

Включен в Перечень рецензируемых научных изданий ВАК РФ, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней по специальностям:

03.03.03 Иммунология, 1.5.9. Ботаника, 1.5.11. Микробиология, 1.5.12. Зоология, 1.5.7. Генетика, 3.3.8. Клиническая лабораторная диагностика

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Редакционный совет

- В. С. Артамонова*, д.б.н., Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия
О. Ю. Баранов, д.б.н., Институт леса НАН Беларуси, г. Гомель, Беларусь
О. Г. Баранова, д.б.н., Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург, Россия
В. Д. Богданов, д.б.н., чл.-корр. РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
М. В. Винарский, д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
О. В. Долгих, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
С. А. Заморина, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. В. Зиновьев, д.м.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
Р. А. Календарь, к.б.н., "National Laboratory Astana", Назарбаев Университет, г. Нур-Султан, Республика Казахстан
Э. А. Коркотян, к.б.н., Научно-исследовательский институт им. Вейцмана, г. Реховот, Израиль
Н. Кристофи, PhD, Эдинбургский Нэпир университет, г. Эдинбург, Великобритания
А. И. Литвиненко, д.б.н., Государственный аграрный университет Северного Зауралья, г. Тюмень, Россия
П. Б. Михеев, PhD, доцент, Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. Г. Плотникова, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
Д. В. Политов, д.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия
А. В. Пузанов, д.б.н., Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия
М. Б. Раев, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
Е. В. Рахимова, д.б.н., Институт ботаники и фитоинтродукции Комитета лесного хозяйства и животного мира, г. Алматы, Республика Казахстан
В. А. Черешнев, д.м.н., академик РАН, Институт иммунологии и физиологии УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
А. Г. Ширяев, д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Редакционная коллегия

- С. В. Боронникова*, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. В. Гейн, д.м.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. А. Елькин, к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
О. З. Еремченко, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. Л. Есюнин, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. Г. Ефимик (секретарь редколлегии), к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Н. В. Зайцева, д.м.н., академик РАН, Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
И. Б. Ившина, д.б.н., академик РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. Р. Ишбирдин, д.б.н., профессор, Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия
М. С. Куюкина (гл. редактор), д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. А. Овеснов, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Л. Г. Переведенцева, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
О. Ю. Устинова, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия

Ответственный редактор выпуска *С. А. Овеснов*

© Редакционная коллегия, 2023

Адрес учредителя и издателя:

614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;

Тел.: 8 (342)2396435; E-mail: info@psu.ru

Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства «Урал-Пресс»

https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8650357/?sphrase_id=394744.

Подписной индекс 41000

Адрес редакции: 614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;

Тел.: 8 (342)2396233

E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru

Сайт: press.psu.ru/index.php/bio

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций. Свид. о регистрации средства масс. информации ПИ № ФС 77-66484 от 14 июля 2016 г.

Editorial Board

- V. S. Artamonova*, Dr. Biol. Sc., Institute of Soil Science and Agrochemistry of the SB RAS, Novosibirsk, Russia
O. Yu. Baranov, Dr. Biol. Sc., Institute of Forest of the NAS of Belarus, Gomel, Belarus
O. G. Baranova, Dr. Biol. Sc., Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia
V. D. Bogdanov, Dr. Biol. Sc., Corresponding Member of the RAS, Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
M. V. Vinarski, Dr. Biol. Sc., St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia
O. V. Dolgikh, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia
S. A. Zamorina, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
E. V. Zinoviev, Dr. Med. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
R. A. Kalendar, Cand. Biol. Sc. "National Laboratory Astana", Nazarbaev University, Nur-Sultan, Kazakhstan
E. A. Korkotyan, Cand. Biol. Sc. Weizmann Institute of Science, Rehovot, Izrael
N. Christofi, PhD, Edinburgh Napier University, Edinburgh, Great Britain
A. I. Litvinenko, Dr. Biol. Sc., State agrarian University of Northern TRANS-Urals, Tyumen, Russia
P. B. Mikheev, PhD, Perm State University, Perm, Russia
E. G. Plotnikova, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
D. V. Polotov, Dr. Biol. Sc., Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, Russia
A. V. Puzanov, Dr. Biol. Sc., Institute for Water and Environmental Problems of the SB RAS, Barnaul, Russia
M. B. Raev, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
E. V. Rachimova, Dr. Biol. Sc., Institute of Botany and Phytointroduction of the Committee for Forestry and Wildlife, Almaty, Kazakhstan
V. A. Chereshevnev, Dr. Med. Sc., Full Member of the RAS, Institute of Immunology and Physiology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
A. G. Shiryaev, Dr. Biol. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Editors

- S. V. Boronnikova*, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. V. Gein, Dr. Med. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
A. A. Elkin, Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
O. Z. Eremchenko, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. L. Esyunin, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
E. G. Efimik (secretary of the editorial board), Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
N. V. Zaitseva, Dr. Med. Sc., Full Member of the RAS, Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia
I. B. Ivshina, Dr. Biol. Sc., Full Member of the RAS, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
A. R. Ishbirdin, Dr. Biol. Sc., Bashkir State University, Ufa, Russia
M. S. Kuyukina (editor in chief), Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. A. Ovesnov, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
L. G. Perevedenceva, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
O. Yu. Ustinova, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia

Contributed editor of the issue *S. A. Ovesnov*

© Editorial Board, 2022

Founder and Publisher Address:

614068, Perm, Bukireva, 15;

Tel: 8 (342) 2396435; E-mail: info@psu.ru

Subscription is carried out online on the website of the agency "Ural-

Press": https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8650357/?sphrase_id=394744.

Index 41000

Editorial office address: 614068, Perm, Bukireva, 15;

Tel.: 8 (342) 2396233

E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru

Website: press.psu.ru/index.php/bio

The journal is registered with the Federal Service for Supervision of Communications, Information Technology and Mass Media. Certificate of registration of mass media PI No. FS 77-66484 dated July 14, 2016.

Содержание

Ботаника

- Денисова Я. В., Красикова В. И., Попова Я. П., Перунова Е. А.* Распространение и эколого-ценотическая приуроченность дикорастущих пищевых видов рода *Sorbus* L. (*Rosaceae*) на острове Сахалин 5
- Мифтахова С. А.* Особенности цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch при интродукции на севере 11

Зоология

- Есюнин С. Л., Кабдрахимов А. А.* Новые данные о фауне пауков (Arachnida: Araneae) Западно-Казахстанской области 19
- Ибрагимли А. Ш.* Сравнение видового состава отрядов Lagomorpha и Rodentia Самур-Девичинской низменности и Закатала-Лагычского физико-географического района Азербайджана 31
- Казаринов С. Н., Каралаиш А. А., Комарова Л. В., Бакланов М. А., Поносов С. В.* Репродуктивные характеристики синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища 40

Микробиология

- Ахова А. В., Секацкая П. А., Ткаченко А. Г.* Экспрессия генов синтеза кадаверина в условиях супероксидного окислительного стресса 51
- Зубова К. В.* Бактерии порядка Flavobacteriales: экологические особенности и клиническое значение в развитии патологии человека: обзор 58

Микология

- Шварцев А. А., Королева М. Л., Блинова С. А., Рубец В. С., Пыльнев В. В.* Анализ видового разнообразия возбудителей фузариозов на озимой тритикале (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) с использованием молекулярно-генетических методов 65

Иммунология

- Некрасова И. В., Глебездина Н. С., Масленникова И. Л., Данченко И. Ю., Шириев С. В.* Гормональная и бактериальная регуляция фенотипических изменений врожденных лимфоидных клеток (ILC) у больных рассеянным склерозом и здоровых доноров 76
- Орлова Е. Г.* Метаболическая регуляция функций натуральных киллеров 83
- Сайдакова Е. В.* Роль микробной транслокации в развитии хронической иммунной активации и иммунодефицита при ВИЧ-инфекции 95
- Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология 101

Contents

Botany

Denisova Ya. V., Krasikova V. I., Popova Ya. P., Perunova E. A. Distribution and ecological-cenotic confinement of wild food species of the genus *Sorbus* L. (Rosaceae) on Sakhalin island 5

Miftakhova S. A. Flowering and pollination characteristics of *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch when introduced in the north 11

Zoology

Esyunin S. L., Kabdrakhimov A. A. New data on the spider fauna of West Kazakhstan Region (Arachnida: Araneae) 19

Ibrahimli A. Sh. Comparison of the species composition of Lagomorpha and Rodentia in the Samur-Devechi lowland and the Zaqatala-Lahyj physiographic region of Azerbaijan 31

Kazarinov S. N., Karalash A. A., Komarova L. V., Baklanov M. A., Ponosov S. V. Reproductive characteristics of the blue bream *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) of the Kama reservoir 40

Microbiology

Akhova A. V., Sekatskaya P. A., Tkachenko A. G. Expression of cadaverine biosynthesis genes under superoxide oxidative stress 51

Zubova K. V. The order Flavobacteriales: ecological features and clinical significance in the development of human pathology: review 58

Mycology

Shvartsev A. A., Koroleva M. L., Blinova S. A., Rubets V. S., Pylnev V. V. Molecular genetic analysis for *Fusarium* species diversity in the winter triticale (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) 65

Immunology

Nekrasova I. V., Glebezdina N. S., Maslennikova I. L., Danchenko I. Yu., Shirshov S. V. Hormonal and bacterial regulation of innate lymphoid cells phenotypic changes in multiple sclerosis patients and healthy donors 76

Orlova E. G. Metabolic regulation of natural killer functions 83

Saidakova E. V. Role for the microbial translocation in the chronic immune activation and immunodeficiency development during HIV-infection 95

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 58.009; 912.4

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-5-10.

**Распространение и эколого-ценотическая приуроченность
дикорастущих пищевых видов рода *Sorbus* L. (*Rosaceae*)
на острове Сахалин**

**Янина Вячеславовна Денисова¹✉, Валентина Ильинична Красикова²,
Яна Павловна Попова³, Елена Анатольевна Перунова⁴**

^{1–4} Сахалинский государственный университет, Южно-Сахалинск, Россия

¹✉ denisova.saxgu@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1952-6841>

² denisova.saxgu@bk.ru

³ denisova.saxgu@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7410-0125>

⁴ denisova.saxgu@bk.ru

Аннотация. Выполнены исследования с целью уточнения распространения и мест обитания на о-ве Сахалин двух видов дикорастущих пищевых растений рода *Sorbus* L. (*S. sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., *S. sibirica* Hedl.). *S. sambucifolia* – летнезеленый кустарник высотой 1.0–2.5 м. *S. sibirica* – летнезеленое дерево до 10 м высотой. Кустарниковая рябина встречается по всему о-ву Сахалин, является доминантом и субдоминантом кустарникового яруса лесных фитоценозов (елово-пихтовых, пихтово-еловых, лиственничных, каменноберезовых, белоберезовых, кедровостланиковых), а также в подгольцовых зарослях, во вторичных фитоценозах на местах рубок и гарей; она отличается сравнительно широким фитоценотическим спектром. *S. sibirica* ограничена в распространении лесными фитоценозами (елово-пихтовые, лиственничные и каменноберезовые сообщества) севера о-ва Сахалин. Картографирование мест произрастания рябин на острове проводилось с применением программного комплекса ArcGIS Desktop 10 в базовом приложении ArcMap. Полученные в ходе исследования данные о местах произрастания пищевых рябин являются эффективным инструментом планирования и проведения мероприятий по рациональному использованию островных дикорастущих пищевых видов. Результаты исследования могут послужить материалом для актуализации ресурсоведческих данных.

Ключевые слова: картографирование, *Sorbus sambucifolia*, *Sorbus sibirica*, распространение, остров Сахалин

Для цитирования: Распространение и эколого-ценотическая приуроченность дикорастущих пищевых видов рода *Sorbus* L. (*Rosaceae*) на острове Сахалин / Я. В. Денисова, В. И. Красикова, Я. П. Попова, Е. А. Перунова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 5–10. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-5-10>.

BOTANY

Original article

**Distribution and ecological-cenotic confinement of wild food
species of the genus *Sorbus* L. (*Rosaceae*) on Sakhalin island**

Yanina V. Denisova¹✉, Valentina I. Krasikova², Yana P. Popova³, Elena A. Perunova⁴

^{1–4} Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

¹✉ denisova.saxgu@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1952-6841>

² denisova.saxgu@bk.ru

³ denisova.saxgu@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7410-0125>

⁴ denisova.saxgu@bk.ru

Abstract. The investigations were carried out to clarify the distribution and habitats of two species of wild food plants of the genus *Sorbus* L. (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., *Sorbus sibirica* Hedl.) on Sakhalin Island. *Sorbus sambucifolia* is a summer green shrub 1.0–2.5 m high. *Sorbus sibirica* is a summer green tree up to 10 m high. Shrub mountain ash is found throughout Sakhalin Island, this plant is the dominant and subdominant in the shrub layer of forest phytocenoses (spruce-fir, fir-spruce, larch, stone-birch, white birch,

Siberian pine), as well as in subalpine thickets, in secondary phytocenoses in felling and burnt areas; it has a relatively wide phytocenotic spectrum. *Sorbus sibirica* is limited in distribution by forest phytocenoses (spruce-fir, larch and stone-birch communities) in the north of Sakhalin Island. Mapping of the mountain ash growing area on Sakhalin Island was carried out using the ArcGIS Desktop 10 software package in the ArcMap base application. The data obtained in the course of the study on the habitats of food mountain ash are an effective tool for planning and implementing measures for the rational use of island wild growing food species. The results of the study can serve as material for updating resource data.

Keywords: mapping, *Sorbus sambucifolia*, *Sorbus sibirica*, distribution, Sakhalin Island

For citation: Denisova Ya. V., Krasikova V. I., Popova Ya. P., Perunova E. A. [Distribution and ecological confinement of wild food species of the genus *Sorbus* L. (Rosaceae) on Sakhalin island]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 5-10. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-5-10>.

Введение

Изучение видового разнообразия пищевых и лекарственных растений и их запасов в России – одно из актуальных направлений ресурсоведения. Работы по изучению биоресурсного потенциала в настоящее время проводятся во Всероссийском научно-исследовательском институте лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР, г. Москва) и Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Обобщённый результат ресурсоведческих исследований представлен в уникальном пособии «Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР», многотомном издании «Растительные ресурсы СССР» [Атлас ареалов ..., 1980; Растительные ..., 1984–1996]. Картографический материал о распространении дальневосточных видов растений приведен в восьмитомной сводке «Сосудистые растения Советского Дальнего Востока» [1985–1996].

В связи с активным хозяйственным освоением природных территорий, в том числе и о-ва Сахалина, указанная категория природных ресурсов уязвима к внешним воздействиям, поэтому региональные ресурсоведческие исследования актуальны и должны проводиться периодически.

Среди древесных дикорастущих пищевых растений флоры о-ва Сахалина важное место занимают виды рода *Sorbus* L. сем. *Rosaceae*. На острове обитает два вида рода: рябина бузинолистная (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) и рябина сибирская (*Sorbus sibirica* Hedl.). Это высокодекоративные и плодовые растения [Егорова, 1977; Дикорастущие пищевые ..., 1999; Попова, Денисова, 2021]. Плоды рябин содержат полезные для здоровья человека вещества (каротин, аскорбиновую кислоту, витамины (P1, B, E, K), флавоноиды, аминокислоты и др.), обладают противогинготными, мочегонными, гипотензивными свойствами. В связи с этим плоды исследуемых видов заготавливаются местным населением впрок.

Для проведения мероприятий по рациональному использованию плодовых массивов, сохранению и повышению продуктивности естественных угодий необходимы сведения о распространении видов на островной территории, их эколого-биологических особенностей, роли в структуре фитоценозов.

Материалы и методы исследования

Исследования по изучению распространения и ценотической приуроченности дикорастущих пищевых рябин о-ва Сахалин осуществлялись в ходе полевых экспедиционных исследований стационарным, полустационарным и маршрутным методами (1998–2020 гг.); при этом составлялись геоботанические описания фитоценозов с участием рябин по традиционной методике с указанием географического положения, видового разнообразия древесного, кустарникового, травяно-кустарничкового ярусов, формулы древостоя, обилия видов [Работнов, 1978; Сукачев, Зонн, 1961]. Всего проведено 68 геоботанических описаний, которые легли в основу при составлении карты распространения рябин на о-ве Сахалин. Названия видов указываются по изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» [1985–1996].

Распространение рябин на о-ве Сахалин приведено на основе гербарного материала, собранного при проведении собственных геоботанических исследований в вегетационные периоды 1998–2022 гг. [Денисова, 2005; Денисова и др., 2021], а также с учетом данных литературных источников при указании мест произрастания рябин на западном побережье острова и п-ове Шмидта [Баркалов, Таран, 2004; Дикорастущие пищевые ..., 1999; Сабирова, 2009; Биоразнообразие Сахалинской области, 2012]. Картографирование мест произрастания рябин на о-ве Сахалин проводилось с применением программного комплекса ArcGIS Desktop 10 в базовом приложении ArcMap.

Результаты исследования и их обсуждение

Sorbus sambucifolia имеет амфиацифический ареал [Денисова, 2005]. Область естественного распространения *S. sambucifolia* включает континентальную и островную части Российского Дальнего Востока,

островов Японии (Хоккайдо, Хонсю), п-ов Корея, часть Алеутских островов и тихоокеанское побережье Северной Америки [Sugawara, 1940; Ohwi, 1965; Hulten, 1968; Lee, 1988].

Наиболее массово вид представлен на о-ве Сахалин, встречаясь по всей его территории (рис. 1). Здесь рябина бузинолистная растет группами и одиночно в лиственных (вейниковых, разнотравных, черничных, зеленомошных, кедровостланиковых), елово-пихтовых (зеленомошных, папоротниковых, кустарниковых, осоковых, с курильским бамбуком), пихтово-еловых (папоротниковых, зеленомошных, осоковых, кустарниковых, с курильским бамбуком), каменисто-березовых (кустарниковых, травяных, кедровостланиковых) и белоберезовых вейниково-разнотравных лесах, встречается в подгольцовых зарослях на высотах 700–900 м над ур. м., а также обычна по морским побережьям. Она произрастает и во вторичных разнотравных и кустарниковых сообществах, которые образовались на местах вырубок и гарей. В целом, вид имеет широкую эколого-фитоценологическую амплитуду. В роли доминанта или субдоминанта рябина встречается в составе кустарникового яруса как первичных, так и вторичных ценозов [Сабинова, Красикова, Сабинов, 2019; Денисова и др., 2021].

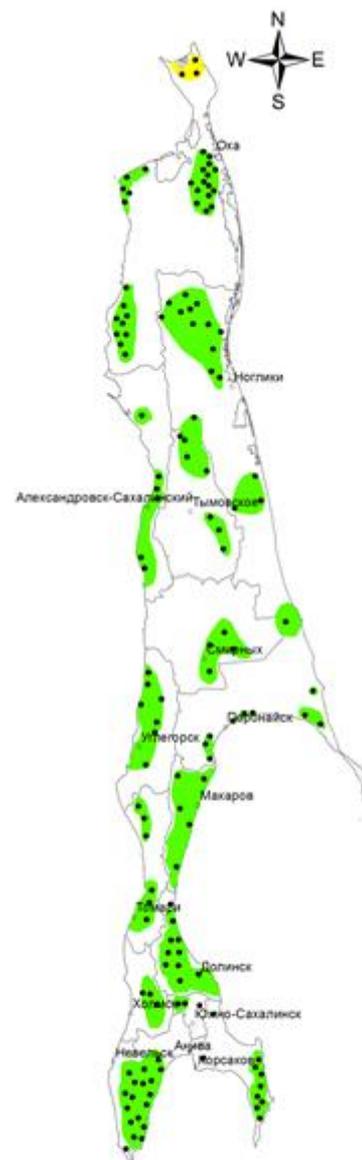
На острове плодовые территории с участием рябины бузинолистной составляют 2 532 га и распространены неравномерно. В северной части (Охинский и Ногликский р-ны) сосредоточено 36% общей площади рябинников, в центральной (Тымовский, Александровский, Смирныховский, Поронайский, Макаровский, Углегорский и Томаринский р-ны) – 64%, в южной части (Долинский, Анивский, Корсаковский, Невельский и Холмский р-ны) рябина встречается разреженно и плодовых массивов не образует.

Вид является светолюбивым растением, он лучше развивается и плодоносит на полностью освещенных местообитаниях. Рябина растет на различных почвах: горных лесных оподзоленных, слабооподзоленных, подзолистых, суглинистых; горных лесных бурых, оподзоленных, суглинистых; торфянисто-подзолистых; лугово-глебовых от супесчаных до глинистых; дерново-перегнойных. Все почвы характеризуются умеренной кислотностью. Они всегда умеренно увлажнены в зоне корнеобитаемого слоя. Вид является мезофитом и мезотрофом, микротермофитом.

Рябина бузинолистная размножается семенами и вегетативно (отводками и делением кустов). Отводками размножают следующим образом: от материнского куста весной прикапывают нижние побеги и в течение сезона поливают, рыхлят. Когда образуется собственная корневая система, их отделяют и пересаживают. Для создания массовых плантаций лучше использовать семенной способ размножения. Посевы можно проводить осенью и весной. Свежесобранные семена прорастают осенью в год посева. В первый год сеянцы растут медленно, достигая высоты 5–10 см. Плодоношение наступает с четырех-пяти лет.

Sorbus sibirica широко распространена в азиатской части нашей страны. Ареал охватывает почти всю Сибирь. На российском Дальнем Востоке вид представлен на севере Приморья, в Приамурье, Охотии, северных районах о-ва Сахалина. За пределами России вид отмечен в северной части Монголии и на северо-востоке Китая.

Рябина сибирская встречается в северной части о-ва Сахалин (п-ов Шмидта, Охинский район) [Баркалов, Таран, 2004; Сабинова, Сабинов, 2007; Сабинова, 2009]. Она представлена преимущественно в раз-



- Гербарные сборы
- Место произрастания *Sorbus sibirica*
- Места произрастания *Sorbus sambucifolia*

Распространение *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem. и *S. sibirica* Hedl. на о-ве Сахалин

[Distribution of *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem., *S. sibirica* Hedl. on Sakhalin Island]

реженных елово-кустарниковых сообществах, реже – в лиственничных и березовых лесах. Рябина часто встречается на опушках, на вырубках и гарях, на первых, вторых и третьих террасах широких речных долин, на морских террасах, по горным склонам поднимается до высоты 600 м над ур. м., занимает склоны разной экспозиции.

S. sibirica – теневыносливое растение с широкой амплитудой по отношению к свету. Проявляя свойства светолюбивого вида, любит поселяться на освобожденных от леса участках, часто являясь пионером формирования нового сообщества, защищая хвойные породы от сильного воздействия солнечных лучей. Рябина сибирская растет на различных почвах (дерново-подзолистой супесчаной или суглинистой; луговой подзолистой, суглинистой; лесной дерновой, суглинистой; торфянисто-подзолистой, оглеенной; торфянистой перегнойно-подзолисто-глеевой, суглинистой; горной лесной бурой, неоподзоленной и слабоподзоленной, суглинистой). Все перечисленные почвы отличаются различным плодородием и влажностью. *S. sibirica* является видом широкой экологической амплитуды по трофности.

Заключение

Итак, рябина сибирская – преимущественно лесной вид, произрастающий в еловых, лиственничных и березовых лесах северной части острова и не имеющий высокопродуктивных популяций, но требующий охранных мероприятий.

Рябина бузинолистная распространена по всему о-ву Сахалин, ценотически приурочена к долинным и горным лесным фитоценозам и вторичным кустарниково-разнотравным сообществам. Высокоурожайные и наиболее продуктивные популяции рябины бузинолистной расположены в центральной (Поронайский, Макаровский, Смирныховский и Углегорский р-ны) и северной (Охинский р-н) частях Сахалина в горных каменноберезовых лесах, а также во вторичных кустарниково-разнотравных сообществах и группировках по морским побережьям.

Таким образом, важную роль в структуре и функционировании растительных сообществ острова играет рябина бузинолистная. Рациональный подход к эксплуатации ее популяций будет способствовать сохранению островного биоразнообразия в целом.

Список источников

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1980. 340 с.
2. Баркалов В.Ю., Таран А.А. Список видов сосудистых растений острова Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Владивосток: Дальнаука, 2004. Ч. 1. С. 39–66.
3. Биоразнообразие Сахалинской области. Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 2012. 400 с.
4. Денисова Я.В. Биология, экология и урожайность рябины бузинолистной (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) на Сахалине: дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2005. 165 с.
5. Денисова Я.В., Попова Я.П., Гальцев А.А. Недревесные растительные ресурсы Тонино-Анивского полуострова // Московский экономический журнал. 2021. № 4. С. 183–192.
6. Дикорастущие пищевые растения острова Сахалин. Южно-Сахалинск, 1999. 259 с.
7. Егорова Е.М. Дикорастущие декоративные растения Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1977. 255 с.
8. Попова Я.П., Денисова Я.В. Эколого-ценологическая характеристика пищевых растений юго-восточной части острова Сахалин // Международный журнал прикладных наук и технологий Integral. 2021. № 2-1. С.46–48.
9. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1978. 384 с.
10. Растительные ресурсы СССР. Л.: Наука, 1984–1996. Т. 1–9.
11. Сабирова Н.Д. Флора полуострова Шмидта (остров Сахалин): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2009. 11 с.
12. Сабирова Н.Д., Красикова В.И., Сабиров Р.Н. Видовой потенциал древесных пищевых растений во флоре острова Сахалин // Геодинамические процессы и природные катастрофы: тез. докл. III Всерос. науч. конф. с междунар. участием. Южно-Сахалинск: Изд-во ИМГиГ, 2019. С. 179.
13. Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Сосудистые растения полуострова Шмидта (Северный Сахалин) // Комаровские чтения. 2007. Вып. 54. С. 82–114.
14. Сабирова Н.Д., Сабиров Р.Н. Флора сосудистых растений природного заказника "Восточный" (остров Сахалин) // Комаровские чтения, 2018. Вып. 66. С. 65–100. <https://doi.org/10.25221/kl.66.3>
15. Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Л.: Наука, 1985–1996. Т. 1–8.
16. Сукачев В.Н., Зонн С.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
17. Hulten E. Flora of Alaska and Neighboring Territories. A manual of the vascular plants. Stanford, California: Stanford University Press, 1968. 1008 p.
18. Lee C.B. Dendrology. Seoul, 1988. 332 p.

19. Ohwi J. Flora of Japan. Washington. D. C., 1965. 1067 p.
20. Sugawara S. Illustrated flora of Saghalien. Tokyo, 1940. Vol. 3. 1123 p.

References

1. *Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rastenij SSSR* [Atlas of habitats and resources of medicinal plants of the USSR]. Moscow, GUGK Publ., 1980. 340 p. (In Russ.).
2. Barkalov V.Yu., Taran A.A. [List of vascular plant species of Sakhalin Island]. *Rastitel'nyj i životnyj mir ostrova Sachalin* [Flora and fauna of Sakhalin Island]. Vladivostok, Dalnauka Publ., 2004, Part 1: pp. 39-66. (In Russ.).
3. *Bioraznoobrazie Sachalinskoj oblasti* [Biodiversity of the Sakhalin Region]. Yuzhno-Sakhalinsk, Sakhalin State University Publ., 2012. 400 p. (In Russ.).
4. Denisova Ya.V. *Biologija, ekologija i urožajnost' rjabiny buzinolistnoj (Sorbus sambucifolia (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) na Sachaline. Diss. kand. biol. nauk* [Biology, Ecology and Productivity of Elderberry Sorbus (*Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) M. Roem.) on Sakhalin. Cand. Diss.]. Vladivostok, 2005. 165 p. (In Russ.).
5. Denisova Ya.V., Popova Ya.P., Galcev A.A. [Non-timber plant resources of the Tonino-Aniva Peninsula]. *Moskovskij èkonomičeskij žurnal*. No 4 (2021): pp. 183-192. (In Russ.).
6. *Dikorastuščie piščevye rastenija ostrova Sachalin* [Wild Food Plants of Sakhalin Island]. Yuzhno-Sakhalinsk, 1999. 259 p. (In Russ.).
7. Egorova E.M. *Dikorastuščie dekorativnye rastenija Sachalina i Kuril'skich ostrovov* [Wild ornamental plants of Sakhalin and the Kuril Islands]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 255 p. (In Russ.).
8. Popova Ya.P., Denisova Ya.V. [Ecological and coenotic characteristics of food plants in the southeastern part of Sakhalin Island]. *Meždunarodnyj žurnal prikladnykh nauk i tehnologij Integral*. No 2-1 (2021): pp. 46–48. (In Russ.).
9. Rabotnov T.A. *Fitocenologija* [Phytocenology]. Moscow, MSU Publ., 1978. 384 p. (In Russ.).
10. *Rastitel'nye resursy SSSR* [Plant resources of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1984-1996, V. 1-9. (In Russ.).
11. Sabirova N.D. *Flora poluostrova Shmidta (ostrov Sachalin): avtoref. dis. kand. biol. nauk* [Flora of the Schmidt Peninsula (Sakhalin Island). Abstract Cand. Diss.]. Vladivostok, 2009. 11 p. (In Russ.).
12. Sabirova N.D., Krasikova V.I., Sabirov R.N. [Species potential of woody food plants in the flora of Sakhalin Island]. *Geodinamičeskije processy i prirodnye katastrofy* [Geodynamic processes and natural disasters: abstracts of the III All-Russian Scientific Conference with International participation]. Yuzhno-Sakhalinsk, 2019, p. 179. (In Russ.).
13. Sabirova N.D., Sabirov R.N. [Vascular plants of the Schmidt Peninsula (Northern Sakhalin)]. *Komarovskie čtenija*. Iss. 54 (2007): pp. 82-114. (In Russ.).
14. Sabirova N.D., Sabirov R.N. [Flora of vascular plants of the natural reserve "Vostochny" (Sakhalin Island)]. *Komarovskie čtenija*. Iss. 66 (2018): pp. 65-100. (In Russ.).
15. *Sosudistyje rastenija Sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Vascular plants of the Soviet Far East]. Leningrad, Nauka Publ., 1985-1996. V. 1-8. (In Russ.).
16. Sukachev V.N., Zonn S.V. *Metodičeskije ukazanija k izučeniju tipov lesa* [Guidelines for the study of forest types]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).
17. Hulten E. *Flora of Alaska and Neighboring Territories. A manual of the vascular plants*. Stanford, California, Stanford University Press, 1968. 1008 p.
18. Lee C.B. *Dendrology*. Seoul, 1988. 332 p.
19. Ohwi J. Flora of Japan. Washington. D. C., 1965. 1067 p.
20. Sugawara S. Illustrated flora of Saghalien. Tokyo, 1940, V. 3. 1123 p.

Статья поступила в редакцию 24.06.2022; одобрена после рецензирования 28.11.2022; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 24.06.2022; approved after reviewing 28.11.2022; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

Я. В. Денисова – кандидат биологических наук, зав. кафедрой геологии и нефтегазового дела;
В. И. Красикова – кандидат биологических наук, доцент кафедры геологии и нефтегазового дела;
Я. П. Попова – кандидат географических наук, доцент кафедры геологии и нефтегазового дела;
Е. А. Перунова – старший преподаватель кафедры геологии и нефтегазового дела.

Information about the authors

Ya. V. Denisova – candidate of biological sciences, head of the Department of Geology and Oil and Gas Business;

V. I. Krasikova – candidate of biological sciences, associate professor of the Department of Geology and Oil and Gas Business;

Ya. P. Popova – candidate of geographical sciences, associate professor of the Department of Geology and Oil and Gas Business;

E. A. Perunova – senior lecturer of the Department of Geology and Oil and Gas Business.

Вклад авторов:

Денисова Я. В. – анализ литературы; выполнение исследования; обработка результатов; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.

Красикова В. И. – анализ литературы; выполнение исследования; обработка результатов; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.

Попова Я. П. – концепция исследования; развитие методологии, доработка текста; итоговые выводы.

Перунова Е. А. – концепция исследования; развитие методологии, доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Denisova Ya. V. – literature analysis; research execution; results processing; statistical processing of the material; writing the source text; final conclusions.

Krasikova V. I. – literature analysis; research execution; results processing; statistical processing of the material; writing the source text; final conclusions.

Popova Ya. P. – the concept of the study; development of methodology, revision of the text; final conclusions.

Perunova E. A. – the concept of the study; development of methodology, revision of the text; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.976:581.1:581.522.4(470.1/.2)

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-11-18.

Особенности цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch при интродукции на севере

Светлана Алексеевна Мифтахова

Институт биологии Коми научного центра УрО РАН), Сыктывкар, Россия, mifs@ib.komisc.ru,
<https://orcid.org/0000-0002-2877-2104>

Аннотация. Приведены результаты изучения особенностей цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch (*Caprifoliaceae*) в самых северных условиях интродукции. Данный вид является ценным декоративным кустарником, который в естественных условиях растет в лесах Дальнего Востока. Цветки *W. middendorffiana* относятся к цветкам с полихромной окраской венчика, изменяющейся во время цветения. Желто-оранжевая полоса на нижней лопасти внутри венчика после окончания мужской и женской стадий приобретает красно-бордовый цвет. Длительность «желто-оранжевой» фазы составляет от 2 до 5, «красно-бордовой» – от 1 до 4 дней. Для данного вида, произрастающего в культуре в среднетаежной подзоне Республики Коми, характерно ежегодное вторичное цветение. Цветок *W. middendorffiana* имеет морфологическое строение, обеспечивающее преимущественное опыление пчелами и шмелями. Опыт по определению типа опыления показал, что для *W. middendorffiana* характерна ксеногамия, и имеются признаки физиологической самонесовместимости.

Ключевые слова: *Weigela middendorffiana*, Республика Коми, цветение, опыление, цветок, самонесовместимость

Для цитирования: Мифтахова С. А. Особенности цветения и опыления *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch при интродукции на севере // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 11–18. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-11-18>.

Благодарности: работа проведена на экспериментальной базе УНУ «Научная коллекция живых растений Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН», регистрационный номер 507428. Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме: «Репродуктивный потенциал репродуктивных растений при интродукции на европейском Северо-Востоке» № 122040600020-7.

BOTANY

Original article

Flowering and pollination characteristics of *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch when introduced in the north

Svetlana A. Miftakhova

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division RAS, Syktyvkar, Russia, mifs@ib.komisc.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2877-2104>

Abstract. The article presents the results of studying the peculiarities of flowering and pollination of *Weigela middendorffiana* (Carrière) by K. Koch in the northernmost conditions of introduction. This species is a valuable ornamental shrub that naturally occurs in the forests of the Far East. Flowers of *W. middendorffiana* refers to flowers with polychrome corolla color during flowering. The yellow-orange stripe on the lower lobe inside the corolla becomes red-brown after the end of the male and female stages. The duration of the "yellow-orange" phase is from 2 to 5 days, and the "burgundy-red" phase lasts from 1 to 4 days. This species growing in culture (under cultivation) in the Middle Taiga subzone of the Komi Republic is characterized by annual secondary flowering. The flower of *W. middendorffiana* has morphological features that provide preferential pollination by bees and bumblebees. Experience in determining the type of pollination has shown that *W. middendorffiana* is characterized by xenogamy and there are signs of physiological self-incompatibility.

Keywords: *Weigela middendorffiana*, Komi Republic, flowering, pollination, flower, self-incompatibility

For citation: Miftakhova S. A. [Flowering and pollination characteristics of *Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch when introduced in the north]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 11-18. (In

Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-11-18>.

Acknowledgments: the investigation was performed on the experimental base of the UNU “Scientific Collection of Living Plants at the Botanical Garden of the Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Division, Russian Academy of Sciences”, reg. No. 507428. The research was carried out within the framework of the state assignment on the topic “Reproductive potential of resource plants during introduction in the European North-East” No. 12204060020-7.

Введение

В северных городах довольно скудный ассортимент красивоцветущих древесных растений, используемых в озеленении и выращиваемых на приусадебных участках. Декоративные кустарники играют большую роль в комфортном оформлении городской среды, а также выполняют утилитарные функции, такие, как снижение загазованности воздуха.

