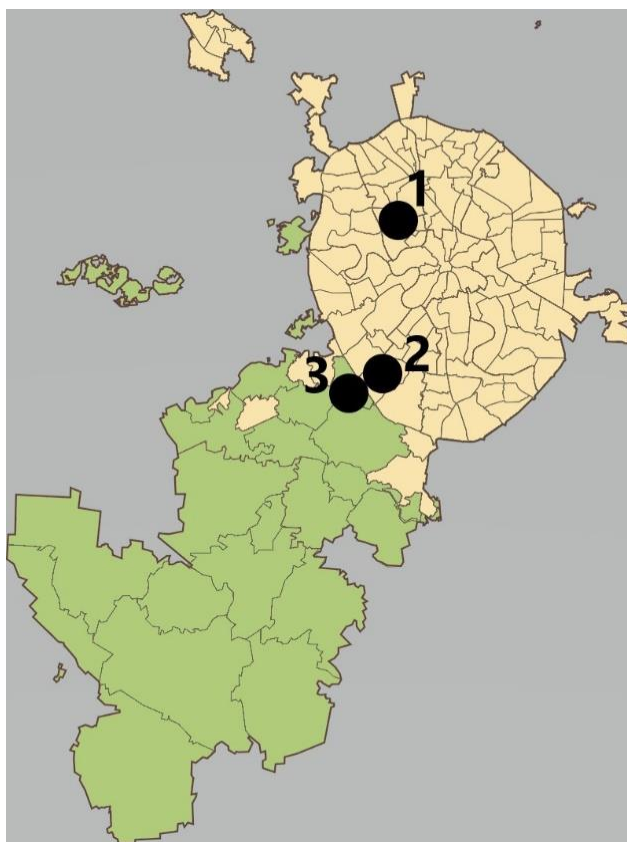
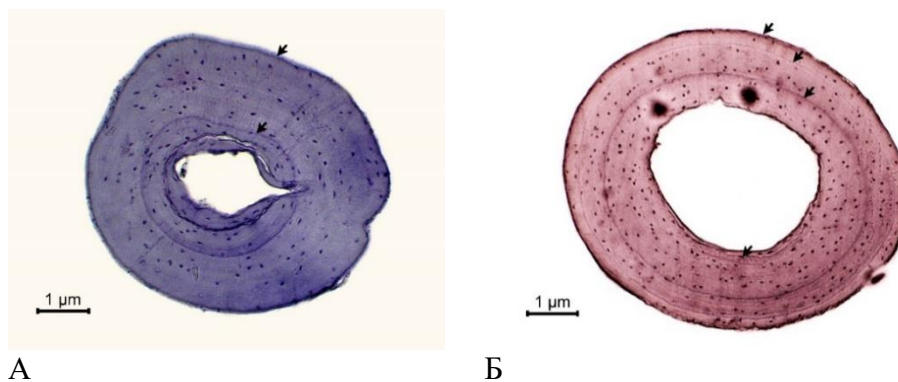


Рис. 1. Точки сбора материала: 1 – Лесная опытная дача РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева; 2 – Природно-исторический парк «Битцевский лес»; 3 – Коттеджный поселок «Лукоморье». Цвет жёлтой заливкой обозначен город в границах до 2011 г. («старая» Москва), а зелёной заливкой – присоединенные территории (Новая Москва).



А Б
Рис. 2. Окрашенные гематоксилином Эрлиха поперечные срезы фаланг пальцев *Rana temporaria* из коттеджного поселка «Лукоморье», Новая Москва: А – двухлетний самец; Б – четырехлетняя самка.

Определение возраста осуществляли по стандартной процедуре (Смирин, 1989) путем подсчета линий остановленного роста на срезах фаланг пальцев, декальцинированных и окрашенных гематоксилином Эрлиха (рис. 2). Для анализа использовали только препараты с хорошо просматриваемыми линиями. Фотографии срезов получены с помощью камеры TourCam 5.1 MP (UCMOS05100KPA) и программного обеспечения TourView версии 3.7. Всего были изучены препараты от 42 самок и 61 самца.

Статистическую обработку данных производили в программе STATISTICA 10. Рассчитывали среднее арифметическое и стандартное отклонение ($M \pm SD$), а также размах признаков (min–max). Гипотезы о нормальности и гомогенности распределения выборок проверяли критериями Лиллиефорса и Левена. Анализ данных осуществляли при помощи однофакторного дисперсионного анализа (F), теста Тьюки (Q), t-критерия Стьюдента (t), U-критерия Манна-Уитни (U) и линейной корреляции Пирсона Спирмена (r).

Результаты и обсуждение. Линии остановленного роста были хорошо читаемы на всех изготовленных препаратах.

Самки из разных выборок статистически значимо не различались по возрастному составу ($F_{2, 39} = 0,193$; $p = 0,825$). При сравнении самок из популяций с разным градиентом урбанизации также не было отмечено статистически значимых различий по возрастной структуре ($U = 89,5$; $p = 0,071$) (табл. 2). При этом, возрастная структура самцов из тех же локалитетов достоверно различалась ($F_{2, 58} = 3,269$; $p = 0,045$): особи из Битцевского леса были в среднем старше конспецификов из Лукоморья ($Q = 3,62$; $p = 0,035$). Кроме того, лягушки из лесопарковой зоны по возрасту в общей совокупности (в среднем $3,7 \pm 1,01$ лет) были старше конспецификов из выборки, собранной в малоэтажной застройке (в среднем $3,1 \pm 0,94$

лет) ($U = 69,0$; $p = 0,004$).

Самки были статистически значимо старше самцов только на Лесной опытной даче ($t_{st} = 2,87$; $p = 0,006$). Достоверной связи возраста самок и возраста самцов в амплексусе не было обнаружено ни в одной из выборок ($r = 0,29-0,47$; $p > 0,05$).

Самки из разных популяций статистически значимо различались по длине тела ($F_{2, 39} = 5,385$; $p = 0,009$). При этом, достоверные различия были обнаружены при сравнении особей из локалитетов, расположенных в одном градиенте урбанизации (лесопарковая зона): самки из Лесной опытной дачи были крупнее особей из Битцевского леса ($Q = 4,02$; $p = 0,019$) (табл. 2).

Таблица 2

Размеры, возраст и плодовитость *Rana temporaria* в популяциях города
Москвы

Градиент урбанизации (по: Вершинин, 1997)	Локалитет	M±SD min-max (n)				Плодовитость, яиц
		длина тела, мм		возраст, лет		
		самки	самцы	самки	самцы	
III (малоэтажная застройка)	Коттеджный поселок «Лукоморье»	67,4±6,73 59,1–80,8 (9)	63,6±7,48 52,1–75,4(11)	4,1 ± 1,76 2 – 8 (9)	3,1 ± 0,94 2 – 4 (11)	1986,7±701,2 1059–3014 (9)
IV (лесопарковая зона)	Лесная опытная дача РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева	74,2±6,29 61,7–86,1 (23)	65,7±7,01 47,3–77,1(41)	4,4 ± 1,24 3 – 7 (23)	3,6 ± 1,02 2 – 6 (41)	2563,1±579,47 1311–3799 (23)
	Природно-исторический парк «Битцевский лес»	66,4±9,44 49,4–79,7 (10)	65,4±5,63 52,3–71,3(9)	4,4 ± 1,17 2 – 6 (10)	4,2 ± 0,83 3 – 5 (9)	2471,0±430,72 1759–3091 (10)

Длина тела самцов достоверно не различалась ни при сравнении выборок из разных локалитетов ($F_{2, 58} = 0,392$; $p = 0,677$), ни при сравнении животных из популяций с разным градиентом урбанизации ($U = 188,0$; $p = 0,401$).

Как и в случае с возрастом, самки были статистически значимо крупнее самцов только на Лесной опытной даче ($t_{st} = 4,81$; $p < 0,001$). Была обнаружена достоверная корреляция между длиной тела самок и длиной тела самцов, находящимся в амплексусе ($r = 0,82-0,87$; $p < 0,05$).

С возрастом самки ($r = 0,73-0,88$; $p < 0,05$) и самцы из Лесной опытной дачи ($r = 0,78$; $p < 0,05$) и Лукоморья ($r = 0,84$; $p < 0,05$) достоверно увеличивались в длину.

По всей видимости, большая часть *R. temporaria* в Москве достигают половой зрелости и приступают к размножению уже после второй зимовки.

Таблица 3

Длина тела, возраст взрослых особей и плодовитость
Rana temporaria по ареалу

Страна	Регион	Длина тела, мм	Возраст, лет	Плодовитость, яиц	Источник	
Россия	Камчатский край (интродукция)	60,3–76,1	4	–	Ляпков, 2019	
	ХМАО	60,3–76,1	4	–	Ляпков, 2019	
	Тюменская область	–	–	429–998	Косинцева, 2006	
	Свердловская область	51–77	2–7	–	Ищенко, 1978; Ishchenko, 1996	
	Республика Коми	52–82	2–17	840–2178	Топорков, 1965; Ищенко, 1978; Ishchenko, 1996	
	Мурманская область	–	–	1589	Кутенков, 2009	
	Республика Карелия	60,1–93,5	3–5	313–3863	Фомичев, 2004; Кутенков, 2009	
	Кировская область	53,9–85,3	2–7	393–3346	Кабардина, 2004	
	Вологодская область	–	–	1259–2561	Северцова и др., 2015	
	Ивановская область	64,5–73,9	–	–	Окулова и др., 1996	
	Санкт-Петербург	47–80	2–6	–	Ищенко, 1978	
Финляндия	Московская область	56–97	3–9	388–6218	Хмелевская, 1985; Северцова, 2001; Ляпков и др., 2002; Кабардина, 2004; Северцова и др., 2015	
	Калужская область	55,7–89,9	–	257–3048	Корзинов, Ручин, 2013	
	–	–	5–14	1200	Фомичев, 2004	
Швеция	Кильписьярви, Лапландия	55,0–104,7	7–15	–	Bancilă, 2009; Plăiașu et al., 2010; Patrelle et al., 2012; Cogălniceanu et al., 2017	
	Хаапавеси, Северная Остроботния	–	–	1067	Koskela, Pasanen, 1975	
Белоруссия	Сконе	–	–	1464–1929	Loman, 2001	
Польша	–	39–70	2–7	–	Ищенко, 1978; Ishchenko, 1996	
	Гродненская область	–	–	1356–1610	Янчуревич, 2001	
	Краков	–	–	1905	Kozłowska, 1971	
	Познань	56–63	–	627–972	Berger, Rybacki, 1993	
Румыния	Татры	–	–	1199–1538	Kozłowska, 1971	
	Бескиды	–	–	1538	Kozłowska, 1971	
Швейцария	Ретезат	55,7–91,8	–	–	Plăiașu et al., 2010	
	Тевенон	–	–	1383	Joly, 1991	
	Базель	–	–	739–2605	Hintermann, 1984	
	Берн	62–95	–	726–1901	Ryser, 1988	
Франция	Гроссе-Шайдег	71–89	4–13	–	Ryser, 1996	
	–	–	2–6	1500–2500	Cooke, 1975; Augert, 1994	
	Бресс	52,6–70,0	–	400–1600	Joly, 1991	
	Сервот	59,7–69,6	2–4	1573	Joly, 1991	
	Альпы	82,3–90,2	5–12	–	Miaud et al., 1999	
Италия	Ле Тевенон	53,4–63,0	2–3	–	Augert, Joly, 1993	
	Орсьера-Роккьявре	65,8–120,0	2–10	–	Guarino et al., 2008	
Великобритания	Ирландия	Клэр	50,4–80,7	2–7	131–1897	Gibbons, McCarty, 1986
	–	–	–	1155–4005	Cooke, 1975	
	без локалитета	–	–	–	Cooke, 1975	
	Дарем	75,9	–	1586	Beattie, 1987	
	Пеннинские горы	72,1	–	707	Beattie, 1987	
	Хантингдоншир	–	–	1067–1608	Cooke, 1975	
	Девон	–	–	1235	Cummins, 1986	
Линкольншир	–	–	1533	Cummins, 1986		
Норфолк	–	–	1544	Cummins, 1986		
Кембриджшир	–	–	1915	Cummins, 1986		

Плодовитость самок из разных локалитетов статистически

значимо различалась ($F_{2, 39} = 3,283$; $p = 0,048$): лягушки из Лесной опытной дачи откладывали большее количество яиц, чем их конспецифики из Лукоморья ($Q = 3,59$; $p = 0,039$). Также было отмечено, что в популяциях *R. temporaria*, расположенных в черте малоэтажной застройки самки откладывают меньшее число яиц, чем в лесопарковой зоне ($U = 82,0$; $p = 0,042$).

Плодовитость увеличивалась с длиной тела самок ($r = 0,68-0,85$; $p < 0,05$) и косвенно зависела от их возраста ($r = 0,66-0,85$; $p < 0,05$ – по причине мультиколлинеарности возраста и длины тела самок). Таким образом, с увеличением длины тела самок на 1 мм их плодовитость в среднем увеличивалась на $54 \pm 8,5$ яиц ($p \leq 0,001$, $R^2 = 0,506$).

Заключение. В целом, крупные размеры размножающихся животных и высокая плодовитость являются характерной чертой не только для популяций *R. temporaria* города Москвы, но и для всего центра и севера европейской части России (Калужская, Московская и Кировская области, Республика Карелия) (табл. 3).

Возраст достижения половой зрелости травяной лягушки московских популяций (2–3 года) не различается с другими локалитетами центральной полосы. При этом максимальный возраст животных находится у нижнего порога доживания, как у некоторых южных и западных периферийных популяций, расположенных в условиях пессимума. Вероятно, низкая продолжительность жизни обусловлена высокой смертностью взрослых животных в городских популяциях, прежде всего – вследствие гибели под колесами автотранспорта. Учитывая, что самцы, в сравнении с самками, приходят в водоемы первыми, а уходят только в конце репродуктивного периода, они подвергаются большему риску элиминации. По всей видимости, этим обусловлена относительно более низкая средняя и максимальная продолжительность жизни самцов.

Таким образом, учитывая возраст достижения половой зрелости и максимальный возраст доживания, самки *R. temporaria* в Москве принимают участие в размножении не более 6 раз в жизни, а в среднем 3 раза, в то время как самцы – 5 и 2–3 раз соответственно. В отличие от большинства других изученных популяций, размер животных в изученных нами выборках статистически значимо коррелировал с возрастом. В связи с этим, явление увеличения плодовитости самки с увеличением размеров тела можно считать характерной чертой именно московских популяций. Можно предположить, что ускоренные темпы роста, обуславливающие раннее достижение максимальной плодовитости, являются механизмом, компенсирующим низкую продолжительность жизни в условиях мегаполиса.

Список литературы

- Вершинин В.Л.* 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург. 47 с.
- Ищенко В.Г.* 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с
- Кабардина Ю.А.* 2004. Локальная и географическая изменчивость темпов роста, морфометрических признаков и репродуктивных характеристик в процессе постметаморфозного роста бурых лягушек: *Rana temporaria* L., *R. arvalis* Nilss.: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ. 24 с.
- Корзинов В.А., Ручин А.Б.* 2013. Зависимость плодовитости травяной лягушки – *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) от размерно-возрастной структуры // Современная герпетология. Т. 13. № 1/2. С. 71-73.
- Косинцева А.Ю.* 2006. Возрастная структура и репродуктивные особенности городских популяций земноводных (на примере г. Тюмени) // Современные наукоемкие технологии. № 4. С. 20-22.
- Кутенков А.П.* 2017. Пространственно-экологическая дивергенция травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек в пределах их ареалов // Принципы экологии. № 1. С. 4-51. DOI: 10.15393/j1.art.2017.5065
- Кутенков А.П.* 2009. Экология травяной лягушки (*Rana temporaria* L., 1758) на Северо-западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 140 с.
- Ляпков С.М.* 2012. Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления // Принципы экологии. № 2. С. 22–44. DOI: 10.15393/j1.art.2012.1041
- Ляпков С.М., Корнилова М.Б., Северцов А.С.* 2002. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоологический журнал. Т. 81. № 6. С. 719–733.
- Ляпков С.М.* 2019. Возрастной состав и особенности постметаморфозного роста травяной лягушки (*Rana temporaria*) из популяций с экстремально коротким сезоном активности // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 1 (25). С. 94-101. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-1-10
- Окулова Н.М., Барашкова Н.П., Гусева А.Ю.* 1996. Морфометрическая характеристика травяной лягушки *Rana temporaria* L. севера Ивановской области // Живая природа Плесского заповедника: Межвузовский сборник научных трудов. С. 51-63.
- Петровский А.Б., Шпагина А.А., Кидов А.А.* 2021. Современное распространение травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*R. arvalis*) лягушек (Amphibia, Anura) в «старой» Москве // Современная герпетология. Т. 21. № 1-2. С. 55-62. DOI: 10.18500/1814-6090-2021-21-1-2-55-62

- Северцова Е.А. 2001. Плодовитость остромордой лягушки (*Rana arvalis*) и травяной лягушки (*R. temporaria*) в Москве и Подмоскowie // Вопросы герпетологии. С. 257-259.
- Северцова Е.А., Кормилицин А.А., Северцов А.С. 2015. Влияние антропогенных факторов на воспроизводство травяной (*Rana temporaria*) и остромордой (*Rana arvalis*) лягушек // Зоологический журнал. Т. 94. № 2. С. 192-202. DOI: 10.7868/S0044513415020099. – EDN THNYWZ.
- Степанкова И.В., Кидов А.А. 2019. Результаты инвентаризации фауны земноводных Лесной опытной дачи Тимирязевской академии (Москва) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 4 (28). С. 61-70. DOI: 10.21685/2307-9150-2019-4-6.
- Степанкова И.В., Африн К.А., Иволга Р.А., Кидов А.А. 2020. Сравнительная характеристика морфометрических и репродуктивных показателей травяной лягушки, *Rana temporaria* (Amphibia, Ranidae) популяций «старой» и Новой Москвы // Современная герпетология. Т. 20. № 1-2. С. 53-60. DOI: 10.18500/1814-6090-2020-20-1-2-53-60. – EDN FZJDEL.
- Терентьев П.В. 1924. Очерк земноводных (Amphibia) Московской губернии: Руководство для преподавателей. М.: Гос. изд-во. 98 с.
- Топоркова Л.Я., Зубарева Э.Л. 1965. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале // Труды Института биологии УФ АН СССР. Вып. 38. С. 189-194.
- Фомичев С.Н. 2004. Экология островных популяций бурых лягушек в Карелии: дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск: ПГУ. 188 с.
- Хмелевская Н.В. 1985. Индивидуальное мечение травяных лягушек, рост и использование территории // Вопросы герпетологии. С. 219-220.
- Янчуревич О.В. 2001. Особенности размножения земноводных города Гродно и окрестностей // Вопросы герпетологии. С. 349-351.
- Albayrak M., Bülbül U., Zaman E., Koç-Gür H. 2023. Life History Traits in a Turkish Population of the Agile Frog *Rana dalmatina* Fitzinger in Bonaparte, 1839 (Anura: Ranidae) // Acta Zoologica Bulgarica. Vol. 75. № 4. P. 497-503.
- Augert D. 1992. Squelettogrammes et maturation chez la grenouille rousse (*Rana temporaria* L.) dans la région de la Bresse jurassienne // Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Paris: ORSTOM; INRA. P. 385-394.
- Augert D., Joly P. 1993. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // Canadian Journal of Zoology. V. 71. P. 26-33.
- Băncilă R.L., Plăiașu R., Cogălniceanu D. 2009. Effect of latitude and altitude on body size in the common frog (*Rana temporaria*) populations // Studii și Cercetări Biologie. Vol. 17. P.43–46.
- Beattie R.C. 1987. The reproductive biology of Common frog (*Rana temporaria*) populations from different altitudes in northern England // Journal of Zoology. Vol. 211. P. 387-398. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1987.tb01541.x
- Berger L., Rybacki M. 1994. Growth and maturity of brown frogs, *Rana arvalis* and *Rana temporaria*, in central Poland // Alytes. V. 11. P. 11-24.
- Cogălniceanu D., Băncilă R. I., Plăiașu R., Roșioru D., Merilä J. 2017. Small-scale spatial and temporal variation of life-history traits of common frogs

- (*Rana temporaria*) in sub-Arctic Finland // *Polar Biology*. V. 40 (8). P. 1581-1592. DOI: 10.1007/s00300-017-2081-8.
- Cooke A.C. 1975. Spawn clumps of the common frog *Rana temporaria*: number of ova and hatchability // *British journal of Herpetology*. V. 5. № 5. P. 505-509.
- Cummins C.P. 1986. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* // *Journal of Animal Ecology*. V. 55. P. 303-316.
- Gibbons M.M., McCarthy T.K. 1986. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* L. with particular reference to body size and age // *Journal of Zoology*. V. A209. P. 579-593.
- Gibbons M.M., McCarthy T.K. 1984. Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria* L. // *Holarctic Ecology*. V. 7. P. 419-427.
- Guarino F.M., Di Gia I., Sindaci R. 2008. Age structure in a declining population of *R. temporaria* from northern Italy // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 54. P. 99-112.
- Hintermann U. 1984. Populationsdynamische Untersuchungen am Grasfrosch *Rana temporaria* // *Salamandra*. V. 20. P. 143-166.
- Ishchenko V.G. 1996. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // *Russian Journal of Herpetology*. Vol. 3. № 2. P. 143-151. DOI: <https://doi.org/10.30906/1026-2296-1996-3-2-143-151>
- Joly P. 1991. Variation in size and fecundity between neighbouring populations of the Common frog, *Rana temporaria* // *Alytes*. Vol. 9. № 3. P. 79-88.
- Jørgensen C.B. 1981. Ovarian cycles in a temperate zone frog, *Rana temporaria*, with special reference to factors determining number and size of eggs // *Journal of Zoology*. V. 195. P. 449-458. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1981.tb03477.x
- Loman J. 2001. Local variation in *Rana temporaria* egg and clutch size – adaptations to pond drying // *Alytes*. V. 19. P. 45-52.
- Miaud C., Guyétant R., Elmberg J. 1999. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps // *Journal of Zoology*. V. 249. P. 61-73. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1999.tb01060.x
- Patrelle C., Hjernquist M.B., Laurila A., Söderman F., Merilä J. 2012. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // *Polar Biology*. V. 35. P. 1505-1513. DOI: 10.1007/s00300-012-1190-7.
- Plăiașu R., Băncila R.I., Cogălniceanu D. 2010. Body size variation in *Rana temporaria* populations inhabiting extreme environments // *Ovidius University Annals of Natural Sciences, Biology – Ecology Series*. V. 14. P. 121-126.
- Ryser J. 1996. Comparative life histories of a low- and a high-elevation population of the common frog *Rana temporaria* // *Amphibia-Reptilia*. V. 17. P. 183-195.
- Ryser J. 1988. Clutch parameters in a Swiss population of *Rana temporaria*. *The Herpetological Journal*. V. 1. P. 310-311.

AGE STRUCTURE, GROWTH AND FERTILITY OF THE COMMON FROG (*RANA TEMPORARIA*, AMPHIBIA, ANURA, RANIDAE) IN THE MOSCOW POPULATIONS

I.V. Stepankova¹, K.A. Afrin¹, V.R. Saitov², R.A. Ivolga¹, A.A. Kidov¹

¹Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev

Agricultural Academy, Moscow

² Kazan Federal University, Kazan

Moscow is one of the few large cities where the grass frog (*Rana temporaria*) outnumbers other amphibian species. It is assumed that the mentioned outnumbering is due to the location of most of the city's parks along the banks of rivers, where this species overwinters. A characteristic feature of frogs from Moscow populations is the large body size of adults and high fertility. Previously, it was believed that this was due to a high life expectancy. We conducted studies of breeding individuals in three localities: the Forest Experimental Station of Timiryazev Academy; the Natural-Historical Park "Bitsevskiy Les"; the Cottage village "Lukomorye". Body length was measured in captured animals and eggs were obtained from them in the laboratory. The age of the frogs was determined using the method of skeletochronology. Cross-sections of the phalanx of the fourth finger of the hind limb were used as a recording structure. In total, cross-sections from 42 females and 61 males were studied. It was found that sexually mature females are between 2 and 8 years old, and males are between 2 and 6 years old. Thus, females of *R. temporaria* in Moscow take part in reproduction no more than 6 times in their lives, and on average 3 times, while males – 5 and 2-3 times, respectively. The size of females in the populations we studied was statistically significantly correlated with fertility. The phenomenon of an increase in female fertility with an increase in body size can be considered a characteristic feature of Moscow populations. The authors suggest that accelerated growth rates, which lead to early achievement of maximum fertility, are a mechanism that compensates for low life expectancy in a megalopolis.

Keywords: *tailless amphibians, demographics, life expectancy.*

Об авторах:

СТЕПАНКОВА Ирина Владимировна – ассистент кафедры зоологии института зоотехнии и биологии Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева, 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: stepankova@rgau-msha.ru.

АФРИН Кирилл Александрович – ассистент кафедры зоологии института зоотехнии и биологии Российского государственного

аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева, 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: afrin@rgau-msha.ru.

САИТОВ Вадим Расимович – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии и общей биологии Центра биологии и педагогического образования Высшей школы биологии Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета, 420008, Казань, ул. Кремлевская, 18, e-mail: sinsavara@yandex.ru.

ИВОЛГА Роман Александрович – ассистент кафедры зоологии института зоотехнии и биологии Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева, 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: romanivolga@rgau-msha.ru.

КИДОВ Артем Александрович – доктор биологических наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии института зоотехнии и биологии Российского государственного аграрного университета – МСХА имени К.А. Тимирязева, 127434, Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: kidov@rgau-msha.ru.

Степанкова И.В. Возрастная структура, рост и плодовитость травяной лягушки (*Rana temporaria*, Amphibia, Anura, Ranidae) в популяциях города Москвы / И.В. Степанкова, К.А. Африн, В.Р. Сайтов, Р.А. Иволга, А.А. Кидов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 71-82.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.01.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 574.2:57.047
DOI: 10.26456/vtbio347

ДЯТЛЫ КАК СОЗДАТЕЛИ ГНЕЗДОВОГО ФОНДА ДЛЯ ДРУГИХ ПТИЦ-ДУПЛОГНЕЗДНИКОВ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ СТЕПНОГО И ЛЕСОСТЕПНОГО СТАВРОПОЛЬЯ

Л.В. Маловичко¹, С.В. Бакка², Н.Ю. Киселева³, Ю.В. Литвинов¹

¹Российский государственный аграрный университет –
МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва

²Государственный природный заповедник «Нургуш», Киров

³Нижегородский государственный педагогический университет им. К.
Минина, Нижний Новгород

В статье впервые анализируется средообразующая роль дятлов для других птиц-дуплогнездников в условиях преимущественно степного Ставропольского края. В Ставропольском крае в настоящее время обитает 7 видов дятловых птиц: вертишейка *Jynx torquilla* и дятлы: черный *Dryocopus martius*, пестрый *Dendrocopos major*, средний пестрый *Dendrocopos medius*, малый пестрый *Dendrocopos minor*, сирийский *Dendrocopos syriacus*, зеленый *Picus viridis*, которые смогли освоить территорию края вследствие создания полевых лесополос и озеленения населенных пунктов. Дятлы как «поставщики» дупел, играют важную роль в распространении и численности многих видов закрытогнездных птиц. Для оценки относительной встречаемости построек дятлов разных видов в условиях Ставрополья, характеристики разнообразия размеров и характера расположения дупел дятлов, выявления спектра видов-пользователей создаваемого дятлами гнездового фонда, были проанализированы собранные в 2018-2023 гг. материалы о 138 фактах использования дупел 5 видов дятлов другими птицами-дуплогнездниками, сведенные в базу данных. Статистическая обработка полученных данных осуществлена стандартными инструментами MS Excel. Установлено, что наиболее распространенными видами исследуемой территории стали зеленый, сирийский и пестрый дятлы, создающие значительное число дупел, освобождающихся после однократного использования изготовителем. Показано высокое разнообразие дупел дятлов по диаметру, высоте расположения, видам субстратных деревьев, их размерам и жизненному состоянию, что создает условия для гнездования 11 видов птиц-дуплогнездников, относящихся к 5 отрядам. Особый интерес представляет смена гнездового стереотипа и расширение условий существования у сизоворонки, занесенной в Красную книгу Российской Федерации.

Ключевые слова: дятлы, облигатные дуплогнездники, факультативные дуплогнездники, активные и пассивные дуплогнездники, Ставропольский край, поставщики гнезд.

Введение. Дятловые птицы как «поставщики» дупел, играют важную роль в распространении и численности многих видов закрытогнездящихся птиц. При этом для некоторых видов (сплюшки, лазореаки, вертишейки и др.) гнёзда дятлов являются основными гнездовыми субстратами. Средообразующая роль дятлов для других птиц-дуплогнездников исследована преимущественно для лесной зоны (Прокопов 1970; Формозов 1970; Иноземцев 1978; Поливанов 1981; Митяй 1985; Дорофеев 1994).

По характеру гнездования всех дуплогнездников делят на облигатных и факультативных (Поливанов, 1969). Для облигатных дуплогнездников дупло служит обязательным условием успешного размножения; факультативные - занимают уже готовые дупла от случая к случаю и могут вполне обходиться без них. Облигатные дуплогнездники подразделяются на активных и пассивных (Поливанов, 1981). Первые самостоятельно выдалбливают дупло и не пользуются чужими постройками. К ним относятся дятлы. Пассивные же дуплогнездники не в состоянии долбить древесину, даже трухлявую, и вынуждены занимать оставленные дятлами дупла, количество которых в значительной степени лимитирует плотность гнездования этих видов.

Поскольку дятлы долбят себе ежегодно новые гнездовые постройки, дупла предыдущих лет составляют потенциальный гнездовой фонд других видов птиц (облигатных пассивных и факультативных дуплогнездников). Дупла такие птицы занимают в соответствии со своими видовыми требованиями.

В населенных пунктах и прилегающих к ним территориям в Ставропольском крае, лежащим преимущественно в степной зоне, дятлов изначально не было. Человек, начав деятельность по созданию защитных лесополос и озеленению населенных пунктов, создал «антропогенную лесостепь», т.е. внес в степную зону элементы лесной среды обитания, что стало предпосылкой появления классических лесных обитателей – дятлов. Они успешно освоили элементы лесной среды. В Ставропольском крае в настоящее время обитает 7 видов дятловых птиц: вертишейка *Jynx torquilla* и дятлы: черный *Dryocopus martius*, пестрый *Dendrocopos major*, средний пестрый *Dendrocopos medius*, малый пестрый *Dendrocopos minor*, сирийский *Dendrocopos syriacus*, зеленый *Picus viridis*. Они присутствуют не только в городах, но и в сельской местности, заселив искусственно созданную «лесную» среду.

Задачи нашего исследования – оценка относительной встречаемости построек дятлов разных видов в условиях Ставрополья, охарактеризовать разнообразие размеров и характера расположения дупел дятлов, выявить спектр видов-пользователей создаваемого

дятлами гнездового фонда.

Методика. В период с 2018 по 2023 в 19 административных районах Ставропольского края были собраны данные о местах гнездования птиц-дуплогнездников. Всего было получено 138 единиц информации, которые были сведены в базу данных в MS Excel, отмечались: дата и место находки, вид птицы-дуплогнездника, биотоп, вид дерева, состояние дерева, его высота и диаметр дупла, высота расположения дупла и его диаметр, отмечалось место локализации дупла, при возможности – наличие яиц и птенцов, а также по возможности определялся вид-поставщик дупел. Поскольку мониторинг осуществлялся в течение ряда лет, в подавляющем большинстве случаев удавалось установить вид дятла – поставщика дупел, и на следующий год после оставления дятлом конкретного дупла отследить, какой из видов-дуплогнездников его занял. В ряде случаев точную видовую принадлежность поставщика дупел установить не удалось, но, учитывая то обстоятельство, что дятлы, оставляя прошлогодние дупла, продолжают держаться на своих участках, вид-поставщик определялся предположительно. В таблицах и на рисунках такие предположительные поставщики отмечены вопросительными знаками после видового названия.

В ходе исследования собраны материалы о дуплах, созданных пятью видами дятлов: зеленым *Picus viridis*, пестрым *Dendrocopos major*, сирийским *Dendrocopos syriacus*, средним *Dendrocopos medius* и малым *Dendrocopos minor*, а также об 11 видах дуплогнездников: сплюшке *Otus scops*, сизоворонке *Coracias garrulus*, удоу *Upupa epops*, вертишейке *Jynx torquilla*, обыкновенному скворцу *Sturnus vulgaris*, обыкновенной горихвостке *Phoenicurus phoenicurus*, зарянке *Erithacus rubecula*, обыкновенной лазоревке *Parus caeruleus*, большой синице *Parus major*, домовом воробье *Passer domesticus*, полевом воробье *Passer montanus*. Названия видов птиц приведены по Л.С. Степаняну (2003).

Статистическая обработка полученных данных (определение минимальных, максимальных, средних значений, стандартного отклонения и доверительного интервала, а также расчет корреляций) осуществлена стандартными инструментами MS Excel. В статистический анализ не вошли две единичные находки дупел, сооруженных средним и малым дятлом.

Результаты и обсуждение. Информацию о виде-поставщике дупел удалось с разной степенью точности установить в 84 случаях (60,86%) (рис. 1).

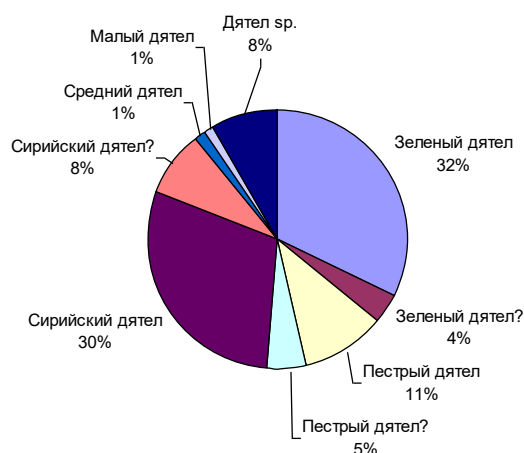


Рис. 1. Соотношение долей дупел, созданных разными видами дятлов (n=84)

Очевидно, что основные поставщики дупел в условиях Ставрополя – зеленый и сирийский дятлы.

Основные характеристики дупел (высота расположения, диаметр) и деревьев (высота, диаметр ствола), выбранных дятлами для их устройства, представлены в табл. 1-4.

Таблица 1

Высота расположения дупел, устроенных разными видами дятлов (м)

Вид дятла-поставщика	Статистические показатели					
	мини-мум	максимум	среднее арифметическое	стандартное отклонение	доверительный интервал	
					от	до
Зеленый	1.2	8.9	4.982927	2.197236	4.310364	5.65549
Зеленый?	3.3	5.3	4.6	1.126943	3.324768	5.875232
Пестрый	1.5	6	4.171333	1.468346	3.428261	4.914405
Пестрый?	1.5	3.2	4.15	0.785281	3.380439	4.919561
Сирийский	2.9	8.3	5.278125	1.75108	4.671418	5.884832
Сирийский?	3.2	5.7	4.428571	0.869318	3.784583	5.07256
Дятел ср.	3.5	6.9	5.114286	1.257549	4.182698	6.045874

Таблица 2

Высота деревьев, в которых устроены дупла разными видами дятлов (м)

Вид дятла-поставщика	Статистические показатели					
	мини-мум	максимум	среднее арифметическое	стандартное отклонение	доверительный интервал	
					от	до
Зеленый	3.6	18	10.2122	2.47267	9.455323	10.96907
Зеленый?	11	14	12.66667	1.527525	10.93814	14.39519
Пестрый	6.1	16.5	9.7	2.992133	8.1858	11.2142
Пестрый?	4.5	12.5	9.19	3.704952	5.559214	12.82079

Сирийский	3.6	17	9.353125	2.667243	8.42899	10.27726
Сирийский?	6.7	11	8.657143	1.436265	7.593162	9.721123
Дятел sp.	7.2	13.3	9.514286	2.176717	7.901781	11.12679

Таблица 3

Диаметр ствола деревьев, в которых устроены дупла разными видами дятлов (см)

Вид дятла-поставщика	Статистические показатели					
	мини-мум	максимум	среднее арифметическое	стандартное отклонение	доверительный интервал	
					от	до
Зеленый	23.8	68	41.355	8.723412	38.68481	44.02519
Зеленый?	24.9	41.2	30.5	9.269844	20.01038	40.98962
Пестрый	24.5	56.4	41.53333	9.162631	36.89649	46.17018
Пестрый?	29.6	45.3	39.66667	8.277882	31.55449	47.77884
Сирийский	23.5	92	42.8129	11.83728	38.71157	46.91424
Сирийский?	35	50	41.92857	5.505365	37.85021	46.00693
Дятел sp.	34	48	40.45714	4.427135	37.17754	43.73675

Параметры расположения дупел (табл. 1-3) различных видов дятлов имеют значительный разброс, при этом различия этих параметров у разных видов не достоверны.

Таблица 4

Диаметр дупел, устроенных разными видами дятлов (см)

Вид дятла-поставщика	Статистические показатели					
	мини-мум	максимум	среднее арифметическое	стандартное отклонение	доверительный интервал	
					от	до
Зеленый	4.5	6.1	5.36341	0.374002	5.24893	5.47789
Зеленый?	6.5	7.48	7.12666	0.54418	6.51087	7.74245
Пестрый	4.3	5.4	4.75333	0.333523	4.5845	4.92211
Пестрый?	4.6	5.15	4.935	0.249582	4.69041	5.17958
Сирийский	4.5	5.4	4.88125	0.282200	4.78347	4.97902
Сирийский?	4.4	5.2	4.88571	0.254483	4.69719	5.07423
Дятел sp.	4.7	5.3	4.971428571	0.256347	4.781527	5.16133

Закономерно, что диаметр дупел более крупного зеленого дятла достоверно больше, чем у дупел пестрых дятлов. Дупла пестрого и сирийского дятла близки по размерам (в соответствии с величиной видов-изготовителей).

Для дальнейшего анализа использовались только параметры тех дупел, видовой принадлежность поставщика которых была точно определена. Рассчитанные показатели корреляции между высотой

расположения дупла и высотой дерева, а также его диаметром приведены в табл. 5.

Таблица 5

Коэффициент корреляции высоты расположения дупла с высотой дерева и его диаметром

Вид дятла-поставщика	Корреляции высоты расположения дупла:			
	с высотой дерева		с диаметром дерева	
	коэффициент корреляции	сила корреляции	коэффициент корреляции	сила корреляции
Зеленый дятел	0.369864467	умеренная	0.221782459	слабая
Пестрый дятел	-0.118178182	отрицательная очень слабая	0.547861384	средняя
Сирийский дятел	0.374530279	умеренная	0.277992478	слабая

Таким образом, установлена средняя корреляция между высотой расположения дупла и диаметром дерева для пестрого дятла и умеренная – с высотой дерева для зеленого и сирийского дятлов.

Мы проанализировали также соотношение разных видов деревьев, выбираемых дятлами для устройства дупел (табл. 6).

Таблица 6

Соотношение разных видов деревьев, выбираемых дятлами для устройства дупел

Виды деревьев	Количество деревьев, в которых выдолблены дупла разными видами дятлов:				
	зеленым	пестрым	сирийским	средним	малым
робиния					
ложноакациевая	20	5	15		
ива ср.	8	3	3		
вяз	5	2	4		
тополь	5		3		
абрикос	1				
береза	1				
слива	1	2			
орех		1			
тополь		1			
яблоня		1	1		1
груша			3		
дуб			1		
клен ср.			1		
тутовник			1		
ясень				1	
Итого:	41	15	32	1	1

Преобладание робинии ложноакациевой в качестве наиболее часто избираемого дерева для устройства дупел тремя видами дятлов, по-видимому, связано, в первую очередь, с преобладанием данного вида дерева в зеленых насаждениях исследуемой территории. Тем не менее, доли использования робинии разными видами дятлов заметно отличаются (рис. 2–4).



Рис. 2. Использование зеленым дятлом разных видов деревьев для устройства дупел (n=41)

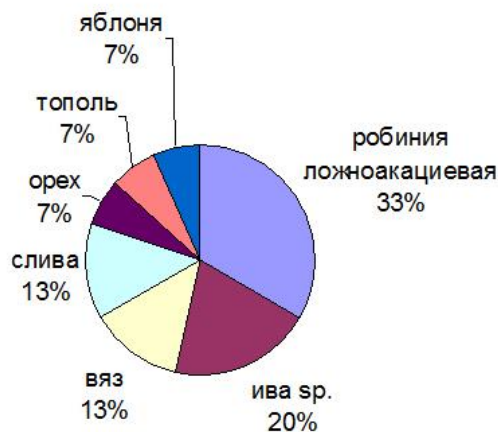


Рис. 3. Использование пестрым дятлом разных видов деревьев для устройства дупел (n=15)



Рис. 4. Использование сирийским дятлом разных видов деревьев для устройства дупел (n=32)

Из рис. 2-4 видно, что частота выбора робинии максимальна у зеленого дятла и минимальна – у пестрого. На втором месте по предпочтениям у зеленого и пестрого дятлов стоят ивы, а сирийский дятел выбирает эти деревья значительно реже.

Весьма интересные результаты дал анализ предпочтительности разными видами дятлов деревьев разной степени жизненности (рис. 5–7).

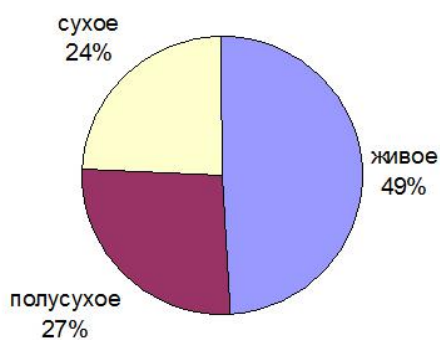


Рис. 5. Состояние деревьев, в которых устраивает дупла зеленый дятел (n=41)

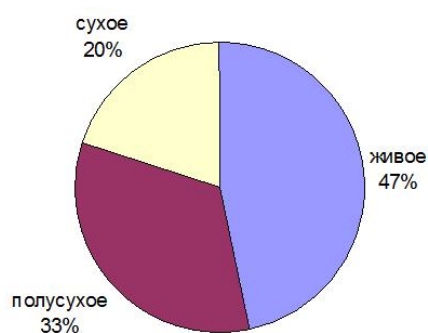


Рис. 6. Состояние деревьев, в которых устраивает дупла пестрый дятел (n=15)

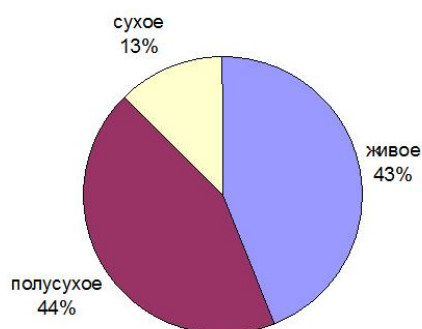


Рис. 7. Состояние деревьев, в которых устраивает дупла сирийский дятел (n=15)

В ряду дятлов зеленый – пестрый – сирийский доля использования для гнездостроения живых деревьев немного сокращается, также сокращается доля сухих деревьев, в то же время растет использование полусухих (усыхающих) деревьев (Рис. 8).



Рис. 8. Пример типичных насаждений, ставших к настоящему времени полусухими и сухими (фото Л.В. Маловичко).

Дупла для гнездования дятлы изготавливают ежегодно. Кроме того, эти птицы часто выдалбливают зимой ночлежные дупла в парках, скверах и рощах. От гнездовых дупел ночлежные отличаются более грубой обработкой внутренних стенок. Мы ни разу не отмечали посещения дятлами изготовленных в предыдущие годы дупел в качестве мест ночевки либо укрытий от неблагоприятных погодных условий. Вероятно, это связано с тем, что гнездовая камера загрязняется экскрементами и паразитами. В результате дятлы создают гнездовой фонд для других дуплогнездников. Старые гнездовые и ночлежные дупла дятлов охотно используют для гнездования синицы, мухоловки, воробьи и др. Показанное выше разнообразие размеров и характера расположения дупел делает их привлекательными для птиц с разными требованиями к условиям гнездования.

Авторами зарегистрировано 138 случаев использования построек дятлов 11 видами птиц-дуплогнездников (табл. 7).

Таблица 7

Количественные характеристики взаимосвязей видов-поставщиков и видов-пользователей дупел

вид дятла – поставщика дупел	Зеленый	Зеленый?	Пестрый	Пестрый?	Сирийский	Сирийский?	Средний	Малый	Дятел sp.	Не установлен	Итого:
Сплюшка	10	3			4					1	18
Сизоворонка	10									8	18
Удод	4			3					1	3	11
Вертишейка	2		2		2						6
Обыкновенный скворец	8		7		12	6			2	7	42
Обыкновенная горихвостка			1	1				1			3
Зарянка			1							2	3
Обыкновенная лазоревка			1						1		2
Большая синица	6				1		1		1	1	10
Домовый воробей	1		1		6				2	1	11
Полевой воробей			2		6					4	12
Воробей sp.					1	1					2
Итого:	41	3	15	4	32	7	1	1	7	27	138

Соотношение числа дупел, использованных разными видами дуплогнездников, наглядно представлено на рис. 9.

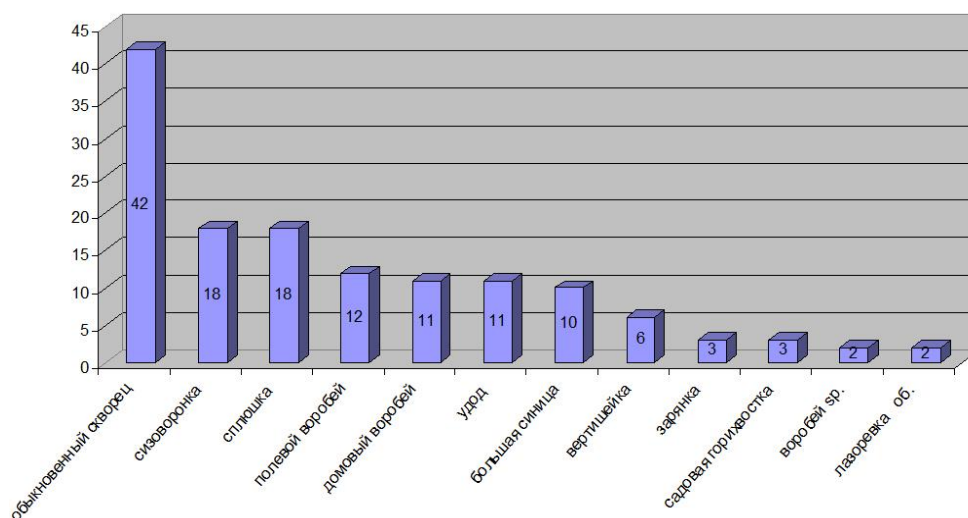


Рис. 9. Соотношение числа дупел, использованных разными видами птиц-дуплогнездников (n=138)

Почти треть исследованных дупел (31%) были заняты обыкновенным скворцом, на долю сплюшки и сизоворонки приходится по 14%, далее следуют полевой и домовый воробьи (9% и 8% соответственно), на долю удода также приходится 8%, на долю большой синицы – 7%, вертишейки – 4%, зарянки и садовой гориштовки – по 2%, обыкновенной лазоревки и воробья ср. – по 1%.

Весьма интересен следующий факт. В условиях безлесного региона сизоворонка и удод гнездились исключительно в норах. После появления изготовленных дятлами дупел в старых трухлявых деревьях, в гнездовых популяциях этих птиц-норников появились пары, сменившие гнездовой стереотип и начавшие размножаться в дуплах.

Довольно часто из-за дупел между птицами разных видов разгораются конфликты. Так, 12 мая 2020 г. в парке Победы г. Ставрополя мы наблюдали, как свежее дупло большого пестрого дятла пытался занять обыкновенный скворец, принося в него перья и веточки. Дятел пытался клювом отогнать скворца и погнался за ним. Но тут же к гнезду подлетел домовый воробей и начал носить строительный материал. Через 15 минут прилетел скворец и прогнал воробья. В конечном итоге дупло осталось за дятлом.

Заключение. В результате проведенных исследований установлено, что в начале XXI века искусственные древесные насаждения, достигшие значительного возраста, в преимущественно

степном Ставрополье стали привлекательными для дятлов. Наиболее распространенными видами исследуемой территории стали зеленый, сирийский и пестрый дятлы. Эти активные дуплогнездники создают значительное число дупел, освобождающихся после одноразового использования изготовителем. Дупла дятлов достаточно разнообразны по диаметру, высоте расположения, видам субстратных деревьев, их размерам и жизненному состоянию. Установлена средняя корреляция между высотой расположения дупла и диаметром дерева для пестрого дятла и умеренная – с высотой дерева для зеленого и сирийского дятлов.

Таким образом, дятлы создают гнездовой фонд для многих птиц (пассивных и факультативных дуплогнездников). Дятлы создают условия для расширения ареалов и роста численности других видов птиц, связанных с деревьями, а также для освоения этими птицами антропогенно преобразованных ландшафтов, в том числе населенных пунктов.

В настоящее время в Старопольском крае известно 11 видов птиц, использующих для гнездования дупла, созданные дятлами. Среди них – представители 5 отрядов: Сивообразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные, Воробьинообразные. Наиболее массовый «пользователь» таких дупел – обыкновенный скворец. Особый интерес представляет смена гнездового стереотипа и расширение условий существования у сизоворонки, занесенной в Красную книгу Российской Федерации.

Список литературы

- Дорофеев С.А.* 1994. Дуплостроение в жизненном цикле дятловых птиц // Проблемы изучения, сохранения и использования биологического разнообразия животного мира: Тез. докл 8-й зоол. конф. Беларуси. Минск. С. 290-292.
- Дорофеев С.А.* 1999. Обитатели дупел дятлов в Белорусском Поозерье // Вестн. Витебск. ун-та. Вып.3 (13). С. 90-94.
- Иноземцев А.А.* 1978. Роль насекомоядных птиц в лесных биоценозах. Л. С. 1-264.
- Митяй И.С.* 1985. Дятловые Приднепровской лесостепи: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев. С. 1-26.
- Поливанов В.М.* 1969. Дуплогнездники как экологическая группа птиц // Орнитология в СССР. Книга вторая. Ашхабад; С. 491-494.
- Поливанов В.М.* 1981. Экология птиц-дуплогнездников Приморья. М. С. 1-171.
- Прокопов А.С.* 1970. О значении дятловых птиц в лесах Томской области // Вопросы охраны природы Западной Сибири. Вып. 4. Томск. С. 79-84.
- Формозов А.Н.* 1970. Дятлы, особенности их жизнедеятельности и роль в формировании среды лесных биоценозов // Средообразующая деятельность животных. М. С. 38-42.

WOODPECKERS AS NEST SITES PROVIDERS FOR OTHER CAVITY-NESTING BIRDS UNDER ANTHROPOGENIC TRANSFORMATION OF STEPPE AND FOREST-STEPPE ZONES IN THE STAVROPOL REGION

L.V. Malovichko¹, S.V. Bakka², N.Yu. Kiseleva³, Yu.V. Litvinov¹

¹ Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow

² Nurgush State Nature Reserve, Kirov

³ Nizhny Novgorod Minin State Pedagogical University, Nizhny Novgorod

Here we demonstrate the role of woodpeckers as nest sites providers for other cavity-nesting birds in primarily steppe areas of the Stavropol Region. 7 Picidae species inhabit now the Stavropol Region. They are: the Wryneck *Jynx torquilla*, the Black Woodpecker *Dryocopus martius*, the Great Spotted Woodpecker *Dendrocopos major*, the Middle Spotted Woodpecker *Dendrocopos medius*, the Lesser Spotted Woodpecker *Dendrocopos minor*, the Syrian Woodpecker *Dendrocopos syriacus*, and the European Green Woodpecker *Picus viridis*. Woodpeckers invaded the region after forest shelter-belts in the fields were created and trees were planted in towns. Woodpeckers as nest-site providers play an important role in dispersal and population growth of many cavity-nesting bird species. To estimate the relative frequency of occurrence of woodpecker nests in the Stavropol Region, to describe the variety of size and the pattern of nests distribution and to reveal the spectrum of species that use nests created by woodpeckers, the data on 138 cases of 5 species of woodpeckers' nests used by other birds has been analyzed. The data was treated statistically using the standard tools of MS Excel program. It is shown that the most widespread woodpecker species of the Region are the European Green Woodpecker, the Syrian Woodpecker, and the Great Spotted Woodpecker. They collectively create many hollows, which become empty after single breeding. The high variety of diameter and disposition of nest holes, as well as the variety of tree species, their size and conditions are revealed. All this provide the breeding conditions for 11 cavity-nesting bird species of 5 orders. The change of nesting stereotype and the widening of ecological niche in the European Roller, the red-listed species in Russia, is of a particular interest.

Keywords: *woodpeckers, obligatory cavity-nesting species, facultative cavity-nesting species, active and passive cavity-nesting species, Stavropol Region, nest sites providers.*

Об авторах:

МАЛОВИЧКО Любовь Васильевна – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева факультета зоотехнии и биологии Российского

государственного аграрного университета – МСХА имени К.А.Тимирязева, 127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49, e-mail: l-malovichko@yandex.ru.

БАККА Сергей Витальевич – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник государственного природного заповедника «Нургуш», 610002, г. Киров, ул. Ленина, 129а, корпус 2, e-mail: bakkasv@gmail.com.

КИСЕЛЕВА Надежда Юрьевна – кандидат педагогических наук, доцент, доцент кафедры биологии, химии, экологии и методик обучения естественно-географического факультета Нижегородского государственного педагогического университета им. К. Минина, 603005, Нижний Новгород, ул. Ульянова, 1, e-mail: sopr_nn@mail.ru.

ЛИТВИНОВ Юрий Николаевич – аспирант кафедры зоологии, институт зоотехнии и биологии, ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, 127550, Москва, ул. Тимирязевская, д. 44, стр. 1, e-mail: litvin_u@mail.ru.

Маловичко Л.В. Дятлы как создатели гнездового фонда для других птиц-дуплогнезdnиков в условиях антропогенных преобразований степного и лесостепного Ставрополя / Л.В. Маловичко, С.В. Бакка, Н.Ю. Киселева, Ю.Н. Литвинов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 83-96.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.10.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 599.426 (470.331) : 591.5: 591.9:502.743
DOI: 10.26456/vtbio348

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЧИСЛЕННОСТЬ, БИОЛОГИЯ И
ЭКОЛОГИЯ УЯЗВИМЫХ ВИДОВ РУКОКРЫЛЫХ
(CHIROPTERA, VESPERTILIONIDAE), ОБИТАЮЩИХ НА
ТЕРРИТОРИИ ТВЕРСКОЙ ОБЛАСТИ: КОЖАНОК СЕВЕРНЫЙ
(*EPTESICUS NILSSONII* KEYSERLING, BLASIUS, 1839)**

**А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова,
Е.А. Виноградова, Т.Ю. Козлов, С.С. Емельянов**
Тверской государственный университет, Тверь

На основании анализа материалов исследований 2010-2023гг. приводятся сведения по распространению, численности, биологии и экологии северного кожанка *Eptesicus nilssonii*, обитающего на территории Тверской области. Устанавливается, что в рассматриваемом регионе данный вид обычен в летних местах обитания, *очень редкий в зимних местах обитания*. Предлагается внесение северного кожанка в «мониторинговый» список региональной Красной книги.

Ключевые слова: летучие мыши, рукокрылые, *Eptesicus nilssonii*, северный кожанок, Тверская область, Красная книга.

Введение. Основываясь на материалах исследований рукокрылых, обитающих на территории Тверской области, ранее нами приводились сведения, полученные за период 2010-2021гг., по морфологии, распространению, численности, биологии и экологии трёх уязвимых видов рукокрылых, обитающих на территории Тверской области: прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* Voie, 1825), ночницы Наттерера (*Myotis nattereri* Kuhl, 1817), ушана бурого (*Plecotus auritus* Linnaeus, 1758) (Емельянова и др., 2020а, 2020б, 2020в; Емельянова, Христенко и др., 2022). Предполагается внесение указанных видов в основной список позвоночных животных третьего издания Красной книги Тверской области. Остальные 8 видов летучих мышей, обитание которых подтверждено достоверными находками в рассматриваемом регионе, предложены для занесения в «Список редких и уязвимых таксонов флоры и фауны Тверской области, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении» («мониторинговый» список). Таким образом, мы продолжаем цикл статей, посвященных биологии и экологии представителей отряда Рукокрылые, что позволит в дальнейшем при необходимости

пополнить списки охраняемых млекопитающих региональной Красной книги. Данная статья посвящена зимующему виду северный кожанок *Eptesicus nilssonii* (Keyserling et Blasius, 1839) (*E. nilssonii*), и основывается на анализе материалов, собранных в ходе полевых изысканий в летних и зимних местах обитания с июля 2010 по ноябрь 2023 г. Северный кожанок занесён в Красные книги некоторых сопредельных областей: Смоленской области со статусом 3 – редкий вид, встречающийся на ограниченной территории и в небольшом количестве (Бичерев, 1997), Новгородской области со статусом 3 – уязвимый вид (Попов, 2015), Ярославской области со статусом 3 – редкий вид (Русинов, 2015). С 2016 года северный кожанок занесён в Красный список видов, находящихся под угрозой исчезновения МСОП со статусом – вызывающие наименьшее опасения (Corgiui, I. 2016). С 1991 года находится под защитой Бернской конвенции, в странах Европейского союза охраняется по Соглашению о сохранении популяций европейских рукокрылых (EUROBATS) (Agreement..., 1994).

Материал и методы. Во время исследования использовались методы маршрутного и стационарного акустического мониторинга, отлов паутинными сетями и мобильной ловушкой Борисенко, проводилось изучение зимних убежищ в Старицком районе и поиск летних дневных убежищ, в том числе производилась морфометрия.