Одним из видов, обладающим высокими декоративными качествами, является вейгела Миддендорфа (*Weigela middendorffiana* (Carrière) K. Koch), относящаяся к семейству Жимолостные (*Caprifoliaceae* Juss.), роду Вейгела (*Weigela* Thunb.), который широко используется на юге России в декоративном садоводстве и содержит около 15 видов. В природе Республики Коми представители данного рода отсутствуют. В России в лесах Дальнего Востока в естественных условиях встречаются 3 вида: вейгела ранняя (*Weigela praecox* L.H. Bailey), вейгела Миддендорфа и вейгела приятная (*Weigela suavis* L.H. Bailey). Род распространен в Восточной Азии, где и выращивался на протяжении веков. В России интродукция видов этого рода началась в Ботаническом саду Санкт-Петербурга в 1853 г. с введения в культуру именно *W. middendorffiana*, обнаруженной К. Ф. Миддендорфом во время путешествия по Сибири [Маляровская, Карпун, 2012]. В природе встречается по опушкам, на полянах и в подлеске хвойных и лиственных лесов, заходит выше границы леса [Полякова, 1958]. В нашей стране детальным изучением вейгел занимаются, в основном, в южных регионах. В частности, А.В. Савенко и С.С. Чукуриды [Савенко, Чукуриды, 2019] изучили биологические и экологические особенности роста и развития сортов гибридного вида *Weigela × wagneri* L.H. Bailey, который объединяет различные гибридные комбинации нескольких видов, в условиях урбоэкосистемы г. Краснодара. Во всероссийском научно-исследовательском институте цветоводства и субтропических культур (г. Сочи) проводится исследование эколого-физиологических показателей *Weigela × wagneri* с целью установления адаптивности культуры к особенностям субтропического климата.

Вейгелы изредка встречаются в коллекциях ботанических садов. Распространение данной культуры, а также возможность более широкого использования сдерживается недостатком сведений о биологических и экологических особенностях вида в условиях культуры на европейском севере. В конце весны цветущие вейгелы становятся украшением садов и парков во многих странах.

В коллекции Ботанического сада Института биологии *W. middendorffiana* присутствует с 1983 г. Ранее при испытании в дендрарии выявлено, что вид может выращиваться в центральных и южных районах Республики Коми, но только при условии укрытия, так как имеет низкую зимостойкость [Скупченко и др., 2003]. Но в последние годы наблюдается повышение годовой температуры воздуха в Республике Коми за счет потепления зимнего периода [Атлас ..., 1997], в связи с чем *W. middendorffiana* хорошо зимует и без укрытия. Иногда может страдать от возврата холодов, что мы и наблюдали в 2010 и 2011 гг. На родине выдерживает сильные морозы – до –45°C. Характеризуется коротким периодом покоя и начинает вегетацию при невысоких положительных температурах (сразу после схода снега). Весной рано трогается в рост, в связи с чем сильно страдает от весенних заморозков в Европейской России и Западной Европе, где мягкие зимы [Сычев, 2007].

Введение в культуру растения предполагает его детальное изучение, к тому же дендрарий Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН является самым северным, в котором выращивают в культуре *W. middendorffiana*. Сведений по биологии цветения данного растения недостаточно, а в Республике Коми совсем отсутствуют. Цель работы – изучение особенностей цветения и опыления *W. middendorffiana* при интродукции в северных условиях.

Материал и методы исследования

Объектом исследований послужили образцы *W. middendorffiana*, полученные саженцами в 1983 г. из Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва). Наблюдения за растением осуществляли с 2011 г. Изучение биологии цветения и строения цветков проводились в 2020 и 2021 гг. При описании генеративной сферы руководствовались атласами по описательной морфологии [Федоров, Артюшенко, 1975, 1979], соцветия – согласно структурному подходу, изложенному Т.В. Кузнецовой, Н.И. Пряхиной, Г.П. Яковлевой [1992]. Изучение цветения и опыления *W. middendorffiana* проводили согласно методике А.Н. Пономарева [1960] и Е.И. Демьяновой [2011]. Для отдельного цветка отмечали кратность его рас-

крывания и продолжительность жизни. Полученные результаты обработаны статистически с использованием программы MS Excel. Объем выборки при изучении морфологических параметров составил 30 цветков. Уровень изменчивости морфологических признаков оценивался по эмпирической шкале уровня изменчивости С.А. Мамаева [1973].

Для установления периода восприимчивости рыльца к пыльце применяли методику Робинсона [Robinson, 1924]. Для этого выбирали рыльца на разных стадиях развития и цветения. Помещали в 1–2%-ный раствор $KMnO_4$ на 1–2 мин., после этого промывали проточной водой и просматривали под биноклем. Рыльца, восприимчивые к пыльце, окрашивались, невосприимчивые – нет.

Для установления типа опыления растений в 2020 и 2021 гг. проводили опыт по контролируемому опылению. Для установления возможности идиогамии осуществили следующие варианты опыта: для проверки автогамии проводили изоляцию цветка и нанесение собственной пыльцы на рыльце для преодоления геркогамии; для возможности гейтогамии проводили кастрацию, принудительное опыление пыльцой цветка с этого же растения и изоляцию; контролем служило свободное опыление. Изоляцию проводили на стадии готовых к распусканию бутонов. Каждый вариант опыта проводили в 10-кратной повторности.

Названия таксонов приведены по базам данных The Plant List и The International Plant Names Index.

Исследование проходило в дендрарии Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН, который расположен в 8 км от г. Сыктывкара (61°6' с.ш., 50°8' в.д.), относится к южным районам Республики Коми, к подзоне средней тайги. Климат умеренно-континентальный, зима сравнительно суровая, лето короткое и прохладное. Среднегодовая температура воздуха в Сыктывкаре – +0.4°C. За вегетационный период (150 дней), при среднесуточной температуре воздуха выше +5°C сумма суточных температур достигает 1 800°C, за период активной вегетации (90–110 дней) со среднесуточными температурами +10°C и выше – 1 450°C. Среднегодовая сумма осадков – 500–600 мм, основная масса которых выпадает в теплый период [Атлас ..., 1997].

Результаты исследования

При выращивании в Республике Коми начало вегетации наблюдается в конце апреля, начале мая. Цветет *W. middendorifiana* при интродукции в условиях севера два раза. Первое цветение наблюдается в 20-х числах или в конце мая, в зависимости от метеоусловий года. Начало вторичного цветения – с конца июля и до холодов. После первого цветения всегда завязываются плоды. После вторичного цветения образование плодов происходит не всегда, так как цветение более длительное и продолжается до холодов. Плодоношение начинается с середины июля. Полное созревание плодов наблюдается к концу сентября – началу октября.

Цветок *W. middendorifiana* обоеполюй. Два опушенных линейных свободных маленьких прицветника расположены у основания завязи и прицветника – у основания цветоножки. Цветоножка длинная около 2–3 см. Стерильная часть цветка представлена колокольчато-воронковидным венчиком кремово-белого цвета и чашечкой. Чашечка, отстающая от венчика, зеленого цвета, опушенная, пятичленная, расчлененная или лопастная, трубка чашечки продолговато-эллиптическая, к обоим концам суженная. Но часто встречаются и другие варианты чашечки, такие как двугубые, когда одна губа трехнадрезанная на три зубца или лопасти, а другая – двураздельная; три отдельных лепестка, а четвертый лопастной двузубчатый; два отдельных лепестка и один трехнадрезный. Венчик пятилопастной. Трубка венчика прямая, длинная, широкая, внизу узкая, кувшинчатая, голая. Нектарник внутрицветковый, расположен в основании трубки в виде мясистой железки. Отгиб венчика свободный, отклоненный. Лопастные цельнокрайние или волнистые. Зев венчика расширенный. Внутри венчика на нижней лопасти желто-оранжевая опушенная полоса с белыми пятнышками во время цветения меняет окраску на красно-бордовую (рис. 1). Фертильные части цветка представлены пестиком и тычинками. Андроцей пентамерный. Тычиночные нити у основания расширенной части сростаются с трубкой венчика. Тычинки прямые. Тычиночная нить цилиндрическая, свободная часть голая, сросшаяся – опушенная. Пыльник неподвижный. Пыльники сростаются и образуют под рыльцем трубку. Завязь нижняя, продолговатая (веретеновидная), гладкая, двугнездная. Столбик нитевидный, верхушечный, прямой, длинный, голый. Рыльце верхушечное, простое, зон-



Рис. 1. Цветки в желто-оранжевой и красно-бордовой фазах
[Yellow-orange and burgundy-red phases of flowers]

тикообразное, края волнистые. Пестик один. Морфометрические параметры частей цветка *W. middendorifiana* представлены в таблице. Изменчивость разных параметров цветка варьирует от очень низкого до среднего уровня. Наиболее вариабельны длина тычиночной нити (коэффициент варьирования признака составляет 15.1%), длина чашечки (14.7%) и длина рыльца (12.1%). Низкий уровень изменчивости наблюдается для ширины завязи, длины столбика и длины пыльников (Cv от 4.3 до 6.8%).

Морфометрические параметры частей цветка *W. middendorifiana*
[Morphometric parameters of the *W. middendorifiana* flower parts]

Параметры цветка Flower parameters	M±m	Cv, %
Длина венчика, см corolla length, cm	3.89± 0,07	9.4
Ширина венчика, см corolla width, cm	1.98± 0,03	7.6
Длина чашечки, см calyx length, cm	1.02± 0,03	14.7
Длина завязи, мм ovary length, mm	10.06± 0,22	11.8
Ширина завязи, мм ovary width, mm	2.56± 0,02	4.3
Длина столбика, мм style length, mm	27.72± 0,35	6.8
Длина рыльца, мм stigma length, mm	1.99± 0,04	12.1
Ширина рыльца, мм stigma width, mm	2.95± 0,04	7.5
Длина пыльников, мм anther length, mm	7.06± 0,08	6.2
Ширина пыльника, мм anther width, mm	1.37± 0,03	10.4
Длина тыч. нити, мм anther filament length, mm	12.66± 0,35	15.1

Соцветия у *W. middendorifiana* фрондозно-брактеозные, монотелические; встречаются как простые кистевидные, так и сложные. Способ нарастания осей в сложном соцветии симподиальный, что свидетельствует о характеристике соцветия *W. middendorifiana* как цимозном. Сложное соцветие – кистевидный тирс или простой дихазий. При весеннем цветении в соцветии до 8 цветков, при позднелетнем – до 13. Флоральная единица – отдельный цветок. Соцветия располагаются в пазухах листьев на прошлогодних приростах, а при повторном цветении – в пазухах листьев на приросте текущего года. Цветение в пределах соцветия длится 9–11 дней. Раскрытие происходит от центра к основанию. Разветвление в соцветии происходит до третьего порядка. При вторичном цветении некоторые цветки под зиму уходят в состоянии бутонов, не успевая раскрыться.

Цветок крупный, очень декоративный. Раскрывание происходит однократно. Цветение одного цветка длится 3–8 дней. Раскрываются цветки в течение почти всего светового дня, за исключением дождливой погоды, когда открытия цветков не происходит. Во время цветения окраска лепестков полихромная. В начале цветения она более светлая, ближе к белому, при отцветании – кремовая. Внутренняя окраска венчика на нижней лопасти во время цветения меняется с жёлто-оранжевой на красно-бордовую. В желто-оранжевой фазе цветок находится от 2 до 5 дней, в красно-бордовой – от 1 до 4 дней. Для цветка характерна гермогамия. Рыльце выше пыльников уже на стадии плотного зеленого бутона. Рыльце как зонтик накрывает сверху трубку пыльников, которые срастаются вокруг столбика. Цветок *W. middendorifiana* имеет признаки гомогамии. Тычиночная и рыльцевая стадии проходят в цветке с полосой желто-оранжевого цвета. Визуальным сигналом завершения тычиночной стадии является самое начало изменения цвета полосы на красно-бордовую, рыльцевой – полное изменение цвета полосы, которое происходит от основания венчика. Расположение частей цветка без посторонней помощи полностью препятствует попаданию своей пыльцы на рыльце (автогамии). Во время первой половины цветения рыльце пестика в цветке наклонено в противоположную полосу сторону (изогнуто вверх), пыльники вскрыты, и пыльца высыпается на желто-оранжевую полосу, удерживаясь волосками. В это время рыльце пестика влажное, зеленоватое. В цветке с красно-бордовой полосой рыльце пестика наклонено в

сторону полосы (изогнуто вниз). По окончании «красно-бордовой» фазы тычинки и рыльце подсыхают и вместе с венчиком опадают.

В 2020 г. при проведении опыта в изолированных цветках и принудительно опыленных своей пыльцой и пыльцой цветка с этого же растения с предварительной кастрацией образования семян не произошло. При повторении опыта с контролируемым опылением в 2021 г. результат повторился. При свободном опылении во всех цветках оба года завязывались полноценные семена.

Обсуждение результатов

В справочной литературе указывается, что *W. middendorifiana* – светлюбивый мезофит, микротерм, мезотроф, доминант кустарниковых зарослей. Распространен на Дальнем Востоке на Сахалине, в Приморском крае, на южных островах Курильской гряды, в Японии, северном Китае. Встречается в подлеске хвойных и лиственных лесов и зарослях кедровника. Охраняется в заповедниках [Деревья ..., 1962, 1966; Ворошилов, 1982, Древесные ..., 2005].

Изучение строения цветков растений *W. middendorifiana* при интродукции в подзоне средней тайги Республики Коми показало его соответствие видовым признакам растения. Цветок имеет совокупность морфологических особенностей, обеспечивающих преимущественное опыление пчелами и шмелями, таких, как удобная посадочная площадка; поверхность, дающая хорошую опору; цветок устойчивый к механическим воздействиям. Известно, что пчелы способны различать цвета белого, желтого, синего и ультрафиолетового спектра. Красный цвет для пчел не существует, так как они видят его так же, как и черный. Зеленый и оранжевый цвета пчелой видятся как слабые оттенки желтого [Тауц, 2008]. Хорошее соответствие между морфологией цветка и опылителя может сократить время поиска пищи и опыления. Но не все насекомые являются опылителями. Нектар наиболее привлекателен из всех аттрактантов, поэтому насекомыми используется любой доступный его источник, в связи с чем часто происходит кража нектара (рис. 2). Некоторые насекомые не залетают в цветок, а с внешней стороны протыкают его покровы, добываясь до нектара, или совсем объедают его. Для насекомых съедобны почти все части растений.

Первое цветение *W. middendorifiana* наблюдается в конце весны и происходит в менее благоприятных условиях, таких как невысокие положительные температуры и резкие суточные ее колебания, что накладывает свой отпечаток на ее антропоэкологию. При цветении в это время имеются признаки, соответствующие весеннецветущим растениям, такие как быстрое и дружное цветение в пределах соцветия и растения в целом. Повторное позднелетнее цветение растений более растянуто во времени. Весной цветение наблюдается у незначительного числа видов растений, и насекомые-опылители конкурируют за пыльцу и нектар, а в летний период преобладает конкуренция растений за насекомых-опылителей. Аналогичные особенности быстрого раскрытия цветков в соцветиях растений, цветущих весной, отмечены и другими авторами [Костина, 2009]. Как и у многих цветущих весной растений такое дружное раскрытие цветков обусловлено тем, что генеративные структуры у них обычно сформированы еще с осени. Например, как показал Р.В. Вафин [2003], к осени у боярышника побег будущего года сформирован полностью, включая соцветие.

Большое значение как с механической, так и с точки зрения отражения света, имеет текстура поверхности венчика. Лучшую опору опылителям обеспечивает покрытая волосками поверхность. Желто-оранжевая полоса на белом фоне указывает лучшее место для приземления насекомого-опылителя, а также указывает путь к нектару. Взаимоотношения цветка и опылителя устанавливаются с помощью аттрактантов, которые воздействуют на основные инстинкты насекомого [Фегри, ван дер Пэйл, 1982]. На пищевые инстинкты в цветке *W. middendorifiana* влияют первичные аттрактанты, такие как пыльца и нектар. Пыльца более доступна для насекомых опылителей. Пробираясь к нектару, который находится в основании трубки венчика, насекомые-опылители задевают спинками пыльники. Помимо пищи, для привлечения опылителей служат вторичные аттрактанты: окраска и запах. Цветок *W. middendorifiana* имеет легкий аромат и привлекателен для насекомых-опылителей, которые активно его посещают. В процессе эволюции растения развили механизмы, позволяющие им напрямую влиять на поведение и передвижение своих опылителей. Изменение окраски венчика во время цветения является способом общения с насекомым-опылителем и обусловлено способностью опылителей в зависимости от расстояния распознавать цвета. Изменение окраски цветков направляет движение опылителей на благо как цветка, так и насекомого [Weiss, 1991], имея весьма важное адаптивное значение. Дока-



Рис. 2. Кража нектара
[Nectar stealing]

зано, что контрасты между цветком и окружающей средой, либо внутри цветка воспринимают более высокоорганизованные насекомые [Фегри, ван дер Пэйл, 1982]. Изменение окраски цветка во время цветения интересовало многих исследователей [Mohan Ram, Gita Mathur, 1984; Weiss, 1991; Ida, Kudo, 2003; Kudo et al., 2007]. С использованием искусственных цветков G. Kudo et al. [2007] установили, что изменение цвета подавляло посещение нефункциональных цветков, сохраняя привлекательность соцветия. Полихромная окраска венчика во время цветения эффективна, когда в соцветиях присутствуют как измененные, так и не измененные цветки. Т.У. Ida, G. Kudo [2003] установили, что сохранение цветков с измененной окраской у *W. middendorifiana* на о-ве Хоккайдо в северной Японии способствует уменьшению гейтеногамного опыления, т. е. данные цветки могут контролировать поведение шмелей во время их посещения. Изменение окраски цветка обычно сопровождается уменьшением пыльцы, нектара и потерей репродуктивных функций. По данным Т.У. Ida, G. Kudo [2003], у *W. middendorifiana* в цветке с желтой полосой в 10 раз нектара больше, чем у цветка с красной. Изменившие окраску цветки *W. middendorffiana* повышают эффективность опыления за счет сокращения числа посещений нефункционального цветка опылителями, что является важным адаптивным механизмом.

Опыление является важным этапом семенного размножения. С генетической точки зрения важно знать лидирующий тип опыления. Знание систем скрещивания способствует определению минимального числа особей при интродукции без потери их генотипического разнообразия [Демьянова, 2015]. Системы скрещивания обеспечивают стратегию и тактику выживания растений в новых условиях [Демьянова, 2011]. В результате опыта выяснили, что в условиях интродукции в среднетаежной подзоне Республики Коми у *W. middendorifiana* имеет место ксеногамия. Так как при принудительном опылении завязывания полноценных семян не произошло, то факт идиогамии исключаем, что указывает на частичную или полную несовместимость пыльцы и рыльца, то есть физиологическую самонесовместимость. Так как при изоляции формирование семян не произошло, то возможно исключение и апомиксиса. Геркогамия является лишь дополнительным фактором, препятствующим самоопылению.

Заключение

Впервые при интродукции в северных условиях выявлены особенности цветения и опыления *W. middendorifiana*. Морфометрические параметры частей цветка изученных образцов изменяются от очень низкого (4.3%) до среднего уровня (15.1%) изменчивости. Для вида характерны малоцветковые фрондозно-брактеозные, обоопольные, монотелические соцветия. Окраска лепестков во время цветения полихромная, что позволяет контролировать поведение насекомых-опылителей. Для *W. middendorifiana* в интродукционных условиях характерно вторичное цветение. Первичному цветению присущи характеристики весеннецветущих растений, такие как быстрое и дружное раскрытие и небольшое число цветков в соцветии. Повторное цветение несет отпечаток позднелетнецветущих растений, к которому относится растянутое во времени цветение и увеличение цветков в соцветии. Изучение анэкологических особенностей показало, что для *W. middendorifiana* основным типом опыления является ксеногамия, а способом — энтомофилия. Цветкам свойственна мелиттофильная организация, проявляющаяся в устойчивости к механическим воздействиям, достаточно удобной посадочной площадью и поверхностью, дающей хорошую опору; имеются указатели нектара, легкий аромат, не очень глубоко спрятан нектар, тычинок несколько, в завязи большое число семязачатков. Наблюдения по завязыванию семян при контролируемых опылениях выявили, что у *W. middendorifiana* есть признаки самонесовместимости.

Список источников

1. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа, 1997. 115 с.
2. Вафин Р.В. Анэкология интродуцированных видов боярышника в Уфе // Бюллетень ГБС. 2003. № 185. С. 36–44.
3. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. С. 526–527.
4. Демьянова Е.И. О постановке анэкологических наблюдений в условиях интродукции // Ботанический журнал. 2011. Т. 98, № 8. С. 1127–1134.
5. Демьянова Е.И. О системах скрещивания у охраняемых растений Среднего Урала // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2015. Вып. 2. С. 91–126.
6. Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 6. С. 308.
7. Деревья и кустарники СССР. М.: Мысль, 1966. С. 540.
8. Древесные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. М.: Наука, 2005. С. 125.
9. Костина М.В. Генеративные побеги древесных покрытосеменных растений умеренной зоны: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2009. 42 с.

10. Кузнецова Т.В., Пряхина Н.И., Яковлева Г.П. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб., 1992. 126 с.
11. Маляровская В.И., Карпун Ю.Н. Краткая историко-систематическая характеристика рода Вейгела (*Weigela Thunb.*) // Субтропическое и декоративное садоводство. 2012. № 2 (47). С. 73–77.
12. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: Наука, 1973. 283 с.
13. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 9–19.
14. Пояркова А.И. Сем. Жимолостные // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 582–584.
15. Савенко А.В., Чукуриды С.С. Биологические особенности сортов вейгелы в условиях урбозкостемы Краснодара. Краснодар, 2019. 152 с.
16. Скупченко Л.А. и др. Интродукция полезных растений в подзоне средней тайги Республики Коми (Итоги работы Ботанического сада за 50 лет; Т. III). СПб.: Наука, 2003. 214 с.
17. Сычев А.И. Вейгелы – природная кладовая генов // В мире растений. 2007. № 7. С. 14–19.
18. Таутц Ю. Что пчелы знают о цветах // Наука из первых рук. 2008. № 4 (22). С. 54–67.
19. Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 384 с.
20. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука. 1975. 352 с.
21. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. Л.: Наука, 1979. 296 с.
22. Ida Takashi Y., Kudo G. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees // American Journal of Botany. 2003. Vol. 90, № 12. P. 1751–1757. DOI: 10.3732/ajb.90.12.1751.
23. Kudo G. et al. A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees // Ecologia. 2007. Vol. 154, № 1. P. 119–128.
24. Mohan Ram H.Y., Mathur G. Flower Colour Changes in *Lantana camara* // Journal of Experimental Botany. 1984. Vol. 35, № 160. P. 1656–1662.
25. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blumenuntersuchungsmethod // Sitzungsber. Akad. Wiss. 1924. Bd. 133.H.6. P. 181–211.
26. The International Plant Names Index. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.ipni.org> (дата обращения: 23.12.2022).
27. The Plant List. [Электронный ресурс]. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 23.12.2022).
28. Weiss M. Floral colour changes as cues for pollinators // Nature. 1991. Vol. 354. P. 227–229.

References

1. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on Climate and Hydrology]. Moscow, Drofa Publ., 1997. 115 p. (In Russ.).
2. Vafin R.V. [Anthoecology of introduced hawthorn species in Ufa]. *Bjulleten' GBS*. № 185 (2003): pp. 36–44. (In Russ.).
3. Voroshilov V.N. *Opredelitel' rastenij sovetskogo Dal'nego Vostoka* [Key book to plants of the Soviet Far East]. Moscow, Nauka Publ., 1982, pp. 526–527. (In Russ.).
4. Demyanova E.I. [Towards the organization of anthoecological observations under the conditions of introduction]. *Botaničeskij žurnal*. V. 98, No 8 (2011): pp. 1127–1134. (In Russ.).
5. Demyanova E.I. [On the crossing systems of protected plants of the Middle Urals]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2015): pp. 91–126. (In Russ.).
6. *Derev'ja i kustarniki SSSR* [Trees and Shrubs of the USSR. Wild, Cultivated and Introduction-Promising]. Leningrad, AN SSSR Publ., 1962, V. 6, p. 308. (In Russ.).
7. *Derev'ja i kustarniki SSSR* [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow, Mysl' Publ., 1966, p. 540. (In Russ.).
8. *Drevesnye rastenija Glavnogo botaničeskogo sada imeni N.V. Cicina* [Woody plants of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences]. Moscow, Nauka Publ., 2005, p. 125. (In Russ.).
9. Kostina M.V. *Generativnye pobegi drevesnykh pokrytozemnykh rastenij umerennoj zony: avtoref. dis. d-ra nauk* [Generative shoots of woody angiosperms in the temperate zone. Abstract Diss. Doctor of Biology Scientific]. Moscow, 2009. 42 p. (In Russ.).
10. Kuznetsova T.V., Pryakhina N.I., Yakovleva G.P. *Socvetija. Morfoložičeskaja klassifikacija* [Inflorescences. Morphological classification]. St-Peterburg, 1992. 126 p. (In Russ.).

11. Malyarovskaya V.I., Karpun Yu.N. [The brief historical-systematic description of the genus *Weigela* (*Weigela* Thunb.)]. *Subtropičeskoe i dekorativnoe sadovodstvo*. No 2(47) (2012): pp. 73-77. (In Russ.).
12. Mamaev S.A. *Formy vnutrividovoj izmenčivosti drevesnykh porod* [Forms of intraspecific variability of tree species]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 283 p. (In Russ.).
13. Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 9–19. (In Russ.).
14. Poyarkova A.I. [Fam. Caprifoliaceae]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1958, V. 23, pp. 582-584. (In Russ.).
15. Savenko A.V., Chukuridi S.S. *Biologičeskie osobennosti sortov vejgely v uslovijach urboèkosistemy Krasnodara* [Biological features of weigela varieties in the conditions of the urban ecosystem of Krasnodar]. Krasnodar, 2019. 152 p. (In Russ.).
16. Skupcheko L.A., Mishurov V.P., Volkova G.A., Portnyagina N.V. *Introdukcija poleznykh rastenij v podzone srednej tajgi Respubliki Komi* [Introduction of useful plants in the middle taiga subzone of the Komi Republic (Summarized work undertaken by the Botanical Garden for 50 years; V. III)]. St-Peterburg, Nauka Publ., 2003. 214 p. (In Russ.).
17. Sychev A.I. [Weigels as a natural pantry of genes]. *V mire rastenij*. No 7 (2007): pp. 14-19. (In Russ.).
18. Tautz Yu. [What bees know about flowers]. *Nauka iz pervykh ruk*. No 4(22) (2008): pp. 54-67. (In Russ.).
19. Fegri K., L. van der Peil. *Osnovy èkologii opylenija* [The principles of pollination ecology]. Moscow, Mir Publ., 1982. 384 p. (In Russ.).
20. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noj morfologii vysšich rastenij. Cvetok* [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 352 p. (In Russ.).
21. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel'noj morfologii vysšich rastenij. Socvetie* [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Inflorescence]. Leningrad, Nauka Publ., 1979. 296 p. (In Russ.).
22. Ida T.Y., Kudo G. Floral color change in *Weigela middendorffiana* (Caprifoliaceae): reduction of geitonogamous pollination by bumble bees. *American Journal of Botany*. V. 90, No 12 (2003): pp. 1751-1757. DOI: 10.3732/ajb.90.12.1751.
22. Kudo G., Hirabayashi Y., Ishii H.S., Ida T.Y. A test of the effect of floral color change on pollination effectiveness using artificial inflorescences visited by bumblebees. *Ecologia*. V.154, No 1 (2007): pp. 119-128.
23. Mohan Ram H.Y., Mathur G. Flower Colour Changes in *Lantana camara*. *Journal of Experimental Botany*. V. 35, No 160 (1984): pp. 1656-1662.
24. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blumenuntersuchungenmethod. *Sitzungsber. Akad. Wiss.* Bd. 133, H. 6 (1924): pp. 181-211.
26. The International Plant Names Index = IPNI. Available at: <http://www.ipni.org> (accessed 23.12.2022).
27. The Plant List. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 23.12.2022).
28. Weiss M. Floral colour changes as cues for pollinators. *Nature*. V. 354 (1991): pp. 227-229.

Статья поступила в редакцию 03.11.2022; одобрена после рецензирования 11.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 03.11.2022; approved after reviewing 11.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

С. А. Мифтахова – кандидат биологических наук, научный сотрудник отдела Ботанический сад.

Information about the author

S. A. Miftakhova – candidate of biological sciences, researcher of the Botanical Garden.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 595.44(574)

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-19-30.

Новые данные о фауне пауков (Arachnida: Araneae) Западно-Казахстанской области

Сергей Леонидович Есюнин^{1✉}, Алиби Аскарулы Кабдрахимов²

^{1,2} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

¹✉ esyunin@psu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3813-1316>

² kab.ali93@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3721-1691>

Аннотация. Регулярные арахно-фаунистические исследования Западно-Казахстанской обл. начались только в 90-х гг. XX в. На сегодняшний день опубликовано более 65 арахнологических работ по этому региону. Однако фауна пауков этого региона остается недостаточно изученной. Приведен список 77 видов пауков, собранных в 2021–2022 гг. в Западно-Казахстанской обл. Три вида – *Mecynargus minutipalpis* Gnelitsa, 2011, *Neoscona spasskyi* (Brignoli, 1983) и *Rhysodromus hierosolymitanus* (Levy, 1977) отмечены в Казахстане впервые. Сообщается о 19 новых для Западно-Казахстанской обл. видах и 86 новых для районов указаний для 55 видов. На основании полученных результатов общее количество видов пауков, зарегистрированных в Западно-Казахстанской обл., возросло до 274 видов из 130 родов и 23 семейств. Для трех малоизвестных видов – *Evipa sjostedti* Schenkel, 1936, *M. minutipalpis* и *R. hierosolymitanus*, а также одного паука-скакунчика *Attulus zimmermanni* (Simon, 1877) приведены фотографии эпигин.

Ключевые слова: фаунистика, Казахстан, пауки, новые указания, новые находки

Для цитирования: Есюнин С. Л., Кабдрахимов А. А. Новые данные о фауне пауков (Arachnida: Araneae) Западно-Казахстанской области // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 19–30. [На англ.]. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-19-30>.

Благодарности: Гюлли Ш. Фарзалиевой (Пермский государственный университет, Пермь) за помощь в изготовлении цифровых фотографий. Особая благодарность Андрею В. Танасевичу (Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия) за определение самки *Mecynargus minutipalpis*, упомянутой в этой статье, и Дмитрию В. Логунову (Манчестер, Великобритания), который идентифицировал самку *Rhysodromus hierosolymitanus* и отредактировал английский язык окончательного варианта статьи.

ZOOLOGY

Original article

New data on the spider fauna of West Kazakhstan Region (Arachnida: Araneae)

Sergei L. Esyunin^{1✉}, Alibi A. Kabdrakhimov²

^{1,2} Perm State University, Perm, Russia

¹✉ esyunin@psu.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3813-1316>

² kab.ali93@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3721-1691>

Abstract. Regular arachno-faunistic studies of West Kazakhstan Region started only in the 90s of the 20th century. To date, over 65 arachnological papers on this region have been published. Yet, the spider fauna of West Kazakhstan Region remains incompletely studied. A list of 77 spider species collected in 2021–2022 from West Kazakhstan Region is provided. Three species - *Mecynargus minutipalpis* Gnelitsa, 2011, *Neoscona spasskyi* (Brignoli, 1983) and *Rhysodromus hierosolymitanus* (Levy, 1977), are recorded from Kazakhstan for the first time. Nineteen species are reported for West Kazakhstan Region for the first time, and 86 new district records are provided for 55 species. Based on the present results, a total number of spider species recorded from West Kazakhstan Region has raised to 274 species in 130 genera and 23 families. Three poorly known species, *Evipa sjostedti* Schenkel, 1936, *M. minutipalpis* and *R. hierosolymitanus*, as well as one jumping spider *Attulus zimmermanni* (Simon, 1877), are illustrated with photographs of their epigynes.

Keywords: faunistics, Kazakhstan, spider, new records, new indications

For citation: Esyunin S. L., Kabdrakhimov A. A. New data on the spider fauna of West Kazakhstan Region (Arachnida: Araneae). *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 19-30. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-19-30>.

Acknowledgments: Gyulli Sh. Farzalieva (Perm State University, Perm) assisted in producing digital photographs. Special thanks go to Andrei V. Tanasevitch (A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia) for identifying the single female of *Mecynargus minutipalpis* and to Dmitri V. Logunov (Manchester, UK), who identified the female of *Rhysodromus hierosolymitanus* and edited the English of the final draft.

Introduction

Regular arachno-faunistic studies of West Kazakhstan Region started only in the 90s of the 20th century. To date, over 65 arachnological papers on this region have been published, of which the majority are taxonomic revisions or reviews of various spider groups. Faunistic studies on spiders of this region are scarce. First, it is worth mentioning a series of works on the fauna of the Dzhanybek field station [Михайлов, 1985; Peterkina, 2009; Питеркина, Михайлов, 2009]. A checklist of spiders of this station accounts for 200 species, of which 9 have been described as new: *Devade kazakhstanica* Esyunin et Efimik, 2000; *Impropantes contus* Tanasevitch et Piterkina, 2007; *Silometopus crassipedis* Tanasevitch et Piterkina, 2007; *Talanites mikhailovi* Platnick et Ovtsharenko, 1991; *Thanatus mikhailovi* Logunov, 1996; *Tibiaster djanybekensis* Tanasevitch, 1987; *Trichoncoides striganovae* Tanasevitch et Piterkina, 2012; *Trichoncus villius* Tanasevitch et Piterkina, 2007; *Walckenaeria stepposa* Tanasevitch et Piterkina, 2007. Two other relatively well-studied sites are Taipak (Kalmykovo before 1993) and Zhanakazan (Novaya Kazanka before 1993) Villages, from which 40 species have been recorded and four described as new: *Alopecosa sciophila* Ponomarev, 2008; *Micaria charitonovi* Mikhailov et Ponomarev, 2008; *Thanatus jaikensis* Ponomarev, 2007; *Zodariellum volgouralensis* (Ponomarev, 2007) [Пономарев, 2022]. Yet, the spider fauna of West Kazakhstan Region remains incompletely studied. A total number of the spider species reported from West Kazakhstan Region to date is 252 [Пономарев, 2022]. Compared to arachnofaunas of neighboring Astrakhan', Volgograd, Rostov or Orenburg Regions [Пономарев, 2022; Esyunin, unpublished data], this number of species seems rather low. Thus, it is hardly surprising that relatively short field trips to West Kazakhstan Region by the second author have yielded 22 additional species (see below).

The purpose of this short faunistic note is to provide a list of the species collected during the 2021 and 2022 field trips to west Kazakhstan, with several poorly known species being illustrated and/or commented on.

Material and methods

The spiders reported herein were collected by the second author (AK) during his field trips to West Kazakhstan Region in the 2021 and 2022 summers. Details of all the localities visited are given below.

Localities (Fig. 1):

1. Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, 48°46'26"N, 47°26'02"E, IV.2021, VI-VIII.2022.
 2. Bokey Orda District, Menay, 48°41'46"N 47°36'22"E, 9.V.2021.
 3. Kaztal District, Sakryl Lake, 49°34'52"N 49°21'34"E, IV.2021, VIII.2022.
 4. Zhanakala District, Aydin Lake near Zhanakazan Village, 48°56'35"N 49°35'22"E, IV and VI.2021, VI and VIII.2022.
 5. Kaztal District, Saryshaganak Lake, 49°27'56"N 49°51'32"E, VI.2021, IV.2022.
 6. Zhanakala District, Pyatimar Village, 49°28'32"N 50°31'51"E, VIII.2022.
 7. Zhanakala District, Edil'sor Lake, 49°12'33"N 50°44'01"E, IV.2021, IV.2022.
 8. Akzhaik District, Zhantemir Village, 49°05'02"N, 51°24'49"E, VIII.2021.
 9. Akzhaik District, Bagyrlay River near Makat, 49°03'05"N, 51°41'18"E, VIII.2021.
 10. Akzhaik District, Zhanama Lake near Tompak Village, 48°53'44"N, 51°52'32"E, VI.2021, VI.2022.
 11. Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 50°20'45"N, 51°03'45"E, VI.2021, V and VIII.2022.
 12. Terekti District, Bobrovoe Lake near Shagatai Village, 50°26'20"N 51°08'189"E, VI.2022.
 13. Terekti District, Shalkar Lake, 50°28'53"N 51°42'53"E, VI.2022.
 14. Zhanakala District, Krugloozernoe Village near Uralsk Town, 51°04'31"N 51°16'24"E, VI.2022.
 15. Terekti District, Podstepnoe Village, 51°08'17"N 51°29'20"E, V.2022.
 16. Bayterek District, Brusyanoe Lake near Ozernoe Village, 51°21'22"N 51°50'53"E, VI.2021, V and VI.2022.
 17. Karatobe District, 20 km E Karatobe Village, 49°41'27"N, 53°38'56"E, VI.2021.
 18. Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 15 km NE Akshat Village, 50°29'13"N 54°17'15"E, V and VIII.2022.
- Species distribution is discussed according to the World Spider Catalog [WSC, 2022]. In order to recognize new records of studied taxa, all records were checked against the recently published monograph [Пономарев,

2022]. In the following text, the species recorded from West Kazakhstan Region for the first time are marked with asterisks (*).

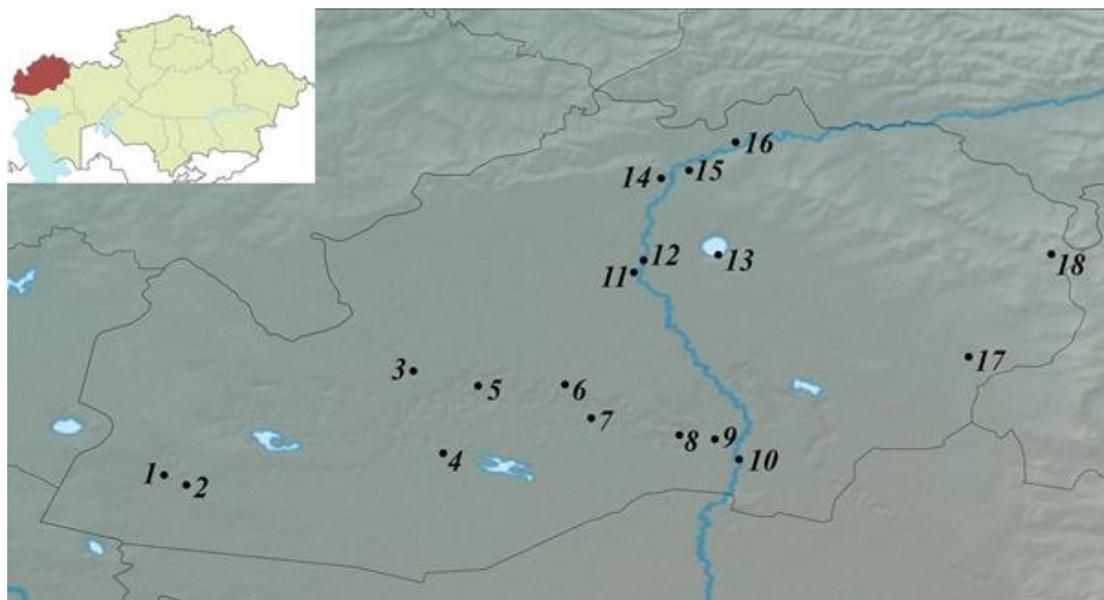


Fig. 1. Collecting localities of spiders in West Kazakhstan Region
[Точки сбора пауков в Западно-Казакстанской области]

Stacks of colour images were manually generated using an Olympus OMD EM-10 digital camera, with a Panasonic Lumix H-H025 25 mm f/1.7 lens mounted on a Zeiss microscope. Digital images were prepared using Photoshop CS6 image stacking software. Studied specimens are shared between the Zoological Museum of the Moscow State University, Moscow, Russia (curator: K.G. Mikhailov) and the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia (curator: D.V. Logunov).

New records and new regional indication

Agelenidae

Tegenaria domestica (Clerck, 1758)*

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Records in Kazakhstan: East Kazakhstan Region [Савельева, 1970, 1976]. Range: cosmopolitan synanthropic.

Araneidae

Gibbaranea ullrichi (Hahn, 1835)

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, weeds on the sands, 3.IV.2021, AK.

Larinioides folium (Schranck, 1803)

Material. 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 29.VI.2021, AK.

Larinioides ixobolus (Thorell, 1873)

Material. 1♂, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 29.VI.2021, AK.

Mangora acalypha (Walckenaer, 1802)

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Neoscona adianta (Walckenaer, 1802)

Material. 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK.

Neoscona spasskyi (Brignoli, 1983)*

Material. 1♂, 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Distribution. Previously known from Tajikistan, Kyrgyzstan, Turkmenistan and Iran [Zamani, Marusik, Šestáková, 2020]. New to Kazakhstan, with the current record representing the northernmost limit of the species range.

Dictynidae

Brigittea latens (Fabricius, 1775)

Material. 1♂, 3♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Gnaphosidae

Callilepis nocturna (Linnaeus, 1758)

Material. 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK.

Civizelotes caucasius (L. Koch, 1866)

Material. 2♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK; 1\$, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK. 1♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 15.VIII.2022, AK.

Gnaphosa cumensis Ponomarev, 1981

Material. 2♂♂, Zhanakala District, Aydin Lake, 19.IV.2021, AK; 1♀, same locality, 25.VI.2021, AK. 1♂, Zhanakala District, Edil'sor Lake, bank, 19. IV.2021, AK.

Gnaphosa dolosa O. Herman, 1879

Material. 2♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Gnaphosa licenti Schenkel, 1953

Material. 1♂, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK.

Gnaphosa mongolica Simon, 1895

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Gnaphosa saurica Ovtsharenko, Platnick et Song, 1992

Material. 1♂, 3♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 24.VI.2022, AK.

Gnaphosa taurica Thorell, 1875

Material. 1♂, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK.

Marinarozelotes jaxartensis (Kroneberg, 1875)*

Material. 1♂, Zhanakala District, Edil'sor Lake, 13. IV.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, Цветков, 2004; Пономарев, Шматко, 2020], Mangystau [Zyuzin, Tarabaev, 1993] and Kostanay Regions [Пономарев, Брагина, 2014]. New to West Kazakhstan Region. The main part of the species range lies in the west-central-ancient Mediterranean; introduced in Hawaii, Central and South America, India, China and Japan.

Micaria gulliae Tuneva et Esyunin, 2003*

Material. 2♂♂, 2♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, weeds on the sands, 2-10.VI.2021, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, Цветков, 2006] and Kostanay Regions [Пономарев, Брагина, 2014]. New to West Kazakhstan Region. Outside Kazakhstan, the species is known from Astrakhan and Orenburg Regions of Russia [Tuneva, Esyunin, 2002; Пономарев, Алексеев, 2018].

Micaria rossica Thorell, 1875

Material. 1♂, Kaztal District, Saryshaganak Lake, 25.VI.2021, AK; 1♂, Terekti District, Shalkar Lake, 22.VI.2022, AK.

Nomisia aussereri (L. Koch, 1872)

Material. 1♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 17.VIII.2022, AK; 1♀, Akzhaik District, Zhantemir Village, 29.VIII.2021, AK; 2♀♀, Akzhaik District, Bagyrlay River, 2021, AK.

Zelotes mundus (Kulczyński, 1897)*

Material. 1♂, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, overgrowth of common cocklebur (*Xanthium strumarium*), 23.VI.2021, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, 2022], Kostanay [Пономарев, Брагина, Шматко, 2017] and East Kazakhstan Regions [Eskov, Marusik, 1995]. New to West Kazakhstan Region. Range: west-central Palearctic semiarid.

Linyphiidae

Mecynargus minutipalpis Gnelitsa, 2011* (Fig. 2B)

Material. 1♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 24.VI.2022, AK.

Distribution. New to Kazakhstan. Earlier known from southern regions of Russian Plain [Gnelitsa, 2011; Tanasevitch, 2013; Пономарев, Абдурахманов, 2014; Пономарев, Шаповалов, Ивлиев, 2014; Пономарев, Брагина, Шматко, 2017; Polchaninova, Prokopenko, 2017; Пономарев, Алексеев, 2018]. Range: Eastern European semidesert [Kovblyuk, Kastrygina, 2015].

Microlinyphia impigra (O. Pickard-Cambridge, 1871)*

Material. 1♂, 3♀♀, Terekti District, Shalkar Lake, 22.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: East Kazakhstan Region [Eskov, Marusik, 1995]. New to West Kazakhstan Region. Range: circumholarctic temperate.

Microlinyphia pusilla (Sundevall, 1830)

Material. 1♀, Kaztal District, Saryshaganak Lake, 25.VI.2021, AK; 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK.

Lycosidae

Allohogna singoriensis (Laxmann, 1770)

Material. 1♀, Akzhaik District, Bagyrlay River, summer 2021, AK.

Alopecosa sciophila Ponomarev, 2008

Material. 2♀♀, Kaztal District, Saryshaganak Lake, 14.IV.2022, AK.

Alopecosa taeniopus (Kulczynski, 1895)

Material. 1♂, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, bank, 15.IV.2021, AK.

Bogdocosa kronebergi (Andreeva, 1976)

Material. 1♂, 3♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK; 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK; 1♂, 3♀♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK.

Evippa sjostedti Schenkel, 1936* (Fig. 2A)

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, pine forest, 05.VIII.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau Region [Пономарев, Цветков, 2004]. New to West Kazakhstan Region. Range: central-ancient Mediterranean (= Central Asian) semiarid.

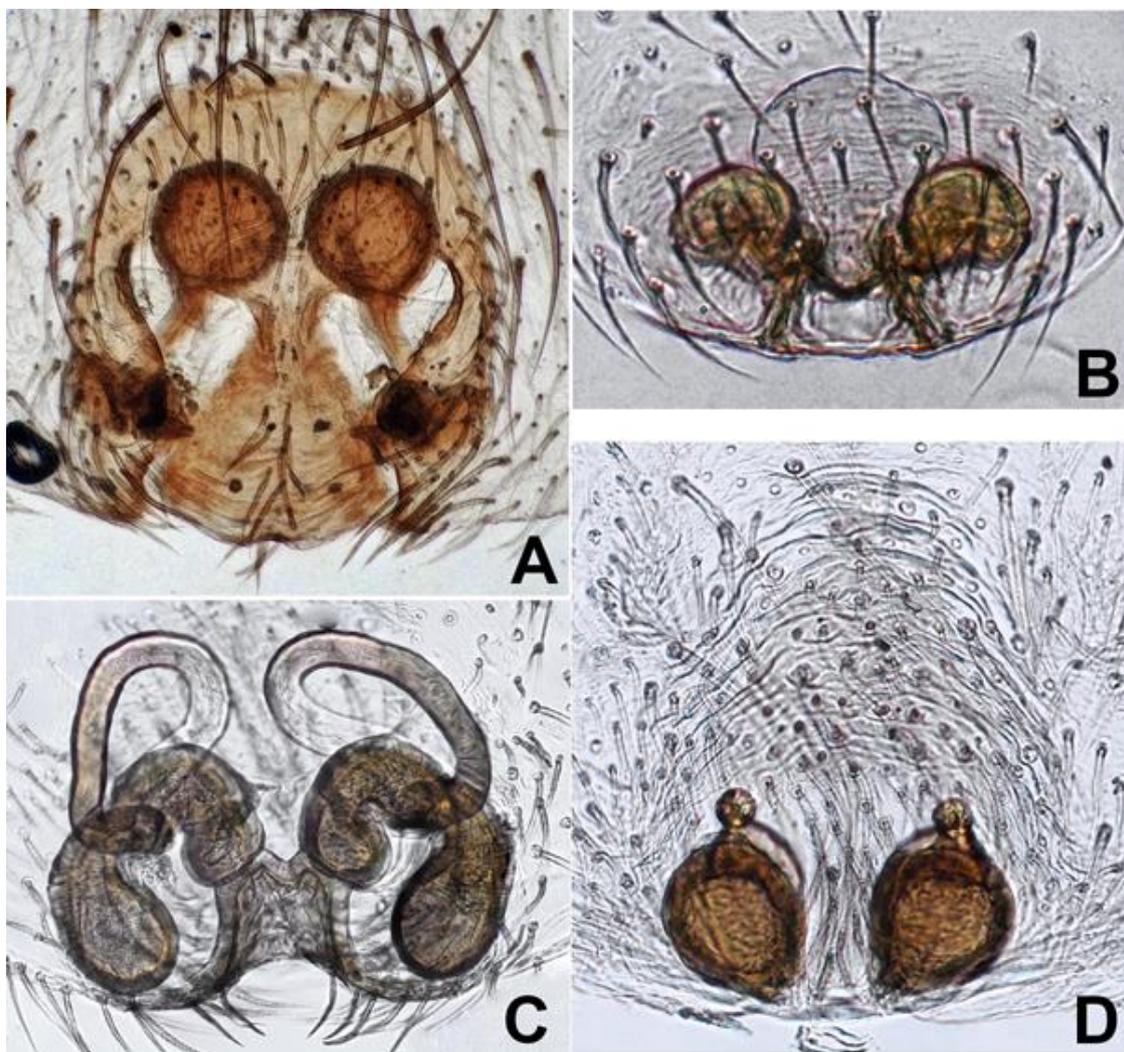


Fig. 2. Epigynes of *Evippa sjostedti* Schenkel, 1936 (A), *Mecynargus minutipalpis* Gnelitsa, 2011 (B), *Rhysodromus hierosolymitanus* (Levy, 1977) (D) and *Attulus zimmermanni* (Simon, 1877) (C)

[Эпигины *Evippa sjostedti* Schenkel, 1936 (A), *Mecynargus minutipalpis* Gnelitsa, 2011 (B), *Rhysodromus hierosolymitanus* (Levy, 1977) (D) и *Attulus zimmermanni* (Simon, 1877) (C)]

Evippa turkmenica Sternbergs, 1979*

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, summer 2021, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Цветков, Пономарев, Ханов, 2006] and Mangystau Regions [Пономарев, Абдурахманов, 2014]. New to West Kazakhstan Region. Range: central-ancient Mediterranean (= Central Asian) arid.

Lycosa praegrandis C.L. Koch, 1836

Material. 1♂, Kaztal District, Sakryl Lake, bank, 18.VIII.2022, AK.

Pardosa agrestis (Westring, 1861)

Material. 1♂, Zhanakala District, Aydin Lake, 24.VI.2022, AK; 1♂, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, overgrowth of common cocklebur (*Xanthium strumarium*), 23.VI.2021, AK; 1♂, same locality, 18.V.2022, AK;

1♂, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK; 1♂ 2♀♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 15.VIII.2022, AK.

Pardosa italica Tongiorgi, 1966*

Material. 3♀♀, Zhanakala District, Pyatimar Village, 16.VIII.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, Цветков, 2004], Kostanay [Пономарев, Брагина, 2014], Akmolá [Триликаускас, Любечанский, 2020], East Kazakhstan Region [Fomichev, Marusik, 2013] and Mangystau Regions [Zyuzin, Tarabaev, 1993]. New to West Kazakhstan Region. Range: trans-ancient Mediterranean sub-boreal-semiarid.

Pardosa jaikensis Ponomarev, 2007

Material. 1♀, Kaztal District, Saryshaganak Lake, 5.VIII.2021, AK; 1♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 18.V.2022, AK.

Pardosa luctinosa Simon, 1876*

Material. 1♂, Kaztal District, Sakryl Lake, bank, 18. IV.2021, AK. 1♂, Zhanakala District, Edil'sor Lake, bank, 19.IV.2021, AK. 1♀, same locality, 4.VIII.2021, AK; 1♀, Terekti District, Shalkar Lake, 22.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Kostanay [Пономарев, Брагина, 2014], Atyrau [Пономарев, Абдурахманов, 2014] and Zhetysu Regions [Спасский, Шнитников, 1937]. New to West Kazakhstan Region. Range: trans-ancient Mediterranean subboreal-semiarid.

Pardosa mikhailovi Ballarin, Marusik, Omelko et Koronen, 2012*

Material. 1♂, Bokey Orda District, Menay, 9.V.2021, AK.

Notes. Previously known only from the type locality in Almaty Region [Ballarin et al., 2012]. New to West Kazakhstan Region, with the current material representing the westernmost record of the species.

Pardosa nebulosa (Thorell, 1872)

Material. 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK; 1♂, 2♀♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK; 2♀♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK; 4♀♀, Terekti District, Podstepnoe Village, 16.V.2022, AK; 2♀♀, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Pardosa plumipes (Thorell, 1875)

Material. 1♂, Zhanakala District, Krugloozernoe Village, 01-10.VI.2022, AK; 1♂, 2♀♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 18.V.2022, AK; 1♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 19.VIII.2022, AK; 2♀♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK; 1♂, 2♀♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Xerolycosa miniata (C.L. Koch, 1834)

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK; 1♂, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Oxyopidae

Oxyopes heterophthalmus (Latreille, 1804)

Material. 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 29.VI.2021, AK.

Oxyopes lineatus Latreille, 1806

Material. 3♂♂, 3♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK; 2♀♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK; 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 25.VIII.2021, AK; 2♀, same locality, 21.VI.2022, AK; 2♀♀, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Oxyopes maracandensis Charitonov, 1946

Material. 2♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, pine forest, 05.VIII.2022, AK.

Philodromidae

Philodromus poecilus (Thorell, 1872)*

Material. 2♀♀, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Almaty [Спасский, Шнитников, 1937] and East Kazakhstan Regions [Савельева, 1970]. New to West Kazakhstan Region. Range: trans-Palaearctic temperate.

Rhysodromus hierosolymitanus (Levy, 1977)* (Fig. 2D)

Material. 1♀, Terekti District, Shalkar Lake, 22.VI.2022, AK.

Distribution. Earlier known from Iran, Israel and the United Arab Emirates [Torabi, Moradmand, Muster, 2019]. New to Kazakhstan, with the current record representing the northernmost limit of the species range.

Rhysodromus histrio (Latreille, 1819)

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Rhysodromus timidus (Szita et Logunov, 2008)*

Material. 1♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 24.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau and Almaty Regions [Szita, Logunov, 2008]. New to West Kazakhstan Region. Outside of Kazakhstan, it is known from Dagestan of Russia [Ponomarev, Dvadenko, 2013] and Pakistan [Logunov, Ballarin, Marusik, 2011].

Thanatus atratus Simon, 1875

Material. 2♂♂, 4♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK; 1♂, Zhanakala District, Edil'sor Lake, 13. IV.2022, AK; 1♂, 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK; 1♀, Karatobe District, 20 km E Karatobe Village, 28.VI.2021, AK; 1♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 18.V.2022, AK.

Thanatus formicinus (Clerck, 1758)*

Material. 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Kostanay [Пономарев, Брагина, Шматко, 2017], Pavlodar, Almaty [Lyakhov, 1999] and East-Kazakhstan Regions [Савельева, 1970; Fomichev, Marusik, 2013]. New to West Kazakhstan Region.

Range: circum-Holarctic polysonal.

Thanatus jaikensis Ponomarev, 2007

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Thanatus mikhailovi Logunov, 1996

Material. 2♂, 3♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Thanatus mongolicus (Schenkel, 1936)

Material. 1♂, 1♀, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK.

Thanatus oblongiusculus (Lucas, 1846)

Material. 1♂, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Thanatus vulgaris Simon, 1870

Material. 1♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 19.VIII.2022, AK.

Tibellus oblongus (Walckenaer, 1802)

Material. 1♀, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Pisauridae

Pisaura mirabilis (Clerck, 1758)

Material. 2♀♀, Zhanakala District, Krugloozernoe Village, 01-10.VI.2022, AK; 1♀, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Salticidae

Aelurillus m-nigrum Kulczyński, 1891

Material. 2♀♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, shores, 15. IV.2021, AK.

Aelurillus v-insignitus (Clerck, 1758)

Material. 1♂, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Attulus zimmermanni (Simon, 1877) (Fig. 2C)

Material. 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK.

Heliophanus potanini Schenkel, 1963*

Material. 2♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, weeds on the sands, 3. IV.2021, AK; 2♂♂, 1♀, same locality, VI-VIII.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, 2022], Zhetysu, Turkistan, Almaty, East Kazakhstan [Logunov, Marusik, 2000] and Mangystau Regions [Zyuzin, Tarabaev, 1993]. New to West Kazakhstan Region. Range: central-ancient Mediterranean (= Central Asian) semiarid.

Mendoza canestrinii (Ninni, 1868)*

Material. 1♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 19.IV.2021, AK; 1♂, Terekti District, Bobrovoe Lake, 20.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Akmola and Turkistan Regions [Logunov, Rakov, 1998]. New to West Kazakhstan Region. Range: trans-Palearctic subboreal-subtropic.

Pellenes allegrii Caporiacco, 1935*

Material. 1♂, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Kostanay Region [Пономарев, Брагина, Шматко, 2017]. New to West Kazakhstan Region. Range: central-ancient Mediterranean (= Central Asian) semiarid.

Pseudicius encarpatus (Walckenaer, 1802)

Material. 1♂, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK.

Salticus tricinctus (C.L. Koch, 1846)*

Material. 1♂, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, 2022], Turkistan, Almaty [Logunov, Rakov, 1998] and Mangystau Regions [Пономарев, Абдурахманов, 2014]. New to West Kazakhstan Region. Range: east-central-ancient Mediterranean semiarid.

Theridiidae

Asagena phalerata (Panzer, 1801)

Material. 1♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Enoplognatha mordax (Thorell, 1875)

Material. 1♂, Terekti District, Shalkar Lake, 22.VI.2022, AK.

Latrodectus tredecimguttatus (P. Rossi, 1790)

Material. 1♀, Akzhaik District, Zhantemir Village, 29.VIII.2021, AK; 1 immature ♂, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 18.V.2022, AK.

Steatoda albomaculata (DeGeer, 1778)

Material. 1♀, Zhanakala District, Aydin Lake, 24.VI.2022, AK.

Steatoda bipunctata (Linnaeus, 1758)*

Material. 1♀, Akzhaik District, Glubinnoe Lake, 18.V.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Almaty Region [Спасский, Шнитников, 1937]. New to West Kazakhstan Region. Range: trans-Palaearctic polyzonal; introduced in Canada and south America.

Steatoda grossa (C. L. Koch, 1838)*

Material. 1♂, 1♀, Kaztal District, Saryshaganak Lake, 14. IV.2022, AK.

Records in Kazakhstan: East Kazakhstan [Савельева, 1970, 1976] and Almaty Regions [Темрешев и др., 2016]. New to West Kazakhstan Region. Range: cosmopolitan synanthropic.

Theridion innocuum Thorell, 1875

Material. 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Thomisidae

Bassaniodes robustus (Hahn, 1832)

Material. 1♂, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK.

Ebrechtella tricuspitate (Fabricius, 1775)

Material. 1 immature ♂, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 25.VIII.2021, AK.

Psammitis ninnii fusciventris (Crome, 1965)

Material. 1♂, Akzhaik District, Zhanama Lake, 23.VI.2021, AK; 1♀, Karatobe District, 20 km E Karatobe Village, 28.VI.2021, AK.

Synema plorator (O. Pickard-Cambridge, 1872)*

Material. 1♀, Shyngyrlau District, Sulukol' Lake, 17.V.2022, AK.

Records in Kazakhstan: Atyrau [Пономарев, 2022], Mangystau [Zyuzin, Tarabaev, 1993] and Almaty Regions [Спасский, Шнитников, 1937; Marusik, Logunov, 1990]. New to West Kazakhstan Region. Range: east-central-ancient Mediterranean semiarid.

Thomisus onustus Walckenaer, 1805

Material. 1♀, Bayterek District, Brusyanoe Lake, 20.V.2022, AK; 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, pine forest, 05.VIII.2022, AK.

Titanoecidae

Nurscia albosignata (Simon, 1874)

Material. 1♂, 1♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, VI-VIII.2022, AK.

Uloboridae

Uloborus walckenaerius Latreille, 1806

Material. 1♂, 3♀♀, Bokey Orda District, Khan Ordasy Village, among the pines, 05.VIII.2022, AK.

Conclusion

The present species list consists of 77 species belonging to 14 families, of which one genus (*Mecynargus* Kulczyński, 1894; Linyphiidae) and three species - *M. minutipalpis*, *N. spasskyi*, *R. hierosolymitanus* - are new to the spider fauna of Kazakhstan, and 19 species are newly found in West Kazakhstan Region. Besides, 86 new district records were provided for 55 species.

Of the studied material, two species records (*N. spasskyi*, *R. hierosolymitanus*) represent the northernmost limits of the corresponding species' ranges, those of specie *M. minutipalpis* - the easternmost range limit, and that *P. mikhailovi* - the south-westernmost limit.

Prior to this study 252 spider species were known from West Kazakhstan Region [Пономарев, 2022]. Based on the present results, a total number of spider species recorded from West Kazakhstan Region has raised to 274 species in 130 genera and 23 families.

Список источников

1. Михайлов К.Г. Фауна и экология пауков (Arachnida, Aranei) глинистой полупустыни Западного Казахстана // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1985. Т. 139. (Фауна и экология пауков СССР). С. 63–71.
2. Питеркина Т.В., Михайлов К.Г. Глава III. Аннотированный список пауков (Aranei) Джаныбекского стационара // Животные глинистой полупустыни Заволжья (конспекты фауны и экологические характеристики). М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2009. С. 62–88.
3. Пономарев А.В. Пауки (Arachnida: Aranei) юго-востока Русской равнины: каталог, особенности фауны. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН, 2022. 640 с.

4. Пономарев А.В., Абдурахманов Г.М. Пауки (Aranei) побережья и островов северной части Каспия // Юг России: экология, развитие. 2014. Вып. 1. С. 76–121.
5. Пономарев А.В., Алексеев С.К. Весенний аспект в почвенной фауне пауков (Aranei) Богдинско-Баскунчакского заповедника // Наука юга России. 2018. Т. 14, вып. 3. С. 101–111.
6. Пономарев А.В., Брагина Т.М. Предварительные данные о фауне пауков (Aranei) особо охраняемых природных территорий Кустанайской области (Республика Казахстан) // Юг России: экология и развитие. 2014. № 4. С. 46–57.
7. Пономарев А.В., Брагина Т.М., Шматко В.Ю. Новые данные о пауках (Aranei) Наурзумского государственного природного заповедника (Костанайская область, Казахстан) // Кавказский энтомологический бюллетень. 2017. Т. 13, вып. 1. С. 3–10.
8. Пономарев А.В., Двандненко К.В. Заметки по фауне пауков (Aranei) юго-востока Русской равнины и Кавказа с описанием нового вида из рода *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 (Gnaphosidae) // Вестник Южного научного центра. 2013. Т. 9, № 2. С. 47–56.
9. Пономарев А.В., Цветков А.С. К фауне пауков (Aranei) Индерской возвышенности и ее окрестностей // Проблемы сохранения и рационального использования биоразнообразия Прикаспия и сопредельных регионов. Элиста: Изд-во Кумык. гос. ун-та, 2004. С. 100–102.
10. Пономарев А.В., Цветков А.С. Новые и редкие виды пауков семейства Gnaphosidae (Aranei) с юго-востока Европы // Кавказский энтомологический бюллетень. 2006. Т. 2, № 1. С. 5–13.
11. Пономарев А.В., Шаповалов М.И., Ивлиев П.П. Новые данные о фауне пауков (Aranei) юга европейской части России // Вестник Адыгейского государственного университета. 2014. Вып. 2(137). С. 54–60.
12. Пономарев А.В., Шматко В.Ю. Обзор пауков рода *Trachyzelotes* Lohmander, 1944 и *Marinarozelotes* Poponagiev, gen. n. (Aranei: Gnaphosidae) юго-востока Русской равнины и Кавказа // Кавказский энтомологический бюллетень. 2020. Т. 16, вып. 1. С. 125–139.
13. Савельева Л.Г. Фауна и зоогеографические связи пауков Восточно-Казахстанской области // Биология и география. 1970. Вып. 6. С. 78–88.
14. Савельева Л.Г. Зонально-стациональное распределение пауков на территории Восточно-казахстанской области // Биологические науки. 1976. Вып. 1. С. 50–54.
15. Спасский С.А., Шнитников В.Н. Материалы к фауне пауков Казахстана // Труды Казахстанского филиала АН СССР. 1937. Вып. 2. С. 265–300.
16. Темрешев И.И. и др. Фауна и хозяйственное значение пауков (Arachnida, Aranei) на полях кормовых культур Алмаатинской области Казахстана // Новости науки Казахстана. 2016. № 2. С. 175–185.
17. Триликаускас Л.А., Любечанский И.И. Распределение пауков (Arachnida: Araneae) в зонально-катенной матрице степей Центрального Казахстана // Сибирский экологический журнал. 2020. № 5. С. 587–599.
18. Цветков А.С., Пономарев А.В., Ханов Т.В. Дополнение к фауне пауков (Aranei) Северного Прикаспия // Кавказский энтомологический бюллетень. 2006. Т. 2, № 2. С. 165–166.
19. Ballarin F. et al. On the *Pardosa monticola* species-group (Araneae: Lycosidae) from Middle Asia // Arthropoda Selecta. 2012. Vol. 21, № 2. P. 161–182.
20. Eskov K.Yu., Marusik Yu.M. On the spiders from Saur Mt. Range, Eastern Kazakhstan (Arachnida: Araneae) // Beitrage zur Araneologie. 1995. Bd. 4. S. 55–94.
21. Fomichev A.A., Marusik Yu.M. New data on spiders (Arachnida: Aranei) of East Kazakhstan // Arthropoda Selecta. 2013. Vol. 22, № 1. P. 83–92.
22. Gnelitsa V.A. *Mecynargus minutipalpis* sp.n. (Araneae: Linyphiidae) from Ukraine // Acta Zoologica Bulgarica. 2011. Vol. 63. P. 61–66.
23. Kovblyuk V.V., Kastygina Z.A. Updated catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Crimea // Ukrainka Entomofaunistyka. 2015. Vol. 6, № 2. P. 1–81.
24. Logunov D.V., Ballarin F., Marusik Yu.M. New faunistic records of the jumping and crab spiders of Karakoram, Pakistan (Aranei: Philodromidae, Salticidae and Thomisidae) // Arthropoda Selecta. 2011. Vol. 20. P. 233–240.
25. Logunov D.V., Marusik Yu.M. Miscellaneous notes on Palaearctic Salticidae (Arachnida: Aranei) // Arthropoda Selecta. 1999. Vol. 8, № 4. P. 263–292.
26. Logunov D.V., Rakov S.Yu. Miscellaneous notes on Middle Asian jumping spiders (Aranei: Salticidae) // Arthropoda Selecta. 1998. Vol. 7, № 2. P. 117–144.
27. Lyakhov O.V. Contribution to the Middle Asian fauna of the spider genus *Thanatus* C.L. Koch, 1837 (Aranei: Philodromidae) // Arthropoda Selecta. 1999. Vol. 8, № 4. P. 221–230.
28. Marusik Yu.M., Logunov D.V. The crab spiders of Middle Asia, USSR (Aranei, Thomisidae). 1. Descriptions and notes on distribution of some species // Korean Arachnology. 1990. Vol. 6, № 1. P. 31–62.

29. Piterkina T.V. Spiders (Arachnida, Aranei) of the Dzhanybek Research Station, West Kazakhstan: a local fauna in a biogeographical aspect // Species and communities in extreme environments. Festschrift towards the 75th anniversary and a laudation in honor of academician Yuri Ivanovich Chernov. Sofia–Moscow: PENSOFT – KMK Scientific Press, 2009. P. 335–352.
30. Polchaninova N.Yu., Prokopenko E.V. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine. Addendum 1. 2013–2016 // Arthropoda Selecta. 2017. Suppl. 4. P. 1–115.
31. Szita É., Logunov D.V. A review of the *histrion* group of the spider genus *Philodromus* Walckenaer, 1826 (Araneae, Philodromidae) of the eastern Palaearctic region // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2008. Vol. 54, № 1. P. 23–73.
32. Tanasevitch A.V. On synonymy of linyphiid spiders of the Russian fauna. 3 (Arachnida: Aranei: Linyphiidae) // Arthropoda Selecta. 2013. Vol. 22, № 2. P. 171–187.
33. Torabi M., Moradmand M., Muster C. A survey of running crab spiders (Araneae: Philodromidae) in Iran // Zoology in the Middle East. 2019. Vol. 65, № 3. P. 274–279.
34. Tuneva T.K., Esyunin S.L. A review of the family Gnaphosidae on the fauna of the Urals (Aranei), 3. New species and new records, chiefly from the South Urals // Arthropoda Selecta. 2002. Vol. 11, № 3. P. 223–234.
35. World Spider Catalog. Version 23.5. Natural History Museum Bern, 2022. URL: <http://wsc.nmbe.ch> (дата обращения: 05.12.2022).
36. Zamani A., Marusik Yu.M., Šestáková A. On *Araniella* and *Neoscona* (Araneae, Araneidae) of the Caucasus, Middle East and Central Asia // ZooKey. 2020. Vol. 906. P. 13–40.
37. Zyuzin A.A., Tarabaev Ch.K. The spiders and scorpions inhabiting Ustyurt Plateau and Mangyshlak Peninsula (South-Western Kazakhstan) // Bollettino delle sedute della Accademia gioenia di scienze naturali in Catania. 1993. Vol. 26, № 345. P. 395–404.

References

1. Mikhailov K.G. [Fauna and ecology of spiders (Arachnida, Aranei) of clayey semidesert of western Caspasia]. *Trudy Zoologičeskogo instituta AN SSSR. The fauna and ecology of spiders of the USSR*. V. 139 (1985): pp. 63–71. (In Russ.).
2. Piterkina T.V., Mikhailov K.G. [Chapter III. Annotated list of spiders (Aranei) of the Dzhanybek Station]. *Životnye glinistoj polupustyni Zavolž'ja* [Animals of the clay semi-desert of the Volga region (summaries of faunas and ecological characteristics)]. Moscow, KMK Publ., 2009. P. pp. 62–88. (In Russ.).
3. Ponomarev A.V. *Pauki (Arachnida: Aranei) jugo-vostoka Russkoj ravniny* [Spiders (Arachnida: Araneae) of the Southeast of the Russian Plain: Catalogue, the fauna specific features]. Rostov-on-Don, JuNČ RAN Publ., 2022. 640 p. (In Russ.).
4. Ponomarev A.V., Abdurakhmanov G.M. [Spiders (Aranei) of the coast and islands of the northern part of the Caspian]. *Jug Rossii: ècologija, razvitie*. Iss. 1 (2014): pp. 76–121. (In Russ.).
5. Ponomarev A.V., Alekseev S.K. [Spring aspect in the ground spider fauna (Aranei) of the Bogdinsko-Baskunchak Nature Reserve]. *Nauka juga Rossii*. V. 14, iss. 3 (2018): pp. 101–111. (In Russ.).
6. Ponomarev A.V., Bragina T.M. [Preliminary data on the spider fauna (Aranei) of specially protected natural areas of the Kostanay Region (Republic of Kazakhstan)]. *Jug Rossii: ècologija, razvitie*. No. 4 (2014): pp. 46–57. (In Russ.).
7. Ponomarev A.V., Bragina T.M., Shmatko V.Yu. [New data on spiders (Aranei) of the Naurzum State Natural Reserve (Kostanay Region, Kazakhstan)]. *Kavkazskij èntomologičeskij bjulleten'*. Vol. 13, iss. 1 (2017): pp. 3–10. (In Russ.).
8. Ponomarev A.V., Dvadenko K.V. [Notes on the fauna of spiders (Aranei) of the southeast of Russian plain and the Caucasus with the description of a new species of the genus *Haplodrassus* Chamberlin, 1922 (Gnaphosidae)]. *Vestnik Južnogo naučnogo centra*. V. 9, No. 2 (2013): pp. 47–56. (In Russ.).
9. Ponomarev A.V., Tsvetkov A.S. [To the fauna of spiders (Aranei) of the Inder Upland and its environs]. *Problemy sochranenija i racional'nogo ispol'zovanija bioraznoobrazija Prikaspija i sopredelnyh regionov* [Problems of conservation and rational use of biodiversity of the Caspian Sea and adjacent regions]. Elista, Kalmyk State University Press, 2004, pp. 100–102. (In Russ.).
10. Ponomarev A.V., Tsvetkov A.S. [New and rare spiders of family Gnaphosidae (Aranei) from a southeast of Europe]. *Kavkazskij èntomologičeskij bjulleten'*. V. 2, No. 1 (2006): pp. 5–13. (In Russ.).
11. Ponomarev A.V., Shapovalov M.I., Ivliev P.P. [New data on the spider fauna (Aranei) in the south of the European part of Russia]. *Vestnik Adygejskogo gosudarstvennogo universiteta*. Iss. 2(137) (2014): pp. 54–60. (In Russ.).