Метод маршрутного эхолокационного мониторинга разработан хироптерологами Лондонского института зоологии, Университетского колледжа Лондона и британской организации по защите летучих мышей – Bat Conservation Trust (Russ et al., 2003, 2005; Jones et al., 2013). Эта методика используется на территории России с 2009 г. (Горбачев и др., 2011). Сбор данных проводился при помощи закладки автомобильных трансект протяженностью примерно 40 км каждая (Горбачев и др., 2011; Емельянова, Христенко, 2013; Емельянова и др., 2014; Христенко, 2015а, 2015б; Емельянова и др., 2016; Емельянова, Христенко, 2017а, 2017в; Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). Всего за 2010–2015 гг. было проложено 16 маршрутов в 16 административных районах Тверской области. Проведено 78 повторных маршрутов, общая протяжённость составила 3135 км. В общей сложности зарегистрированы сигналы 1478 особей, расшифровано около 129 часов аудиозаписей.

Звуковые сигналы летучих мышей записывались при помощи bat-детектора с расширением по времени Tranquility Transect на карту памяти звукозаписывающего устройства ZOOM H2. Расшифровка ультразвуковых сигналов проводилась при помощи программ BatSound и Sonobat (Szewczak, 2010). Представленные хироптерологические программы дают возможность поиска на звуковой дорожке ультразвуковых сигналов и

автоматического определения рукокрылых. Наибольшую точность в видовой идентификации показывала Sonobat – эта программа автоматически распознает и сортирует сигналы, которые далее обрабатывает для извлечения шести десятков параметров, описывающих частотно-временные и амплитудные характеристики звука (Walters et al., 2013). При определении используется метод нейронных сетей на основе определителя европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам, для обучения которой загружались 15858 эталонных звуковых сигналов, относящихся к 34 видам рукокрылых Европы (Walters et al., 2012). Достоверность определения может отличаться у различных групп рукокрылых. Для северного кожанка степень корректности видовой идентификации достигала 97% (Walters et al., 2012, 2013; Jones et al., 2013). В дальнейшем было установлено, что ультразвуковые сигналы летучих мышей имеют не только межвидовые различия, но и географические и межпопуляционные особенности, что требует более тонкую технологию распознавания (Aodha et al., 2018).

Несмотря на то, что выше представленные хироптерологические программы автоматически определяют видовую принадлежность ультразвуковых сигналов, мы использовали их для поиска сигналов и измерения их параметров, а определение производилось непосредственно исследователем. Основные звуковые параметры и эталонные данные для северного кожанка, согласно определителю европейских видов рукокрылых по звуковым сигналам (Dietz, Helvesen, 2009; Walters et al., 2012), приводятся в таблице 1.

Таблица 1

Основные звуковые параметры программы Sonobat и их среднее значение для *Eptesicus nilssonii*

Параметр	Описание	Среднее значение ± стандартное отклонение
FMin	Минимальная частота сигнала (кГц).	26,72±1,01
FPeak	Частота сигнала в точке максимальной амплитуды (кГц).	28,57±2,00
FMax	Максимальная частота сигнала (кГц).	34,69±5,69
BW	Частотный диапазон: общая частота распространения сигнала, рассчитываемая как разность между максимальной и минимальной частотами сигнала (кГц).	7,98±5,07
Dur	Продолжительность сигнала (мс).	12,74±2,11
Fctr	Частота в половине продолжительности сигнала (кГц)	28,35±1,45
Fc	Характерная частота: частота в текущей точке в конечных 40% сигнала с	27,49±1,13

	наименьшей крутизной (кГц)	
FKn	Частота, при которой первоначальная крутизна сигнала наиболее резко переходит к крутизне основной части сигнала (кГц)	30,19±2,16
FLg	Частота самой вытянутой плоской наклонной секции сигнала, предшествующей характерной частоте (кГц)	29,59±2,13
StartS	Крутизна первых 5% продолжительности сигнала (кГц/мс)	-2,49±2,08
SteepS	Самый крутой наклон сигнала: максимум линейной регрессии любого сегмента продолжительностью 10% сигнала (кГц/мс)	2,69±2,09
FMaxFKnS	Крутизна сигнала (кГц/мс)	2,00±1,59

Сигнал FM-qCF формы, начинается на частотах 50-60 кГц. Для *E. nilssonii* характерны сигналы с пиковой частотой FmaxE = 28-32 кГц, – на этой частоте слышны мощные «хлопки», благодаря которым вид легко распознается. Частота импульсов – 10 раз в секунду, в открытых пространствах уменьшается до 3-5 раз в секунду. Длина импульса около 12 мс. Ритм обычно нерегулярный и легко распознается. На частоте 60 кГц тоже можно услышать сильную гармонику. При высоком, поисковом полете длина qCF-сигнала 15-20 мс, частота 2-3 импульса в секунду (Ahlen, 1981; Russ et al., 2021). Форма сигнала северного кожанка представлена на спектрограмме (рис. 1).

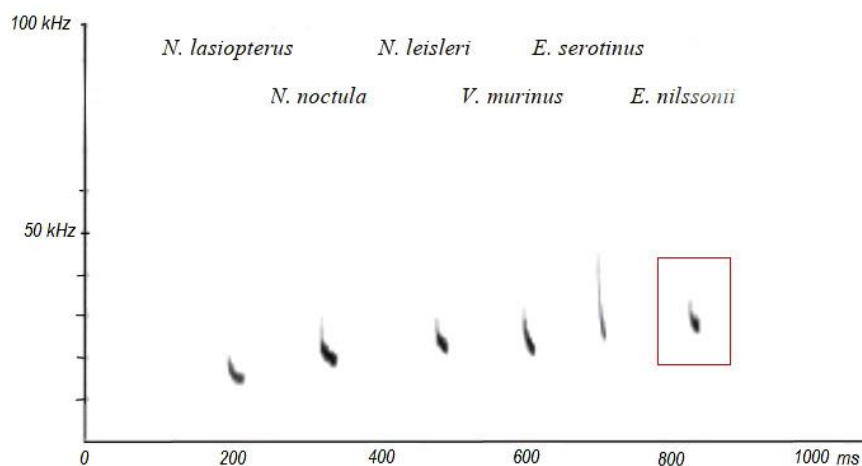


Рис. 1. Спектрограмма поисковых эхолокационных сигналов кожанка северного *Eptesicus nilssonii* в сравнении со спектрограммами сигналов некоторых видов летучих мышей той же группы типов ультразвуковых сигналов (по Walters et al., 2012)

Отметим, что измерение некоторых параметров звуковых сигналов *E. nilssonii*, зафиксированных в рассматриваемом регионе, обнаружило наличие вариативности по сравнению с эталонными сигналами, заложенными в определитель, разработанный для европейских видов летучих мышей (Walter et al., 2012). Максимальная частота сигнала для обитающих в Тверской области особей северного кожанка ($n=116$) составила $39,29 \pm 5,04$ кГц, минимальная – $25,65 \pm 1,69$ кГц, частота сигнала в точке максимальной амплитуды – $29,09 \pm 0,94$ кГц. Значение соответствующих эталонных показателей – $34,69 \pm 5,69$ кГц, $26,72 \pm 1,01$ кГц и $28,57 \pm 2,00$ кГц (Емельянова и др., 2016).

Координаты положения летучих мышей определяли в результате наложения звукового файла и данных GPS навигатора. Для выявления специфики пространственной локализации летучих мышей учитывалась встречаемость видов в четырех основных биотопах: закрытые пространства, к которым относились разнообразные леса; открытые пространства – это поля, луга, вырубки; сельские поселения; околородные биотопы. Метод стационарного ультразвукового мониторинга позволяет изучить динамику пространственного распределения и видовые особенности кормовой активности рукокрылых (Ерохина и др., 2011; Христенко, 2014). При изучении рукокрылых Тверской области данный метод применялся в июле 2014 г., июне-августе 2015 г., июле 2019 г., июле 2021 г., августе 2022 г., июле-августе 2023 г., для чего Ват-детектор устанавливался стационарно; фиксировались все ультразвуковые сигналы летучих мышей, кормившихся поблизости от аппарата. На каждой точке исследование проводилось в течение 2–5 ночей с 23:00 до 04:00. Всего в ходе маршрутных и стационарных эхолокационных исследований было зарегистрировано 349 ультразвуковых сигналов *E. nilssonii*.

При изучении летних местообитаний рукокрылые отлавливались при помощи паутинных сетей и мобильной ловушки Борисенко (Борисенко, 1999). Данные исследования проводились в 2011 г., 2014–2015 гг., 2018–2023 гг. Всего были отработаны 49 сете-ночи, и отловлены 77 ос. разных видов рукокрылых. Определение рукокрылых производилось по полевым определителям рукокрылых (Кожурина, 1997; Dietz, Helversen, 2004). Пойманные зверьки распределялись по подготовленным тканевым мешочкам, и по окончанию ночи летучие мыши измерялись общепринятой методикой, регистрировались пол и возраст (Кузякин, 1950).

Исследование рукокрылых в зимний период проводилось в искусственных подземных полостях Старицкого района. В период с февраля 2013 г. по декабрь 2019 г. были исследованы 11 штолен. В данный временной промежуток с учетом повторных обследований было совершено 78 осмотров и учтено 4590 зверьков 7 видов. Анализ

собранных данных по региональной фауне рукокрылых в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района был отражён в обобщающей статье, в которой на основании оценки встречаемости, относительной численности и относительного обилия были установлены статусы оседлых видов летучих мышей в период гибернации (Емельянова и др., 2020в). В 2020-2023 гг. исследования продолжились, и, кроме мониторинга ранее изученных пещер, были обследованы еще две штольни – Воробьевская (56.48.083 с.ш., 34.93.889 в.д.) и Подметки (56°32.324' с.ш., 34°55.021' в.д.). Всего за время зимних наблюдений 2013–2023гг. Было совершено 142 посещения 13 каменоломен, в которых зарегистрировано 15357 встреч рукокрылых. Карты-схемы района исследований, **месторасположения подземных полостей, подробные** описания строения некоторых подземелий и характеристика их значимости в качестве зимних убежищ для рукокрылых были приведены в более ранних работах (Колотей и др., 2018; Емельянова и др., 2020в).

Расчет встречаемости и относительного обилия рукокрылых производился по методике П. П. Стрелкова и В. Ю. Ильина (1990). Встречаемость (d) вида – отношение числа мест находок особей каждого вида (n) к общему числу обнаруженных мест обитаний (N) рукокрылых всех видов, выраженное в процентах. Относительное обилие – это отношение числа пойманных/ учтенных особей отдельного вида (x) к общему числу пойманных/ учтенных рукокрылых исследованной территории (X), выраженное в процентах. В нашем случае, с учетом неодинаковой частоты посещений тех или иных каменоломен, число мест находок соответствовало числу учётов, во время которых вид был зарегистрирован (n), а общее число обнаруженных мест обитаний – общему числу учётов данным методом, во время которых были обнаружены рукокрылые любых видов (N). Таким образом, для расчетов использовались только результативные учёты, т.е. случаи, когда подземелья были заселены рукокрылыми – всего 135 посещений каменоломен. Всего в зимних убежищах было 22 случая регистрации северного кожанка.

Изучение осенней активности преимущественно проводилось в районе зимних убежищ. С августа по октябрь 2018г. и 2019г. – около штольни Ледяная, и в август– октябрь 2020г. и 2021г. – в окрестностях штольни Подметки. Рукокрылые отлавливались с помощью паутинных сетей, которыми перекрывались входы в штольни в период от захода солнца до 2-4 часов утра. Пойманных зверьков определяли, взвешивали и проводили морфометрию. В 2021 г. исследования дополнились кольцеванием и сбором эктопаразитов. Изготовление препаратов осуществлялось по стандартной методике (Брегетова, 1956). Определение видовой принадлежности эктопаразитов

проводилось при помощи светового микроскопа по определителям и другим таксономическим публикациям (Orlova et al., 2015). Одновременно с отловом проводился учёт летучих мышей в подземной полости. Были отработаны 33 сете-ночи и отловлены 1256 особей разных видов рукокрылых.

Карты мест находок рукокрылых, обитающих на территории в Тверской области, составлялись при помощи пакета программ Esri ArcGIS Online и Adobe Photoshop CS6 посредством наложения gps-координат мест находок на карту. При составлении карт обобщались литературные и оригинальные данные по регистрации летучих мышей в Тверской области. В программу Microsoft Office Excel вручную заносились gps-данные, сохранялись в формате .CSV (разделители – запятые) и загружались на карту. Каждый слой обозначался определенным символом и отражался в легенде. Электронные варианты построенных карт находятся в свободном доступе на сайте biotvgu.maps.arcgis.com (для зарегистрированных пользователей).

Результаты и обсуждение.

Распространение, численность и её динамика. Северный кожанок – представитель семейства Гладконосые летучие мыши (Vespertilionidae). Вид легко узнаваем благодаря своеобразной внешности – волосяной покров спины очень длинный, имеет черно-бурую окраску, но концы волосков яркие, золотисто-желтого цвета (рис. 2). В списке позвоночных животных Тверской области имеет статус «обычный вид» (Викторов, 1994; Викторов и др., 2010).

Имеются литературные сведения и задокументированные свидетельства о встречах северного кожанка в летних местах обитания на территории четырех районов: Осташковском (оз. Селигер), Нелидовском (Центрально-Лесной государственный природный биосферный заповедник (ЦЛГПБЗ), Старицком (правый берег р. Волга, 3 км юго-западнее от с. Ордино) и Зубцовском (3 км северо-восточнее от д. Мозгово, правый берег р. Дёржа, «Мудышкина Гора») (Строганов, 1936; Юргенсон, 1951; Глушкова, Федутин, 2002; Кадастровые сведения..., 2021) (рис. 3).

В ходе мониторинговых эхолокационных исследований в 2010–2015 гг. кормовые сигналы *E. nilssonii* были зафиксированы в Бологовском, Лесном, Удомельском, Торопецком, Калининском, Максатихинском, Вышневолоцком, Торжокском, Старицком, Кашинском, Андреапольском и Осташковском районах (рис. 3). По результатам маршрутных исследований за указанный временной период на территории Тверской области было зарегистрировано 187 звуковых сигналов северного кожанка, относительное обилие вида составило 12,6%. Методом стационарного ультразвукового мониторинга в 2014–2015 гг. зафиксировано 106 эхолокационных

сигналов, относительное обилие вида составило 27,6% (Емельянова и др., 2016).

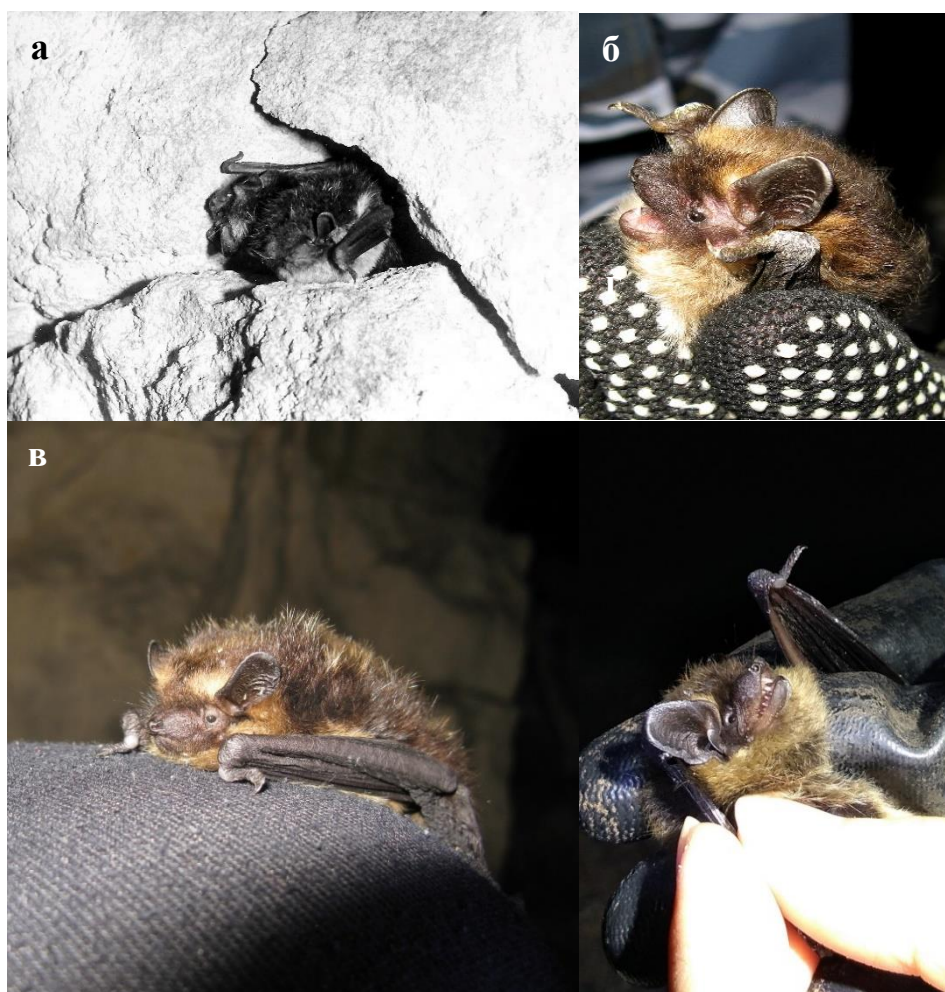


Рис. 2. Кожанок северный (*Eptesicus nilssonii*): а – зима 1986 г., Старицкий район, штольня Ледяная (фото А.А. Виноградова); б – 7–8 августа 2019 г., Старицкий район, штольня Ледяная, отлов сетями на роении; в – 22 ноября 2020 г., Старицкий район, штольня Ледяная; г – 11 ноября 2023 г.; Старицкий район, штольня Сельцо (фото А.А. Емельяновой)

Маршрутные и стационарные эхолокационные исследования 2020-го, 2022-2023 гг. позволили зарегистрировать 61 ультразвуковой сигнал северного кожанка. При обработке этих материалов мы использовали поправочные коэффициенты, компенсирующие дистанции обнаружения разных видов по эхолокационным сигналам, что позволяет более точно определить относительное обилие и встречаемость видов рукокрылых в летних местах обитания (Barataud,

2016). Учитывая, что преимущественно наши изыскания проходили на границах биотопов «лес-поле», «водоем-лес», «сельское поселение-лес», при расчетах применялись коэффициенты для полукрытых пространств.

Ниже представлены данные, полученные методом стационарного ультразвукового мониторинга. В Фировском районе, Рождественское сельское поселение ($57,5978^0$, $33,8120^0$) в последнюю декаду июля 2020 г. были зафиксированы 3 сигнала, относительное обилие вида составило 3,91%. Там же 24–26 июля 2023 г. зарегистрировано 27 сигналов, относительное обилие – 13,39%. В Нелидовском районе, пос. Заповедный (ЦЛГПБЗ) ($56,456667^0$, $32,9700^0$) 15–16 августа 2022 г. отмечено 5 сигналов *E. nilssonii*, относительное обилие – 2,7%. В отловах в указанные даты вид отсутствовал, при этом обитание кожанка на территории заповедника подтверждено документально (Кадастровые сведения..., 2021; Емельянова, 2023). В ходе исследований 8 августа 2022 г. в Бологовском муниципальном округе в окрестностях деревни Котлованово, на мосту через р. Кемка ($58,0316^0$, $34,2754^0$) зафиксированы 3 сигнала, относительное обилие северного кожанка составило 3,36%.

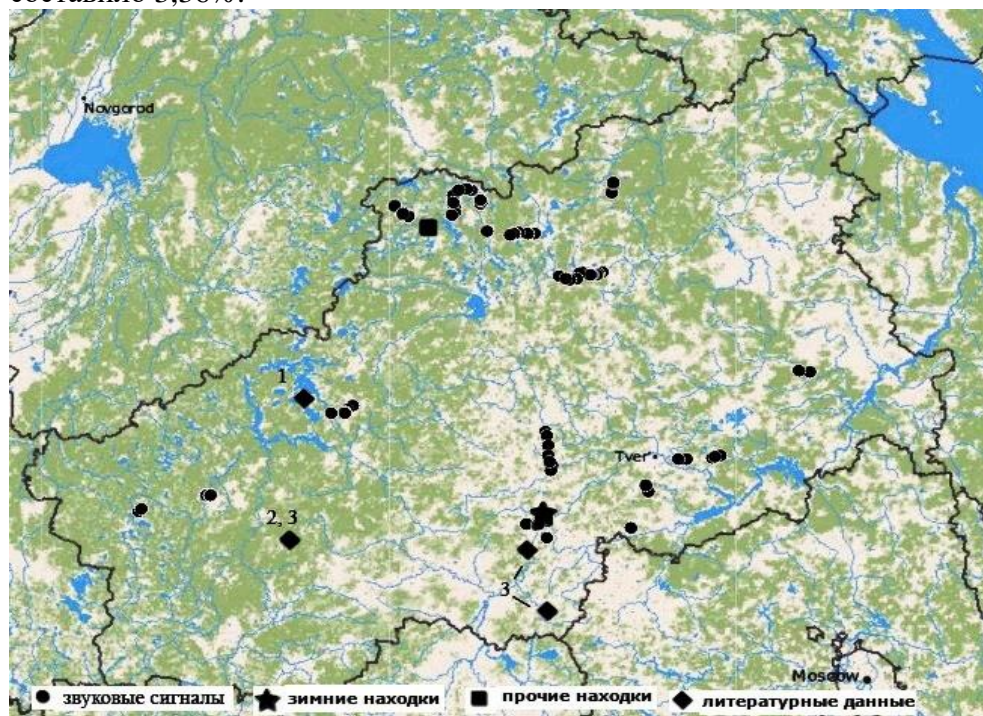


Рис. 3. Карта регистрации *Eptesicus nilssonii* в Тверской области, где:
1 – Строганов, 1936; 2 – Юргенсон, 1951;
3 – Глушкова, Федутин, 2002 (из Емельянова и др., 2016)

При обследовании в окрестностях оз. Коломиноц Бологовского муниципального округа (ООПТ оз. Коломиноц) ($57,875637^0$, $33,958504^0$) 4 августа 2022 г. отмечено 5 сигналов, относительное обилие – 11,44%.

В окрестностях поселка Кунинский Вышневолоцкого городского округа (ООПТ Лесные массивы в междуречье) ($57,591638^0$, $34,175662^0$) 26 августа 2022 г. зарегистрировано 4 сигнала, относительное обилие – 8,49%. Так же 26 августа 2022 г. в окрестностях д. Колотово Вышневолоцкого городского округа (ООПТ Соколье) ($57,546724^0$, $34,212943^0$) зафиксированы 6 сигналов, относительное обилие составило 15,38%.

Маршрутный эколокационный мониторинг осуществлялся на территории Бологовского муниципального округа 3 августа 2022 г. Автомобильная трансекта длиной 23 км начиналась от границы ООПТ оз. Коломиноц ($57,879559^0$, $33,957596^0$ – $57,793735^0$, $33,974129^0$). Зафиксирован 1 сигнал *E. nilssonii*, относительное обилие – 33,33%. Кроме того, 4 августа 2022 г. в ходе пешего маршрута длиной 2 км, заложенного в окрестностях д. Ян–Григино по направлению в берегу оз. Славинское Бологовского муниципального округа (ООПТ Синевское – Хотилловское) ($57,788092^0$, $33,970898^0$ – $57,791424^0$, $33,996730^0$), зарегистрировано 2 сигнала северного кожанка, относительное обилие составило 15,77%.

При отловах сетями в летних местах обитания *E. nilssonii* за весь период исследований был встречен дважды. В окрестностях р. Коломенка Бологовского муниципального округа 18 июля 2015 г., на просеке в сосново-мелколиственном лесу были отловлены две взрослые самки ($57,9415^0$, $34,0596^0$). Еще одна самка была отловлена 25 июля 2023 г. в Фировском районе, Рождественское сельское поселение ($57,5978^0$, $33,8120^0$). Так же *E. nilssonii* присутствовал в отловах в период летне-осенней активности в районе зимних убежищ: 32 особи – у входов штольни Ледяная, 1 особь – у входа в Подметки.

Eptesicus nilssonii оседлый вид. Местами массовых зимних скоплений рукокрылых, обитающих в Верховьях Волги и на сопредельных территориях, являются заброшенные известковые каменоломни Старицкого р-на. Случаи регистрации *E. nilssonii* преимущественно приурочены к штольне Ледяная. Средняя температура по результатам 32 измерений в разных точках этой штольни в период гибернации летучих мышей – $+4,7^0\text{C}$, относительная влажность – 74%: что является невысокими значениями показателей по сравнению с микроклиматическими условиями в других зимних убежищах. Каменоломня Ледяная обладает самыми большими значениями индекса Мазинга среди других исследованных нами зимних убежищ: 2604 балла –

по состоянию на 2018 год, 4823 – в 2019 год (Мазинг, 1990; Емельянова и др., 2020в). По литературным данным, в период годичного мониторинга населения рукокрылых в штольне Ледяная (Нижнетолпинская-I) в 2005-2006 гг. отмечались немногочисленные зимующие особи данного вида: в декабре 2005 г. – 4 зверька, январе-апреле и октябре-ноябре 2006 г. – от 1 до 13 особей; в 2006 г. северный кожанок был отмечен в подземной полости Лисичка (Глушкова и др., 2006).

В териологической коллекции кафедры зоологии и физиологии ТвГУ хранятся коллекционные экземпляры 2 самцов *E. nilssonii*, отловленных в штольне Ледяная в марте 1993 г. и декабре 1994г. (LIV-4, LIV-11, коллекторы Самков М.Н., Емельянова А.А., Зиновьев А.В.). В Зоологическом музее МГУ хранятся коллекционные экземпляры самца (S-184873, коллекторы Панютина А.А., Крускоп С.В.) и самки (S-175576, коллектор Глушкова Ю.В.) *E. nilssonii* из Ледяной, датированные апрелем 2003 г. и январем 2008 г. соответственно. Также имеются фотографические свидетельства присутствия представителей данного вида при посещении этой каменоломни в 1986 г. (рис. 2).

За период мониторинга подземелий Старицкого района в 2013–2023г. всего было 22 случаев регистрации *E. nilssonii*, из которых 21 – в штольне Ледяная. Один зверек (самка) был найден в каменоломне Парабеллум 12 февраля 2023 г. Исходя из этого, имеет смысл рассматривать динамику численности северного кожанка в составе зимнего населения рукокрылых именно в искусственном подземелье Ледяная.

Отметим, что ещё сравнительно недавно – в 70–80-х годах XX века, – условия зимовки в указанной штольне были более благоприятными для рукокрылых: широкие входы и движения воздушных масс приводили к промерзанию пещеры вглубь до центрального зала. В 90-ых годах XX века в результате оползня от двух центральных входов остались лишь узкие щели. В результате этих изменений, микроклимат пещеры стал более теплым, что существенно отразилось на локализации колоний рукокрылых. Из отдаленных от центрального входа убежищ, в которых ранее наблюдалась высокая плотность летучих мышей, животные переместились в ближайшие к выходу залы. При этом такой холодолюбивый вид, как северный кожанок, стал зимовать в непосредственной близости от входа, где отмечается высокая рекреационная нагрузка ввиду нарастающей популярности спелеологического и спелестологического туризма (Глушкова, 2006).

Результаты многолетнего мониторинга согласуются с этими сведениями. При посещении Ледяной преподавателями и студентами кафедры зоологии Калининского государственного университета (ныне Тверской государственный университет) в 1986 г. отмечались

крупные зимовочные скопления летучих мышей в глубине пещеры. Северный кожанок неоднократно попадал в объективы фотоаппаратов – это были как единичные зверьки, так и малые агрегации (рис. 2а). В период мониторинга Ледяной в 2005–2006 гг. за год было 47 находок *E. nilssonii*, что составило 2,1% от всех случаев регистрации рукокрылых; максимальное относительное обилие северного кожанка отмечалось в феврале 2006г. – 6,63% (13 ос.) (Глушкова и др., 2006).

В период мониторинга 2013–2023г. максимальный показатель относительной численности – 3,19%, – был зафиксирован во время учетных работ в феврале 2013г., когда были найдены 3 особи *E. nilssonii*.

Кроме этого случая, вторая за указанное десятилетие единовременная регистрация в период гибернации 3 особей *E. nilssonii* была 3 ноября 2018 г., относительное обилие составило 0,89%. В целом же, встречи северного кожанка на учетах в каменоломне Ледяная не ежегодные, по 1-2 зверька: 2 марта 2014 г. – 2 особи; 9 марта 2015 г. – 2 особи; 8 марта 2018 г. – 1 особь; 5 октября 2018 г. – 1 особь; 5 ноября 2019 г. – 1 особь; 15 декабря 2019 г. – 1 особь (зверек, отмеченный 5 ноября 2019 г.); 8 января 2020 г. – 2 особи, одна из которых обнаружена мертвой на полу колонного зала; 22 ноября 2020 г. – 2 особи; 6 марта 2021 г. – 1 особь; 4 декабря 2022 г. – 1 особь; 11 ноября 2023 г. – 1 особь. Динамика соответствующих показателей относительного обилия *E. nilssonii*, вероятно, зависит и от численности массового в зимних убежищах вида – ночницы Брандта *Myotis brandtii* (рис. 4).

Продолжающееся снижение степени благоприятности микроклиматических условий для зимовки северного кожанка в Ледяной можно также проследить по изменению во времени показателя относительной численности вида – за период 2013– 2019 гг. он составил 0,68 экз./ на 1 учет (Емельянова и др., 2020в); за период 2020–2023 гг. численность уменьшилась до 0,58 экз./ на 1 учет. Ретроспективно, показатель относительного обилия *E. nilssonii* снизился в 10,5 раз по сравнению с величиной такового в 2005–2006гг. – с 2,1% до 0,2%, а относительная численность уменьшилась в 7,2 раза – с 4,2 до 0,6 экз./ на 1 учет. (Емельянова, Волкова, Христенко, 2022).

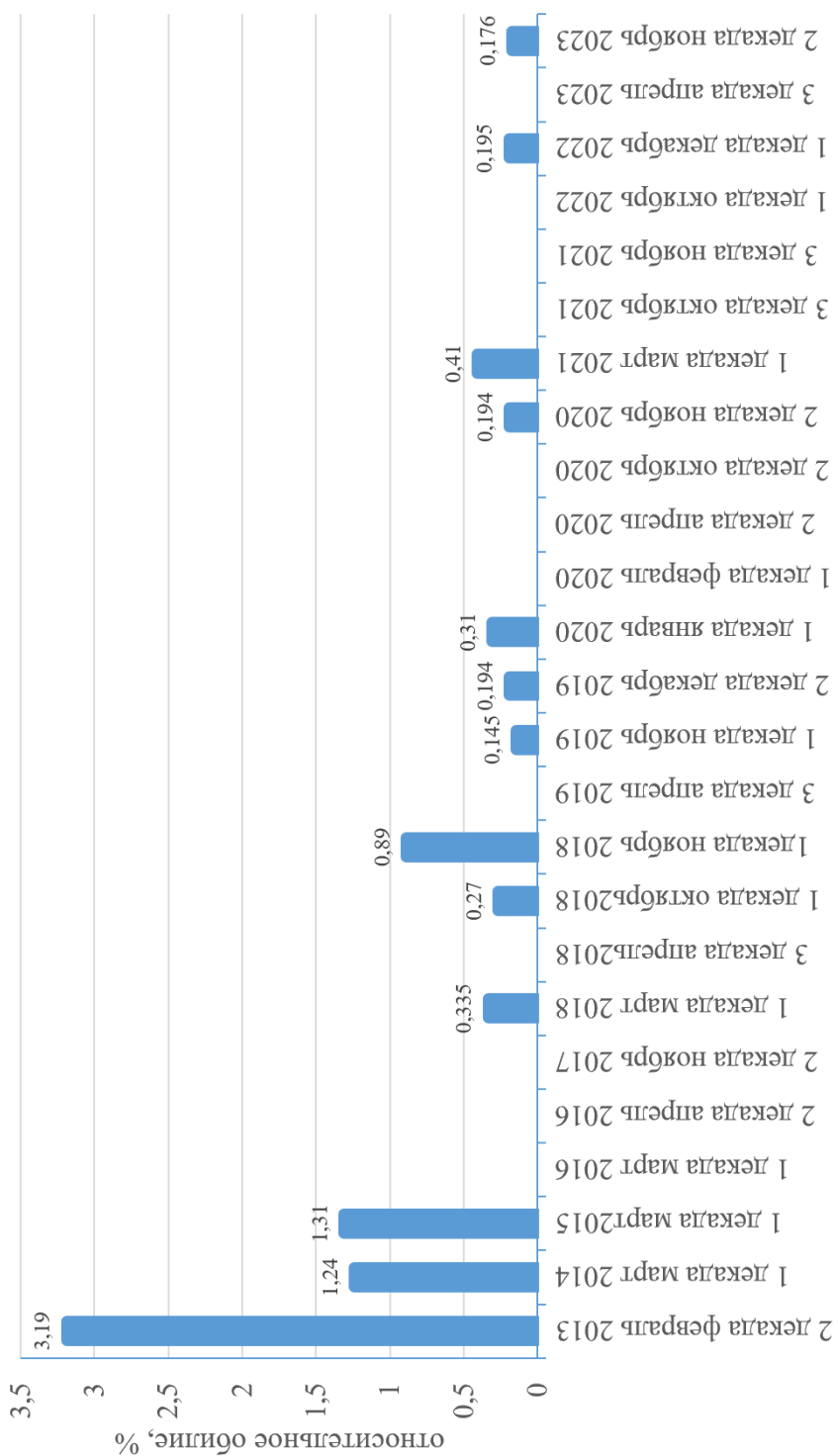


Рис. 4. Относительное обилие кожанка северного *Eptesicus nilssonii* (%) в штольне Ледяная (2013–2023 гг.)

Биология и экология вида. Eptesicus nilssonii – вид с широкой экологической валентностью, ввиду чего продвигается к северу Европы дальше, нежели все остальные виды рукокрылых (Белкин, Илюха и др., 2019; Rydell, 1994; Michaelsen, 2016). Согласно классификации С.В. Крускопа (1996, 1998), основанной на пространственной организации мест охоты, северный кожанок отнесен к экологической группе воздушные охотники пересеченных (зашумленных) пространств. Представители данной группы отличаются промежуточными пропорциями крыла, не удлинённой ушной раковиной, относительно быстрым и маневренным полетом (Крускоп, 1996, 1998). В экологической структуре региональной хироптерофауны преобладают представители именно этой экологической группы, охотящиеся в лесных ландшафтах (Емельянова, Христенко, 2017в). Убежища северного кожанка – деревянные постройки, дупла, скальные трещины. *E. nilssonii* предпочитает охотиться на средней и большой высоте над просеками, лесными прогалинами, в аграрных ландшафтах, вдоль береговой линии у кромки леса (Смирнов и др., 2013; Rydell, 1986, 1993; Gerell, Rydell, 2001; Dietz et al., 2009; Smirnov et al., 2021).

Наши данные согласуются с литературными сведениями: изучение биотопической приуроченности рукокрылых методами ультразвукового мониторинга свидетельствует, что данный вид, обитающий на территории Тверской области, отдает предпочтение указанным типам биотопов в качестве мест кормления. Так, зафиксированные в ходе маршрутного эхолокационного мониторинга ультразвуковые сигналы *E. nilssonii* распределились следующим образом: 33,8% – сельские поселения – селения и прилегающие к ним аграрные ландшафты – приусадебные участки; 33% – открытые пространства – обширные просеки, вырубki, поля, луга; 22,8% – закрытые пространства – леса; 10,4% – околородные пространства – берега рек, озер, водохранилищ. Материалы, полученные в ходе стационарного эхолокационного мониторинга в пограничных биотопах, представили следующее распределение кормовых сигналов *E. nilssonii*: 54,7% – пограничный биотоп между закрытыми и открытыми пространствами, локалитет – просека; 32,1% – пограничный биотоп, расположенный на окраине сельского поселения, на берегу р. Кемка; 11,3% – сельское поселение; 1,9% – пограничные биотопы между околородными и закрытыми пространствами. В целом, северный кожанок встречается во всех типах биотопов и может быть отнесен к эвритопным видам. По итогам стационарного и маршрутного эхолокационного мониторинга, а также отлова паутинными сетями в окрестностях зимних убежищ было зарегистрировано, что кормовая активность северного кожанка начинается через 2-4 часа после захода

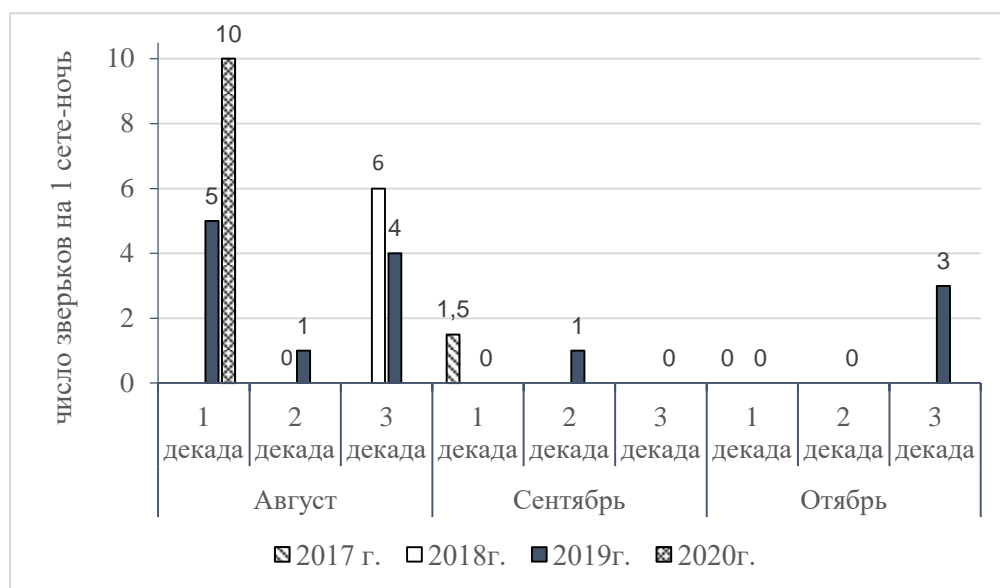
солнца, пик активности – до полуночи. Время самой поздней поимки – 06:30 утра.

Проведенный анализ пространственного распределения рукокрылых в Тверской области методом математического моделирования MaxEnt, реализованный при помощи пакета прикладных программ Maxent (ver. 3.3.3k) и ArcGIS 10.2., позволил выявить, что на вероятность обнаружения летучих мышей в регионе оказывают влияние сочетания ряда экологических факторов (Емельянова, Христенко, 2017б). При построении модели пространственного распределения северного кожанка отмечено значительное суммарное влияние показателей температурного режима: среднегодовой температуры, средней температуры самого теплого месяца, средней температуры самого холодного месяца; при этом, наибольшее значение среди факторов зафиксировано для высоты над уровнем моря (Христенко, Емельянова, 2023).

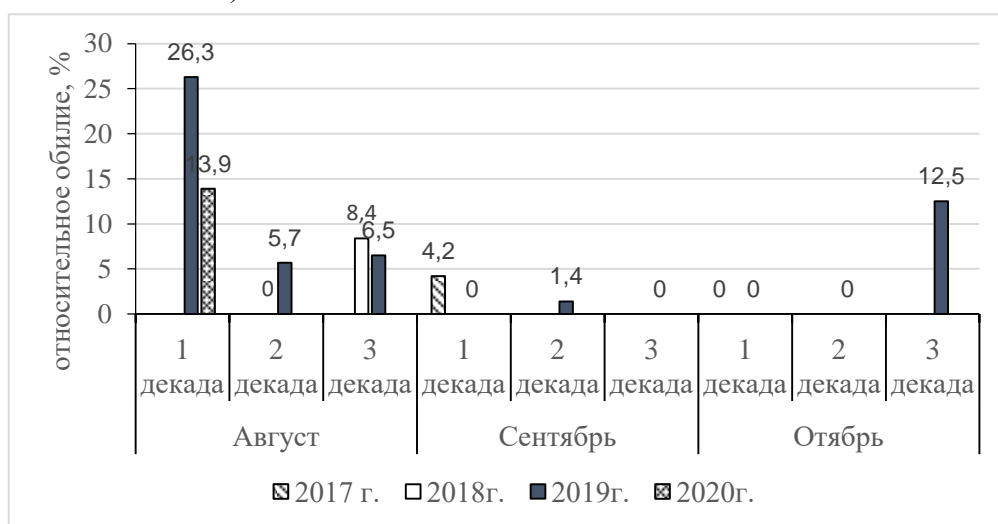
Анализ динамики видового состава населения рукокрылых в районе зимних убежищ в летне-осенний период указывает на высокую активность северного кожанка в августе, снижение ее в сентябре, и некоторое повышение в октябре. Так, относительное обилие *E. nilssonii* при отловах паутинными сетями у входов в штольню Ледяная составило: в августе – 10,5%, в сентябре – 0,4%, в октябре – 7% (Волкова, Емельянова, 2022; Волкова и др., 2022).

Наиболее активный лет северного кожанка отмечался в первой декаде августа: в 2019 г. относительная численность животных достигала 5 зверьков (зв.) на 1 сете-ночь, 8 августа 2020г. поймано рекордное количество зверьков за одну ночь – 10, относительное обилие составило 26,3% и 3,9% соответственно. Во второй декаде августа наблюдалось некоторое снижение активности лета *E. nilssonii*: из трех отловов были результативны только два в 2019 г., что соответствует 1 зв. на 1 сете-ночь, относительное обилие – 5,7%. В третьей декаде августа наблюдался второй пик активности: в 2018 г. отловлено 6 зверьков – 6 зв. на 1 сете-ночь (8,4%), в 2019г. – 4 зверька – 2 зв. на 1 сете-ночь (6,5%) (рис. 5).

В 1 декаде сентября 2017 г. было отработано 2 сете-ночи и пойманы 3 кожанка – 1,5 зв. на 1 сете-ночь (4,2%). В 2019 г. при отлове в указанный временной период *E. nilssonii* не регистрировался. С 3 декады сентября по 2 декаду октября вид не встречался в отловах. В третьей декаде октября 2019г. пойманы 3 зверька, относительное обилие вида составило 12,5% (рис. 5).



а)



б)

Рис. 5. Численность (а) и относительное обилие (б) *Eptesicus nilssonii* в отловах у входов в штольню Ледяная (август-ноябрь 2017–2020 гг.)

При учетах на дневках в штольне Ледяная в летне-осенний период северный кожанок не отмечался. При отловах у входа в каменоломню Подметки вид отмечен единожды за двухлетний период – 8 августа 2021г. пойман самец кожанка в состоянии гона.

Соотношения самцов и самок при отловах паутиными сетями у входов в пещеры составили: в августе 1:0,25, в сентябре – 1:0,33, в

октябре было поймано только три самца. Значительное численное преобладание самцов над самками также было отмечено во время зимнего мониторинга в штольне – 1:0,26 (рис. 6). Наблюдающиеся различия встречаемости представителей разных полов подтверждаются статистически, как для периода летне-осенней активности в окрестностях зимнего убежища ($\chi^2=4,25$; $p\leq 0,05$), так и в период гибернации ($\chi^2=4,5$; $p\leq 0,05$).

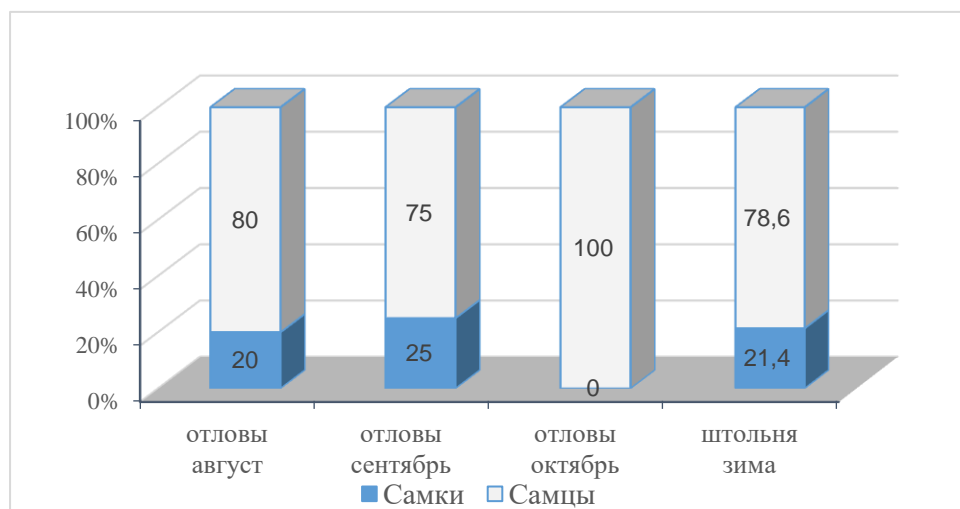


Рис. 6. Особенности половой структуры *Eptesicus nilssonii* в отловах у штольни Ледяная (летне-осенний период) и в период гибернации

В октябре-ноябре летучие мыши перемещаются к местам зимовок, соответственно первые регистрации *E. nilssonii* в подземелье Ледяная наблюдались в 1 декаде октября – 5 октября 2018 г. отмечена 1 особь (относительное обилие – 0,3%), 3 ноября 2018 г. – 3 зверька (относительное обилие – 0,9%). В дальнейшем, во время осеннего мониторинга населения рукокрылых штольни Ледяная, в октябре месяце северный кожанок более не отмечался: даты учетов – 17.10.2020г., 23.10.2021г., 02.10.2022г. В ноябре кожанок регистрировался в следующие даты: 05.11.2019г., 22.11.2020г., 11.11.2023г. (рис. 4).

Исходя из этого, можно утверждать, что в рассматриваемом регионе период гибернации *E. nilssonii* начинается с первой-второй декады ноября, в октябре же происходит поиск животными подходящих зимних убежищ. Окончание зимовки, согласно нашим наблюдениям, приурочено к последней декаде марта – первой декаде апреля, поскольку в 1-2 декадах марта этот вид отмечался в 2014г., 2015г., 2018г. и 2021г., и отсутствовал при апрельских учетах 2018–

2020 гг. – в годы, когда было зафиксировано наличие *E. nilssonii* в начале-середине периода гибернации (рис. 4).

Обычно в зимних убежищах зверьки устраивались поодиночке, располагаясь на поверхностях сводов и стен. Отмечены единичные встречи северного кожанка в группах: в 2013г. 2 особи зимовали вместе, и один зверёк – в группе с 6 прудовыми ночницами (Емельянова и др., 2016; Емельянова и др., 2019; Христенко и др., 2019). Эти данные согласуются с наблюдениями в других регионах – Карелии и Якутии, где так же отмечаются тенденции расположения *E. nilssonii* в зимних убежищах открыто, не образуя скоплений (Ануфриев, 2008; Белкин, Илюха и др., 2019; Белкин, Хижкин и др., 2019; Хижкин и др., 2019; Белкин и др., 2020).

Известно, что за северным кожанком закрепился статус «холодолобивого вида» ввиду смещения температурных пределов его существования в сторону более низких значений по сравнению с другими зимующими видами рукокрылых. Для *E. nilssonii* отмечается ряд специфических адаптаций на физиолого-биохимическом и экологическом уровнях, позволяющих приспособиться к жизни в особых условиях высоких широт и стать доминирующим видом на Европейском Севере. В частности, антиоксидантная защита органов северного кожанка при гибернации обеспечивается за счет антиоксидантных ферментов и витаминов, а в лейкоцитарной формуле отмечено самое большое среди рукокрылых, обитающих в подзоне средней и северной тайги (Республика Карелия), содержание базофилов, обеспечивающих вязкость крови при пониженной скорости кровотока (Белкин и др., 2020). Изучение условий гибернации северного кожанка в подзонах средней и северной тайги Республики Карелия указывает, что зимовка *E. nilssonii* в подземных убежищах проходит в диапазоне влажности воздуха от 61,8 до 96,5 %, и пределах температуры воздуха от –8,4 до +11,5 °С, а температура тела зверька способна снизиться до 0°С (Хижкин и др., 2019; Белкин и др., 2020). Микроклиматические условия в отмеченных местах зимовок северного кожанка в Тверской области согласуются с этими данными: в период исследований 2013–2023 гг. в привходовой части Ледяной отмечалась температура от –1,6 до +7,4 °С; в колонном зале регистрировалась температура от +2,6 до +7,5 °С; влажность составляла от 59% до 94%. При этом, высокая избирательность *E. nilssonii* относительно зимних мест обитания, незначительные показатели численности и относительного обилия в период гибернации, демонстрируют сравнительно низкую на данный момент комфортность микроклиматических условий для этого вида в местах массовых зимовок рукокрылых в условиях подтаежных елово-широколистных лесов (Тверская область).

В целях изучения фауны эктопаразитов были обследованы два зверька *E. nilssonii*. На самце, отловленном у входа в штольню Подметки 08.08.21, паразитов не обнаружено. На самке, найденной 04.12.22 в штольне Ледяная, собраны: *Macronyssus ellipticus* – 3 (3N1), *Macronyssus corethroproctus* – 1 (1N1).

Заключение. Исходя из особенностей биологии и экологии *Eptesicus nilssonii*, к факторам негативного воздействия на вид относятся уничтожение дуплистых деревьев, беспокойство в местах массовых зимовок, или уничтожение зимних убежищ. Поскольку обитающий на территории Тверской области северный кожанок – очень редкий в зимних местах обитания оседлый вид, считаем целесообразным внесение этого вида в «Список редких и уязвимых таксонов флоры и фауны Тверской области, нуждающихся в постоянном контроле и наблюдении» («мониторинговый» список).

Список литературы

- Ануфриев А.И.* 2008. Зимовка и зимняя спячка летучих мышей в Якутии. Вестник Северо-Восточного федерального университета им. М. К. Аммосова, 5 (2), С. 5-9.
- Брегетова Н.Г.* 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Краткий определитель. Зоологический институт академии наук СССР. Москва. – 243 с.
- Белкин В.В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Федоров Ф.В., Якимова А.Е.* 2019. Изучение фауны летучих мышей (*Mammalia, Chiroptera*) в Зеленом поясе Фенноскандии // Труды КарНЦ РАН. №5. Сер. Экологические исследования. С. 17-29.
- Белкин В.В., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Антонова Е.П., Федоров Ф.В., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Башишникова И.В., Илюха В.А.* 2019. Экологические и физиолого-биохимические предпочтения северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах / Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.). / Е. А. Боровичёв, О. И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 204–206.
- Белкин В. В., Илюха В.А., Хижкин Е.А., Якимова А.Е., Фёдоров Ф.В., Антонова Е.А., Кижина А.Г., Узенбаева Л.Б., Ильина Т.Н., Башишникова И.В.* 2020. Экологические и физиолого-биохимические адаптации северного кожанка (*Eptesicus nilssonii* L.) как фактор доминирования вида в северных широтах // Труды Кольского научного центра РАН: Прикладная экология Севера. Апатиты. №2. Вып 11. С. 69–83.
- Бичерев А.П.* 1997. Северный кожанок *Eptesicus nilssoni* (Keyserling, Blasius, 1839). Красная книга Смоленской области. Отв. ред. Н.Д. Круглов //

- Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Смоленск: Смоленский гос. пед. Инт. С. 163–164.
- Борисенко А.В.* 1999. Мобильная ловушка для отлова рукокрылых // *Plecotus et al.* - М.: ИПЭЭ РАН, - №2. С. 10-19.
- Викторов Л. В.* 1994. Систематический список позвоночных животных Тверского края и сопредельных территорий: учебно-методическое пособие. Тверь: Тверской государственной университет. С. 19-20.
- Викторов Л. В., Николаев В. И., Виноградов А. А., Емельянова А. А., Кириллов П. И.* 2010. Позвоночные животные Тверской области: видовой состав и характеристика основных групп: учеб. справочн. пособие. Тверь: ТвГУ. 32 с.
- Волкова А.С., Емельянова А.А.* 2022. Динамика видового состава рукокрылых в период роения вблизи мест зимовок в Старицком районе // *Материалы XX научной конференции аспирантов, магистрантов и студентов, апрель 2022 года: сб. ст. – Тверь: Твер. гос. ун-т. С. 111-114.*
- Волкова А.С., Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2022. Динамика видового состава, численности и половой структуры рукокрылых в период роения на территории ООПТ «Чукавино» // *Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран: сборник конференции Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 413–419.*
- Глушкова Ю.В., Федутин И.Д.* 2002. Опыт рекогносцировочного обследования рукокрылых на юго-западе Тверской области. Тезисы доклада // *Plecotus et al. Pars spec. С. 57-59.*
- Глушкова, Ю.В., Крускоп С.В., Федоров Н.В.* 2006. Годичный мониторинг рукокрылых в их зимнем убежище в Центральной России // *Plecotus et al. Т. 9. С. 25-31.*
- Глушкова, Ю.В.* 2006 Возвращение прудовой ночницы: [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <https://zmmu.msu.ru/bats/science/protect/tolpino1.htm> (Дата обращения: 02.02.2024).
- Горбачев А. А., Прокофьев И. Л., Зайцева Е. В.* 2011. Факторы, влияющие на распространение летучих мышей на территории Брянской // *Вестник Брянского государственного университета. №4 (2011): Точные и естественные науки. Брянск: РИО БГУ. С. 124-130.*
- Емельянова А.А.* 2023. Изучение Рукокрылых (Chiroptera) на территории заповедника // *Динамика явлений и процессов в природном комплексе заповедника. Летопись природы Центрально-Лесного заповедника / книга 62 (2022). ФГБУ «Центрально-Лесной государственный заповедник», пос. Заповедный. Т. 62. С. 353-355.*
- Емельянова А. А., Христенко Е. А.* 2013. Метод мобильного акустического ультразвукового мониторинга фауны рукокрылых // *Вестн. Оренбургского государственного университета. Оренбург. №6 (155). С. 149-154.*
- Емельянова А. А., Медведев А. Г., Христенко Е. А.* 2014. Материалы к изучению фауны рукокрылых Тверской области. *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 4. Тверь: ТвГУ. С. 67-78.*

- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Медведев А.Г.* 2016. Современное состояние изученности рукокрылых в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3. С. 34-76.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017а. Результаты инвентаризации фауны рукокрылых Тверской области с применением современных технологий // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всероссийской науч. конф. (с международным участием), посвященной 85-летию организации Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и 100-летию заповедной системы России. Тверь: Твер. гос. ун-т, С. 138-144.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017б. Результаты моделирования пространственного распределения рукокрылых в Тверской области с использованием метода максимальной энтропии // Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию Заслуженного эколога России Нарцисса Исаевича Литвинова «Итоги и перспективы развития териологических исследований Азиатской России и сопредельных территорий» (11 – 13 октября 2017 г.) / Иркутск. Научно-практический журнал «Вестник ИрГСХА». Вып. 83. С. 42-47.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А.* 2017в. Экологическая структура сообществ рукокрылых Тверского Верхневолжья / отв. ред. А.А. Нотов // Материалы Международной науч. конф. «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению», посвященной 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета. Тверь: ТвГУ. С. 85-89.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Колотей А.В.* 2019. Фауна рукокрылых европейских южнотаежных лесов в зимних местах обитания: состав, особенности биологии / Е. А. Боровичёв, О. И. Вандыш (ред.) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 217-219.
- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020а. Биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области / редакционная коллегия. Зиновьев А.В., Тихомиров О.А., Сорокин А.С., Яковлева С.И., Звездина М.Л. Актуальные проблемы сохранения природного наследия Верхневолжья: Материалы региональной научно-практической конференции. Тверской государственный университет. Тверь: ТвГУ. С. 36-46.
- Емельянова А.А.* 2020б. Морфология, распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории Тверской области / А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4(60). С. 16-34.