12. Ponomarev A.V., Shmatko V.Yu. [A review of spiders of the genera *Trachyzeloes* Lohmander, 1944 and *Marinarozelotes* Ponomarev gen. n. (Aranei: Gnaphosidae) from the southeast of the Russian Plain and the Caucasus. *Kavkazskij èntomologičeskij bjulleten'*. V. 16, iss. 1 (2020): pp. 125-139. (In Russ.).
13. Savel'eva L.G. [Fauna and zoogeographic connections of spiders of the East Kazakhstan Region]. *Biologija i geografija*. Iss. 6 (1970): pp. 78-88. (In Russ.).
14. Savel'eva L.G. [Zonal and stationary distribution of spiders on the territory of the East Kazakhstan Region]. *Biologičeskie nauki*. Iss. 1 (1976): pp. 50-54. (In Russ.).
15. Spassky S.A., Shnitnikov V.N. [Materials to the spider fauna of the Kazakhstan]. *Trudy Kazachskogo filiala AN SSSR*. Iss. 2 (1937): pp. 265-300. (In Russ.).
16. Temreshev I.I., Esenbekova P.A., Kenzhegaliev A.M., Sagitov A.O. [Fauna and economic importance of spiders (Arachnida, Aranei) in the fields of forage crops in the Almaty Region of Kazakhstan]. *Novosti nauki Kazachstana*. No. 2 (2016): pp. 175-185. (In Russ.).
17. Trilikauskas L.A., Lyubchanskii I.I. [Distribution of spiders (Arachnida: Araneae) in the zonal-catena matrix of the steppes of Central Kazakhstan]. *Sibirskij èkologičeskij žurnal*. No. 5 (2020): pp. 587-599. (In Russ.).
18. Tsvetkov A.S., Ponomarev A.V., Khanov T.V. [An addition to the fauna of spiders (Aranei) of the Northern Caspian basin]. *Kavkazskij èntomologičeskij bjulleten'*. V. 2, No 2 (2006): pp. 165-166. (In Russ.).
19. Ballarin F., Marusik Yu.M., Omelko M.M., Koponen S. On the *Pardosa monticola* species-group (Araneae: Lycosidae) from Middle Asia. *Arthropoda Selecta*. V. 21, No. 2 (2012): pp. 161-182.
20. Eskov K.Yu., Marusik Yu.M. On the spiders from Saur Mt. Range, Eastern Kazakhstan (Arachnida: Araneae). *Beitrag zur Araneologie*. Bd. 4 (1995): s. 55-94.
21. Fomichev A.A., Marusik Yu.M. New data on spiders (Arachnida: Aranei) of East Kazakhstan. *Arthropoda Selecta*. V. 22, No 1 (2013): pp. 83-92.
22. Gnelitsa V.A. *Mecynargus minutipalpis* sp. n. (Araneae: Linyphiidae) from Ukraine. *Acta Zoologica Bulgarica*. V. 63 (2011): pp. 61-66.
23. Kovblyuk V.V., Kastrygina Z.A. Updated catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of the Crimea. *Ukrainska Entomofaunistyka*. V. 6, No. 2 (2015): pp. 1-81.
24. Logunov D.V., Ballarin F., Marusik Yu.M. New faunistic records of the jumping and crab spiders of Karakoram, Pakistan (Aranei: Philodromidae, Salticidae and Thomisidae). *Arthropoda Selecta*. V. 20 (2011): pp. 233-240.
25. Logunov D.V., Marusik Yu.M. Miscellaneous notes on Palaearctic Salticidae (Arachnida: Aranei). *Arthropoda Selecta*. V. 8, No. 4 (1999): pp. 263-292.
26. Logunov D.V., Rakov S.Yu. Miscellaneous notes on Middle Asian jumping spiders (Aranei: Salticidae). *Arthropoda Selecta*. V. 7, No. 2 (1998): pp. 117-144.
27. Lyakhov O.V. Contribution to the Middle Asian fauna of the spider genus *Thanatus* C.L. Koch, 1837 (Aranei: Philodromidae). *Arthropoda Selecta*. V. 8, No. 4 (1999): pp. 221-230.
28. Marusik Yu.M., Logunov D.V. The crab spiders of Middle Asia, USSR (Aranei, Thomisidae). 1. Descriptions and notes on distribution of some species. *Korean Arachnology*. V. 6, No. 1 (1990): pp. 31-62.
29. Piterkina T.V. Spiders (Arachnida, Aranei) of the Dzhanybek Research Station, West Kazakhstan: a local fauna in a biogeographical aspect. *Species and communities in extreme environments. Festschrift towards the 75th anniversary and a laudation in honor of academician Yuri Ivanovich Chernov*. Sofia–Moscow, PENSOFT–KMK Publ., 2009, pp. 335-352.
30. Polchaninova N.Yu., Prokopenko E.V. Catalogue of the spiders (Arachnida, Aranei) of Left-Bank Ukraine. Addendum 1. 2013-2016. *Arthropoda Selecta*. Suppl. 4 (2017): pp. 1-115.
31. Szita É., Logunov D.V. A review of the *histrion* group of the spider genus *Philodromus* Walckenaer, 1826 (Araneae, Philodromidae) of the eastern Palaearctic region. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. V. 54 (2008): pp. 23-73.
32. Tanasevitch A.V. On synonymy of linyphiid spiders of the Russian fauna. 3 (Arachnida: Aranei: Linyphiidae). *Arthropoda Selecta*. V. 22, No. 2 (2013): pp. 171-187.
33. Torabi M., Moradmand M., Muster C. A survey of running crab spiders (Araneae: Philodromidae) in Iran. *Zoology in the Middle East*. V. 65, No. 3 (2019): pp. 274-279.
34. Tuneva T.K., Eshyunin S.L. A review of the family Gnaphosidae on the fauna of the Urals (Aranei), 3. New species and new records, chiefly from the South Urals. *Arthropoda Selecta*. V. 11, No. 3 (2002): pp. 223-234.
35. *World Spider Catalog*. Version 23.5. Natural History Museum Bern (2022). Available at: <http://wsc.nmbe.ch> (accessed on 05.12.2022). doi: 10.24436/2

36. Zamani A., Marusik Yu.M., Šestáková A. On *Araniella* and *Neoscona* (Araneae, Araneidae) of the Caucasus, Middle East and Central Asia. *ZooKey*. V. 906 (2020): pp. 13-40.

37. Zyuzin A.A., Tarabaev Ch.K. The spiders and scorpions inhabiting Ustyurt Plateau and Mangyshlak Peninsula (South-Western Kazakhstan). *Bollettino delle sedute della Accademia gioenia di scienze naturali in Catania*. V. 26, No. 345 (1993): pp. 395-404.

Статья поступила в редакцию 27.12.2022; одобрена после рецензирования 11.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 27.12.2022; approved after reviewing 11.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

С. Л. Есюнин – д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии;

А. А. Кабдрахимов – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии.

Information about the authors

S. L. Esyunin – Doctor of Biology, Associate Professor, Professor of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology;

A. A. Kabdrakhimov – post-graduate student of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology.

Вклад авторов:

Есюнин С. Л. – концепция исследования, оформление текста, обработка полевого материала.

Кабдрахимов А. А. – изучение литературных источников, оформление первого варианта текста, сбор полевого материала.

Contribution of the authors:

Esyunin S. L. – research concept, text design, processing of field material.

Kabdrakhimov A. A. – study of literary sources, design of the first version of the text, collection of field material.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 599.4

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-31-39.

Сравнение видового состава отрядов Lagomorpha и Rodentia Самур-Девичинской низменности и Закатала-Лагычского физико-географического района Азербайджана

Айнур Шакир кызы Ибрагимли

Бакинский государственный университет, Баку, Азербайджан, aynur_ibrahimli87@mail.ru,
<https://orcid.org/0000-0003-3457-7409>

Аннотация. Приводятся результаты сравнительного анализа видового состава двух отрядов (Lagomorpha и Rodentia) физико-географических районов Азербайджана. В Самур-Девичинской низменности отмечено 19 видов зайцеобразных и грызунов. В этом районе преобладают (7 видов, 36.84%) переднеазиатские виды: *Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Allactaga euphratica*, *Cricetulus migratorius*, *Meriones libycus*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*. 6 видов (31.58%) (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Microtus arvalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*) имеют европейское происхождение, 1 вид (5.26%) (*Allactaga elater*) – туранское, 3 вида (15.78%) (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*) являются широкораспространенными в палеарктике, 1 вид (5.26%) (*Rattus norvegicus*) – инвазивный, 1 вид (*Apodemus (Sylvaemus) ponticus*) – эндемик Кавказа. Большинство видов имеют переднеазиатское и европейское происхождение, а наименьшее – туранское. Южноазиатские виды не встречаются. В Закатала-Лагычском физико-географическом районе 5 видов (26.31%) (*Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Cricetulus migratorius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*) имеют переднеазиатское происхождение, 5 (26.31%) – (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Mus macedonicus*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Microtus arvalis*) – европейское, 4 (21.05%) – (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*) являются широкораспространенными в палеарктике и 5 (26.31%) видов (*Sciurus anomalus*, *Microtus dagestanicus*, *Chionomys gud*, *Chionomys roberti*, *Apodemus (Sylvaemus) ponticus*) – эндемики Кавказа. Пустынных видов туранского происхождения отмечено не было. Основу также составили виды европейского и переднеазиатского происхождения. Всего в обоих районах отмечено 25 видов зайцеобразных и грызунов, из них 13 видов (52%) общие. Следует отметить, что каждый район имеет свои специфические виды. 6 видов (*Sciurus anomalus*, *Microtus dagestanicus*, *Chionomys gud*, *Chionomys roberti*, *Mus macedonicus*, *Rattus rattus*) встречаются только в Закатала-Лагычском физико-географическом районе, 6 видов (*Allactaga euphratica*, *Allactaga elater*, *Meriones libycus*, *Micromys minutus*, *Apodemus agrarius*, *Rattus norvegicus*,) – только в пределах Самур-Девичинской низменности.

Ключевые слова: грызуны, зайцеобразные, физико-географический район, видовое разнообразие, зоогеографический анализ, эндемичные виды

Для цитирования: Ибрагимли А. Ш. Сравнение видового состава отрядов Lagomorpha и Rodentia Самур-Девичинской низменности и Закатала-Лагычского физико-географического района Азербайджана // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 31–39. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-31-39>.

ZOOLOGY

Original article

Comparison of the species composition of Lagomorpha and Rodentia in the Samur-Devechi lowland and the Zaqatala-Lahyj physiographic region of Azerbaijan

Aynur Sh. Ibrahimli

Baku State University, Baku, Azerbaijan aynur_ibrahimli87@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3457-7409>

Abstract. This article presents the results of a comparative analysis of two physiographic regions of Azerbaijan. 19 species of lagomorphs and rodents are registered in the Samur-Davachi physiographic region. 7 Western Asian species predominate in this area (36.84%): *Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Allactaga euphratica*, *Cri-*

cetulus migratorius, *Meriones libycus*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*. 6 (31.58%) species (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Microtus arvalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*) are of European origin, 3 (15.78%) species (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*) are of widely distributed in Palearctic, 1 (5.26%) species (*Allactaga elater*) is of Turanian origin, 1 (5.26%) species (*Rattus norvegicus*) is listed as an alien species and 1 (5.26%) species (*Apodemus (Sylvaemus) ponticus*) is Caucasus endemic. Major species are of Western Asian and European origin, and least ones of turanian origin. South Asian species are not found. An analysis carried out in the Zaqatala-Lahyj physiographic region showed that 4 (21.05%) species (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*) are widespread in the Palearctic region, 5 (26.31%) species (*Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Cricetulus migratorius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*) are widespread in the Western Asian region, 5 (26.31%) species (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Mus macedonicus*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Microtus arvalis*) are of European origin and 5 (26.31%) species (*Sciurus anomalus*, *Microtus dagestanicus*, *Chionomys gud*, *Chionomys roberti*, *Apodemus (Sylvaemus) ponticus*) are endemics. No desert species of Turanian origin were noted. In the Zaqatala-Lahyj physical-geographic region, species of European and Western Asian origin are also predominant. A total of 25 rodent species have been registered in these regions. Of the species distributed in the Samur-Davachi and Zaqatala-Lahyj physiographic regions, only 13 (52%) species are found in both physiographic regions. It should be noted that each physiographic region has its own specific species. 6 species (*Sciurus anomalus*, *Microtus dagestanicus*, *Chionomys gud*, *Chionomys roberti*, *Mus macedonicus*, *Rattus rattus*) are found in the Zaqatala-Lahyj physiographic region only, 6 species (*Allactaga euphratica*, *Allactaga elater*, *Meriones libycus*, *Apodemus agrarius*, *Rattus norvegicus*, *Micromys minutus*) are found in the Samur-Davachi physiographic region only.

Keywords: Rodents, Lagomorphs, physiographic region, diversity, zoogeographic analysis, endemic species

For citation: Ibrahimli A. Sh. [Comparison of the species composition of Lagomorpha and Rodentia in the Samur-Devechi lowland and the Zaqatala-Lahyj physiographic region of Azerbaijan]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 31-39. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-31-39>.

Введение

Для выяснения особенностей происхождения фауны определенной территории, ее связей с фауной соседних регионов, путей попадания в ее состав других видов животных, необходимо изучение ее фаунистического состава и зоогеографии. Несмотря на то, что имеются сведения о неравномерном распространении видов по природно-географическим районам (Большой Кавказ, Малый Кавказ, Ленкорань, бассейн Куры, Средний Араз) [Фауна Азербайджана, 2004], этих данных недостаточно для определения видового состава в физико-географических районах. Сведения о сравнении видового состава в физико-географических районах также отсутствуют. Принято решение, что целесообразно изучить видовой состав и распространение, а также установить зоогеографическое происхождение видов в Самур-Девечинской низменности и Закатала-Лагьчском физико-географическом районе. Статья посвящена определению видового состава отрядов зайцеобразных и грызунов Самур-Девечинской низменности и Закатала-Лагьчского физико-географического района Азербайджана. На основании литературных данных и собственных исследований выявлены общие и специфические виды, проведено сравнение фаун этих регионов.

Материал и методы исследования

Были использованы литературные [Верещагин, 1942, 1959; Эйгелис, 1980] данные и собственные материалы, собранные в основном в весенне-летние месяцы 2010–2021 гг. Всего нами собрано 187 особей из двух природно-географических районов. Большинство из них относится к лесным мышам (73 особи). Следует отметить, что Самур-Девечинская низменность и Закатала-Лагьчский физико-географический район отличаются друг от друга по рельефу. Самур-Девечинская низменность расположена вдоль Каспийского моря на высоте 23–400 м над уровнем моря, а Закатала-Лагьчский район находится в более высокогорной местности (500–2 500 м).

Материалы собраны в Самур-Девечинской низменности (вблизи г. Шабран, Хачмаз и с. Ялама и Набрань) и в физико-географическом районе Закатала-Лагьч (вблизи г. Шамахи, Огуз, Балакан) (рис. 1). В результате сравнительного анализа исследований, проведенных нами и до нас [Верещагин, 1942, 1959; Эйгелис, 1980], в указанных выше районах обнаружено 25 видов зайцеобразных и грызунов (табл. 1).

Н.К. Верещагин в 1942 г. указывает на распространение на территории Самур-Девечинской низменности Азербайджана 15 видов, а в 1959 г. – 18 видов. Ю.К. Эйгелис [1980] указывает на распространение 18 видов в Самур-Девечинской низменности и 16 видов в Закатала-Лагьчском р-не. Вид *R. rattus* был отмечен Д.К. Верещагиным [1959] по коллекционным материалам. Виды лесных мышей *A. (S.) sylvaticus*, *A. (S.) flavicollis*, зарегистрированных в этих районах Н.К. Верещагиным [1942, 1959] и Ю.К. Эйгелисом

[1980], нами в Азербайджане не отмечены. Нами зарегистрировано 19 видов в Самур-Девичинской низменности и 18 видов в Закатала-Лагычском р-не (табл. 1).

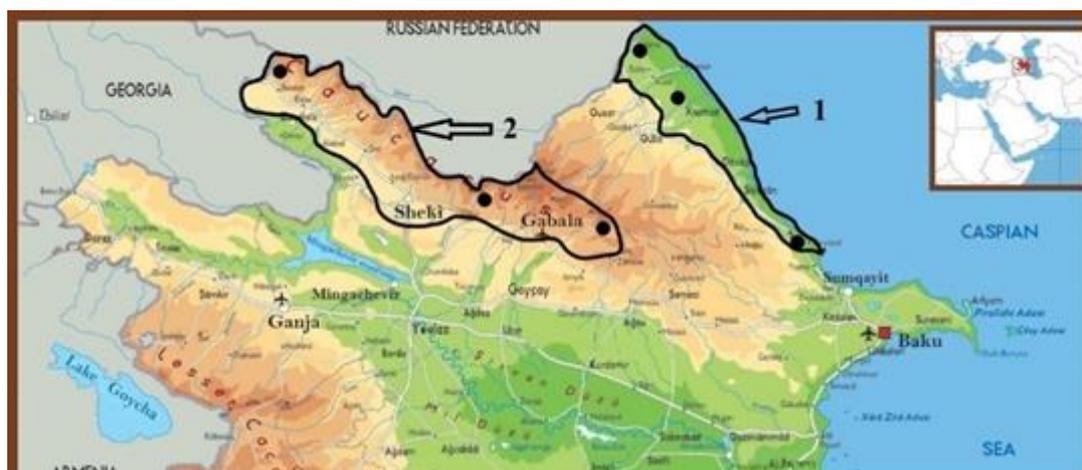


Рис. 1. Ландшафтная карта Азербайджанской Республики:

I – Самур-Девичинская низменность; II – Закатала-Лагычский физико-географический район

[Landscape map of the Republic of Azerbaijan:

I - Samur-Davachi lowland; II - Zagatala-Lahyj physiographic region]

Таблица 1

Материалы, собранные в Самур-Девичинской низменности и Закатала-Лагычском физико-географическом районе

[Materials collected in the Samur-Davachi lowland and the Zagatala-Lahyj physiographic region]

Название таксона	Самур-Девичи				Закатала-Лагыч			
	Автор (2010-2021)	Верещагин, 1942	Верещагин, 1959	Эйгелис, 1980	Автор (2010-2021)	Верещагин, 1942	Верещагин, 1959	Эйгелис, 1980
Отряд Lagomorpha (Зайцеобразные)								
Семейство Leporidae (Зайцевые)								
Заяц-русак – <i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778	+	+	+	+	+	+	+	+
Отряд Rodentia (Грызуны)								
Семейство Hystricidae (Дикобразы Старого Света)								
Индийский дикобраз – <i>Hystrix indica</i> Kerr., 1792	+	-	-	+	+	-	-	+
Семейство Sciuridae (Беличьи)								
Кавказская белка – <i>Sciurus anomalus</i> Guldenstaedti, 1792	-	+	+	+	+	+	+	+
Семейство Gliridae (Соневые)								
Соня-полчок – <i>Glis glis</i> Linnaeus, 1766	+	+	+	+	+	+	+	+
Лесная соня – <i>Dryomys nitedula</i> Pallas, 1778	+	+	+	+	+	+	+	+
Семейство Dipodidae (Тушканчиковые)								
Малый тушканчик Jerboa – <i>Allactaga elater</i> Lichtenstein, 1825	+	-	+	+	-	-	-	-
Трёхпалый полутушканчик – <i>Allactaga euphratica</i> Thom., 1881	+	-	+	-	-	-	-	+
Семейство Cricetidae (Хомяковые)								
Серый хомячок – <i>Cricetulus migratorius</i> Pallas, 1773	+	+	+	+	+	-	+	+
Краснохвостая песчанка – <i>Meriones libycus</i> Lichtenstein, 1823	+	+	+	+	-	-	-	-
Водяная крыса – <i>Arvicola amphibius</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	-	+	+
Кустарниковая полевка – <i>Microtus majori</i> Thomas, 1906	+	+	+	+	+	+	+	+
Дагестанская полевка – <i>Microtus dagestanicus</i> Schidlovsky, 1919	-	-	-	-	+	-	-	-
Общественная полёвка – <i>Microtus socialis</i> Pallas, 1773	+	+	+	+	+	-	-	+
Обыкновенная полёвка – <i>Microtus arvalis</i> Pallas, 1779	+	+	+	+	+	-	+	+
Гудаурская полевка – <i>Chionomys gud</i> Satunin, 1909	-	-	+	-	+	-	+	+

Название таксона	Самур-Девичи				Закатала-Лагыч			
	Автор (2010-2021)	Верещагин, 1942	Верещагин, 1959	Эйгелис, 1980	Автор (2010-2021)	Верещагин, 1942	Верещагин, 1959	Эйгелис, 1980
Полёвка Роберта – <i>Chionomys roberti</i> Thomas, 1906	-	-	-	-	+	+	+	+
Семейство Muridae (Мышиные)								
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	+	+	+	+	-	-	-	-
Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+	+	+	+
Македонская мышь – <i>Mus macedonicus</i> Petrov & Ruzic, 1983	-	-	-	-	+	-	-	-
Полевая мышь – <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771	+	+	+	+	-	-	-	-
Черная крыса – <i>Rattus rattus</i> Linnaeus, 1758	-	-	-	-	-	-	+	-
Серая крыса – <i>Rattus norvegicus</i> Berk., 1769	+	-	-	+	-	-	-	-
Малая лесная мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) uralensis</i> Pallas, 1811	+	-	-	-	+	-	-	-
Степная мышь – <i>Sylvaemus witherbyi</i> Thomas, 1902	+	-	-	-	+	-	-	-
Кавказская мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) ponticus</i> Sviridenko, 1936	+	-	-	-	+	-	-	-
Лесная мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) sylvaticus</i> Linnaeus, 1758	-	+	+	+	-	+	+	+
Желтогорлая мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) flavicollis</i> (Melchior, 1834)	-	+	+	+	-	+	+	+
Количество видов по данным авторов	19	15	18	18	18	9	14	16

Расчеты для Закатала-Лагычского р-на выполнены с добавлением *R. rattus*, обнаруженного Н.К. Верещагиным в 1959 г. (всего 19 видов).

M. dagestanicus, *M. macedonicus*, *S. witherbyi*, *A. (S.) ponticus* являются новыми видами для Азербайджана. Эти виды можно отличить от своих близких родственников, в основном, с помощью цитогенетических методов [Кулиев, 2013].

Для отлова большинства видов грызунов использовались живоловушки, которые были расставлены по прямой линии через каждые 5 м, иногда в зависимости от рельефа и густоты растений через каждые 10 м [Новиков, 1953]. Некоторые виды (европейский заяц, индийский хохлатый дикобраз) были определены визуально, а также благодаря находке игл (индийский хохлатый дикобраз). Идентификация видов проводилась, в основном, морфологическими методами [Воронцов и др., 1992; Громов, Ербаева, 1995; Темботова, 2015].

Результаты и их обсуждение

В результате многолетних исследований на территории Азербайджана выявлено 115 видов млекопитающих [Таксономический ..., 2020]. 42 вида млекопитающих включены в Красную книгу Азербайджана [2013]. В 2014 г. Институт географии НАНА определил физико-географическое районирование Азербайджана, согласно которому его территория находится в двух физико-географических странах – Кавказской и Переднеазиатской. Первая включает 4 физико-географических области: 1) область Большого Кавказа; 2) область Куринской впадины; 3) область Малого Кавказа; 4) Ленкоранская область.

Физико-географическая область Большого Кавказа включает 5 физико-географических районов: 1) Самур-Девичинская низменность; 2) Гонагкендский р-н; 3) Закатала-Лагычский р-н; 4) Шемахинский р-н; 5) Гобустан-Абшеронский р-н [География ..., 2014].

Виды отрядов Lagomorpha и Rodentia Самур-Девичинской низменности

Самур-Девичинская низменность относится к поясу низинных лесов и аридных редколесий. Аридное редколесье составляет переходный пояс от безлесной полупустыни к лесному поясу, оно простирается до 500–600 м над ур. м. Основу териофауны образуют те же виды, что и в зоне полупустыни. Наиболее многочисленны и широко распространены общественная полевка и домовая мышь. Для редколесий характерны лесная соня, лесная мышь, а для вторичных степей – краснохвостая песчанка и серый хомяк. Здесь же обитают закавказские хомяки, тушканчики, ушастые ежи и др. В лесах основной териофауны являются такие лесные виды, как лесная мышь, лесная соня, полчок, кустарниковая полевка [Соколов, Темботов, 1989]. В аридных условиях Закавказского нагорья полупустыни доходят до уровня 1 200 м (Нахичеванская долина). Ими охвачены большие площади Куринской равнины, юго-восточные склоны Большого Кавказа, восток Самур-Девичинской низменности, Апшеронский полуостров. Небольшие площади низинных и тугайных лесов сохранились на севере Самур-Девичинской низменности и на юге – Ленкоран-

ской. Нижние пределы лесов граничат с полупустыней или примыкают к побережью Каспия, верхние – с горными лесами или предгорными степями [Рахматулина, 2005].

В данном районе расположены два типа ландшафтов: луговые и лесолуговые ландшафты умеренно расчлененных межгорных равнин и низменностей; полупустынные ландшафты средне- и слаборасчлененных межгорных равнин и низменностей. Здесь отмечено 19 видов зайцеобразных и грызунов. Как видно из рис. 2, в этой низменности преобладают переднеазиатские (7, 36.84%) виды: *Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Allactaga euphratica*, *Cricetulus migratorius*, *Meriones libycus*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*; 6 видов (31.58%) (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Microtus arvalis*, *Micromys minutus*, *Apodemus agrarius*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*) имеют европейское происхождение, 1 вид (5.26%) (*Allactaga elater*) – туранского происхождения. 3 вида (15.78%) (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*) являются широко распространенными в палеарктике, 1 вид (5.26%) (*Rattus norvegicus*) – инвазивный и 1 вид (5.26%) *Apodemus (Sylvaemus) ponticus* – эндемик Кавказа. Большинство видов имеют переднеазиатское и европейское происхождение, а наименьшее – туранское. Южноазиатские виды не встречаются.

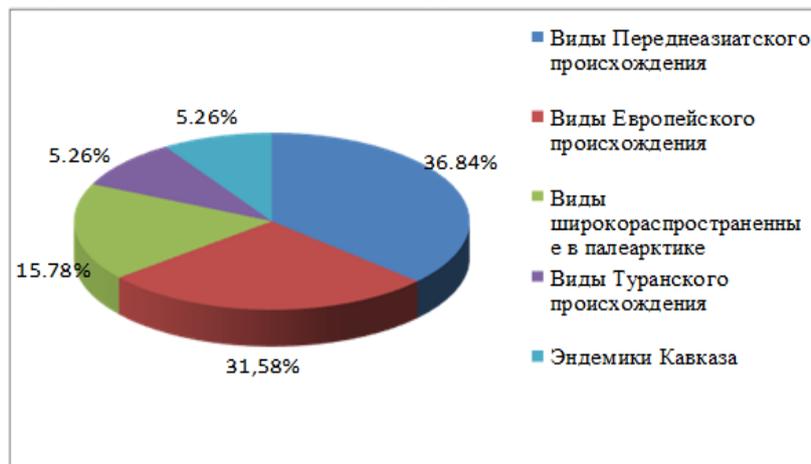


Рис. 2. Доля видов, распространенных в Самур-Девичинской низменности, по географическому происхождению

[The proportion of species distributed in the Samur-Davachi lowland, by geographical origin]

Серая крыса (*R. norvegicus*) отмечена как завезенный вид. Точной информации о происхождении малой лесной мыши (*A. (S.) uralensis*) не имеется. В.Н. Орлов и др. [1996] указывают, что *A. (S.) uralensis* имеет европейское происхождение. По данным наших исследований большинство видов в Самур-Девичинской низменности имеют переднеазиатское и только один вид – туранское происхождение. Южноазиатские виды в данной низменности нами не зарегистрированы. Следует отметить, что в этом районе встречается 1 эндемик Кавказа (*A. (S.) ponticus*), но эндемичных для Азербайджана видов не встречается. Два вида (10.52%) (*Hystrix indica*, *Micromys minutus*) включены в Красную книгу Азербайджанской Республики.

Виды отрядов Lagomorpha и Rodentia Закатала-Лагычского физико-географического района

В этом районе расположены 3 типа ландшафтов: альпийских и субальпийских лугов и луговых степей, интенсивно расчлененных высокогориями; широколиственных лесов и лесостепей, сильно расчлененных среднегориями; лугово-лесных среднерасчлененных межгорных равнин и низменностей [Национальный ..., 2015].

Исследования, проведенные в Закатала-Лагычском р-не, показали, что 5 видов (26.31%) (*Lepus europaeus*, *Hystrix indica*, *Cricetulus migratorius*, *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi*) имеет переднеазиатское происхождение, 5 видов (26.31%) (*Glis glis*, *Dryomys nitedula*, *Mus macedonicus*, *Apodemus (Sylvaemus) uralensis*, *Microtus arvalis*) – европейского. 4 вида (21.05%) (*Arvicola amphibius*, *Microtus majori*, *Mus musculus*, *Rattus rattus*) являются широко распространенными в палеарктике и 5 видов (26.31%) (*Sciurus anomalus*, *Microtus dagestanicus*, *Chionomys gud*, *Chionomys roberti*, *Apodemus (Sylvaemus) ponticus*) – эндемики Кавказа. Не было отмечено пустынных видов туранского происхождения. В Закатала-Лагычском р-не также основу составили виды европейского и переднеазиатского происхождения. 5 видов (26.31%) из 19 являются кавказскими эндемиками [Фауна Азербайджана, 2004; Таксономический ..., 2020]. Три вида (15.78%) (*H. indica*, *Ch. gud*, *Ch. roberti*) из 19 занесены в Красную книгу Азербайджана. Следует отметить, что хотя в этом районе встречается 5 видов эндемиков Кавказа, эндемики Азербайджана не отмечены.

Проведенный анализ показал, что виды, широко распространенные в палеарктике, составляют 21.05%, виды переднеазиатского происхождения – 26.31%, виды европейского происхождения – 26.31%. (рис 3). Туранские пустынные и южноазиатские теплолюбивые виды в этом физико-географическом районе не отмечены. Основу териофлоры Закатала-Лагычского р-на составляют виды европейского и переднеазиатского происхождения.



Рис. 3. Доля видов, распространенных в Закатала-Лагычском физико-географическом районе, по географическому происхождению

[The proportion of species distributed in the Zagatala-Lahyj physiographic region, by geographical origin]

Из 19 видов, распространенных в Закатала-Лагычском р-не, 6 видов (31.57%) (заяц-беляк, полевка Роберта, общественная полёвка, обыкновенная полевка, малая лесная мышь, степная мышь) являются многочисленными. 3 вида (15.78%) (заяц-русак, индийский дикобраз, серый хомячок) широко распространены в предгорных, предгорно-лесных, горно-лесных, альпийских, субальпийских биотопах. 3 вида (15.78%) (индийский дикобраз, полевка Роберта, гудаурская полевка,) занесены в Красную книгу Азербайджана [2013] как исчезающие виды.

В Закатала-Лагычском р-не распространены представители 6 семейств (Зайцевые, Дикобразы Старого Света, Соневые, Беличьи, Хомяковые, Мышиные), относящихся к 2 отрядам (Зайцеобразные и Грызуны). Один вид принадлежит семейству Зайцевые, 8 видов – семейству Хомяковые, 6 видов – семейству Мышиные, 2 вида – семейству Соневые, 1 вид – семейству Дикобразы Старого Света и 1 вид семейству Беличьи. Как видно из данных табл. 2, по количеству видов наиболее многочисленным семейством является семейство Хомяковые. В этой природно-географической зоне *G. glis* и *D. nitedula* распространены только в лесах и садах, *Ch. roberti* – в лесной и альпийской части, а *M. majori*, *M. macedonicus*, *A. (S.) uralensis*, *S. witherbyi*, *A. (S.) ponticus* встречаются только в лесу. Грызуны *M. socialis*, *M. arvalis*, *Ch. gud* обитают только на открытых участках. *A. amphibius* относится к водным видам, а *M. musculus*, *M. macedonicus*, *Ch. roberti* – к синантропным видам. Другие виды наблюдались на относительно большой территории.

Таблица 2

Видовой и зоогеографический состав зайцеобразных и грызунов, распространенных в Самур-Девичинской низменности и Закатала-Лагычском районе

[Species and zoogeographic composition of hares and rodents common in the Samur-Davachi lowland and the Zagatala-Lahyj physiographic region]

Название таксона	Самур –Девичи						Закатала-Лагыч					
	Зоогеографический состав											
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Отряд Lagomorpha (Зайцеобразные)												
Семейство Leporidae (Зайцевые)												
Заяц-русак – <i>Lepus europaeus</i> Pallas, 1778	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Отряд Rodentia (Грызуны)												
Семейство Hystricidae (Дикобразы Старого Света)												
Индийский дикобраз – <i>Hystrix indica</i> Kerr., 1792	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-

Название таксона	Самур –Девечи						Закатала-Лагыч					
	Зоогеографический состав											
	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Семейство Sciuridae (Беличьи)												
Кавказская белка – <i>Sciurus anomalus</i> Guldenstaedti, 1792	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Семейство Gliridae (Соневые)												
Соня обыкновенная – <i>Glis glis</i> L., 1766	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Лесная соня – <i>Dryomys nitedula</i> Pallas, 1778	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Семейство Dipodidae (Тушкánчиковые)												
Малый тушкánчик – <i>Allactaga elater</i> Lichtenstein, 1825	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Трёхпалый полутушкánчик – <i>Allactaga euphratica</i> Thom., 1881	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Серый хомячок – <i>Cricetulus migratorius</i> Pallas, 1773	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Краснохвостая песчанка – <i>Meriones libycus</i> Lichtenstein, 1823	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Водяная крыса – <i>Arvicola amphibius</i> L., 1758	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Кустарниковая полевка – <i>Microtus majori</i> Thomas, 1906	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Дагестанская полевка – <i>M. dagestanicus</i> Schidlovsky, 1919	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Общественная полёвка – <i>M. socialis</i> Pallas, 1773	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Обыкновенная полёвка – <i>M. arvalis</i> Pallas, 1779 Syn.	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Гудаурская полевка – <i>Chionomys gud</i> Satunin, 1909	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Полёвка Роберта – <i>Chionomys roberti</i> Thomas, 1906	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Семейство Muridae (Мышьные)												
Мышь-малютка – <i>Micromys minutus</i> Pallas, 1771	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Домовая мышь – <i>Mus musculus</i> L., 1758	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Черная крыса – <i>Rattus rattus</i> L., 1758	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Македонская мышь – <i>Mus macedonicus</i> Petrov & Ruzic, 1983	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Полевая мышь – <i>Apodemus agrarius</i> Pallas, 1771	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Серая крыса – <i>Rattus norvegicus</i> Berk., 1769	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Малая лесная мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) uralensis</i> Pallas, 1811	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Степная мышь – <i>Sylvaemus witherbyi</i> Thomas, 1902	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
Кавказская мышь – <i>Apodemus (Sylvaemus) ponticus</i> Sviridenko, 1936	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+
Распределение видов по происхождению	3	7	1	1	6	1	4	5	-	-	5	5
Всего: 25 видов	Самур-Девечи – 19 видов						Закатала-Лагыч – 19 видов; нами отмечены 18, 1 вид (<i>R. rattus</i>) был отмечен Н.К. Верещагиным [1959]					

Примечание. I – широко распространенные в палеарктике; II – переднеазиатские ксерофильные и теплолюбивые виды; III – туранские пустынные виды; IV – инвазивные виды; V – европейские лесные мезофилы; VI – кавказские эндемики.

Результаты сравнительного анализа видового состава грызунов и зайцеобразных, распространенных в двух географических районах (Самур-Девичи и Закатала-Лагыч), представлены в табл. 2. Всего в этих районах отмечено 25 видов зайцеобразных и грызунов, 13 (52%) из которых являются общими для обоих регионов. Следует отметить, что в каждом районе имеются свои специфические виды. 6 видов (*S. anomalus*, *M. dagestanicus*, *Ch. gud*, *Ch. roberti*, *R. rattus*, *M. macedonicus*) встречаются только в Закатала-Лагычском природно-географическом районе, 6 видов (*A. euphratica*, *A. elater*, *M. libycus*, *A. agrarius*, *R. norvegicus*, *M. minutus*) – только в Самур-Девичинской низменности.

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что в Самур-Девичинской низменности преобладают переднеазиатские виды. Всего их 7 (36.84% общего числа видов). 6 видов (31.58%) имеют европейское происхождение, 1 вид (5.26%) – туранское. 3 вида (15.78%) являются широко распространенными в палеарктике, 1 вид (5.26%) – инвазивным и 1 вид (5.26%) – эндемиком Кавказа. Большинство видов имеют переднеазиатское и европейское происхождение, а наименьшее – туранское. Южноазиатские виды не встречаются. Также отмечены два (10.52%) вида, занесённые в Красную книгу Азербайджана. В Закатала-Лагычском физико-географическом р-не 5 видов (26.31%) имеют переднеазиатское происхождение, 5 видов (26.31%) – европейское. 4 вида (21.05%) являются широко распространенными в палеарктике и 5 видов (26.31%) – эндемики Кавказа. Основу териофлоры Закатала-Лагычского р-на составляют виды европейского и переднеазиатского происхождения. Не было отмечено пустынных видов туранского происхождения. 5 (26.31%) видов из 19 являются эндемиками Кавказа. Три вида (15.78%) занесены в Красную книгу Азербайджана. Результаты сравнительного анализа видового состава грызунов и зайцеобразных, распространенных в двух географических районах (Самур-Девичи и Закатала-Лагыч), показали, что из 25 видов только 13 (52%) встречаются в обоих районах. Следует также отметить, что каждый район имеет свои специфические виды: 6 видов встречаются только в Закатала-Лагычском физико-географическом районе, 6 видов – только в пределах Самур-Девичинской низменности.

Список источников

1. Верещагин Н.К. Каталог животных Азербайджана. Баку: АзФАН, 1942. 96 с.
2. Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа: история формирования фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959. 704 с.
3. Воронцов Н.Н. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, Arodemus) // Зоологический журнал. 1992. Т. 71, вып. 3. С. 119–131.
4. Гаджиев Д.В., Алиев С.Д. Палеонтологическое обоснование стратиграфии Азыхской палеолитической стоянки // Ученые записки / Азербайджанский государственный медицинский институт им. Н. Нариманова. 1969. Т. 30. С. 13–17.
5. География Азербайджанской Республики. Баку: Европа, 2014. Т. I. Физическая география. 530 с. [На азерб.].
6. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 520 с.
7. Красная книга Азербайджанской Республики. Баку, 2013. 517 с. [На азерб.].
8. Кулиев Г.Н. Эволюционные аспекты кариологии грызунов Азербайджана: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Баку, 2013 59 с.
9. Национальный атлас Азербайджанской Республики. Azerbaijan Respublikasi. Milli Atlfs. National Atlas. Баку, 2015. 444 с. [На азерб.].
10. Новиков Г.А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М.: Совет. наука, 1953. 501 с.
11. Орлов В.Н. и др. Хромосомные диагнозы и место генетических таксонов в эволюционной классификации лесных мышей подрода *Sylvaemus* Европы (*Apodemus*, *Muridae*, *Rodentia*) // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, вып. 1. С. 88–102.
12. Рахматулина И.К. Рукокрылые Азербайджана (Фауна, экология, зоогеография). Баку, 2005. 480 с.
13. Соколов В.Е., Темботов А.К. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука, 1989. 547 с.
14. Таксономический спектр фауны Азербайджана (позвоночные). Баку: Наука и образование, 2020. 143 с. [На азерб.].
15. Темботова Ф.А. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей: определитель. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2015. 352 с.
16. Фауна Азербайджана, Позвоночные / сост. М.А. Мусаев и др. Баку: Элм, 2004. Т. 3. 619 с. [На азерб.].

17. Эйгелис Ю.К. Грызуны восточного Закавказья и проблема оздоровления местных очагов чумы. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1980. 262 с.

References

1. Vereshchagin N.K. *Katalog životnych Azerbajdžana* [Catalog of animals of Azerbaijan]. Baku, AzFan Publ., 1942. 96 p. (In Russ.).
2. Vereshchagin N.K. *Mlekovpitajuščie Kavkaza* [Mammals of the Caucasus: the history of fauna formation]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1959. 703 p. (In Russ.).
3. Vorontsov N.N., Boeskorov G.G., Mezherin S.V., Lyapunova E.A., Kandaurov A.S. [Systematics of forest mice of the subgenus *Sylvaemus* of the Caucasus (Mammalia, Rodentia, Apodemus)]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 71, iss. 3 (1992): pp. 119-131. (In Russ.).
4. Gadzhiev D.V., Aliev S.D. [Paleontological substantiation of stratigraphy of the Azikh Paleolithic site]. *Učenyje zapiski Azerbajdžanskogo gosudarstvennogo medicinskogo instituta*. V. 30 (1969): pp. 13-17. (In Russ.).
5. Geography of the Azerbaijan Republic. V. I. Physical Geography. Baku, Europe Publ., 2014. 530 p. (In Azerb.).
6. Gromov I.M., Yerbaeva M.A. *Mlekovpitajuščie fauny Rossii i sopredel'nyh territorij* [Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Hares and rodents]. St-Peterburg, Nauka Publ., 1995. 520 p. (In Russ.).
7. Red Book of the Republic of Azerbaijan. Second edition. Baku, 2013. 517 p. (In Azerb.).
8. Guliyev G.N. *Ėvoljucionnye aspekty kariologii gryzunov Azerbajdžana*. Avtoref. dis. d-ra biol. nauk [Evolutionary aspects of the cariology of rodents in Azerbaijan. Abstract Dis. of the D-r of Biological Sciences]. Baku, 2013. 52 p. (In Russ.).
9. National Atlas of the Republic of Azerbaijan. Baku, 2015. 444 p. (In Azerb.).
10. Novikov G.A. *Polevye issledovanija ėkologii nazemnyh pozvonočnyh životnyh* [Field research on the ecology of terrestrial vertebrates]. Moscow, Sovetskaja nauka Publ., 1953. 500 p. (In Russ.).
11. Orlov V.N., Kozlovsky A.I., Nadzhafova R.S., Bulatova N.Sh. [Chromosomal diagnoses and the place of genetic taxa in the evolutionary classification of wood mice of the subgenus *Sylvaemus* of Europe (Apodemus, Muridae, Rodentia)]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 75, iss. 1 (1996): pp. 88-102. (In Russ.).
12. Rakhmatulina I.K. *Rukokrylyje Azerbajdžana* [Bats of Azerbaijan (fauna, ecology, zoogeography)]. Baku, 2005. 480 p. (In Russ.).
13. Sokolov V.E., Tembotov A.K. *Mlekovpitajuščie Kavkaza: Nasekomojadnye* [Mammals of the Caucasus: Insectivores]. Moscow, Nauka Publ., 1989. 547 p. (In Russ.).
14. Taxonomic spectrum of the fauna of Azerbaijan (vertebrates). Baku, Nauka i obrazovanie Publ., 2020, 143 p. (In Azerb.).
15. Tembotova F.A. [Mammals of the Caucasus and the seas surrounding it]. Moscow, KMK Publ., 2015. 352 p. (In Russ.).
16. Musayev M.A. et al., comp. Fauna of Azerbaijan. Vertebrates. Vol. 3. Baku, Elm Publ., 2004. 619 p. (In Azerb.).
17. Eigelis Yu.K. *Gryzuny vostočnogo Zakavkaz'ja i problema ozdorovlenija mestnyh očajgov čumy* [Rodents of Eastern Transcaucasia and problems of rehabilitation of local foci plague]. Saratov, Saratov universitet Publ., 1980. 261 p. (In Russ.).

Статья поступила в редакцию 28.11.2022; одобрена после рецензирования 28.12.2022; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 28.11.2022; approved after reviewing 28.12.2022; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

А. Ш. Ибрагимли – диссертант кафедры зоологии.

Information about the author

A. Sh. Ibrahimli – Dissertation of the Department of Zoology.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 581.9:574.583

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-40-50

Репродуктивные характеристики синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища

**С. Н. Казаринов¹✉, А. А. Каралаш^{1,2}, Л. В. Комарова^{1,2}, М. А. Бакланов²,
С. В. Поносов¹**

¹ Пермский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»), Пермь, Россия

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

Автор, ответственный за переписку: Семен Николаевич Казаринов, kazarinov@permniro.ru

Аннотация. Проанализированы возрастная и половая структуры нерестовой части популяции синца, основанные на материале, собранном в верхнем районе Камского плеса Камского водохранилища в 2019–2022 гг. Возрастная структура синца характеризуется высокой численностью старших групп, что обусловлено селективным воздействием промысла. В сравнении с более ранними данными по возрастной структуре в водохранилище установлено сокращение сроков полового созревания рыб, которое в настоящее время приурочено к 5-годовалому возрасту для самцов, и к 6-годовалому возрасту – для самок. Выявлено, что продолжительность жизни рыб увеличилась до 17-годовалого возраста. Проведено исследование плодовитости синца на 87 самках, представленных 11 возрастными группами. Установлено, что пределы варьирования индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) превышают более ранние данные, минимальное значение ИАП составило 8.6 тыс. икринок, максимальное – 78.8 тыс. икринок. Установлено, что с возрастом воспроизводительная способность самок синца Камского водохранилища сохраняется на высоком уровне и характеризуется ростом средних значений индивидуальной относительной плодовитости до 10-годовалого возраста, максимальные средние значения относительной плодовитости наблюдаются у 15-годовалых рыб.

Ключевые слова: Камское водохранилище, *Ballerus ballerus*, плодовитость, воспроизводительная способность

Для цитирования: Репродуктивные характеристики синца *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) Камского водохранилища / С. Н. Казаринов, А. А. Каралаш, Л. В. Комарова, М. А. Бакланов, С. В. Поносов // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 40–50. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-40-50>.

ZOOLOGY

Original article

Reproductive characteristics of the blue bream *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) of the Kama reservoir

**S. N. Kazarinov¹✉, A. A. Karalash^{1,2}, L. V. Komarova^{1,2}, M. A. Baklanov²,
S. V. Ponosov¹**

¹ Perm Branch «VNIRO», Perm, Russia

² Perm State University, Perm, Russia

Corresponding author: Semen N. Kazarinov, kazarinov@permniro.ru

Abstract. This paper presents the age and sex structure of the spawning part of the blue bream population in the Kama reservoir in 2019–2022. The age structure of the blue bream is characterized by a high number of older groups, which is associated with the peculiarity of fishing in the Kama reservoir. In comparison with earlier data on the reservoir, a reduction in the timing of fish puberty has been established, currently timed to the 5-year-old age for males, and to the 6-year-old age for females. It was revealed that the life expectancy of fish increased to 17 years of age. A study of fertility of blue bream was carried out on 87 females represented by 11 age groups. The limits of variation of individual absolute fecundity have been determined to exceed the earlier data, the minimum of individual absolute fecundity is 8.6 thousand eggs, the maximum of individual absolute fecundity is 78.8 thousand eggs. It is shown, that the reproductive ability of the females of the blue bream in the Kama reser-

voir remains at a high level and is characterized by increase in the average values of individual relative fertility up to 10 years of age, the maximum average values of relative fertility are observed in 15-year-old fish.

Keywords: Kama reservoir, *Ballerus ballerus*, fecundity, reproductive ability

For citation: Kazarinov S. N., Karalash A. A., Komarova L. V., Baklanov M. A., Ponosov S. V. [Reproductive characteristics of the blue bream *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) of the Kama reservoir]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 40-50. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-40-50>.

Введение

Синец *Ballerus ballerus* (Linnaeus, 1758) – широко распространённый пелагический вид, обитающий в реках, впадающих в Балтийское, Северное, Каспийское, Чёрное и Азовские моря [Берг, 1949; Komrowski, Blaszczyk, 1997; Цепкин, Решетников, 2003; Piech, Kujawa, 2021]. Типичными местообитаниями синца являются участки рек с медленным течением или, преимущественно, проточные озера. В то же время синец встречается и в прибрежных солоноватых участках морей, в придельтовой осолоненной зоне [Берг, 1949; Цепкин, Решетников, 2003].

До зарегулирования стока р. Камы каскадом водохранилищ синец не являлся многочисленным видом [Меньшиков, 1939]. С образованием Камского водохранилища условия нагула рыб улучшились, что привело к увеличению численности синца в водоёме [Пушкин, Богданова, 1969]. Наиболее массовые скопления синца приурочены к верхнему району Камского плеса, в котором сложились наиболее благоприятные условия для его размножения и расположены основные нерестилища вида. Высокая численность синца в этом районе обуславливает его значимость как объекта промысла. Среднегодовая доля улова синца за период 2017–2018 гг. составляла 8.0% всего вылова рыбы, в то же время, в целом по водохранилищу за этот период доля вида составляла 2.7% всего вылова рыбы [Казаринов и др., 2021].

Несмотря на широкое распространение и важность для промышленного рыболовства, репродуктивные особенности синца Камского водохранилища мало изучены. Темпы полового созревания, возрастная структура и плодовитость вида на протяжении существования водоема описывались на ограниченном количестве материала, объемы выборок составляли от 19 до 45 шт., представленная ретроспективная информация не позволяет оценить возрастные изменения плодовитости [Пушкин, Богданова, 1969; Пушкин, 1988; Мельникова и др., 2007].

Цель исследования – провести анализ возрастной и половой структуры нерестовой части популяции вида, определить показатели плодовитости синца. Сравнить полученные результаты с ретроспективными данными и популяциями других водоемов, на основании чего оценить состояние вида на современном этапе существования водоема.

Материал и методы исследований

В работе использован ихтиологический материал, собранный в период 2019–2022 гг. в верхнем районе Камского плеса Камского водохранилища (рис. 1). Сбор материала осуществлялся в преднерестовый и нерестовый период, а также в осенне-зимний период на промысловых участках. Рыбу отлавливали ставными сетями с ячеей 30, 35, 36, 40, 45, 50, 55 и 60 мм. Для исследования плодовитости в преднерестовый период в мае 2022 г. было отобрано 87 самок, длиной от 23 до 34 см, относящихся к 11 возрастным группам – рыбам 6–16-годовалого возраста. Гонады рыб в момент взятия навески находились на IV стадии зрелости. Стадии развития гонад оценивали по шестибальной шкале.

Сбор и обработка биологического материала осуществлялись согласно общепринятым ихтиологическим методикам [Правдин, 1966; Судаков и др., 2011; Решетников, Попова, 2015]. Измерения осуществляли на свежесобранном материале. Длину рыб измеряли до конца чешуйного покрова (SL) с точностью до 0.1 см. Массу рыб определяли с точностью до 1 г. Массу гонад измеряли с точностью 0.1 г. Навески икры измерялись с точностью до 0.01 г. Возраст рыб определяли по чешуе с использованием стереоскопического микроскопа МБС-10, в целях контроля определения возраста чешуя просматривалась двумя операторами.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) определялась по формуле

$$ИАП = \frac{q_{гон} \times n}{q_{нав}},$$

где $q_{гон}$ – масса гонад, $q_{нав}$ – масса навески, n – число икринок в навеске.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) вычислялась в двух вариантах. В первом (ИОП₁) определялось число икринок на 1 г массы тела рыбы без внутренностей, почки также удалялись [Правдин, 1966], по формуле

$$ИОП_1 = \frac{ИАП}{q},$$

где q – масса рыбы без внутренностей.

Во втором варианте (ИОП₂) определялось число икринок на 1 г общей массы рыбы по формуле

$$ИОП_2 = \frac{ИАП}{Q},$$

где Q – общая масса рыбы.

Полученные результаты обработаны по стандартным статистическим методикам [Плохинский, 1980]. Вычисления осуществлялись с помощью программы Microsoft Excel.

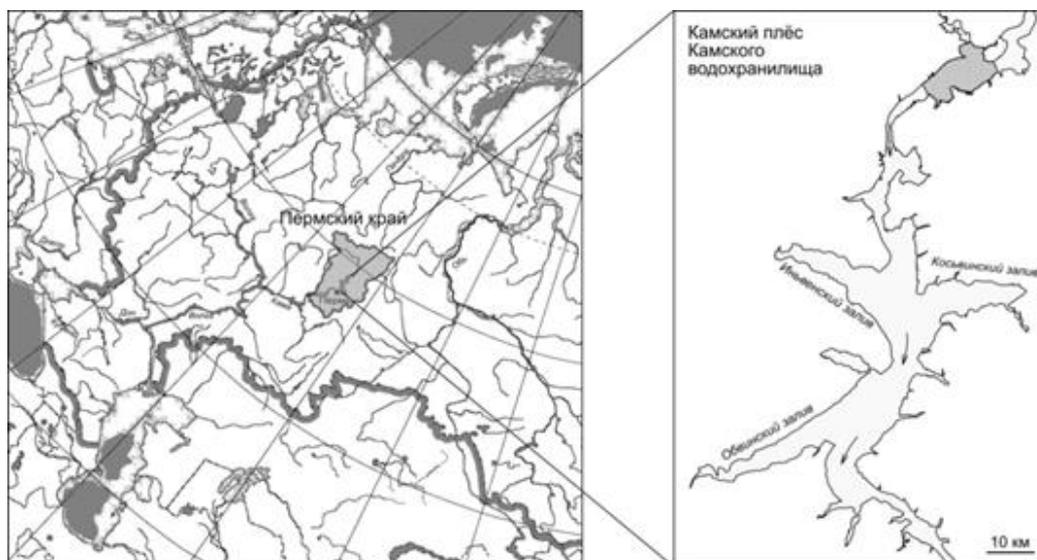


Рис. 1. Место сбора ихтиологического материала (заштрихованный участок) на Камском водохранилище в 2019–2022 г.

[A collecting site of ichthyological material (shaded area) at the Kama reservoir in 2019-2022]

Результаты и их обсуждение

Возрастная и половая структура

Возрастная структура нерестовой части популяции синца в верхнем районе Камского водохранилища была представлена 13 возрастными группами – особями 5–17-годовалого возраста. Соотношение самцов и самок в нерестовом стаде варьировало в зависимости от года исследований. При этом, как в 2019 так и в 2022 г., начиная с размерного класса 29.5 см (рыбы длиной 29–29.9 см), соответствующего 10-годовалому возрасту, самки количественно преобладали над самцами (табл. 1). Для синца в пределах ареала характерно варьирование соотношения самцов и самок в уловах, что наблюдается как в нерестовых скоплениях, так и в нагульный периоды [Пушкин, Богданова, 1969; Никитин, 2003, 2006; Иванчева, Иванчев, 2009; Северов, 2012; Герасимов, 2015].

Таблица 1

Размерная и половая структура синца Камского водохранилища в преднерестовый и нерестовый период в мае 2019 и 2022 гг.

[The size and sex structure of the blue bream of the Kama reservoir in the pre-spawning and spawning period in May 2019 and 2022]

Длина, см	2019 г.			2022 г.		
	Самцы, %	Самки, %	Число экз.	Самцы, %	Самки, %	Число экз.
22–22.9	100	–	1	75	25	4
23–23.9	–	–	–	92	8	25
24–24.9	100	–	2	75	25	24
25–25.9	36	64	25	44	56	18
26–26.9	59	41	53	79	21	137
27–27.9	39	61	28	71	29	69
28–28.9	73	27	15	44	56	18
29–29.9	35	65	14	19	81	16
30–30.9	26	74	19	27	73	15
31–31.9	–	100	7	19	81	16
32–32.9	–	100	13	11	89	9
33–33.9	–	100	11	40	60	5
34–34.9	–	100	3	–	100	4
Всего, экз.	75	116	191	230	130	360

Предельный возраст жизни синца в первое десятилетие существования водоема составлял 11+ лет при максимальной длине 33 см и массе 620 г. [Пушкин, Богданова, 1969]. А.Г. Мельникова с соавт. [2007] в качестве предельного возраста указывают 14+ лет при длине рыб 36.3 см и максимальной массе 790 г. По результатам наших исследований было установлено увеличение продолжительности жизни синца в Камском водохранилище: в преднерестовых уловах был отмечен 14-годовалый самец, имеющий длину 33.0 см и массу 545 г и 17-годовалая самка, имеющая длину 36.3 см и массу 706 г. Увеличение продолжительности жизни синца, в сравнении с первыми десятилетиями существования водоема, было отмечено и на других водохранилищах Волго-Камского каскада [Северов, 2012; Герасимов, 2015]. В настоящее время продолжительность жизни синца Камского водохранилища соответствует таковой для рыб водоемов центральной части России [Иванчев, Иванчева, 2010; Северов, Сайфуллин, 2011; Герасимов, 2015].

Возрастная структура синца Камского водохранилища характеризуется высокой численностью старшевозрастных групп. В уловах синца, имеющего размеры свыше 22 см, на долю особей длиной более 30 см (соответствующих 10-годовалому возрасту и старше), в 2019 г. приходилось 18.8% рыб из общего числа обследованных особей ($n = 653$), в 2021 г. – 14.9% ($n = 335$), в 2022 г. – 9.0% ($n = 946$). Высокая численность данных возрастных групп связана, очевидно, с особенностями промысла вида, для отлова которого в верхнем районе водохранилища применяются ставные сети ячеей 45 мм. Селективное воздействие этих сетей ведет к изъятию рыб размерных классов 26–29 см (длиной от 25.6 до 29.4 см), соответствующих 8–10-леткам (рис. 2). В то же время, использование промыслом ставных сетей с ячейей 50 мм, селективное воздействие которых направлено на отлов рыб размерных классов 28–31 см (длиной 27.6–31.4 см), ограничено, и, в большей мере, ориентировано на промысел судака, что приводит к иному пространственному расположению сетей в водоеме, в связи с чем относительные уловы синца в ставных сетях с ячейей 50 мм незначительны.

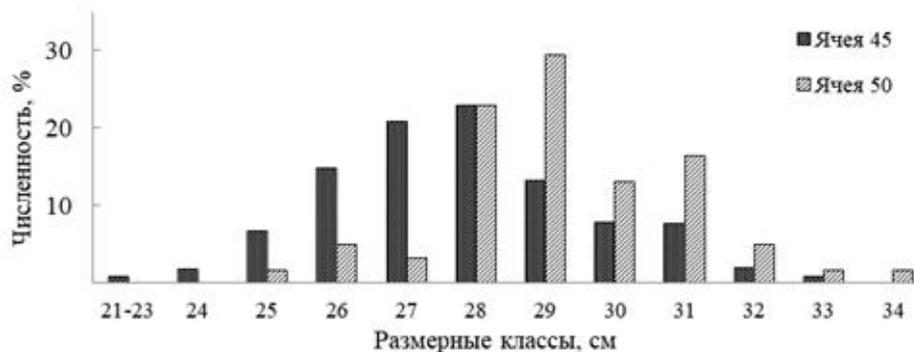


Рис. 2. Размерная структура уловов синца ячейей 45 мм ($n = 510$, промысловое усилие 538 ед.) и 50 мм ($n = 61$, промысловое усилие 295 ед.) в верхнем районе Камского водохранилища в осенне-зимний период в 2019–2021 гг. Промысловое усилие – сеть длиной 75 м, высотой 1 м, простоявшая сутки

[The size structure of the catches of blue bream with meshes of 45 mm ($n=510$, fishing effort of 538 units) and 50 mm ($n=61$, fishing effort of 295 units) in the upper region of the Kama reservoir in the autumn-winter period in 2019-2021. Fishing effort – a net 75 m long, 1 m high, standing during a day]

Наблюдаемая размерная структура промыслового изъятия синца на водоеме обеспечивает как высокую численность пополнения нерестового стада (рыб возрастов 5+ – 7+ лет), так и дальнейшее сохранение основы нерестового стада – особей старших возрастов, имеющих максимальные показатели абсолютной плодовитости, что позволяет поддерживать воспроизводство популяции синца в Камском водохранилище на высоком уровне. Противоположная ситуация наблюдалась в Куйбышевском водохранилище, где промысел синца ставными сетями был ориентирован на изъятие наиболее крупных особей, что привело к низкой встречаемости рыб, возрастом старше 9 лет. Подобное селективное воздействие промысла оказывало негативное влияние на нерестовое стадо [Северов, Сайфуллин, 2011].

Половое созревание

В первое десятилетие существования Камского водохранилища, по данным Ю.А. Пушкина и Г.И. Богдановой [1969], синец созревал в 6–7-годовалом возрасте, минимальные размеры исследованных самок и самцов составляли 24 см. В пределах ареала сроки начала полового созревания рыб составляют 3–5 лет для самцов при длине тела от 18 см, самки созревают на год позднее – от 20 см [Karabanowicz, Kompowski, 1994; Kompowski, Blaszczyk, 1997; Евланов, Козловский, Антонов, 1998; Северов, Сайфуллин, 2011]. Более поздние сроки полового созревания синца Камского водохранилища обусловлены самым северным расположением водоема, являющегося первым в каскаде водохранилищ на р. Каме, что оказывает влияние на условия нагула рыб.

По результатам наших исследований было установлено, что сроки полового созревания рыб ускори-

лись, и в настоящее время половое созревание самцов приурочено к пятигодовалому возрасту, самки созревают на год позже. Минимальная длина зрелых самцов в нерестовых уловах составляла 22.1 см, зрелых самок – 23.0 см. Массовое половое созревание самцов происходит в 7-годовалом возрасте, самок – в 8-годовалом возрасте. Анализ стадий зрелости гонад синца из уловов рыб ячеей 45 и 50 мм, проведенный в декабре 2022 г., показал, что в исследованной выборке ($n = 71$) встречались самцы и самки возрастом 9+ лет и младше, гонады которых находились на II-й стадии зрелости. Это может свидетельствовать как о возможности позднего полного полового созревания рыб в популяции, так и о вероятности пропуска следующего нереста этими особями.

Плодовитость

Индивидуальная абсолютная плодовитость (*ИАП*) самок синца в 2022 г. варьировала от 8.6 до 78.7 тыс. икринок (табл. 2), что также отличается от более ранних данных Ю.А. Пушкина и Г.И. Богдановой [1969], определивших пределы варьирования *ИАП* синца в Камском водохранилище от 13.9 до 63.06 тыс. икринок и А.Г. Мельниковой с соавт. [2007], указавшими в качестве максимальной *ИАП* – 78 тыс. икринок.

Таблица 2

Биологические показатели самок синца в сетных уловах на Камском водохранилище в мае 2022 г.
[Biological indicators of the females of the blue bream in net catches at the Kama reservoir in May 2022]

Возраст, годы	Длина, мм	Масса, г	<i>ИАП</i> , тыс. икр.	<i>ИОП</i> ₁ , икр./г	<i>ИОП</i> ₂ , икр./г	Число экз.
6	<u>241.3 ± 7.4</u> 232 – 256	<u>226.0 ± 19.6</u> 192 – 260	<u>10.2 ± 1.0</u> 8.6 – 11.9	<u>51.4 ± 4.9</u> 42.8 – 59.8	<u>45.7 ± 4.5</u> 37.9 – 53.3	3
7	<u>255.9 ± 2.1</u> 241 – 280	<u>267.6 ± 6.4</u> 227 – 330	<u>20.4 ± 1.4</u> 12.3 – 35.7	<u>85.7 ± 4.3</u> 55.8 – 122.9	<u>75.6 ± 4.4</u> 49.6 – 139.5	22
8	<u>272.5 ± 1.8</u> 261 – 282	<u>328.3 ± 6.4</u> 293 – 360	<u>28.0 ± 2.2</u> 18.8 – 37.9	<u>101.7 ± 8.0</u> 71.0 – 141.5	<u>84.9 ± 6.1</u> 61.3 – 117.0	11
9	<u>282.3 ± 2.6</u> <u>267 – 293</u>	<u>361.4 ± 8.4</u> <u>329 – 396</u>	<u>35.4 ± 1.9</u> <u>29.3 – 45.3</u>	<u>119.3 ± 6.4</u> <u>94.0 – 148.1</u>	<u>98.1 ± 4.6</u> <u>80.0 – 118.8</u>	10
10	<u>293.0 ± 2.4</u> 283 – 309	<u>394.6 ± 4.7</u> 373 – 416	<u>42.3 ± 2.1</u> 33.9 – 52.5	<u>129.3 ± 5.6</u> 107.1 – 153.5	<u>107.1 ± 4.8</u> 89.7 – 129.5	10
11	<u>299.3 ± 3.2</u> 280 – 320	<u>430.0 ± 11.2</u> 340 – 475	<u>40.0 ± 1.5</u> 33.7 – 49.2	<u>114.4 ± 6.0</u> 90.4 – 155.7	<u>93.4 ± 4.4</u> 76.0 – 123.6	10
12	<u>310.8 ± 0.9</u> 305 – 315	<u>489.2 ± 5.9</u> 462 – 522	<u>51.9 ± 2.8</u> 39.2 – 68.0	<u>131.0 ± 7.0</u> 93.6 – 167.0	<u>105.9 ± 5.3</u> 78.1 – 133.4	11
13	<u>312.0 ± 4.2</u> 306 – 320	<u>526.3 ± 10.4</u> 508 – 544	<u>57.8 ± 2.6</u> 53.9 – 62.7	<u>137.5 ± 7.5</u> 124.7 – 150.6	<u>109.7 ± 3.9</u> 102.2 – 115.2	3
14	<u>325.5 ± 4.5</u> 321 – 330	<u>561.5 ± 1.5</u> 560 – 563	<u>53.1 ± 1.7</u> 51.4 – 54.8	<u>116.8 ± 4.4</u> 112.4 – 121.2	<u>94.6 ± 3.3</u> 91.3 – 97.8	2
15	<u>330.0 ± 10.0</u> 320 – 340	<u>592.0 ± 18.0</u> 574 – 610	<u>68.3 ± 8.0</u> 60.3 – 76.3	<u>144.0 ± 14.2</u> 129.8 – 158.2	<u>115 ± 10.0</u> 105 – 125	2
16	<u>340.00 ± 5.3</u> 330 – 348	<u>710.0 ± 11.4</u> 694 – 732	<u>71.9 ± 3.4</u> 68.2 – 78.8	<u>123.8 ± 3.8</u> 118.5 – 131.3	<u>101.2 ± 3.2</u> 97.6 – 107.6	3

Примечание. Над чертой – среднее арифметическое значение показателя (*M*), ошибка среднего (*SE*), под чертой – пределы варьирования показателя (*min–max*).

Показатели *ИАП* синца Камского водохранилища не отличаются от таковых в пределах ареала распространения вида, которые варьируют от 4.1 тыс. икринок в бассейне среднего течения р. Оки [Иванчева, Иванчев, 2019] до 112.9 тыс. икринок для синца дельты р. Одера [Karabanowicz, Kompowski, 1994]. В водохранилищах, относящихся к Волго-Камскому каскаду, *ИАП* синца была определена на уровне 4.2–73.0 тыс. икринок для Куйбышевского водохранилища [Северов, 2012] и от 7 до 62 тыс. икринок в Рыбинском водохранилище [Герасимов, 2015].

Зависимость *ИАП* синца Камского водохранилища от длины (*L*), массы (*Q*) и возраста рыб (*A*), наиболее точно описывается линейной функцией $y = ax - b$, коэффициенты которой приведены в табл. 3.

В сравнении с популяцией синца ниже расположенного Куйбышевского водохранилища, синец в Камском водохранилище имеет более поздние сроки полового созревания, что в итоге определяет значительную разницу показателей *ИАП* в одинаковых возрастных группах рыб (рис. 3). При сравнении динамики *ИАП* между размерными группами рыб двух водохранилищ, разница в плодовитости рыб менее выражена (рис. 4). При этом, начиная с размерной группы 28–30 см, показатели *ИАП* синца Камского водохранилища практически не уступают таковым синца Куйбышевского водохранилища (39.4 тыс. и

39.9 тыс. икринок для размерной группы 28–30 см и 47.2 и 47.3 тыс. икринок для размерной группы 30–32 см соответственно).

Таблица 3

Коэффициенты уравнения линейной функции зависимости индивидуальной абсолютной плодовитости от длины (L), массы (Q) и возраста (A) синца Камского водохранилища в мае 2022 г.
[The coefficients of the equation of the linear function of the dependence of individual absolute fecundity on the length (L), mass (Q) and age (A) of the blue bream of the Kama reservoir in may 2022]

Показатели	Коэффициенты уравнения		R^2
	a	b	
L	565.58	124717	0.85
Q	129.92	13540	0.84
A	5772.6	19148	0.82

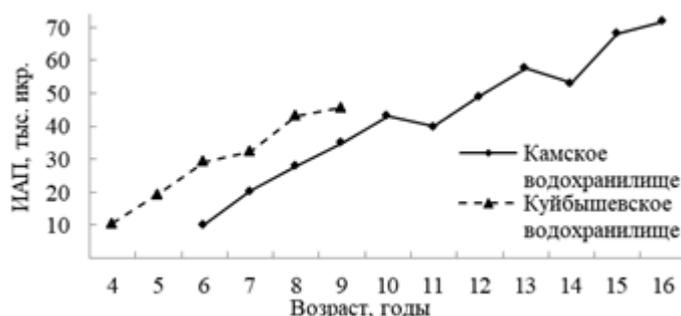


Рис. 3. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (усредненные данные) синца от возраста в Камском (наши данные) и Куйбышевском водохранилищах [Северов, Сайфулин, 2011]

[The dependence of the individual absolute fecundity (averaged data) of blue bream on the age in the Kama reservoir [our data] and the Kuibyshev reservoir]

Снижение темпов прироста показателей $ИАП$ синца Куйбышевского водохранилища у данных размерных групп, по-видимому, обусловлено более ранними сроками наступления половой зрелости рыб в популяции, связанной с лучшими условиями нагула [Никольский, 1974]. Наиболее высокие темпы прироста плодовитости популяции синца Куйбышевского водохранилища наблюдаются у рыб, имеющих размеры 26–28 см, в последующих размерных группах динамика прироста данного показателя снижается.

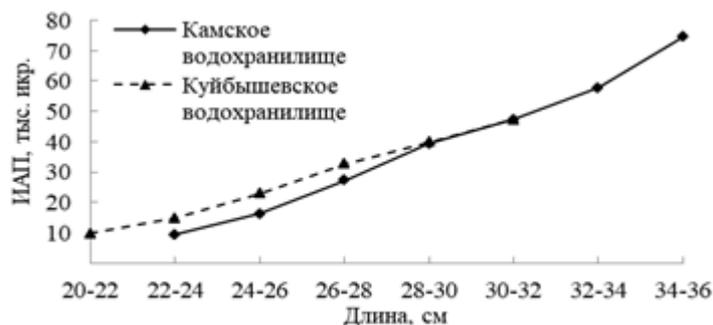


Рис. 4. Зависимость индивидуальной абсолютной плодовитости (усредненные данные) синца от длины тела в Камском (наши данные) и Куйбышевском водохранилищах [Северов, Сайфулин, 2011]

[The dependence of the individual absolute fecundity (averaged data) of blue bream on body length in the Kama reservoir [our data] and the Kuibyshev reservoir]

В то же время, у синца Камского водохранилища, имеющего более поздние сроки полового созревания, затухание темпов прироста плодовитости не наблюдается, и в старших размерных группах рыб (длиной 30 см и более) динамика приростов $ИАП$ находится на высоком уровне (см. рис. 4, табл. 4).