- Емельянова А.А., Христенко Е.А., Волкова А.С., Кулагин А.М.* 2020в. Фауна рукокрылых Тверской области в зимних местах обитания на примере подземелий Старицкого района // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 1(57). С. 68-99.
- Емельянова А.А., Волкова А.С., Христенко Е.А.* 2022. Анализ многолетней динамики населения рукокрылых на территории ООПТ «Пещера Чукавино» в период гibernации // *Научные исследования и экологический мониторинг на особо охраняемых природных территориях России и сопредельных стран: сборник конференции Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника.* М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 406–412.
- Емельянова А.А.* 2022. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (*Chiroptera, Vespertilionidae*), обитающих на территории Тверской области: ушан бурый (*Plecotus auritus* Linnaeus, 1758) / А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, А.М. Кулагин, Е.А. Виноградова, В.А. Максимова // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 1(65). С. 79-99.
- Ерохина С. А., Колчанова С.М., Полянская С.А., Спирина Е.Н., Иванова Ю. Д., Лагерева Е. А.* 2011. Динамика пространственного распределения охотничьей активности рукокрылых в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ // *Plecotus et al.* М.: ИПЭЭ РАН. №14. С. 9-18.
- Кадастровые сведения о Центрально-Лесном государственном природном биосферном заповеднике за 2017–2020 гг. Отряд Рукокрылые – Chiroptera / Е.А. Шуйская, С.Н. Степанов, В.П. Волков, И.А. Власов.* пос. Заповедный. 2021. С. 166.
- Колотей А.В., Комочков Д.С., Емельянова А.А.* 2018. Результаты исследования зимовок рукокрылых в разных типах пещер Старицкого района Тверской области // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология.* № 4. С. 50-68.
- Кожурина Е.И.* 1997. Летучие мыши европейской части бывшего СССР. Полевой определитель по внешним признакам: [Электронный ресурс]. Режим доступа: <http://www.chiroptera.ru/content-view-1.html>.
- Крусков, С. В.* 1996. Эколого-морфологическое исследование сообщества рукокрылых (*Chiroptera*) Подмосквья // *Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье (Труды международного совещания 1-3 февраля 1995 г.).* Москва. С. 169-173.
- Крусков, С. В.* 1998. Эколого-морфологическое разнообразие гладконосых рукокрылых (*Vespertilionidae, Chiroptera*): Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва: МГУ им. М. В. Ломоносова. С. 16-21.
- Кузякин А.П.* 1950. Летучие мыши. М: Советская наука. 444 с.
- Мазинг М.В.* 1990. Рукокрылые Эстонии: современное состояние популяций и экологические основы охраны: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. Тарту: ТГУ. 233 с.
- Попов И.Ю.* 2015. Северный кожанок *Eptesicus nilssoni* (Keyserling et Blasius, 1839). Красная книга Новгородской области. Веткин Ю.Е., Гельтман Д.В., Литвинова Е.М., Конечная Г.Ю., Мищенко А.Л. (ред.) Санкт-

- Петербург. Издательство «ДИТОН». С. 150.
- Русинов А.А.* 2015. Северный кожанок *Eptesicus nilssoni* (Keyserling, Blasius, 1839). Красная книга Ярославской области / Департамент охраны окружающей среды и природопользования Ярославской области ; сост.: А.А. Бобров [и др.] ; отв. ред. М.А. Нянковский. Ярославль: Академия 76, 2015. С. 418-419.
- Смирнов Д.Г.* 2013. Использование кормовых участков и убежищ *Eptesicus nilssonii* на Самарской Луке / Д. Г. Смирнов, В. П. Вехник, Н. М. Курмаева, Ф. З. Байшев // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 4 (4). С. 69-75.
- Стрелков П.П., Ильин В. Ю.* 1990. Рукокрылые (Chiroptera, Vespertilionidae) юга Среднего и Нижнего Поволжья // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 225. С. 42-167.
- Строганов С.У.* 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн. Т. XV. Вып. 1. С. 128-142.
- Хижкин Е.А., Белкин В.В., Илюха В.А.* 2019. Факторы окружающей среды, определяющие выбор мест зимовки летучими мышами в Карелии/ Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.) / Е.А. Боровичёв, О.И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 272-274.
- Христенко Е.А.* 2014. Особенности кормовой активности некоторых видов рукокрылых в Тверской области // Симбиоз-Россия 2014 : материалы VII Всероссийского конгресса молодых биологов, Екатеринбург, 6–11 октября 2014 г. – Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та. С. 204–208.
- Христенко Е.А.* 2015а. Видовой состав рукокрылых в некоторых районах Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 2. С. 65-77.
- Христенко Е.А.* 2015б. Результаты мониторинга рукокрылых Тверской области в летний период 2015 г. // Вестн. ТвГУ. Сер.: Биология и экология. № 3. С. 125-134.
- Христенко Е.А., Емельянова А.А., Колотей А.В.* 2019. Об организации охраны мест массовых зимовок рукокрылых в условиях южноевропейских таёжных лесов (Тверская область, Россия) / Экологические проблемы северных регионов и пути их решения: Тезисы докладов VII Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 30-летию Института проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН и 75-летию со дня рождения доктора биологических наук, профессора В. В. Никонова (Апатиты, 16-22 июня 2019 г.). / Е. А. Боровичёв, О. И. Вандыш (ред.). Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН. С. 311-312.
- Христенко Е.А., Емельянова А.А.* 2023. Результаты моделирования пространственного распределения некоторых видов рукокрылых на территории Тверской области с использованием метода максимальной

- энтропии / Е.А. Христенко, А.А. Емельянова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(69). С. 99-124.
- Юргенсон И. А. 1951. Экологический обзор млекопитающих Центрально-Лесного государственного заповедника и его окрестностей (итоги за 1931-1950 гг) // Неопубликованная рукопись. С. 15, 17-18, 66-67.
- Agreement on the Conservation of Populations of European Bats, EUROBATS, London, 4 December 1991 // Treaty Series. 1994. № 9. 7 p.
- Ahlen I. Identification of Scandinavian bats by their sounds. SLU, Uppsala, Sweden: Department of Wildlife Ecology, 1981. 1–56 с.
- Aodha O., Gibb R., Barlow K.E. et al. 2018. Bat detective-Deep learning tools for bat acoustic signal detection // PLoS Comput Biol. V. 14. N 3. P. e1005995. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1005995
- Barataud, M. 2016. Acoustic Ecology of European Bats: Species Identification, Study of Their Habitats and Foraging Behavior. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, 352 pp.
- Coroiu, I. 2016. *Eptesicus nilssonii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2016: e.T7910A22116204. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2016-2.RLTS.T7910A22116204.en>. Accessed on 31 January 2024.
- Dietz C., Helversen O. 2004. Illustrated Identification key to the bats of Europe. Electronic Publication Version 1.0. released 15.12.2004 Tuebingen & Erlangen (Germany), 72 pp.
- Dietz C. 2009. Bats of Britain, Europe and Northwest Africa / C. Dietz, O. von Helversen, D. Nill. London: A & C Black Publishers Ltd. 400 p.
- Gerell, R. & J. Rydell, 2001: *Eptesicus nilssonii* (Keyserling & Blasius, 1839) - Nordfledermaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas, Bd 4/I, Teil I (Hrsg.: Krapp, F.): 561–581.
- Jones, K. E. 2013. Indicator Bats Program: A System for the Global Acoustic Monitoring of Bats / K. E. Jones, J. A. Russ, A.-T. Bashta, Z. Bilhari, C. Catto, I. Csósz, A. Gorbachev, P. Györfi, A. Hughes, I. Ivashkiv, N. Koryagina, A. Kurali, S. Langton, A. Collen, G. Margiean, I. Pandourski, S. Parsons, I. Prokofev, A. Szodoray-Paradi, F. Szodoray-Paradi, E. Tilova, C. L. Walters, A. Weatherill, O. Zavarzin // Biodiversity Monitoring and Conservation: Bridging the Gap between Global Commitment and Local Action. Oxford: Wiley-Blackwell. P. 213-247.
- Michaelsen T.C. 2016. Summer temperature and precipitation govern bat diversity at northern latitudes in Norway // Mammalia. Vol. 80(1). P. 1–9. doi: 10.1515/mammalia-2014-0077
- Orlova M.V., Stanyukovich M.K., Orlov O.L. Gamasid mites (Mesostigmata: Gamasina) associated with bats (Chiroptera: Vespertilionidae, Rhinolophidae, Molossidae) of boreal Palaearctic zone (Russia and adjacent countries) / Scientific editor A.S. Babenko. – Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 2015. – 136 с.
- Russ J.M., Briffa M., Montgomery W.I. 2003. Seasonal patterns in activity and habitat use by bats (*Pipistrellus* spp. and *Nyctalus leisleri*) in Northern Ireland determined using a driven transect // Journal of Zoology. London. № 259. P. 289-299.
- Russ J., Catto C., Wembridge D. 2005. The Bats and Roadside Mammals Survey

2005. Final Report on First Year of Study. London: The Bat Conservation Trust and People's Trust for Endangered Species
- Russ J. et al. 2021. Bat Calls of Britain and Europe: A Guide to Species Identification. Russ J. (ed.) Pelagic Publishing: 472.
- Rydell J. 1986. Feeding territoriality in female northern bats, *Eptesicus nilssonii* // Ethology. V. 72. P. 329-337.
- Rydell J. 1993. *Eptesicus nilssonii* // Mammalian Species. № 430. P. 1-7.
- Rydell J. 1994. First record of breeding bats above the Arctic Circle: northern bats at 68–70° N in Norway // J. Zool. V. 233(2). P. 335-339.
- Smirnov D.G., Bezrukov V.A., Kurmaeva N.M. 2021. Use of habitat and foraging time by females of *Eptesicus nilssonii* (Chiroptera, Vespertilionidae) / Russian journal of theriology. KMK Scientific Press (Moscow, Russia (Federation), 20, № 1, p. 1-10.
- Szewczak J. M. SonoBat v.3. 2010. www.sonobat.com. The IUCN 2016. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2016.1.
- Walters C.L. 2012. A continental-scale tool for acoustic identification of European bats / C.L. Walters, R. Freeman, A. Collen, C. Dietz, M. Brock Fenton, G. Jones, M.K. Obrist, S.J. Puechmaille, T. Sattler., B.M. Siemers, S. Parsons, K. E. Jones // Journal of Applied Ecology. № 49. P. 1064-1074.
- Walters C.L. 2013. Challenges of Using Bioacoustics to Globally Monitor Bats / C. L. Walters, A. Collen, T. Lucas, K. Mroz, C. A. Sayer, K. E. Jones // Bat Evolution, Ecology and Conservation. New York: Springer. P. 479-500.

**DISTRIBUTION, NUMBER, BIOLOGY AND ECOLOGY OF
VULNERABLE SPECIES OF CHIROPTERANS (CHIROPTERA,
VESPERTILIONIDAE), INHABITING THE TVER REGION:
NORTHERN BAT (*EPTESICUS NILSSONII* (KEYSERLING,
BLASIUS, 1839))**

**A.A. Emelyanova, E.A. Khristenko, A.S. Volkova,
E.A. Vinogradova, T.Yu. Kozlov, S.S. Emelyanov**
Tver State University, Tver

Here we provide information on the distribution, abundance, biology and ecology of the Northern leatherback *Eptesicus nilssonii*, inhabiting the Tver region. Information is based on the research conducted in 2010-2023. *E. nilssonii* is common in Tver region in summer habitats, but very rare in winter grounds. We propose to include the Northern leatherback in the "monitoring" list of the regional Red Data Book.

Keywords: bats, *Eptesicus nilssonii*, northern bat, Tver region, Red Book.

Об авторах:

ЕМЕЛЬЯНОВА Алла Александровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и физиологии, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Emelyanova.AA@tversu.ru.

ХРИСТЕНКО Екатерина Андреевна – учитель биологии МОУ СОШ № 46, 170026, Тверь, ул. Е. Фарафоновой, д. 26, email: allicecullen2222@yandex.ru.

ВОЛКОВА Алёна Сергеевна – аспирант 3 курса, 06.06.01 Биологические науки «Зоология», ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: asvolkova@edu.tversu.ru.

ВИНОГРАДОВА Елизавета Артуровна – магистр 1 курса, 06.04.01 Биология. Медико-биологические науки, лаборант кафедры зоологии и физиологии, биологический факультет, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Vinogradova.EA@tversu.ru.

КОЗЛОВ Тимофей Юрьевич – бакалавр 4 курса, 06.03.01 Биология, биологический факультет, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tykozlov@edu.tversu.ru.

ЕМЕЛЬЯНОВ Степан Сергеевич – бакалавр 1 курса, 06.03.01 Биология, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: ssemelyanov@edu.tversu.ru.

Емельянова А.А. Распространение, численность, биология и экология уязвимых видов рукокрылых (Chiroptera, Vespertilionidae), обитающих на территории тверской области: кожанок северный (*Eptesicus nilssonii* Keyserling, Blasius, 1839) / А.А. Емельянова, Е.А. Христенко, А.С. Волкова, Е.А. Виноградова, Т.Ю. Козлов, С.С. Емельянов // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 97-122.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.01.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

БОТАНИКА

УДК 581.821.1:582.688.4

DOI: 10.26456/vtbio349

ИЗМЕНЕНИЕ МИКРОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ УСТЫЧНОГО АППАРАТА ВИДОВ РОДА АКТИНИДИЯ (*ACTINIDIA ARGUTA*, *A. KOLOMIKTA*, *A. POLYGAMA*) ПРИ КУЛЬТИВИРОВАНИИ *IN VITRO* И АДАПТАЦИИ *EX VITRO* *

И.Л. Крахмалева, О.И. Молканова, Ю.К. Виноградова

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

Исследовали строение устьичного аппарата у перспективных форм и сортов трех видов рода *Actinidia* селекции ФНЦ Садоводства: *A. arguta* (14 образцов), *A. kolomikta* (14 образцов) и *A. polygama* (13 образцов). Сравнивали листья, собранные с интактных растений – источников первичных эксплантов, с микропобегов из коллекции *in vitro* и с адаптированных регенерантов *ex vitro*. На лаковых репликах листьев, полученных по методу Полаччи, с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E измеряли следующие микрометрические признаки: длину полярной оси, экваториальный диаметр и число устьиц в поле зрения микроскопа. Листья у всех образцов гипостоматические, устьичный аппарат аномоцитный. *A. kolomikta* имеет индекс относительной площади транспирации в полтора раза более низкий, чем *A. arguta* и *A. polygama*. Более высокий индекс относительной площади транспирации у *A. arguta* и *A. polygama* достигается различными способами: *A. arguta* имеет самые крупные устьица, но наименьшее их число, тогда как *A. polygama* имеет самые мелкие устьица при значительном их числе. Данные видовые особенности не изменяются в зависимости от условий культивирования. У всех представителей рода *Actinidia* наибольший индекс относительной площади транспирации наблюдался в условиях *in vitro* и наименьший – при адаптации в условиях *ex vitro*. У всех видов средняя площадь одного устьица убывала в ряду: микропобеги *in vitro* (100%) → адаптирующиеся растения *ex vitro* (68-82%) → взрослые интактные растения (41-64%). В этом же ряду форма устьиц меняется от округлой до эллиптической.

Ключевые слова: *Actinidia*, *in vivo*, *in vitro*, *ex vitro*, устьичный аппарат.

* Исследование выполнено в рамках госзадания ГБС РАН № 122042700002-6

Введение. *Actinidia* Lindl. — крупный род семейства Actinidiaceae Engl. & Gilg, включающий около 55 видов, большинство которых произрастает в Восточной Азии (POWO; Камелин, 2022). Более десяти видов рода *Actinidia* характеризуются ценными плодами, в которых содержится большое количество биологически активных веществ с антиоксидантными свойствами. Плоды актинидии являются источниками витаминов (С, Е, К и фолиевая кислота), алкалоидов, флавоноидов, каротиноидов, некрахмальных полисахаридов, минералов и органических кислот (Ma et al., 2021; Wang et al., 2022). В России особый интерес представляют наиболее зимостойкие виды, произрастающие на Дальнем Востоке: *A. arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq., *A. kolomikta* (Maxim) Maxim. и *A. polygama* (Sieb. et Zucc.) Planch. ex Miq. По строению плодов и листьев данные виды относят к секции *Leiocarpae* Dunn: плоды пятнистые, стебли и черешки голые, листовые пластинки без опушения (Chat et al., 2004; Колбасина и др., 2007). Плоды вышеуказанных видов созревают в разное время (у *A. kolomikta* в августе, у *A. arguta* и *A. polygama* в сентябре) и различаются по химическому составу: *A. kolomikta* содержит рекордное количество витамина С (1000-2200 мг/100 г сырой массы плодов) в сочетании с низкой кислотностью (до 3%), у *A. arguta* в плодах содержится много веществ Р – активности (до 55 мг/ 100 г), а *A. polygama* отличается высоким содержанием β – каротина (провитамина А, до 4,47 мг/100 г) и каротиноидов (до 6,4 мг/ 100 г) (Колбасина и др., 2007).

Большой интерес актинидия представляет не только как плодово-ягодная культура, но и как декоративное растение, применяемое в вертикальном озеленении. В период цветения у лиан появляется декоративная окраска листьев: у *A. polygama* верхняя поверхность листьев постепенно приобретает серебристо-белый оттенок, у *A. kolomikta* обесцвечиваются небольшие участки листа, которые в дальнейшем становятся бледно-розовыми (Колбасина и др., 2007; Тутберидзе, Гребенюков, 2008).

В настоящее время актинидия завоевывает все большую популярность (Latocha et al., 2021; Wang et al., 2022). В связи с этим увеличиваются площади ее культивирования и растет потребность в посадочном материале. Использование биотехнологических методов является наиболее эффективным для производства большого количества генетически однородных растений (Муратова, и др., 2011; Молканова и др., 2018). В культуре *in vitro* для реализации регенерационной способности эксплантов создаются определенные условия (освещение, температура, влажность воздуха и особые питательные среды), которые отличаются от условий в открытом

грунте. Под действием данных факторов у растений происходит изменение морфологических и физиологических признаков. В связи с этим критическим этапом в биотехнологическом цикле культивирования является адаптация регенерантов к условиям *ex vitro*, на котором могут происходить большие потери растительного материала (Werner et al., 2018; Jagiełło et al., 2021; Mitrofanova et al., 2021; Raeva, Bogoslovskaya et al., 2023).

Успешность адаптации растений к различным стрессовым факторам во многом зависит от строения устьичного аппарата, основной функцией которого является газообмен и транспирация (Кузнецова и др., 2015; Плугатарь и др., 2020). Устьичный аппарат достаточно пластичен и изменяется как в процессе онтогенеза, так и под действием абиотических факторов. В исследованиях отмечается, что устьица значительно различаются по размерам и численности в пределах отдельных представителей одного таксона. В связи с этим характерные особенности строения устьичного аппарата могут использоваться в качестве дополнительных диагностических признаков видов (Немирова, Гаврилова, 2011; Паутов и др., 2015; Vinogradova et al., 2019; Mitrofanova et al., 2021; Bogoslovskaya et al., 2023).

Анатомо-морфологическое строение листьев актинидии отражено в немногочисленных статьях (Olah et al., 1997; Skripchenko, Moroz, 2009; Liu et al., 2012; Motyleva et al., 2017; Вдовенко-Мартынова и др., 2021; Motyleva et al., 2022; Piescu, Stănică 2022), причем изучались листовые пластинки, собранные у растений из открытого грунта. Особенности строения устьичного аппарата актинидии в *in vitro* и *ex vitro* исследованы только у *A. deliciosa* (A. Chev.) C.F. Liang et A.R. Ferguson (Moncaleán et al., 2007). Таким образом, на данный момент строение листовых пластинок у представителей рода *Actinidia* изучено недостаточно, особенно в условиях *in vitro* и при адаптации *ex vitro*, что делает актуальным исследование в этом направлении. Цель данной работы – определение характеристик устьичного аппарата наиболее зимостойких видов рода *Actinidia* и установление закономерностей их изменения при культивировании *in vitro* и адаптации *ex vitro*.

Методика. Исследования проводили в лаборатории биотехнологии растений ФГБУН Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН). Объектами исследования были перспективные формы и сорта *A. arguta* (14 образцов), *A. kolomikta* (14 образцов) и *A. polygama* (13 образцов) селекции Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства (ФНЦ Садоводства).

В исследовании использовали образцы листовых пластинок, собранные: 1) с интактных растений (источников первичных эксплантов) из коллекции ФНЦ Садоводства, 2) с микропобегов из коллекции *in vitro* и 3) с адаптированных регенерантов на фитотроне в ГБС РАН. В ФНЦ Садоводства листья отбирали из средней части однолетних побегов в середине лета, в ГБС РАН – через 2 месяца культивирования *in vitro* и через 2 месяца после высадки регенерантов на адаптацию в *ex vitro*.

Строение устьичного аппарата листовых пластинок изучали методом отпечатков устьиц по Полаччи (Воробьев и др., 2013). Морфометрические показатели устьичного аппарата измеряли с помощью цифрового микроскопа Keyence VHX-1000E (Keyence Corporation, USA) при увеличении 1500×. На временных препаратах с абаксиальной стороны листовых пластинок учитывали число эпидермальных клеток в шт./мм², число устьиц и измеряли длину полярной оси и экваториальный диаметр устьиц. Объем выборки для измерения показателей составил 50-100 шт. На основе полученных данных рассчитывали среднюю площадь устьиц (S) по формуле площади эллипса ($S = \frac{\pi LD}{4}$, где L – длина полярной оси, D – экваториальный диаметр) и относительную площадь транспирации ($I_{от} = \frac{\sum nS}{\sum S_f} 100\%$, где n – число устьиц в поле зрения, S – площадь одного устьица, S_f – площадь одного поля зрения (39466,79 мкм²)).

Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета программ PAST 4.0, SPSS Statistics 23 и Microsoft Office Excel 2016. Достоверность различий между вариантами рассчитывали по дисперсионному анализу (ANOVA) и множественному ранговому критерию Дункана при P ≤ 0,05. В таблицах представлены средние значения и их стандартные ошибки (±).

Результаты и обсуждение. Морфо-анатомические исследования разных видов актинидии позволяют выявить особенности строения устьичного комплекса, а также установить его функциональные возможности и закономерности изменения при разных условиях культивирования (открытый грунт, *in vitro* и *ex vitro*).

Взрослые интактные растения. Установлено, что для *A. arguta*, *A. kolomikta* и *A. polygama* характерен гипостоматический тип листьев, т.е. устьица расположены только на абаксиальной стороне листа. Устьица у всех образцов аномоцитные, расположены на уровне эпидермальных клеток или немного погружены в них. Устьица распределены неравномерно и неодинаковые по величине. Нижняя и верхняя эпидермы состоят из удлинённых клеток неправильной

формы. Наиболее извилистую антиклинальную стенку клеток наблюдали на нижней эпидерме (рис. 1).

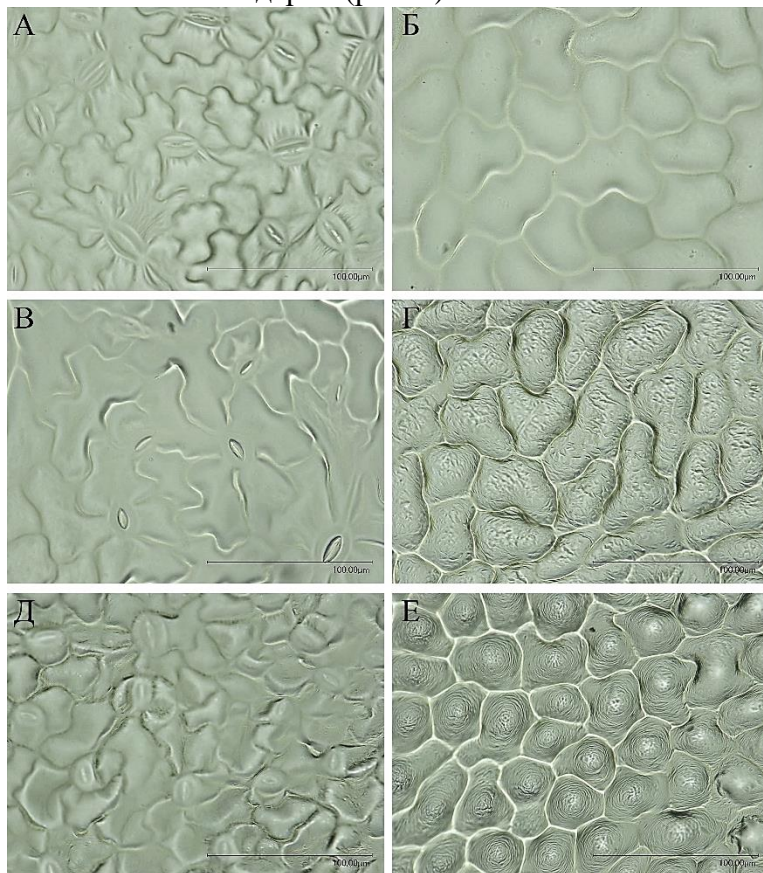


Рис. 1. Слепки абаксиальной (слева) и адаксиальной (справа) сторон листовых пластинок *A. arguta* сорта Золотая Коса (А, Б), *A. kolomikta* сорта Чемпион (В, Г) и *A. polygama* отборной женской формы № 172-4 (Д, Е)

Выявлено, что число устьиц на единицу площади (1 мм^2), их размеры и форма зависели от видовой принадлежности образца (табл. 1).

Таблица 1

Морфометрические показатели устьиц интактных растений
A. arguta, *A. kolomikta* и *A. polygama*

Вид	Число устьиц, шт./мм ²	Полярная ось (L), мкм	Экваториальный диаметр (D), мкм	Средняя площадь одного устьица, мкм ²	Форма устьиц (L/D)
<i>A. arguta</i>	187,9±10,6 b*	28,0±0,9 a	17,6±0,3 a	391,9±18,2 a	1,6±0,0 a
<i>A. kolomikta</i>	201,0±18,9 ab	20,9±0,6 b	14,4±0,3 c	241,5±10,9 c	1,5±0,0 b
<i>A. polygama</i>	241,6±15,9 a	22,2±0,4 b	16,5±0,2 b	290,4±7,3 b	1,4±0,0 c

Примечание. *Разные буквы указывают на достоверные различия между видами актинидии по критерию Дункана ($P \leq 0,05$)

По числу устьиц исследуемые виды располагались в следующем порядке: *A. polygama* ($241,6 \pm 15,9$ шт.), *A. kolomikta* ($201,0 \pm 18,9$ шт.) и *A. arguta* ($187,9 \pm 10,6$ шт.), однако достоверные различия по числу устьиц между *A. polygama* и *A. kolomikta*, а также между *A. kolomikta* и *A. arguta* не выявлены. Наиболее крупные устьица наблюдали у *A. arguta* (площадь $391,9 \pm 18,2$ мкм²), наименьшего размера – у *A. kolomikta* ($241,5 \pm 10,9$ мкм²). При этом у *A. kolomikta* устьица отличались наименьшим размером экваториального диаметра ($14,4 \pm 0,3$ мкм), а по полярной оси достоверных различий по сравнению с *A. polygama* не обнаружено.

Форма устьиц варьирует от округлой ($L/D = 1,0$) до эллиптической ($L/D = 2,3$), коэффициент вариации составил 6,2-19,2 % (средний уровень значимости). В основном для *A. arguta* и *A. kolomikta* характерны устьица эллиптической формы ($1,6 \pm 0,0$ и $1,5 \pm 0,0$), для *A. polygama* – более округлой ($1,4 \pm 0,0$).

Наименьшие значения относительной площади транспирации установлены у *A. kolomikta* (4,7%), а *A. arguta* и *A. polygama* отличались большими значениями (7,2% и 6,9%).

У исследуемых видов также установлены различия в размере и форме клеток верхней эпидермы. У *A. arguta* клетки более крупного размера ($404,7 \pm 36,8$ шт./мм²). У *A. kolomikta* чаще отмечали более извилистую антиклинальную стенку клеток, чем у других видов. Для *A. polygama* характерен эпидермис, состоящий из мелких клеток ($1121,0 \pm 137,5$ шт./мм²).

Микропобеги *in vitro*. Способность растений адаптироваться к условиям окружающей среды определяется их анатомическими, морфологическими, физиологическими и биохимическими особенностями. В свою очередь, ткани листовой пластинки и устьичный аппарат достаточно пластичны и изменяются под действием абиотических факторов. Между условиями открытого грунта и *in vitro* имеется ряд существенных различий в уровне освещения, относительной влажности воздуха и доступности питательных веществ. При культивировании *in vitro* эти факторы могут вызывать изменения морфологии и физиологии растений (Werner et al., 2018; Jagieћo et al., 2021; Mitrofanova et al., 2021; Raeva, Bogoslovskaya et al., 2023).

Нами выявлено, что в условиях *in vitro* у *A. arguta*, *A. kolomikta* и *A. polygama* сохранялся характерный интактным растениям гипостоматический тип листьев с аномоцитными устьицами. Установлено, что при культивировании *in vitro* у *A. kolomikta* и *A. polygama* плотность устьиц не изменяется, тогда как у *A. arguta* она ниже в 1,5 раза. Однако у всех видов устьица, образовавшиеся в условиях *in vitro*, отличались большим размером и более округлой

формой, чем сформированные в открытом грунте. Наибольшее изменение размера устьиц отмечали у *A. kolomikta* (площадь устьиц выше в 2,5 раза), чем у *A. polygama* и *A. arguta* (в 1,8 и 1,6 раза) (табл. 2, рис. 2).

Таблица 2

Морфометрические показатели устьиц представителей рода *Actinidia* в культуре *in vitro*

Вид	Число устьиц, шт./мм ²	Полярная ось (L), мкм	Экваториальный диаметр (D), мкм	Средняя площадь одного устьица, мкм ²	Форма устьиц (L/D)
<i>A. arguta</i>	125,9±7,5 с*	34,2±0,2 а	22,4±0,1 с	609,3±7,1 а	1,5±0,0 а
<i>A. kolomikta</i>	199,9±13,9 б	31,9±0,2 б	23,3±0,1 б	593,7±6,3 а	1,4±0,0 б
<i>A. polygama</i>	226,6±3,8 а	27,7±0,2 с	24,3±0,2 а	534,8±6,7 б	1,2±0,0 с

Примечание. *Разные буквы указывают на достоверные различия между видами актинидии по критерию Дункана (P ≤ 0,05)

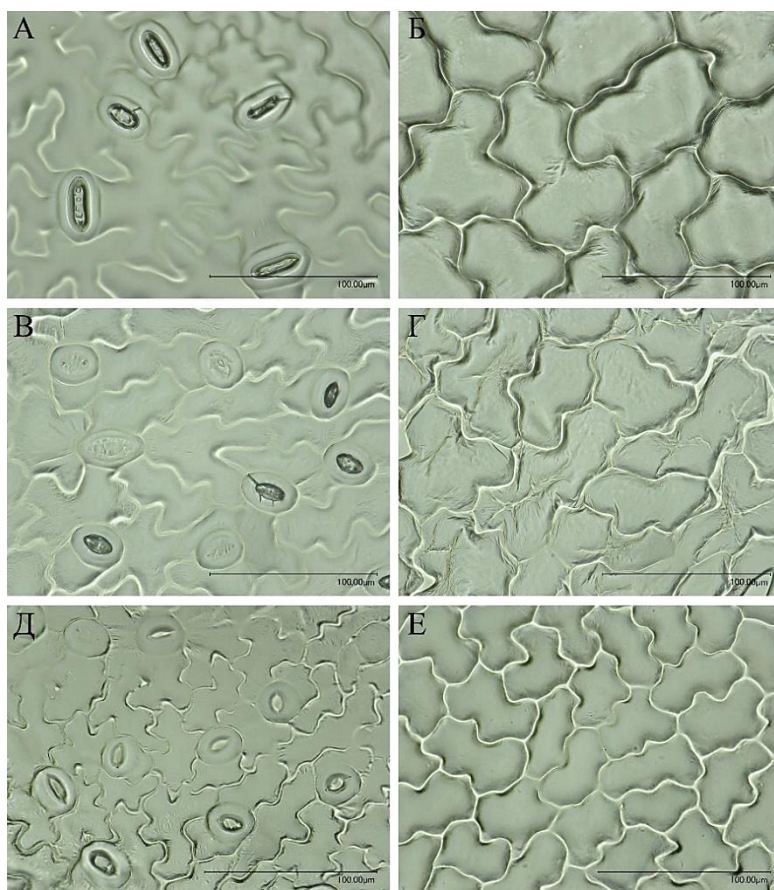


Рис. 2. Слепки абаксиальной (слева) и адаксиальной (справа) сторон листовых пластинок *A. arguta* сорта Таежный Дар (А, Б), *A. kolomikta* сорта Командир (В, Г) и *A. polygama* сорта Осенняя (Д, Е) в культуре *in vitro*

Стоит отметить, что в условиях повышенной влажности, которые оказали влияние на степень открытия устьичной щели, размер экваториального диаметра некоторых устьиц *A. polygama* был больше их полярной оси.

Выявлено, что у *A. kolomikta* и *A. polygama* больший размер устьиц в условиях *in vitro* оказал влияние на повышение относительной площади транспирации в 2,4 и 1,8 раза, что составило, соответственно, 11,5% и 12,1%. У *A. arguta* также увеличился средний размер устьиц, но уменьшилось их число. В связи с этим относительная площадь транспирации в разных условиях у *A. arguta* существенно не различалась (7,2% в открытом грунте, 7,9% в *in vitro*). Таким образом, по относительной площади транспирации исследуемые виды располагались в следующем порядке: *A. arguta* 7,9%, *A. kolomikta* 11,5% и *A. polygama* 12,1%.

В условиях *in vitro* клетки нижней и верхней эпидермы отличались крупными размерами и более извилистыми антиклинальными стенками. Как и в открытом грунте, у *A. arguta* клетки верхней эпидермы были более крупного размера ($139,9 \pm 6,9$ шт./мм²), а у *A. polygama* эпидерма состояла из мелких клеток ($545,9 \pm 62,3$ шт./мм²).

Установлено, что различия исследуемых видов по числу устьиц, их размеру и форме сохранялись в условиях *in vitro*. Так *A. arguta* характеризовалась меньшим числом устьиц ($125,9 \pm 7,5$ шт.), но более крупным размером (площадь $609,3 \pm 7,1$ мкм²). *A. polygama* отличалась большим числом устьиц ($226,6 \pm 3,8$ шт.) с меньшей площадью ($534,8 \pm 6,7$ мкм²). У *A. kolomikta*, как и в открытом грунте, отмечали средние значения числа устьиц ($199,9 \pm 13,9$ шт.), а площадь устьиц существенно выше и не отличается по сравнению с *A. arguta*. У *A. polygama* отмечена характерная округлая форма устьиц ($L/D = 1,2$), а у *A. arguta* и *A. kolomikta* – овальная ($L/D = 1,5$ и $1,4$, соответственно).

Регенеранты *ex vitro*. Критическим этапом клонального микроразмножения является адаптация регенерантов к условиям *ex vitro*. Это связано с неполноценным функционированием устьичного аппарата, корневой системы и слабым развитием кутикулы в условиях *in vitro*. По мере адаптации к изменившимся условиям культивирования у регенерантов происходит изменение структурных элементов листовой пластинки (Mitrofanova et al., 2021; Tsiupka et al., 2022).

Исследуемые виды актинидии характеризовались разным числом и размером устьиц, но на их адаптацию при переносе из условий *in vitro* в *ex vitro* это не повлияло – приживаемость регенерантов составила более 90%. Установлено, что в условиях *ex vitro* листья у представителей рода *Actinidia* гипостоматические с

аномоцитными устьицами. Выявлено, что при смене условий культивирования плотность устьиц и их размер уменьшались. Наибольшее снижение плотности устьиц наблюдали у *A. kolomikta* и *A. polygama* (в 1,6 и 1,4 раза), тогда как у *A. arguta* существенных различий не установлено. Отмечено, что размер устьиц изменился за счет уменьшения длины экваториального диаметра, что связано с закрытием устьичной щели при смене уровня относительной влажности. Устьица становились эллиптической формы (1,5-1,7) (табл.3, рис. 3).

Таблица 3
Морфометрические показатели устьиц представителей рода *Actinidia* после адаптации в условиях *ex vitro*

Вид	Число устьиц, шт./мм ²	Полярная ось (L), мкм	Экваториальный диаметр (D), мкм	Средняя площадь одного устьица, мкм ²	Форма устьиц (L/D)
<i>A. arguta</i>	111,8±24,8 с*	33,1±0,4 а	19,2±0,2 а	502,4±9,1 а	1,7±0,0 а
<i>A. kolomikta</i>	126,1±20,1 b	29,1±0,3 b	17,4±0,2 b	404,7±8,5 b	1,7±0,0 а
<i>A. polygama</i>	159,0±33,9 а	26,0±0,2 с	17,6±0,1 b	361,8±5,5 с	1,5±0,0 b

Примечание. *Разные буквы указывают на достоверные различия между видами актинидии по критерию Дункана ($P \leq 0,05$)

Наименьшее изменение относительной площади транспирации, при адаптации к условиям *ex vitro*, отмечали у *A. arguta* (в 1,4 раза), в то время как у *A. kolomikta* и *A. polygama* значения уменьшились в 2,1-2,2 раза. При этом существенных различий в относительной площади транспирации у данных видов не установлено: *A. arguta* 5,5%, *A. kolomikta* 5,3% и *A. polygama* 5,9%.

Клетки нижней и верхней эпидермы, как и в условиях *in vitro*, отличались крупными размерами и более извилистыми антиклинальными стенками, чем в открытом грунте. Также установлены различия в размере клеток верхней эпидермы *A. arguta* и *A. polygama* (253,4±6,2 шт./мм² и 367,4±24,7 шт./мм²).

В *ex vitro* у исследуемых видов сохранялись характерные различия в морфометрических показателях устьиц. *A. arguta* отличалась наименьшим числом устьиц (111,8±24,8 шт.) наибольшего размера (площадь 502,4±9,1 мкм²). *A. polygama* характеризовалась противоположными значениями данных показателей: наибольшим числом устьиц (159,0±33,9 шт.) меньшего размера (361,8±5,5 мкм²). Тогда как, *A. kolomikta*, по морфометрическим показателям устьиц, занимала среднее положение между *A. arguta* и *A. polygama*. Устьица *A. arguta* и *A. kolomikta* были более вытянутой формы (L/D=1,7), по сравнению с *A. polygama* (L/D=1,5).

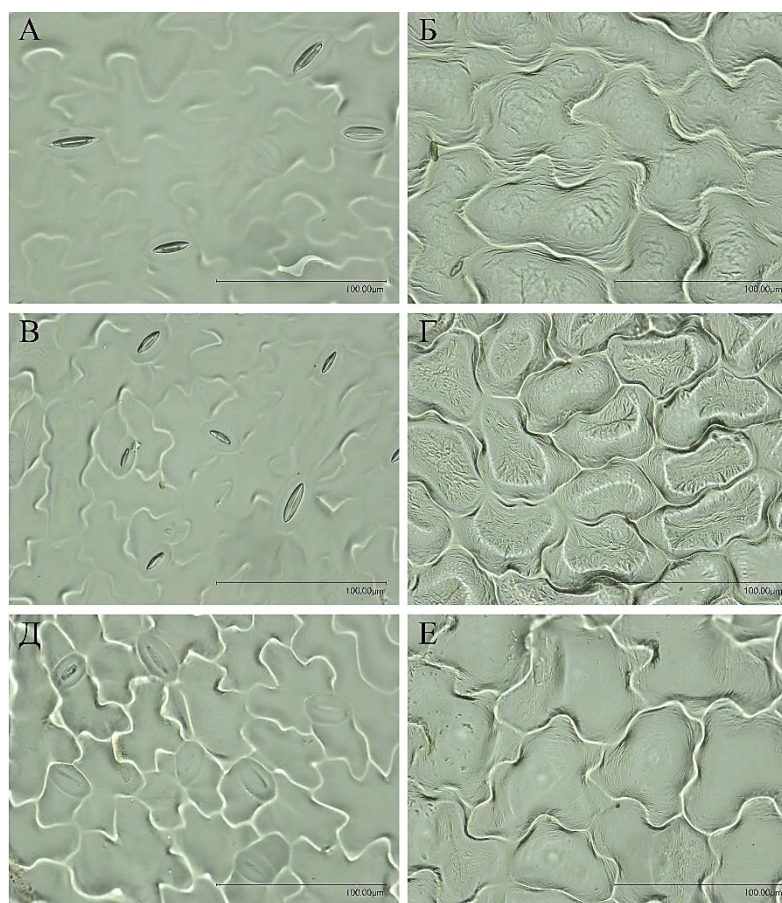


Рис. 3. Слепки абаксиальной (слева) и адаксиальной (справа) сторон листовых пластинок *A. arguta* сорта Золотая Коса (А, Б), *A. kolomikta* сорта Надежда (В, Г) и *A. polygama* сорта Добрый Молодец (Д, Е) после адаптации в условиях *ex vitro*

Заключение. У всех изученных видов рода *Actinidia* листья гипостоматические, устьичный аппарат аномоцитный – с несколькими околоустьичными клетками, не отличающимися формой от основных клеток эпидермы. По численности, форме и размерам устьиц виды различаются: *A. kolomikta* имеет индекс относительной площади транспирации в полтора раза более низкий, чем *A. arguta* и *A. polygama*. Стратегия достижения *A. arguta* и *A. polygama* более высокого индекса относительной площади транспирации различна: *A. arguta* имеет самые крупные устьица, но наименьшее их число, тогда как *A. polygama* имеет самые мелкие устьица при значительном их числе. При смене условий культивирования данные видовые особенности сохранялись и у эксплантов как *in vitro*, так и *ex vitro*.

У всех представителей рода *Actinidia* наибольший индекс относительной площади транспирации наблюдался в условиях *in vitro*

и наименьший – при адаптации в условиях *ex vitro*. У всех видов средняя площадь одного устьица убывала в ряду: экспланты *in vitro* (100%) → адаптирующиеся растения *ex vitro* (68-82%) → взрослые интактные растения (41-64%). В этом же ряду форма устьиц меняется от округлой до эллиптической.

Список литературы

- Вдовенко-Мартынова Н.Н., Аджиахметова С.Л., Безроднова Е.И., Поздняков Д.И. 2021. Исследования по выявлению показателей подлинности растительного сырья - *Actinidia arguta folia* и содержанию основных групп биологически активных веществ // Бюллетень ГНБС. № 138. С. 101-109.
- Воробьев В.Н., Невмержицкая Ю.Ю., Хуснетдинова Л.З., Якушенкова Т.П. 2013. Практикум по физиологии растений: учебно-методическое пособие. Казань: Казан. ун-т. 80 с.
- Камелин Р.В. 2022. Флора Восточной Азии и ее генезис // *Turczaninowia*. Т. 25. Вып. 3. С. 5-16.
- Колбасина Э.И., Соловьева Л.В., Тульнова Н.Н., Козак Н.В., Скрипченко Н.В., Мороз П.А., Корчемная Н.А., Гвоздецкая А.И. Культурная флора России: Актинидия. Лимонник. М.: Россельхозакадемия, 2007. 327 с.
- Кузнецова Т.А., Сорокопудов В.Н., Юшин Ю.В. 2015. Особенности адаптации растений *Radix racemosa* L. в различных климатических условиях // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. № 3(11). С. 23-31.
- Мартыненко Е.В., Круглова Н.Н., Дубровная О.В. 2011. Адаптация растений-регенерантов пшеницы к условиям *ex vitro*: работа устьиц // Известия самарского научного центра Российской академии наук. Т. 13. № 5-3. С. 164-166.
- Молканова О.И., Королева О.В., Стахеева Т.С., Крахмалева И.Л., Мелешук Е.А. 2018. Совершенствование технологии клонального микроразмножения ценных плодовых и ягодных культур для производственных условий // Достижения науки и техники АПК. Т. 32. № 9. С. 66-69.
- Муратова С.А., Соловых Н.В., Терехов В.И. 2011. Индукция морфогенеза из изолированных соматических тканей растений. Мичуринск: Изд-во МичГАУ. 107 с.
- Немирова Е.С., Гаврилова С.Е. 2011. Строение устьичного аппарата листа видов рода *Viola* L. флоры Московской области // Научное мнение. № 2. С. 165-168.
- Паутов А.А., Васильева В.А., Крылова Е.Г. 2015. Полиморфизм устьиц в эпидерме листа *Exbucklandia populnea* (Hamamelidaceae) и его возможное значение // Ботанический журнал. Т. 100. № 6. С. 540-549.
- Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ковалев М.С. 2020. Сравнительная оценка CO₂/H₂O-газообмена вечнозеленых древесно-кустарниковых растений в благоприятных и стрессовых условиях внешней среды // Бюллетень ГНБС. № 135. С. 9-23.

- Гутберидзе Ц.В., Гребенюков С.Н.* 2008. Перспективы использования некоторых видов актинидии в вертикальном озеленении // Субтропическое и декоративное садоводство. № 41. С. 410-414.
- Raeva-Bogoslovskaya E., Vinogradova Y., Molkanova O., Hussien M.* 2023. Anatomical structures of Saskatoon berry (*Amelanchier* Medik.) leaves under different cultivation conditions // Bangladesh Journal of Plant Taxonomy. V. 30(2). P. 185-193.
- Chat J., Jauregui B., Petit R.J., Nadot S.* 2004. Reticulate evolution in kiwifruit (*Actinidia*, Actinidiaceae) identified by comparing their maternal and paternal phylogenies // American Journal of Botany. V. 91. No 5. P. 736-747.
- Iliescu L.M., Stănică F.* 2022. *Actinidia* species under microscope // Acta Horticulturae. V. 1332. P. 71-78
- Jagiello-Kubiec K., Nowakowska K., Łukaszewska A.J., Pacholczak A.* 2021. Acclimation to *ex vitro* conditions in ninebark // Agronomy. V. 11. No 4. P. 612.
- Latocha P., Debersaques F., Hale I.* 2021. *Actinidia arguta* (Kiwiberry): Botany, production, genetics, nutritional value, and postharvest handling / ed Warrington I. // Horticultural Reviews. V. 48. Hoboken: John Wiley & Sons. P. 37-152.
- Liu W., Yang M., Liang H.* 2012. Observations on leaf morphology of male and female *Actinidia chinensis* plants // Journal of Applied Horticulture. V. 14. No 1. P. 25-28.
- Ma J.T., Li D.W., Liu J.K., He J.* 2021. Advances in research on chemical constituents and their biological activities of the genus *Actinidia* // Nat Prod Bioprospect. V. 11. P. 573-609.
- Mitrofanova I., Lesnikova-Sedoshenko N., Tsiupka V., Smykov A., Mitrofanova O.* 2021. Use of biotechnological methods to support the production of new peach hybrids // Horticulturae. V. 7(12). P. 533.
- Moncaleán P., Fernández B., Rodríguez A.* 2007. *Actinidia deliciosa* leaf stomatal characteristics in relation to benzyladenine incubation periods in micropropagated explants // New Zealand journal of crop and horticultural science. V. 35(1). P. 159-169.
- Motyleva S., Kozak N., Kulikov I., Medvedev S., Imamkulova Z.* 2017. The Peculiarities of *Actinidia* species leaves micromorphology // Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality. No 1. P. 342-346.
- Motyleva S., Vlasova E., Kozak N., Gins M., Gins V.* 2022. Morphological and anatomical characterization of *Actinidia kolomikta* (Rupr. & Maxim.) Maxim. (C3) and *Amaranthus tricolor* L. (C4) leaves // Agronomy Research. V. 20. No 2. P. 341-356.
- Olah R., Masarovičová E., Ovečka M., Bobák M., Krištín J., Egedová V.* 1997. Anatomical and morphological parameters of leaves and leaf petioles of *Actinidia deliciosa* // Biologia plantarum. V. 39(2). P. 271-280.
- POWO. 2024. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew / Published on the Internet; <https://powo.science.kew.org/> Accessed 25.03.2024.

- Raeva-Bogoslovskaya E., Vinogradova Y., Molkanova O., Hussien M.* 2023. Anatomical structures of Saskatoon berry (*Amelanchier Medik.*) leaves under different cultivation conditions // *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*. V. 30(2). P. 185-193.
- Skripchenko N., Moroz P.* 2009. Sexual dimorphism of *Actinidia* Lindl. species // *Plant Introduction*. V. 42. P. 50-58.
- Tsiupka V., Zhdanova I.V., Bulavin I.V., Tsiupka S., Mitrofanova I.V.* 2022. *Ex vitro* acclimatization of *Lavandula angustifolia* Mill. plants // *Acta Horticulturae*. V. 1339. P. 363-370.
- Skripchenko N., Moroz P.* 2009. Sexual dimorphism of *Actinidia* Lindl. species // *Plant Introduction*. V. 42. P. 50-58.
- Vinogradova, Y., Grygorieva, O., Vergun, O.* 2019. Stomatal structure in *Solidago* L. species as the index of their adaptation opportunities. *Agrobiodiversity for improving nutrition, health and life quality*, (3).
- Wang S., Qiu Y., Zhu F.* 2021. Kiwifruit (*Actinidia* spp.): A review of chemical diversity and biological activities // *Food chemistry*. V. 350. P. 128469.
- Werner E.T., Milanez C.R.D., Gontijo A.B.P.L., Soares T.C.B. do Amaral J.A.T.* 2018. Leaf anatomy changes related to cultivate in vivo and in vitro and during pre-acclimatization of *Crambe abyssinica* Hochst // *Plant Cell Culture & Micropropagation*. V. 14. № 1. P. 10-17.

VARIABILITY IN MICROMETRIC FEATURES OF THE STOMATAL APPARATUS OF ACTINIDIA SPECIES (*ACTINIDIA ARGUTA*, *A. KOLOMIKTA*, *A. POLYGAMA*) DURING *IN VITRO* CULTIVATION AND *EX VITRO* ADAPTATION

I.L. Krakhmaleva, O.I. Molkanova, Yu.K. Vinogradova

Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Moscow

The structure of the stomatal apparatus of promising forms and varieties of three *Actinidia* species from the selection of the Federal Research Center for Horticulture: *A. arguta* (14 specimens), *A. kolomikta* (14 specimens) and *A. polygama* (13 specimens) was studied. Leaves collected: 1) from intact plants - sources of primary explants, 2) from microshoots *in vitro* and 3) from adapted regenerants *ex vitro* were compared. The following micrometric features were measured on leaf lacquer replicates using a Keyence VHX-1000E digital microscope: polar axis length, equatorial diameter, and number of stomata in the field of view of the microscope. Leaves of all specimens are hypostomatic and the stomatal apparatus is anomocytic. *A. kolomikta* has a transpiration relative area index in 1.5 times lower than *A. arguta* and *A. polygama*. The higher relative transpiration area index in *A. arguta* and *A. polygama* is achieved in different ways: *A. arguta*

has the largest stomata but the smallest number of stomata, whereas *A. polygama* has the smallest stomata with a significant its number. These species peculiarities do not change depending on cultivation conditions. In all *Actinidia* species, the largest index of relative transpiration area was observed under *in vitro* conditions and the smallest - under *ex vitro* conditions. In all species, the average area of stoma decreased in the follower: microshoots *in vitro* (100%) → adapted plants *ex vitro* (68-82%) → adult intact plants (41-64%). In the same row, the shape of stomata changed from rounded to elliptical.

Keywords: *Actinidia*, *in vivo*, *in vitro*, *ex vitro*, stoma.

Об авторах:

КРАХМАЛЕВА Ирина Леонидовна – младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии растений, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4; e-mail: seglory@bk.ru.

МОЛКАНОВА Ольга Ивановна – кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией биотехнологии растений, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4; e-mail: molkanova@mail.ru.

ВИНОГРАДОВА Юлия Константиновна – доктор биологических наук, главный научный сотрудник, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, 127276, Москва, ул. Ботаническая, д. 4; e-mail: gbsad@mail.ru.

Крахмалева И.Л. Изменение микрометрических признаков устьичного аппарата видов рода актинидия (*Actinidia arguta*, *A. kolomikta*, *A. polygama*) при культивировании *in vitro* и адаптации *ex vitro* / Крахмалева И.Л., Молканова О.И., Виноградова Ю.К. // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 123-136.

Дата поступления рукописи в редакцию: 11.11.23
Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 581.41(470.316)
DOI: 10.26456/vtbio350

К БИОМОРФОЛОГИИ ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ *PETASITES HYBRIDUS* (ASTERACEAE)*

Е.А. Беляков, О.А. Лебедева

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок

В работе рассмотрены побегообразование, ритм сезонного развития и структурно-функциональная организация *Petasites hybridus*. Установлено что для *P. hybridus* характерно наличие двух типов дициклических монокарпических побегов – полурозеточный и среднерозеточный. В развитии первого типа побега выделены фаза почки, вегетативного розеточного ассимилирующего побега (первый год), бутонизации, цветения, плодоношения и вторичной деятельности (второй год). В развитии побега второго типа между фазой почки и фазой вегетативного розеточного побега наблюдается фаза геофильного побега. Несмотря на наличие двух типов монокарпических побегов структурно-функциональная организация у них однотипна и представлена следующими зонами: нижняя зона торможения – зона возобновления – верхняя зона торможения – зона обогащения – главное соцветие. Установлено, что к адаптивным особенностям побеговой системы *P. hybridus* относятся: 1) наличие двух типов монокарпических побегов, позволяющих растению не только удерживать занятое им пространство, но и расширять его; 2) закладка терминального соцветия к осени и последующее ранее цветение; 3) возможность дедифференциации апикальной части геофильного участка дициклического монокарпического среднерозеточного побега из НЗТ в ЗВ; 4) рассеянное ветвление в зоне возобновления; 5) увеличение размеров цветоносной оси к периоду диссеминации, что способствует ее выносу над листовой поверхностью и обеспечивает удобное распространение семян ветром.

Ключевые слова: белокопытник, побегообразование, монокарпический побег, структурно-функциональная организация, фазы развития побега.

Введение. *Petasites hybridus* (L.) G. Gaertn., V. Mey. et Scherb. [*P. officinalis* Moench] (Asteraceae) белокопытник гибридный или лекарственный – западноевропейский вид, широко распространен в Западной Европе, Средиземноморье, Крыму и на Кавказе (Гаммерман

* Исследование выполнено в рамках государственного задания № 124032100076-2

и др., 1990; Конечная, 1994; Губанов и др., 2004; Rotter, 2018; Майоров и др., 2020). На территории Европейской России (также, как и в США (Rotter, 2018)) является интродуцентом, который выращивался в парках дворянских усадеб (Губанов и др., 2004; Серегин, 2012; Масленников, Масленникова, 2019; Майоров и др., 2020), откуда далее стал распространяться садоводами, преимущественно, как декоративное растение. Произрастает по влажным лугам, опушкам сырых лесов, оврагам, по берегам рек и ручьев, в придорожных кюветах (Конечная, 1994; Губанов и др., 2004; Серегин, 2012; Yordanova et al., 2017; Rotter, 2018; Майоров и др., 2020; Nazarov et al., 2022). Предпочитает почвы богатые питательными веществами, хотя может расти и на тяжелых почвах (Tys et al., 2015). Является сильным эдификатором, так как обладает затеняющим эффектом, вследствие чего в его зарослях наблюдается снижение общего видового разнообразия (Tys et al., 2015; Rotter, 2018; Nazarov et al., 2022).

Растение обладает медоносными (Губанов и др., 2004; Naratym, Weryszko-Chmielewska, 2012) и многочисленными лечебными свойствами. Его листья употребляют в свежем виде в качестве ранозаживляющего средства, а их отвар – против кашля, в качестве потогонного, мочегонного, противоастматического и противоглистного средства (Гаммерман и др., 1990; Thomet et al., 2002; Ożarowski et al., 2013; Yordanova et al., 2017). Кроме того, растение содержит пирролизидиновые алкалоиды, обладающие гепатотоксичными, канцерогенными и мутагенными свойствами (Ożarowski et al., 2013). В последнее время выявлена противоопухолевая активность препаратов на базе этого растения (Apostolova et al., 2023). Все это указывает на широкие возможности применения этого растения в фармацевтической промышленности (Yordanova et al., 2017). Поэтому, в свое время была разработана методика размножения *P. hybridus* in vitro на базе эксплантов листьев, черешков и почек соцветий (Wildi et al., 1998).

Морфология, структурно-функциональная организация побеговой системы *P. hybridus*, по-прежнему исследованы слабо. В имеющихся работах наиболее подробно рассматриваются лишь вопросы, касающиеся генеративной сферы растения, обсуждения роли семенного размножения и половой структуры популяций (Губанов и др., 2004; Алексеев, Веселова, 2010; Naratym, Weryszko-Chmielewska, 2012; Datscu, Kolozsvari, 2018). Поэтому основной целью нашего исследования является изучение морфологии, структурно-функциональной организации побеговой системы и ритма сезонного развития *P. hybridus*.

Методика. Натурные исследования проводили в течение вегетационных сезонов 2018–2023 гг. в сообществах, расположенных

вдоль железнодорожного полотна в окрестностях станции Шестихино (Некоузский р-н Ярославской области).

Для выявления сезонных морфологических изменений раз в месяц на протяжении вегетационных сезонов 2018 и 2023 гг. отбирали побеговые системы *P. hybridus* и их участки. Собранные образцы очищали от грунта, доставляли в лабораторию, промывали. После этого при помощи стереоскопического микроскопа БМС-10, проводили биоморфологический анализ. В вегетативной сфере отмечали длину и число междоузлий, порядок ветвления побеговых систем, ёмкости терминальных и боковых почек; определяли число листьев, их размерные характеристики, подсчитывали число корней и измеряли их максимальную длину. При исследовании генеративной сферы у растений измеряли длину цветоноса и определяли число слагающих его метамеров. Полученные результаты отражали в виде схем и рисунков.

Основными подходами, применяемыми в процессе исследования, являлись сравнительно-морфологический (в том числе проведена оценка структурно-функциональной организации монокарпических побегов (Борисова, Попова, 1990; Савиных, 2007)) и ритмологический (Серебряков, 1952; Серебрякова, 1971; Современные подходы..., 2008). Феноритмотип определен согласно классификации фенологических типов растений (Борисова, 1965).

В тексте работы данные представлены в виде $x \pm SD$.

Результаты. *P. hybridus* – многолетний летнезеленый вегетативно-подвижный длиннокорневищный травянистый поликарпик, геофит. Его побеговая система нарастает симподиально, постепенно погружаясь в грунт благодаря наличию большого количества придаточных корней. Она представлена двумя типами разновозрастных анизотропных побегов: дициклическими (с момента разворачивания пазушной почки) вегетативно-генеративными полурозеточными и среднерозеточными, а также однолетними вегетативными розеточными и верхнерозеточными.

В своем развитии монокарпические побеги *P. hybridus* проходят внутривершинную и вневершинную фазы развития.

Фаза почки. В пазухах листьев нижней и срединной формации материнского розеточного побега располагаются одиночные пазушные почки. Перед началом распускания они имеют длину 2,5–4 см, емкость – до 10–11 листовых зачатков, часть из которых (4–5) представлены чешуевидными листьями, а оставшиеся (5–6) – листьями срединной формации. При этом в пазухах чешуевидных листьев на этом этапе уже хорошо заметны боковые почки, способные определять характер ветвления и структуру побеговой системы растения при дальнейшем развитии материнской почки. В таком состоянии почки зимуют,

скрытые грунтом и листовым опадом. Почки, начавшие разворачивание листьев в осенний период, нередко отмирают.

В апреле, с началом разворачивания терминального цветоноса у материнского розеточного побега, первыми, преимущественно, трогаются в рост пазушные почки, расположенные ближе к цветоносу.

Фаза вегетативного ассимилирующего розеточного побега.