Высокие показатели $ИАП$ в старших и, в том числе, терминальных возрастных группах, по нашему мнению, являются следствием улучшения условий нагула этих рыб. Косвенным подтверждением являются показатели высокой воспроизводительной способности самок синца в этих возрастах (рис. 5).

В исследованной выборке у синца до 10-годовалого возраста наблюдается увеличение средних значений индивидуальной относительной плодовитости по обоим рассчитанным показателям ($ИОП_1$ и $ИОП_2$). В 11-годовалом возрасте средние значения $ИОП$ снижаются (см. табл. 2) и, с дальнейшим увеличением

возраста рыб, не демонстрируют закономерных изменений, хотя для старшевозрастных самок отмечают-ся максимальные средние значения относительной плодовитости (рис. 6).

Таблица 4

Динамика изменения индивидуальной абсолютной плодовитости синца Камского водохранилища с изменением длины тела (SL)

[Dynamics of changes in the individual absolute fecundity of the blue bream in the Kama reservoir according change in body length (SL)]

Показатели	Размерные группы, см											
	23–24	24–25	25–26	26–27	27–28	28–29	29–30	30–31	31–32	32–33	33–34	34–35
ИАП, тыс. икринок	9.4	15.4	16.7	26.5	27.9	39.1	40	44.5	51.4	55.9	61.5	74.6
Прирост, %	–	163.8	108.4	158.7	105.3	140.1	102.3	111.3	115.5	108.8	110.0	121.3
Число экз.	2	5	10	10	10	10	11	10	10	4	2	3

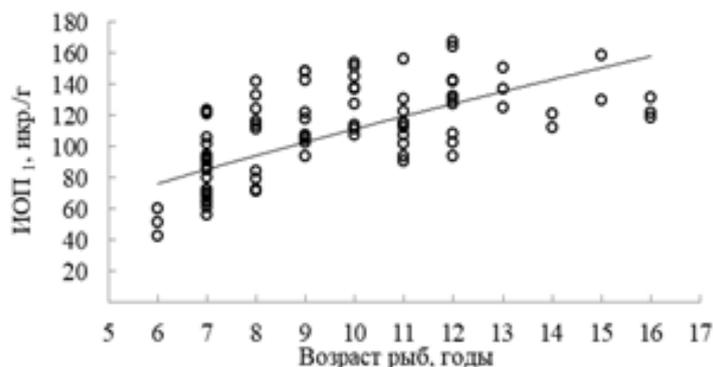


Рис. 5. Зависимость $ИОП_1$ от возраста синца Камского водохранилища в 2022 г. ($n = 87$)
[Dependence of individual relative fecundity on the age of blue bream of the Kama reservoir in 2022 ($n = 87$)]

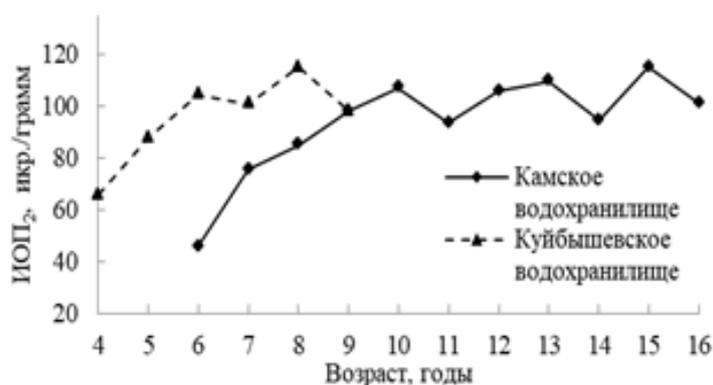


Рис. 6. Зависимость относительной плодовитости ($ИОП_2$) синца от возраста на Камском в 2022 г. и Куйбышевском водохранилищах [Северов, Сайфулин, 2011]

[Relationship between relative fecundity (IRF) and age of blue bream at the Kama reservoir in 2022 and the Kuibyshev reservoir]

Более поздние сроки полового созревания синца Камского водохранилища, по-видимому, позволяют дольше поддерживать воспроизводительную способность рыб в популяции на высоком уровне, в то время как у синца Куйбышевского водохранилища высокие темпы прироста $ИОП_2$ наблюдаются у рыб 4–6-годовалого возраста, после чего $ИОП_2$ изменяется разнонаправленно [Северов, Сайфуллин, 2011; Северов, 2012] (см. табл. 2, рис. 6).

Зависимость индивидуальной относительной плодовитости ($ИОП_1$ и $ИОП_2$) синца Камского водохранилища от длины (L), массы (Q) и возраста рыб (A) наиболее точно описывается степенной функцией $y = ax^b$, коэффициенты уравнения которой приведены в табл. 5.

Нерест

Нерест синца на Камском водохранилище начинается при прогреве воды до 9.5–10°C, что в верхнем районе водохранилища обычно приурочено ко второй декаде мая. Субстратом для нереста синца, как и для других фитофильных видов рыб, служат остатки прошлогодней растительности, в качестве которых

на водоеме обычно выступает рогоз. Наиболее оптимальные условия протекания нереста наблюдаются на мелководьях небольших заливов, закрытых от ветровых и волновых явлений, отсутствие которых способствует более быстрому прогреву воды. Разница температур в таких заливах, в сравнении с открытыми участками водоема, может достигать 2°C и более, в связи с чем сроки выхода производителей на нерест и его продолжительность могут значительно отличаться в зависимости от расположения нерестилищ и погодных условий.

Таблица 5

Коэффициенты уравнения степенной функции зависимости индивидуальной относительной плодовитости ($ИОП_1$ и $ИОП_2$) от длины (L), массы (Q) и возраста (A) синца Камского водохранилища в мае 2022 г.

[Coefficients of the equation of the power function of the dependence of individual relative fecundity on the length (L), mass (Q) and age (A) of the blue bream of the Kama reservoir in May 2022]

Показатели		Коэффициенты уравнения		R^2
		a	b	
$ИОП_1$	L	0.0004	2.1935	0.49
	Q	2.1079	0.6621	0.44
	A	20.055	0.744	0.43
$ИОП_2$	L	0.002	1.896	0.44
	Q	3.3069	0.5559	0.49
	A	21.869	0.6256	0.38

Заключение

Изменение условий нагула рыб в условиях водохранилища привело к ускорению темпов полового созревания и продолжительности жизни рыб, которая в Камском водохранилище, по нашим данным, ограничена 17-годовалым возрастом. Более ранние сроки полового созревания, наряду с возрастанием количества возрастных групп, отразились на увеличении пределов варьирования индивидуальной абсолютной плодовитости, минимальные значения которой в 2022 г. составили 8.6 тыс. икринок, максимальные – 78.8 тыс. икринок. Синец Камского водохранилища в сравнении с популяцией синца Куйбышевского водохранилища имеет более поздние сроки полового созревания и большую продолжительность жизни, что позволяет ему дольше поддерживать высокую воспроизводительную способность, которая характеризуется ростом средних значений индивидуальной относительной плодовитости до 10-годовалого возраста. Максимальные средние значения относительной плодовитости наблюдаются у 15-годовалых рыб. Селективное воздействие орудий лова, используемых субъектами промысловства, обуславливает высокую численность рыб старших возрастов, являющихся основой нерестового стада, и позволяет поддерживать воспроизводительную способность популяции синца Камского водохранилища на высоком уровне.

Список источников

1. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 2. С. 469–929.
2. Герасимов Ю.В. Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. 418 с.
3. Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти, 1998. 222 с.
4. Иванчев В.П., Иванчева Е.Ю. Круглоротые и рыбы Рязанской области и прилегающих территорий. Рязань: Голос губернии, 2010. 292 с.
5. Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П. Особенности распространения и некоторые вопросы биологии синца *Abramis ballerus* в малых реках Рязанской области // Экология, эволюция и систематика животных: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Рязань, 2009. С. 214–216.
6. Иванчева Е.Ю., Иванчев В.П. Плодовитость некоторых видов средне- и длиннопериодических рыб бассейна среднего течения Оки // Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. 2019. Вып. 38. С. 138–170.
7. Казаринов С.Н. и др. Видовой состав и особенности распределения ихтиофауны Камского водохранилища // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 1. С. 39–52.
8. Кожин Н.И. Синец – *Abramis ballerus* Linne // Промысловые рыбы СССР. М.: Пищепромиздат, 1949. С. 418–419.
9. Костицин В.Г. Синец *Abramis ballerus* (L.) в бассейне реки Камы: морфометрия, структура популяции, воспроизводство, промысел // Биология и экология рыб Прикамья: межвуз. сб. науч. тр. Пермь, 2003. Вып. 1. С. 94–108.

10. Кузнецов В.А. Особенности воспроизводства рыб в условиях зарегулированного стока реки. Казань, 1978. 160 с.
11. Мельникова А.Г. и др. Современное состояние ихтиофауны Камского и Воткинского водохранилищ и особенности её промысловой эксплуатации // Современное состояние, проблемы охраны и рационального использования биоресурсов пресноводных водоемов: сб. науч. тр. СПб., 2007. Т. 6. С. 3–38.
12. Меньшиков М.И. О влиянии сточных вод Березниковских и Соликамских комбинатов на ихтиофауну Камы // Труды Биол. ин-та при Перм. ун-те. 1939. Т. 8, вып. 3–4. С. 49–72.
13. Никитин Э.В. Особенности естественного воспроизводства густеры и синца в Волго-Каспийском районе // Животные в антропогенном ландшафте: материалы I Междунар. науч.-практ. конф. Астрахань, 2003. С. 44–47.
14. Никитин Э.В. Естественное воспроизводство и рациональное использование запасов густеры *Blicca bjoerkna* (L.) и синца *Abramis ballerus* (L.) в Волго-Каспийском регионе: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2006. 24 с.
15. Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. промышленность, 1974. 447 с.
16. Плохинский Н.А. Алгоритмы биометрии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 150 с.
17. Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. промышленность, 1966. 376 с.
18. Пушкин Ю.А. Обзор исследований по плодовитости рыб бассейна реки Камы // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 281. С. 18–35.
19. Пушкин Ю.А., Богданова Г.И. Синец Камского водохранилища // Учен. зап. Перм. ун-та. 1969. № 195. С. 19–30.
20. Решетников Ю.С., Попова О.А. О методиках полевых ихтиологических исследований и точности получения результатов // Труды ВНИРО. Водные биологические ресурсы. 2015. Т. 156. С. 114–131.
21. Северов Ю.А. Биология и формирование запасов синца *Abramis ballerus* (L.) Куйбышевского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2012. 24 с.
22. Северов Ю.А., Сайфуллин Р.Р. Плодовитость синца Куйбышевского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2011. № 4. С. 499–506.
23. Судаков Г.А. и др. Инструкция по сбору и первичной обработке материалов водных биоресурсов Каспийского бассейна и среды их обитания. Астрахань: Изд-во КаспНИРХ, 2011. 233 с.
24. Цепкин Е.А., Решетников Ю.С. *Abramis ballerus* Linnaens, 1758 – синец // Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука, 2003. Т. 1. С. 191–193.
25. Karabanowicz J., Kompowski A. On biology of reproduction of blue bream *Abramis ballerus* (L. 1758) in the lower part of river Odra. Lake Dabie and Szczecin Lagoon // Acta Ichthyol. Piscat. 1994. Vol. 24. P. 77–92.
26. Kompowski A. Catches and growth rate of *Abramis ballerus* (L., 1758) from Lake Dąbie and the Firth of Szczecin // Acta Ichthyol. Piscat. 1991. Vol. 21, № 2. P. 17–28. <https://doi.org/10.3750/AIP1991.21.2>.
27. Kompowski A., Blaszczyk P. Reproduction and fecundity of blue bream *Abramis ballerus* L., 1758 in Miedzyodrze // Acta Ichthyol. Piscat. 1997. Vol. 27. P. 57–77.
28. Piech P., Kulawa R. Artificial reproduction of blue bream (*Ballerus ballerus* L.) as a conservative method under controlled conditions // Animals. 2021. P. 1–10.

References

1. Berg L.S. *Ryby presnykh vod SSSR i sopredel'nykh stran* [Fresh water fish of the USSR and adjacent countries. Part 2.]. Moscow, AN SSSR Publ., 1949, pp. 469-929. (In Russ.).
2. Gerasimov Yu.V. *Ryby Rybinskogo vodochranilišča: populjacionnaja dinamika i ekologija* [Fish of the Rybinsk reservoir: population dynamics and ecology]. Yaroslavl', Filigran' Publ., 2015. 418 p. (In Russ.).
3. Evlanov I.A., Kozlovsky S.V., Antonov P.I. *Kadastr ryb Samarskoj oblasti* [Inventory of fish in the Samara region]. Togliatti, 1998. 222 p. (In Russ.).
4. Ivanchev V.P., Ivancheva E.Y. *Krugloroty i ryby Rjazanskoj oblasti i priležaščich territorij* [Cyclostomes and fishes of the Ryazan region and adjacent territories]. Rjazan', Golos gubernii Publ., 2010. 292 p. (In Russ.).
5. Ivancheva E.Y., Ivanchev V.P. [Features of distribution and some questions of biology of blue bream *Abramis ballerus* in small rivers of the Ryazan region]. *Èkologija, èvoljucija i sistematika životnykh* [Ecology, evolution and systematics of animals: materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference]. Rjazan', 2009. pp. 214-216. (In Russ.).
6. Ivancheva E. Y., Ivanchev V. P. [Fertility of some species of medium- and long-cycle fish in the basin of the middle course of the Oka]. *Trudy Okskogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika* [Proceedings of the Oksky State Natural Biosphere Reserve]. Iss. 38 (2019): pp. 138-170. (In Russ.).
7. Kazarinov S.N., Merzlyakov I.N., Ponosov S.V., Komarova L.V. [Species composition and features of the distribution of the ichthyofauna of the Kama reservoir]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. Iss. 1 (2021): pp. 39-52. (In Russ.).

8. Kozhin N.I. [Blue bream - *Abramis ballerus* Linneus]. *Promyslovye ryby SSSR* [Commercial fish of the USSR. Descriptions of fish]. Moscow, Piščepromizdat Publ., 1949, pp. 418-419. (In Russ.).
9. Kostitsyn V.G. [Blue bream *Abramis ballerus* (L.) in the Kama river basin: morphometry, population structure, reproduction, fishing]. *Biologija i ekologija ryb Prikam'ja* [Biology and ecology of fish of the Kama region: interuniversity. Sat. scientific works]. Perm, 2003, Iss. 1, pp. 94-108. (In Russ.).
10. Kuznecov V.A. *Osobennosti vosproizvodstva ryb v usloviyach zaregulirovannogo stoka reki* [Peculiarities of fish reproduction in conditions of regulated river flow]. Kazan, 1978. 160 p. (In Russ.).
11. Melnikova A.G., Kostitsyn V.G., Konyaev V.P., Istomin S.G., Ponosov S.V. [The current state of the ichthyofauna of the Kama Votkinsk reservoirs and the features of its commercial exploitation]. *Sovremennoe sostojanie, problemy ochrany i racional'nogo ispol'zovanija bioresursov presnovodnykh vodojzotov* [Current state, problems of protection and rational use of bioresources of freshwater reservoirs. Collection of scientific papers]. St-Peterburg, 2007, V. 4, pp. 3-38. (In Russ.).
12. Menshikov M.I. [On the influence of wastewater from the Berezniki and Solikamsk plants on the ichthyofauna of the Kama]. *Trudy Biologičeskogo. instituta pri Permskom universitete*. V. 8, Iss. 3-4 (1939): pp 49-72. (In Russ.).
13. Nikitin E.V. [Features of the natural reproduction of silver bream and blue bream in the Volga-Caspian region]. *Životnye v antropogennom landsaŭte* [Animals in the anthropogenic landscape. Proceedings of the I Int. scientific and practical conference]. Astrakhan', 2003, pp. 44-47. (In Russ.).
14. Nikitin E.V. *Estestvennoe vosproizvodstvo i racional'noe ispol'zovanie zapasov gustery Blicca bjoerkna (L.) i sinca v Volgo-Kaspijskom regione*. Avtoref. dis. kand. boil. nauk [Natural reproduction and rational use of stocks of *Blicca bjoerkna* (L.) silver bream and *Ballerus ballerus* (L.) blue bream in the Volga-Caspian region. Abstract of PhD dissertation]. Astrakhan', 2006. 24 p. (In Russ.).
15. Nikol'skij G.V. *Teorija dinamiki stada ryb kak biologičeskaja osnova racional'noj ěkspluatacii i vosproizvodstva rybných resursov* [Theory of the dynamics of a herd of fish, as a biological basis for the rational exploitation and reproduction of fish resources]. Moscow, Piščevaja promyšlennost' Publ., 1974. 448 p. (In Russ.).
16. Plohinskij N.A. *Algoritmy biometrii* [Algorithms of biometrics]. Moscow, MSU Publ., 1980. 150 p. (In Russ.).
17. Pravdin I. F. *Rukovodstvo po izučeniju ryb* [Guide to the study of fish]. Moscow, Piščevaja promyšlennost' Publ., 1966. 376 p. (In Russ.).
18. Pushkin Yu.A. [Review of studies on the fecundity of fish in the Kama river basin]. *Sbornik nauchnyh trudov GosNIOORCh* [Collection of scientific papers]. Perm, 1988, Iss. 281, pp. 18-35. (In Russ.).
19. Pushkin Y.A., Bogdanova G.I. [Blue bream of the Kama reservoir]. *Učenyje zapisi Permskogo universiteta*. No. 195 (1969): pp. 19-32. (In Russ.).
20. Reshetnikov Y.S., Popova O.A. [On the methods of field ichthyological research and the accuracy of heaving results]. *Trudy VNIRO. Vodnye biologičeskie resursy* [Proceedings of VNIRO. Water biological resources]. V. 156 (2015): pp. 114-131. (In Russ.).
21. Severov Y.A. *Biologija i formirovanie zapasov sinca Abramis ballerus (L.) Kujbyshevskogo vodohranilishcha*. Avnoref. kand. diss. [Biology and formation of stocks of blue bream *Ballerus ballerus* (L.) of the Kuibyshev reservoir. Abstract of PhD dissertation]. Petrozavodsk, 2012. 24 p. (In Russ.).
22. Severov Y.A., Saifullin R.R. [Fertility of blue bream in the Kuibyshev reservoir]. *Povolžskij ěkologičeskij žurnal*. No 4 (2011): pp. 499-506. (In Russ.).
23. Sudakov G.A., Vlasenko A.D., Hodorevskaya R.P. et al. *Instrukcija po sboru i pervičnoj obrabotke materialov vodnyh bioresursov Kaspijskogo bassejna i sredi ich obitanija* [Instructions for the collection and primary processing of materials from aquatic biological resources of the Caspian basin and their habitat]. Astrakhan, CaspNIRKh Publ., 2011. 233 p. (In Russ.).
24. Tsepkin E.A., Reshetnikov Yu.S. [*Abramis ballerus* Linnaens, 1758 – blue bream]. *Atlas presnovodnyh ryb Rossii* [Atlas of freshwater fish of Russia]. Moscow, 2003, V. 1, pp. 191-193. (In Russ.).
25. Karabanowicz J., Kompowski A. On biology of reproduction of blue bream *Abramis ballerus* (L., 1758) in the lower part of river Odra. Lake Dabie and Szczecin Lagoon. *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 24 (1994): pp. 77-92.
26. Kompowski A. Catches and growth rate of *Abramis ballerus* (L., 1758) from lake Dabie and the firth of Szczecin. *Acta ichtiol. et. Pise.* V. 21, No 2 (1991): pp. 17-28.
27. Kompowski A., Blaszczyk P. Reproduction and fecundity of blue bream *Abramis ballerus* L., 1758 in Miedzyodrzeze. *Acta Ichthyol. Piscat.* V 27. (1997): pp. 57-77.
28. Piech P., Kulawa R. Artificial reproduction of blue bream (*Ballerus ballerus* L.) as a conservative method under controlled conditions. *Animals*. (2021): pp. 1-10.

Статья поступила в редакцию 23.12.2022; одобрена после рецензирования 16.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 23.12.2022; approved after reviewing 16.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

Семен Николаевич Казаринов – kazarinov@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1732-7459>, старший специалист;
Анна Антоновна Каралаш – karalash@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4299-3595>, лаборант;
Лидия Васильевна Комарова – komarova@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7021-0017>, младший специалист;
Михаил Алексеевич Бакланов – mabakl@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2649-5852>, канд. биол. наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии позвоночных и экологии;
Станислав Викторович Поносов – stanis@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8703-8594>, младший специалист.

Information about the authors

Semen N. Kazarinov – kazarinov@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1732-7459>, senior specialist;
Anna A. Karalash – karalash@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4299-3595>, laboratory assistant;
Lidia V. Komarova – stanis@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8703-8594>, junior specialist;
Mikhail A. Baklanov – mabakl@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2649-5852>, candidate of biological sciences, associate professor, head of Department vertebrate zoology and ecology;
Stanislav V. Ponosov – stanis@permniro.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8703-8594>, junior specialist.

Вклад авторов:

Казаринов С. Н. – научное руководство; концепция исследования; анализ литературы; сбор материала, обработка материала, статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.
Каралаш А. А. – сбор материала; обработка материала; статистическая обработка материала; анализ литературы; написание исходного текста.
Комарова Л. В. – сбор материала; обработка материала; доработка текста; критический пересмотр содержания.
Бакланов М. А. – доработка текста; критический пересмотр содержания.
Поносов С. В. – сбор материала; обработка материала.

Contribution of the authors:

Kazarinov S. N. – scientific guidance; research concept; literature analysis; collection of material, processing of material, statistical processing of material; writing of the source text; final conclusions.
Karalash A. A. – collection of material; processing of material; statistical processing of material; analysis of literature; writing of the source text.
Komarova L. V. – collection of material; processing of material; revision of the text; critical revision of the content.
Baklanov M. A. – revision of the text; critical revision of the content.
Ponosov S. V. – collection of material; processing of material.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.222

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-51-57.

Экспрессия генов синтеза кадаверина в условиях супероксидного окислительного стресса

**Анна Викторовна Ахова^{1✉}, Полина Андреевна Секацкая²,
Александр Георгиевич Ткаченко³**

^{1–3} Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

^{1✉} akhovan@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3477-750X>

² sekatskaya_pa@mail.ru

³ agtkachenko@iegm.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8631-8583>

Аннотация. Исследовано влияние редокс-циклирующего соединения метилвиологена, вызывающего продукцию супероксидных радикалов и развитие окислительного стресса в бактериальных клетках? на уровень экспрессии генов *cadA* и *ldcC*. Оценка генной экспрессии проведена с применением штаммов *Escherichia coli*, несущих репортерные генные слияния промоторов исследуемых генов со структурной частью гена *lacZ*, значения экспрессии выражены в единицах Миллера. Бактерии выращивали в условиях периодического культивирования в бульоне LB без перемешивания и с перемешиванием со скоростью 100 об/мин. Установлено, что воздействие метилвиологена, вызывающее индукцию гена *nfo*, входящего в состав *soxRS*-регулона защиты от супероксидного окислительного стресса (долговременное повышение экспрессии гена в 10 раз), приводило к незначительному и кратковременному повышению уровня экспрессии генов *ldcC* и *cadA* (максимально в 1.4 раза, не дольше 1 ч.). Усиление окислительного стресса за счет повышения аэрации/интенсивности перемешивания не влияло на уровень экспрессии генов *ldcC* и *cadA*. Метилвиологен в использованных дозах (1–100 мкг/мл) не оказывал влияния на количество колониеобразующих единиц в культуре. Таким образом, в условиях нелетального супероксидного стресса, вызванного воздействием метилвиологена, изменение уровня экспрессии генов *ldcC* и *cadA* незначительно, что существенным образом отличается от экспрессии генов, входящих в *soxRS*-регулон антиоксидантной защиты.

Ключевые слова: паракват, супероксид, кадаверин, лизиндекарбоксилаза, метилвиологен

Для цитирования: Ахова А. В., Секацкая П. А., Ткаченко А. Г. Экспрессия генов синтеза кадаверина в условиях супероксидного окислительного стресса // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 51–57. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-51-57>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (ГР № АААА-А19-119112290009-1). Авторы выражают искреннюю благодарность профессору Р.Г. Мартину за предоставленные штаммы.

MICROBIOLOGY

Original article

Expression of cadaverine biosynthesis genes under superoxide oxidative stress

Anna V. Akhova^{1✉}, Polina A. Sekatskaya², Alexander G. Tkachenko³

^{1–3} Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS, Perm, Russia

^{1✉} akhovan@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-3477-750X>

² sekatskaya_pa@mail.ru

³ agtkachenko@iegm.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8631-8583>

Abstract. The effect of redox-cycling methyl viologen, which causes the production of superoxide and formation of oxidative stress in bacterial cells, on the expression of the *cadA* and *ldcC* genes was studied. Gene expression was assessed using *Escherichia coli* strains bearing reporter gene fusions of the promoters of the studied genes with the structural part of the *lacZ* gene; expression values are given in Miller units. Bacteria were grown in batch cultures in LB broth without agitation or with agitation at 100 r.p.m. We have shown that expo-

sure to methyl viologen, which leads to the induction of the *nfo* gene included in the *soxRS* regulon of oxidative defense (a long-term increase in the expression level by 10 times), led to a slight and short-term increase in the expression of the *cadA* and *ldcC* genes (by a maximum of 1.4 times, no longer than 1 h). An increase in the strength of oxidative stress due to elevated agitation/aeration had no effect on the expression of the *cadA* and *ldcC* genes. Methyl viologen at the concentrations used (1-100 µg/mL) did not affect the number of colony-forming units in the culture. Thus, non-lethal superoxide stress caused by exposure of bacteria to methyl viologen had little effect on the expression of the *ldcC* and *cadA* genes compared to the genes included in the *soxRS* regulon, which were strongly induced under these conditions.

Keywords: paraquat, superoxide, cadaverine, lysine decarboxylase, methyl viologen

For citation: Akhova A. V., Sekatskaya P. A., Tkachenko A. G. [Expression of cadaverine biosynthesis genes under superoxide oxidative stress]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 51-57. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-51-57>.

Acknowledgments: the work was carried out with the support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (GR No. AAAA19-119112290009-1). The authors express their sincere gratitude to Professor R.G. Martin for the strains provided.

Введение

Биогенные полиамины, представленные у бактерий, в основном, путресцином, кадаверином и спермидином, играют важную роль в их жизнедеятельности и, в том числе, при адаптации к воздействию неблагоприятных факторов среды. В частности, полиамины защищают макромолекулы бактериальной клетки от окислительного повреждения, связываясь с ними, и тем самым ограничивая доступ свободных радикалов, а также нейтрализуя активные формы кислорода при непосредственном взаимодействии [Rhee, Kim, Lee, 2007; Michael, 2016].

Показано, что повышение продукции полиаминов происходит в бактериальных клетках, подвергнутых окислительному стрессу, вызванному воздействием метилвиологена [Tkachenko, 2004]. Метилвиологен (паракват) относится к группе виологенов, редокс-активных соединений, осуществляющих одноэлектронный перенос. Метилвиологен может функционировать как компонент окислительно-восстановительного цикла, получая электрон от восстановителя, часто НАД(Ф)Н, и отдавая его окислителю, кислороду, за счет чего формируется супероксидный анион. Таким образом, метилвиологен выступает в качестве генератора супероксида, одной из активных форм кислорода, в клетке.

Воздействие метилвиологена вызывает в бактериальной клетке активацию экспрессии группы генов, защищающих микроорганизм от окислительного повреждения и объединенных в *soxRS*-регулон [Seixas et al., 2022]. Регуляция экспрессии *soxRS*-регулона происходит в два этапа. Белок SoxR, окисляясь, переходит в активную форму и запускает экспрессию гена *soxS*, затем вновь синтезированный белок SoxS активирует экспрессию других генов, входящих в данный регулон [Nunoshiba et al., 1992; Wu, Weiss, 1992; Hidalgo et al., 1995; Ding, Demple, 2000]. Хотя механизм регуляции индукции данного регулона хорошо изучен, природа окисляющего фактора до сих пор является предметом для обсуждения. Поскольку индукция данного регулона происходит в ответ на воздействие редокс-циклирующих соединений, генерирующих супероксид, предполагалось, что супероксидный анион может выступать в качестве непосредственного окислителя SoxR [Liochev et al., 1999]. В дальнейшем было установлено, что воздействие редокс-циклирующих соединений может вызывать окисление SoxR и активировать экспрессию гена *soxS* в анаэробных условиях. Это позволило сделать вывод о том, что редокс-циклирующие соединения могут выступать в качестве прямых окислителей SoxR [Gu, Imlay, 2011]. Кроме того, переход окисленной формы SoxR в восстановленную происходит при участии редуктаз, использующих НАДФН в качестве источника электронов, поэтому сигналом для активации SoxR может являться исчерпание НАДФН в клетке, например, вследствие окисления его в процессе генерации супероксидных радикалов [Kobayashi, Tagawa, 1999; Krapp, Humbert, Carrillo, 2011].

В любом случае, каков бы ни был механизм, воздействие метилвиологена вызывает у бактерий окислительный стресс и активацию специфического защитного ответа – индукцию *soxRS*-регулона. Наряду с этим воздействие метилвиологена вызывает повышение активности лизиндекарбоксилаз и накопление продукта катализируемой ими реакции – кадаверина, который защищает бактерии от супероксидного стресса [Tkachenko, 2004; Felix et al., 2021]. Повышение активности лизиндекарбоксилаз может происходить как на уровне регуляции активности белка, так и за счет увеличения его количества в результате повышения генной экспрессии. В геноме *Escherichia coli* обнаружены два гена, кодирующие лизиндекарбоксилазы, *ldcC* и *cadA* [Yamamoto et al., 1997]. Интересно изучить, происходит ли активация генов синтеза кадаверина в ответ на супероксидный окислительный стресс, и могут ли эти гены быть членами *soxRS*-регулона.

Цель настоящей работы – исследовать уровень экспрессии генов *ldcC* и *cadA* в клетках *E. coli*, подвергнутых окислительному стрессу, вызванному воздействием метилвиологена.

Материалы и методы исследования

Объекты исследования и условия культивирования. Исследования проведены с использованием штаммов *E. coli*, несущих транскрипционные генные слияния. Штамм *E. coli* N9213 (GC4468, но *nfo::lacZ Amar rob::kan*) любезно предоставлен Р.Г. Мартином [Martin, Gillette, Rosner, 2000], штаммы *E. coli* SHT40 (GC4468, но *ldcC::lacZ*) и *E. coli* SHT45 (GC4468, но *cadA::lacZ*) из лабораторной коллекции [Akhova et al., 2021].

Бактерии, сохраняемые на скошенном агаре LB, переносили в 5 мл бульона LB в пробирках с ватно-марлевыми пробками и культивировали без перемешивания при температуре 37°C в течение 5–6 ч. Выращенные клетки переносили в колбы Эрленмейера объемом 250 мл с ватно-марлевыми пробками, содержащие 50 мл бульона LB, и культивировали при 37°C в течение 14–16 ч. Затем бактериальную культуру разводили в свежей питательной среде до $ОП_{600}=0.1$ и культивировали в описанных выше условиях. По достижении бактериальной культурой $ОП_{600}=0.3$ вносили метилвиологен дихлорид гидрат (Aldrich, Германия).

Определение уровня генной экспрессии проводили с применением репортерных генных слияний промотора исследуемого гена и структурной части гена *lacZ*, кодирующего β-галактозидазу, по методу, описанному Дж. Миллером [Miller, 1972]. Для выделения фермента клетки обрабатывали додецилсульфатом натрия и хлороформом. В качестве субстрата реакции использовали *o*-нитрофенил-β-D-галактопиранозид.

Оценку плотности бактериальной культуры проводили, измеряя ее оптическую плотность на длине волны 600 нм ($ОП_{600}$) с использованием спектрофотометра UV1280 (Shimadzu, Япония).

Определение количества колониеобразующих единиц (КОЕ) проводили путем высева последовательных десятикратных разведений культуры в физрастворе на поверхность агара LB в чашках Петри. Количество образовавшихся колоний подсчитывали после инкубации при температуре 37°C в течение 16–18 ч.

Статистическую обработку данных осуществляли с использованием пакета программ Statistica 6.0 (StatSoft Inc., США). На рисунках представлены средние значения и стандартное отклонение, рассчитанные на основе результатов не менее трех отдельных экспериментов.

Результаты и их обсуждение

С применением метода генных слияний изучено влияние метилвиологена на уровень экспрессии генов, кодирующих ферменты, катализирующие синтез кадаверина в результате декарбоксирования лизина, *ldcC* и *cadA*.

Окислительный стресс в клетках бактерий моделировали добавкой метилвиологена в концентрации 1–100 мкг/мл при культивировании их, в основном, в условиях микроаэрации (без перемешивания). Метилвиологен в указанных концентрациях не оказывал значительного влияния на скорость роста бактериальной культуры (рис. 1а) и количество колониеобразующих единиц (данные не показаны).

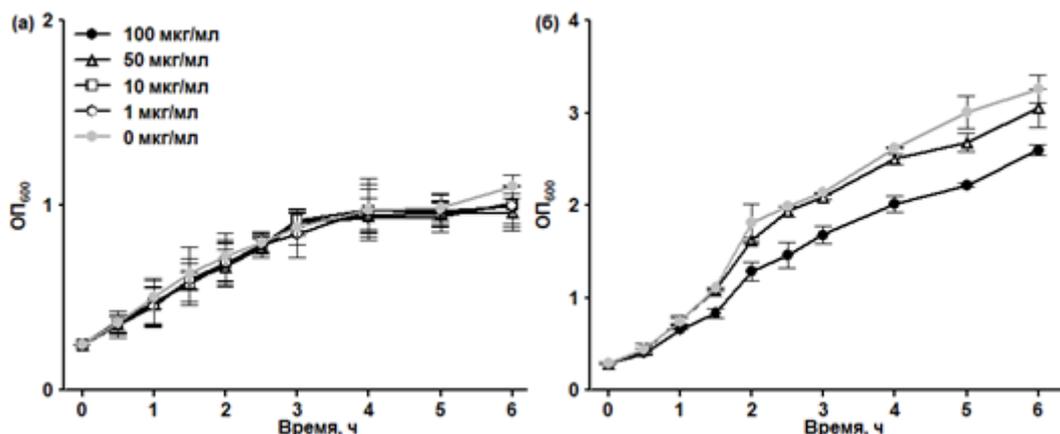


Рис. 1. Влияние метилвиологена (мкг/мл) на рост культуры *E. coli*, выращиваемой без перемешивания (а) и при перемешивании со скоростью 100 об/мин (б). Метилвиологен добавлен в 0 ч.

[Effect of methyl viologen ($\mu\text{g/mL}$) on the growth (OD_{600}) of *Escherichia coli* cultivated without agitation (a) and with agitation at 100 r.p.m. (b). Methyl viologen was added at 0 h. Here and below, the data are presented as mean and standard deviation]

Для подтверждения способности метилвиологена в условиях проводимых экспериментов вызывать окислительный стресс и индукцию *soxRS*-регулона была дана оценка его влияния на уровень экспрессии гена *nfo*. Данный ген кодирует эндонуклеазу IV, участвующую в репарации ДНК. Метилвиологен вызывал увеличение экспрессии гена *nfo* в 2 раза уже через 15 мин. после добавки. Максимального значения уровень экспрессии гена достигал через 1.5 ч. после внесения метилвиологена и в 10 раз превышал уровень экспрессии в клетках контрольной культуры, не подвергнутой воздействию оксиданта (рис. 2).

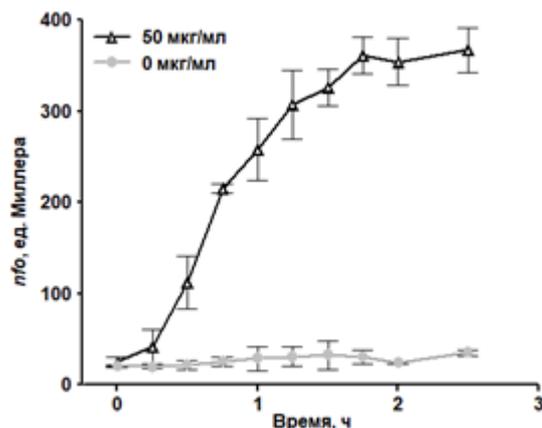


Рис. 2. Влияние 50 мкг/мл метилвиологена на уровень экспрессии гена *nfo* в клетках *E. coli*, выращиваемых без перемешивания. Метилвиологен добавлен в 0 ч.

[Effect of 50 µg/mL methyl viologen on the expression of the *nfo* gene in *E. coli* cells grown without agitation. Methyl viologen was added at 0 h.]

Воздействие метилвиологена практически не оказывало влияния на профиль экспрессии генов *ldcC* и *cadA* (рис. 3). Наблюдалось незначительное кратковременное увеличение уровня экспрессии гена *ldcC* на второй час после добавки метилвиологена и гена *cadA* на первый час стрессового воздействия. Максимальный уровень увеличения экспрессии составил 40% (увеличение в 1.4 раза). Более того, на последующих этапах культивирования уровень экспрессии гена *cadA* в клетках, подвергнутых воздействию метилвиологена, был ниже по сравнению с контролем (вне зависимости от концентрации оксиданта).

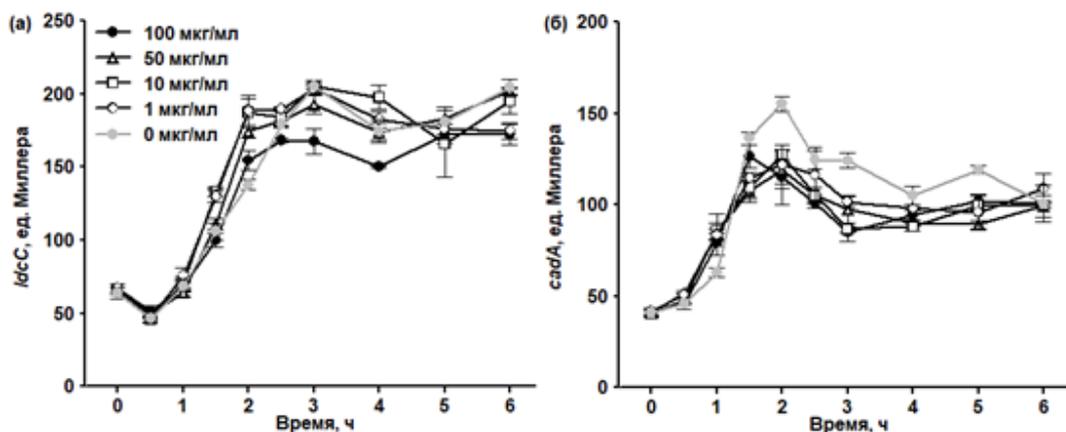


Рис. 3. Влияние метилвиологена (мкг/мл) на уровень экспрессии гена *ldcC* (а) и гена *cadA* (б) в клетках *E. coli*, выращиваемых без перемешивания. Метилвиологен добавлен в 0 ч.

[Effect of methyl viologen (µg/mL) on the expression of the *ldcC* (а) and *cadA* (б) genes in *E. coli* cells grown without agitation. Methyl viologen was added at 0 h.]

Усиление аэрации за счет повышения интенсивности перемешивания усиливало действие метилвиологена, в частности, добавка 100 мкг/мл данного вещества вызывала снижение скорости роста культуры (см. рис 16). Тем не менее, усиление окислительного стресса при повышении интенсивности перемешивания не сопровождалось увеличением уровня экспрессии гена *cadA* и приводило к снижению уровня экспрессии гена *ldcC* (рис. 4).

Ранее было показано, что в клетках *Vibrio vulnificus*, подвергнутых действию метилвиологена в концентрации 1–6 мМ (≈ 257 –1 543 мкг/мл), повышается лизиндекарбоксилазная активность и транскрипция

гена *cadA*, а в качестве основного транскрипционного регулятора в этих условиях выступает SoxR (гомолога SoxS у данного микроорганизма не обнаружено) [Kim, Choi, Lee, 2006].

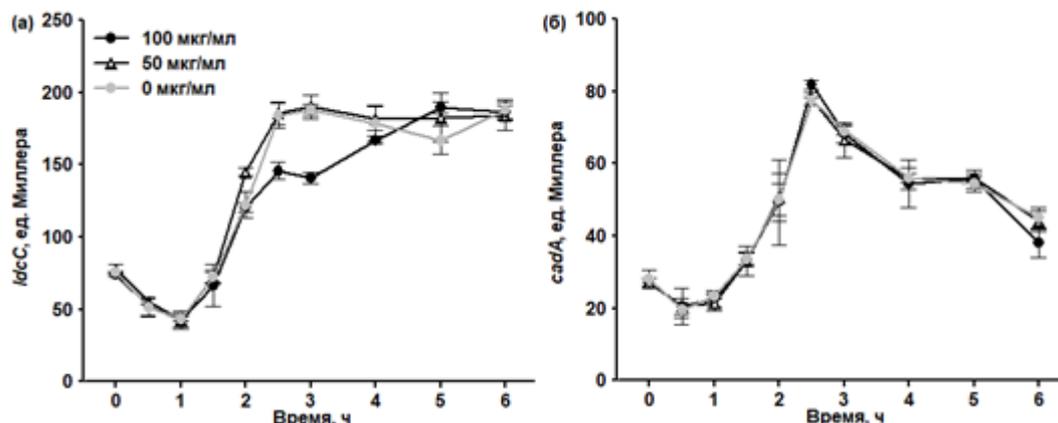


Рис. 4. Влияние метилвиологена (мкг/мл) на уровень экспрессии гена *ldcC* (а) и гена *cadA* (б) в клетках *E. coli*, выращиваемых с перемешиванием со скоростью 100 об/мин. Метилвиологен добавлен в 0 ч.

[Effect of methyl viologen ($\mu\text{g/mL}$) on the expression of the *ldcC* (a) and *cadA* (б) genes in *E. coli* cells grown with agitation at 100 r.p.m. Methyl viologen was added at 0 h.]

Полученные нами данные свидетельствуют в пользу того, что в условиях окислительного стресса, вызванного редокс-циклирующим агентом метилвиологеном, вклад повышения уровня транскрипции генов, кодирующих лизиндекарбоксилазы, в общее увеличение лизиндекарбоксилазной активности клеток *E. coli* и накопление кадаверина незначителен. Сравнение изменения профилей экспрессии генов *cadA/ldcC* и гена *nfo*, входящего в *soxRS*-регулон, в ответ на воздействие метилвиологена демонстрирует малую вероятность того, что механизмы регуляции экспрессии данных генов одинаковы.

Следует отметить, что полученные выводы распространяются лишь на случаи воздействия, вызывающие окислительный стресс, но не сопровождающиеся гибелью бактериальных клеток. Возможно, в других экспериментальных условиях воздействие метилвиологена будет оказывать более значительное влияние на экспрессию генов синтеза кадаверина.

Заключение

Таким образом, воздействие генератора супероксидных радикалов метилвиологена вызывает в клетках *E. coli* незначительное кратковременное увеличение транскрипции генов *ldcC* и *cadA*. Изменение профиля экспрессии генов синтеза кадаверина в ответ на супероксидный окислительный стресс значительно отличается от изменения экспрессии гена *nfo*, входящего в регулон под контролем регуляторов SoxR и SoxS.

Список источников

1. Akhova A. et al. Cadaverine biosynthesis contributes to decreased *Escherichia coli* susceptibility to antibiotics // *Research in Microbiology*. 2021. Vol. 172. P. 103881. DOI: 10.1016/j.resmic.2021.103881.
2. Ding H., Dimple B. Direct nitric oxide signal transduction via nitrosylation of iron-sulfur centers in the SoxR transcription activator // *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. 2000. Vol. 97. P. 5146–5150. DOI: 10.1073/pnas.97.10.5146.
3. Felix J. et al. Structural and functional analysis of the *Francisella* lysine decarboxylase as a key actor in oxidative stress resistance // *Scientific Reports*. 2021. Vol. 11. P. 972. DOI: 10.1038/s41598-020-79611-5.
4. Gu M., Imlay J.A. The SoxRS response of *Escherichia coli* is directly activated by redox-cycling drugs rather than by superoxide // *Molecular Microbiology*. 2011. Vol. 79. P. 136–150. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2010.07520.x.
5. Hidalgo E. et al. Binuclear [2Fe-2S] clusters in the *Escherichia coli* SoxR protein and role of the metal centers in transcription // *Journal of Biological Chemistry*. 1995. Vol. 270. P. 20908–20914. DOI: 10.1074/jbc.270.36.20908.
6. Kim J.S., Choi S.H., Lee J.K. Lysine decarboxylase expression by *Vibrio vulnificus* is induced by SoxR in response to superoxide stress // *Journal of Bacteriology*. 2006. Vol. 188. P. 8586–8592. DOI: 10.1128/JB.01084-06.

7. Kobayashi K., Tagawa S. Isolation of reductase for SoxR that governs an oxidative response regulon from *Escherichia coli* // *FEBS Letters*. 1999. Vol. 451. P. 227–230. DOI: 10.1016/s0014-5793(99)00565-7.
8. Krapp A.R., Humbert M.V., Carrillo N. The *soxRS* response of *Escherichia coli* can be induced in the absence of oxidative stress and oxygen by modulation of NADPH content // *Microbiology (Reading)*. 2011. Vol. 157. P. 957–965. DOI: 10.1099/mic.0.039461-0.
9. Liochev S.I. et al. Induction of the *soxRS* regulon of *Escherichia coli* by superoxide // *Journal of Biological Chemistry*. 1999. Vol. 274. P. 9479–9481. DOI: 10.1074/jbc.274.14.9479.
10. Martin R.G., Gillette W.K., Rosner J.L. Promoter discrimination by the related transcriptional activators MarA and SoxS: differential regulation by differential binding // *Molecular Microbiology*. 2000. Vol. 35. P. 623–634. DOI: 10.1046/j.1365-2958.2000.01732.x.
11. Michael A.J. Polyamines in Eukaryotes, Bacteria, and Archaea // *Journal of Biological Chemistry*. 2016. Vol. 291. P. 14896–14903. DOI: 10.1074/jbc.R116.734780.
12. Miller H.J. Experiments in molecular genetics. Cold Spring Harbor: Cold Spring Harbor Laboratory, 1972. 466 p.
13. Nunoshiba T. et al. Two-stage control of an oxidative stress regulon: the *Escherichia coli* SoxR protein triggers redox-inducible expression of the *soxS* regulatory gene // *Journal of Bacteriology*. 1992. Vol. 174. P. 6054–6060. DOI: 10.1128/jb.174.19.6054-6060.1992.
14. Rhee H.J., Kim E.J., Lee J.K. Physiological polyamines: simple primordial stress molecules // *Journal of Cellular and Molecular Medicine*. 2007. Vol. 11. P. 685–703. DOI: 10.1111/j.1582-4934.2007.00077.x.
15. Seixas A.F. et al. Bacterial response to oxidative stress and RNA oxidation // *Frontiers in Genetics*. 2022. Vol. 12. P. 821535. DOI: 10.3389/fgene.2021.821535.
16. Tkachenko A.G. Mechanisms of protective functions of *Escherichia coli* polyamines against toxic effect of paraquat, which causes superoxide stress // *Biochemistry (Mosc)*. 2004. Vol. 69. P. 188–194. DOI: 10.1023/b:biry.0000018950.30452.53.
17. Wu J., Weiss B. Two-stage induction of the *soxRS* (superoxide response) regulon of *Escherichia coli* // *Journal of Bacteriology*. 1992. Vol. 174. P. 3915–3920. DOI: 10.1128/jb.174.12.3915-3920.1992.
18. Yamamoto Y. et al. The *Escherichia coli* *ldcC* gene encodes another lysine decarboxylase, probably a constitutive enzyme // *Genes and Genetic Systems*. 1997. Vol. 72. P. 167–172. DOI: 10.1266/ggs.72.167.

References

1. Akhova A., Nesterova L., Shumkov M., Tkachenko A. Cadaverine biosynthesis contributes to decreased *Escherichia coli* susceptibility to antibiotics. *Research in Microbiology*. V. 172 (2021): pp. 103881. DOI: 10.1016/j.resmic.2021.103881.
2. Ding H., Demple B. Direct nitric oxide signal transduction via nitrosylation of iron-sulfur centers in the SoxR transcription activator. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 97 (2000): pp. 5146-5150. DOI: 10.1073/pnas.97.10.5146.
3. Felix J., Siebert C., Ducassou J.N., Nigou J., Garcia P.S., Fraudeau A., Huard K., Mas C., Brochier-Armanet C., Couté Y., Gutsche I., Renesto P. Structural and functional analysis of the *Francisella* lysine decarboxylase as a key actor in oxidative stress resistance. *Scientific Reports*. V. 11 (2021): pp. 972. DOI: 10.1038/s41598-020-79611-5.
4. Gu M., Imlay J.A. The SoxRS response of *Escherichia coli* is directly activated by redox-cycling drugs rather than by superoxide. *Molecular Microbiology*. V. 79 (2011): pp. 136-150. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2010.07520.x.
5. Hidalgo E., Bollinger J.M.Jr., Bradley T.M., Walsh C.T., Demple B. Binuclear [2Fe-2S] clusters in the *Escherichia coli* SoxR protein and role of the metal centers in transcription. *Journal of Biological Chemistry*. V. 270 (1995): pp. 20908-20914. DOI: 10.1074/jbc.270.36.20908.
6. Kim J.S., Choi S.H., Lee J.K. Lysine decarboxylase expression by *Vibrio vulnificus* is induced by SoxR in response to superoxide stress. *Journal of Bacteriology*. V. 188 (2006): pp. 8586-8592. DOI: 10.1128/JB.01084-06.
7. Kobayashi K., Tagawa S. Isolation of reductase for SoxR that governs an oxidative response regulon from *Escherichia coli*. *FEBS Letters*. V. 451 (1999): pp. 227-230. DOI: 10.1016/s0014-5793(99)00565-7.
8. Krapp A.R., Humbert M.V., Carrillo N. The *soxRS* response of *Escherichia coli* can be induced in the absence of oxidative stress and oxygen by modulation of NADPH content. *Microbiology (Reading)*. V. 157 (2011): pp. 957-965. DOI: 10.1099/mic.0.039461-0.
9. Liochev S.I., Benov L., Touati D., Fridovich I. Induction of the *soxRS* regulon of *Escherichia coli* by superoxide. *Journal of Biological Chemistry*. V. 274 (1999): pp. 9479-9481. DOI: 10.1074/jbc.274.14.9479.
10. Martin R.G., Gillette W.K., Rosner J.L. Promoter discrimination by the related transcriptional activators MarA and SoxS: differential regulation by differential binding. *Molecular Microbiology*. V. 35 (2000): pp. 623-634. DOI: 10.1046/j.1365-2958.2000.01732.x.
11. Michael A.J. Polyamines in Eukaryotes, Bacteria, and Archaea. *Journal of Biological Chemistry*. V. 291 (2016): pp. 14896-14903. DOI: 10.1074/jbc.R116.734780.

12. Miller H.J. Experiments in molecular genetics. Cold Spring Harbor, Cold Spring Harbor Laboratory, 1972. 466 p.
13. Nunoshiba T., Hidalgo E., Amábile Cuevas C.F., Demple B. Two-stage control of an oxidative stress regulon: the *Escherichia coli* SoxR protein triggers redox-inducible expression of the *soxS* regulatory gene. *Journal of Bacteriology*. V. 174 (1992): pp. 6054-6060. DOI: 10.1128/jb.174.19.6054-6060.1992.
14. Rhee H.J., Kim E.J., Lee J.K. Physiological polyamines: simple primordial stress molecules. *Journal of Cellular and Molecular Medicine*. V. 11 (2007): pp. 685-703. DOI: 10.1111/j.1582-4934.2007.00077.x.
15. Seixas A.F., Quendera A.P., Sousa J.P., Silva A.F.Q, Arraiano C.M., Andrade J.M. Bacterial response to oxidative stress and RNA oxidation. *Frontiers in Genetics*. V. 12 (2022): pp. 821535. DOI: 10.3389/fgene.2021.821535.
16. Tkachenko A.G. Mechanisms of protective functions of *Escherichia coli* polyamines against toxic effect of paraquat, which causes superoxide stress. *Biochemistry (Mosc)*. V. 69 (2004): pp. 188-194. DOI: 10.1023/b:biry.0000018950.30452.53.
17. Wu J., Weiss B. Two-stage induction of the *soxRS* (superoxide response) regulon of *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*. V. 174 (1992): pp. 3915-3920. DOI: 10.1128/jb.174.12.3915-3920.1992.
18. Yamamoto Y., Miwa Y., Miyoshi K., Furuyama J., Ohmori H. The *Escherichia coli* *ldcC* gene encodes another lysine decarboxylase, probably a constitutive enzyme. *Genes and Genetic Systems*. V. 72 (1997): pp. 167-172. DOI: 10.1266/ggs.72.167.

Статья поступила в редакцию 17.01.2023; одобрена после рецензирования 23.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 17.01.2023; approved after reviewing 23.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

А. В. Ахова – канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории адаптации микроорганизмов;

П. А. Секацкая – лаборант лаборатории адаптации микроорганизмов;

А. Г. Ткаченко – д-р мед. наук, заведующий лабораторией адаптации микроорганизмов.

Information about the authors

A. V. Akhova – Cand. Sc. (Biol), scientific researcher of the laboratory of microbial adaptation;

P. A. Sekatskaya – laboratory assistant of the laboratory of microbial adaptation;

A. G. Tkachenko – Doc. Sci. (Med), head of the laboratory of microbial adaptation.

Вклад авторов:

Ахова А. В. – концепция исследования, разработка методологии, проведение экспериментов, написание текста статьи.

Секацкая П. А. – проведение экспериментов.

Ткаченко А. Г. – научное руководство, написание текста статьи.

Contribution of the authors:

Akhova A. V. – research design, methodology development, carrying out the experiments, writing the text.

Sekatskaya P. A. – carrying out the experiments.

Tkachenko A. G. – scientific management, revision of the text.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Обзорная статья

УДК 579.61

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-58-64

Бактерии порядка Flavobacteriales: экологические особенности и клиническое значение в развитии патологии человека: обзор

Ксения Валерьевна Зубова

Саратовский национальный исследовательский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского,
Саратов, Россия, zubovaksushechka@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9406-080X>

Аннотация. Представлены характеристики отдельных представителей порядка Flavobacteriales, в частности, клинически значимых флавобактерий семейства *Weeksellaceae*. Описаны морфологические, культуральные, биохимические свойства значимых для медицины и биологии видов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter*. Отмечен ряд их физиологических особенностей. Приведены некоторые данные о филогении этих организмов. Рассмотрены экологические характеристики, представлены сведения о некоторых видах, патогенных для человека и животных, приведены литературные данные о резистентности к современным антимикробным препаратам. Описаны клинические случаи инфицирования бактериями родов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter*, особенности вызываемых ими заболеваний, а также приведены данные о частоте инфицирования этими микроорганизмами. Выявлено, что виды, относящиеся к порядку Flavobacteriales, могут представлять опасность для людей с ослабленным иммунитетом, с хроническими заболеваниями, такими как муковисцидоз и онкология, а также для младенцев и пожилых людей. Установлено, что представители порядка вызывают нозокомиальные инфекции. Установлено, что клинически значимые виды флавобактерий имеют природную устойчивость к широкому спектру антимикробных препаратов, что затрудняет подбор эффективной этиотропной терапии.

Ключевые слова: Flavobacteriales, морфология, биохимические свойства, условно-патогенные флавобактерии, нозокомиальные инфекции

Для цитирования: Зубова К. В. Бактерии порядка Flavobacteriales: экологические особенности и клиническое значение в развитии патологии человека: обзор // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 58–64. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-58-64>.

MICROBIOLOGY

Review article

The order Flavobacteriales: ecological features and clinical significance in the development of human pathology: review

Ksenia V. Zubova

Saratov National Research State University named after N.G. Chernyshevsky, Saratov, Russia, zubovaksushechka@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9406-080X>

Abstract. The article presents an overview of some representatives of the order Flavobacteriales, in particular clinically significant members of the family Weeksellaceae. Morphological, cultural, and biochemical properties of species important for medicine and biology, namely *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia*, and *Empedobacter*, are described. Several physiological features are highlighted. Some data on the phylogeny of these organisms are given. Ecological characteristics are considered, and information about some pathogenic species for humans and animals is presented. Also, literature data on resistance to currently available antimicrobial drugs are given. Clinical cases of infections with bacteria of the genera *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia*, and *Empedobacter*, features of the diseases caused, and data on the frequency of infections with these microorganisms are reported. Based on the analyzed data, it has been revealed that species belonging to the order Flavobacteriales may pose a risk to immunocompromised people, to patients with chronic diseases such as cystic fibrosis and oncology, and to infants and the elderly. It has been established that representatives of the order cause nosocomial infections. It has been also found that clinically significant species have intrinsic resistance to a wide range of antimicrobials, and therefore the selection of etiotropic therapy is difficult.

Keywords: Flavobacteriales, morphology, biochemical properties, conditionally pathogenic microorganisms, nosocomial infections

For citacion: Zubova K. V. [The order Flavobacteriales: ecological features and clinical significance in the development of human pathology: review]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 58-64. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-58-64>.

Введение

Неферментирующие грамотрицательные бактерии (НФГОБ) играют важную роль в этиологической структуре инфекционных осложнений, особенно для пациентов на фоне иммуносупрессии различного генеза. Многие из видов группы НФГОБ являются представителями ризобиома ряда растений, почвенного и водного микробиома. Учитывая их широкую распространенность не только в условиях лечебно-профилактических учреждений (ЛПУ), но и в окружающей среде, возникает вопрос о необходимости оценки патогенетического потенциала и микробиологических рисков для пациентов в отношении не только бактерий с доказанным клиническим значением (*Pseudomonas aeruginosa*, *Stenotrophomonas maltophilia*, *Acinetobacter baumannii*), но и представителей порядка Flavobacteriales.

Стремительное развитие в последние годы микробиологии, возможность использования метода времяпролетной MALDI-ToF масс-спектрометрии для рутинной идентификации, открыли перед бактериологами и биологами гетерогенную группу возбудителей с неустановленным клиническим значением. С целью понимания их роли в развитии патологии человека нами проведена работа по изучению и структурированию имеющихся в литературе научных данных.

В последние годы все чаще обнаруживаются сообщения об инфекциях, которые связаны с представителями порядка Flavobacteriales, а именно родов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter* семейства Weeksellaceae. Бактерии этого порядка характеризуются высокой устойчивостью к факторам внешней среды и широким ареалом обитания [McBride, 2014]. Флавобактерии этих родов относятся к группе НФГОБ, обладающих множественной лекарственной устойчивостью к широкому спектру антибиотиков: пенициллинам, цефалоспорином первого и второго поколений, цефтриаксону, азтреонаму, хлорамфениколу, эритромицину, аминогликозидам, имипенему и меропенему, а также способностью к продукции карбапенемаз. Для флавобактерий семейства Weeksellaceae характерно отсутствие полных структурированных данных о их клиническом и эпидемиологическом значении [Carvalho, Marson, Levy, 2017]. Мультирезистентность бактерий родов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter* вызывает сложности в подборе этиотропной терапии и усиливает риски неблагоприятного течения инфекции.

Особенности флавобактерий рода *Chryseobacterium*

Род *Chryseobacterium* представлен грамотрицательными, аэробными, неподвижными, каталазо- и оксидазоположительными бактериями. В окрашенных по Граму мазках возбудители имеют вид длинных, тонких и изогнутых палочек. Все штаммы *Chryseobacterium* spp. гидролизуют желатин и эскулин. Результаты некоторых биохимических тестов (например, тест на ДНКазу, уреазу, гидролиз крахмала) могут варьировать и зависят от выбора питательной среды, химических реактивов и длительности инкубации [Pickett, 1989]. Хризеобактерии дают положительную реакцию на индол, которая часто бывает слабовыраженной. В этом случае для ее проведения следует использовать наиболее чувствительный метод Эрлиха [Боронина и др., 2003]. *Chryseobacterium* spp. хорошо растут на простых питательных средах, кровяном и шоколадном агаре, образуя колонии в течение 24 ч. Оптимальная температура инкубации составляет 35–37°C. Значительно медленнее хризеобактерии растут на агаре МакКонки, в некоторых случаях рост может отсутствовать. Характеризуются способностью при росте на питательных средах продуцировать желтый или оранжевый пигмент различной интенсивности.

Чаще всего хризеобактерии являются возбудителями инфекций мочевыводящих путей и легких. В литературе описан клинический случай мочекаменной болезни, ассоциированной с *Chryseobacterium gleum* [Garg et al., 2015]. Есть данные о развитии пневмонии у грудного ребенка, поступившего с нефротоксическим синдромом и подключенного к аппарату искусственной вентиляции легких. При этом показано, что пневмония вызвана присутствием представителей вида *C. gleum*, выделенных из трахеальной трубки аппарата.

По данным D.E. Izaguirre-Anariba и V. Sivapalan [2020], представители вида *C. indologenes* могут являться причиной возникновения бактериемии. Флавобактерии были выделены из гемокультуры пожилого мужчины с терминальной стадией почечной недостаточности. P.R. Hsueh et al. [1996] описали случаи бактериемии у 12 пациентов на юге Тайваня за период с 1992 по 1994 г. Как отметили авторы, у шести пациентов была диагностирована пневмония, у двоих – первичная бактериемия, связанная с контаминацией множественных ожогов, четверо пациентов имели диагнозы: пионефроз, перитонит, инфекция желчевыводящих путей и хирургическая раневая инфекция. У пяти пациентов из списка обнаружены злокачественные новообразования [Hsueh et al., 1996].

Большое исследование на тему инфицирования пациентов с муковисцидозом флавобактериями

Chryseobacterium и *Elizabethkingia* провели в педиатрическом отделении университетской больницы Хаджеттепе (Анкара, Турция) в период с 2012 по 2016 гг. Авторы получили 18 изолятов, принадлежащих к роду *Chryseobacterium* (в частности, 6 штаммов *C. indologenes* и 2 штамма *C. gleum*) и 5 изолятов *Elizabethkingia* (3 штамма *E. meningoseptica* и 2 штамма *E. anophelis*), при этом Н.С. Mirza et al. [2018] отметили, что из всех пациентов отделения у 81.8% был поставлен диагноз муковисцидоз.

А. Guiu et al. [2014] свидетельствуют о увеличении роли флавобактерий *Chryseobacterium* в патологии дыхательной системы у больных муковисцидозом. За три года наблюдений увеличилось число больных, инфицированных бактериями *Chryseobacterium* spp., от 9 пациентов было выделено 17 изолятов. Авторы указывают, что у троих пациентов наблюдалась хроническая колонизация *Chryseobacterium* spp., а у одного из пациентов значительно нарушилась функция легких. Следует учитывать, что хризеобактерии характеризуются как генетически детерминированной, так и приобретенной множественной лекарственной устойчивостью. В отсутствии рекомендаций по определению чувствительности для данной группы флавобактерий, подбор препаратов для терапии может представлять значительную сложность для клиницистов.

Особенности представителей рода *Elizabethkingia*

В 2005 г. вышла статья К.К. Kim et al., [2005] о реклассификации на основании анализа секвенирования гена 16S рРНК флавобактерий, принадлежащих ранее к видам *C. meningosepticum* и *C. miricola*. Авторами предложен новый таксон *Elizabethkingia* gen. nov. Бактерии получили новые названия, такие как *E. meningoseptica* и *E. miricola* соответственно. Представители вновь предложенного таксона *E. meningoseptica*, как и их близкородственные флавобактерии *Chryseobacterium* spp., являются новыми патогенами, которые могут вызывать серьезные проблемы у пациентов, госпитализированных в стационары, в частности, в палаты интенсивной терапии и реанимации. Опасность бактерий вида *E. meningoseptica* заключается в их множественной лекарственной устойчивости и способности адаптироваться к различным условиям среды обитания. Данные микроорганизмы способны вызывать бактериемию, менингиты, заболевания респираторного тракта, в частности пневмонии, бронхиты и заболевания носоглотки. Чаще всего этот инфекционный агент поражает людей с хроническими заболеваниями, с ослабленным иммунитетом, недоношенных детей, а также пациентов, находящихся на длительной внутривенной антибиотикотерапии [Jean et al., 2014]. Для лечения инфекции, вызванной флавобактериями *E. meningoseptica*, используют ванкомицин, рифампицин, новые фторхинолоны, комбинацию пиперациллин-тазобактам, миноциклин и тигециклин.

Г.Н. Pereira et al. [2013] показали, что за двухгодичный период с августа 2010 и по апрель 2012 г. в больнице при институте Данте Паццанезе и в больнице Бригадейро (Сан-Пауло, Бразилия) было выявлено девять пациентов, инфицированных бактериями *E. meningoseptica*. Все инфекции были внутрибольничными и регистрировались в отделении кардиоторакальной хирургии, а также в трансплантологическом и гематологическом отделениях. Чаще всего флавобактерии вызывали бактериемию, образуя биопленки в венозных катетерах. По данным Y.T. Lin et al. [2009], флавобактерии *E. meningoseptica* имели хромосомные гены *GOB-18* и *BlaB*, ответственные за продукцию металло-β-лактамаз, которые могут гидролизовать большинство бета-лактамовых антибиотиков. Эти бактерии имели природную устойчивость к большинству β-лактамов, включая карбапенемы. Однако они чувствительны к антибиотикам (ванкомицин, хинолоны, триметоприм-сульфаметоксазол, тигециклин и рифампицин), которые эффективны против грамположительных бактерий.

Флавобактерии, принадлежащие к виду *E. anopheles*, впервые были выделены из дыхательных путей человека во время вспышки пневмонии в начале января 2016 г. в штате Висконсин (США). В клинической картине у пациентов отмечались сильная лихорадка и затрудненное дыхание. Большинство заболевших оказались старше 65 лет. Вспышка привела к гибели не менее 20 человек из 65 заболевших. Ранее, в 2011 г., представители вида *E. anopheles* были выделены из кишечника комаров. Однако этот факт не позволил установить причину вспышки пневмонии среди населения штата Висконсин [Janda, Lopez-Denise, 2017].

От пациентов, больных муковисцидозом, также выделяют флавобактерии рода *Elizabethkingia*. В 2018 г. Н.С. Mirza et al. [2018], при изучении респираторной микрофлоры больных муковисцидозом, выделили 5 изолятов *Elizabethkingia* spp., 3 из которых принадлежали к виду *E. meningoseptica*, 2 – к *E. anopheles*. E. Snesrud, P. McGann, E. Walsh [2019] описали случаи заражения бактериями *E. anopheles* в Нью-Йорке (США). В 2017 г. от 4 пациентов разного пола и возраста были получены изоляты *E. anophelis*, при этом у одного пациента диагностирован муковисцидоз. Эти бактерии обнаруживались в крови пациентов, у всех было тяжелое состояние при поступлении, связанное с обострением хронических заболеваний.

В исследованиях D.T.D. Kenna et al. [2018] показано, что в Великобритании у пациентов, больных муковисцидозом, преобладали флавобактерии вида *E. miricola*. У 38 пациентов выделили 43 изолята, относящихся к данному виду. У больных муковисцидозом был проведен анализ на определение чувствитель-

ности к антибиотикам. 12 изолятов от общего числа оказались устойчивы к бета-лактамам, за исключением комбинации пиперациллин-тазобактам. Выраженная степень чувствительности была обнаружена только к миноциклину и ко-тримоксазолу. С использованием гель-электрофореза в импульсном поле были выявлены 4 общих штамма среди 17 пациентов с муковисцидозом в одной педиатрической клинике, но эпидемиологические исследования не подтвердили передачу инфекции от пациента к пациенту.

Особенности представителей рода *Empedobacter*

Еще одними потенциальными возбудителями у пациентов с иммуносупрессией различной этиологии можно назвать представителей рода *Empedobacter*. По литературным данным, бактерии рода *Empedobacter* выделяются из клинических образцов крови, органов дыхания, ран, плевральной жидкости и мочевыводящих путей. Как и другие представители семейства Weeksellaceae, они имеют природную устойчивость ко многим антибиотикам, включая карбапенемы, что является серьезной проблемой при подборе эффективной этиотропной терапии.

Представители вида *Empedobacter falsenii* могут вызывать инфекции урогенитального тракта, дыхательных путей, раневых поверхностей и неонатальный менингит. Голландские исследователи описали случай инфицирования бактериями *E. falsenii* мочевыводящих путей младенца. D. Sharma et al. [2016] описали случай бактериемии и менингита у новорожденной девочки, которая поступила в отделение интенсивной терапии спустя три часа после рождения. В крови и ликворе были обнаружены бактерии *E. brevis*. С использованием теста на чувствительность к антибактериальным препаратам показано, что изолированный штамм был чувствителен к тетрациклину, тигециклину и цефоперазону-сульбактаму и устойчив к ципрофлоксацину, колистину, амикацину, амоксициклу, ампициллину, цефазолину, цефепиму, цефотаксиму, цефтазидиму, цефиксиму, эртапенему, гентамицину, имипенему, левофлоксацину, меропенем, комбинации пиперациллин + тазобактам, пиперациллин и тобрамицин. Выздоровление пациентки наступило после проведения внутривенной антибиотикотерапии цефоперазон-сульбактам. В книге «Atypical Bacteria in the CF Airways: Diversity, Clinical Consequences, Emergence and Adaptation» описываются случаи инфицирования пациентов бактериями *E. falsenii* и *E. brevis* [Marchandin, Michon, Jumas-Bilak, 2012]. Имеются данные об инфицировании детей с муковисцидозом мультирезистентными бактериями *E. falsenii* [Tural et al., 2021]. Описана полирезистентность бактерий рода *Empedobacter* к таким антибиотикам, как ампициллин, ампициллин-сульбактам, меропенем, ко-тримаксазол, ципрофлоксацин, имипенем, пиперациллин-тазобактам и колистин [Matías et al., 2015; Zaman et al., 2017].

Заключение

Бактерии родов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter* представляют интерес для медицинских микробиологов и клиницистов как потенциально опасные патогены, которые все чаще выявляются в медицинских учреждениях, а также у людей с хроническими заболеваниями. Отсутствие всестороннего изучения особенностей данных бактерий как возбудителей бактериальных осложнений является проблемой, которая сказывается на успехе лечения пациентов и идентификации бактерий, ставит под вопрос эпидемиологические особенности распространения и передачи. Подходы к терапии инфекций, ассоциированных с видами родов *Chryseobacterium*, *Elizabethkingia* и *Empedobacter* к настоящему времени не разработаны, нет единого стандартизированного протокола лечения и диагностики инфекций, вызванных данными бактериями. Отдельную проблему представляет сложность микробиологической диагностики родов семейства Weeksellaceae, ввиду возможности их некорректной идентификации как представителей других, близких к ним родов *Cytophaga*, *Aeromonas* spp. или *Sphingobacterium* spp. Высокий уровень резистентности к широкому спектру антибактериальных препаратов, устойчивость в окружающей среде, неясный механизм передачи инфекции, а также наличие генов вирулентности позволяют предположить возможность включения указанных возбудителей в список патогенов, имеющих значение в развитии нозокомиальных инфекций. Требуется накопление клинического опыта наблюдений за пациентами, колонизированными указанными возбудителями для лучшего понимания их роли в патологических состояниях, а также для оптимизации протоколов микробиологической диагностики и терапии.