Разворачивание листовых зачатков почек происходит следующим образом. Первыми раскрываются 5 чешуевидных, хрящевато-белых, позднее бурящих листьев, после которых, во второй декаде апреля, над поверхностью грунта появляются 2–3 ассимилирующих листа (рис. 1а). Первый лист переходного типа (рис. 1б) – он образован черешком ($6,9 \pm 0,6$ см длиной) с практически по всей длине охватывающим его влагалищем ($6,1 \pm 1,1$ см длиной и $3,5 \pm 0,1$ см шириной при основании листа), переходящим в беловойлочную (в нижней части) листовую пластинку – от широкосердцевидной до округло-почечной ($1,7 \pm 0,5$ см длиной) формы со слабо-заостренной верхушкой. Затем следуют листья срединной формации. Первый такой лист в этот период достигает длины $19,5 \pm 5,1$ см (рис. 1в). Черешок ($9,9 \pm 3,8$ см длиной) на $2/4$ охвачен листовым влагалищем. Сверху черешок с узкой, доходящей до основания крылатой бороздкой, ребристый по всему периметру. В верхней части черешок переходит в листовую пластинку. Листовая пластинка – от широкосердцевидной до округло-почечной, снизу серо-волосистая, позже голая и бледно-зеленая, почти равномерно зубчатая (с лишь слегка выступающими более крупными зубцами). Третий лист – свернутый по краям вдоль центральной жилки, либо частично развернутый (рис. 1г). Емкость верхушечной почки к концу апреля достигает 8–9 листовых зачатков. Листорасположение очередное.

К концу мая переходный лист отмирает и над поверхностью грунта появляются 2–3 ассимилирующих листа срединной формации, достигающих максимальной длины $109,2 \pm 26,5$ см. Длина черешка таких листьев – $66,0 \pm 16,8$ см, диаметром $2,4 \pm 0,8$ см. Влагалище листа не превышает 10 см. Листовая пластинка от широкосердцевидной до округло-почечной, снизу серо-волосистая, позже голая и бледно-зеленая, почти равномерно зубчатая (с лишь слегка выступающими более крупными зубцами), $43,2 \pm 9,8$ см длиной и $66,0 \pm 21,0$ см шириной при основании (рис. 1).

Базальный участок розеточного побега ($6,6 \pm 1,2$ см длиной и $3,7 \pm 0,3$ см диаметром) в этот период представлен 8–9 метамерами. Число стеблеродных придаточных корней, отходящих от основания розеточного участка побега, достигает $21,5 \pm 6,3$ см. В пазухах разложившихся и ассимилирующих листьев имеются пазушные почки,

с емкостью 4–6 листовых зачатка. Емкость терминальной почки розеточного участка побега не превышает 5–6 листовых зачатка.

В течение летнего сезона на развивающихся вегетативных розеточных побегах всегда присутствует по 3 ассимилирующих листа срединной формации. Причём появление нового листа сопровождается отмиранием более старого. За период вегетации на розеточном побеге формируется от 5 до 9 листьев срединной формации.



Рис. 1. Серия ассимилирующих листьев *Petasites hybridus*, развивающаяся к концу апреля: а – фрагмент побеговой системы с листьями, б – лист переходного типа, в, г – молодые листья срединной формации. Пояснения см. в тексте работы.

К началу октября ассимилирующие листья отмирают. Розеточные побеги достигают $5,1 \pm 2,7$ см длины и $4,4 \pm 1,0$ см диаметра. Число стеблеродных придаточных корней в основании розеточного побега – $34,8 \pm 29,0$ (диаметр корней при основании $0,4 \pm 0,1$ см); длина до 45 см. Пазушные почки, располагающиеся в узлах вегетативного розеточного побега в первый год, как правило, не развиваются. Однако у ряда боковых почек, располагающихся в средней и верхней (при основании верхушечной почки) части розеточного побега, нами отмечалось начало разворачивания первых чешуевидных листьев. Так у почек, находящихся на 5–9 узлах могло раскрываться до 4–5 чешуевидных листьев. Причем длина таких развивающихся побегов (включая их терминальную почку емкостью до 9–10 листовых зачатков) может достигать 4,5–5,0 см, а диаметр – до 2,0 см. Емкость пазушных почек, расположенных вблизи терминальной почки материнского розеточного побега, достигает 7–11 листовых зачатков (из них, как правило, 5 чешуевидных), а длина – 2,5–3,5 см. В закрытой терминальной почке розеточного участка побега к осени уже

полностью закладывается вся генеративная сфера растения, включая листья будущего цветоноса и соцветие.

Осенью розеточный побег, посредством мощных придаточных корней, постепенно втягивается в грунт, покрываясь сверху слоем листового опада. В таком состоянии вегетативный розеточный побег уходит в зиму, сохраняя при этом связь с предыдущим (материнским) вегетативно-генеративным розеточным побегом (рис. 2).



Рис. 2. Зимующий фрагмент побеговой системы *Petasites hybridus*:
1 – побег n-го порядка ветвления, 2 – побег n+1 порядка ветвления, 3 – побег n+2 порядка ветвления, 4 – побег n+3 порядка ветвления, 5 – терминальная (генеративная) почка розеточного побега n+3 порядка ветвления, 6 – пазушные почки, 7 – остатки отмершего цветоноса, 8 – участок плагиотропного геофильного побега

В начале мая терминальная почка прошлогоднего вегетативного розеточного побега трогается в рост. К концу мая–началу июня побег проходит фазы бутонизации, цветения и плодоношения.

Сначала над уровнем грунта появляется метельчатое соцветие на цветоносе, побег становится полурозеточным. Соцветия *P. hybridus* прямостоячие, олиственные, беловойлочные (рис. 3а, б). Когда соцветие вместе с цветоносом достигает $14,1 \pm 5,1$ см, диаметром 1,5–2,1 см, наблюдается распускание цветков в корзинках. Обертка

корзинок цилиндрическая или продолговатая, с линейными ланцетными листочками, цветки розоватые. По мере отцветания цветков в корзинках, метамеры цветоноса и самого соцветия увеличиваются в длине и в фазе плодоношения размеры генеративной сферы достигают $63,8 \pm 24,0$ см длины (включая кистевидное соцветие – $19,7 \pm 3,3$ см длиной) и $1,5 \pm 0,4$ см диаметра. Цветонос представлен 6–10 метамерами. От узлов цветоноса отходят листья двух типов. Нижние листья ($7,3 \pm 1,2$ см длиной) имеют черешок с сильно разросшимся влагалищем (до 2,5 см), переходящим в беловойлочную листовую пластинку сердцевидно-треугольной формы ($3,0 \pm 0,8$ см длиной), иногда со слабо-заостренной верхушкой (рис. 3в). Выше по цветоносу они переходят в беловойлочные ланцетные листья ($6,0 \pm 0,6$ см длиной и $1,3 \pm 0,2$ см шириной) нередко окрашенные в красновато-бурый цвет. Число корзинок в соцветиях – $137,3 \pm 34,0$ шт.



Рис. 3. Соцветие *Petasites hybridus*: а, б – общий вид, в – листья, располагающиеся в узлах цветоноса

Как правило, уже к концу мая растение плодоносит, а цветонос отмирает. В корзинках нами были обнаружены неразвитые семянки, среднее число которых достигает $57,7 \pm 19,9$ шт. Общее число семян на монокарпический побег – $10899,0 \pm 520,6$ шт. Собранные нами семена из трех популяций этого растения на территории Ярославской области не прорастали.

Отметим, что начало развития терминального соцветия способствует снятию апикального доминирования у материнского побега и 2–3 боковые почки, находящиеся ближе к основанию

цветоноса, начинают свое развитие. Побег замещения, развивающийся на их основе, полностью проходит описанный выше жизненный цикл дициклического полурозеточного монокарпического побега.

После отмирания репродуктивной части вегетативно-генеративного побега его розеточный участок переходит в *фазу вторичной деятельности*. Отметим, что внутренняя часть розеточного участка побега (в месте, где располагался цветонос) частично перегнивает. При этом оставшиеся периферические стенки розеточной части монокарпического побега (0,45–0,7 см толщиной) остаются жизнеспособны, сохраняя при этом функцию запаса питательных веществ. Не реализованные ранее пазушные почки некоторое время еще жизнеспособны.

Однако, нередко в средней части монокарпического полурозеточного побега просыпается еще 1–2 пазушные почки. На их основе развиваются плагиотропные корневища (в этот период потенциальный среднерозеточный монокарпический побег переходит в *фазу геофильного побега*), также оканчивающиеся розеточными побегами, цикл развития которых проходит в течение двух вегетационных сезонов (в течение первого года на базе такого побега формируется верхнерозеточный вегетативный побег, на второй год – среднерозеточный вегетативно-генеративный побег). Плагиотропные участки корневищ образованы 8–12 метамерами (от 0,4 до 12,2 см длиной) и достигают $48,2 \pm 20,8$ см длины и $1,4 \pm 0,3$ см диаметра. Пазушные почки, расположенные в узлах плагиотропного корневища, обычно не развиваются.

Геофильная система, формирующаяся на базе полурозеточных побегов, сохраняет свою целостность около 10 лет. При этом наличие двух типов побегов (полурозеточных и среднерозеточных монокарпических) способствует тому, что растение не только удерживает за собой ранее занятую им территорию, но и обеспечивает разрастание популяции.

Анализ ритма сезонного развития указывает на то, что *P. hybridus* стоит относить к длительновегетирующим летнезеленым растениям с периодом зимнего покоя и весенним цветением.

В строении дициклических средне- и полурозеточных монокарпических побегов нами выделены следующие структурно-функциональные зоны: нижняя и средняя зоны торможения (НЗТ и СЗТ), зона возобновления (ЗВ), обогащения (ЗО) и главного соцветия (ГС) (рис. 4).

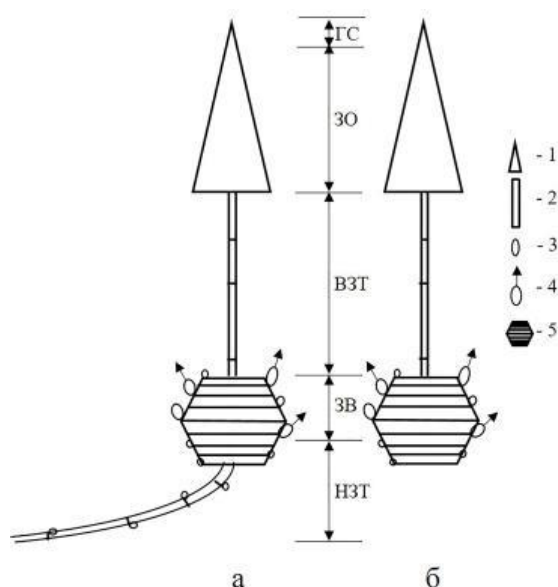


Рис. 4. Структурно-функциональные зоны дициклических средне- (а) и полурозеточных (б) монокарпических побегов: 1 – соцветие, 2 – метамер, 3 – пазушная почка, 4 – развивающийся розеточный побег, 5 – розеточная часть побега вегетативно-генеративного растения; структурно-функциональные зоны: НЗТ и ВЗТ – нижняя и верхняя зоны торможения, ЗВ – зона возобновления, ЗО – зона обогащения, ГС – главное соцветие

НЗТ у дициклического полурозеточного монокарпического побега соответствует базальной части розеточного побега. Она располагается в грунте и включает в себя 4–6 метамеров, представленных коротким междуузлем, узлом с чешуевидным листом и пазушной почкой и, при наличии, корнями. У дициклического среднерозеточного монокарпического побега НЗТ также располагается в почве и включает в себя участок плагиотропного корневища и 4–6 метамеров базальной части розеточного побега. Таким образом, в данном случае, кроме описанного выше типа элементарного модуля (ЭМ) имеется еще один тип, представленный длинным междуузлем, узлом с чешуевидным листом и пазушной почкой и межузловыми корнями. В некоторых случаях 1–2 почки, находящиеся ближе к апикальному концу геофильного корневища способны формировать побеги, поэтому этот участок может проходить дедифференциацию, т.е. участок НЗТ способен принимать на себя функции ЗВ.

ЗВ также располагается в грунте и представлена 5–8 метамерами розеточного участка полу- либо среднерозеточного побега, выше расположенными над НЗТ. В составе ЗВ располагаются ЭМ, представленные коротким междуузлем, узлом с чешуевидным

листом, листом переходного типа и листом срединной формации, а также пазушными элементами – почками (которые потенциально обеспечивают ветвление побега), формирующимися розеточными или верхнерозеточными вегетативными побегами первого года развития. Ветвление в границах этой зоны рассеянное. Формирующиеся в ЗВ побеги обеспечивают возобновление, разрастание и закрепление растения посредством формирования мощных корней.

СЗТ включает 1–2 верхних метамера розеточной части побега (в узлах которых также имеются почки, но они не развиваются) и расположенный выше олиственный цветонос, представленный длинными (6–10) метамерами с листьями переходного типа, а также ланцетными листьями. В пазухах листьев цветоноса почки неразвиты. Эта зона выполняет функции фотосинтеза и выноса соцветия над поверхностью грунта. Дальнейшее разрастание метамеров цветоноса способствует выносу генеративной сферы растения (к моменту плодоношения) над листьями для удобного распространения семян ветром.

ЗО во время цветения представляет собой участок укороченных междоузлий с чешуевидными или ланцетными листьями из пазух которых развиваются веточки с 1–3 соцветиями – корзинками (паракладиями). Главная функция ЗО – генеративная.

ГС располагается в верхней части синфлоресценции в виде терминальной корзинки.

Таким образом, в независимости от того является ли дициклический монокарпический побег полу- либо среднерозеточным, его структурно-функциональная зональность может быть обозначена формулой – НЗТ-ЗВ-ВЗТ-ЗО-ГС.

Обсуждение. Мезофит *P. hybridus* является многолетним растением, что также подтверждается данными ряда ученых (Губанов и др., 2004; Алексеев, Веселова, 2010). Полученный вывод подтверждается сохранением целостности побеговой системы в течение 10 лет (Алексеев, Веселова, 2010). По-видимому, это связано с особенностями местообитания данного вида, так как, например, гигрофит *Petasites spurius*, принадлежит к группе малолетников вегетативного происхождения. По-видимому, именно эта жизненная форма способна обеспечить быстрое расселение и закрепление особей в местах с переменным увлажнением и подвижным субстратом (Шаклеина и др., 2018).

Многолетность и длительное сохранение связи между розеточными участками монокарпических побегов указывают на наличие у *P. hybridus* неспециализированной морфологической дезинтеграции. Наряду с дициклическими полурозеточными вегетативно-генеративными побегами, наличие среднерозеточных

вегетативно-генеративных побегов позволяет говорить о растении как о вегетативно-подвижном. Причем при физическом повреждении целостности побеговой системы (аббревиация) отдельные ее элементы (розеточные участки побегов) способны к автономизации, что говорит о необходимости отнесения этого растения (по степени воздействия на среду) к явнополицентрической биоморфе (Ценопопуляции..., 1976; Савиных, 2014). Отметим, что относительная автономизация розеточных побегов *P. hybridus* проявляется в раннем формировании у них собственных ассимилирующих органов, корней и ранней репродукции (Савиных, 2014).

Как уже было выше обозначено, наличие двух типов монокарпических побегов и характер прохождения ими фаз развития указывает на наличие динамической поливариантности. Она обусловлена наличием фазы геофильного побега у среднерозеточных монокарпических побегов и отсутствием ее у полурозеточных. Отметим, что динамическая поливариантность в развитии побегов свойственна и *P. spurius* (Шаклеина и др., 2017).

Особенности цветения *P. hybridus* также вызывают интерес с точки зрения адаптивной стратегии. Так, например, раннее заложение генеративной сферы (еще с осени), а также малые размеры синфоресценции (ее приземистость) в момент цветения, обеспечивают ранее зацветание соцветий в момент, когда листья еще не покрывают почву. Дальнейшее растяжение метамеров цветоноса и, соответственно, увеличение его в размерах (по мере созревания семян в корзинках), способствует выносу генеративной части растения над листьями и обеспечивает анемохорное распространение семян.

Ранее было показано, что для *P. spurius* кроме динамической поливариантности монокарпических побегов характерна еще и структурная поливариантность (Шаклеина и др., 2017). Она проявляется в вариабельности побега с точки зрения его структурно-функциональной организации. Последнее не свойственно *P. hybridus*, т.к. наличие двух типов (полу- и среднерозеточного монокарпических) побегов ведет лишь к качественным и количественным изменениям той или иной структурно-функциональной зоны, но редко приводит ее к дедифференциации, т.е. к принятию одной структурно-функциональной зоной функций другой.

Морфологические особенности побеговой системы и листья значительных размеров, создающие сильное затенение почвенного покрова, позволяют *P. hybridus* проявлять свойства эдификатора, конкурента-рудерала и вида-трансформера (Сукачев, 1928; Grime et al., 1988; Richardson et al., 2000) существенно изменяющего характеристики исходного биотопа.

Ритм сезонного развития *P. hybridus* соответствует таковому *P. spurius*.

Заключение. *P. hybridus* – летнезеленый, вегетативно-подвижный длиннокорневищный травянистый поликарпик, геофит, мезофит.

Для *P. hybridus* характерно наличие двух типов дициклических (без учета фазы почки) монокарпических побегов – полурозеточный и среднерозеточный. Если среднерозеточный вегетативно-генеративный побег в процессе своего развития проходит фазу почки, геофильного побега, вегетативного розеточного ассимилирующего побега (первый год), бутонизации, цветения, плодоношения и вторичной деятельности (второй год), то полурозеточный вегетативно-генеративный в процессе своего развития минует фазу геофильного побега. Таким образом у *P. hybridus* четко просматривается динамическая поливариантность развития побегов. Кроме того, если полурозеточные вегетативно-генеративные побеги служат, преимущественно, для закрепления и увеличения плотности популяции на ранее занятой территории, то среднерозеточные – для увеличения площади популяции в радиальном направлении. Закладка зачаточного соцветия к осени и, соответственно, ранее цветение растений, должно обеспечивать оптимальное опыление цветков насекомыми. Многократное увеличение размеров генеративной сферы (за счет роста ее метамеров в длину) к моменту плодоношения, обеспечивает вынос семян над поверхностью развивающихся листьев, что потенциально способствует распространению семян ветром.

Анализ структурно-функциональной организации обоих типов дициклических монокарпических побегов *P. hybridus* показал ее однотипность – НЗТ-ЗВ-ВЗТ-ЗО-ГС. При этом важным моментом является то, что на апикальном конце геофильного участка корневища среднерозеточного вегетативно-генеративного побега (входящего в состав НЗТ), существует возможность развития 1–2 боковых побегов. В этом случае может наблюдаться дедифференциация участка НЗТ, в результате чего она становится способна принимать на себя функции ЗВ.

Список литературы

- Алексеев Ю.Е., Веселова Т.В. 2010. Вегетативное и семенное размножение белокопытника гибридного *Petasites hybridus* в Московской области // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. Т. 115. Вып. 2. С. 34–40.
- Борисова И.В. 1965. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана / отв. ред. А.А. Юнатов // Тр. бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. Серия III

- (геоботаника). Вып. 17. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 64-99.
- Борисова И.В., Попова Т.А. 1990. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. Т. 75. № 10. С. 1420-1426
- Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.Н., Яценко-Хмелевский А.А. 1990. Лекарственные растения (растения-целители): Справ. пособие. 4-е изд. М.: Высш. шк. 544 с.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. 2004. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 3. Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: Т-во науч. изданий КМК. 520 с.
- Конечная Г.Ю. 1994. Род Белокопытник – *Petasites* Mill. // Флора Европейской части СССР. Т. VII / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб.: Наука. С. 75-76.
- Майоров С.Р., Алексеев Ю.Е., Бочкин В.Д., Насимович Ю.А., Щербаков А.В. 2020. Чужеродная флора Московского региона: состав, происхождение и пути формирования. М.: Т-во науч. изданий КМК. 573 с.
- Масленников А.В., Масленникова Л.А. 2019. Белокопытник гибридный (*Petasites hybridus* (L.) Gaertn., Mey et Schreb.) – новый вид для флоры ульяновской области и бассейна р. Свияги // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XXI межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае». Вып. 20. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения». С. 68-71.
- Савиных Н.П. 2007. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас: науч. издание. Т. V. Йошкар-Ола: МарГУ. С. 15-34.
- Савиных Н.П. 2014. Дезинтеграция как модус морфологической эволюции растений // Modern Phytomorphology. V. 5. P. 101–105.
- Серебряков И.Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука. 390 с.
- Серебрякова Т.И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука. 360 с.
- Серёгин А.П. 2012. Флора Владимирской области: конспект и атлас / А.П. Серёгин, при участии Е.А. Боровичёва, К.П. Глазуновой, Ю.С. Кокошниковой, А.Н. Сенникова. Тула: Гриф и К. 620 с
- Современные подходы к описанию структуры растения. 2008. / ред. Н.П. Савиных, Ю.А. Бобров. Киров: ООО «Лобань». 355 с.
- Сукачёв В.Н. 1928. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. М.; Л.: Книга, 232 с.
- Ценопопуляции растений (основные понятия и структура) 1976 / отв. ред. А.А. Уранов, Т.И. Серебрякова. М.: Наука. 217 с.
- Шаклеина М.Н., Савиных Н.П., Шабалкина С.В. 2018. Варианты строения и развития монокарпического побега *Petasites spurius* (Compositae) // Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН. Вып. 19. С. 69-73.
- Шаклеина М.Н., Шабалкина С.В., Савиных Н.П. 2017. К биоморфологии *Petasites spurius* (Compositae) // Вестник ВгГУ. Серия «Биология и

- экология». № 3. С. 112-123.
- Apostolova S., Oreshkova T., Uzunova V., Georgieva I., Maslenkova L., Tzoneva R.* 2023. A Standardized Extract of *Petasites hybridus* L., Containing the Active Ingredients Petasins, Acts as a Pro-Oxidant and Triggers Apoptosis through Elevating of NF- κ B in a Highly Invasive Human Breast Cancer Cell Line // *Front. Biosci. (Landmark Ed).* V. 28. № 6. P. 111. DOI: 10.31083/j.fbl2806111
- Datcu A.-D., Kolozsvari A.-G.* 2018. *Petasites hybridus* – morphology and main biological active compounds // *Biostudent.* V. 1 (2). P. 81-88.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R.* 1988. Comparative plant ecology: a functional approach to common British species. London: Unwin Hyman. 742 p.
- Haratym W., Weryszko-Chmielewska E.* 2012. The ecological features of flowers and inflorescences of two species of the genus *Petasites* Miller (Asteraceae) // *Acta Agrobotanica.* V. 65. № 2. P. 37-46.
- Nazarov M., Velev N., Mardari C., Grigorov B., Georgiev S., Genova B., Vassilev K.* 2022. Syntaxonomy and ecology of *Petasites albus*, *P. hybridus* and *P. kablikianus* phytocoenoses in Bulgaria and Romania // *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences.* V. 75. № 1. P. 43-55. DOI:10.7546/CRABS.2022.01.06
- Ożarowski M., Przystanowicz J., Przystanowicz A.* 2013. Phytochemical, pharmacological and clinical studies of *Petasites hybridus* (L.) P. Gaertn., B. Mey. & Scherb. A review // *Herba Polonica.* V. 59. № 4. P. 108-128. DOI: 10.2478/hepo-2013-0028
- Richardson D.M., Pysek P., Rejmanek M., Barbour M.G., Panetta F.D., West C.J.* 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // *Diversity and distribution.* V. 6. P. 93-107.
- Rotter M.C.* 2018. Noteworthy collection: *Petasites hybridus* // *The Great Lakes Botanist.* V. 57. P. 45-48.
- Thomet O.A.R., Schapowal A., Heinisch I.V.W.M., Wiesmann U.N., Simon H.-U.* 2002. Anti-inflammatory activity of an extract of *Petasites hybridus* in allergic rhinitis // *International Immunopharmacology.* V. 2. Is. 7. P. 997-1006. P. 1567-5769. DOI: 10.1016/S1567-5769(02)00046-2.
- Tys J., Szopa A., Lalak J., Chmielewska M., Serefko A., Poleszak E.* 2015. A botanical and pharmacological description of *Petasites* species // *Curr. Issues Pharm. Med. Sci.* V. 28. № 3. P. 151–154. DOI: 10.1515/cipms-2015-0062
- Wildi E., Schaffner W., Berger Büter K.* 1998. In vitro propagation of *Petasites hybridus* (Asteraceae) from leaf and petiole explants and from inflorescence buds // *Plant Cell Reports.* V. 18. № 3–4. P. 336-340. DOI: 10.1007/s002990050582
- Yordanova V., Momchilova S., Momchilova A., Ivanova A., Maslenkova L.* 2017. Influence of abiotic environmental factors on photosynthetic activity and leaf fatty acid composition of common butterbur (*Petasites hybridus*) from different habitats // *Comptes rendus de l'Academie bulgare des Sciences.* V. 70. № 10. P. 1399-1404.

ISSUES OF *PETASITES HYBRIDUS* (ASTERACEAE) BIOMORPHOLOGY OF THE SHOOT SYSTEM

E.A. Belyakov, O.A. Lebedeva

Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok

The paper considers shoot formation, the rhythm of seasonal development and the structural-functional organization of *Petasites hybridus*. It was found that *P. hybridus* is characterized by the presence of two types of dicyclic monocarpic shoots – semi-rosette and middle-rosette. In the development of the first type of shoot, the phase of budding, vegetative rosette assimilating shoot (first year), budding, flowering, fruiting and secondary activity (second year) are distinguished. In the development of the second type of shoot, a phase of geophilic shoot is observed between the kidney phase and the phase of vegetative rosette shoot. Despite the presence of two types of monocarpic shoots, their structural-functional organization is of the same type and is represented by the following zones: lower inhibition zone – resumption zone – top inhibition zone – enrichment zone – main inflorescence. It has been established that the adaptive features of the *P. hybridus* shoot system include: 1) the presence of two types of monocarpic shoots, allowing the plant not only to hold the space occupied by it, but also to expand it; 2) laying of the terminal inflorescence by autumn and subsequent earlier flowering; 3) the possibility of dedifferentiation of the apical part of the geophilic part of the dicyclic monocarpic middle-rosette shoot from the lower inhibition zone to the resumption zone; 4) scattered branching in the resumption zone; 5) an increase in the size of the flowering axis by the period of dissemination, which contributes to its removal above the leaf surface and ensures convenient dissemination of achenes by wind.

Keywords: *butterbur, shoot formation, monocarpic shoot, structural-functional organization, phase of the shoot development.*

Об авторах:

БЕЛЯКОВ Евгений Александрович – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, лаборатория высшей водной растительности, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109, e-mail: eugenybeliakov@yandex.ru.

ЛЕБЕДЕВА Ольга Алексеевна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, лаборатория высшей водной растительности, ФГБУН Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, 109, e-mail: lebedeva_oa@ibiw.ru.

Беляков Е.А. К биоморфологии побеговой системы *Petasites hybridus* (Asteraceae) / Е.А. Беляков, О.А. Алексеева // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 137-152.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.09.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК [581.526.45+581.526.34] (470.2)
DOI: 10.26456/vtbio351

МОЛИНИЕВЫЕ ЛУГА И ПУСТОШИ НА СЕВЕРО-ВОСТОЧНОМ ПРЕДЕЛЕ АРЕАЛА В ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ*

И.Б. Кучеров¹, А.В. Разумовская², Е.И. Копейна³,
Н.С. Ликсакова¹, К.В. Щукина¹

¹Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. Санкт-Петербург

²Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, г. Апатиты

³Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, г. Апатиты

На основе выборки из 61 геоботанического описания, преобладающая часть которых сделана авторами в 1996–2020 гг., методом доминантно-детерминантной классификации описано 11 синтаксонов молиниевых лугов и пустошей на северо-восточном пределе ареала *Molinia caerulea* в Европейской России (табл. 1). Олуговелые пустоши ассоциации (асс.) *Vaccinieto uliginosi-Molinietum* распространены в Мурманской области. Суббореальные пустошные виды (*Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*) объединяют их с аналогичными сообществами Скандинавии (табл. 2). Отдельные субассоциации близки к травяным болотам (лапландская *caricosum flavae*) или подгольцовым лугам (хибинская *geraniosum sylvatici*). Более южные типы молиниевых лугов описаны как на силикатах (*Molinia caerulea* + *Prunella vulgaris* из Южной Карелии, *Molinia caerulea* + *Kadenia dubia* из поймы р. Волхов и др.), так и на известняках (кенозерская асс. *Molinietum trifoliosum medii*). У них выявляются флористические связи с центральноевропейскими молиниевыми лугами кислых почв; связи с аналогичными лугами на известняках выражены слабее (табл. 2). Все типы сообществ распространены в условиях умеренной континентальности климата. Они в значительной мере самобытны, при этом редки.

Ключевые слова: Европейская Россия, классификация растительности, луга, пустоши, *Molinia caerulea*.

Луга и пустоши с доминированием или согосподством *Molinia caerulea* обычны в атлантическом и субатлантическом климате Скандинавии и Центральной Европы (Fremstad, 1997; Leuschner,

* Работа И.Б. Кучерова, Н.С. Ликсаковой и К.В. Щукиной выполнена в рамках действующего государственного задания БИН РАН по теме № 121032500047-1, А.В. Разумовской – в соответствии с темой НИР ИППЭС КНЦ РАН № FMEZ-2022-0008, Е.И. Копейной – согласно теме НИР ПАБСИ КНЦ РАН № FMEZ-2024-0011.

Ellenberg, 2017). На северо-западе Европейской России эти сообщества повсеместно редки и находятся на северо-восточном пределе своего распространения. В настоящей статье рассмотрено их ценотическое разнообразие, в том числе в сравнении с их западными аналогами, а также зависимость этих сообществ от факторов внешней среды.

Использованные данные и методы. Положенная в основу работы выборка содержит 61 геоботаническое описание лугов и пустошей со значимым обилием *Molinia caerulea*.

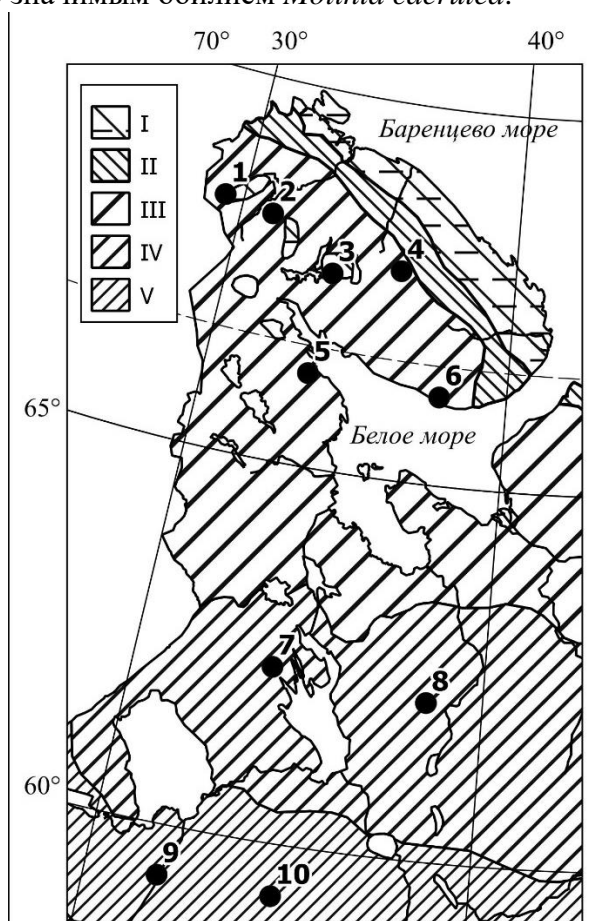


Рис. 1. Местоположение описаний: 1 – массив Йонн-Ньюгоайв; 2 – предгорья Сальных тундр, Лапландский заповедник; 3 – Хибинские горы; 4 – Кейвское нагорье; 5 – низовья р. Кереть; 6 – Терский берег, район д. Чаваньга; 7 – заповедник «Кивач»; 8 – национальный парк «Кенозерский»; 9 – пойма р. Волхов; 10 – окрестности п. Сомино.

Зоны и подзоны (Исаченко, Лавренко, 1980): I – тундра; II – лесотундра и подгольцовые редколесья; III–V – тайга: III – северная, IV – средняя, V – южная

Основная часть этих описаний (56) выполнена авторами в Мурманской, Архангельской, Ленинградской, Новгородской областях и Республике Карелия (рис. 1) в 1996–2020 гг. с процентной оценкой

проективных покрытий (ПП) всех видов растений по ярусам. Площадь описаний варьирует от 4 до 100 м² у разных авторов. В большинстве описаний на стенках прикопки оценивался гранулометрический состав почвы и замерялась толщина подстилки. Еще 4 описания с Тверского берега Белого моря предоставлены авторам К.Б. Поповой (МГУ им. М.В. Ломоносова). В выборку вошло также описание В.В. Алабышева (1926) из поймы р. Волхов, сделанное в шкале рангов О. Друде и приведенное к шкале ПП (Кучеров, 2019).

При классификации растительности использован доминантно-детерминантный подход. Синтаксоны исходно выделены по доминантам (Шенников, 1938), затем их объем уточнен с помощью детерминантных групп экологически близких видов (Кучеров, 2019), установленных табличным методом (Becking, 1957; Westhoff, Maarel, 1978). При этом использована интегрированная ботаническая информационная система IBIS 7.2 (Зверев, 2007). К одной ассоциации отнесены описания со сходным набором доминантов и детерминантов. У субассоциаций могут быть собственные доминанты и детерминанты вдобавок к таковым ассоциации в целом (Кучеров, 2019). При малом числе описаний, не позволяющем обобщить экологические черты групп, синтаксоны описываются как безранговые типы сообществ.

Выделенные 11 синтаксонов сведены в фитоценотическую таблицу (табл. 1). В нее внесены также сведения о ярусной структуре сообществ и характеристики их местообитаний. Последние включают сведения о почвах и почвообразующих породах и макроклиматические параметры, определяющие зональную и меридиональную приуроченность синтаксонов. В числе этих параметров – сумма превышений среднесуточных температур воздуха над базовой температурой в 10°C («градусо-дни выше 10°C»; *GDD*) по данным глобальной сети спутниковой метеосъемки (NASA prediction..., 2024) и рассчитанный на основе материалов из этой сети коэффициент континентальности Конрада (*K*) (Tuhkanen, 1980).

У ценофлор сосудистых растений в объеме выделенных синтаксонов проанализированы их экологические (по отношению к влажности и минеральному богатству почв) и географические (по широтным и хориономическим элементам) спектры, рассчитанные с учетом ПП видов (табл. 1). Для оценки экологических предпочтений видов использованы фитоиндикационные шкалы Л.Г. Раменского и др. (1956) с уточнениями для региона (Кучеров, 2019). Данные об ареалах сосудистых растений основаны на картографических материалах Э. Гультена и М. Фриза (Hultén, Fries, 1986) с уточнениями (Кучеров, 2019), мхов и печеночников – на монографиях соответственно М.С. и Е.А. Игнатовых (2003, 2004) и Р.Н. Шлякова (1976–1982).

Хориономические геоэлементы установлены путем соотношения видовых ареалов с выделами системы флористического районирования Земли (Камелин, 2018).

Синтаксоны с наибольшим числом описаний сопоставлены по своему флористическому составу со скандинавскими и центральноевропейскими молиниевыми лугами и пустошами (табл. 2).

Номенклатура сосудистых растений дана по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Игнатову с соавторами (Ignatov et al., 2006), печеночников – по А.Д. Потемкину и Е.В. Софроновой (2009). Виды, отсутствующие в этих источниках, приведены по чек-листу мировой флоры (The World Flora..., 2024).

Таблица 1

Фитоценотическая характеристика молиниевых лугов на северо-восточном пределе ареала в Европейской России

Вид	Ярус	Синтаксоны										
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Детерминантные виды												
<i>Betula subarctica</i>	a ₂	50 ¹										
<i>Alnus kolaënsis</i>	b	75 ⁶				20 ¹						
<i>Pellia neesiana</i>	d	63 ⁺		1 ¹		20 ⁺	1 ¹		36 ¹	5 ⁺		
<i>Pohlia wahlenbergii</i>	d	50 ⁵			20 ⁺	20 ⁺				5 ⁺		
<i>Solenostoma obovatum</i>	d	88 ³⁴	1 ³			20 ⁸						
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	d	75 ⁴				20 ¹	1 ⁺					
<i>R. triquetrus</i>	d	75 ¹³				20 ³						
<i>Carex flava</i>	c	50 ³	2 ²³			20 ⁺			18 ⁺	11 ¹		
<i>Calamagrostis groenlandica</i>	c	50 ⁺		4 ⁵	20 ¹							
<i>Calluna vulgaris</i>	c	75 ⁵	1 ²	2 ¹	40 ⁺	60 ⁴				16 ⁺		
<i>Nardus stricta</i>	c	50 ²	1 ⁺	3 ³	60 ²	20 ²				16 ⁺		
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	75 ¹			40 ⁺	80 ¹	1 ³	1 ⁺				
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	c	75 ⁴		3 ²		80 ¹						
<i>Trollius europaeus</i>	c	63 ¹	1 ²		100 ¹¹	40 ²				5 ⁺		1
<i>Bartsia alpina</i>	c	75 ¹	2 ²	2 ⁺	80 ⁺	60 ¹						
<i>Solidago lapponica</i>	c	88 ²	1 ²		100 ⁶	80 ³						
<i>Saussurea alpina</i>	c	88 ²	1 ⁺		80 ¹	60 ⁴						
<i>Agrostis borealis</i>	c	50 ⁺	1 ⁺		60 ⁺	20 ⁺						
<i>Pinguicula vulgaris</i>	c	75 ¹	2 ²	2 ¹		80 ¹			9 ⁺			
<i>Andromeda polifolia</i>	c	75 ¹	2 ²	1 ⁺		60 ¹						
<i>Selaginella selaginoides</i>	c	75 ⁺			20 ⁺	80 ⁺			9 ⁺			
<i>Tofieldia pusilla</i>	c	63 ¹	1 ¹			80 ¹						
<i>Carex adelostoma</i>	c	25 ⁺	2 ²			40 ⁺						
<i>Juniperus sibirica</i>	b	75 ²			20 ⁺	40 ²						
<i>Carex vaginata</i>	c	75 ¹	1 ⁺		20 ⁺	60 ⁺	1 ¹					
<i>Ledum palustre</i>	c	88 ¹				40 ⁺	1 ⁺					
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	100 ¹⁸	1 ⁺	4 ²¹	60 ¹	100 ⁵	2 ⁵			26 ¹		

<i>Salix phylicifolia</i>	b	25 ¹	1 ¹	4 ¹	20 ⁺	60 ⁷			91 ²	37 ⁺
<i>Galium uliginosum</i>	c	63 ¹	1 ⁺	4 ²		60 ⁺			64 ¹	11 ⁺
<i>Calliergonella lindbergii</i>	d	50 ⁴	2 ²³	1 ¹		20 ⁺		1 ⁺	36 ⁹	68 ¹²
<i>Eriophorum angustifolium</i>	c		2 ³						18 ⁵	5 ⁺
<i>Campylium protensum</i>	d	13 ⁺	1 ²⁸						9 ⁺	5 ⁺
<i>Fissidens bryoides</i>	d	25 ⁺	2 ²							11 ⁺
<i>Oncophorus wahlenbergii</i>	d		1 ⁵							
<i>Cinclidium subrotundum</i>	d		1 ³							
<i>Trichophorum alpinum</i>	c	25 ⁺	2 ⁺						36 ¹	
<i>Campylium stellatum</i>	d	25 ³	2 ⁸					1 ³	82 ⁷	11 ¹
<i>Betula callosa</i>	b			3 ⁺						
<i>Salix lanata</i>	b			2 ⁺	20 ⁺					
<i>Carex aquatilis</i>	c	13 ²		4 ¹		20 ²				
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c			4 ⁷						
<i>Viola epipsiloides</i>	c			4 ⁷						
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i>	c			4 ²						
<i>Polytrichum jensenii</i>	d			4 ¹⁸						
<i>Straminergon stramineum</i>	d			3 ²						
<i>Philonotis tomentella</i>	d			2 ²						
<i>Plagiomnium curvatulum</i>	d			2 ²						
<i>Warnstorfia pseudostraminea</i>	d			2 ⁺						
<i>Polytrichum commune</i>	d	13 ⁺		4 ¹³		40 ⁺				
<i>Naumburgia thyrsiflora</i>	c			4 ⁺					55 ¹	5 ⁺
<i>Stellaria palustris</i>	c			4 ⁺					36 ¹	1 ¹
<i>Carex acuta</i>	c			1 ⁺		60 ²			27 ¹	58 ¹
<i>Allium schoenoprasum</i>	c			2 ⁺		40 ²				32 ⁺
<i>Juncus filiformis</i>	c	13 ⁺	1 ⁸	4 ¹		20 ⁺	1 ²	1 ⁺		63 ⁵
<i>Agrostis gigantea</i>	c			4 ⁹						47 ¹
<i>Festuca ovina</i> s.l.	c	13 ⁺		1 ⁺		80 ¹				
<i>Omalotheca norvegica</i>	c					100 ⁺				
<i>Hieracium nigrescens</i> s.l.	c					80 ⁺				
<i>Poa alpina</i>	c					40 ⁺				
<i>Carex bigelowii</i>	c					40 ⁺				
<i>Cerastium scandicum</i>	c					40 ⁺				
<i>Epilobium lactiflorum</i>	c					40 ⁺				
<i>Phyllodoce caerulea</i>	c					40 ⁺				
<i>Veronica alpina</i>	c					40 ⁺				
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	d	13 ⁺				60 ⁺		1 ³	36 ¹	5 ⁺
<i>Barbilophozia lycopodioides</i>	d	13 ⁺				60 ⁹				
<i>Sciuro-hypnum reflexum</i>	d					60 ⁺				
<i>S. starkei</i>	d					60 ⁺				
<i>Pohlia nutans</i>	d					40 ⁺				
<i>Bartramia ithyphylla</i>	d					40 ⁺				
<i>Betula nana</i>	b	25 ¹				40 ⁺	40 ⁶			
<i>B. czerepanovii</i>	b					40 ¹	20 ⁺			

<i>Taraxacum croceum</i>	c	25 ⁺	1 ¹		40 ⁺	60 ⁺						
<i>Bistorta vivipara</i>	c	13 ⁺		1 ⁺	60 ⁺	20 ⁺						
<i>Avenella flexuosa</i> s.l.	c	13 ⁺			80 ⁺	80 ³				16 ⁺		
<i>Cirsium heterophyllum</i>	c	38 ¹			40 ⁴	100 ⁶						1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	c				100 ⁵	40 ⁺	1 ⁺					
<i>Hieracium vulgatum</i> s.l.	c	38 ⁺			40 ⁺	40 ⁺						
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	c	25 ⁺			100 ⁵	80 ⁺						
<i>Euphrasia frigida</i>	c	13 ⁺			100 ¹	60 ⁺						
<i>Alchemilla</i> cf <i>glomerulans</i> s.l.	c	25 ⁺			80 ¹	40 ¹						
<i>Antennaria dioica</i>	c				20 ⁺	40 ¹						
<i>Geranium sylvaticum</i>	c				100 ¹⁵	60 ⁶	1 ³					
<i>Melica nutans</i>	c				80 ³	40 ⁺	1 ⁺					
<i>Sanionia uncinata</i>	d	25 ¹		2 ¹	80 ²	40 ¹	1 ¹⁰			5 ⁺		
<i>Angelica sylvestris</i>	c	25 ⁺	1 ⁺		60 ⁶	20 ¹	1 ⁺	9 ⁺			1	
<i>Rubus saxatilis</i>	c	13 ⁺			80 ⁹		1 ¹			5 ⁺	1	
<i>Campanula rotundifolia</i>	c	13 ⁺			80 ⁺					11 ⁺	+	
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	25 ⁺			100 ²	20 ⁺					1	
<i>Achillea millefolium</i> s.l.	c				80 ³	20 ⁺					+	
<i>Dianthus superbus</i>	c				100 ⁺					5 ⁺	3	
<i>Salix glauca</i>	b	13 ²				80 ³						
<i>Oxycoccus microcarpus</i>	c					40 ⁺						
<i>Trichophorum cespitosum</i>	c					20 ⁴						
<i>Hylocomium splendens</i>	d	25 ¹¹				80 ¹⁰				5 ⁺		
<i>Pleurozium schreberi</i>	d					60 ⁹	1 ¹			5 ⁺		
<i>Viola epipsila</i>	c		1 ⁺		60 ¹	2 ³		9 ⁺				
<i>Calamagrostis phragmitoides</i>	c		1 ⁺		40 ⁺	2 ⁸		36 ²				
<i>Carex juncella</i>	c	25 ⁺	1 ⁺		40 ²	1 ³				11 ¹		
<i>Rubus arcticus</i>	c				40 ⁺	1 ⁺						
<i>Juniperus communis</i>	b					1 ¹⁵						
<i>Alnus incana</i>	b					1 ¹⁵	1 ¹	64 ²	68 ²		20	
<i>Agrostis canina</i>	c			20 ¹			1 ⁸			5 ⁺		
<i>Betula pubescens</i>	b					1 ¹	2 ⁺	55 ⁺	21 ⁺		1	
<i>Pinus sylvestris</i>	b	38 ⁺					2 ⁺	64 ¹	21 ⁺			
<i>Salix cinerea</i>	b						1 ⁺	36 ⁺	5 ⁺	1 ⁺		
<i>Equisetum fluviatile</i>	c		1 ⁺				1 ⁵	91 ⁹	5 ⁺			
<i>Prunella vulgaris</i>	c					1 ²	2 ⁸	64 ¹	16 ⁺			
<i>Leontodon autumnalis</i>	c						2 ³	73 ⁺	16 ⁺	1 ¹		
<i>Phragmites australis</i>	c						1 ⁸	55 ²	21 ⁺		+	
<i>Agrostis stolonifera</i>	c						1 ¹⁰	91 ⁷	21 ⁺			
<i>Carex serotina</i>	c						2 ⁵	82 ¹¹				
<i>Dactylorhiza incarnata</i>	c						1 ⁺	73 ⁺				
<i>Juncus alpino-articulatus</i>	c						1 ⁺	64 ²				
<i>Pedicularis palustris</i>	c						1 ⁺	64 ²				
<i>Carex flava</i> × <i>serotina</i>	c						1 ⁵	36 ¹				
<i>C. diandra</i>	c						1 ⁺	27 ⁷				

<i>Scorpidium scorpioides</i>	d						1⁸	82¹⁶			
<i>Salix pentandra</i>	b							64 ¹	5 ⁺		
<i>Equisetum palustre</i>	c				20 ¹	1 ⁺		55 ⁴			
<i>Ranunculus reptans</i>	c							45 ²	16 ⁺		
<i>Juncus nodulosus</i>	c							36 ⁺	16 ⁺		
<i>Thyselium palustre</i>	c							91 ¹			
<i>Lycopus europaeus</i>	c							73 ¹			
<i>Scutellaria galericulata</i>	c							73 ¹			
<i>Potamogeton gramineus</i>	c							55 ³			
<i>Triglochin palustre</i>	c							55 ¹			
<i>Cicuta virosa</i>	c							45 ⁺			
<i>Equisetum variegatum</i>	c							36¹¹			
<i>Eriophorum latifolium</i>	c							36 ²			
<i>Carex pulchella</i>	c							27 ¹			
<i>Scorpidium cossonii</i>	d							73²²	5 ³		
<i>Warnstorfia tundrae</i>	d							36 ⁶			
<i>Galium palustre</i>	c	38 ⁺			20 ⁺	1 ⁺	1 ¹	73 ⁺	63 ¹	1 ³	
<i>Comarum palustre</i>	c	13 ⁺	1 ²	2 ¹		1 ⁺		73 ¹	74 ¹		
<i>Lythrum salicaria</i>	c							73 ¹	84 ¹		
<i>Myosotis palustris</i>	c							55 ²	21 ¹		
<i>Fissidens adianthoides</i>	d					1 ⁺		27 ⁺	37 ³		
<i>Frangula alnus</i>	b						1 ⁺	9 ⁺	58 ⁺		
<i>Euphrasia hirtella</i>	c							9 ⁺	47 ⁺		
<i>Calamagrostis neglecta</i>	c							9 ⁺	37 ¹		
<i>Trifolium medium</i>	c								42 ⁴		1
<i>Mentha arvensis</i>	c						1 ³	18 ⁺	58 ¹	2 ⁺	
<i>Calamagrostis canescens</i>	c						1 ⁵		42 ¹	1²⁰	
<i>Carex cespitosa</i>	c						1 ⁺		32 ²	1 ⁺	
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	c								89 ³	1 ¹	
<i>Veronica longifolia</i>	c								79 ²	2 ¹	
<i>Climacium dendroides</i>	d		1 ¹		20 ⁺	1 ⁺	1 ¹	9 ⁺	63⁷	1 ⁺	
<i>Hieracium umbellatum</i>	c					1 ²	18 ⁺		79 ¹	1 ³	5
<i>Lysimachia vulgaris</i>	c								84 ²	2 ¹	1
<i>Galium boreale</i>	c								63 ²	2 ²	10
<i>Vicia cracca</i>	c								42 ¹	1 ⁺	1
<i>Quercus robur</i>	b									1 ⁺	
<i>Kadenia dubia</i>	c								11 ⁺	2⁸	
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	c									2 ¹	
<i>Poa palustris</i>	c									1⁸	
<i>Geranium palustre</i>	c									1 ³	
<i>Leucanthemum vulgare</i>	c									1 ³	
<i>Alopecurus pratensis</i>	c									1 ²	
<i>Succisa pratensis</i>	c									1 ¹	
<i>Viola persicifolia</i>	c									1 ⁺	
<i>Rosa majalis</i>	b									1 ⁺	5

<i>Ranunculus auricomus</i> s.l.	c									26 ⁺	1 ¹	
<i>Hieracium atratum</i> s.l.	c	25 ⁺										
<i>H. caesium</i> s.l.	c	25 ⁺										
<i>Festuca rubra</i>	c			1 ⁴								
<i>Cardamine dentata</i>	c								27 ¹			
<i>Thalictrum rariflorum</i>	c									26 ⁺		
<i>Sphagnum</i> spp.	d	63 ⁴	1⁸	2 ³	20 ⁺	40⁸	1 ²	1 ⁺				
<i>S. capillifolium</i> + <i>russowii</i>	d	38 ¹	1 ²			20⁷						
<i>Dicranum majus</i>	d	38 ¹	1 ⁺			20 ⁺						
<i>Plagiomnium ellipticum</i>	d	25 ⁺				20 ⁺	1 ²					
<i>Calliergon cordifolium</i>	d	50 ⁺		1 ¹				1⁸				
<i>Aulacomnium palustre</i>	d	13 ⁺			20 ⁺			1 ⁵				
<i>Philonotis fontana</i>	d				20 ²				27 ⁵			
<i>Hepaticae</i> spp.	d					60 ⁴			9 ⁺			
<i>Brachythecium</i> spp.	d						1 ¹					20
<i>Sphagnum centrale</i>	d	25 ⁺										
<i>Scapania</i> sp.	d			2 ¹								
<i>Mnium</i> sp.	d				40 ⁺							
<i>Dicranum</i> spp.	d					40 ³						
Среднее проективное покрытие ярусов, %												
– высокоствольных деревьев	a ₁	–	–	–	–	–	2	–	–	2 ⁺	–	30
– низкоствольных деревьев	a ₂	1	–	–	1	1	5	10	1	<1	–	–
– кустарников и подроста	b	15	3	5	1	15	30	2	15	5	1	25
– трав и кустарничков	c	60	80	75	90	75	95	95	80	85	95	95
– мхов	d	85	80	45	15	50	15	25	80	30	<1	20
Средняя высота ярусов, м:												
– низкоствольных деревьев	a ₂	5.5	–	–	5.5	?	4–5	5	7	5	–	–
– кустарников и подроста	b	<1	<0.5	0.9	1.0	0.8	1.5	1.5	1.5	1.5	0.8	1.3
Средняя мощность подстилки, см		17	28	3–5	?	10	1	0	<0.5	2	?	>15
Гранулометрический состав почвы	п, км	п	п, км	п, км	п, км	п, км	п	тс, г	тс, г	п, км	тс	п
Почвообразующие породы	с	с	с	уо	с	с	с	с	с	к, с	с	к
Средний уклон, °		48	0	0	45	15	3	0	0	2	0	0
Экспозиция склона	В, З	рвн	рвн	ЮЗ	все	С, Ю	рвн	рвн	все	рвн	рвн	
<i>GDD</i>		208	208	171	229	218	281	484	484	505	668	658
<i>K</i>		32.2	32.2	26.6	33.0	32.6	34.4	35.7	35.7	38.3	32.6	36.1
Число описаний		8	2	4	5	5	2	2	11	19	2	1
Спектры экологических и географических элементов ценофлор сосудистых растений с учетом проективного покрытия видов, %												
Индикаторы влажности почвы												
Ксеромезофиты		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Мезофиты		28	6	13	61	32	24	9	13	14	11	67
Гигромезофиты		58	40	79	37	42	65	59	19	61	83	32
Мезогигрофиты		11	47	5	2	18	9	22	36	19	4	1
Гигрофиты		3	6	2	+	8	2	6	18	4	2	+
Гелофиты		0	1	1	0	0	0	4	14	1	+	0

Индикаторы богатства почвы											
Олиготрофы	38	4	19	1	21	4	0	1	1	0	0
Олигомезотрофы	8	1	4	10	9	15	6	1	1	+	3
Мезотрофы	22	27	26	46	37	23	6	22	14	9	54
Мезоэвтрофы	32	68	44	43	33	58	82	73	80	88	43
Эвтрофы	+	0	7	0	+	+	6	3	4	3	+
Широтные геоэлементы и их группы											
Арктический и арктоальпийский	1	0	4	1	1	0	0	0	0	0	0
Гипоарктический, арктобореальный и гипоарктомонтанный	39	16	15	21	37	5	0	15	2	0	0
Бореальный	45	25	32	50	43	37	13	32	13	3	13
Бореонеморальный	1	2	0	6	4	12	16	11	8	25	20
Неморальный	0	0	0	0	0	0	0	0	+	5	0
Лесостепной	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Полизоональный	14	57	49	22	15	46	71	42	76	67	67
Хориономические геоэлементы и их группы											
Плюрирегиональный	+	0	+	+	0	0	5	8	+	0	+
Голарктический	40	23	29	5	24	12	7	41	11	10	7
Восточноамерикано-евразиатский и амфиатлантический	17	29	5	12	12	10	10	13	3	3	0
Евразиатско-западноамериканский и евразиатский	8	2	27	18	9	6	10	10	10	8	13
Евросибирский	16	12	6	20	30	24	18	16	16	24	37
Евросибирско- и европейско-древнесредиземноморские	10	33	32	41	21	48	50	8	58	51	43
Европейский	9	1	1	4	4	0	0	4	2	4	+

Примечание. Синтаксоны: 1–5 – *Vaccinieto uliginosi-Molinietum*: 1 – *solenostomosum obovatae*, 2 – *caricosum flavae*, 3 – *agrostoso giganteae-polytrichosum*, 4 – *geranium sylvatici*, 5 – *sphagno-hylocomiosum*; 6 – *Molinia caerulea* + *Calamagrostis phragmitoides*; 7 – *Molinia caerulea* + *Prunella vulgaris*; 8 – *Caricetum serotinae scorpidiosum*; 9 – *Molinietum trifoliosum medii*; 10 – *Molinia caerulea* + *Kadenia dubia*; 11 – *Molinia caerulea* + *Brachypodium pinnatum*.

Для видов приводятся постоянство (%) и (в надстрочном регистре) среднее проективное покрытие (%). Для синтаксонов с числом описаний менее 5 указано число описаний, где встречен вид. В случае единственного описания приводятся только покрытия. Детерминантные группы выделены серым фоном и жирной рамкой; виды в них сортированы по ярусам, далее по убыванию встречаемости во всем массиве описаний таблицы. У доминантов и субдоминантов значения постоянства и покрытия выделены полужирным шрифтом. Среднее проективное покрытие видов менее 0.5% отмечено плюсом «+». Прочерк «-» – отсутствие яруса или подъяруса, знак вопроса «?» – отсутствие данных. Исключены сопутствующие виды со встречаемостью 20% и менее в каждом из синтаксонов (при числе описаний от 3 до 5 – встреченные в единственном описании), всходы деревьев и кустарников.

Гранулометрический состав почвы: п – песок, км – каменистый, тс – тяжелый суглинок, г – глина. Почвообразующие породы: с – силикатные, уо – ультраосновные, к – карбонатные; «рвн» – ровный участок. *GDD* – сумма градусо-дней выше 10°C (NASA prediction..., 2024), *K* – коэффициент континентальности Конрада (Tuukkanen, 1980). Обозначения ярусов расшифрованы в таблице. В спектрах ценофлор процентные доли доминирующих элементов выделены полужирным шрифтом; «+» – вес элемента в спектре менее 0.5%.

Характеристика выделенных синтаксонов. Описанные нами молиниевые луга и пустоши развиваются в умеренно континентальном климате, в интервале значений *K* 27–36, в самых восточных местонахождениях в Кенозерье до 38. При этом теплообеспеченность вегетации может быть различной. При дальнейшем росте континентальности *Molinia caerulea* переходит под полог леса, за Уралом, однако, вновь появляясь на лугах (см. ниже), а в Арало-Каспийском регионе даже на мокрых солончаках (Рожевиц, 1934).

В травяном ярусе сообществ большинства типов по покрытию преобладают гигромезофиты и мезоэвтрофы, в большой мере вследствие господства *Molinia caerulea*. В остальном сообщества весьма разнородны и по занимаемым ими экотопам, и по видовому составу. В число их постоянных видов помимо самой *M. caerulea* входят лишь *Filipendula ulmaria* s.l. (incl. *F. denudata*) и *Parnassia palustris*. Все эти виды относятся к мезоэвтрофным гигромезофитам. Переход *Molinia caerulea* к произрастанию в олигомезотрофных условиях происходит уже в лесных сообществах Русской равнины, начиная от подзоны южной тайги и далее на юг (Кучеров, 2017).

В хориономических спектрах ценофлор сосудистых растений в большинстве синтаксонов преобладают сравнительно теплолюбивые евросибирско-древнесредиземноморские виды. Мурманские ценофлоры обязаны этим собственно доминирующей роли молинии, более южные – также участию иных полизональных видов. Все это говорит о миграционном характере генезиса данных ценофлор.

Ассоциация *Vaccinieto uliginosi-Molinietum* (табл. 1, № 1–5) объединяет залуговелые молиниевые пустоши Мурманской области. Это сообщества субарктического климата со сравнительно коротким вегетационным периодом, что не благоприятствует *Molinia caerulea* с ее поздним началом вегетации. Все они отмечены на характерных для региона каменистых или песчаных почвах, нередко развитых на скальном основании. В составе ассоциации можно выделить 5 субассоциаций. При обработке большего объема данных некоторые из них, видимо, выделяются в отдельные ассоциации. В первую очередь это касается хибинской субассоциации (см. ниже), наиболее близкой к луговому типу растительности. Основная часть описаний сделана в лесном поясе гор, но в двух субассоциациях из 5 описания полностью либо частично приурочены к подгольцовому поясу.

Кустарничково-травяной ярус обычно несколько разрежен, и его ПП в большинстве субассоциаций не превышает 60–80%. Одновременно развит моховой ярус (ПП 45–85%); формируется грубогумусная, часто оторфованная дернина. Это сближает сообщества с вересковыми пустошами Западной Европы (Leuschner, Ellenberg, 2017). В своем ярусе *Molinia caerulea* постоянно сочетается с

эрикоидными кустарничками и психрофильными злаками, характерными для атлантических и субатлантических вересковых пустошей и/или для окраин верховых болот. Это олиготрофные и олигомезотрофные мезофиты и гигромезофиты с бореальным (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*) или гипоарктомонетанном (*Nardus stricta*, *Empetrum hermaphroditum*) ареалом, в совокупности формирующие детерминантную группу ассоциации. Основную часть этих видов (*Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Nardus stricta*) можно отнести к субокеаническим по конфигурации их ареалов (Hultén, Fries, 1986) и по статистически значимым негативным корреляционным связям между ПП и К, говорящим об океаническом тяготении видов (Кучеров и др., 2024). Аналогичные связи были подтверждены и для более широко распространенной *Vaccinium uliginosum* (Кучеров, Зверев, 2024). Последний вид может быть особенно обилен, разделяя господство с *Molinia caerulea* или даже превосходя ее по своему покрытию.

Для большинства субассоциаций характерны гипоарктические (в широком смысле) пустошно-луговые (*Agrostis borealis*, *Bartsia alpina*) и лугово-лесные (*Solidago lapponica*, *Saussurea alpina*), а также гипоаркто-бореальные влажнолуговые (*Trollius europaeus*) виды. Они сходны с представителями предыдущей диагностической группы своим отношением к влажности почвы, но при этом являются мезотрофами (*Bartsia alpina*, *Solidago lapponica*) или мезоэвтрофами.

Всем субассоциациям, кроме терской и хибинской (см. ниже), свойственна и группа голарктических мезоэвтрофных мезогигрофитов ключевых болот (*Selaginella selaginoides*, *Carex adelostoma*, *Tofieldia pusilla*, *Pinguicula vulgaris*). К ней тяготеет и олиготрофно-болотный *Andromeda polifolia*. В другую диагностическую группу болотных и прибрежно-луговых видов наряду с мезогигрофильной *Salix phylicifolia* входят и гигромезофиты (*Galium uliginosum*, *Calliergonella lindbergii*). Эти виды объединяют мурманскую ассоциацию с молиниевыми лугами юга Карелии и юго-запада Архангельской области.

Молиниевые пустоши описаны также в Норвегии (Fremstad, 1997) и Центральной Европе (Leuschner, Ellenberg, 2017). Здесь они обогащены атлантическими *Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Polygala serpyllifolia*, *Hypnum jutlandicum* и др., а доминирование распределено между *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix*. Судя по данным палинологической летописи, на западе Норвегии эти сообщества естественны, притом стабильны на протяжении всего субатлантического периода голоцена с его влажным и сравнительно прохладным климатом (Prøsch-Danielsen, Øvstedal, 1994). На севере Центральной Европы молиниевые пустоши, а затем и луга возникают на месте верещатников из *Calluna vulgaris* и *Erica tetralix* под влиянием

выпаса, выкашивания и эвтрофикации почв после кислотных дождей. Эрикоидные кустарнички не усваивают нитратный азот. *Molinia caerulea*, *Avenella flexuosa* и даже *Nardus stricta* способны на это и быстро увеличивают свое ПП (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Subass. *solenostomosum obovatae* (табл. 1: № 1). Сообщества описаны на крутых береговых уступах оз. Пусозеро в северо-западной части Лапландского заповедника, на высоте около 140 м над у. м. Видимо, они встречаются и в других местностях лесистой западной части Мурманской области. Это типичные кустарничковые пустоши с господством *Vaccinium uliginosum*, где *Molinia caerulea* выступает доминантом 2-го порядка. Постоянные и сравнительно обильные спутники – *Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum* и в то же время *Carex flava*, растение иной экологии. Нередки куртины кустарниковой *Alnus kolaënsis*, отдельные низкоствольные деревья *Betula subarctica*. В моховом ярусе доминирует *Solenostoma obovatum* в сопровождении *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus* и *Pohlia wahlenbergii*.

Детерминанты субассоциации – древесно-кустарниковые виды (*Betula subarctica*, *Alnus kolaënsis*), печеночники (*Solenostoma obovatum*, *Pellia neesiana*) и мхи (*Pohlia wahlenbergii*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *R. subpinnatus*) от мезофитов до мезогигрофитов. Это в основном мезотрофы, хотя представлены и олигомезотрофы (*Solenostoma obovatum*), и мезоэвтрофы (*Alnus kolaënsis*, *Pohlia wahlenbergii*). *Carex flava* (мезоэвтрофный мезогигрофит) связывает субассоциацию с желтоосоковой (табл. 1: № 2), участки которой расположены при основании этих же береговых склонов, а *Calamagrostis groenlandica* (арктический мезотрофный гигромезофит) – с терской subass. *agrostosopolytrichosum* (табл. 1: № 3). В то же время бореальные (*Carex vaginata*, *Ledum palustre*) и гипоарктомонтанные (*Juniperus sibirica*) психрофиты сближают ее с subass. *sphagno-hylocomiosum*, распространенной в регионе близ северной границы зоны тайги.

За счет обилия *Vaccinium uliginosum* в спектрах ценофлоры преобладают олиготрофы и голарктические бореальные виды.

Участки голубичных пустошей по берегам ледниковых озер изредка встречаются на юг до средней тайги Кенозерья (Разумовская и др., 2012); правда, на них отсутствует *Molinia caerulea*.

Subass. *caricosum flavae* (табл. 1: № 2). Заболоченные сообщества, встречаются вдоль линии уреза воды при основании береговых уступов с голубичными пустошами. Почвы оторфованы; мощность залежи достигает 40 см. Один из участков описан на сплаvine, лежащей на песке озерного мелководья. В травяном ярусе согосподствуют *Molinia caerulea* и *Carex flava*. Им сопутствуют *S. adelostoma*, *Eriophorum angustifolium*, *Trichophorum alpinum*, *Andromeda polifolia*, *Pinguicula vulgaris*. Постоянство и ПП *Vaccinium*

uliginosum и *Calluna vulgaris* снижены, но эти виды по-прежнему присутствуют, как и луговые травы из группы *Trollius europaeus* (см. выше). Из кустарников встречается лишь единичная низкая *Salix lapponum*. В числе доминантов мохового яруса *Calliergonella lindbergii* и *Sphagnum cf riparium* сочетаются с *Campyllum protensum* и *C. stellatum*, мхами ключевых болот.

Детерминантную группу синтаксона формируют болотные мезогигрофиты и гигрофиты, от мезотрофов (*Eriophorum angustifolium*) до мезоэвтрофов (*Cinclidium subrotundum*) и эвтрофов (*Campyllum protensum*). К группе примыкают и мезотрофные мезофильные мхи микроповышений (*Oncophorus wahlenbergii*, *Fissidens bryoides*). Другая группа болотных мезогигрофитов (*Trichophorum alpinum*, *Campyllum stellatum*) сближает субассоциацию с осочниками на отмелях озер в Южной Карелии (табл. 1: № 8), тогда как *Carex flava* – с описанной выше субассоциацией голубичных пустошей. В спектрах ценофлоры преобладают мезогигрофиты, мезоэвтрофы и полизональные виды.

Синтаксон лишь предварительно отнесен к рассматриваемой ассоциации. По мере накопления описаний он, скорее всего, примкнет к одному из типов молиниевых ключевых болот. Последние известны по всей Фенноскандии (*Carex spp.-Schoenus ferrugineus-Sphagnum warnstorffii-Campyllum stellatum-typ* (Påhlsson, 1994)). В Финляндии они описаны как *Campyllum stellatum-Drepanocladus intermedius fens* с *Molinia caerulea*, *Carex flava*, *Geranium sylvaticum*, *Saussurea alpina*, *Potentilla erecta* и др. (Eurola et al., 1984), а на сырых каменистых россыпях в Норвегии – как *rasmak, gras-urt-utforming med fuktarter*. В последнем случае спутниками *Molinia caerulea* и *Carex flava* выступают одновременно *Digraphis arundinacea*, *Saxifraga aizoides* и *Linum catharticum* (Fremstad, 1997). Травяные болота и заболоченные луга с господством молинии известны и на юге Англии и в Уэльсе, но *Carex flava* на них отсутствует (Rodwell, 1992).

Заметим, что на заболоченных участках центральноевропейских олуговельных пустошей с согосподством *Molinia caerulea* и *Erica tetralix* тоже формируется моховой ковер (обычно из *Sphagnum papillosum*) и накапливается торф (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Subass. *agrostoso giganteae-polytrichosum* (табл. 1: № 3) описана у д. Чаваньга на Терском берегу Белого моря. Сообщества развиты в пойме нижнего течения р. Чаваньги по ее низким берегам или на скальных выходах. Видимо, они могут встретиться и вдоль других рек Терского берега. Подстилка мощностью 3–7 см. В кустарничково-травяном ярусе согосподствуют *Molinia caerulea* и *Vaccinium uliginosum*; первый вид преобладает. Доминанты 2-го порядка – луговые *Agrostis gigantea* и *Sanguisorba officinalis*, прибрежно-луговые *Calamagrostis groenlandica*, *Parnassia palustris*, также *Viola epipsiloides*. В ярусе

кустарников отдельные экземпляры *Betula callosa*, *Salix lanata* и *S. lapponum*; деревьев нет. Олуговению пустошей способствует их выкашивание, снижающее ПП *Vaccinium uliginosum* и кустарников. Моховой ярус пятнистый из *Polytrichum jensenii* и *P. commune*.

Детерминантную группу образуют гипоарктические (*Betula callosa*, *Salix lanata*, *Viola epipsiloides*, *Polytrichum jensenii*, *Philonotis tomentella*, *Plagiomnium curvatulum*), аркто- (*Straminergon stramineum*, *Warnstorfia pseudostraminea*) и гипоаркто-бореальные (*Carex aquatilis*, *Pedicularis sceptrum-carolinum*) виды. К ним примыкает полизональная *Sanguisorba officinalis*, с учетом ее распространения в регионе придающая группе «приморский» облик. Как и в subass. **caricosum**, детерминанты относятся к мезотрофам или мезоэвтрофам (исключение – олигомезотроф *Straminergon stramineum*) условий повышенной влажности – от гигромезофитов до гигрофитов (кроме *Polytrichum jensenii* и *Plagiomnium curvatulum*, близких к мезофитам).

Олиготрофный гигромезофит *Polytrichum commune* сближает субассоциацию с subass. **sphagno-hylocomiosum** (табл. 1: № 5), бореальные и полизональные отшельные виды (*Carex acuta*, *Allium schoenoprasum*) – как с ней, так и с кенозерскими молиниевыми лугами (табл. 1: № 9), влажнолуговая *Agrostis gigantea* и прибрежно-луговой *Juncus filiformis* – только с последними. Околоводные *Naumburgia thyrsoflora* и *Stellaria palustris* объединяют синтаксон с осочниками на отмелях озер Южной Карелии (табл. 1: № 8), а *Calamagrostis groenlandica* – с голубичными пустошами Лапландского заповедника (см. выше). Нехарактерны виды из групп *Trollius europaeus* и *Pinguicula vulgaris*.

В составе ценофлоры преобладают гигромезофиты; в остальном ее спектры сходны с таковыми предыдущего синтаксона.

Сообщества subass. **geraniosum sylvatici** (табл. 1: № 4), в отличие от остальных субассоциаций, развиты не на силикатных, а на ультраосновных породах. Они описаны в Хибинском горном массиве на границе подгольцового и гольцового (горно-тундрового) поясов на высоте 400–500 м над у. м. Выраженная близость сообществ к подгольцовым лугам побуждает отнести их к нижнему из двух, т. е. к подгольцовому поясу. Из всех 5 субассоциаций именно этой свойствен самый густой травяной ярус (ПП 95%) при одновременном разрежении мохового (ПП 15%). Чаще всего сообщества приурочены к крутым (вплоть до отвесных, 45–75°) каменистым склонам южной группы экспозиций. Но они могут быть развиты и на конусах выноса делювия с уклоном менее 5°. Мощность подстилки не измерена, но, видимо, невелика.

В травяном ярусе согосподствуют *Molinia caerulea*, *Geranium*

sylvaticum и *Trollius europaeus*; последние два вида – константные доминанты влажноразнотравных лугов северной и средней тайги. Доминантом 2-го порядка в нижнем подъярусе травостоя выступает лесная *Rubus saxatilis*. Из сопутствующих видов сравнительно обильны *Solidago lapponica* и *Vaccinium myrtillus*. Высокое постоянство этих видов, а также *Alchemilla glomerulans* s.l., *Phyllodoce caerulea*, *Epilobium lactiflorum*, *Poa alpina*, *Bartsia alpina*, *Taraxacum croceum* говорит об условиях повышенной нивальности. В то же время в растительном покрове начинают встречаться *Potentilla erecta* и *Viola canina* s.l., характерные для более южных молиниевых лугов на кислых почвах. ПП *Vaccinium uliginosum*, *Calluna vulgaris* и *Nardus stricta* снижено, однако постоянство этих видов остается умеренно высоким. Кустарниковый ярус почти не развит, представлен единичными низкорослыми кустами *Betula czerepanovii* и *B. nana*; деревья отсутствуют. В разреженном, но богатом видами моховом покрове наибольшего обилия достигает *Barbilophozia lycopodioides*, повсеместно характерная для криволесий и ерниковых тундр в горах Восточной Фенноскандии (Påhlsson, 1994).

Многовидовую детерминантную группу субассоциации формируют мезотрофные мезофиты (*Cerastium scandicum*, *Phyllodoce caerulea*, *Veronica alpina*, *Omalotheca norvegica*, *Hieracium nigrescens* s.l., *Barbilophozia lycopodioides*, *Pohlia nutans*, *Bartramia ithyphylla*, *Sciurohypnum reflexum*, *S. starkei*) и олигомезотрофные психромезофиты (*Festuca ovina* s.l., *Carex bigelowii*). К ним присоединяются лишь немногие мезоэвтрофные виды от мезофитов (*Poa alpina*) до мезогигрофитов (*Epilobium lactiflorum*, *Bryum pseudotriquetrum*). Видам сосудистых растений в группе свойственны гипоарктические либо арктоальпийские ареалы, но мхам – бореальные или полизональные (за вычетом арктоальпийской *Bartramia ithyphylla*).

Столь же обширная группа видов сходной экологии с господством мезотрофных и олигомезотрофных мезофитов и гигромезофитов объединяет субассоциацию с subass. ***sphagnohylocomiosum***. В ее составе преобладают гипоарктические растения пустошей (*Avenella flexuosa* subsp. *montana*), криволесий (*Betula czerepanovii*), ерниковых (*B. nana*) и нивальных луговинных (*Anthoxanthum alpinum*, *Bistorta vivipara*, *Alchemilla glomerulans* s.l., *Euphrasia frigida*, *Taraxacum croceum*) тундр. Но представлены и бореальные виды (*Vaccinium myrtillus*, *Cirsium heterophyllum*, *Antennaria dioica*, *Hieracium vulgatum* s.l.).

Мезотрофные лесные и лугово-лесные мезофиты (*Melica nutans*, *Geranium sylvaticum*) и тундрово-лесные гигромезофиты (*Sanionia uncinata*) сближают обе субассоциации с молиниевыми лугами Керетского Беломорья (табл. 1: № 6). Наконец, группа бореальных

мезотрофных и мезоэвтрофных мезофитов, в основном луговых (*Dianthus superbus*, *Chamaenerion angustifolium*, *Campanula rotundifolia*, *Achillea millefolium* s.l.), но отчасти также лесных (*Rubus saxatilis*) и лугово-лесных (*Angelica sylvestris*), оказывается общей для хибинской субассоциации и молиниевых лугов на известняках юго-востока Ленинградской области (табл. 1: № 11). Все эти виды обычны и на подгольцовых лугах иных типов в горах, далеких от Кольского п-ова, в частности, на Среднем Урале, где они произрастают на элюво-делювии кварцитов. Черты сходства отчасти объясняются дренированностью горных почв. Это подтверждается и отсутствием болотно-ключевых видов из группы *Pinguicula vulgaris*. Однако вряд ли это справедливо в случае *Angelica sylvestris*, обычного на ключевых болотах таежной зоны.

В спектрах ценофлоры преобладают бореальные виды, мезотрофы и мезофиты. В числе рассматриваемых синтаксонов это один из немногих, где ПП мезофитов больше, чем у гигромезофитов.

При обработке большего массива описаний субассоциация может подняться в ранге, при этом обособиться от пустошей и примкнуть к другим синтаксонам подгольцовых лугов. В рамках синтаксономической системы Ж. Браун-Бланке она уже была описана в ранге ассоциации под названием *Molinio caeruleae–Trollietum europaei* Кореина et Королёва 2023 и отнесена к союзу *Potentillo–Polygonion vivipari* Nordh. 1937 порядка *Epilobio lactiflori–Geranietalia sylvatici* Michl, Dengler et Huck 2010 и класса *Mulgedio–Aconitetea* Hadač et Klika in Klika et Hadač 1944 (Копейна, Королёва, 2023). При этом в число описаний, характеризующих синтаксон, вместе с луговыми попали и описания типичных чернично-луговиковых (с *Avenella flexuosa* и *Vaccinium myrtillus*) пустошей – без молинии и лишь с незначительным участием луговых видов. В данной статье эти описания исключены.

Класс *Mulgedio–Aconitetea* объединяет разнотравную, в том числе высокотравную, с флорогенетической точки зрения – бетулярную (Клеопов, 1941) растительность Субарктики и подгольцового пояса гор умеренных широт Северного полушария. Однако *Molinia caerulea* нельзя считать бетулярным видом. Против этого свидетельствуют и ее исключительно широкий ценоспектр, в том числе охватывающий и широколиственные леса Центральной Европы, и поздние начало вегетации и цветение, подтверждающие южное происхождение вида (Leuschner, Ellenberg, 2017; Кучеров, 2017). Расселение *M. caerulea*, *Calluna vulgaris* и других суббореальных видов западноевропейской пустошной ценофлоры на севере Фенноскандии происходило в теплом и влажном климате атлантического оптимума голоцена. Возможно, именно тогда *Molinia caerulea* появилась на влажноразнотравных лугах из *Geranium sylvaticum* и *Trollius europaeus*, сформировавшихся как тип сообществ еще в раннем голоцене (Миняев, 1985; Кучеров и др., 2024).

Но современные местонахождения этих сообществ могут быть обусловлены и более высоким положением верхней границы леса в Хибинах в «малое межледниковье» субатлантического периода 900–1000 л. н. (Рябцева, 1972, цит. по: Копейна, Королёва, 2023).

К subass. *sphagno-hylocomiosum* (табл. 1: № 5) относятся голубично-молиниевые пустоши на начальной стадии заболачивания, широко распространенные в таежной части Мурманской области. Они описаны от горного массива Йонн-Ньюгоайв на западе региона и Лапландского заповедника до р. Пессарьок на севере Кейвского нагорья. Сообщества приурочены к долинам рек и котловинам проточных озер в лесном и подгольцовом поясах вплоть до 515 м над у. м., встречаясь как на ровных участках, так и на крутых склонах береговых уступов. Мощность подстилки не превышает 10 см. Тем не менее, в число доминантов мохового яруса входят виды *Sphagnum*, в их числе красноокрашенные *S. capillifolium* и *S. russowii*. Однако их превосходят по ПП таежные зеленые мхи – *Hylocomium splendens* и *Pleurozium schreberi*. В описании из Лапландского заповедника обильна и *Solenostoma obovatum*. В целом для яруса мхов характерны полидоминантность и варьирование ПП от 10–25 до 80–95%.

В кустарничково-травяном ярусе *Molinia caerulea* является единственным константным доминантом 1-го порядка, хотя в отдельных описаниях также могут быть обильны *Trichophorum cespitosum* или *Carex juncella*. Как и в хибинской субассоциации, постоянны *Geranium sylvaticum* и *Cirsium heterophyllum*. Но они присутствуют лишь как сопутствующие, хотя и сравнительно обильные виды. Такая же роль свойственна *Vaccinium uliginosum* и *Calluna vulgaris*. Как и для subass. *solenostomosum*, характерны куртины низких кустарников. Здесь они сформированы *Salix phylicifolia*, *S. glauca*, *Betula nana* и *Juniperus sibirica*. В сообществах лесного пояса иногда встречаются отдельные низкоствольные деревья *Betula subarctica*, *Picea* × *fennica* или *Alnus kolaënsis*.

Детерминанты субассоциации – бореальные и гипоаркто-бореальные растения таежных хвойных лесов (*Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*) и верховых болот (*Trichophorum cespitosum*, *Oxycoccus microcarpus*), олиготрофы и олигомезотрофы с различными требованиями к влажности. К группе присоединяется и мезотрофная гипоарктическая *Salix glauca*. Другая группа бореальных видов, на этот раз мезотрофных (*Calamagrostis phragmitoides*, *Carex juncella*, *Rubus arcticus*) и мезоэвтрофных (*Viola epipsila*) гигромезофитов и мезогигрофитов, объединяет субассоциацию с молиниевыми лугами Керетской Карелии (табл. 1: № 6). Видовой состав обеих групп подчеркивает ее бореальные черты. В то же время детерминантная группа *Juniperus sibirica* связывает субассоциацию с лапландскими

голубичными пустошами subass. *solenostomosum*, а группа *Cirsium heterophyllum* – с подгольцовыми луговинами subass. *geraniosum*. Группа *Geranium sylvaticum* объединяет синтаксон как с хибинскими, так и с северокарельскими молиНИЕВЫМИ лугами, а группа *Carex acuta* – с терскими и одновременно с кенозерскими. На сходство экологических условий с таковыми терской subass. *agrostosopolytrichosum* указывает и *Polytrichum commune*, который, однако, здесь малообилен и характеризуется лишь умеренным постоянством.

В спектрах ценофлоры преобладают бореальные виды, мезотрофы и гигромезофиты.

К югу от Кольского п-ова сообщества с господством *Molinia caerulea* представляют собой уже не пустоши, а настоящие луга с ПП травяного яруса 80–95%, тогда как мохового – не более 30%. Они развиваются в условиях большей теплообеспеченности (*GDD* 280–675) при некотором росте континентальности (*K* 34–38; табл. 1) и приурочены к ровным или слабополугим участкам речных и озерных берегов. Подстилка в большинстве типов задернованная, маломощная, не более 2 см. Выраженно преобладают полизональные мезоэвтрофные луговые виды, а эрикоидные кустарнички и *Nardus stricta*, как правило, нетипичны. Характерно зарастание лугов *Alnus incana*, отчасти также *Salix myrsinifolia* (табл. 1). Однако общности сукцессионной тенденции еще недостаточно, чтобы объединить все их типы в один синтаксон, пусть и в качестве разных субассоциаций.

Луга *Molinia caerulea* + *Calamagrostis phragmitoides-muna* (табл. 1: № 6) описаны в Северной Карелии по берегам р. Кереть в 5–6 км выше устья на силикатных породах среднего состава. Малое число описаний и их слабовыраженная детерминация не позволяют описать их в качестве синтаксона того или иного ранга.

В травяном ярусе выражено (ПП 60%) преобладает *Molinia caerulea*. Доминанты 2-го порядка – *Calamagrostis phragmitoides* и (эпизодически) *Chamaepericlymenum suecicum*. Из видов-спутников обильнее других *Vaccinium uliginosum*, сближающая луга с голубично-молиНИЕВЫМИ пустошами Мурманской области. Константные, но малообильные виды – *Parnassia palustris* и *Viola epipsila*.

Луга активно зарастают *Alnus incana* и *Juniperus communis*; последний вид служит единственным детерминантом сообществ данного типа. Встречаются отдельные высокие деревья *Betula pubescens*. В моховом покрове обильна *Sanionia uncinata*.

Группа *Calamagrostis phragmitoides*, как и *Vaccinium uliginosum*, связывает сообщества с *Vaccinieto-Molinietum sphagno-hylocomiosum*, а группа *Geranium sylvaticum* – с хибинской *V.-M. geraniosum* (см. выше). В то же время *Alnus incana* приближает их к среднетаежным молиНИЕВЫМ лугам, так что данный луговой тип представляется в

значительной мере переходным.

В целом для Северной, а также Западной Карелии молиниевые луга нехарактерны. Здесь более обычны мезотрофные болота с согосподством *Molinia caerulea* и *Carex lasiocarpa* (Раменская, 1956), наблюдавшиеся первым из авторов в Костомукшском заповеднике.

Луга *Molinia caerulea* + *Prunella vulgaris-muna* (табл. 1: № 7) описаны в средней тайге Заонежской Карелии, в заповеднике «Кивач» по восточному берегу оз. Пандозеро, вдоль прибрежной кромки сероольшаника, на тяжелых сырых почвах, подстилаемых породами основного состава. Видимо, весной они кратковременно заливаются. В травяном ярусе на фоне господства *Molinia caerulea* доминантами 2-го порядка выступают *Prunella vulgaris*, *Agrostis stolonifera*, *A. canina*, *Phragmites australis*. В число обильных спутников входят *Carex serotina*, *Parnassia palustris*, реже *Calamagrostis canescens*, *Equisetum fluviatile*, *Potentilla erecta*, *Filipendula ulmaria*. Характерны куртины низкоствольной *Alnus incana* и отдельные кусты *Salix myrsinifolia*. Заращение лугов *Alnus incana* подтверждается и наличием *Molinia caerulea* и *Carex serotina* под пологом сероольховых мелколесий, граничащих с луговыми участками. В куртинном моховом покрове лугов могут преобладать *Scorpidium scorpioides* или *Calliergon cordifolium* с примесью *Aulacomnium palustre*. В спектре ценофлоры сосудистых растений господствуют гигромезофиты.

Луга рассматриваемого типа редки в заповеднике, и малое число описаний вновь, как и в случае керетских сообществ, затрудняет их детерминацию. Единственным детерминантом таких лугов пока выступает *Agrostis canina* – олигомезотрофный болотно-луговой мезогигрофит с амфиатлантическим бореальным ареалом.

Более обычны встречающиеся ниже по береговому склону и на отмелях длительно заливаемые луговины с согосподством *Carex serotina*, *Agrostis stolonifera*, *Equisetum variegatum* и *E. fluviatile*, где *Molinia caerulea* постоянна в качестве сопутствующего вида. На таких луговинах обычен сомкнутый покров гигрофильных мхов (*Scorpidium scorpioides*, *S. cossonii*, *Warnstorfia tundrae*), что позволяет описать их под названием *Caricetum serotinae scorpidiosum* (табл. 1: № 8). С молиниевыми лугами их объединяет многовидовая группа с преобладанием мезоэвтрофных и эвтрофных видов. В основном это мезогигрофиты и гигрофиты с бореальными или полизональными ареалами (*Equisetum fluviatile*, *Agrostis stolonifera*, *Phragmites australis*, *Carex serotina*, *C. flava* × *serotina*, *Juncus alpino-articulatus*, *Salix cinerea*, *Pedicularis palustris*). Меньшим числом видов представлены мезофиты (*Prunella vulgaris*, *Leontodon autumnalis*). Вместе с тем в группу входят олигомезотрофы и мезотрофы (подрост *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*, *Dactylorhiza incarnata*, *Carex diandra*, *Scorpidium*

scorpioides) с различными требованиями к влажности почвы.

В то же время от молиниевых лугов осочники отличает свойственная им группа мезогигрофитов, гигрофитов и гелофитов (*Equisetum palustre*, *Triglochin palustre*, *Potamogeton gramineus* f. *terrestris*, *Carex pulchella*, *Juncus nodulosus*, *Salix pentandra*, *Ranunculus reptans*, *Cicuta virosa*, *Thyselium palustre*, *Lycopus europaeus*, *Scutellaria galericulata*, *Scorpidium cossonii*, *Warnstorfia tundrae*). В основном это мезоэвтрофные виды; лишь *Carex pulchella*, *Juncus nodulosus*, *Thyselium palustre* и *Cicuta virosa* являются мезотрофами. Из числа гигромезофитов к группе присоединяются *Equisetum variegatum* и *Eriophorum latifolium*.

Осочники отличаются от молиниевых лугов и сомкнутым моховым ярусом, а также преобладанием мезогигрофитов и (среди мхов) гигрофитов в спектрах ценофлор.

Еще одна группа полизональных мезогигрофитов и гигрофитов, как мезоэвтрофов (*Lythrum salicaria*, *Myosotis palustris*, *Fissidens adianthoides*) и эвтрофов (*Galium palustre*), так и мезотрофов (*Comarum palustre*), сближает карельские позднеосочники с *Molinia caerulea* с молиниевыми лугами Кенозерья – ассоциацией ***Molinietum trifoliosum medii*** (табл. 1: № 9). Последние очень обычны на влажном делювии известняка по берегам озер Кенозерской системы на юго-западе Архангельской области, чаще в пойменных условиях, но иногда и выше по склону по опушкам осинников. Почвы песчаные или щебнистые, обычно с маломощной задернованной подстилкой. Лишь изредка последняя оторфована и толще 10 см.

В кенозерских сообществах *Molinia caerulea* выступает единственным доминантом травяного яруса. Однако ее сопровождают многие влажно- и пойменно-луговые виды, в числе которых наибольшее ПП у *Juncus filiformis*, *Trifolium medium* и *Ptarmica cartilaginea*. Постоянны, но малообильны *Lysimachia vulgaris*, *Veronica longifolia*, *Galium boreale*, *Filipendula ulmaria* s.l., *Parnassia palustris*, *Potentilla erecta*. Примечательно, что на участках с оторфованной подстилкой вновь появляются растения пустошей – *Calluna vulgaris* и *Nardus stricta*. В ярусе кустарников единичные экземпляры *Alnus incana*, *Salix myrsinifolia*, *S. lapponum*, *Frangula alnus*. Иногда встречаются отдельные деревья *Pinus sylvestris* или низкоствольной *Alnus incana*. В пятнистом моховом покрове господствуют *Calliergonella lindbergii* и *Climacium dendroides*.

В детерминантной группе ассоциации полизональные мезоэвтрофные и эвтрофные мезофиты (*Trifolium medium*, *Euphrasia hirtella*) сочетаются с бореальными и бореонеморальными мезотрофными гигромезофитами и мезогигрофитами (*Frangula alnus*, *Calamagrostis neglecta*). Следует указать на значимую региональную

роль *Trifolium medium*, обычного и обильного на лугах высокой поймы и надпоймы в бассейнах Онеги и Северной Двины, а также Верхней Волги (Шенников, 1938).

Две другие группы детерминантов объединяют ассоциацию с южнотаежными типами молиниевых лугов. Полизональные (*Carex cespitosa*, *Mentha arvensis*, *Veronica longifolia*, *Ptarmica cartilaginea*) и бореонеморальные (*Calamagrostis canescens*) мезоэвтрофные гигромезофиты и мезогигрофиты сближают ее с молиниевыми лугами в пойме р. Волхов (табл. 1: № 10). К этой группе влажнолуговых, ивняково- и болотно-луговых видов тяготеет и мезотрофный гигромезофит *Climacium dendroides*. Вторую группу формируют виды кратковременно заливаемых лугов, полизональные мезотрофные (*Hieracium umbellatum*) и мезоэвтрофные (*Vicia cracca*, *Galium boreale*) мезофиты. К ним, однако, примкнул и мезогигрофит *Lysimachia vulgaris*. Группа связывает кенозерские луга с обоими выделенными нами южнотаежными типами. Мезофиты из состава группы нередки и в средне- и северотаежных сосняках Карелии и Архангельской области на обнажениях известняков и гипсов (Кучеров, 2019).

Группа *Galium palustre* сближает синтаксон с позднеосочниками Южной Карелии, тоже развитыми по озерным берегам. Одновременно группа *Juncus filiformis* объединяет его с терской *Vacciniето-Molinietum agrostoso-polytrichosum*, группа *Carex acuta* – также с *V.-M. sphagnohylocomiosum* (см. выше). Спектры ценофлоры ассоциации типичны для молиниевых лугов, с преобладанием полизональных видов, мезоэвтрофов и гигромезофитов.

Кенозерские молиниевые луга – самые восточные из числа известных в таежной зоне. Они существуют на фоне континентальности климата, наибольшей для этих сообществ на данных широтах ($K = 38$).

Луга *Molinia caerulea* + *Kadenia dubia-muna* (табл. 1: № 10) описаны в пойме р. Волхов и ее притоков в Новгородской области, в подзоне южной тайги. Они развиты на тяжелых почвах невысоких, до полуметра, гряд (веретий) в окружении центральной поймы или по опушкам пойменных дубрав, заливаются на короткое время и быстро обсыхают (Алабышев, 1926; Ликсакова, 2012). В травяном покрове господство с *Molinia caerulea* разделяют *Calamagrostis canescens* или *Poa palustris*. Постоянен и может быть обилен лесостепной вид *Kadenia dubia*, лишь однажды встреченный на молиниевых лугах Кенозерья. В числе сравнительно обильных видов-спутников – *Filipendula ulmaria* s.l., *Geranium palustre*, *Potentilla erecta*, *Viola canina*, *Leucanthemum vulgare*, *Hieracium umbellatum*. Характерно постоянство *Gentiana pneumonanthe*. В ярусе кустарников – единичный подрост *Quercus robur* или *Populus tremula*, отдельные кусты *Salix myrsinifolia*, *S. starkeana*, *Rosa majalis*, но не *Alnus incana*. Заращение лугов кустарниками заторможено, в том

числе из-за выкашивания. Моховой покров слабозрелый из *Climacium dendroides* или отсутствует.

В числе детерминантов типа почти поровну представлены гигромезофиты и мезофиты, а мезоэвтрофы (*Alopecurus pratensis*, *Poa palustris*, *Geranium palustre*, *Viola persicifolia*, *Kadenia dubia*) сочетаются с мезотрофами (*Gentiana pneumonanthe*, *Succisa pratensis*, *Leucanthemum vulgare*, подрост *Quercus robur*). В группу наряду с бореонеморальными и полизональными входят и неморальные виды (*Quercus robur*, *Viola persicifolia*), при этом бореальные отсутствуют.

Группа *Mentha arvensis* сближает волховские луга с кенозерскими, группа *Hieracium umbellatum* – как с ними, так и с лугом на известняке у п. Сомино, *Rosa majalis* – только с последним. Преобладающие элементы в спектрах ценофлоры – как у предыдущего синтаксона.

Луга из волховской поймы тяготеют к ассоциации молиниевых лугов, ранее описанной из Псковской и Новгородской областей (Василевич, 2006), и, скорее всего, входят в ее состав. Этой ассоциации тоже свойственны *Gentiana pneumonanthe*, *Succisa pratensis*, *Lysimachia vulgaris*, *Hieracium umbellatum*, *Potentilla erecta*, в меньшей степени *Geranium palustre*. Однако одновременно с ними постоянны *Juncus filiformis*, типичный для молиниевых лугов Кенозерья, и вместе с ним неморальные *J. effusus*, *Betonica officinalis* и *Selinum carvifolia*. Последний вид характерен и для многих типов центральноевропейских молиниевых лугов на известняках (табл. 2). Набор диагностических видов у синтаксона В.И. Василевича выглядит полнее в силу большего охвата территории и большого числа описаний. Но этот автор все же ошибочно относит южнотаежные молиниевые луга Северо-Запада России к ассоциации *Molinietum caeruleae* Koch 1926, описанной из Швейцарии (Koch, 1926) и специфичной по набору диагностических видов. В числе последних много центральноевропейских видов (*Carex davalliana*, *C. hostiana*, *Colchicum autumnale*, *Ranunculus nemorosus*, *Valeriana dioica*), кальцефитов (помимо перечисленных видов, это *Gymnadenia conopsea*, *Epipactis palustris*, *Polygala amarella*) и эвтрофных гигрофитов (*Phragmites australis*, *Equisetum palustre*; табл. 2). Ю.А. Семенищенков (2009) при характеристике молиниевых лугов Брянской области описывает их лишь как «*тип сообщества Molinia caerulea*», отличая от центральноевропейской ассоциации.

Молиниевые луга с *Succisa pratensis*, *Viola persicifolia* и *Gentiana pneumonanthe* известны и на юге Норвегии. Однако здесь они сочетаются с *Nardus stricta*, *Avenella flexuosa*, *Sieglingia decumbens*, *Holcus lanatus* и другими растениями белоусовых и вересковых пустошей Атлантической Европы (Fremstad, 1997).

Для суходольных местообитаний в бассейне Волхова

характерны и безлесные маловидовые сообщества с согосподством *Molinia caerulea* (ПП 50%) и *Pteridium aquilinum* (ПП 30%) при участии *Vaccinium myrtillus*, *Potentilla erecta* и *Ptarmica cartilaginea* (Ликсакова, 2012). Однако их уже нельзя отнести к лугам. Скорее это распространившиеся по гари и обогащенные луговыми видами фрагменты подпологовой синузии окрестных молиниевых и орляково-молиниевых сосняков. Подобные леса, развитые на бедных флювиогляциальных песках при неглубоком залегании грунтовых вод, известны от Польши и Северо-Восточной Германии (Leuschner, Ellenberg, 2017) до южно- и подтаежных регионов запада и северо-запада России и далее Верхнего и Среднего Поволжья, и Заволжья (Благовещенский, 2005; Семенищенков, 2009; Кучеров, 2019; Кучеров и др., 2024). В них *Molinia caerulea* выступает уже не мезоэвтрофным, но олигомезотрофным видом со смещенным оптимумом по градиенту богатства почвы (Кучеров, 2017).

Луга *Molinia caerulea* + *Brachypodium pinnatum-muna* (табл. 1: № 11) представлены единственным описанием, сделанным в надпойме оз. Вожанское у п. Сомино на юго-востоке Ленинградской области. Сообщество развито полосой по опушке березняка и на четверть находится в проекции крон *Betula pendula* и *Pinus sylvestris*. В отличие от других типов молиниевых лугов, в нем наблюдается оторфованная подстилка мощностью более 15 см поверх песка, подстилаемого известняком. В травяном ярусе согосподствуют *Molinia caerulea* и *Brachypodium pinnatum*; к доминантам 2-го порядка могут быть отнесены *Galium boreale* и *Veronica chamaedrys*. Обильные сопутствующие виды – *Equisetum pratense*, *Calamagrostis epigeios*, *Galium album*, *Hieracium umbellatum*, *Dianthus superbus*. Луг активно зарастает *Alnus incana*; наблюдаются и крупные куртины *Rosa majalis*. Диффузный моховой ярус сформирован *Brachythecium* spp.

Rosa majalis объединяет рассматриваемый тип с молиниевыми лугами из поймы Волхова, группа *Hieracium umbellatum* – также с лугами Кенозерья, а группа *Rubus saxatilis* – с подгольцовыми лугами Хибин (см. выше). К собственным детерминантам типа условно отнесены виды, отмеченные лишь в его единственном описании. Это в основном мезофиты, мезотрофные (*Equisetum pratense*, *Brachypodium pinnatum*, *Betula pendula*, *Rosa majalis*, *Clinopodium vulgare*, *Veronica chamaedrys*, *Galium album*) либо (в меньшем числе) мезоэвтрофные (*Calamagrostis epigeios*, *Poa pratensis*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia sepium*, *Knautia arvensis*), по типу широтного ареала – бореонеморальные или полизональные. Из гигромезофитов в группу входят лишь *Bistorta major* и *Alchemilla acutiloba*, из бореальных видов – только *Equisetum pratense*. Мезотрофы и мезофиты лидируют и в спектрах ценофлоры.

Заметим, что сочетание видов, входящих в группу (*Betula*

pendula, *Rosa majalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigeios*, *Veronica chamaedrys*), во многом характерно для сообществ подтайги и лесостепи Западной Сибири. В системе Ж. Браун-Бланке последние относят к классу ***Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae*** Ермаков, Korolyuk et Lashchinsky 1991. Остается открытым вопрос, в какой мере с этим классом связаны восточноевропейские березняки из *Betula pendula*, в том числе и флороценогенетически, с учетом вероятных флористических влияний урало-сибирской плейстоценовой лесостепи.

Расселение *Molinia caerulea*, как и других видов океанической пустошной флоры, происходило в микулинское, а потом атлантическое время. Однако в формировавшиеся типы молиниевых лугов могли интегрироваться и континентальные виды, восходящие к лесостепной флоре, но близкие к молинии по своим эдафическим требованиям и фенологическим ритмам. Пример тому – *Gentiana pneumonanthe* (Кучеров и др., 2024). Сочетание *Molinia caerulea* и *Brachypodium pinnatum* также выглядит не случайным. Оба этих вида постоянны на молиниевых лугах, описанных из Швейцарии как ***Molinetum caeruleae caricetosum tomentosae*** Koch 1926, тоже на известняках. В числе иных диагностических видов этого синтаксона с классом постоянства V – *Carex tomentosa*, *C. flacca*, *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca*, *Linum catharticum*, *Daucus carota*, *Betonica officinalis* и др. (Koch, 1926). Однако на лугах subass. ***brachypodietosum pinnati*** Buchwald 1996 с известняков Швабского Альба *Brachypodium pinnatum* встречается лишь с классом постоянства II, тогда как с классом V – *Holcus lanatus*, *Dactylis glomerata*, *Carex flacca* и *C. panicea* (Buchwald, 1996). В составе ассоциации известна и остепненная словацкая субассоциация ***brometosum erecti*** Špániková 1983, но *Brachypodium pinnatum* в ней отсутствует (Špániková, 1983).

В Западной Сибири, в лесостепи Tobol-Иртышского и Обь-Иртышского междуречий *Molinia caerulea* и *Brachypodium pinnatum* вновь совместно встречаются на лугах на слабозасоленных полугидроморфных почвах по краю болот, описанных как ассоциация ***Cirsio cani-Calamagrostietum epigeii*** Korolyuk et Tishchenko 2014. Здесь оба этих вида сопутствуют более обычным и обильным *Cirsium canum* и *Calamagrostis epigeios*. Постоянны также *Sanguisorba officinalis*, *Vicia cracca* и *Kadenia dubia* (Корольюк, Тищенко, 2014; Кучеров и др., 2024). Близкая ассоциация ***Cirsio esculenti-Molinetum*** Grigoryev, Solomeshch, Alimbekova et Onishchenko 2002 объединяет засоленные луга в лесостепном Зауралье Башкирии. На них доминирующая *Molinia caerulea* произрастает вместе с *Cirsium canum*, *C. esculentum*, *Carex tomentosa*, *Sanguisorba officinalis*, *Hieracium umbellatum* и др., но *Brachypodium pinnatum* не отмечена (Григорьев и др., 2002).

Оба рассмотренных нами южнотаежных типа молиниевых

лугов развиваются при значительно большей теплообеспеченности вегетации, чем аналогичные средне- и, тем более, северотаежные луга. Это закономерно сказывается на их видовом составе, который обогащается мезотермами. Континентальность климата при этом лишь незначительно выше таковой для центральноевропейских типов лугов либо даже на одном уровне с ней. Теплообеспеченность вегетации ниже, чем на равнинах Центральной Европы, но примерно соответствует таковой в Альпах (табл. 1, 2).

Сравнение выделенных синтаксонов с их скандинавскими и центральноевропейскими аналогами (табл. 2) выявляет различную степень их флористической обособленности. На тесную связь молиниевых пустошей и лугов Мурманской области и Норвегии указывают сразу две объединяющие их группы видов. Если первую группу формируют бореально-лесные виды (*Juniperus communis*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*), то вторую – пустошные *Calluna vulgaris* и *Nardus stricta*. В Северной Фенноскандии *Calluna vulgaris*, очевидно, относится к мигрантам атлантического периода голоцена. *Nardus stricta* мог расселяться и ранее, в криогигротические интервалы позднеледниковья (Миняев, 1985; Кучеров, Зверев, 2024). Это не исключает, однако, его последующего расселения вместе с *Calluna vulgaris*. Оба вида характерны и для ряда синтаксонов центральноевропейских молиниевых лугов на бедных кислых почвах, в том числе для *Molinietum caeruleae* Koch 1926 *nardetosum strictae* (Jonas 1932) Tüxen 1937 из бассейна р. Одры (Grynja, 1962). *Nardus stricta* обычен также на молиниевых лугах Латвии (Сабардина, 1957) и Белоруссии (Сцепанович, 2000). С меньшей частотой *Calluna vulgaris* и *Nardus stricta* встречаются на молиниевых лугах Кенозерья, тяготея к их оторфованным участкам.

В то же время для норвежских молиниевых пустошей характерны океанические *Erica tetralix*, *Narthecium ossifragum*, *Hypnum jutlandicum* и другие виды (Prøsch-Danielsen, Øvstedal, 1994), за вычетом *Trichophorum cespitosum* не проникающие в Мурманскую область. В пределах последней океанические кустарнички, а отчасти и *Calluna vulgaris* замещены *Vaccinium uliginosum*.

Помимо *Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*, *Potentilla erecta* и (ближе к Атлантике) *Erica tetralix*, молиниевые луга Центральной Европы почти не имеют постоянных видов, объединяющих их со скандинавскими молиниевыми пустошами. Здесь на первый план выходят различия молиниевых лугов на кислых почвах и на известняках. Последние чаще всего развиваются в горных условиях (Koch, 1926; Španíková, 1983; Buchwald, 1996; Leuschner, Ellenberg, 2017) и в силу этого приближены к лугам средней и южной тайги Европейской России по теплообеспеченности вегетации. В то же время равнинные молиниевые

луга Центральной Европы (Passarge, 1955; Grynja, 1962; etc.) существуют в условиях более теплого зонального климата. В обоих случаях, однако, последний является более океаническим ($K < 30$), чем в Европейской России. Не менее важна и непосредственная разница химических свойств почв, развитых на силикатах и карбонатах, а также условий их дренажа, улучшающегося на известняках (Leuschner, Ellenberg, 2017).

Молиниевые луга на известняках флористически специфичны и характеризуются обширной группой диагностических видов (см. выше). Луга на кислых почвах отличает меньшее число детерминантов (*Sieglingia decumbens*, *Deschampsia cespitosa*, *Poa pratensis*, *Carex panicea*, *Succisa pratensis*). Последние два вида, а также *Festuca rubra*, *Holcus lanatus*, *Briza media* и константные на молиниевых лугах и пустошах всех типов *Potentilla erecta*, *Filipendula ulmaria* s.l. и *Galium uliginosum* свойственны и лугам на известняках.

С лугами Кенозерья все типы молиниевых лугов на кислых почвах Центральной Европы объединяет *Deschampsia cespitosa*, тогда как гигрофиты *Comarum palustre* и *Galium palustre* (Passarge, 1955) – лишь их сырые, длительно заливаемые варианты. С польским синтаксоном кенозерский сближают *Lythrum salicaria* и *Climacium dendroides* (Grynja, 1962), а со швейцарскими лугами на известняках – *Agrostis gigantea*, *Prunella vulgaris* и *Lysimachia vulgaris* (Koch, 1926). Эти виды нельзя считать ни облигатными, ни даже факультативными кальцефитами, но лишь мезоэвтрофами. Первые два из них свойственны и польской субассоциации, *Prunella vulgaris* также молиниевым лугам Кивача (см. выше).

Таблица 2

Флористическая дифференциация репрезентативных типов европейских лугов и пустошей с господством *Molinia caerulea*

Вид	Ярус	Синтаксоны								
		1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Trichophorum cespitosum</i>	с	V								
<i>Narthecium ossifragum</i>	с	V								
<i>Erica tetralix</i>	с	V								
<i>Hypnum jutlandicum</i>	d	V								
<i>Juniperus communis</i>	b	III	IV	I						
<i>Trientalis europaea</i>	с	IV	III	II						
<i>Vaccinium myrtillus</i>	с	I		V						
<i>Calluna vulgaris</i>	с	V	IV	II		V	I		I	
<i>Nardus stricta</i>	с	II	III	III		V	IV		I	
<i>Selaginella selaginoides</i>	с		IV	I						

<i>Carex vaginata</i>	c	IV	I						
<i>Ledum palustre</i>	c	V							
<i>Tofieldia pusilla</i>	c	IV							
<i>Empetrum hermaphroditum</i>	c	IV							
<i>Andromeda polifolia</i>	c	IV							
<i>Pinguicula vulgaris</i>	c	IV							
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	d	IV				I			
<i>Pellia neesiana</i>	d	IV							I
<i>Solenostoma obovatum</i>	d	V							
<i>Rhytidiadelphus subpinnatus</i>	d	IV							
<i>Trollius europaeus</i>	c	IV	V				I		I
<i>Vaccinium uliginosum</i>	c	V	III						II
<i>Solidago lapponica</i>	c	V	V						
<i>Saussurea alpina</i>	c	V	IV						
<i>Bartsia alpina</i>	c	IV	IV						
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	c	IV	II						
<i>Alchemilla cf glomerulans s.l.</i>	c	II	IV						
<i>Sanionia uncinata</i>	d	II	IV						I
<i>Campanula rotundifolia</i>	c	I	IV			I			I
<i>Festuca ovina s.l.</i>	c	I	IV		II				
<i>Avenella flexuosa s.l.</i>	c	I	IV						I
<i>Rubus saxatilis</i>	c	I	IV						I
<i>Dianthus superbus</i>	c		V			I			I
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	c	II	V						
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	c	II	V						
<i>Euphrasia frigida</i>	c	I	V						
<i>Geranium sylvaticum</i>	c		V						
<i>Omalotheca norvegica</i>	c		V						
<i>Melica nutans</i>	c		IV						
<i>Viola persicifolia</i>	c				V	IV			
<i>Sieglingia decumbens</i>	c				III	V	V		
<i>Poa pratensis</i>	c				IV	IV	II		
<i>Deschampsia cespitosa</i>	c				IV	IV	IV	III	II
<i>Galium palustre</i>	c	II			V		II		IV
<i>Comarum palustre</i>	c	I			IV		I		IV
<i>Carex panicea</i>	c	I			V	V	IV	II	
<i>Succisa pratensis</i>	c				V	V	V	III	
<i>Rumex acetosa</i>	c				I	V	II	I	

<i>Luzula multiflora</i>	c			II	V		II		
<i>Ptarmica vulgaris</i>	c			II	V				
<i>Hypericum perforatum</i>	c				V	I			
<i>Polygala vulgaris</i>	c				IV	I			
<i>Ranunculus acris</i>	c			II	III	V	I		
<i>Plantago lanceolata</i>	c				V	IV			
<i>Dianthus deltoides</i>	c				V	III			
<i>Cerastium holosteoides</i>	c				II	IV			
<i>Festuca rubra</i>	c			I	II	IV			V
<i>Holcus lanatus</i>	c				V	V			II
<i>Briza media</i>	c				III	II			V
<i>Amoria repens</i>	c					V	I		
<i>Daucus carota</i>	c					V			II
<i>Trifolium pratense</i>	c					IV			II
<i>Juncus articulatus</i>	c					IV			I
<i>Chrysopsis dubia</i>	c					V			
<i>Lythrum salicaria</i>	c			I		IV		V	I
<i>Climacium dendroides</i>	d					V		IV	
<i>Prunella vulgaris</i>	c			I	II	V		I	V
<i>Agrostis gigantea</i>	c					III		III	V
<i>Centaurea jacea</i>	c				III	II	I		IV
<i>Selinum carvifolia</i>	c				V	III			V
<i>Juncus filiformis</i>	c	I				III	IV		
<i>Hieracium umbellatum</i>	c					III	IV		
<i>Trifolium medium</i>	c					II	III		
<i>Lysimachia vulgaris</i>	c			I		III	V	III	
<i>Alnus incana</i>	b						IV		
<i>Ptarmica cartilaginea</i>	c						V		
<i>Veronica longifolia</i>	c						IV		
<i>Galium boreale</i>	c						IV		
<i>Phragmites australis</i>	c			I		I	II	V	
<i>Lathyrus palustris</i>	c					I	I	IV	
<i>Gymnadenia conopsea</i>	c		I					IV	
<i>Valeriana dioica</i>	c				I			IV	
<i>Equisetum palustre</i>	c					II		V	
<i>Lotus corniculatus</i>	c					II		V	
<i>Sanguisorba officinalis</i>	c					I		V	

<i>Betonica officinalis</i>	c							II		IV
<i>Carex davalliana</i>	c									IV
<i>Colchicum autumnale</i>	c									IV
<i>Epipactis palustris</i>	c									IV
<i>Ranunculus nemorosus</i>	c									IV
<i>Cirsium oleraceum</i>	c									IV
<i>Serratula tinctoria</i>	c									IV
<i>Molinia caerulea</i>	c	V	IV	IV	V	V	V	V	V	V
<i>Potentilla erecta</i>	c	V		II	III	V	II	IV	IV	V
<i>Filipendula ulmaria</i> s.l.	c		V		III	II	IV		IV	IV
<i>Galium uliginosum</i>	c		IV		IV	IV		III	I	II
<i>Angelica sylvestris</i>	c		II	III				I		V
<i>Parnassia palustris</i>	c		III				I		IV	IV
<i>Achillea millefolium</i> s.l.	c			IV		III	IV	II		
<i>Viola canina</i> s.l.	c			IV		V		II	III	
<i>Gentiana pneumonanthe</i>	c							III		V
<i>Calliergonella lindbergii</i>	d		III						IV	
<i>GDD</i>		410	208	229	1121	1121	1046	806	505	606
<i>K</i>		4.7	32.2	33.0	25.1	25.1	29.4	32.9	38.3	26.6
Почвообразующие породы	c	c	yo	c	c	c	c, к	к	к	к
Число описаний		20	8	5	9	7	22	7	19	8

Примечания. Синтаксоны: 1 – «вересковая пустошь с *Molinia*», Ругаланн, Норвегия (Prøsch-Danielsen, Øvstedal, 1994); 2 – Vaccinieto-Molinietum solenostomum, Лапландский заповедник (табл. 1, № 1); 3 – V.-M. geranium, Хибины (табл. 1, № 4); 4 – *Viola persicifolia*–*Molinia caerulea* subass. *Potentilla palustris* var. typ. Passarge 1955 («сырой вариант»), Шпреевальд, Германия (Passarge, 1955); 5 – V.p.–M.c. subass. *Dianthus deltoides* var. *Calluna vulgaris* Passarge 1955 («умеренно сухой вариант»), там же (l. c.); 6 – Molinietum caeruleae Koch 1926 nardetosum strictae (Jonas 1932) Tüxen 1937, бассейн р. Одры, Польша (Grynja, 1962); 7 – «Molinietum caeruleae», Псковская и Новгородская области (Василевич, 2006); 8 – Molinietum trifoliosum medii, национальный парк «Кенозерский» (табл. 1, № 9); 9 – Molinietum caeruleae caricetosum raniceae Koch 1926, Линт-Эбене, Швейцария (Koch, 1926). Виды, чей класс постоянства не превышает III в каждом из синтаксонов, опущены, если это не имяобразующие виды синтаксонов. Прочее как в табл. 1.

В целом, однако, и большинство центральноевропейских, и кенозерский синтаксоны характеризуют собственные, нередко многовидовые группы детерминантов, что подтверждает их обособленность. Вдобавок равнинным центральноевропейским и кенозерским молиниевым лугам свойственны разные сукцессионные тенденции. Первые входят в ряды демутации заболоченных березовых и влажных березово-дубовых лесов (из *Betula pubescens* и *Quercus*

robur) (Leuschner, Ellenberg, 2017; Кучеров и др., 2024), тогда как вторые зарастают *Alnus incana* и далее *Picea abies* s.l. Лишь в пойме Волхова описаны случаи зарастания молиниевых лугов подростом дуба (Алабышев, 1926), но данных об этом слишком мало.

Южнотаежные молиниевые луга из Псковской и Новгородской областей (Василевич, 2006) с центральноевропейскими лугами на кислых почвах тоже объединяют *Deschampsia cespitosa*, *Carex panicea* и *Succisa pratensis*, тогда как с польской субассоциацией – *Selinum carvifolia* и *Centaurea jacea*. Заметим, что со швейцарскими лугами на известняках синтаксон сблизил в основном эти же виды, а кроме них – *Lysimachia vulgaris*.

Распространению молиниевых лугов и в средней и южной тайге Европейской России, и в Центральной Европе способствовала хозяйственная деятельность человека, особенно практика подсечно-огневого земледелия. Грубые основания стеблей *Molinia caerulea* служат органами запаса, способными после пала быстро давать новые побеги (Leuschner, Ellenberg, 2017). Однако молиниевые луга как типы сообществ формировались, безусловно, естественным образом, в ареале последнего оледенения в Европе в основном в атлантическое время. Флороценотип молиниевых лугов на засоленных почвах юга Западной Сибири имеет более древний, а именно микулинский возраст (Кучеров, Зверев, 2024). Возможно, еще более древними являются молиниевые луга в субальпийском поясе гор Кавказа, пока еще очень плохо изученные.

К сожалению, вне поля зрения статьи остались луга на известняках с согосподством *Molinia caerulea* и *Sesleria uliginosa*. Это луга альпийско-карпатского типа, крайне восточный массив которых известен в пойме р. Ижоры близ д. Пудость в центральной части Ленинградской области (Кучеров, Зверев, 2024).

Заключение. В Европейской России нами описано 11 синтаксонов лугов и пустошей с господством или постоянным участием *Molinia caerulea* на северо-восточном пределе ареала этого вида в Европе (табл. 1). Все описанные типы сообществ распространены лишь в умеренно континентальном климате. Однако существование молиниевых лугов на юге Западной Сибири предполагает, что их распространение в Восточной Европе лимитировано не собственно континентальностью, но скорее продолжительностью безморозного периода, сроками наступления осенних заморозков и суровостью зим (Кучеров, Зверев, 2024). Теплообеспеченность вегетации при этом может сильно различаться. В Мурманской области молиниевые пустоши и луга существуют в условиях субарктического климата, тогда как луга в Центральной Европе – в умеренном климате широколиственно-лесной зоны.

Молиниевые луга и пустоши разных типов встречаются как на силикатных, так и на ультраосновных породах, луга также на известняках. Широкий диапазон климатических и топоэдафических условий, в которых формируются сообщества, ведет к высокому уровню их синтаксономического разнообразия и диверсифицирует их флористические связи. Молиниевые сообщества Мурманской области тесно связаны с молиниевыми и вересковыми пустошами и/или ключевыми болотами Скандинавии. У более южных типов молиниевых лугов как на силикатах, так и на известняках выявляются связи с центральноевропейскими молиниевыми лугами кислых почв. Аналогичные связи с центральноевропейскими лугами на известняках выражены слабее (табл. 2). Все описанные в Европейской России типы молиниевых лугов и пустошей в значительной степени самобытны, при этом должны быть отнесены к редким сообществам.

Авторы благодарны К.Б. Поповой (МГУ им. М.В. Ломоносова) за предоставление неопубликованных описаний, к.б.н. Н.Е. Королёвой (ПАБСИ КНЦ РАН) и д.б.н. В.В. Четиноге (ИГУ) за участие в полевых исследованиях, д.б.н. В.А. Бакалину (БСИ ДВО РАН), к.б.н. А.И. Максимова, к.б.н. Т.А. Максимовой (ИБ КарНЦ РАН), к.б.н. Т.П. Друговой (ПАБСИ КНЦ РАН), к.б.н. Е.Ю. Чураковой (ФИЦКИА РАН) за определение критических сборов мхов, д.б.н. А.Ю. Королюку (ЦСБС СО РАН) и д.б.н. О.В. Созинову (Гродненский государственный университет им. Янки Купалы, Беларусь) за помощь при подборе литературы.

Список литературы

- Алабышев В.В.* 1926. Очерк растительности поймы правого берега р. Волхова от дер. Слутки до реки Пчевжи // Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна. Л.: Промбюро СЗО ВСНХ. Вып. 9: Ботанические исследования в пойме р. Волхова 1922 и 1924 гг. С. 125-304.
- Благовещенский В.В.* 2005. Растительность Приволжской возвышенности в связи с ее историей и рациональным использованием. Ульяновск: Изд-во Ульяновск. ун-та. 715 с.
- Василевич В.И.* 2006. Влажные разнотравные луга северо-запада Европейской России // Бот. журн. Т. 91. № 9. С. 1313-1328.
- Григорьев И.Н., Соломещ А.И., Алимбекова Л.М., Онищенко Л.И.* 2002. Влажные луга Республики Башкортостан: Синтаксономия и вопросы охраны. Уфа: Гилем. 157 с.
- Зверев А.А.* 2007. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова. Томск: Изд-во Томск. ун-та. 304 с.
- Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* 2003. Флора мхов средней части европейской России. М.: КМК. Т. 1. С. 1-608. – Т. 2. С. 609-944. (Arctoa: Бриологический журнал. Т. 11, прилож. 1, 2.)
- Исаченко Т.И., Лавренко Е.М.* 1980. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л.: Наука. С. 10-22.

- Камелин Р.В. 2018. География растений. СПб.: Изд-во СПбГУ. 306 с.
- Клеопов Ю.Д. 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Вып. 1. С. 183-256.
- Копейна Е.И., Королёва Н.Е. 2023. Редкие сообщества асс. *Molinio caeruleae–Trollietum europaei* ass. nov. в Хибинских горах (Кольский полуостров) // Растительность России. № 46. С. 93-99.
- Королюк А.Ю., Тищенко М.П. 2014. Новая ассоциация низинных лугов Западной Сибири *Cirsio cani–Calamagrostietum epigeii* // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. № 3 (27). С. 84-100.
- Кучеров И.Б. 2017. Изменчивость эколого-ценотической приуроченности *Molinia caerulea* (Poaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 11. С. 1475-1503.
- Кучеров И.Б. 2019. Ценотическое и экологическое разнообразие светлохвойных лесов средней и северной тайги Европейской России. СПб.: Марафон. 568 с.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А. 2024. Ценотические позиции суббореальных пустошно-боровых и влажнолуговых видов растений в таежной зоне Европейской России // Вестн. Томск. гос. ун-та. Биология. В печати.
- Кучеров И.Б., Зверев А.А., Чиненко С.В. 2024. Ценотические позиции гипоарктобореальных видов растений и лишайников в сообществах тундры и тайги Европейской России // Разнообразие растительного мира. № 1. С. 4-45.
- Ликсакова Н.С. 2012. Растительность Чудовского района (Новгородская область). Растительные сообщества, заслуживающие охраны: Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН. 238 с. (Рукопись.)
- Миняев Н.А. 1985. Разработка вопросов истории формирования и структуры современной флоры Северо-Запада Европейской части СССР в связи с ее охраной. Заключительный отчет. Л.: ЛГУ. 68 с. (Рукопись на кафедре ботаники СПбГУ.)
- Потемкин А.Д., Софронова Е.В. 2009. Печеночники и антоцеротовые России. СПб.; Якутск: Бостон-Спектр. Т. 1. 368 с.
- Разумовская А.В., Кучеров И.Б., Пучнина Л.В. 2012. Сосудистые растения национального парка «Кенозерский» (Аннотированный список видов). Северодвинск: ЗАО «Партнер НП». 162 с.
- Раменская М.Л. 1956. Луга Западной Карелии // Тр. Кар. филиала АН СССР. Вып. 6: Вопросы луговодства и растениеводства в Карелии. С. 3-47.
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз. 472 с.
- Рожевиц Р.Ю. 1934. Род Молиния – *Molinia* Schrank // Флора СССР. Т. 2. С. 312–313.
- Сабардина Г.С. 1957. Луговая растительность Латвийской ССР. Рига: Изд-во АН Латвийской ССР. 304 с.
- Семенищенков Ю.А. 2009. Фитоценотическое разнообразие Судость-Деснянского междуречья. Брянск: РИО БГУ. 400 с.
- Сцепановіч І.М. 2000. Эколага-фларыстычны дыягназ сінтаксонаў прыроднай травяністай расліннасці Беларусі. Мінск: Камтат. 140 с.

- Черепанов С.К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб.: «Мир и семья-95». 991 с.
- Шенников А.П.* 1938. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 429-647.
- Шляков Р.Н.* Печеночные мхи Севера СССР. 1976–1982. Л.: Наука. Вып. 1–5.
- Becking R.W.* 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology // Bot. Rev. V. 23. N 7. P. 411-488.
- Buchwald R.* 1996. Basikline Pfeifengraswiesen (*Molinietum caeruleae*) und ihre Kontaktvegetation im weiteren Alb-Wutach-Gebiet (Hochrhein, SW-Deutschland) // Tuexenia. Bd 16. S. 179-225.
- Eurola S., Hicks S., Kaakinen E.* 1984. Key to Finnish mire types // European Mires. L.: Acad. Press. 117 p.
- Fremstad E.* 1998. Vegetasjonstyper i Norge. 2. oppl. // NINA Temahefte. T. 12. S. 1-279.
- Grynja M.* 1962. Łąki trzęslicowe Wielkopolski // Prace komisji nauk rolniczych i komisji nauk leśnych PTPN. T. 13. № 2. 127 s.
- Hultén E., Fries M.* 1986. Atlas of North European vascular plants, north of the Tropic of Cancer: In 3 t. Königstein: Koeltz Sci. Publ. 1172 p.
- Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A.* 2006. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa: Бриологический журнал. Т. 15. С. 1-130.
- Koch W.* 1926. Die Vegetationseinheiten der Linthebene // Jahrb. St.Gall. Naturwiss. Ges. Bd 61. Teil 2. S. 1-144.
- Leuschner C., Ellenberg H.* 2017. Vegetation ecology of Central Europe. Cham: Springer. V. I: Ecology of Central European forests. 971 p. – V. II: Ecology of Central European non-forest vegetation: coastal to alpine, natural to man-made habitats. 1093 p.
- NASA prediction of worldwide energy resources.* 2024. URL: <https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer/> (accessed on Feb. 02, 2024).
- Påhlsson L.* (ed.) 1994. Vegetationstyper i Norden. Köpenhamn: Nordiska Ministerrådet. 627 s.
- Passarge H.* 1955. Die Pflanzengesellschaften der Wiesenlandschaft des Lübbenauer Spreewaldes // Feddes Repertorium. Bd 135. S. 194-231 + Tab.
- Prøsch-Danielsen L., Øvstedal D.O.* 1994. Vegetation history of *Molinia* heaths in Tysvær, Rogaland, western Norway // Nord. J. Bot. V. 14. P. 557-568.
- Rodwell J.S.* (ed.) 1992. British Plant Communities. V. 2. Mires and heaths. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 628 p.
- Špáníková A.* 1983. Raslinne společenstva radu *Molinietalia* na Slovensku // Acta Bot. Slovaca. Ser. A. V. 7. 144 s.
- The World Flora Online.* 2024. <http://www.worldfloraonline.org> (accessed on Feb. 02, 2024).
- Tuhkanen S.* 1980. Climatic parameters and indices in plant geography // Acta Phytogeogr. Suec. V. 67. P. 1-105.
- Westhoff V., Maarel E.* 1978. The Braun-Blanquet approach // Handb. Vegetation Science. The Hague: Kluwer. T. 9: Classification of plant communities. P. 287-399.

MOLINIA MEADOWS AND HEATHS AT THE NORTH-EASTERN LIMITS OF THEIR DISTRIBUTION IN EUROPEAN RUSSIA

I.B. Kucherov¹, A.V. Razumovskaya², E.I. Kopeina³,
N.S. Liksakova¹, K.V. Shchukina¹

¹ V.L. Komarov Botanical Institute RAS, Saint-Petersburg

² Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Research Centre RAS, Apatity

³ N.A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden-Institute, Kola Research Centre RAS, Apatity

The 11 syntaxa of *Molinia caerulea* meadows and heaths (see Table 1) are recognized at the north-eastern limits of distribution of this species in European Russia using the dominant-determinant approach to vegetation. The data set includes 61 relevés; the major part of the latter was made by the authors in 1996–2020. Meadow heaths of *Vaccinieto uliginosi-Molinietum* are distributed in the boreal-forest zone of the Murmansk Region. Suboceanic heath species (*Calluna vulgaris*, *Nardus stricta*) join this unit to the analogous heaths of Scandinavia (see Table 2). Some of its subassociations are rather close to fens (the Lapland *caricosum flavae*) or subalpine meadows (the Khibinian *geraniosum sylvatici*). The more southern types of *Molinia* meadows are described on both the silicate (*Molinia caerulea* + *Prunella vulgaris*-type from Southern Karelia, *Molinia caerulea* + *Kadenia dubia*-type from the Volkhov River floodplain, etc.) and the carbonate bedrock (*Molinietum trifoliosum medii* from the Kenozero Lake area). They display floristic affinity to the Central-European syntaxa of *Molinia* meadows on acid soil. The affinity to the analogous types of meadows on limestone is less pronounced (see Table 2). All the described community types occur in moderately continental climate. They are decisively original and also rare.

Keywords: classification of vegetation, European Russia, heaths, meadows, *Molinia caerulea*.

Об авторах:

КУЧЕРОВ Илья Борисович – доктор биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, лит. В, e-mail: atragene@mail.ru

РАЗУМОВСКАЯ Анна Владимировна – ведущий инженер, Институт проблем промышленной экологии Севера Кольского научного центра Российской академии наук, 184209, Апатиты, Мурманская область, мкр. Академгородок, д. 14А, e-mail: anna-lynx@mail.ru

КОПЕИНА Екатерина Игоревна – младший научный сотрудник, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина Кольского научного центра Российской академии наук, 184209, Апатиты, мкр. Академгородок, д. 18А, e-mail: Kopeina-e@yandex.ru.

ЛИКСАКОВА Надежда Сергеевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, лит. В, e-mail: nliks@mail.ru.

ЩУКИНА Ксения Владимировна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории общей геоботаники, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197022, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2, лит. В, e-mail: Vyatka_ks_72@mail.ru.

Кучеров И.Б. Молиниевые луга и пустоши на северо-восточном пределе ареала в Европейской России / И.Б. Кучеров, А.В. Разумовская, Е.И. Копейна, Н.С. Ликсакова, К.В. Щукина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 153-188.

Дата поступления рукописи в редакцию: 19.02.24

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 574.2: 582.34 (470.331)

DOI: 10.26456/vtbio352

УСТОЙЧИВОСТЬ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА *NYHOLMIELLA* *OBTUSIFOLIA* К ВОЗДЕЙСТВИЮ ДИОКСИДА АЗОТА

А.А. Колонтаева¹, У.Н. Спирина^{1,2}

¹Тверской государственный университет, Тверь

²Главный Ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН, Москва

При помощи метода Фурье-ИК спектроскопии осуществлена оценка устойчивости химического состава эпифитного мха *Nyholmia obtusifolia*, который применяется для биоиндикации состояния атмосферного воздуха в городе Тверь, к воздействию диоксида азота в лабораторных условиях. Установлено, что модельный вид *in vitro* обладает высокой чувствительностью к данному поллютанту, что выражается в появлении химических и морфологических изменений во всех образцах. Проведён количественный анализ изменений в химическом составе экспериментальных образцов мха. Наибольшее количество алкилнитратов обнаружено в образцах *N. obtusifolia*, испытавших воздействие 16% азотной кислоты на протяжении 2 недель и 32% азотной кислоты на протяжении 1–2 недель. Пороговой концентрацией азотной кислоты для данного вида в условиях эксперимента является 32%. Проанализированы основные тенденции изменения состава белкового компонента под воздействием поллютанта. Наиболее подверженной изменениям в связи с накоплением экзогенного азота полосой, связанной с наличием белка в растительном материале, является полоса Амид III. Выявлено, что интенсивность полосы Амид II начинает возрастать вследствие влияния высоких концентраций азотной кислоты, в отличие от лишайников.

Ключевые слова: биоиндикация, брйоиндикация, *Nyholmia obtusifolia*, биотестирование, загрязнение воздуха, Фурье-ИК спектроскопия, диоксид азота.

Введение. Деятельность человека непрерывно оказывает трансформирующее влияние на естественные экосистемы и их отдельные компоненты. По этой причине, состояние атмосферного воздуха в связи с его загрязнением подлежит тщательному и регулярному мониторингу (Справка., 2023). На территории города Твери проводятся исследования, направленные на оптимизацию системы биоиндикации состояния атмосферного воздуха с помощью

эпифитных мхов, или бриоиндикации, которая имеет достаточно большой потенциал (Бревдо, Мейсунова, 2022; Мейсунова и др., 2022; Колонтаева, Спирина, 2023; Мейсунова, Бревдо, 2023). Доказано, что химический состав мха *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen et E. Warncke при произрастании на антропогенно-трансформированных территориях претерпевает изменения, связанные с накоплением диоксида азота (NO_2), который представляет собой одно из основных загрязняющих воздуха веществ в пределах Твери (Бревдо, Мейсунова, 2022; Справка..., 2023). В связи с этим целесообразно выяснить степень устойчивости модельного вида к данному поллютанту и выяснить особенности его аккумуляции растительным материалом в зависимости от концентрации и времени воздействия.

Цель исследования — оценить устойчивость химического состава растительного материала *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen et E. Warncke к воздействию диоксида азота.

Методика. Исследования проводились в летне-осенний период 2023 года в лаборатории ЦКП ФГБОУ ВПО «Тверской государственный университет». Отбор образцов эпифитного мха *N. obtusifolia* был произведен в фоновой зоне, расположенной в 60 км от города Твери (д. Ферязкино, Калининский район Тверской области), которая признана экологически чистой (Мейсунова и др., 2011).

Следующим этапом был модельный эксперимент *in vitro* по воздействию азотной кислоты (HNO_3) на химический состав и состояние побегов *N. obtusifolia*. Выбор используемого поллютанта обусловлен тем, что в естественных условиях во влажном воздухе NO_2 способен превращаться в аэрозоль азотной кислоты (Мейсунова и др., 2016). Эксперименты по моделированию атмосферного загрязнения *in vitro* проводились на основе ранее разработанной методики с использованием эпифитных лишайников (Мейсунова и др., 2011, 2016). Образцы при помощи двусторонней клейкой ленты прикреплялись к крышкам и стенкам эксикаторов объемом 0,5 л, после чего туда наливалось 20 мл HNO_3 в разных концентрациях (табл. 1, 2). Экспонирование происходило на протяжении 3 недель, при этом еженедельно часть образца изымалась из эксикаторов и высушивалась, а оставшаяся часть опрыскивалась водой из пульверизатора.

Впоследствии проводился Фурье-ИК спектральный анализ образцов *N. obtusifolia*, собранных в фоновой зоне, а также образцов, экспонированных в парах азотной кислоты, по стандартной методике (Мейсунова и др., 2011). За высушиванием побегов следовало изготовление из них таблеток с бромидом калия. Растительный материал *N. obtusifolia* массой от 0,0022 до 0,0025 г растирался в ступке. Затем в ступку добавлялись кристаллы KBr массой 0,32 г, которые так же измельчались вперемешку с уже растертым образцом

мха до состояния мелкодисперсного порошка, который спрессовывался в пресс-форме. Каждая таблетка изготавливалась повторно для достоверности результатов.

Таблица 1

Схема эксперимента по воздействию HNO_3

№ образца	С*, %	Объем реактивов	
		$V^{**}_{\text{КК}}$, мл	$V_{\text{воды}}$, мл
1	2	0,61	19,39
2	4	1,23	18,77
3	8	2,46	17,54
4	16	4,92	15,08
5	32	9,85	10,15
6	65	20	0

Примечание: *С – концентрация поллютанта; ** $V_{\text{КК}}$ – объем концентрированной кислоты.

Таблица 2

Схема проведения эксперимента *in vitro*

№ образца	Концентрация HNO_3 , %	Время экспонирования, нед.		
		1	2	3
1	2	+	+	+
2	4	+	+	+
3	8	+	+	+
4	16	+	+	+
5	32	+	+	–
6	65	–	–	–

Примечания: «+» — ИК-спектр образца зарегистрирован; «–» — ИК-спектр образца не зарегистрирован в связи с деструкцией побега

ИК-спектры образцов регистрировались в компьютерной программе FSPEC на Фурье-ИК спектрометре ФМС-1202 фирмы Инфраспек в диапазоне $450 - 4000 \text{ см}^{-1}$, разрешение составляло 4 см^{-1} . При каждом измерении было осуществлено 35 сканов. Полученные ИК-спектры обрабатывались при помощи программы Origin 8 (OriginLab Corp.). Интерпретация осуществлялась в структурно-чувствительной области «отпечатков пальцев» ($1800 - 500 \text{ см}^{-1}$). Учитывались результаты ИК-анализа лишайников и других видов мхов (Hu et al., 2011; Мейсунова и др., 2011, 2016; Колонтаева, Спирина, 2023).

При обработке спектров осуществлялся количественный анализ азотсодержащих веществ с помощью метода базовой линии (Ильичев и

др., 2010). Построение касательной и перпендикуляра к пику на анализируемой полосе поглощения и расчёт единиц поглощения (оптическая плотность, D_A) производились вручную в программе Origin 8. Для исключения влияния толщины образца на величину оптической плотности рассчитывалось отношение D_A / D_{2925} , так как в качестве полосы стандарта использовалась структурно-нечувствительная и, следовательно, неизменная полоса примерно на 2925 см^{-1} (валентные колебания CH_2 -групп) (Мейсурова и др., 2011).

Результаты и обсуждение. При расшифровке полученных ИК-спектров растительного материала было выявлено появление в образцах алкилнитратов (R-O-NO_2), что подтверждается наличием полос поглощения при $\sim 1385, 875\text{-}874 \text{ см}^{-1}$ после воздействия азотной кислоты во всех используемых концентрациях, а также при $\sim 780 \text{ см}^{-1}$ в результате влияния паров HNO_3 (32%) (рис. 1). Количественный анализ содержания алкилнитратов осуществлялся для полосы на частоте 1385 см^{-1} , так как она является основным показателем образования данных веществ в растительном материале (Мейсурова и др., 2016).

Наибольшее количество алкилнитратов зафиксировано в ИК-спектрах образцов модельного вида, выдержанных в эксикаторах с 16% HNO_3 в течение 2 недель ($D_{1385} / D_{2925} = 2,44$) и с 32% HNO_3 на протяжении 1 и 2 недель ($D_{1385} / D_{2925} = 2,69$ и $2,915$ соответственно) (табл. 3).

Таблица 3

Отношение D_{1385} / D_{2925}					
C_{HNO_3} , %	№ образца	Контроль	1 неделя	2 неделя	3 неделя
2	1	0,29	0,64	0,348	0,538
4	2		0,438	0,899	1,38
8	3		0,949	0,845	1,05
16	4		1,79	2,44	1,728
32	5		2,69	2,915	–

При сравнении ИК-спектров образцов наблюдается общая тенденция возрастания количества алкилнитратов в растительном материале модельного объекта соответственно повышению концентрации азотной кислоты. Значение D_{1385} / D_{2925} увеличивается пропорционально времени экспонирования только при воздействии паров HNO_3 (4%) (образец 2).

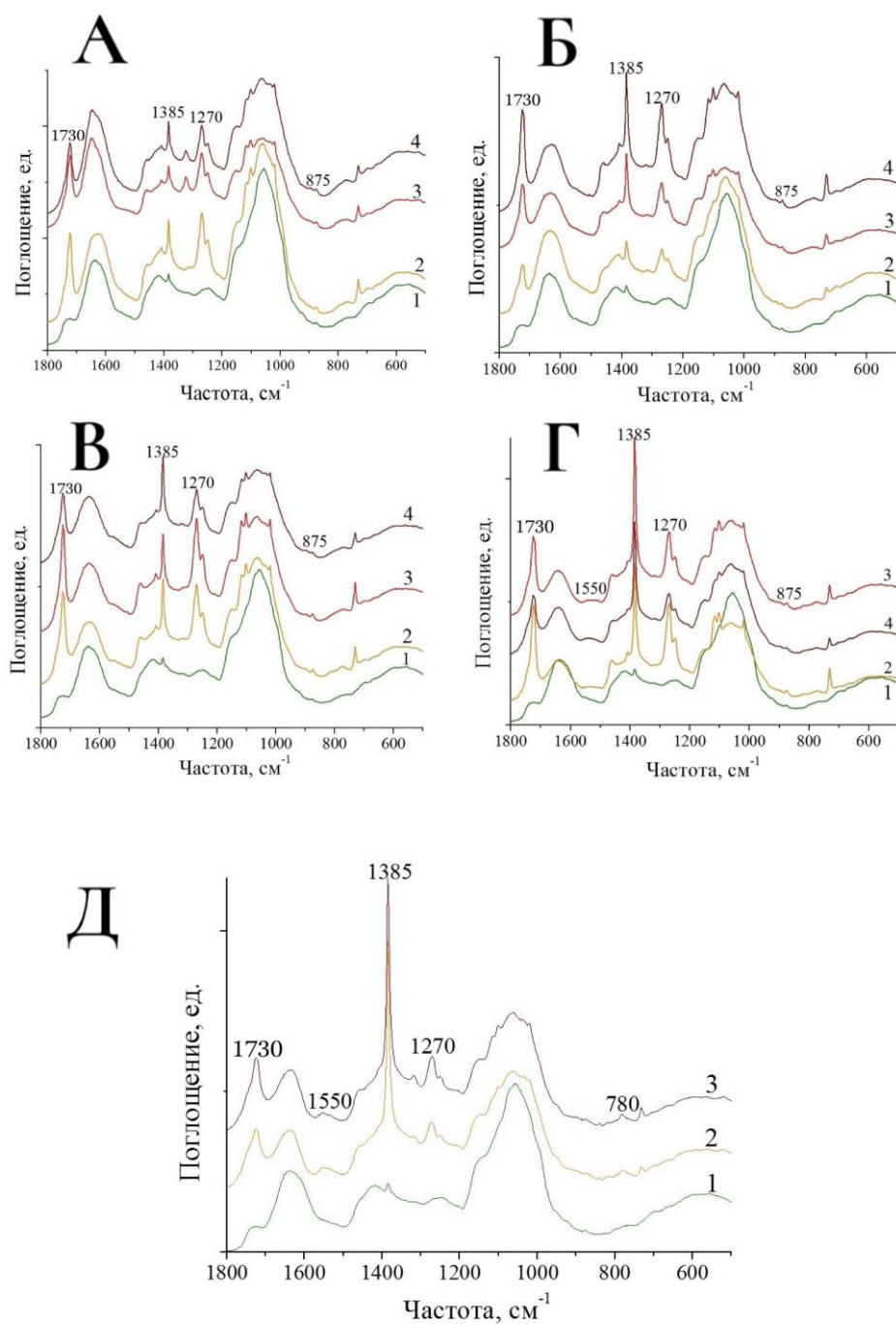


Рис. 1. ИК-спектры образцов *N. obtusifolia*:

А – после воздействия HNO₃ (2%), 4% (Б), 8% (В), 16% (Г), 32% (Д);
1 – контроль, 2 – спустя 1 неделю экспонирования, 2 недели (3), 3 недели (4)

В результате воздействия азотной кислоты в концентрациях 2 и 8% (образцы 1, 3) интенсивность полосы на 1385 см^{-1} снижается после 14 дней выдержки в парах поллютанта, а после снова восстанавливается, о чем свидетельствует увеличение значения D_{1385} / D_{2925} в ИК-спектрах образцов спустя 3 недели экспериментального воздействия. В образцах, экспонированных в парах 16% HNO_3 , обнаруживается рост количества алкилнитратов на 2 неделю по сравнению с 1 (образец 4), однако по истечении 3 недель значение достаточно сильно снижается (табл. 3).

Таблица 4

Отношение D_{1270} / D_{2925}					
C_{HNO_3} , %	№ образца	Контроль	1 неделя	2 неделя	3 неделя
2	1	0,149	0,92	0,656	0,608
4	2		0,487	0,567	1,089
8	3		1,014	1,204	0,679
16	4		1,243	0,81	0,546
32	5		0,38	0,5	–

Отмечается увеличение содержания белкового компонента в растительном материале (1270 см^{-1} — Амид III, $\nu\text{C-N}$; после воздействия HNO_3 (16 и 32%) – 1550 см^{-1} – Амид II, $\delta\text{N-H}$) (рис. 1). Наиболее чувствительной к воздействию экзогенного азота полосой, отвечающей за присутствие белка в химическом составе мха, оказывается полоса Амид III. Повышение её интенсивности наблюдается во всех спектрах образцов, подвергшихся воздействию поллютанта (табл. 4).

Значительные изменения в области поглощения 1730 см^{-1} ($\nu\text{C=O}$), вероятно, вызваны деструкцией тканей побегов.

Снижение количества алкилнитратов в химическом составе *N. obtusifolia* на 2 неделю воздействия азотной кислоты (2, 8%) и повышение его на 3 неделю воздействия (образцы 1, 3) может быть вызвано тем, что после 7 дней воздействия метаболизм мха, аналогично таковому у лишайника (Мейсунова и др., 2011), начинает адаптироваться к накоплению поллютанта. При этом запускается механизм детоксикации, однако при дальнейшей выдержке образцов в эксикаторах (после 2 недель) этот процесс прекращается, и аккумуляция производится беспрепятственно.

Предположительно, детоксикация начинается позднее у образцов, подвергшихся влиянию паров HNO_3 в более высокой концентрации (16%), на что указывает постепенное увеличение

значения D_{1385} / D_{2925} ко 2 неделе экспозиции и его уменьшение только спустя 3 недели.

Наиболее стабильная сорбция поллютанта происходит при его концентрации, равной 4%. Величины D_{1385} / D_{2925} и D_{1270} / D_{2925} возрастают пропорционально времени экспозиции (табл. 3, 4).

Небольшие концентрации диоксида азота, вероятно, могут оказывать благоприятный эффект на побеги мха, так как накопление экзогенного азота активизирует процесс синтеза белка (Мейсурова и др., 2011). Этим может быть обусловлено стимулирование, а затем снижение роста мхов вследствие превышения пороговой концентрации в результате экспериментального воздействия NO_2 в течение нескольких недель (Bell et al., 1992).

Пороговой концентрацией азотной кислоты для модельного вида в рамках эксперимента является, по-видимому, 32%, в отличие от лишайников, для которых это значение составляет 16% (Мейсурова и др., 2011). Количество алкилнитратов, накопленных в тканях мха при выдержке в парах HNO_3 (32%) на протяжении 7 дней (D_{1385} / D_{2925} — 2,69), превышает таковое после воздействия HNO_3 (16%) (D_{1385} / D_{2925} — 1,79), а пары азотной кислоты (65%) уже приводят к разрушению структуры побегов (рис. 2).

Интенсивность полосы Амид III (1270 см^{-1}) в спектрах образцов, выдержанных в парах 32% HNO_3 (D_{1270} / D_{2925} — 0,456) достаточно низкая по сравнению с таковой в образцах, испытавших влияние поллютанта в меньших концентрациях (табл. 4). Однако только после применения средних и высоких концентраций HNO_3 возрастает интенсивность полосы Амид II (1550 см^{-1}) (образцы 4, 5). В этом заключается отличие мхов от лишайников, при аналогичном эксперименте с которыми этот процесс происходит при влиянии низких и средних концентраций азотной кислоты (Мейсурова и др., 2011).

Изменения в химическом составе растительного материала в условиях *in vitro* сопровождаются морфологическими. Влияние паров HNO_3 (2%) способствует обесцвечиванию побегов на 2 неделю эксперимента. Пары 4%-й азотной кислоты вызывают обесцвечивание побегов на 2 неделю эксперимента и их последующее пожелтение спустя ещё 7 дней выдержки. При воздействии поллютанта в концентрациях 8, 16 и 32% происходит окраска побегов в жёлто-рыжий цвет.

Наиболее высокая концентрация азотной кислоты (65%) вызывает потерю окраски побегами уже к концу 1 недели экспонирования. Также они разрушаются и становятся склизкими, а спустя 14 дней уже превращаются в липкую массу. Побледнение

может быть следствием некроза хлоропластов, а жёлтая окраска проявляется при влиянии HNO_3 на белок (рис. 2) (Мейсурова и др., 2011).



Рис. 2. Внешний вид образцов *N. obtusifolia*:

А – контроль, Б – после 1 недели воздействия, 2 недель (В), 3 недель (Г);
1 – HNO_3 (2%), 4% (2), 8% (3), 16% (4), 32% (5), 65% (6)

Заключение. *Nyholmia obtusifolia* является достаточно восприимчивым к диоксиду азота видом, что подтверждается появлением изменений в химическом составе его образцов после воздействия азотной кислоты всех используемых концентраций. Интенсивность аккумуляционных процессов нестабильна, что может быть обусловлено особенностями обменных процессов. Количественное содержание алкилнитратов ($1385, 875, 780 \text{ см}^{-1}$) возрастает пропорционально времени экспонирования только при концентрации азотной кислоты, равной 4%. Самые высокие значения содержания алкилнитратов отмечены в ИК-спектрах образцов модельного вида, выдержанных в эксикаторах с 16%-й азотной кислотой на протяжении 2 недель и с 32%-й азотной кислотой на протяжении 1 и 2 недель. Предельной концентрацией азотной кислоты для *N. obtusifolia* в условиях данного эксперимента является 32%.

Полоса Амид III (1270 см^{-1}), в первую очередь подвергается изменениям, связанным с активизацией синтеза белка в результате поступления экзогенного азота. Пары высококонцентрированной азотной кислоты (16% и 32%) провоцируют появление полосы Амид II (1550 см^{-1}) в растительном материале мха, в отличие от лишайников. Воздействие паров азотной кислоты вызывает обесцвечивание побегов при низкой концентрации поллютанта (2%), а пожелтение и ослизнение – при более высоких.

Авторы выражают глубокую благодарность инженеру-лаборанту ЦКП «Лаборатория биотехнологических измерений» Тарасовой Екатерине Михайловне за помощь при проведении экспериментов и заведующей лабораторией спектроскопии ЦКП Хижняк Светлане Дмитриевне за помощь при ознакомлении с методикой количественного анализа ИК-спектров.

Список литературы

- Бревдо Е.Ю., Мейсунова А.Ф. 2022. Биоиндикационные возможности мха *Nyholmiella obtusifolia* при оценке состояния воздушной среды // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 3 (67). С. 145-156.
- Ильичев И.С., Лазарев М.А., Щепалов А.А. 2010. Основы физико-химического анализа продуктов нефтепереработки и нефтехимического синтеза. Электронный учебно-методический комплекс. Нижний Новгород: Нижегородский госуниверситет. 163 с.
- Колонтаева А.А., Спирина У.Н. 2023. Оценка биоиндикационных возможностей *Leskea polycarpa* Hedw. по отношению к атмосферным загрязнителям // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». №3(71). С. 111-126.
- Мейсунова А.Ф., Бревдо Е.Ю. 2023. Результаты моделирования воздействия кислотного загрязнения на фотосинтетический аппарат мха *Lewinskya speciosa* // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». №1. С. 276-286.
- Мейсунова А.Ф., Суворова А.А., Бревдо Е.Ю. 2022. Сравнительный анализ содержания фотосинтетических пигментов у некоторых видов мхов в рекреационных зонах города Твери // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». № 3(67). С. 157-169.
- Мейсунова А. Ф., Хижняк С. Д., Пахомов П. М. 2011. Оценка токсичного воздействия диоксидов азота и серы на химический состав *Nuroguttia physodes* (L.) Nyl. ИК-спектральный анализ // Сибирский экологический журнал. Т. 18. №. 2. С. 251-261.
- Мейсунова А.Ф., Хижняк С.Д., Пахомов П.М. 2016. Фурье-ИК спектральный анализ атмосферного загрязнения с использованием лишайников. Тверь: Твер. гос. ун-т. 155 с.
- Справка о состоянии окружающей среды в Тверской области в мае 2023 г. [Электронный ресурс]. 2023 // Тверской ЦГМС. Режим доступа:

- <http://www.tvermeteo.ru/labor/2023-05.pdf> (дата обращения: 26.11.2023)
- Bell S., Ashenden T.W., Rafarel C.R. 1992. Effects of rural roadside levels of nitrogen dioxide on *Polytrichum formosum* Hedw. // Environmental Pollution. V. 76. Is. 1. P. 11-14.
- Hu T., Jin W.Y., Cheng C.G. 2011. Classification of five kinds of moss plants with the use of Fourier transform infrared spectroscopy and chemometrics // Spectroscopy. 25. P. 271-285.
- Origin. Версия 8: программа. 2007 // OriginLab Corporation, Нортгемптон, Лицензия: пробная версия. Режим доступа: <https://www.originlab.com/>

THE RESISTANCE OF THE CHEMICAL COMPOSITION OF *NYHOLMIELLA OBTUSIFOLIA* TO THE INFLUENCE OF NITROGEN DIOXIDE

A.A. Kolontaeva¹, U.N. Spirina^{1,2}

¹Tver State University, Tver

²Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow

Using the Fourier-infrared spectroscopy method, we assessed the stability of the chemical composition of the epiphytic moss *Nyholmiella obtusifolia in vitro* to the influence of nitrogen dioxide. The epiphytic moss *N. obtusifolia* is used as bioindicator of the atmospheric air in Tver. It was found that *N. obtusifolia* has a high sensitivity to nitrogen dioxide, which is expressed in chemical and morphological changes in all samples. Quantitative analysis of changes in the chemical composition of experimental moss samples showed that the largest amount of alkyl nitrates was found in samples exposed to 16% and 32% nitric acid. The threshold concentration of nitric acid for *N. obtusifolia* under experimental conditions was determined to be 32%, which is consistent with previous studies. The main trends of changes in the protein composition under the influence of nitrogen dioxide were analyzed. These results can be used to better understand the impact of air pollution on this species and other epiphytic plants in urban areas. The band most susceptible to changes due to the accumulation of exogenous nitrogen associated with the presence of protein in plant material is the Amide III band. It was revealed that the intensity of the Amide II band begins to increase under the influence of high concentrations of nitric acid, in contrast to lichens. **Keywords:** bioindication, bryoindication, *Nyholmiella obtusifolia*, biotesting, air pollution, Fourier-IR spectroscopy, nitrogen dioxide.

Об авторах:

КОЛОНТАЕВА Анна Аделиновна – магистрант направления 06.04.01 Биология (профиль Экология), ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: annakolontaeva00.com@gmail.com.

СПИРИНА Ульяна Николаевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», старший научный сотрудник лаборатории Гербарий ГБС РАН, 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Spirina.UN@tversu.ru.

Колонтаева А.А. Устойчивость химического состава *Nyholmiella obtusifolia* к воздействию диоксида азота / А.А. Колонтаева, У.Н. Спирина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 189-199.

Дата поступления рукописи в редакцию: 22.10.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 574.2: 633.88 (470.331)
DOI: 10.26456/vtbio353

ВЛИЯНИЕ АТМОСФЕРНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ КУЛЬТИВИРУЕМЫХ ЛЕКАРСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Е.В. Уличкина¹, У.Н. Спирина^{1,2}

¹Тверской государственной университет, Тверь

²Главный Ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН, Москва

С помощью метода ИК-Фурье спектроскопии исследован химический состав растительного сырья двух видов лекарственных растений (*Achillea millefolium* L. и *Hypericum perforatum* L.). Выявлено усиление интенсивности полос, отвечающих за содержание биологически активных веществ (фенольных соединений, эфирных масел, терпенов), что свидетельствует об активной антиокислительной реакции растений на стресс, вызванный в том числе антропогенным загрязнением. В образцах растительного материала обнаружены изменения, спровоцированные наличием в атмосферном воздухе диоксида серы, источником которого являются выбросы ТЭЦ-3.

Ключевые слова: *Achillea millefolium*, *Hypericum perforatum*, ИК-Фурье спектроскопия, лекарственные растения, биологически активные вещества, атмосферное загрязнение.

Введение. В последнее время культивирование лекарственных растений принимает большие масштабы. Этим занимаются не только крупные производства, но и граждане, использующие собственные участки, находящиеся в городской черте. Растения, выращенные в подобных условиях, испытывают большую антропогенную нагрузку, что сказывается на их химическом составе (Ильяшенко, 2012; Environmental pollution..., 2022).

Большой интерес в оценке химического состава лекарственного сырья представляет метод ИК-Фурье спектроскопии, который позволяет в короткие сроки определить комплекс находящихся в растении веществ и выявить его изменения (Тринеева, Рудая и др., 2018; Brangule et al., 2020).

В качестве объектов исследования были выбраны Тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.) и Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.), они широко распространены в Тверской области и представляют большой спектр

фармакологических свойств. Лекарственное сырьё этих видов содержит биологически активные вещества (БАВ), к которым относятся флавоноиды, эфирные масла, терпены, танины, алкалоиды, гликозиды и др. Они благотворно влияют на здоровье человека, оказывают антиоксидантное, противовоспалительное и бактерицидное действие, улучшают обменные процессы, способствуют заживлению ран (Чусовитина, Карпухин, 2019; Постраш, 2021).

Целью данного исследования являлось изучение влияния загрязняющих факторов окружающей среды на химический состав лекарственного сырья *H. perforatum* и *A. millefolium* методом ИК-Фурье спектроскопии.

Материал и методика. Сбор надземной части культивируемых растений *H. perforatum* и *A. millefolium* производился во время цветения (июль 2022 года) на территории г. Твери, в Заволжском р-не. Участок расположен вдалеке от магистральных автодорог, однако в непосредственной близости находится ТЭЦ-3 – один из главных источников загрязнения атмосферы выбросами оксидов серы (Мейсурова, Хижняк, 2013). Растения высушивались в соответствии с принципами заготовки лекарственного сырья (Жохова, 2019). Для сравнения в качестве эталонного образца взят аптечный материал лекарственного сырья исследуемых видов фирмы «ФармаЦвет», собранный в тот же период времени.

Анализ материала проводился на базе лаборатории ЦКП ФГБОУ ВПО «Тверской государственной университет». Для проведения ИК-спектрального анализа применялась стандартная методика, включающая в себя приготовление таблеток с добавлением бромида калия (KBr) (Смирнова, 2021). Для этого высушенный растительный материал измельчался до состояния порошка, из которого брали навеску около 0,0022-0,0025 г и смешивали с 0,32 г KBr. Полученную смесь спрессовывали в специальной пресс-форме под давлением для получения прозрачной таблетки. Запись спектров производили на ИК-Фурье-спектрометре ФСМ 1202 «Инфраспек» в диапазоне 450-4000 см⁻¹. Интерпретация полученных спектров осуществлялась на основе руководств по отнесению ИК полос поглощения (Socrats, 2004). Особое внимание обращалось на область «отпечатков пальцев» (1800-500 см⁻¹).

Результаты и обсуждение. В спектрах изученных образцов растительного сырья *H. perforatum* и *A. millefolium* выявлены полосы поглощения, отражающий общий химический состав растений, включающий углеводы, белки, жиры и ряд характерных для каждого вида действующих веществ (рис. 1, 2, табл. 1, 2).

Наличие углеводов установлено по таким полосам колебания, как 2962-2864 см⁻¹ (метиленовые группы), 3390-3380 см⁻¹, 1102-1053

cm^{-1} (колебания гидроксильной группы). О присутствии целлюлозы свидетельствуют полосы $1445\text{-}1410\text{ cm}^{-1}$, $1068\text{-}1055\text{ cm}^{-1}$.

Наличие белковых соединений определяется полосами «Амид I» $1736\text{-}1610\text{ cm}^{-1}$ (валентные колебания $\text{C}=\text{O}$ группы), «Амид II» $1518\text{-}1510\text{ cm}^{-1}$ (деформационные колебания N-H), «Амид III» $1249\text{-}1053\text{ cm}^{-1}$ (деформационные колебания N-H). О вхождении в состав сырья жиров свидетельствуют полосы колебаний карбонильных соединений $1736\text{-}1610\text{ cm}^{-1}$ ($\nu_{\text{C}=\text{O}}$), $1380\text{-}1376\text{ cm}^{-1}$ ($\delta\text{-CH}$) (Тринеева, Рудая, 2018).

В ИК-спектрах тысячелистника выделяются полосы поглощения, свойственные составляющим эфирных масел (рис. 1, 2). Это функциональные группы, характерные для фенольных соединений, к которым также относятся флавоноиды: $3390\text{-}2850\text{ cm}^{-1}$ (фенольные оксигруппы), $1736\text{-}1610\text{ cm}^{-1}$ (карбонильные соединения), $1620\text{-}1515\text{ cm}^{-1}$, $\sim 1380\text{ cm}^{-1}$, $\sim 920\text{ cm}^{-1}$ (колебания ароматического кольца), $1280\text{-}1150\text{ cm}^{-1}$ (валентные колебания -C-O-C- в сложных эфирах), $1075\text{-}1020\text{ cm}^{-1}$ (валентные колебания -C-O-C- в ароматических эфирах), $\sim 920\text{ cm}^{-1}$ – деформационные колебания группы -C-H в бензольном кольце (табл. 1).

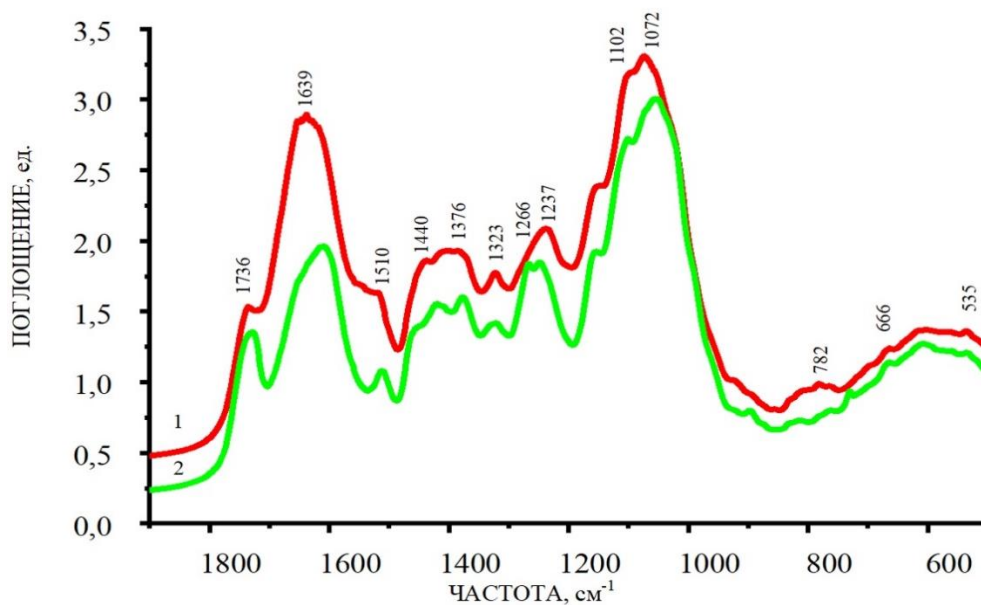


Рис. 1. ИК спектры лекарственного сырья *Achillea millefolium*:
1 – образец, собранный в условиях г. Твери; 2 – аптечный образец

Помимо этого, выделяется полоса $1085\text{-}1050\text{ cm}^{-1}$, отвечающая за присутствие α -ненасыщенных или циклических третичных спиртов,

насыщенных вторичных спиртов (валентные колебания $\nu_{\text{C-OH}}$), а также групп карбоновых кислот ($1740\text{-}1650\text{ см}^{-1}$).

Таблица 1

Интерпретация полос поглощения ИК спектров образцов

Achillea millefolium

Частоты, см^{-1}		Отнесение полосы поглощения
Образец 1*	Образец 2**	
~3390	~3390	Валентные колебания -ОН группы (ν_{OH})
~2925	~2925; ~2864	Валентные колебания CH_3 метильной группы, присоединенной к бензольному кольцу (ν_{CH_3}), насыщенные углеводороды
~2855	—	Симметричные валентные колебания CH_2 (ν_{CH_2}), насыщенные углеводороды
~1639; ~1736	~1610; ~1730	Валентные колебания C=O группы ($\nu_{\text{C=O}}$), карбонильные соединения, Амид I
~1517	~1510	Деформационные колебания N–H (δ_{NH}), Амид II, ароматические нитросоединения
~1440	~1420	Деформационные колебания C–H в группе -C=C-H (δ_{CH}), целлюлоза
~1380	~1376	Плоские деформационные колебания C–H в бензольном кольце ($\delta_{\text{C-H}}$)
~1323	~1323	Ассиметричные валентные колебания группы сульфонов, (ν_{ASO_2})
~1237; ~1102	~1247; ~1266; ~1102	Деформационные колебания N–H (δ_{NH}), Амид III
~1072	~1053	Валентные колебания гидроксильной группы -C-OH ($\nu_{\text{C-OH}}$), α -ненасыщенные или циклические третичные спирты, насыщенные вторичные спирты
~923	~920	Деформационные колебания группы -C-H в бензольном кольце ($\delta_{\text{C=C-H}}$)
~782; ~666; ~535	~666	Сульфоны, деформационные колебания сульфогруппы $\text{R-SO}_2\text{-R}$ (δ_{SO_2})
—	~730	Сульфокислоты, валентные колебания $\text{R-SO}_2\text{-OH}$ ($\nu_{\text{SO}_2\text{-OH}}$)

Примечания: * - образец, собранный в условиях г. Твери; ** - аптечный образец

При сравнении спектров *A. millefolium* обнаружено, что образец, собранный в условиях г. Твери, характеризуется полосами с большей амплитудой, чем у аптечного образца (рис. 1). Это может

свидетельствовать о повышенном содержании антиоксидантных веществ в растении (фенольных соединений, флавоноидов, терпенов и эфирных масел), которые являются вторичными метаболитами, не участвующими в основных реакциях обмена веществ растений. Подобные БАВ могут образовываться в качестве ответной реакции на окислительный стресс в результате сильной антропогенной нагрузки, в том числе, загрязнения атмосферного воздуха (Кайгородов, 2010; Пояркова, Сапарклычева, 2019).

В спектре культивируемого сырья полосы $\sim 1517 \text{ см}^{-1}$ (деформационные колебания N–H) и $\sim 1266 \text{ см}^{-1}$ (деформационные колебания C–N) сглажены, что может указывать на повреждение белковых соединений (рис. 1).

В спектрах *A. millefolium* появляются изменения на частотах образования сульфонов ($\sim 535 \text{ см}^{-1}$, $\sim 666 \text{ см}^{-1}$, $\sim 782 \text{ см}^{-1}$, $\sim 1323 \text{ см}^{-1}$ – валентные колебания R–SO₂–R) и сульфокислот ($\sim 731 \text{ см}^{-1}$, валентные колебания R–SO₂–OH), что говорит о чувствительности растения к выбросам диоксида серы, источником которых является ТЭЦ-3.

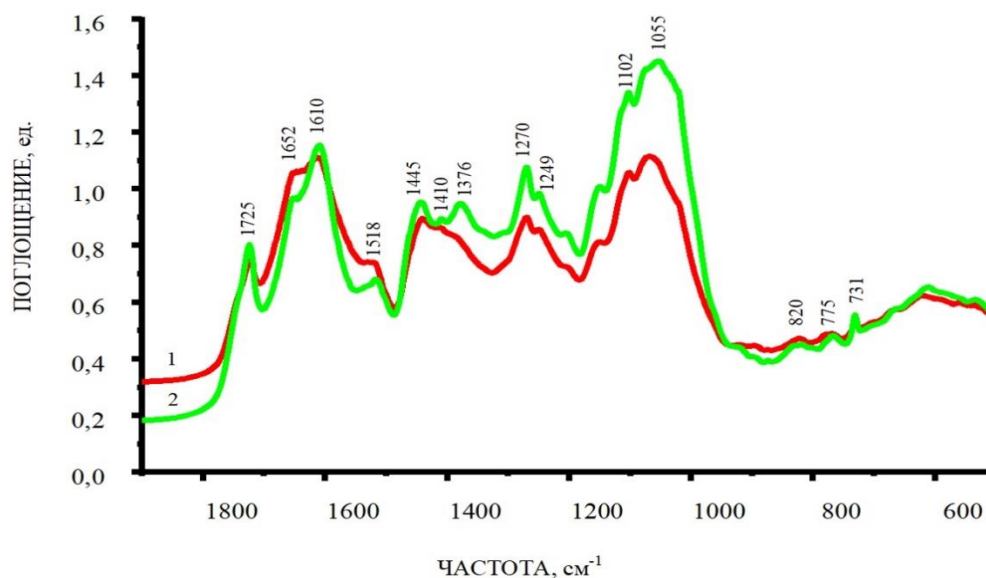


Рис. 2. ИК спектры лекарственного сырья *Hypericum perforatum*:
1 – образец, собранный в условиях г. Твери; 2 – аптечный образец

Эфирные масла, а также фенольные соединения, в том числе, флавоноиды в спектрах *H. perforatum* представлены следующими полосами поглощения: $3380\text{-}2850 \text{ см}^{-1}$ (фенольные оксигруппы), $1725\text{-}1652 \text{ см}^{-1}$ (колебания C=O в карбонильных соединениях), $\sim 1376 \text{ см}^{-1}$, $\sim 920 \text{ см}^{-1}$ (колебания –C–H бензольного кольца), $\sim 1270 \text{ см}^{-1}$ (сложные эфиры), $1068\text{-}1055 \text{ см}^{-1}$ (алифатические эфиры) (табл. 2).

В спектре *H. perforatum* основная часть полос образца аптечного материала имеет бóльшую амплитуду, что может свидетельствовать о бóльшем содержании в нем антиоксидантных веществ (рис. 2). При этом спектр культивируемого образца зверобоя более сглаженный, некоторые полосы отсутствуют: $\sim 1376 \text{ см}^{-1}$ полоса колебаний бензольного кольца (деформационные колебания C–H), $\sim 1410 \text{ см}^{-1}$ (деформационные колебания C–H в $-\text{C}=\text{C}-\text{H}$). Помимо этого, в образце, собранном в условиях города, сильных изменений в полосе $\sim 731 \text{ см}^{-1}$ (валентные колебания R–SO₂–OH), характерной для сульфокислот, и полосе $\sim 775 \text{ см}^{-1}$ поглощения сульфонон не наблюдается.

Таблица 2

Интерпретация полос поглощения ИК спектров образцов
Hypericum perforatum

Частоты, см^{-1}		Отнесение полосы поглощения
Образец 1*	Образец 2**	
~ 3380	~ 3380	Валентные колебания -ОН группы (ν_{OH})
~ 2962 ; ~ 2920 ; ~ 2876 ;	~ 2960 ; ~ 2926 ; ~ 2876 ;	Валентные колебания CH_3 метильной группы, присоединенной к бензольному кольцу (ν_{CH_3}), насыщенные углеводороды
~ 2853	–	Симметричные валентные колебания CH_2 (ν_{CH_2}), насыщенные углеводороды
~ 1725 ; ~ 1652	~ 1725 ; ~ 1652	Валентные колебания C=O группы ($\nu_{\text{C=O}}$), карбонильные соединения, Амид I
~ 1610	~ 1610	Ножничные колебания $-\text{NH}_2$, ассиметричные деформационные колебания $-\text{NH}_3$
~ 1518	~ 1518	Валентные колебания N–H ($\nu_{\text{N-H}}$) Амид II, тритерпеновые соединения
~ 1445 ; ~ 1410	~ 1445 ; ~ 1410	Деформационные колебания C–H в группе $-\text{C}=\text{C}-\text{H}$ (δ_{CH}), целлюлоза, углеводороды
–	~ 1376	Плоские деформационные колебания C–H в бензольном кольце ($\delta_{\text{C-H}}$)
~ 1270	~ 1270	Ассиметричные валентные колебания C–O–C ($\nu_{\text{C-O-C}}$), сложные эфиры
~ 1249	~ 1249	Деформационные колебания N–H (δ_{NH}), Амид III
~ 1102	~ 1102	Валентные колебания гидроксильной

		группы $-C-OH$ (ν_{C-OH}), α -ненасыщенные или циклические третичные спирты, насыщенные вторичные спирты
~1068	~1055	Ассиметричные валентные колебания $C-O-C$ (ν_{C-O-C}), алифатические эфиры, целлюлоза
~920	~920	Деформационные колебания группы $-C-H$ в бензольном кольце (δ_{C-H})
~820	~820	Деформационные колебания группы алкилнитратов (δ_{N-O})
~775	~770	Сульфоны, деформационные колебания сульфогруппы $R-SO_2-R$ (δ_{SO_2})
~731	~731	Сульфокислоты, валентные колебания $R-SO_2-OH$ (ν_{SO_2-OH})

Примечания: * - образец, собранный в условиях г. Твери; ** - аптечный образец

Заключение. В результате исследования в материале *A. millefolium* и *H. perforatum* выявлены полосы, подтверждающие содержание в атмосфере диоксида серы (выбросы ТЭЦ-3) и накопление его в растительных тканях. Повышение содержания БАВ, в частности фенольных соединений, у культивируемых в городе растений *A. millefolium*, указывает на реакцию, вызванную окислительным стрессом.

В отличие от *A. millefolium* содержание БАВ в материале *H. perforatum* ниже, чем в эталонном аптечном образце. Таким образом, можно сделать предположение о большей устойчивости зверобоя к стрессу, вызванному, в том числе, высокой антропогенной нагрузкой.

ИК-спектроскопия является перспективным экспресс-методом, позволяющим быстро в лабораторных условиях определить химический состав лекарственных растений. Это важно при учёте поступающего сырья для производства препаратов, а также для проведения мониторинговых исследований влияния антропогенного загрязнения на растения.

Список литературы

- Борисова Г. Г., Ермошин А. А., Малева М. Г., Чукина Н. В. 2014. Основы биохимии вторичного обмена растений: учебно-методическое пособие / под общ. ред. Г. Г. Борисовой. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та. 128 с.
- Жохова Е. В., Гончаров М. Ю., Повыдыш М. Н., Деренчук С. В. 2019. Формаконгнозия: учебник для студентов фармацевтических колледжей и техникумов. М.: ГЭОТАР-Медиа. 379 с.

- Ильяшенко В. Д., Ильяшенко Н. В., Дементьева С. М., Хижняк С. Д., Пахомов П. М.* 2008. Устойчивость химического состава надземных частей *Nuregicum perforatum* L. к антропогенному воздействию. Данные метода Фурье-ИК спектроскопии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 8. С. 71-76.
- Ильяшенко Н. В.* 2012. Влияние антропогенных факторов на химический состав лекарственного и кормового сырья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тверь. 20 с.
- Кайгородов Р. В.* 2010. Устойчивость растений к химическому загрязнению: учеб. пособие. Пермь: Перм. гос. ун-т. 151 с.
- Мейсунова А. Ф., Хижняк С. Д., Нотов А. А., Пахомов П. М.* 2013. Идентификация кислотного загрязнения с помощью Фурье-ИК спектрального анализа индикаторных лишайников // Фундаментальные исследования. Вып. 10. С. 785-792.
- Постраш И. Ю.* 2021. Трава зверобоя продырявленного: химический состав, свойства, применение // Вестн. АПК Верхневолжья. Сер. Биохимия и физиология. Вып. 1. С. 53-63.
- Пояркова, Н. М., Сапарклычева С. Е.* 2019. Физиологическая роль фенольных соединений // Аграрное образование и наука. Вып. 4. С. 14-19.
- Смирнова Н. Н., Чухланов В. Ю.* 2021. Инфракрасная спектроскопия в химии высокомолекулярных соединений: учебное пособие. Владимир: Изд-во ВлГУ. 84 с.
- Тринеева О. В., Рудая М. А., Гудкова, А. А., Сливкин А. И.* 2018. Применение ИК-спектроскопии в анализе лекарственного растительного сырья // Вестн. ВГУ. Сер. Химия. Биология. Формация. Вып. 4. С. 187-194.
- Чусовитина К. А., Карпунин М. Ю.* 2019. Фармакологические особенности тысячелистника обыкновенного (*Achillea millefolium* L.) // Аграрное образование и наука. Вып. 4. С. 31-35.
- Brangule A., Šukele R., Bandere D.* 2020. Herbal Medicine characterization perspectives using advanced FTIR sample techniques – diffuse reflectance (DRIFT) and photoacoustic spectroscopy (PAS) // Front. Plant Sci. Vol.11: 356. doi: 10.3389/fpls.2020.00356.
- Environmental pollution and medicinal plants.* 2022. / ed. A. Husen. 1st ed. Boca Raton: CRC Press. 282 p. doi.org/10.1201/9781003178866.
- Socrates G.* 2004. Infrared and raman characteristic group frequencies: tables and charts, 3rd ed. Germany: Wiley. 368 p.

THE EFFECT OF ATMOSPHERIC POLLUTION ON THE CHEMICAL COMPOSITION OF CULTIVATED MEDICINAL PLANTS

E.V. Ulichkina¹, U.N. Spirina^{1,2}

¹Tver State University, Tver

²Tsitsin Main Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Moscow

The chemical composition of two species of medicinal plants (*Achillea millefolium* L. and *Hypericum perforatum* L.) was studied using the method of infrared-Fourier spectroscopy (FTIP). FTIP analysis showed an increase in the intensity of the bands responsible for the bioactive compounds such as phenolic compounds, essential oils and terpenes. These changes in chemical compositions indicate an active antioxidant response of plants to the stress caused by the environmental pollution. Changes were caused by sulfur dioxide emitted from the CHP-3 to the atmosphere.

Keywords: *Achillea millefolium*, *Hypericum perforatum*, FTIR spectroscopy, medicinal plants, bioactive compounds, air pollution.

Об авторах:

УЛИЧКИНА Елена Вадимовна – магистр направления 06.04.01 Биология (профиль Экология), ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: evulichkina@tversu.ru.

СПИРИНА Ульяна Николаевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», старший научный сотрудник лаборатории Гербарий ГБС РАН, 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: Spirina.UN@tversu.ru

Уличкина Е.В. Влияние атмосферного загрязнения на химический состав культивируемых лекарственных растений / Е.В. Уличкина, У.Н. Спирина // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 200-208.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.05.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

УДК 57.032+ 612.172.2
DOI: 10.26456/vtbio354

ИНДЕКСЫ РЕГУЛЯРНОСТИ И НЕРЕГУЛЯРНОСТИ РАСШИРЕННОГО КВАНТОВОГО ФАЗОВОГО ПРОСТРАНСТВА МГНОВЕННОГО СЕРДЕЧНОГО РИТМА КАК МАРКЕРЫ СОСТОЯНИЯ СЕРДЕЧНО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ

Е.К. Парамонова¹, В.П. Цветков², С.А. Михеев², И.В. Цветков²

¹Тверская областная клиническая больница, Тверь

²Тверской государственный университет, Тверь

В работе введены индексы регулярности I_r и нерегулярности $I_{анг}$ расширенного квантового фазового пространства МСР S_{eq} и дано обоснование перспективности их использования как маркеров состояния сердечно-сосудистой системы. Исследование проводилось на базе 30 пациентов, обследованных в отделении функциональной диагностики Тверской областной клинической больницы (ТвОКБ). По данным холтеровского мониторирования (ХМ) этих пациентов вычислены значения их индексов I_r и $I_{анг}$. Они представлены в виде $I_r I_{анг}$ -диаграмм для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ. Проведено их сравнение с результатами обследования контрольной группы, состоящей из 34 студентов Тверского государственного университета, с диагнозами норма. Проведено разбиение S_{eq} на области регулярности $S_{eq,r}^+$ и нерегулярности $S_{eq,nr}^+$, $S_{eq,nr}^-$. Эти пространства наглядно представлены с помощью цветной 3D-визуализации для двух пациентов ТвОКБ и одного участника контрольной группы для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ. Показано соответствие значений индексов I_r и $I_{анг}$, приведенных на $I_r I_{анг}$ -диаграмме и их диагнозами. Такое же сравнение проведено для контрольной группы. Исследование $I_r I_{анг}$ -диаграмм указывает на их простоту и наглядность, а также перспективность использования в кардиодиагностике.

Ключевые слова: *расширенное квантовое фазовое пространство, холтеровское мониторирование, кардиоритмы, индексы регулярности, индексы нерегулярности.*

Введение. Наиболее полную информацию о состоянии сердечно-сосудистой системы человека дает анализ массива кардиоинтервалов (*RR*-интервалов) суточного холтеровского мониторирования (ХМ) (Baevskiy, 1979).

Важнейшей задачей анализа большого массива *RR*-интервалов ХМ является введение главных параметров, наиболее адекватно отражающих свойства этого массива. Одним из способов решения этой задачи является построение расширенного квантового фазового пространства S_{eq} мгновенного сердечного ритма (МСР) (Кудинов и др., 2018) и поиск на его основе этих главных параметров.

Пространство S_{eq} дает мощное средство для изучения недетерминированных хаотических систем (Кудинов и др., 2018; Mikheev et al., 2018, 2021; Paramonova et al., 2021). В частности, оно позволяет визуализировать данные ХМ, представив цифровую информацию в удобном для наблюдения и анализа виде.

В данной работе предлагается в качестве маркеров состояния сердечно-сосудистой системы использовать индексы регулярности I_r и нерегулярности I_{nr}^+, I_{nr}^- пространства S_{eq} , адекватно отражающие свойства массива кардиоинтервалов.

Для 30 пациентов, обследованных на базе отделения функциональной диагностики Тверской областной клинической больницы (ТвОКБ), по данным ХМ вычисляются значения их индексов регулярности и нерегулярности. Аналогичное обследование проведено для участников контрольной группы из 34 студентов Тверского государственного университета с диагнозами норма.

Пространство S_{eq} и индексы регулярности I_r и нерегулярности I_{nr}^+, I_{nr}^-

В работах Ivanov et al. (2016) и Tsvetkov et al. (2018) построены фазовые пространства МСР S , которые представляют собой множество состояний МСР в пространстве R^2 , определяемые его частотой $y(t)$ и скоростью изменения частоты $v(t)$. Функция $y(t)$ является кусочно-линейной аппроксимацией множества значений $y_i = 60/T_{RRi}$ ($i=1,2,\dots,n$ - номер *RR*-интервала, T_{RRi} - его величина в секундах), а функция $v(t)$ - разностная производная $y(t)$. Функции $y(t)$ и $v(t)$ измеряются в единицах мин^{-1} и $\text{мин}^{-1}\text{сек}^{-1}$, соответственно. Поделив $y(t)$ на мин^{-1} , а $v(t)$ на $\text{мин}^{-1}\text{сек}^{-1}$, мы получаем безразмерные значения этих функций.

Под квантованием S понимают процесс деления его на элементарные ячейки конечной величиной h . Параметр h называют или постоянной, или шагом квантования. Квантование ФП МСР проведем согласно алгоритму [2]:

$$y_i = h[y(t)h^{-1}], v_i = h[v(t)h^{-1}], i = 1, 2, \dots, N(h, t), \text{ где } [h] -$$

оператор округления до ближайшего целого числа. Значения y_i, v_i - кратны постоянной квантования h . Кратности значений y_i, v_i определяют значения чисел заполнения n_i элементарных ячеек пространства S_{eq} .

Множество значений $\{n_i, y_i, v_i\}$ образует расширенное квантовое

фазовое пространство S_{eq} . При построении S_{eq} конкретных пациентов мы для определенности положим $h=1$.

Как показано в (Кудинов и др., 2018; Mikheev et al., 2018; Paramonova et al., 2021) в области регулярности МСР выполняется условие $|v|<15$. Состояния пространства S_{eq} в области регулярности обозначим $S_{eq,r}$, в областях нерегулярности с ускорением ритма $v_i>15$ обозначим $S_{eq,nr}^+$, а замедления ритма $v_i<-15$ - $S_{eq,nr}^-$. При этом число состояний МСР в областях $S_{eq,r}$, $S_{eq,nr}^+$, $S_{eq,nr}^-$, обозначим соответственно N_r, N_{nr}^+, N_{nr}^- .

Индексы регулярности I_r и нерегулярности I_{nr}^+, I_{nr}^- введем согласно соотношениям: $I_r = 100N_r/N$, $I_{nr}^+ = 100N_{nr}^+/N$, $I_{nr}^- = 100N_{nr}^-/N$. Они характеризуют относительное распределение состояний МСР в S_{eq} в областях регулярности и нерегулярности и каждый из индексов может принимать значения от 0 до 100.

Введем комбинацию параметров $I_{anr} = I_{nr}^+ - I_{nr}^-$, характеризующую относительную разность числа состояний S_{eq} вне области регулярности $|v|>15$ с ускорением ритма $v>0$ и замедлением ритма $v<0$ МСР.

Поскольку $I_r + I_{nr}^+ + I_{nr}^- = 100$, то $I_{nr}^+ = 1/2(100 - I_r + I_{anr})$, $I_{nr}^- = 1/2(100 - I_r - I_{anr})$. Отсюда следует, что достаточно найти I_r и I_{anr} , а остальные индексы I_{nr}^+, I_{nr}^- выражаются через них.

3D-визуализация областей регулярности и нерегулярности S_{eq} и возможность оценки индексов I_r, I_{nr}^+, I_{nr}^- на ее основе

Наглядно разбиение S_{eq} на области регулярности $S_{eq,r}$ и нерегулярности $S_{eq,nr}^+, S_{eq,nr}^-$ представим с помощью цветной 3D-визуализации. Регулярные состояния $S_{eq,r}$ отображаются зеленым цветом, нерегулярные состояния с ускорением ритма $S_{eq,nr}^+$ - красным, а нерегулярные состояния с замедлением ритма $S_{eq,nr}^-$ - синим.

На рис. 1-18 представлены 3D-гистограммы S_{eq} и их проекции на плоскость vn для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ, построенные с использованием комплекса программ в системе Maple для двух пациентов кардиологического профиля и одного студента из контрольной группы. Для удобства в дальнейшем будем использовать номера пациентов $p=1,2,\dots,30$, а контрольной группы $p=31,32,\dots,64$.

Построенные нами 3D-гистограммы S_{eq} и их проекции на плоскость vn дают наглядное представление о трех областях $S_{eq,r}, S_{eq,nr}^+, S_{eq,nr}^-$ для пациентов $p=3, 32, 8$, выбранных из 63 лиц, рассмотренных в работе.

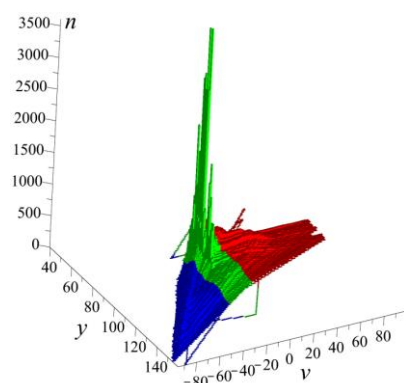


Рис. 1. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии сна; $p=3$.

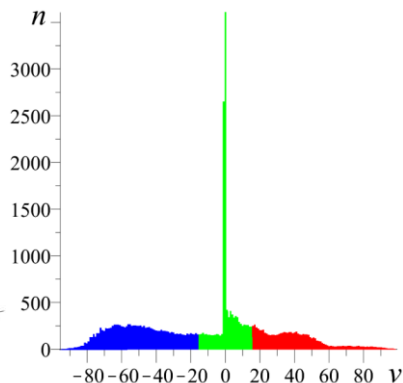


Рис. 2. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии сна; $p=3$

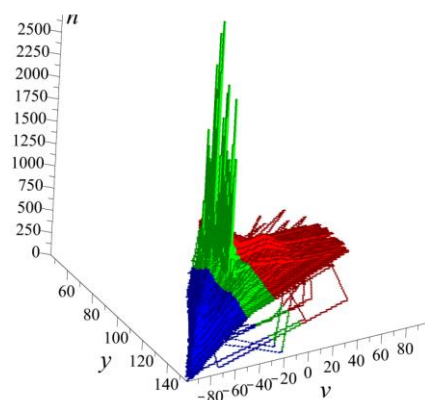


Рис. 3. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии бодрствования; $p=3$

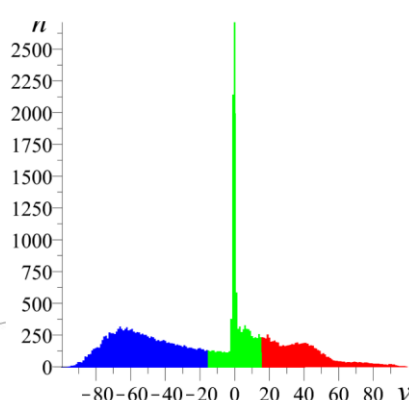


Рис. 4. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии бодрствования; $p=3$

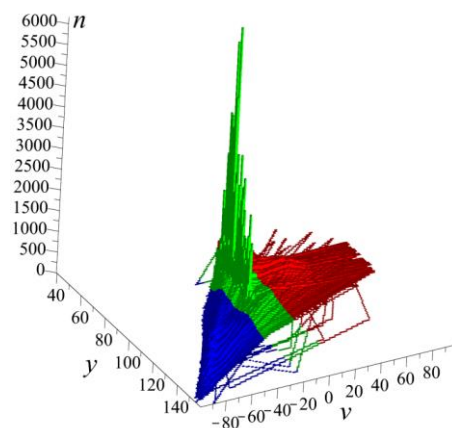


Рис. 5. 3D-гистограмма S_{eq} для полного интервала XM; $p=3$

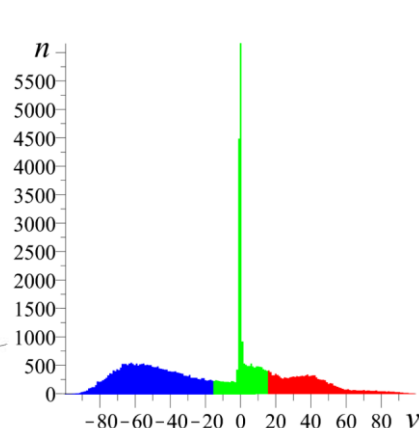


Рис. 6. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn для полного интервала XM; $p=3$

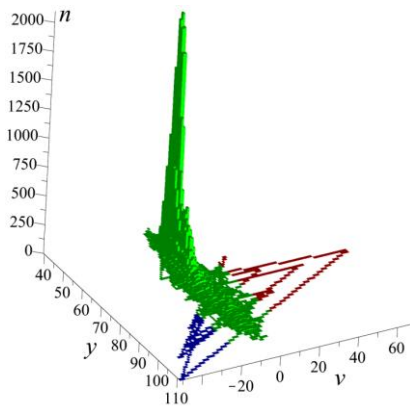


Рис. 7. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии сна; $p=32$.

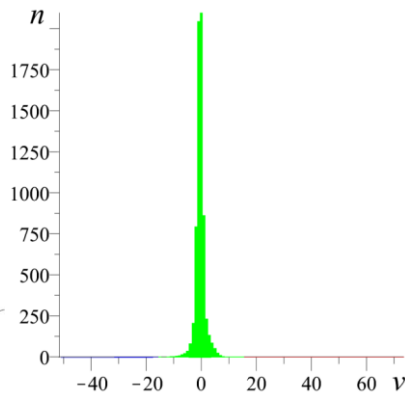


Рис. 8. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии сна; $p=32$

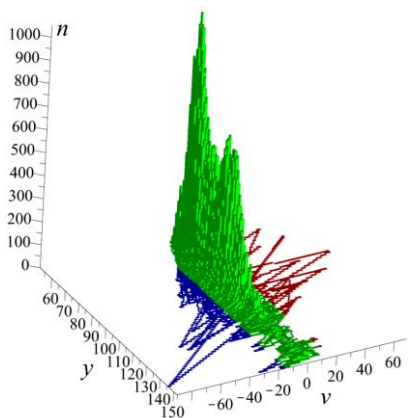


Рис. 9. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии бодрствования; $p=32$

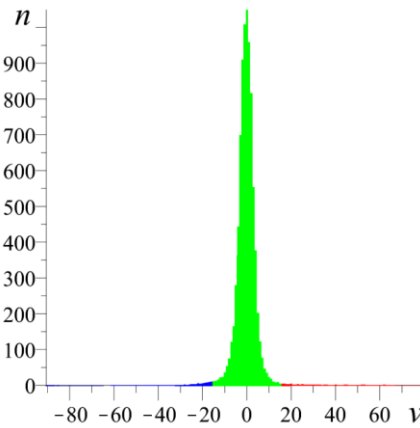


Рис. 10. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии бодрствования; $p=32$

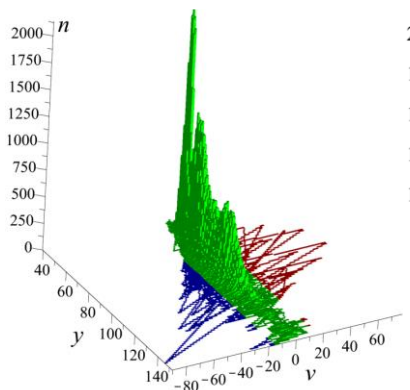


Рис. 11. 3D-гистограмма S_{eq} для полного интервала XM; $p=32$

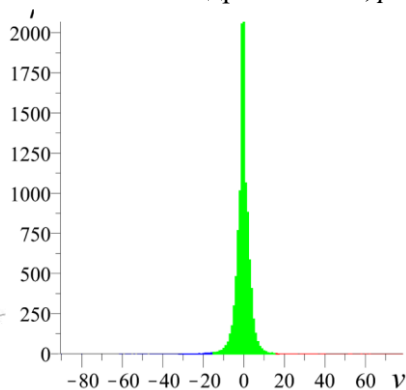


Рис. 12. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn для полного интервала XM; $p=32$

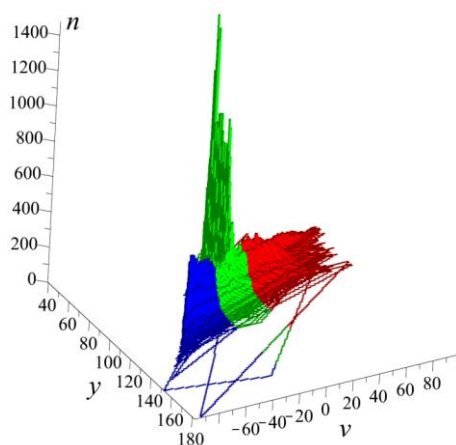


Рис. 13. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии сна; $p=7$

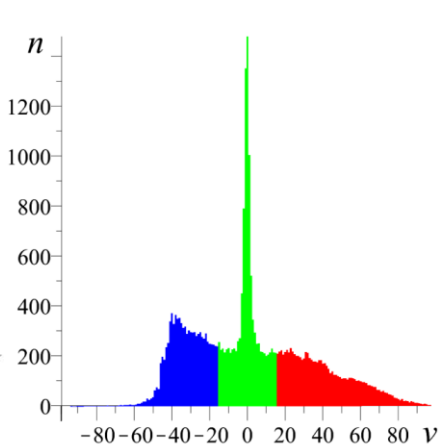


Рис. 10. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии сна; $p=7$

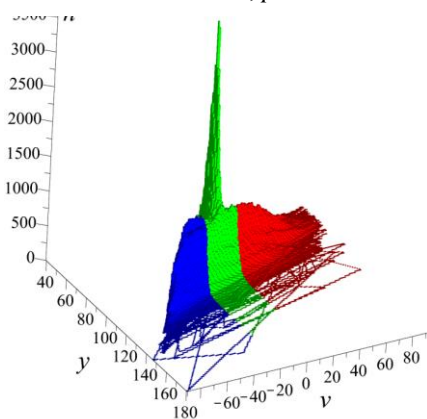


Рис. 15. 3D-гистограмма S_{eq} в состоянии бодрствования; $p=7$

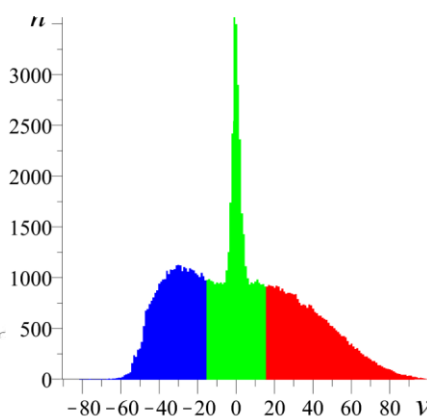


Рис. 16. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn в состоянии бодрствования; $p=7$

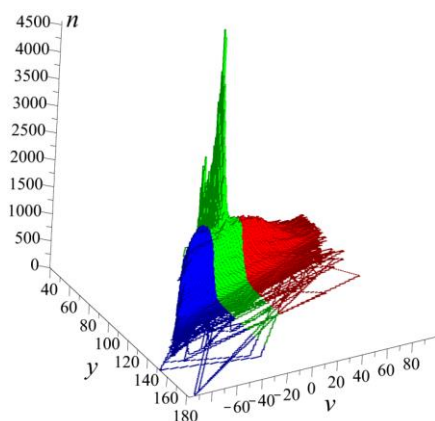


Рис. 17. 3D-гистограмма S_{eq} для полного интервала XM; $p=7$

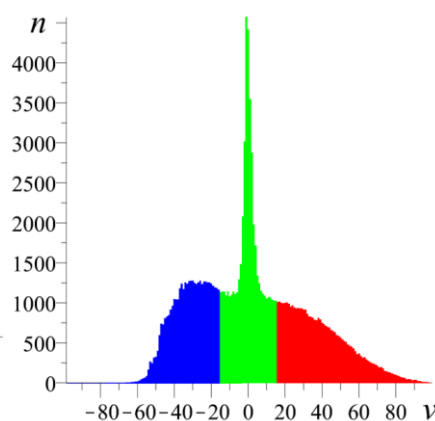


Рис. 18. Проекция 3D-гистограммы S_{eq} на плоскость vn для полного интервала XM; $p=7$

Соотношение объемов цветовых зон 3D-гистограмм S_{eq} дает наглядное представление о соотношении числа состояний из этих зон в случаях сна, бодрствования и полного интервала ХМ. Так, согласно рис. 1-6 для различных состояний пациента $p=3$ объем зоны зеленого цвета примерно в два раза меньше чем красного и синего. Это дает значения $I_r \approx 100/3$.

Случай пациента $p=32$ оказывается наиболее простым для оценки I_r . Для всех трех состояний объем зон красного и синего цвета на 3D-гистограмме S_{eq} оказался малым по сравнению с объемом зоны зеленого цвета. В результате получаем оценку $I_r \approx 100$.

Для пациента $p=7$ в случае полного интервала ХМ имеет место соотношение объем зоны зеленого цвета и суммарного объема зон красного и синего цветов в соотношении примерно 1:1. Тогда имеет место оценка для полного интервала ХМ: $I_r \approx 50$. При этом для случая сна и бодрствования соотношения объемов зоны зеленого цвета и суммарного объема красного и синего цветов оказывается несколько другим, а именно 1.1:1 и 0.9:1.2, соответственно. Из этого соотношения следуют оценки: для случая сна $I_r \approx 52$, а для случая бодрствования $I_r \approx 43$.

Проведенные нами визуальные оценки индексов хорошо согласуются с точными значениями индексов регулярности, приведенные нами в следующем разделе на $I_r I_{anr}$ -диаграмме (рис. 19) для пациентов ТвОКБ и диаграмме (рис. 20) для контрольной группы.

$I_r I_{anr}$ -диаграмма для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ пациентов

Значения индексов I_r и I_{anr} вычисляем по формулам (2) и данным суточного ХМ для группы пациентов отделения функциональной диагностики ТвОКБ, полученных с использованием комплекса суточного мониторирования ЭКГ "Миокард-Холтер 2" г. Саров. Для обработки и анализа этих данных нами разработан и реализован комплекс программ в системе Maple.

Отдельно нами рассмотрены случаи состояний сна и бодрствования пациентов. При интерпретации результатов ХМ в кардиологической практике принято разделять полное время ХМ на два периода: сна и бодрствования. В этих состояниях доминирующие влияния оказывают различные физиологические факторы. Так в состоянии бодрствования доминирует влияние симпатической нервной системы, а в состоянии сна – парасимпатической. Очевидно, структуры Проекция 3D-гистограмм $S_{eq,r}$, $S_{eq,nr}^+$, $S_{eq,nr}^-$ на плоскость vn в этих состояниях должны существенно отличаться. Непрерывное совместное влияние симпатической и парасимпатической нервных систем обуславливает степень variability МСР.

Вычисленные нами значения параметров I_r и I_{anr} позволяют построить $I_r I_{anr}$ -диаграмму, которая представляет собой множество точек в R^2 с прямоугольными декартовыми координатами I_{anr} , I_r .

$I_r I_{anr}$ -диаграмма приведена в виде Рис. 19, Рис. 20, на которых состояния сна отмечены точками синего цвета, состояния бодрствования – точками зеленого цвета, а точками красного цвета состояния соответствующие полному интервалу ХМ.

На Рис. 19 и далее номера $p=1_{1-3}$ и $p=2_{1-3}$ соответствуют двум пациентам с разными датами прохождения ХМ.

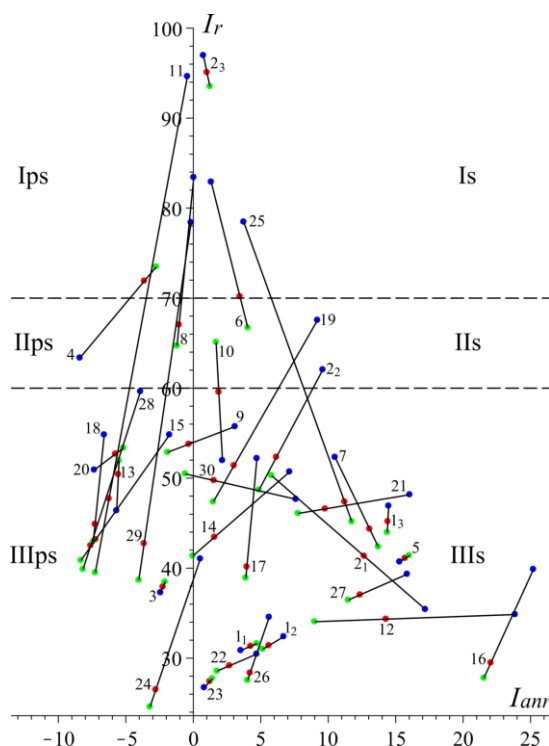


Рис. 19. $I_r I_{anr}$ -диаграмма для пациентов ТвОКБ

Для удобства анализа точки на $I_r I_{anr}$ -диаграмме, соответствующие одному пациенту, мы соединили отрезками прямой.

Положение точек пациентов на $I_r I_{anr}$ -диаграмме несет уникальную информацию о состоянии суточного массива кардиоинтервалов по данным ХМ.

Величина и знак I_{anr} определяет степень доминирования влияния симпатической или парасимпатической нервной системы на кардиоритмы индивидуума.

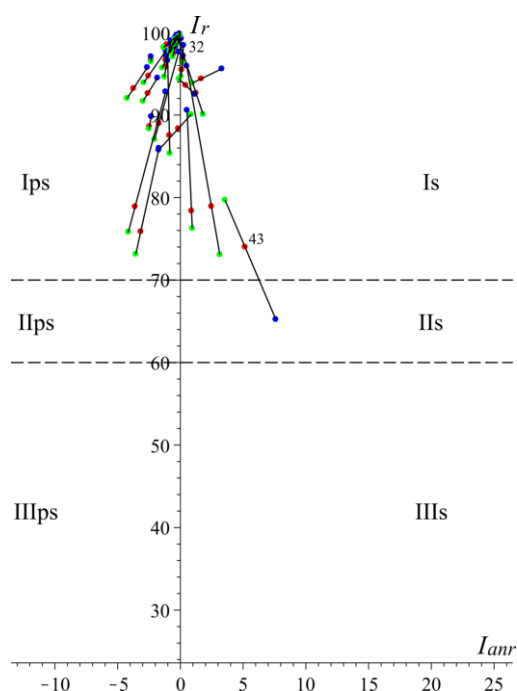


Рис. 20. $I_r I_{anr}$ -диаграмма для контрольной группы

Проведенные на Рис. 19 горизонтальные линии $I_r=60$ и $I_r=70$ разделяют диаграмму регулярности S_{eq} на 6 зон: $I_{s,ps}$, $II_{s,ps}$, $III_{s,ps}$. Значок "s" соответствует значениям $I_{anr}>0$, а значок "ps" – значениям $I_{anr}<0$. Знак параметра I_{anr} определяет преобладание влияния симпатической или парасимпатической нервных систем, соответственно.

Состояния исследованных пациентов заполняют на $I_r I_{anr}$ -диаграмме рис. 19 область треугольной формы с вершинами в точках с координатами: $(100,0)$, $(-12,27)$, $(25,27)$. Причем заполнение носит неравномерный характер. Можно заметить четыре области сгущения состояний пациентов, которые говорят о близости их состояний.

Пациенты ТвОКБ и все участники контрольной группы, индексы регулярности I_r которых в состояниях сна и бодрствования расположены в зонах $I_{s,ps}$, не страдают заболеваниями кардиального профиля и, следовательно, имеют высокую степень стабильности кардиоритмов. Для большинства участников контрольной группы в состоянии сна значения индекса I_{anr} невелики и принадлежат интервалу $|I_{anr}|<3$, что указывает на адекватную степень вегетативной регуляции.

Зоны $III_{s,ps}$ соответствуют пациентам, имеющим различные сердечно-сосудистые заболевания. Зоны $II_{s,ps}$ соответствуют пациентам, диагнозы которых находятся на границе между нормой и

кардиопатологией. Эти достаточно узкие зоны имеют место в интервале значений $60 < I_r < 70$.

Кратко опишем структуру выделенных нами зон на $I_r I_{anr}$ -диаграмме.

Отметим, что для пациентов $p=6, 8$ состояния сна относятся к зонам $I_{s,ps}$, а состояния бодрствования - к зонам $II_{s,ps}$. Для пациентов $p=4, 43$ состояния сна относятся к зонам $II_{s,ps}$, а состояния бодрствования - к зонам $I_{s,ps}$. Это означает, что у пациентов $p=6, 8$ и $p=4, 43$ оказываются существенно различные механизмы влияния на регулярность ритма в состояниях сна и бодрствования. Определенный интерес представляют пациенты $p=11, 25, 29$, которые в состоянии сна находятся в зонах $I_{s,ps}$ и имеют значения индексов I_r порядка 80, а в состоянии бодрствования находятся в зонах $III_{s,ps}$ со значениями индекса I_r порядка 40. Для этих пациентов уместен диагноз "дневной тип аритмии".

В зонах $III_{s,ps}$ можно выделить три компактных области состояний пациентов с различными кардиологическими нозологиями: дилатационная кардиомиопатия, желудочковая аритмия, пациенты с имплантированным кардиостимулятором, пациент с трансплантированным сердцем.

Почти все пациенты ТвОКБ с сердечно-сосудистыми заболеваниями попадают в зоны $III_{s,ps}$ $I_r I_{anr}$ -диаграммы со значениями индекса $I_r < 60$ и имеют невысокую степень стабильности кардиоинтервалов. При этом в большинстве случаев значения индекса I_{anr} достаточно велики, $|I_{anr}| > 3$. Это указывает на доминирующую степень влияния симпатической или парасимпатической нервной системы на кардиоритмы в состоянии сна этих пациентов.

Для большинства исследованных пациентов ТвОКБ значение индекса регулярности в состоянии сна больше чем в состоянии бодрствования на 10-15 единиц, что соответствует большей степени стабильности ритмов в состоянии сна.

Состояния пациентов с имплантированными кардиостимуляторами и трансплантированными сердцами могут входить в разные зоны $I_r I_{anr}$ -диаграммы. Это говорит о сложности кардиоритмов для этих случаев, определяемых конкретными особенностями кардиостимуляторов и биомеханикой вегетативной иннервации трансплантированного сердца.

Разность значений индекса I_r для точек синего (сон) и зеленого (бодрствование) цветов ΔI_r определяют вариативность этого индекса в состояниях сна и бодрствования. Из определения индекса I_r следует, что он определяет степень стабильности кардиоритмов. Чем больше ΔI_r в состояниях сна или бодрствования, тем выше его вариативность в

этих состояниях. Положительный знак ΔI_r будет свидетельствовать о доминировании регулярного МСР в состоянии сна по сравнению с состоянием бодрствования, а отрицательный знак ΔI_r наоборот. Приведем в таблице 1 значения I_r для полного интервала ХМ, ΔI_r и диагнозы исследованных пациентов ТвОКБ, представленных на $I_r I_{arr}$ -диаграмме Рис. 19, а в таблице 2 для участников контрольной группы, представленных на $I_r I_{arr}$ -диаграмме рис. 20.

Таблица 1

Диагнозы и значения индексов регулярности пациентов ТвОКБ

диагноз	дилатационная кардиомиопатия			пациенты с имплантированным кардиостимулятором					
	p	I_r	ΔI_r	p	I_r	ΔI_r	p	I_r	ΔI_r
p	1 ₁	1 ₂	1 ₃	2 ₁	2 ₂	2 ₃	6		
I_r	31	31	45	41	52	95	70		
ΔI_r	-1	1	3	-15	13	3	16		

диагноз	пациент с трансплантированным сердцем	
p	3	4
I_r	38	72
ΔI_r	-1	-10

диагноз	желудочковая аритмия								
p	5	7	8	9	10	11	12	13	14
I_r	41	44	67	54	60	48	34	50	43
ΔI_r	-1	10	19	3	-13	55	1	-6	9

диагноз	желудочковая аритмия								
p	15	16	17	18	19	20	21	22	
I_r	43	29	40	45	51	53	47	29	
ΔI_r	14	12	13	12	20	-2	2	2	

диагноз	желудочковая аритмия								
p	23	24	25	26	27	28	29	30	
I_r	27	26	47	28	37	43	43	50	
ΔI_r	-1	16	33	7	3	20	40	-3	

Согласно $I_r I_{arr}$ -диаграмме рис. 20 вся контрольная группа принадлежит областям $I_{s,ps}$, а из пациентов ТвОКБ этой области принадлежит лишь пациент с номером $p=2_3$. Это можно объяснить адекватной работой искусственного водителя ритма (кардиостимулятора) у данного пациента.

Согласно таблицам 1, 2 и рис. 19-20, в целом имеет место соответствия диагнозов и значений индекса регулярности I_r и вариативности этого индекса в состояниях сна и бодрствования.

Таблица 2

Значения индексов регулярности контрольной группы с диагнозом

норма

p	31	32	33	34	35	36	37	38	39
I_r	94	99	79	89	98	79	88	97	95
ΔI_r	-2	0	23	11	0	17	11	4	3

p	40	41	42	43	44	45	46	47	48
I_r	89	93	97	74	99	98	76	99	99
ΔI_r	1	9	2	-14	1	2	13	0	1

p	49	50	51	52	53	54	55	56
I_r	93	99	99	98	98	88	99	93
ΔI_r	3	1	0	-1	1	-4	0	4

p	57	58	59	60	61	62	63	64
I_r	97	78	97	94	96	99	99	95
ΔI_r	1	14	1	2	4	0	0	4

Для пациентов $p=11, 25, 29$, имеющих большие положительные значения параметра ΔI_r , соответственно равные 55, 33 и 40, желудочковая аритмия в состоянии сна отсутствует. А у пациентов $p=2_1, 4$, имеющих большие отрицательные значения параметра ΔI_r , соответственно равные -15 и -10, оказалась более высокая степень регулярности кардиоритмов в состоянии бодрствования.

Заключение. В работе введены индексы регулярности I_r и нерегулярности I_{anr} расширенного квантового фазового пространства МСР S_{eq} и дано обоснование перспективности их использования как маркеров состояния сердечно-сосудистой системы.

Исследование проводилось на базе 30 пациентов, обследованных в отделении функциональной диагностики Тверской областной клинической больницы (ТвОКБ). По данным ХМ этих пациентов вычислены значения их индексов I_r и I_{anr} . Они представлены в виде $I_r I_{anr}$ -диаграмм для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ. Проведено их сравнение с результатами обследования контрольной группы, состоящей из 34 студентов Тверского государственного университета, с диагнозами норма.

Проведено разбиение S_{eq} на области регулярности $S_{eq,r}$ и нерегулярности $S_{eq,nr}^+, S_{eq,nr}^-$. Эти пространства наглядно представлены

с помощью цветной 3D-визуализации для двух пациентов ТвОКБ и одного участника контрольной группы для состояний сна, бодрствования и полного интервала ХМ.

Показано соответствие значений индексов I_r и I_{anr} , приведенных на $I_r I_{anr}$ -диаграмме Рис. 19 и их диагнозами, представленных в таблице 1. Такое же сравнение проведено для контрольной группы.

Исследование $I_r I_{anr}$ -диаграмм указывает на их простоту и наглядность, а также перспективность использования в кардиодиагностике.

Список литературы

- Baevskiy R.M.* 1979. Prognozirovanie sostoyaniy na grani normy i patologii. М.: Meditsina. 205 p.
- Кудинов А.Н., Михеев С.А., Цветков В.П., Цветков И.В.* 2018. Квантование фазового пространства мгновенного сердечного ритма // Математическая биология и биоинформатика: доклады междунар. конф. Т. 7. Пушино: ИМПБ РАН. Статья № e15. DOI: 10.17537/icmbb18.21.
- Mikheev S.A., Tsvetkov V.P., Tsvetkov I.V.* 2018. Visualisation of the quantum phase space of instantaneous heart rhythm // CEUR Workshop Proceedings. V. 2267. P. 359-363.
- Paramonova E.K., Kudinov A.N., Mikheev S.A., Tsvetkov V.P., Tsvetkov I.V.* 2021. Fractal Thermodynamics, Big Data and its 3D Visualization, Proceedings of the 9th International Conference "Distributed Computing and Grid Technologies in Science and Education" (GRID'2021), Dubna, Russia, July 5-9, 2021
- Mikheev S.A., Paramonova E.K., Tsvetkov V.P., Tsvetkov I.V.* 2021. Fractal Thermodynamics of the States of Instantaneous Heart Rhythm // Russian Journal of Mathematical Physics. V. 28. P. 251-256.
- Tsvetkov V.P., Mikheyev S.A., Tsvetkov I.V.* 2018. Fractal phase space and fractal entropy of instantaneous cardiac rhythm // Chaos, Solitons and Fractals. V. 108. P. 71-76. DOI: 10.1016/j.chaos.2018.01.030.
- Ivanov A.P., Kudinov A.N., Mikheev S.A., Tsvetkov V.P., Tsvetkov I.V.* 2016. Phase Space-Based Imaging of Mass Data on Instantaneous Cardiac Rhythm // CEUR Workshop Proceedings. V. 1787. P. 271-274.

REGULARITY AND IRREGULARITY INDICES OF THE EXPANDED QUANTUM PHASE SPACE OF THE INSTANT HEART RATE AS MARKERS OF THE STATE OF THE CARDIOVASCULAR SYSTEM

E.K. Paramonova¹, V.P. Tsvetkov², S.A. Mikheev², I.V. Tsvetkov²

¹Tver Regional Clinical Hospital, Tver

²Tver State University, Tver

The paper introduces the regularity indices I_r and irregularity I_{anr} of the extended quantum phase space MCP S_{eq} , and provides a justification for the prospects of using them as markers of the state of the cardiovascular system. The study was conducted on the basis of 30 patients examined in the Department of Functional Diagnostics of the Tver Regional Clinical Hospital (TvOKB). According to the data of Holter monitoring (HM), the values of their indices I_r and I_{anr} were calculated. These values are presented as $I_r I_{anr}$ -diagrams for for different states, such as sleep, wakefulness, and the entire Holter monitoring period. These values were then compared with the results from a control group of 34 healthy students from Tver State University. The control group was divided into two subgroups: those with normal diagnoses and those with irregularities. The S_{eq} was divided into regions of regular and irregular behavior - $S_{eq,r}$ and $S_{q,nr}^+$, $S_{q,nr}^-$ respectively. These spaces are visualized using 3D color imaging for two TvROC patients and one control for the states of sleep, wakefulness, and full HM interval. Correspondence of values of indexes I_r and I_{anr} shown on $I_r I_{anr}$ -diagram and their diagnoses is shown. The same comparison was made for the control group. The study of $I_r I_{anr}$ -diagrams indicates their simplicity and clarity, as well as the potential for use in cardiology diagnostics.

Keywords: *Extended quantum phase space, Holter monitoring, cardioritic, regularity indices, irregularity indices.*

Об авторах:

ПАРАМОНОВА Екатерина Константиновна – кандидат медицинских наук, заведующая отделением функциональной диагностики, ГБУЗ Областная клиническая больница, 170036, г.Тверь, Петербургское шоссе, д. 105, e-mail: paramonova-katya@yandex.ru.

МИХЕЕВ Сергей Александрович – кандидат физико-математических наук, доцент кафедры общей математики и математической физики, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: mikheev.sa@tversu.ru

ЦВЕТКОВ Виктор Павлович – доктор физико-математических наук, заведующий кафедрой общей математики и математической физики, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tsvetkov.vp@tversu.ru.

ЦВЕТКОВ Илья Викторович – доктор технических наук, профессор кафедры экономики предприятия и менеджмента, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33, e-mail: tsvetkov.iv @tversu.ru.

Парамонова Е.К. Индексы регулярности и нерегулярности расширенного квантового фазового пространства мгновенного сердечного ритма как маркеры состояния сердечно сосудистой системы / Е.К. Парамонова, С.А. Михеев, В.П. Цветков, И.В. Цветков // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 209-223.

Дата поступления рукописи в редакцию: 10.07.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 63(092)

DOI: 10.26456/vtbio355

САМОЕ ТРУДНОЕ – ВОЗМОЖНО (К 90-ЛЕТИЮ ВЛАДИМИРА ИВАНОВИЧА ФЕРТИКОВА)

А.А. Нотов¹, А.Ф. Мейсурова¹, В.А. Нотов^{2,1}, С.А. Иванова¹

¹Тверской государственный университет, Тверь

²МБОУ СОШ № 3, пос. Редкино

29 мая 2024 г. исполнилось 90 лет со дня рождения заслуженного деятеля науки Российской Федерации, доктора биологических наук, профессора Владимира Ивановича Фертикова. Он внес выдающийся вклад в развитие заповедного дела, охотоведения, исследований по акклиматизации и разработке средств диагностики и профилактики болезней животных.

Ключевые слова: юбилей, творческая биография, Владимир Иванович Фертиков, Государственный комплекс Завидово ФСО РФ, заповедное дело, охотоведение, акклиматизация животных.



29 мая 2024 г. исполнилось 90 лет заслуженному деятелю науки Российской Федерации, доктору биологических наук, профессору академику РАЕН и ПАНИ Владимиру Ивановичу Фертикову. Он

известен как специалист в области охотоведения, заповедного дела, акклиматизации животных, координатор исследований по разработке средств профилактики болезней животных. В.И. Фертиков – автор более 165 научных работ, среди которых 11 авторских и коллективных монографий (Закруткин и др., 1975; Dormidontov, Fertikov, 1983; Фертиков, Чупров, 1987; Фертиков, 1998, 2004з, 2021; Фертиков и др., 1999, 2003а, 2017в; Yegorova et al., 2012; Дементьева и др., 2014). Им получено 2 патента на изобретение (Мищенко и др., 1984; Хрипунов и др., 2000а). Под его редакцией и с авторским участием выпущено более 10 сборников научных трудов и монографий, среди которых основные юбилейные издания о национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» (Национальный..., 2004, 2009, 2014, 2019; Нотов, 2010).

Трудно перечислить все заслуги и награды В.И. Фертикова. За выдающиеся достижения в научной и трудовой деятельности он награжден медалью «За трудовое отличие» (1971 г.), орденом Почета (1995 г.). Владимир Иванович – Почетный сотрудник Федеральной службы охраны Российской Федерации, лауреат Государственной премии Российской Федерации (1998 г.) и премии Правительства Российской Федерации (2002 г.), премий «Золотой мерлон» ФСО России (2012 и 2014 гг.) и Международной экологической премии «EcoWorld» в номинации «Сохранение биоразнообразия и ландшафтов» (2017 г.).

Даже эта краткая информация свидетельствует о выдающемся вкладе В.И. Фертикова в развитие разных направлений деятельности. Его чрезвычайно яркая биография насыщена крупными и значимыми событиями. Блестящий талант организатора, неиссякаемая творческая энергия, широта интересов вызывают искреннее восхищение.

Важную роль на всех этапах его жизненного пути сыграло умение стратегически мыслить. В этом заключается один из секретов его многочисленных побед. Однако, по-видимому, не менее значимо и то, что отражено в высказываниях полководцев разных времен. Думая о заслугах и достижениях В.И. Фертикова, невольно вспоминаешь афоризм Карла фон Клаузевица: «Самое трудное – возможно, лучше подготовить победу». Эту мысль хорошо дополняют слова маршала Г.К. Жукова: «Побеждает тот, кто сильнее хочет победить. Верьте в себя». Во всех грандиозных проектах В.И. Фертикова проявилась его исключительная целеустремленность, решимость и выдержка, особое умение видеть и понимать возникающие на каждом этапе проблемы. Сотрудники Тверского государственного университета, с которыми Владимир Иванович тесно связан уже более 15 лет, неоднократно убеждались в этом при выполнении совместных с Государственным комплексом «Завидово» исследований и подготовке общих изданий. Благодаря энтузиазму, одержимости и энергичности В.И. Фертикова нам удалось решить много масштабных и актуальных задач.

Владимир Иванович Фертиков родился 29 мая 1934 г. в городе Алма-Ата. Отец его работал машинистом на железной дороге. В 1948 г. семья переехала на Сахалин, где в 1954 г. Владимир Иванович окончил среднюю школу. В этом же году он поступил в Иркутский сельскохозяйственный институт на факультет охотоведения. В 1959 г. после получения диплома был направлен на работу в Госохотинспекцию при Ростовском облисполкоме. В 1966 г. стал директором Ростовского государственного лесоохотничьего хозяйства Главохоты РСФСР. В декабре 1975 г. после шестнадцати лет работы в Ростовской области В.И. Фертиков был назначен Заместителем начальника Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР. При активном участии Владимира Ивановича решались очень многие законодательно-организационные и научные вопросы по охране, рациональному использованию охотничьих зверей и птиц на территории Российской Федерации, созданию заповедников, заказников, государственных охотничьих хозяйств, госпромхозов в Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке и Камчатке.

В 1975 г. Владимир Иванович успешно защитил кандидатскую диссертацию по теме «Восстановление ареалов, акклиматизация диких копытных и фазана в Ростовской области» (Фертиков, 1975а, б). 1970–1980-е гг. стали периодом расцвета охотничьего хозяйства (Флинт и др., 2004). Большинство охотничьих угодий были закреплены за государственными, промыслово-кооперативными и спортивными хозяйствами. Изучением потенциала природных ресурсов занимались разные научно-исследовательские учреждения, создавались фермы и питомники, реализовывались масштабные проекты по расселению охотничьих зверей и птиц. Россия была лидером на международных пушных аукционах. В.И. Фертиков принимал активное участие во всех направлениях этой деятельности. Он стал одним из организаторов подготовки к изданию Красной книги СССР, сыграл важную роль в разработке Закона РСФСР «Об охране и использовании животного мира» и организации его исполнения (Фертиков, 1984; Фертиков, Дежкин, 1988). В Главохоте РСФСР Владимир Иванович работал 16 лет до начала переломного периода в истории России.

В 1992 г. В.И. Фертиков стал руководителем Завидовского государственного научно-опытного заповедника. Понимая высокую значимость территории, он добился изменения ее статуса и создания Государственного комплекса «Завидово», включившего одноименный национальный парк и резиденцию Президента Российской Федерации «Русь». С 1992 г. полковник ФСО России В.И. Фертиков – начальник Государственного комплекса «Завидово», которому было посвящено более 30 лет профессионального и творческого пути Владимира Ивановича.



Рис. 1. Вручение наград в Кремле: 1) Государственной премии Российской Федерации Президентом России Б.Н. Ельциным (1998 г.);
2) Премии «Золотой мерлон» директором ФСО России Е.А. Муровым (2014 г.)

Путь этот оказался весьма нелегким и напряженным. С 1992 по 2001 гг. Владимир Иванович был начальником Государственного комплекса «Завидово», в 2001–2020 гг. – заместителем начальника по научной работе, а в 2020–2023 гг. – главным научным сотрудником научной группы. В госкомплексе в полной мере раскрылся его талант руководителя и координатора, который сочетался с решительностью, энергичностью, умением видеть стратегические цели и реализовывать масштабные проекты. Каждый этап его работы был многогранным, ярким и весомым. Всегда и во всем Владимир Иванович добивался выдающихся результатов (Национальный..., 2004, 2009, 2014, 2019; Фертиков, 2009б, 2014, 2019). О нем можно писать книги, романы, но и они не смогут рассказать обо всем, что было сделано и пережито. В этом очерке мы больше внимания уделим его вкладу в развитие науки.

На всех этапах работы в Государственном комплексе Владимир Иванович самоотверженно делал все возможное, и даже невозможное, стремясь расширить тематику научных исследований, повысить их актуальность и значимость до федерального и мирового уровня. Разноплановое и плодотворное сотрудничество со многими научными учреждениями и прекрасная координация всегда давали потрясающие результаты (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019).

С приходом В.И. Фертикова появились кардинально новые для национального парка научные направления. Особое место среди них заняли исследования по ветеринарии и вирусологии, которые помогли приобрести Завидово мировую известность. Благодаря сотрудничеству с Всероссийским научно-исследовательским институтом ветеринарной вирусологии и микробиологии (ВНИИВВиМ) Российской академии сельскохозяйственных наук были созданы уникальные вакцины и разработаны методики профилактики ряда особо опасных инфекций животных (Хрипунов и др., 1998, 1999б, в, 2000а, б, 2001, 2008а, 2009а; Фертиков и др., 1999, 2000а, 2001, 2002а, 2009а, б, 2010; Баньковский и др., 2003б; Национальный..., 2004, 2009; Жестерев и др., 2009; Егорова и др., 2010, 2013 и др.). Эти материалы и методики стали широко использовать в охотничьих хозяйствах Российской Федерации, республиках Беларусь, Молдова. Итоговые результаты представлялись на всероссийских и международных конференциях, симпозиумах и конгрессах (Kolomitsev et al., 1998; Фертиков, Егорова, 2009; Egorova et al., 2010), в зарубежных коллективных монографиях (Yegorova et al., 2012). В 1998 г. за разработку средств диагностики и профилактики классической чумы свиней исполнители проекта были награждены Государственной премией Российской Федерации (рис. 1). В 2002 г. за изучение генетических маркеров возбудителя бешенства и создание вирус-вакцины получена премия Правительства Российской Федерации в области науки и техники (Фертиков, 2019).

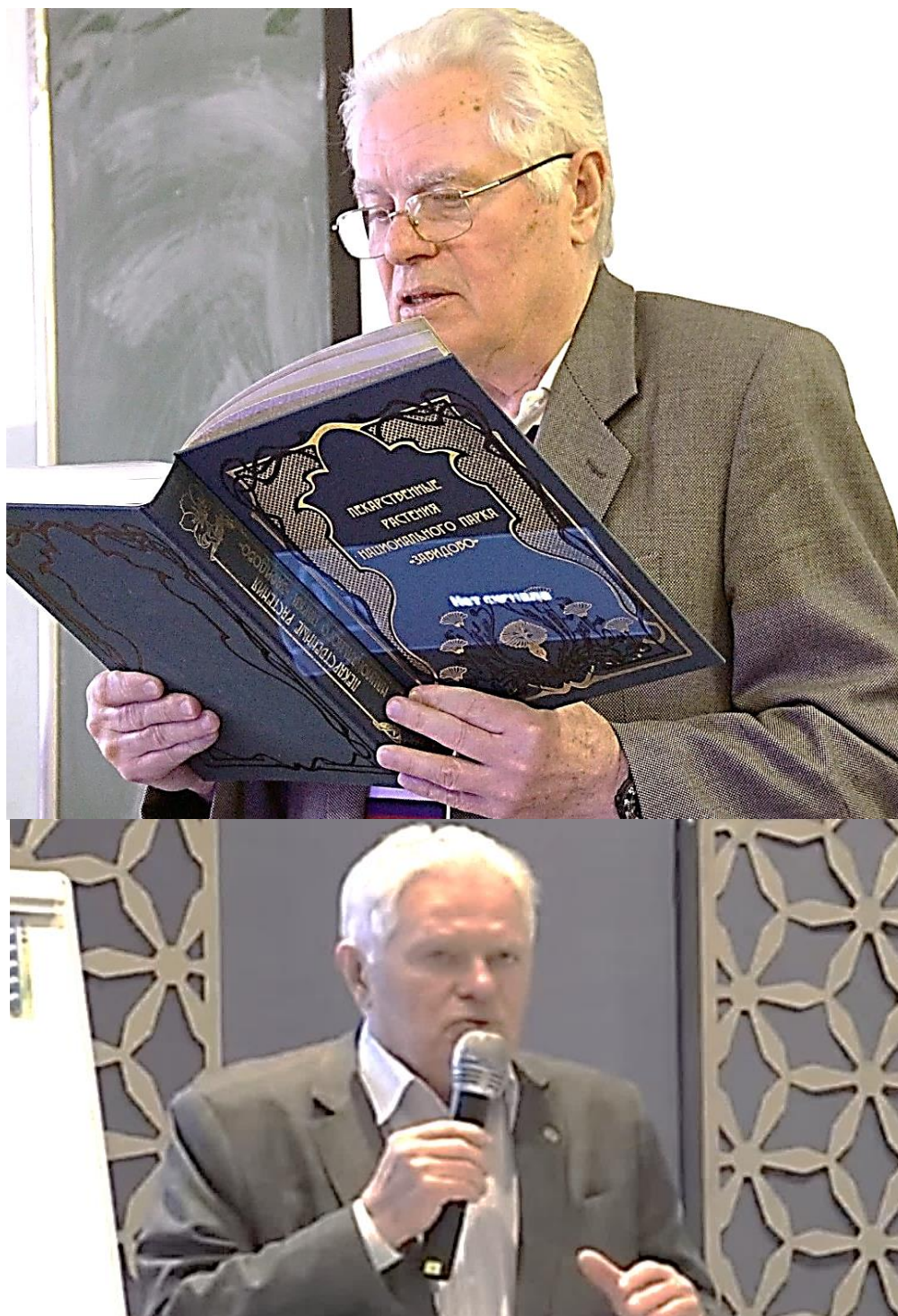


Рис. 2. Доклады и выступления: 1) на презентации книги «Лекарственные растения национального парка «Завидово» в ТвГУ (2014 г.); 2) на историко-краеведческой конференции «Завидовские чтения» (Тверь, 2017 г.)



Рис. 3. Рабочие моменты и деловые встречи: 1) в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» на подкормочных площадках (2018 г.); 2) в музейном комплексе маршала Г.К. Жукова в г. Жукове Калужской обл. (2023 г.)

Грандиозность и разноплановость итогов осуществленной В.И. Фертиковым координации проектов по ветеринарии и вирусологии наглядно отражает приведенный список его публикаций. Однако в нем только работы, в которых Владимир Иванович принимал участие. В целом общий научный результат несравненно больше. Как и во всех магистральных для национального парка направлениях исследований, организация которых осуществлялась В.И. Фертиковым, при изучении возбудителей инфекционных заболеваний проявилась широта его кругозора, глубина понимания взаимосвязей, системный подход к рассматриваемым проблемам. Помимо многих решаемых вопросов, его заинтересовала эволюция бактерий рода *Listeria*. На основе анализа данных палеозоологии, палеонтологии и палеогеографии им была предложена гипотеза формирования эколого-адаптивных механизмов у листерий в эпоху позднего плейстоцена (Фертиков и др., 2009в).

Стремление работать масштабно и комплексно в сочетании с отмеченной широтой кругозора и склонностью к системному анализу, умение находить и объединять ведущих специалистов помогали В.И. Фертикову получать выдающиеся результаты и по традиционным для национальных парков направлениям исследований, связанных, прежде всего, с инвентаризацией биоразнообразия.

Изучение фауны В.И. Фертикову удалось связать с выявлением динамики формирования и состояния популяций, с подходами к профилактике болезней, способами управления. Эти аспекты отражены в материалах, представленных в качестве его докторской диссертации (Фертиков, 1999, 2004а, в, д, ж, з). Проведено детальное изучение гельминтов (Фертиков и др., 1999). Исследования орнитофауны и наземных позвоночных осуществлялись с акцентом на выяснение закономерностей динамики сообществ (Николаев, 1998, 2000, 2006; Национальный..., 2004). Благодаря координирующей роли Владимира Ивановича реализован проект по изданию коллективной монографии «Северный олень в России, 1982–2002 гг.». В ее создании приняли участие более 70 специалистов, работающих на Европейском Севере, в Сибири и на Дальнем Востоке (Фертиков и др., 2003а, б).

При поддержке и всесторонней помощи Владимира Ивановича организован детальный анализ растений, лишайников и грибов, начата инвентаризация разнообразия миксомицетов (Национальный..., 2009, 2014, 2019; Нотов, 2010; Фертиков, 2019). Благодаря этому стало осуществляться плодотворное сотрудничество с кафедрой ботаники Тверского государственного университета, которое способствовало выполнению многих совместных проектов и получению весомых научных результатов. Сейчас национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» можно отнести к числу ООПТ с высокой степенью изученности разных компонентов флоры (Национальный...,

2019; Фертиков, 2019). На его территории зарегистрировано уже 1017 видов сосудистых растений, 258 видов мохообразных и 374 вида лишайников. Собранные в парке материалы существенно дополнили представления о видовом составе лишенофлоры Тверской области и Центральной России. Кроме того, отмечены виды, новые для России и Евразии (Zhurbenko, Notov, 2015; Коткова и др., 2023).

Исследования флоры так же, как и фауны, были дополнены анализом экосистем. В центре внимания оказались самые интересные с точки зрения биоразнообразия уникальные природные комплексы (Национальный..., 2009, Нотов, 2010; Фертиков, 2019). С особым интересом Владимир Иванович поддержал проект по изучению Коротовского болота. Благодаря участию ведущих специалистов из Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и болотоведов из других учреждений были получены и обобщены уникальные данные о голоценовой динамике реликтового комплекса мхов ключевых болот (Носова и др., 2022). По материалам торфяной залежи Коротовского болота, имеющего возраст более 10 тысяч лет, были прослежены основные этапы формирования и функционирования этого массива в течение голоцена. Оценена роль характерных для минеротрофных болотных фитоценозов мхов на основных стадиях и фазах развития болотных экосистем. Показано, что виды мхов этого комплекса можно рассматривать как реликты позднеледникового и раннеголоценового времени (Носова и др., 2022). Реликтовый характер имеют и сами фитоценозы Коротовского болота.

По инициативе и при активном участии В.И. Фертикова на базе национального парка реализованы исследования, посвященные оценке ресурсного потенциала лекарственных растений Центральной России. Они завершились публикацией монографии (Дементьева и др., 2014) (рис. 2). После ее издания Владимиру Ивановичу и трем сотрудникам Тверского государственного университета – А.В. Белоцерковскому, С.М. Дементьевой и А.А. Нотову за достижения в развитии научной деятельности, осуществляемой в интересах органов государственной охраны, была присуждена премия ФСО России «Золотой мерлон». Награждение состоялось в Кремле (рис. 1).

Начатые еще в 1-й половине XX в. исследования по археологии при поддержке Владимира Ивановича продолжены сотрудниками Тверского государственного объединенного музея и Института археологии РАН на новом качественном уровне (Национальный..., 2004, 2019; Фертиков, 2009б, 2019). В дополнение к археологическим материалам в 2017 г. были сделаны очень интересные находки ископаемых моллюсков (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019). С этого момента началось палеонтологическое изучение территории национального парка.

Таким образом, благодаря колоссальной работе В.И. Фертикова по организации и координации различных направлений научных исследований по биологии, экологии и прикладным дисциплинам этих наук на базе национального парка при сотрудничестве с научными учреждениями и вузами стал разрабатываться очень широкий спектр тем (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019). Весьма объемным будет даже перечень основной тематики и названий наиболее масштабных проектов. По всем направлениям получены разноплановые весомые научные результаты. Опубликовано более 300 работ, среди них 7 монографий и 8 сборников трудов (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019). Наряду с новыми для национального парка темами продолжены исследования, которые были начаты на первых этапах приобретения охранного статуса территории. Благодаря этому удалось обобщить данные уникальных по продолжительности мониторинга наблюдений. Так, например, материалы по подкормочным площадкам собирались более 40 лет (Жуков и др., 2015, 2024в; Фертиков и др., 2018б) (рис. 3).

Весьма значимы также и потрясающие результаты, связанные с укреплением сотрудничества с научными учреждениями и вузами, координацией исследований и усилением кадрового потенциала науки. Общие итоги впечатляют. По инициативе В.И. Фертикова и с его поддержкой организованы связи с 7 институтами РАН, 2 научно-исследовательскими институтами РАСХН, 15 общеобразовательными вузами. В проведенных на базе национального парка исследованиях участвовали 20 докторов наук, 16 кандидатов наук, а также 18 ученых и специалистов из Госкомплексов «Завидово» и «Таруса» ФСО России (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019).

С использованием материалов, полученных в национальном парке, было защищено 4 докторских и 8 кандидатских диссертаций (Национальный..., 2019). Тематика докторских работ охватила все научные специальности ВАК, связанные с основными направлениями исследований, которые проводились на базе госкомплекса «Завидово» (Фертиков, 1999; Николаев, 2006; Нотов, 2012; Егорова, 2013). Среди них зоология, ботаника, экология, охрана окружающей среды и рациональное использование природных ресурсов, ветеринарная микробиология и вирусология.

Особого внимания заслуживают высокие патриотические и нравственные чувства Владимира Ивановича. Его нежное отношение к природе, искренняя любовь к истории России, безграничное уважение к культурному наследию стали основой для научно-просветительской деятельности. Широта интересов, нестандартность мышления, глубина понимания проблем, событий и явлений в сочетании с эмоциональной выразительностью помогли В.И. Фертикову создать оригинальную серию научно-популярных работ, крайне важных для патриотического

и экологического воспитания (Фертиков, Нотов, 2015; Фертиков, 2016, 2017, 2021; Фертиков и др., 2017а, 2018а, 2019). В этих работах он подчеркивает уникальность природного и культурного наследия Завидовского края и Тарусских земель, на которых расположены в настоящее время Государственные комплексы «Завидово» и «Таруса». Ясно проявилась разносторонняя одаренность Владимира Ивановича, включающая таланты ученого, аналитика, популяризатора науки, писателя и публициста. Он проанализировал колоссальные объемы материалов по истории, экологии и краеведению. Эстафета эпох и традиций была соотнесена им с природным наследием, выявлены взаимосвязи истории с современностью, а также определены и обоснованы перспективы развития каждой ООПТ. В полной мере раскрылась масштабность и глубина стратегического мышления В.И. Фертикова. Комплексный анализ древних «волоковых» путей, один из которых проходил по Ламе и пересекал Завидовские земли, «привел» Владимира Ивановича к общей стратегии развития туризма в России (Фертиков, 2016, 2017; Фертиков и др., 2017а, 2018а, 2019). Все материалы, обобщенные им в книге о Государственном комплексе «Таруса», убедительно свидетельствуют о необходимости создания на данной территории национального парка (Фертиков, 2021).

Один из авторов данной статьи (А.А. Нотов) имел счастливую возможность оказывать Владимиру Ивановичу техническую помощь в подготовке научно-популярных изданий, видеть, как они создавались. В.И. Фертиков работал с фанатической увлеченностью и потрясающим вдохновением над каждым из них. Он «погружался» в проблематику полностью, бесконечно выявляя новые поразительные факты и связи, долго искал подходящие эпитафии, подбирал рисунки и фотографии. Благодаря этому все публикации получились яркими, оригинальными, глубокими и разноплановыми, весьма содержательными по широте охвата культурно-исторических фактов.

Особую благодарность нужно выразить Владимиру Ивановичу за книгу о Государственном комплексе «Таруса» (Фертиков, 2021). Эта книга уникальна во многих отношениях. Оригинален сам подход к описанию исторических событий. Они рассматриваются в контексте определенной эпохи через их связи с судьбами великих полководцев. Такой подход позволил выявить предпосылки замечательных побед, оживить описание ключевых вех двух отечественных войн, наглядно представить героический подвиг русского народа. Крайне интересные материалы по биографиям М.И. Кутузова и Г.К. Жукова помогают понять истоки становления их личности, сопоставить пути реализации их полководческого таланта, увидеть общие принципы и приемы их стратегии и тактики, понять индивидуальные особенности. Благодаря этому В.И. Фертикову удалось сделать описанные в книге страницы

отечественной истории живыми и яркими. Еще более неординарна идея о возможной роли определенной местности, края, их природы в формировании культурологических феноменов и эстафете эпох и традиций. Владимир Иванович убедительно показывает, что тарусские и тарутинские земли – прекрасная модель для такого анализа, который никто еще не сделал, описывает выявленные взаимосвязи. Потрясают его аналитические способности. Ни один бы нумеролог не увидел все исторические совпадения в датах и цифрах, которые нашел Владимир Иванович (Фертиков, 2021, с. 184), а актуальность его «взгляда» «из прошлого в будущее» возрастает с каждым днем! Книга великолепно издана и является выдающимся образцом пособия по патриотическому воспитанию, помогает представить и глубоко прочувствовать очень значимые для России страницы отечественной истории. Она крайне важна для школьников и студентов. Владимир Иванович является также автором монографии о Государственном природном заказнике «Государственный комплекс «Таруса» (Фертиков и др., 2017в). Как популяризатор науки В.И. Фертиков неоднократно выступал на презентациях книг, делал доклады на конференциях разного уровня (рис. 2, 3). В интернете есть видеозапись его доклада «Природные ресурсы и развитие туризма в Тверской области», который был сделан на конференции «Завидовские чтения» (рис. 2) (Фертиков, 2017).

Научно-популярные работы В.И. Фертикова весьма наглядно подтверждают огромный диапазон его интересов, которые связаны не только с разделами биологии и экологии. Владимир Иванович глубоко понимает многие сложные проблемы истории, экономики, социологии, политологии, культурологии, краеведения, принципов долгосрочного планирования. Его оригинальный взгляд позволяет во всем увидеть что-то новое, необычное и стратегически важное, а страстный азарт ученого и невероятная увлеченность приводят всегда к весомым и всесторонне осмысленным результатам (Фертиков, 2017, 2021; Фертиков и др., 2019). Эти качества помогают ему также быстро замечать перспективные направления исследований и «точки роста» в биологии и экологии, слабо изученные проблемы. Владимир Иванович оперативно находит варианты реализации соответствующих проектов на базе дорогих для него модельных территорий, среди которых, прежде всего, ООПТ Государственных комплексов «Завидово» и «Таруса» (Национальный..., 2019; Фертиков, 2019). Широта его кругозора позволяет рассматривать разные аспекты проблем эволюции патогенности бактерий, доместикации и генетического разнообразия копытных животных, голоценовой динамики природных комплексов и многие другие вопросы (Холодова и др., 2009; Фертиков и др., 2009в; Фертиков, Егорова, 2010; Фертиков, Шевцов, 2016; Жуков и др., 2021а, 2024а; Носова и др., 2022; Каледин и др., 2022). Все это наряду с

выдающимися достижениями по рассмотренным выше направлениям свидетельствует о значительном научном вкладе В.И. Фертикова и комплекса исследований, осуществленных благодаря его руководству и координации. Мы стремились в списке работ Владимира Ивановича как можно полнее отразить их тематику. Однако список, безусловно, не охватывает весь спектр тем, которые курировал В.И. Фертиков. Итоги их изучения разноплановые, часто соответствуют федеральному и мировому уровню (Фертиков, 2009б, 2019).

Не менее значимо и то, что сделано Владимиром Ивановичем на разных этапах жизни в других сферах деятельности. Благодаря его исключительной энергичности на посту заместителя начальника в Главохоте РСФСР были заложены основы федерального охотничьего хозяйства и заповедной системы России. Без стратегического видения и колоссальной работы Владимира Ивановича не появился бы и Государственный комплекс «Завидово», функционирование которого связано с разными задачами федерального и международного уровней. С учетом всего, что было реализовано за продолжительный период его существования, и госкомплекс, и сопряженный с ним национальный парк можно рассматривать как уникальный российский феномен, не имеющий мировых аналогов. Его гармонично дополняет Госкомплекс «Таруса». Благодаря активному содействию Владимира Ивановича в развитии научных исследований ГК «Таруса» стал не менее известен, чем «Завидово» (Фертиков и др., 2019; Фертиков, 2021). Даже самые общие сведения о том, что было сделано и пережито на основных этапах жизненного пути В.И. Фертикова, выходят за пределы объема юбилейного очерка. Его биография необъятна и многогранна. Пытаясь выделить наиболее значимые события и достижения, мы неизбежно понимаем, что это будут лишь отдельные штрихи. Любой этап важен и масштабен. И даже тот, который связан с Тверским университетом, это уже целая эпоха в развитии биологического факультета и кафедры ботаники.

Завершая наш очерк, мы вынуждены еще раз повторить, что о В.И. Фертикове следует писать романы и книги. Возможно, они помогут нам понять, как одному человеку удалось сделать столько всего значимого и весомого? Каждый этап его биографии наглядно подтверждает, что «самое трудное – возможно».

Мы сердечно благодарим Владимира Ивановича за оптимизм, удивительную энергию, увлеченность, острый ум, тонкую интуицию, стратегический взгляд, умение получать весомые результаты. Для нас он – неиссякаемый источник новых идей. Искренне желаем ему доброго здоровья, творческого вдохновения и благополучия во всем!

Авторы выражают глубокую благодарность А.А. Колонтаевой за помощь в подготовке рукописи к печати.

Список избранных работ В.И. Фертикова

- Фертиков В.* 1960. Лося в Ростовской области // Бюл. окр. совета ВВО СКВО. № 4. С. 73-76.
- Фертиков В., Критская Т.* 1960. Новый пушной зверек в Ростовской области // Бюл. окр. совета ВВО СКВО. № 4. С. 22-26.
- Фертиков В.И.* 1962. Истребление на логовах – лучший способ борьбы с волками // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 22.
- Фертиков В.И.* 1973. Не только охранять – обогащать // Дон. № 4. С. 160-164.
- Фертиков В.И.* 1974а. Лось – это проблема // Дон. № 8. С. 146-147.
- Фертиков В.И.* 1974б. О продвижении лося на Кавказ // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР: 1 всесоюз. конф. Киров. С. 121-122.
- Фертиков В.И.* 1974в. О расселении лося в Ростовской области // Современное состояние и пути развития охотоведческой науки в СССР: 1 всесоюз. конф. Киров. С. 121-122.
- Фертиков В.И.* 1974г. Угодья богатеют // Охота и охотничье хозяйство. № 1. С. 10-11.
- Пиголкин А.У., Фертиков В.И., Журавец А.К., Попов М.А.* 1974. К гельминтофауне диких животных Ростовской области // Сб. науч. тр. СКЗНИВИ. Новочеркасск. С. 122-127.
- Фертиков В.И.* 1975а. Восстановление ареалов, акклиматизация диких копытных и фазана в Ростовской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ростов н/Д. 20 с.
- Фертиков В.И.* 1975б. Восстановление ареалов, акклиматизация диких копытных и фазана в Ростовской области: дис. ... канд. биол. наук. (03.00.08). Краснодар. 166 с.
- Фертиков В.И.* 1975в. Зверей и птиц будет больше // Природа Донского края. Ростов н/Д. С. 173-177.
- Фертиков В.И.* 1975г. Исторические изменения в фауне охотничьих животных в Ростовской области // Проблемы охотоведения и охраны природы. Иркутск. С. 175-178.
- Фертиков В.И.* 1975д. Периодика изменения фауны // Охотоведение. М. С. 244-249.
- Фертиков В.И.* 1975е. Реакклиматизация и акклиматизация охотничьих животных в Ростовской области // Охотоведение. М. С. 249-257.
- Закруткин В.А., Жданов Ю.А., Тараненко Л.И., Родзянко Н.Г., Куражсковский Ю.Н., Гаврилюк Ф.Я., Садименко П.А., Долженко Г.П., Шумаков Б.Б., Зозулин Г.М., Колесников Г.С., Обертынский А.Я., Троицкий С.К., Кучин Г.Д., Цапков В.Ф., Петров В.С., Фертиков В.И., Нечаев Б.А., Потапов И.И., Курсков Н.Т.* 1975. Природа Донского края. Ростов н/Д; Кн. изд. 223 с.
- Фертиков В.И.* 1976а. Данные учета водоплавающей дичи на одном из пробных участков Ростовского хозяйства // Охота и охотничье хозяйство. № 6. С. 24.
- Фертиков В.И.* 1976б. В Ростовском хозяйстве // Охота и охотничье хозяйство. № 6. С. 24-25.
- Швецов М., Фертиков В., Каневский Г.* 1976. У югославских охотников // Охота и охотничье хозяйство. № 11. С. 42-43.
- Фертиков В.И.* 1977. Охотничье хозяйство РСФСР в 1976 г. // Опыт комплексного ведения лесного и охотничьего хозяйства. Рига. С. 26-32.
- Фертиков В.* 1978а. Крипически оценивать работу // Охота и охотничье хозяйство. № 2. С. 4.
- Фертиков В.И.* 1978б. Снежный баран // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 18-19.
- Фертиков В.И.* 1978в. Снежный баран в Северо-Восточной Сибири // Охота и охотничье хозяйство. № 7. С. 18-19.
- Фертиков В., Гавринец Н., Ломазде Н., Олейников Н.* 1978. К экологии пролетных птиц Веселовского водохранилища // Экология вирусов. М.: АМН СССР. С. 50-59.
- Кривенко В.Г., Фертиков В.И., Петренко В.Ф.* 1978а. Краснозобая казарка на Западном Маньче (Ростовское гослесоохотхозяйство) // 2-я Всесоюз. конф. по миграциям птиц. Алма-Ата. Т. 2. С. 72-73.
- Кривенко В.Г., Фертиков В.И., Петренко В.Ф.* 1978б. О пролете белолобого гуся на Западном Маньче (Ростовское гослесоохотхозяйство) // 2-я Всесоюз. конф. по

- миграциям птиц. Алма-Ата. Т. 2. С. 107-108.
- Фертиков В.* 1979. Состояние популяции якутского снежного барана // *Природа*. № 12. С. 86.
- Фертиков В.И.* 1981. Новой пятилетке – ударный труд // *Охота и охотничье хозяйство*. № 3. С. 3.
- Фертиков В.И., Кузякин В.А., Наумов А.А.* 1981. Ресурсы охотничьих млекопитающих в РСФСР // *Методы охотничьего ресурсоведения*. М. С. 128-141.
- Fertikov V.I.* 1982. Karhunmetsästys Venäjällä // *Egamaailma*. P. 44-54.
- Фертиков В.И.* 1983а. Современное состояние и рациональное использование ресурсов соболя в РСФСР // *Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР*. М. С. 48-50.
- Фертиков В.И.* 1983б. Состояние и использование ресурсов дикого северного оленя // *Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР*. М. С. 5-16.
- Dormidontov R.V., Fertikov V.I.* 1983. Taigan ja arojen metsästäjiä. Helsinki: Otava. 192 p.
- Фертиков В.И.* 1984. Охрана редких животных – Красная книга РСФСР // *Биология в школе*. № 4. С. 12-13.
- Мищенко Н.К., Шарабин О.Н., Ивановский Э.В., Фертиков В.И., Чижов М.М.* 1984. Патент на изобретение вирусвакцины против чумы свиней. Свидетельство № 1143086.
- Фертиков В.И.* 1985а. Достоинно встретить XXVII съезд КПСС // *Охота и охотничье хозяйство*. № 10. С. 1-2.
- Фертиков В.И.* 1985б. Не спеши стрелять // *Советская Россия*. 31 июля.
- Фертиков В.* 1986а. Большое внимание Северу // *Охота и охотничье хозяйство*. № 9. С. 2-3.
- Фертиков В.И.* 1986б. К вопросу хозяйственного использования моллюсков рода *Margaritifera* // *Первое Всесоюз. совещ. по проблемам зоокультуры*. М. С. 28.
- Фертиков В.И.* 1986в. Состояние и перспективы развития пушного промысла в РФ // *Первое Всесоюз. совещ. по проблемам зоокультуры*. М. С. 76-77.
- Фертиков В.И., Чуров А.Н.* 1987. Охотничьи ресурсы и эффективность их использования. М. 108 с.
- Фертиков В.И.* 1988а. К вопросу об интенсификации промыслового охотничьего хозяйства // *Научно-технический прогресс – в практику перестройки охотничьего хозяйства*. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 38-40.
- Фертиков В.И.* 1988б. Об экологических основах интенсификации охотничьего хозяйства в РСФСР // *Экология популяций*. М. С. 116-118.
- Фертиков В.И.* 1988в. Совершенствование охотничьего хозяйства РСФСР // *Вопросы интенсификации охотничьего хозяйства*. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 4-12.
- Фертиков В.И.* 1988г. Состояние и перспективы развития охотничьего хозяйства РСФСР на 1981–1985 гг. // *Повышение эффективности охотничьего хозяйства на базе его интенсификации и научно-технического прогресса*. М. С. 13-18.
- Фертиков В.И.* 1988д. Экологические основы интенсификации // *Охота и охотничье хозяйство*. № 6. С. 10-11.
- Фертиков В.И., Дежкин В.В.* 1988. Перестройка дела охраны природы и управления охотничьим хозяйством // *Научно-технический прогресс – в практику перестройки охотничьего хозяйства*. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. С. 18-21.
- Фертиков В.И.* 1989. Управлять популяциями // *Охота и охотничье хозяйство*. № 5. С. 2.
- Фертиков В.И., Размахнин В.Е.* 1990. Управление популяциями лося в РСФСР // *Тез. докл. Третьего Международного симпозиума по лосю*. Сыктывкар. С. 123.
- Фертиков В.И., Рыковский А.С., Сонин М.Д.* 1994. Изменение гельминто-фаунистического комплекса копытных в условиях мегаполиса // *Паразитарное загрязнение мегаполиса Москвы*. М. С. 40.
- Фертиков В.И.* 1996. Белолобый гусь на пролёте в Тверской области // *Казарка = Casarca*: Бюл. рабочей группы по гусям Восточной Европы и Северной Азии. М. С. 65-68.

- Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 1997. Как спасти кабанов от чумы // Охота и охотничье хозяйство. № 10. С. 15.
- Фертиков В.И.* 1998. Национальный парк «Завидово». М.: Триада-Х. 72 с.
- Бальшиева В.И., Вишняков И.Ф., Жестерев В.И., Исакова Н.Б., Куринов В.В., Хрипунов Е.М., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 1998. Разработка средств диагностики и специфической профилактики высококонтагиозной болезни домашних свиней и диких кабанов – классической чумы свиней // Диагностика, профилактика и меры борьбы с особо опасными и экзотическими болезнями животных: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию ВНИИВВиМ. Покров. С.193-197.
- Хрипунов Е.М., Вишняков И.Ф., Исакова Н.Б., Евсеева С.Д., Недосеков В.В., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 1998. Опыт вакцинации диких плотоядных животных против бешенства // Диагностика, профилактика и меры борьбы с особо опасными и экзотическими болезнями животных: материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 40-летию ВНИИВВиМ. Покров. С. 253-254.
- Kolomitsev A., Vishnyacov I., Zhesterev V., Khripunov E., Dubrovin V., Khukhorov I., Isacova N., Tcheryatnickov S., Fertikov V.I., Yegorov A., Semenikhine A., Pejsak Z.* 1998. Vaccination against classical swine fever in wild boar in Russia // Measures to control classical swine fever in european wild boar. Perugia. P. 128-134.
- Фертиков В.И.* 1999. Состояние популяций диких копытных Центрального региона России: История формирования, динамика численности, лечение и профилактика болезней, управление: дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. (11.00.11). М. 62 с.
- Фертиков В.И., Сонин М.Д., Рыковский А.С., Егоров А.Н.* 1999. Гельминты копытных национального парка «Завидово» и лесной зоны России. Тверь. 80 с.
- Хрипунов Е.М., Исакова Н.Б., Евсеева С.Д., Вишняков И.Ф., Куринов В.В., Жестерев В.И., Фертиков В.И., Егоров А.Н., Бальшиева В.И., Мицанин В.А.* 1999а. Оценка иммунологической эффективности вакцины против классической чумы свиней // Проблемы инфекционных и инвазионных болезней в животноводстве на современном этапе: Междунар. конф., посвящ. 80-летию МВА им. К.И. Скрябина М. С. 103.
- Хрипунов Е.М., Исакова Н.Б., Евсеева С.Д., Горшкова Т.Ф., Недосеков В.В., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 1999б. Вакцина и приманка для пероральной иммунизации диких плотоядных против бешенства // Состояние, проблемы и перспективы развития ветеринарной науки России: материалы науч. сессии РАСХН. Т. 2. М. С. 297.
- Хрипунов Е.М., Исакова Н.Б., Недосеков В.В., Евсеева С.Д., Вишняков И.Ф., Фертиков В.И., Егоров А.И., Пархомцев С.А., Горшкова Т.Ф., Калабеков М.И.* 1999в. Опыт пероральной иммунизации диких плотоядных животных против бешенства вирусвакциной из штамма ТС-80 // Производство и контроль медицинских, ветеринарных препаратов, опыт применения и реализации их в странах СНГ: материалы конф. (п. Вольгинский, 27–28 мая 1999 г.). Вольгинский. С. 29.
- Фертиков В.И.* 2000а. К вопросу о состоянии популяции диких копытных Центрального региона России // Конф., посвящ. 50-летию ф-та охотоведения. Ч. 2. Иркутск. С. 199-204.
- Фертиков В.И.* 2000б. Преданность высшим идеалам // Сафари. № 1(2). С. 16-18.
- Фертиков В.И.* 2000в. Состояние популяций диких копытных Центрального региона России // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: материалы конф. Иркутск: Ир-ГСХА. С. 199-204.
- Хрипунов Е.М., Исакова Н.Б., Евсеева С.Д., Вишняков И.Ф., Недосеков В.В., Жестерев В.И., Горшкова Т.Ф., Окрошидзе М.Г., Фертиков В.И., Егоров А.Н., Пархомцев С.А., Нифонтов Н.О., Калабеков М.И., Бальшев В.М., Федорищев И.В.* 2000а. Вирусвакцина против бешенства для пероральной иммунизации плотоядных: Патент на изобретение № 2157700. Заявка № 99101153/13. Дата гос. регистрации в

- Государственном реестре изобретений РФ 20 октября 2000 г.
- Хрипунов Е.М., Исакова Н.Б., Евсеева С.Д., Окрошидзе М.Г., Жестерев В.И., Горикова Т.Ф., Недосеков В.В., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 2000б. Разработка антирабической вакцины для перорального применения // Диагностика, профилактика и меры борьбы с особо опасными, экзотическими и зооантропонозными болезнями животных: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Покров. С. 85-87.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н., Пархомцев С.А., Хрипунов Е.М., Жестерев В.И., Евсеева С.Д., Сливко И.А., Хухоров И.Ю.* 2001. Основные требования к приманкам антирабических вакцин орального применения // Нейроинфекции: бешенство, губкообразная энцефалопатия крупного рогатого скота, Крейтцфельдта-Якоба и другие прионные болезни; листериоз, болезнь Ауески, болезнь Тешена. Покров. С. 38-41.
- Фертиков В.И., Николаев В.И.* 2001а. Гусеобразные Шошипского плеса Ивановского водохранилища (Тверская область) // Проблемы изучения и охраны гусеобразных птиц Восточной Европы и Северной Азии: тез. докл. М. С. 127-128.
- Фертиков В.И., Николаев В.И.* 2001б. Национальный парк «Завидово» // Сафари. № 2 (7). С. 33-35.
- Хрипунов Е.М., Жестерев В.И., Евсеева С.Д., Хухоров И.Ю., Сливко И.А., Фертиков В.И., Егоров А.Н., Пархомцев А.С.* 2001. Бешенство диких животных, особенности его распространения // Нейроинфекции: бешенство, губкообразная энцефалопатия крупного рогатого скота, Крейтцфельдта-Якоба и другие прионные болезни; листериоз, болезнь Ауески, болезнь Тешена. Покров: С. 36-38.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н., Гориков С.В., Пархомцев С.А., Хрипунов Е.М., Жестерев В.И., Хухоров И.Ю.* 2002а. Специфическая профилактика классической чумы свиней у диких кабанов и бешенства среди лисиц и енотовидных собак // Биолого-экологические проблемы заразных болезней диких животных и их роль в патологии сельскохозяйственных животных и людей. Покров. С. 192-197.
- Фертиков В.И., Капустина О.В., Новиков Б.В., Сургучева И.М., Хрипунов Е.М., Котляров В.М., Егоров А.Н., Пархомцев С.А.* 2002б. Гистологические исследования головного и спинного мозга диких парнокопытных, обитающих на территории национального парка «Завидово» // Биолого-экологические проблемы заразных болезней диких животных и их роль в патологии сельскохозяйственных животных и людей: мат-лы междунар. науч.-практ. конф., 16-18 апр. 2002. Покров. С. 120-122.
- Капустина О.В., Новиков Б.В., Сургучева И.М., Хрипунов Е.М., Котляров В.М., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 2002. Гистологическое исследование головного и спинного мозга парнокопытных, обитающих на территории Госкомплеека «Завидово» // Биолого-экологические проблемы заразных болезней диких животных и их роль в патологии сельскохозяйственных животных и людей: мат-лы междунар. науч.-практ. конф., 16-18 апр. 2002. Покров. С. 122-123.
- Лагуткин Н.А., Лутовинов В.И., Фертиков В.И., Николаев В.И., Пархомцев С.А.* 2002. Роль птиц в распространении возбудителей некоторых вирусных инфекций и хламидиоза (Обзор) // Биолого-экологические проблемы заразных болезней диких животных и их роль в патологии сельскохозяйственных животных и людей: мат-лы междунар. науч.-практ. конф., 16-18 апр. 2002. Покров. С. 44-49.
- Хрипунов Е.М., Евсеева С.Д., Окрошидзе М.Г., Сливко И.А., Котляров В.М., Жестерев В.И., Дмитриенко Н.В., Кнize А.В., Егоров А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А.* 2002. Бешенство диких плотоядных животных // Ветеринария. № 2. С. 6-8.
- Фертиков В.И., Николаев В.И.* 2003. Динамика сообществ наземных позвоночных животных в процессе трансформации болот // Вестн. РАСХН. № 4. С. 79-80.
- Фертиков В.И., Сыроечковский Е.Е., Новиков Б.В.* 2003а. Северный олень в

- России, 1982–2002 гг. М.: Триада-фарм. 400 с.
- Фертиков В.И., Тихонов А.А., Новиков Б.В.* 2003б. Современное состояние популяций и численность дикого северного оленя в России // Северный олень в России 1982–2002 гг. М. С. 56-73.
- Баньковский Д.О., Хрипунов Е.М., Евсеева С.Д., Пархомцев С.А., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 2003а. Влияние запахов на поедаемость приманок-таблеток антирабической вакцины орального применения // Ветеринарные и медицинские аспекты зооантропонозов: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф. Покров. Т. 1. С. 197-199.
- Баньковский Д.О., Хрипунов Е.М., Евсеева С.Д., Пархомцев С.А., Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 2003б. Изменение иммунобиологических свойств антирабической вирусвакцины для оральной иммунизации диких плотоядных животных // Ветеринарные и медицинские аспекты зооантропонозов: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Покров. Т. 1. С. 199-202.
- Фертиков В.И.* 2004а. Болезни и другие факторы, влияющие на популяционные группировки копытных на охраняемых территориях // Юбилейный сборник. М. С. 238-250.
- Фертиков В.И.* 2004б. Главное Управление охотничьего хозяйства и заповедников при Совете министров РСФСР. 1976–1992 гг. // Юбилейный сборник. М. Гл. 2. С. 75-180.
- Фертиков В.И.* 2004в. Исторические изменения в популяциях диких копытных Центрального региона России // Юбилейный сборник. М. С. 196-205.
- Фертиков В.И.* 2004г. Национальный парк «Завидово». 1992–2003 гг. // Юбилейный сборник. М. Гл. 3. С. 181-273.
- Фертиков В.И.* 2004д. Пути управления популяциями диких копытных на охраняемых территориях // Юбилейный сборник. М. С. 250-257.
- Фертиков В.И.* 2004е. Ростовская область 1959–1975 гг. // Юбилейный сборник. М. Гл. 1. С. 7-74.
- Фертиков В.И.* 2004ж. Современное состояние популяций диких копытных в Центральном регионе России // Юбилейный сборник. М. С. 205-238.
- Фертиков В.И.* 2004з. Юбилейный сборник. М.: ОЛМА-ПРЕСС. 280 с.
- Фертиков В.И., Лагуткин Н.А., Лутовинов В.И., Спиридонов Д.А.* 2004. К основным разработкам биолого-экологического мониторинга болезней диких животных на определенных территориях // Национальный парк «Завидово» 75 лет (1929–2004). М. С. 88-95.
- Фертиков В.И., Полякова Н.А.* 2004. К вопросу уменьшения заморных явлений рыбы на Шошинском плесе Иваньковского водохранилища // Национальный парк «Завидово» 75 лет (1929–2004). М. С. 127-130.
- Национальный парк «Завидово» 75 лет (1929–2004) / отв. науч. ред. В.И. Фертиков 2004. М.: Сервис делового мира. 255 с. (Юбилейные научные чтения; Вып. VI).
- Фертиков В.И.* 2005а. Елисеев Н.В. Элитная охотничья энциклопедия. М.: Барс. С. 298.
- Фертиков В.И.* 2005б. Ельцин Б.Н. Элитная охотничья энциклопедия. М.: Барс. С. 299.
- Фертиков В.И., Хрипунов Е.М.* 2005. Охотоведу о классической чуме свиней у диких кабанов (*Sus scrofa*) // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: мат-лы междунар. практ. конф. Иркутск, С. 343-348.
- Фертиков В.И.* 2006. Эпидемии, эпизоотии и государство // Вестник охотоведения. Т. 3. № 1. С. 56–62.
- Кушнин А.Т., Смирнов В.И., Чуфарова Т.В., Егоров. А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А., Быков Е.А.* 2007. Мониторинг орто-, парамиксо- и аденовирусных инфекций птиц на территории Госкомплекса «Завидово» // Болезни птиц в промышленном птицеводстве. Современное состояние проблемы и стратегия борьбы. СПб. С. 78-83.
- Хрипунов Е.М., Егоров А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А.* 2008а. Разработка вакцины для оральной иммунизации диких плотоядных животных против бешенства //

- Проблемы профилактики и борьбы с особо опасными, экзотическими и малоизученными инфекционными болезнями животных: мат-лы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 50-летию ВНИИВВиМ (13–14 нояб. 2008). Покров. Т. 1. С. 135–139.
- Хрипунов Е.М., Кушинир А.Т., Егоров А.Н., Фертиков В.И.* 2008б. Особенности разработки вакцинных препаратов, предназначенных для групповой иммунизации птиц и свиней // Проблемы профилактики и борьбы с особо опасными, экзотическими и малоизученными инфекционными болезнями животных. Покров. Т. 1. С. 139–144.
- Фертиков В.И.* 2009а. Национальный парк «Завидово» – 80 лет: эксперименты, опыты, внедрения // Охота и охотничье хозяйство. № 7 (131). С. 78–87.
- Фертиков В.И.* 2009б. Этапы научных исследований в истории национального парка // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 10–26.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н.* 2009. Некоторые вопросы по мониторингу классической чумы свиней // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 63–65.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н., Хрипунов Е.М., Жестерев В.И.* 2009а. Тактика вакцинопрофилактики классической чумы свиней у диких кабанов // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 69–70.
- Фертиков В.И., Егорова И.Ю.* 2009. К вопросу о распространении листерий среди диких парнокопытных // Сб. материалов ХХІХ Междунар. конгресса биологов-охотоведов (Москва, 17–22 августа 2009 г.). М.: МАИ-Принт. Т. 2. С. 43–45.
- Фертиков В.И., Жестерев В.И., Хрипунов Е.М.* 2009б. Разработка средств диагностики и специфической профилактики высококонтагиозной болезни диких кабанов – классической чумы свиней // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 63–65.
- Фертиков В.И., Тихонов А.Н., Хрипунов Е.М., Егорова И.Ю.* 2009в. К формированию бактерий рода *Listeria* в эпоху позднего плейстоцена: факты и гипотезы // Сельскохозяйственная биология. Т. 44. № 6. С. 18–26.
- Егоров А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А., Хрипунов Е.М.* 2009. Эпизоотологическая эффективность разработанных препаратов // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 83–84.
- Жестерев В.И., Хрипунов Е.М., Иванов В.С., Фертиков В.И.* 2009. Разработка схем применения вакцинных препаратов // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 82–83.
- Лагуткин Н.А., Смирнов В.Н., Чуфанова Е.В., Кушинир А.Т., Егоров А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А.* 2009. Мониторинг инфекционных болезней птиц в национальном парке «Завидово» // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М.: С. 116–119. Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.) / отв. ред. В.И. Фертиков 2009. М.: Деловой мир. 240 с. (Юбилейные науч. чтения; Вып. VII).
- Смирнов В.Н., Кушинир А.Т., Чуфанова Е.В., Егоров А.Н., Фертиков В.И., Пархомцев С.А.* 2009. К вопросу профилактики гриппа А птиц на утиной ферме национального парка «Завидово» // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 120–123.
- Холодова М.В., Фертиков В.И., Давыдов А.В., Мецкерский И.Г., Царев С.А., Пискунов О.Д., Проняев А.В., Рожков Ю.И.* 2009. Молекулярно-генетическое разнообразие лося Центральной части России и его пространственная дифференциация по результатам анализа мтДНК // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 43–46.
- Хрипунов Е.М., Жестерев В.И., Куриннов В.В., Фертиков В.И., Егоров А.Н., Стариков А.М.* 2009а. Порошковидная вакцина против классической чумы свиней для иммунизации диких кабанов и ее эпизоотологическая эффективность // Сб. мат-лов ХХІХ Междунар. конгр. биологов-охотоведов (17–22 авг. 2009 г.). М. Т. 2. С. 47.
- Хрипунов Е.М., Жестерев В.И., Цыбанов С.Ж., Фертиков В.И.* 2009б. Исследование генетических маркеров возбудителя бешенства и разработка средств диагностики,

- специфической профилактики и борьбы с болезнью // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 71.
- Хрипунов Е.М., Фертиков В.И.* 2009. К вопросу об эпизоотологии бешенства в России // Национальный парк «Завидово»: 80 лет (1929–2009 гг.). М. С. 71-73.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н., Тихонов А.Н., Колбасов Д.В., Хрипунов Е.М., Куриннов В.В., Кузякин В.А., Еськов Е.К., Царёв С.А., Проняев А.В.* 2010. Классическая и африканская чума свиней: стратегия профилактики в охотничьих угодьях России // Сельскохозяйственная биология. Т. 45. № 4. С. 7-12.
- Фертиков В.И., Егорова И.Ю.* 2010. Эволюционно-адаптивные показатели *Listeria monocytogenes* // Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: мат-лы междунар. конф., посвящ. 60-летию ф-та охотоведения. Иркутск. С. 583-590.
- Бакулов И.А., Егорова И.Ю., Фертиков В.И., Воронин М.С.* 2010. Распространение листерий в фауне Центрального региона России // Доклады РАСХН. № 1. С. 48-50.
- Егорова И.Ю., Хрипунов Е.М., Фертиков В.И., Воронин М.С.* 2010. Методические положения по отбору проб и предупреждению распространения листерий в аквафауне пресноводных водоемов (на примере Шошинского плеса Ивановковского водохранилища). Покров: Изд. ВНИИВВиМ РАСХН. 13 с.
- Bakulov I.A., Egorova I.Yu., Fertikov V.I., Voronin M.S.* 2010. Spread of *Listeria* in fauna of the Central Region of Russia // Russian Agricultural Sciences. 2010. V. 36. № 1. P. 58-60.
- Egorova I.Yu., Fertikov V.I., Kolbasov D.V.* 2010. Prevalens of *Listeria* in wild fauna in Russia // International symposium on problems of Listeriosis: Book of abstracts. Porto. P. 110.
- Фертиков В.И., Егоров А.Н., Тихонов А.Н., Колбасов Д.В., Хрипунов Е.М., Куриннов В.В., Кузякин В.А., Еськов Е.К., Царев С.Л., Проняев А.В.* 2011а. Классическая и африканская чума свиней: стратегия профилактики в охотничьих угодьях России // Государственное управление ресурсами. Пермь: Молодая гвардия. С. 466-469.
- Фертиков В.И., Еськов Е.К., Бальшее В.М., Хрипунов Е.М.* 2011б. Продовольственная безопасность, классическая и африканская чума свиней в сельском хозяйстве и охотничьих угодьях на территории России // Вестник охотоведения. Т. 8. № 1. С. 90-94.
- Белянин С.А., Васильев А.П., Колбасов Д.В., Цыбанов С.Ж., Бальшее В.М., Колонтаенко Ю.Ф., Жуков А.Н., Хрипунов Е.М., Фертиков В.И., Рыжова Е.В., Пронин В.В., Куриннов В.В.* 2011. Патогенность вируса африканской чумы свиней, циркулирующего на территории РФ // Задачи ветеринарной науки в реализации доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации. М. С. 24-34.
- Еськов Е.К., Плакса С.А., Фертиков В.И., Бальшее В.М., Васильев А.П., Хрипунов Е.М.* 2011а. Динамика численности дикого кабана и распространение африканской чумы на юге Европейской части России // Актуальные проблемы ветеринарной фармакологии, токсикологии и фармации: материалы III Съезда. С. 172-175.
- Еськов Е.К., Фертиков В.И., Бальшее В.М., Васильев А.П., Плакса С.А., Хрипунов Е.М.* 2011б. Изменение численности дикого кабана на юге Европейской части России и распространение африканской чумы // Состояние среды обитания и фауна охотничьих животных России. Балашиха. С. 158-165.
- Кривенко В.Г., Фертиков В.И., Петренко В.Ф.* 2011. Краснозобая казарка *Rufibrenta ruficollis* на Западном Маныче // Русский орнитологический журнал. Т. 20. Вып. 699. С. 2128-2129.
- Смирнов В.Н., Чухфарова Е.И., Изотова Н.А., Кушниц А.Т., Фертиков В.И., Пархомцев С.А.* 2011. Вирус носительство и иммунный статус диких птиц национального парка «Завидово» // Задачи ветеринарной науки в реализации доктрины продовольственной безопасности РФ: мат-лы междунар. науч.-практ. конф. Покров. С. 69-72.
- Стрижакова О.М., Лыска В.М., Стрижаков А.А., Амирова И.В., Хрипунов Е.М.,*

- Фертиков В.И., Кушинир С.Д., Новикова М.Б., Балашова Е.А., Сидлик М.В., Куриннов В.В.* 2012. Серологический мониторинг инфекционных болезней кабанов (*Sus scrofa*) в центральной Европейской части РФ (Смоленская, Московская и Тверская области) // *Вестник охотоведения*. Т. 9. № 1. С. 95-103.
- Yegorova I., Selyaninov J., Fertickov V.* 2012. *Listeria* in the Wildlife of Russia // *Listeria infections: epidemiology, pathogenesis and treatment*. N.Y.: Nova Sci. Pub. Ch. 9. P. 167-176.
- Фертиков В.И., Кручинин В.Д.* 2013. Рецензия на книгу В. Мельникова «Записки охотоведа» // *Охрана и рациональное использование животных и растительных ресурсов: Материалы междунар. науч.-практ. конф. Иркутск*. С. 52-59.
- Фертиков В.И., Павлов А.В., Колбасов Д.В., Куринов В.В., Хрипунов Е.М., Барсуков Ю.И.* 2013. Развитие эпизоотии африканской чумы свиней (АЧС) в Тверской и Московской областях // *Вестник охотоведения*. Т. 10. № 2. С. 218-229.
- Егорова И.Ю., Селянинов Ю.О., Воличев А.Н., Фертиков В.И.* 2013. Разработка способа дезинфекции подкормочных площадок для диких животных // *Вестник охотоведения*. Т. 10. № 2. С. 213-217.
- Egorova I.Yu., Fertikov V.I., Selyaninov Yu.O., Kolbasov D.V.* 2013. Development of a method for disinfection of *L. monocytogenes*-contaminated soil on feeding grounds for cloven-hoofed wildlife // *ISOPOL XVIII (Goa, September 19–22, 2013)*. Goa. P. 210-211.
- Фертиков В.И.* 2014. Научно-исследовательская работа национального парка «Завидово» в цифрах // *Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014)*. М. С. 21-24.
- Фертиков В.И., Павлов А.В., Егоров С.А., Довголенко В.А.* 2014. Орлан-белохвост (*Heliactetus albicilla* L.) на Шошинском плесе Иваньковского водохранилища // *Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014)*. М. С. 115-126.
- Дементьева С.М., Фертиков В.И., Павлов А.В.* 2014. Лекарственные растения национального парка «Завидово». М.: Кремль-фильм. 430 с. (Юбилейные научные чтения; Вып. IX).
- Егорова И.Ю., Селянинов Ю.О., Воличев А.Н., Шевцов В.М., Воронин М.С., Фертиков В.И.* 2014. Мониторинг листерий в популяциях холодно- и теплокровных животных, обитающих на территории Центральной России // *Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014)*. М. С. 359–366.
- Егорова И.Ю., Фертиков В.И.* 2014. К вопросу разработки способа дезинфекции подкормочных площадок диких животных в национальных парках и охотничьих хозяйствах Центрального региона России от листерионакопительства // *Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014)*. М. С. 367-374.
- Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014) / гл. ред. В.И. Фертиков* 2014. М.: Кремль-фильм. 424 с. (Юбилейные науч. чтения; Вып. X).
- Павлов А.В., Фертиков В.И., Колбасов Д.В., Куринов В.В., Хрипунов Е.М., Барсуков Ю.И.* 2014. Развитие эпизоотии африканской чумы свиней (АЧС) в Тверской и Московской областях // *Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014)*. М. С. 253-268.
- Фертиков В.И., Нотов А.А.* 2015. Национальный парк «Завидово»: обретенная гармония человека и природы // *Валовой внутренний продукт: Кремль-9*. № 7 (96). С. 84-98.
- Жуков Д.В., Нотов А.А., Дементьева С.М., Иванова С.А., Зуева Л.В.* 2015. Состояние растительного покрова в районе подкормочных площадок на территории национального парка «Завидово» // *Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология*. № 4. С. 185-192.
- Фертиков В.И.* 2016. Парк, определяющий будущее России // *Тверь охотничья*. № 5. С. 20-24.
- Фертиков В.И., Шевцов В.М.* 2016. Некоторые уточнения к истории организации лосеводства в России // *Вестник охотоведения*. Т. 13. № 3. С. 177-185.
- Фертиков В.И.* 2017. Природные ресурсы и развитие туризма в Тверской области: доклад на историко-краеведческой конференции «Завидовские чтения» (Тверь, 4–5 дек.

- 2017 г.): [электрон. ресурс]. URL: <https://www.youtube.com/watch?v=O-y9CJG4nJU>.
- Фертиков В.И., Воробьев В.М., Нотов А.А., Амирханов А.М. 2017а. Национальный парк «Завидово»: путь из глубины веков // КРЕМЛЬ-9. Ноябрь. № 9. С. 2-27.
- Фертиков В.И., Колбасов Д.В., Павлов А.В., Куринов В.В., Барсуков Ю.И. 2017б. Африканская чума свиней на территории Тверской и Московской областей в 2011–2016 гг. // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы 7-й Междунар. науч.-практич. конф. (г. Москва, 14–15 фев. 2017). М. С. 203-219.
- Фертиков В.И., Нотов А.А., Павлов А.В. 2017в. Сосудистые растения, мохообразные, лишайники Государственного природного заказника федерального значения «Государственный комплекс «Таруса» (Материалы к флоре Калужской обл.). Тверь: ТвГУ. 240 с.
- Виноградов А.А., Кошелев Д.В., Зиновьев А.В., Фертиков В.И. 2017. Белая лазоревка (*Cyanistes cyanus* Pall.) в Тверской области // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 4. С. 61-70.
- Жуков Д.В., Фертиков В.И., Луговская В.Ю., Сенченко У.А. 2017. Адвентивные виды растений на подкормочных площадках в национальном парке «Завидово» // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. Тверь: ТвГУ. С. 100-103.
- Фертиков В.И., Воробьев В.М., Нотов А.А., Амирханов А.М. 2018а. Завидово – великий путь из глубины веков // Завидовские чтения. Вып. 2. Тверь. С. 260-275.
- Фертиков В.И., Жуков Д.В., Мануш П.С., Кручинин В.Д. 2018б. Роль подкормочных площадок для копытных животных в экосистемах национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 2. С. 111-121.
- Нотов А.А., Нотов В.А., Фертиков В.И. 2018. О распространении некоторых редких и охраняемых видов лишайников в московской части национального парка «Завидово» // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1. С. 138-150.
- Фертиков В.И. 2019. Основные результаты научных исследований, выполненных в национальном парке (1929–2019 гг.). // Национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» – 90 лет: природа, наука, история. М. С. 355-370.
- Фертиков В.И., Воробьев В.М., Нотов А.А., Амирханов А.М. 2019. Ламский волок: путь из глубины веков // Национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» – 90 лет: природа, наука, история. М. С. 85–113.
- Национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» – 90 лет: природа, наука, история / отв. ред. В.И. Фертиков 2019. М.: ИД Меркурий. 440 с. (Юбилейные науч. чтения; Вып. XI).
- Фертиков В.И. 2021. Государственный комплекс «Таруса» (Материалы для изучения истории России) / под ред. А.А. Нотова. М.: Буки Веди. 224 с.
- Жуков Д.В., Фертиков В.И., Нотов А.А., Павлов А.В. 2021а. Вопросы domestikации пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck) в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» // Кролиководство и звероводство. № 3. С. 33–41.
- Жуков Д.В., Фертиков В.И., Нотов А.А., Павлов А.В. 2021б. Кормовая база оленя пятнистого (*Cervus nippon* Temminck) в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» // Кролиководство и звероводство. № 2. С. 14-20.
- Павлов А.В., Жуков Д.В., Фертиков В.И. 2021. К вопросу гибридизации марала (*Cervus elaphus sibiricus*) и пятнистого оленя (*Cervus nippon* Temminck) в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» // Кролиководство и звероводство. № 4. С. 26-30.
- Жуков Д.В., Фертиков В.И., Нотов А.А., Павлов А.В. 2022. Видовой состав растительных кормов копытных животных в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» // Сохранение разнообразия животных и охотничье хозяйство России: материалы 9-й Междунар. науч.-практ. конф. М. С. 133-135.
- Каледин А.П., Бекетов С.В., Жуков Д.В., Фертиков В.И., Макеева В.М., Смуров А.В., Остапчук А.М., Коноров Е.А., Столповский Ю.А. 2022. Микросателлитный анализ популяций уссурийского пятнистого оленя, акклиматизированного в европейской части России // Теоретическая и прикладная экология. № 2. С. 37-44.
- Нотов А.А., Фертиков В.И., Павлов А.В., Нотов В.А., Иванова С.А., Зуева Л.В. 2022. О флористическом разнообразии лесоболотных экосистем правобережья Лоби //

- Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 3(67). С. 110-121.
- Жуков Д.В., Каледин А.П., Бекетов С.В., Фертиков В.И. 2024а. Сравнительное генотипирование пятнистых оленей национального парка «Государственный комплекс «Завидово» // Национальный парк «Государственный комплекс «Завидово» – 95 лет (1929–2024). Вып. 12. Великий Новгород: Виконт. С. 102-108.
- Жуков Д.В., Каледин А.П., Фертиков В.И., Бекетов С.В. 2024б. Группировка пятнистого оленя в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» (численность, плотность, добыча и биопродуктивность) // Там же. С. 109-117.
- Жуков Д.В., Нотов А.А., Фертиков В.И., Каледин А.П., Бекетов С.В. 2024в. Характер использования подкормочных площадок для пятнистого оленя и других диких животных в национальном парке «Государственный комплекс «Завидово» // Там же. С. 118-127.

Публикации и материалы о В.И. Фертикове

- Флинт В., Габузов О., Дормидонтов Р., Николаев В.И. 2004. Охотовед и ученый (К 70-летию В.И. Фертикова) // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 21.
- Романенко Г., Фисинин В., Егоров А. 2009. К 75-летию В.И. Фертикова // Охота и охотничье хозяйство. № 5 (130). С. 4.
- Романенко В., Фисинин В., Егоров А. 2014. К 80-летию В. Фертикова // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 39.
- Фертиков Владимир Иванович (к 80-летию юбилею) 2014 // Национальный парк «Завидово»: Природа и Наука – 85 лет (1929–2014). М.: Кремль-фильм. С. 422-423.
- Фертикову Владимиру Ивановичу – 85! 2019 // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 3.
- Визит В.И. Фертикова 2023 // Филиал Музея Победы «Музей Жукова»: События: 21 янв. 2023. URL: <https://zhukovmuseum.ru/news/vizit-v.i.-fertikova/?ysclid=lw94qovb73853459432>.
- Кривенко В.Г., Каледин А.П., Линьков А.Б. 2024. С юбилеем! // Российская охотничья газета. № 5. С. 4.
- Нотов А.А., Мейсурова А.Ф., Нотов В.А., Иванова С.А. 2024. Самое трудное – возможно (к 90-летию Владимира Ивановича Фертикова) // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 1(73). С. 224-247.
- Юлдашбаев Ю.А., Домский И.А., Дроздов Н.Н., Каледин А.П., Кривенко В.Г., Нотов А.А., Амрханов А.М., Ваишукевич Ю.Е., Голубева О.Н. 2024. Юбилей профессора Владимира Ивановича Фертикова // Охота и охотничье хозяйство. № 5. С. 12-13.

Список литературы

- Егорова И.Ю. 2013. Листерии в фауне Центрального региона России: распространение, биологические и филогенетические особенности: дис. ... д-ра ветеринар. наук (06.02.02). Псков. 272 с.
- Коткова В.М., Афонина О.М., Андросова В.И. и др. 2023. Новые находки водорослей, грибов, лишайников и мохообразных. 12 // Новости систематики низших растений. Т. 57-2. С. R1–R58.
- Николаев В.И. 1998. Птицы болотных ландшафтов национального парка «Завидово» и Верхневолжья / отв. ред. В.И. Фертиков. Тверь. 213 с.
- Николаев В.И. 2000. Болота Верхневолжья: Птицы. М.: Рус. ун-т. 204 с.
- Николаев В.И. 2006. Закономерности динамики сообществ наземных позвоночных торфяных болот Центральной России и стратегия их сохранения: дис. ... д-ра биол. наук (03.00.08, 03.00.16). М. 363 с.
- Носова М.Б., Лапина Е.Д., Нотов А.А., Игнатов М.С. 2022. Голоценовая динамика реликтового комплекса мхов Коротовского болота (Государственный комплекс «Завидово», Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. Т. 7. № 1. С. 80-95.
- Нотов А.А. 2010. Национальный парк «Завидово»: Сосудистые растения, мохообразные, лишайники / отв. ред. В.И. Фертиков. М.: Деловой мир. 432 с. (Юбилейные научные чтения; Вып. VIII).
- Нотов А.А. 2012. Сопряженный анализ компонентов флоры Тверской области: дис. ... д-ра биол. наук (03.02.01). М. 453 с.

Zhurbenko M.P., Notov A.A. 2015. Lichenicolous lichen *Placocarpus americanus* and some noteworthy lichenicolous fungi from Russia // *Folia Cryptogamica Estonica*. V. 52. P. 95-99.

**THE MOST DIFFICULT THING MAY BECOME POSSIBLE
(FOR THE 90TH ANNIVERSARY
OF VLADIMIR IVANOVICH FERTIKOV)**

A.A. Notov¹, A.F. Meysurova¹, V.A. Notov^{2,1}, S.A. Ivanova¹

¹Tver State University, Tver

²Secondary School № 3, Redkino Settlement, Tver Region

May 29, 2024, marked the 90th anniversary of the birth of the Honored Scientist of the Russian Federation, Doctor of Biological Sciences, Professor Vladimir Ivanovich Fertikov. He made an outstanding contribution to the development of nature conservation, hunting, scientific research on acclimatization, diagnosis and prevention of animal diseases.

Keywords: *anniversaries, biography, Vladimir Ivanovich Fertikov, State complex «Zavidovo», nature conservation, hunting, acclimatization of animals.*

Об авторах:

НОТОВ Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: anotov@mail.ru.

МЕЙСУРОВА Александра Федоровна – доктор биологических наук, декан биологического факультета, заведующая кафедрой ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: Meysurova.AF@tversu.ru.

НОТОВ Валерий Александрович – кандидат биологических наук, учитель биологии МБОУ СОШ № 3 пос. Редкино, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 171261, Тверская обл., Конаковский р-н, пгт. Редкино, Диева, д. 33а; e-mail: vnotov123@mail.ru.

ИВАНОВА Светлана Алексеевна – кандидат биологических наук, доцент кафедры ботаники, ФГБОУ ВО «Тверской государственный университет», 170100, Тверь, ул. Желябова, д. 33; e-mail: dmitrievas@mail.ru.

Нотов А.А. Самое трудное – возможно (к 90-летию Владимира Ивановича Фертикова) / А.А. Нотов, А.Ф. Мейсунова, В.А. Нотов, С.А. Иванова // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2024. № 1(73). С. 224-247.

Дата поступления рукописи в редакцию: 12.11.23

Дата подписания рукописи в печать: 01.03.24

Журнал Вестник Тверского государственного университета. Серия: Биология и экология решением Президиума ВАК включен в перечень российских рецензируемых научных журналов, в которых должны быть опубликованы основные результаты диссертаций на соискание ученых степеней доктора и кандидата биологических наук.

Контактные данные редакционной коллегии

170002, г. Тверь, пр-т Чайковского, д. 70, ком. 201

Телефон: +7(4822) 32-06-80

e-mail: vestnikbio@gmail.com

главный редактор – Зиновьев Андрей Валерьевич;

ответственный секретарь – Иванова Светлана Алексеевна;

технический редактор – Игнатьев Данила Игоревич.

Вестник Тверского государственного университета.

Серия: Биология и экология

№ 1 (73), 2024

Подписной индекс: **85683** (интернет-каталог «Пресса России»)

Подписано в печать 15.05.2024. Выход в свет 20.05.2024.

Формат 70 x 108 ¹/₁₆. Бумага типографская № 1.

Печать офсетная. Усл. печ. л. 21,71.

Тираж 500 экз. Заказ № 115.

Издатель – Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Тверской государственный университет».

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, ул. Желябова, д. 33.

Отпечатано в издательстве

Тверского государственного университета.

Адрес: Россия, 170100, г. Тверь, Студенческий пер., д. 12, корпус Б.

Тел. РИУ: 8 (4822) 35-60-63.

Цена свободная.