Список источников

1. Боронина Л.Г. и др. Род *Chryseobacterium* (*Flavobacterium*): клиническое значение, идентификация, чувствительность к антибиотикам // Клиническая микробиология и антимикробная химиотерапия. 2003. Т. 5, № 3. С. 243–250. URL: <https://cmac-journal.ru/publication/2003/3/cmac-2003-t05-n3-p243/>
2. Зубова К.В. и др. Видовой состав представителей порядка Flavobacteriales, выделенных от пациентов с муковисцидозом в Российской Федерации за 2019–2021 гг. // Проблемы медицинской микологии. 2022. Т. 24, № 2. С. 74–75.

3. Abdalhamid B. et al. *Chryseobacterium gleum* pneumonia in an infant with nephritic syndrome // IDCases. 2016. Vol. 5. P. 34–36. DOI: 10.1016/j.idcr.2016.06.004
4. Garg S. et al. Pyonephrosis due to *Chryseobacterium gleum*: a first case report // Indian Journal of Medical Microbiology. 2015. Vol. 2, № 33. P. 311–313. DOI: 10.4103/0255-0857.154894
5. Carvalho F.É.B., Marson A.L., Levy C.E. Challenges in the identification of *Chryseobacterium indologenes* and *Elizabethkingia meningoseptica* in cases of nosocomial infections and patients with cystic fibrosis // New Microbes and New Infections. 2017. Vol. 20. P. 27–33. DOI: 10.1016/j.nmni.2017.09.002
6. Guiu A. et al. *Chryseobacterium* spp., a new opportunistic pathogen associated with cystic fibrosis? // Enfermedades Infecciosas Microbiología Clínica. 2014. Vol. 32, № 8. P. 497–501. DOI: 10.1016/j.eimc.2013.08.003
7. Hsueh P.R. et al. *Flavobacterium indologenes* bacteremia: clinical and microbiological characteristics // Clinical Infectious Diseases. 1996. Vol. 23, № 3. P. 550–555. DOI: 10.1093/clinids/23.3.550
8. Izaguirre-Anariba D.E., Sivapalan V. *Chryseobacterium indologenes*, an emerging bacteria: A case report and review of literature // Cureus. 2020. Vol. 12, № 1. Article e6720. DOI: 10.7759/cureus.6720
9. Janda J.M., Lopez-Denise L. Mini review: New pathogen profiles: *Elizabethkingia anopheles* // Diagnostic Microbiology and Infectious Disease. 2017. Vol. 88. P. 201–205. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2017.03.007
10. Jean S.S. et al. *Elizabethkingia meningoseptica*: an important emerging pathogen causing healthcare-associated infections // Journal of Hospital Infection. 2014. Vol. 86, № 4. P. 244–249. DOI: 10.1016/j.jhin.2014.01.009
11. Kamran Z. et al. *Empedobacter falsenii*: a rare non-fermenter causing urinary tract infection in a child with bladder cancer // SOA: Clinical Medical Cases, Reports & Reviews. 2017. Vol. 1, № 1. P. 1–3. DOI: 10.12998/wjcc.v5.i5.187
12. Kenna D.T.D. et al. *rpoB* gene sequencing highlights the prevalence of an *E. miricola* cluster over other *Elizabethkingia* species among UK cystic fibrosis patients // Diagnostic Microbiology and Infectious Disease. 2018. Vol. 90. P. 109–114. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2017.10.014
13. Kim K.K. et al. Transfer of *Chryseobacterium meningosepticum* and *Chryseobacterium miricola* to *Elizabethkingia* gen. nov. as *Elizabethkingia meningoseptica* comb. nov. and *Elizabethkingia miricola* comb. nov. // International Journal of Systematic and Evolution Microbiology. 2005. Vol. 55. P. 1287–1293. DOI: 10.1099/ijs.0.63541-0
14. Lin Y.-T. et al. Tigecycline and colistin susceptibility of *Chryseobacterium meningosepticum* isolated from blood in Taiwan // International Journal of Antimicrobial Agents. 2009. Vol. 34, № 1. P. 100–101. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2009.01.011
15. Marchandin H., Michon A.L., Jumas-Bilak E. Atypical Bacteria in the CF Airways // Diversity, Clinical Consequences, Emergence and Adaptation. 2012. URL: <https://www.researchgate.net/publication/224829099>. DOI: 10.5772/30253
16. McBride M.J. The family Flavobacteriaceae // The Prokaryotes. 2014. P. 643–667. DOI: 10.1007/978-3-642-38954-2_130
17. Mirza H.C. et al. Clinical strains of *Chryseobacterium* and *Elizabethkingia* spp. isolated from pediatric patients in a university hospital: Performance of MALDI-TOF MS-based identification, antimicrobial susceptibilities, and baseline patient characteristics // Microbial Drug Resistance. 2018. Vol. 24, № 6. P. 816–821. DOI: 10.1089/mdr.2017.0206
18. Pereira G.H. et al. Nosocomial infections caused by *Elizabethkingia meningoseptica*: An emergent pathogen // The Brazilian Journal of Infectious Diseases. 2013. Vol. 17, № 5. P. 606–609. DOI: 10.1016/j.bjid.2013.02.011
19. Pickett M.J. Methods for identification of flavobacteria // Journal of Clinical Microbiology. 1989. Vol. 27. P. 2309–2315. DOI: 10.1128/jcm.27.10.2309-2315.1989.
20. Sharma D. et al. *Empedobacter brevis* meningitis in a neonate: A very rare case of neonatal meningitis and literature review // Case Reports in Pediatrics. 2016. Vol. 5. P. 1–4. DOI: 10.1155/2016/7609602
21. Snesrud E., McGann P., Walsh E. Clinical and genomic features of the first cases of *Elizabethkingia anopheles* infection in New York, including the first case in a healthy infant without previous nosocomial exposure // Journal of the Pediatric Infectious Diseases Society. 2019. Vol. 8, № 3. P. 269–271. DOI: 10.1093/jpids/piy071
22. Tural D.A. et al. Clinical characteristics of children with cystic fibrosis infected with unusual bacteria // Minerva Pediatr (Torino). 2021. Apr. 15. P. 111–114. DOI: 10.23736/S2724-5276.21.06189-2
23. Van der Velden et al. First report of a *Wautersiella falsenii* isolated from the urine of an infant with pyelonephritis // Diagnostic Microbiology and Infectious Disease. 2012. Vol. 4, № 74. P. 404–405. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2012.08.008

References

1. Boronina L.G., Kukushkina M.P., Krutova K.V., Blinova S.M. [The genus *Chryseobacterium* (*Flavobacterium*): Clinical significance, identification, sensitivity to antibiotics]. *Kliničeskaja mikrobiologija i antimikrobnaja chimioterapija*. V. 5, No. 3 (2003): pp. 243-250. (In Russ.). Available at: <https://cmac-journal.ru/publication/2003/3/cmac-2003-t05-n3-p243/>.
2. Zubova K.V., Kuzmina E.A., Kondratenko O.V., Glinskaya E.V. [Species composition of representatives of the order Flavobacteriales isolated from patients with cystic fibrosis in the Russian Federation for 2019–2021]. *Problemy medicinskoj mikologii*. V. 24, No. 2 (2022): pp. 74-75. (In Russ.).
3. Abdalhamid B., Elhadi N., Alsamman K., Aljindan R. *Chryseobacterium gleum* pneumonia in an infant with nephritic syndrome. *IDCases*. V. 5 (2016): pp. 34-36. DOI: 10.1016/j.idcr.2016.06.004.
4. Garg S., Appannanavar S.B., Mohan B., Taneja N. Pyonephrosis due to *Chryseobacterium gleum*: a first case report. *Indian Journal of Medical Microbiology*. V. 2, No. 33 (2015): pp. 311-313. DOI: 10.4103/0255-0857.154894
5. Carvalho F.É.B., Marson A.L., Levy C.E. Challenges in the identification of *Chryseobacterium indologenes* and *Elizabethkingia meningoseptica* in cases of nosocomial infections and patients with cystic fibrosis. *New Microbes and New Infections*. V. 20 (2017): pp. 27-33. DOI: 10.1016/j.nmni.2017.09.002.
6. Guiu A., Buendía B., Llorca L., Gómez Punter R.M., Girón R. *Chryseobacterium* spp., a new opportunistic pathogen associated with cystic fibrosis? *Enfermedades Infecciosas Microbiología Clínica*. V. 32, No. 8 (2014): pp. 497-501. DOI: 10.1016/j.eimc.2013.08.003.
7. Hsueh P.R., Hsiue T.R., Wu J.J., Teng L.J., Ho S.W., Hsieh W.C., Luh K.T. *Flavobacterium indologenes* bacteremia: clinical and microbiological characteristics. *Clinical Infectious Diseases*. V. 23, No. 3 (1996): pp. 550-555. DOI: 10.1093/clinids/23.3.550.
8. Izaguirre-Anariba D.E., Sivapalan V. *Chryseobacterium indologenes*, an emerging bacteria: A case report and review of literature. *Cureus*. V. 12, No. 1 (2020): Article e6720. DOI: 10.7759/cureus.6720.
9. Janda J.M., Lopez-Denise L. Mini review: New pathogen profiles: *Elizabethkingia anopheles*. *Diagnostic Microbiology and Infectious Disease*. V. 88 (2017): pp. 201-205. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2017.03.007.
10. Jean S.S., Lee W.S., Hen F.L., Ou T.Y., Hsueh P.R. *Elizabethkingia meningoseptica*: an important emerging pathogen causing healthcare-associated infections. *Journal of Hospital Infection*. V. 86, № 4 (2014): pp. 244-249. DOI: 10.1016/j.jhin.2014.01.009.
11. Kamran Z., Parakriti G., Varpeet K., Balvinder M., Neelam T. *Empedobacter falsenii*: a rare non-fermenter causing urinary tract infection in a child with bladder cancer. *SOA: Clinical Medical Cases, Reports & Reviews*. V. 1, No. 1 (2017): pp. 1-3. DOI: 10.12998/wjcc.v5.i5.187.
12. Kenna D.T.D., Fuller A., Martin K., Perry C., Pike R., Burns P.J., Narayan O., Wilkinson S., Hill R., Woodford N., Logan J.M.J., Turton J. *rpoB* gene sequencing highlights the prevalence of an *E. miricola* cluster over other *Elizabethkingia* species among UK cystic fibrosis patients. *Diagnostic Microbiology and Infectious Disease*. V. 90 (2018): pp. 109-114. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2017.10.014.
13. Kim K.K., Kim M.K., Lim J.H., Park H.Y., Lee S.T. Transfer of *Chryseobacterium meningosepticum* and *Chryseobacterium miricola* to *Elizabethkingia* gen. nov. as *Elizabethkingia meningoseptica* comb. nov. and *Elizabethkingia miricola* comb. nov. *International Journal of Systematic and Evolution Microbiology*. V. 55 (2005): pp. 1287-1293. DOI: 10.1099/ijss.0.63541-0.
14. Lin Y.-T., Chan Y.-J., Chiu C.-H., Lin M.-L., Yu K.-W., Wang F.-D., Liu C.-Y. Tigecycline and colistin susceptibility of *Chryseobacterium meningosepticum* isolated from blood in Taiwan. *International Journal of Antimicrobial Agents*. V. 34, No. 1 (2009): pp. 100-101. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2009.01.011.
15. Marchandin H., Michon A. L., Jumas-Bilak E. Atypical Bacteria in the CF Airways. *Diversity, Clinical Consequences, Emergence and Adaptation*. Cystic Fibrosis – Renewed Hopes through Research. Croatia, 2012. P. 30. DOI: 10.5772/30253.
16. McBride M. J. The Family Flavobacteriaceae. *The Prokaryotes*. (2014): pp. 643-667. DOI: 10.1007/978-3-642-38954-2_130.
17. Mirza H. C., Tuncer Ö., Ölmez S. et al. Clinical Strains of *Chryseobacterium* and *Elizabethkingia* spp. Isolated from Pediatric Patients in a University Hospital : Performance of MALDI-TOF MS-Based Identification, Antimicrobial Susceptibilities, and Baseline Patient Characteristics. *Microbial Drug Resistance*. V. 24, No. 6 (2018): pp. 816-821. DOI: 10.1089/mdr.2017.0206.
18. Pereira G.H., Garcia D.O, Abboud C.S., Barbosa V.L., Silva P.S. Nosocomial infections caused by *Elizabethkingia meningoseptica* : An emergent pathogen. *The Brazilian Journal of Infectious Diseases*. V. 17, No. 5 (2013): pp. 606-609. DOI: 10.1016/j.bjid.2013.02.011.
19. Pickett M. J. Methods for identification of flavobacteria. *Journal of Clinical Microbiology*. V. 27 (1989): pp. 2309-2315. DOI: 10.1128/jcm.27.10.2309-2315.1989.

20. Sharma D., Patel A., Soni P., Sharma P., Gupta B. *Empedobacter brevis* Meningitis in a Neonate: A Very Rare Case of Neonatal Meningitis and Literature Review. *Case Reports in Pediatrics*. V 5 (2016): pp. 1-4. DOI: 10.1155/2016/7609602.

21. Snesrud E., McGann P., Walsh E. Clinical and Genomic Features of the First Cases of *Elizabethkingia anophelis* Infection in New York, Including the First Case in a Healthy Infant Without Previous Nosocomial Exposure. *Journal of the Pediatric Infectious Diseases Society*. V. 8, No. 3 (2019): pp. 269-271. DOI: 10.1093/jpids/piy071.

22. Tural D.A., Ersöz D.D., Emiralioglu N., Ozsezen B., Hazirolan C., Valcin E., Örgelik U., Kiper N. Clinical characteristics of children with cystic fibrosis infected with unusual bacteria. *Minerva Pediatr* (Torino). Apr. 15 (2021): pp. 111-114. DOI: 10.23736/S2724-5276.21.06189-2.

23. Van der Velden L., Jong A.S., Jong H., de Gier R. et al. First report of a *Wautersiella falsenii* isolated from the urine of an infant with pyelonephritis. *Diagnostic Microbiology and Infectious Disease*. V. 4, No. 74 (2012): pp. 404-405. DOI: 10.1016/j.diagmicrobio.2012.08.008.

Статья поступила в редакцию 17.11.2022; одобрена после рецензирования 11.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 17.11.2022; approved after reviewing 11.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

К. В. Зубова – аспирант кафедры микробиологии и физиологии растений.

Information about the author

K. V. Zubova –postgraduate student of the Department of Microbiology and Plant Physiology.

МИКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.64:632.4:577.21:582.282:632.911.2

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-65-75.

Анализ видового разнообразия возбудителей фузариозов на озимой тритикале (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) с использованием молекулярно-генетических методов

А. А. Шварцев^{1,2✉}, М. Л. Королева¹, С. А. Блинова¹, В. С. Рубец², В. В. Пыльнев²

¹ «Синтол», Москва, Россия

² РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алексей Анатольевич Шварцев, alexey.sva@yandex.ru

Аннотация. Определялись доминирующие виды рода *Fusarium* и степень заражения фузариозами изучаемой коллекции. Цель исследования – проведение апробации разработанных нами праймеров на коллекционных штаммах грибов и на сортообразцах озимой тритикале. В работе были изучены 24 культуры грибов, полученных из разных коллекций, а также проведен скрининговый анализ 50 образцов озимой тритикале из коллекции РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. Были подобраны и протестированы праймеры и зонды для определения принадлежности к роду *Fusarium* методом полимеразной цепной реакции в реальном времени (ПЦР-РВ), а также олигонуклеотиды для видовой дифференциации исследуемых грибов. Данные по аналитической специфичности показывают отсутствие ложноположительного результата при анализе образцов ДНК близкородственных и сопутствующих организмов. Аналитическая чувствительность составила не менее 15 копий плазмиды с целевым для ПЦР-РВ тест-системы участком ДНК в реакции. Воспроизводимость полученных результатов экспериментов показала возможность использования системы праймеров и зондов на самых распространенных приборах для проведения ПЦР в реальном времени. Проводился скрининг образцов тритикале на следующие виды грибов: *F. avenaceum*, *F. poae*, *F. culmorum*, *F. oxysporum*, *F. sambucinum*. Проведенное исследование позволило определить наиболее пораженные фузариозами сорта, такие как: ПРАГ522, ПРАГ507, ПРАГ 519, ОГМ-1. Доминирующим видом рода *Fusarium* при анализе коллекции образцов тритикале являлся *F. poae*. Результаты исследования применимы для проведения скрининговых диагностических исследований, как при родовой, так и видовой дифференциации.

Ключевые слова: *Fusarium*, фузариозы, диагностика, ПЦР в реальном времени, набор реагентов, озимая тритикале, видовая диагностика, специфичность

Для цитирования: Анализ видового разнообразия возбудителей фузариозов на озимой тритикале (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus) с использованием молекулярно-генетических методов / Шварцев А. А., Королева М. Л., Блинова С. А., Рубец В. С., Пыльнев В. В. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 65–75. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-65-75>.

MYCOLOGY

Original article

Molecular genetic analysis for *Fusarium* species diversity in the winter triticale (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus)

А. А. Shvartsev^{1,2✉}, М. L. Koroleva¹, S. A. Blinova¹, V. S. Rubets², V. V. Pylnev²

¹ LLC Syntol, Moscow, Russia

² RSAU – MTAА named after K.A. Timiryazev, Moscow, Russia

Corresponding author: Alexey A. Shvartsev, alexey.sva@yandex.ru

Abstract. *Fusarium* is a large genus of fungi and is of interest primarily because numerous species are important plant pathogens. *Fusarium* can infect about 200 species of cultivated crops and lead to significant yield losses. In this regard, it is necessary to diagnose plants to detect fungi of the *Fusarium* genus and determine the phytopathogenic load in crops in order to identify a latent infection. The aim of this study is to test developed primers on fungi DNA collection and winter triticale. In this research, the developed primers were tested on 24 samples of fungi, obtained from different collections and on 50 samples of winter triticale from RSAU-MTAА

named after K.A. Timiryazev. Primers and probes were selected and tested to determine belonging to the genus *Fusarium* by real-time polymerase chain reaction (qPCR). There were no false-positive results in the analysis of other types of fungi and related microorganisms. Analytical sensitivity of the developed oligonucleotides isn't less than 15 copies of plasmid with the target DNA region per qPCR reaction. Diagnostic kit was tested using various Real-Time PCR systems. The triticale samples were tested for the presence of *F. avenaceum*, *F. poae*, *F. culmorum*, *F. oxysporum*, *F. sambucinum*. The greatest defeat by *Fusarium* was in varieties: PRAG522, PRAG507, PRAG 519, OGM-1. The results of the study could be used for screening diagnostic tests.

Keywords: *Fusarium*, fusarium infection, diagnostics, Real-Time PCR, reagents kit, winter triticale, species diagnostics, sensitivity

For citation: Shvartsev A. A., Koroleva M. L., Blinova S. A., Rubets V. S., Pylnev V. V. [Molecular genetic analysis for *Fusarium* species diversity in the winter triticale (*×Triticosecale* Wittm. ex A. Camus)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 65-75. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-65-75>.

Введение

В 1809 г. немецкий ученый Н.Ф. Линк впервые объединил множество разнообразных видов грибов в род *Fusarium* [Гагкаева, 2011]. На первых этапах классификация данного рода проводилась только на основе поверхностных наблюдений, при этом практически не учитывались культуральные особенности изучаемых образцов. На основе только таких наблюдений, было классифицировано более 1 000 видов, разновидностей и форм фузариума [Leslie, Summerell, Bullock, 2006]. В настоящее время чаще всего используют таксономические системы W. Gerlach и Н. Nirenberg (1982 г., включает 73 вида грибов), А.И. Райлло (1950 г., 55 видов) и В.И. Билай (1955, 1977 гг., 31 вид) [Гагкаева и др., 2011]. В связи с отсутствием стабильной таксономии до сих пор происходит соединение и разделение разных таксономических групп [Moretti, 2009]. На официальном сайте Европейской организации по карантину и защите растений (EPPO Global Database) представлено более 130 наименований представителей рода *Fusarium*. Некоторые виды являются карантинными и требуют особого внимания и регулирования [Bubicic et al., 2019].

Большинство видов из рода *Fusarium* в основном являются растительными патогенами, которые вызывают увядание, развиваясь в проводящей системе растений; повреждение колоса, плодов и семян; гниль вегетативных и генеративных частей растений; корневую гниль [Chekali et al., 2011; Okungbowa, Shittu, 2012]. Фузариумы повреждают различные значимые сельскохозяйственные культуры: злаковые (в особенности пшеницу, ячмень, кукурузу), плодовые, овощные, декоративные и другие [Burgess, 2012; Zhao, 2014].

Инфицирование грибами из рода *Fusarium* может происходить на всех стадиях развития растений, от прорастания семян до зрелых вегетативных тканей, в зависимости от растения-хозяина и видов фузариумов. Есть данные о том, что споры грибов рода *Fusarium* сохраняют свою жизнеспособность более 12 лет, находясь в почве. Последние десятилетия отмечается широкое распространение возбудителей фузариоза в основных зерносеющих районах России, а также на юге страны на плодовых культурах [Хасанов, 2017; Якуба, Мищенко, 2019].

Фитопатогенные грибы распространены во многих климатических зонах, некоторые их виды являются эндемиками [Nelson, Dignani, Anaissie, 1994; Гагкаева, Гаврилова, Орина, 2019]. Информация о биоэкологии фузариумов постоянно пополняется и обновляется [Abdel-Azeem et al., 2019]. Почва является основной экологической нишей фузариумов, но есть данные о том, что они могут сохраняться на растительных и животных остатках и переноситься с помощью ветра, воды и насекомых на дальние расстояния [Гагкаева, Гаврилова, Левитин, 2014; Дубровская, 2020]. Помимо растений, грибы рода *Fusarium* могут наносить непоправимый вред здоровью человека [Nelson, Dignani, Anaissie, 1994; Bernal-Martínez, et al., 2012].

Представители данного рода находятся в центре внимания исследователей во всем мире, в основном из-за их микотоксигенных свойств и последующего внедрения вредных метаболитов в пищевую цепь [Suproniene et al., 2010; Islam et al, 2021]. Грибы из рода *Fusarium* способны вырабатывать более 190 микотоксинов, из которых наиболее изученные и опасные являются трихотецены (диацетоксисцирпенол, дезоксиниваленол, Т-2 и др.), фумонизины (В1, В2 и др.), зеараленон [Ji, 2019].

В настоящее время существуют противоречивые взгляды на общие таксономические границы и определения критериев вида, что влияет на законодательство о диагностике заболеваний, управлении и биобезопасности [Summerell, 2019].

Таким образом, необходимо создать универсальную таксономическую систему рода *Fusarium* с четкими родовыми и видовыми характеристиками, которая позволит идентифицировать эти грибы [Gräfenhan et al., 2011]. Разработка праймерных систем позволяет не только проводить диагностику заболеваемости представителями рода *Fusarium*, но уточнить таксономию данного рода [Стахеев и др., 2016].

Начиная с 2011 г., в Центральном регионе России самыми распространёнными видами были *Fusarium avenaceum*, *F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. culmorum* [Гагкаева, 2011]. Так, для ярового ячменя централь-

ной части России в период с 2015 по 2017 гг. наиболее распространёнными оказались четыре вида: *F. culmorum*, *F. oxysporum*, *F. heterosporum* и *F. sporotrichioides* [Глинушкин, 2018]. Однако на данный момент нет достаточных сведений о распространении фузариумов на озимой тритикале, несмотря на ее огромную значимость в сельском хозяйстве. По данным FEBSTAT, объемы посевов тритикале в Российской Федерации сравнимы с посевами риса и сорго.

Цель данного исследования – разработка праймерных систем и скрининг коллекции озимой тритикале РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева для своевременной диагностики фитопатогенных грибов из рода *Fusarium* и предотвращение их распространения на территории Российской Федерации.

Материалы и методы

В работе были использованы культуры грибов рода *Fusarium*, полученные из коллекций РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, ФГБУ «ВНИИКР», ООО «Синтол», НБФМ РАН ВКМ и ЦБН ВКПМ. Образцы зерновок озимой тритикале, выращенные в полевых условиях в 2020 г., предоставлены кафедрой генетики, селекции и семеноводства РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева.

Исследование проводилось на базе ООО «Синтол» и центра коллективного пользования «Биотехнология» ФГБНУ ВНИИСБ.

Для выделения нуклеиновых кислот из чистых культур использовали набор реагентов ДНК-Экстран-3 (EX-513, ООО «Синтол», Россия), основанный на методе тотального осаждения НК спиртами. Образцы зерновок тритикале предварительно измельчали при помощи мельницы Tube Mill 100 control («IKA», Германия), дальнейшее выделение проводили с помощью набора реагентов Фитоскрин-Экспресс (PH-524, ООО «Синтол», Россия). Экстракцию данным набором осуществляли с использованием станции автоматизированного выделения KingFisher Flex System («Thermo Scientific», США).

Для идентификации грибов рода *Fusarium* использовали участки генов *28S-18S rRNA*, РНК полимеразы II (*poly II*) и фрагмент кластера генов биосинтеза трихотеценов (*tri*). Для видовой диагностики были выбраны гены, кодирующие calmodulin (*CaM*), *5.8S rRNA* и *28S rRNA*.

При выполнении классической ПЦР и ПЦР в режиме реального времени использовали набор реагентов для проведения ПЦР-РВ (R-412, ООО «Синтол», Россия), в состав которого входит 10-кратный реакционный буфер, дезоксинуклеозидтрифосфаты и SynTaq ДНК-полимераза с ингибирующей активностью фермента антителами. Финальные концентрации компонентов в реакционной смеси: 3мМ MgCl₂, 0,25мМ dNTP и 3 е.а. ДНК-полимеры. При разработке олигонуклеотидов учитывались температура отжига для праймеров 58–64°C и на 2–5°C выше для зондов; для увеличения специфичности и чувствительности наличие на 3'-конце G или C нуклеотида («GC-зажим»). Наличие и отсутствие вторичных структур (шпилек, димеров или других конформаций) проверяли с помощью онлайн-сервисов ThermoFisher Multiple Primer Analyzer и Олиго Кальк: Программа для расчёта свойств олигонуклеотидов (праймеров). Для расчета температуры отжига олигонуклеотидов использовали онлайн-приложение Promega Biomath Calculators, где указывали следующие характеристики: Step 3 (Enter Values), концентрация MgCl₂ — 3мМ и концентрация ионов натрия/калия – 50мМ. Для флуоресцентно-меченных зондов использовали краситель FAM (карбоксихлорофлуоресцеин) присоединённый к 5'-концу. В качестве гасителя флуоресценции применяли RTQ1, присоединённый к 3'-концу зонда. Для зонда у внутреннего положительного контроля в качестве красителя использовали R6G присоединённый к 5'-концу, в качестве гасителя — BHQ2 присоединённый к 3'-концу. Концентрация праймеров в реакционной смеси была 450 нМ, а зондов – 200 нМ.

Воспроизводимость и повторяемость результатов была подтверждена на четырех приборах для ПЦР в реальном времени: CFX-96 («Bio-Rad», США), АНК-32 («ИАП РАН», Россия), Rotor-Gene 6000 («QiaGen», США), DTprime 5 («ДНК-Технология», Россия). В качестве матрицы был использован образец F 143 *F. oxysporum*.

Аналитические характеристики оценивали с помощью прибора для ПЦР-РВ CFX-96, по следующей программе амплификации: первичная денатурация 95°C – 5 мин.; 95°C – 15 сек., 60°C – 40 сек. (на данном этапе включено считывание сигнала флуоресценции – 49 циклов). Анализ результатов осуществляли регрессионным методом. За положительный результат принимали образцы, уровень сигнала флуоресценции которых превышал 10% от разницы модулей самого высокого и самого низкого сигнала.

Для установления аналитической чувствительности была использована плаزمида pUC57 («Thermo Scientific», США) в качестве основы векторной конструкции с целевой вставкой искомым нуклеотидной последовательности нескольких видов грибов рода *Fusarium*, длиной 112 п.н. Очистка продуктов амплификации выполнялась с помощью набора для выделения ДНК из реакционных смесей «ColGen» (ООО «Синтол», Россия). Реакцию лигирования проводили при температуре 4°C в течение 12 ч. с использованием фермента T4 ДНК лигазы («ThermoFisher Scientific», США), с последующей трансформацией высокоэффективных химически компетентных клеток *E. coli* (NEBExpress Competent) согласно рекомендациям производителя. Наличие векторной вставки проверяли с помощью универсальных праймеров на плазмидную ДНК M13 с последующей визуализацией в 1.5% агарозном геле. Для определения аналити-

ческой чувствительности проводили серию последовательных 10-кратных разведений искомой плазмиды с известной концентрацией.

Аналитическую специфичность ПЦР-РВ проверяли на ДНК 35 близкородственных и сопутствующих организмов: F 4705 *Eutypa sp*; F 985 *Phytophthora cactorum*; F 3333 *P. cinnamomi*; F 3619 *Cylindrocarpon destructans* (*Ilyonectria destructans*); F 3622 *C. destructans* (*I. destructans*); F 4588 *C. destructans* (*I. destructans*); F 4589 *C. destructans* (*I. destructans*); F 3623 *C. destructans* (*I. destructans*); F 865 *C. destructans* (*I. destructans*); FW 122 *C. destructans* (*I. destructans*); FW 221 *C. destructans* (*I. destructans*); FW 133 *C. destructans* (*I. destructans*); FW 192 *C. destructans* (*I. destructans*); FW206 *Ilyonectria robusta*; F 942 *Rhizoctonia solani*; F 3334 *Phanerochaete chrysosporium* (Всерос. коллекция микроорганизмов, г. Пушкино, Московская обл.); *Alternaria tenuissima*; *Aspergillus niger*; *Drechslera avenae*; *Monilinia fructigena*; *Microdochium nivale*; *Bipolaris sorokiniana*; *Cercospora beticola*; *P. infestans*; *Cladosporium*; *Gibellina cerealis*; *Helminthosporium sativum* (*Bipolaris sorokiniana*); *Phoma betae* (*Neocamarosporium betae*); *Botrytis cinerea*; *Rhizoctonia solani*; *Colletotrichum acutatum*; *Cercospora kikuchii* (ООО «Синтол», Россия); *Tilletia laevis*; *T. caries*; *T. controversa* (ФГБУ ВНИИКР, Россия).

Для подтверждения принадлежности образцов к роду *Fusarium* было проведено секвенирование по Сэнгеру на анализаторе Нанофор 05 (ИАП РАН, Россия) с праймерами на *18S rRNA*, для определения родовой принадлежности. При проведении классической ПЦР для секвенирования и видовой идентификации использовали следующую программу амплификации: первичная денатурация 95°C – 5 мин.; 95°C – 15 сек., 60°C – 15 сек., 72°C – 35 сек. (36 циклов); финальная элонгация 72°C – 5 мин. Визуализацию проводили в 1.5%-ном агарозном геле. В качестве интеркалятора применяли бромистый этидий.

Биоинформатический анализ и обработку полученных результатов осуществляли с помощью программного обеспечения UGENE («Унипро», Россия). Для создания множественного выравнивания использовали программу MAFFT v.7.490, с программой визуализации AliView (NBIS, Department of Cell and Molecular Biology, Uppsala University, Швеция).

Результаты и их обсуждение

Нами были проанализированы 24 культуры грибов, полученных из разных коллекций микроорганизмов. У всех образцов была подтверждена принадлежность роду *Fusarium* методом секвенирования по Сэнгеру. Помимо чистых культур нами были изучены зерновки 50 образцов озимой тритикале на наличие возбудителей фузариозов. Все изучаемые образцы тритикале выращены в полевых условиях в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева 2020 г.

В таблице 1 представлены разработанные олигонуклеотиды, позволяющие проводить диагностику образцов на наличие грибов рода *Fusarium* методом ПЦР-РВ. Исследование проводилось в формате мультиплексной ПЦР-РВ с использованием одновременно всех олигонуклеотидов, указанных в табл. 1.

Таблица 1

Последовательность праймеров и зондов для идентификации грибов рода *Fusarium*
[The sequence of primers and probes for the identification of *Fusarium* fungi]

Название	Ми-шень	Последовательность	Референсные последовательности, NCBI
Fus_Spp	tri	F 5'- АТТАТАТТГТААСАТСТГТТТААС -3'	LT222054.1
		Pb 5'-(FAM) TTGTATGCCAАССААСААТ(RTQ1)-3'	
		R 5'- TACATCAACAGGCTCGTC-3'	
Fus_Dop_2	28S-18S rRNA	F 5'-ATTACCGAGTTTACAАСТСС-3'	OK617252
		F2 5'-АТТТАССГААГТТТАСААСТТ-3'	
		Pb1 5'-(FAM) TTATGTTGCCTCGGCGGATCA(RTQ1)-3'	
		Pb2 5'-(FAM) TGTTGCCTCGGCGGATCA(RTQ1)-3'	
		R1 5'-AGAGTTTAGGGTTTCCTGC-3'	
		R2 5'-AGAGTTTAGGGTCTCT-3'	
Fus_Dop_3	RNA polyII	F 5'-TGGTTACGTCGTAGATGAC-3'	MZ921799
		Pb 5'-(FAM)ACAGGAGATTGAAGACCAAGACGA(RTQ1)-3'	
		R 5'-АСАААТGCCAAGAATCATACTG-3'	

Примечание. F — прямой праймер, R — обратный праймер, Pb — зонд.

Аналитическая специфичность была определена на выборке из 35 близкородственных организмов. Ложноположительных результатов при внесении нуклеиновых кислот других грибов обнаружено не было. Специфичность праймеров и зондов, для проведения ПЦР-РВ, в анализируемой выборке составила 100%, что позволяет рекомендовать и использовать их для обнаружения возбудителей фузариозов.

В таблице 2 приведены результаты апробации разработанной системы праймеров и зондов на четырех приборах для проведения ПЦР в режиме реального времени.

Таблица 2

Воспроизводимость полученных результатов исследований с использованием приборов для ПЦР-РВ различных производителей
[The Reproducibility of the results obtained of different qPCR detection systems from different manufacturers]

Образец	Пороговый цикл, ct			
	CFX 96	Rotor-Gene 6000	DTprime	ANK 32
Разведение в 10 раз	19.87	18.43	19.4	20.05
Разведение в 10 раз	19.82	18.35	19.5	20.19
Разведение в 100 раз	23.41	21.97	23.2	23.69
Разведение в 100 раз	23.41	22.01	23.1	23.67
Разведение в 1000 раз	26.86	25.31	26.8	27.15
Разведение в 1000 раз	26.71	25.50	26.6	27.25
Разведение в 10000 раз	29.98	28.98	30.0	30.49
Разведение в 10000 раз	29.88	28.98	30.2	30.27
Отрицательный контрольный образец	N/A	N/A	N/A	N/A
Значение эффективности ПЦР-РВ, E	98,2	92	91	96

Примечание. N/A — отсутствие сигнала флуоресценции; ct — значение порогового цикла ПЦР-РВ, отражающее количество копий ПЦР-мишени в исходном образце.

По полученным данным разница в пороговых значениях между приборами была ± 1.5 цикла, значение эффективности E в диапазоне 91–98.2%, наклон кинетической кривой от -3.658 до -3.365 , коэффициент корреляции R^2 от 0.998 до 0.999. Данные различия в значениях связаны с конструктивными особенностями оптических систем данных приборов.

Аналитическую чувствительность тестируемых олигонуклеотидов определяли путем разведения ДНК плазмиды с целевой вставкой некоторых видов грибов рода *Fusarium*. Исходная концентрация плазмиды была 25.4нг/мкл, что соответствует 7.5×10^9 копий/мкл. Для более достоверного результата каждую реакцию проводили в двух повторениях. Ввиду высокой концентрации исходной плазмиды все последующие исследования проводили с ДНК, разведенной в 1000 раз. Аналитическая чувствительность составила не менее 15 копий в реакции. Результаты аналитической чувствительности приведены на рис. 1.

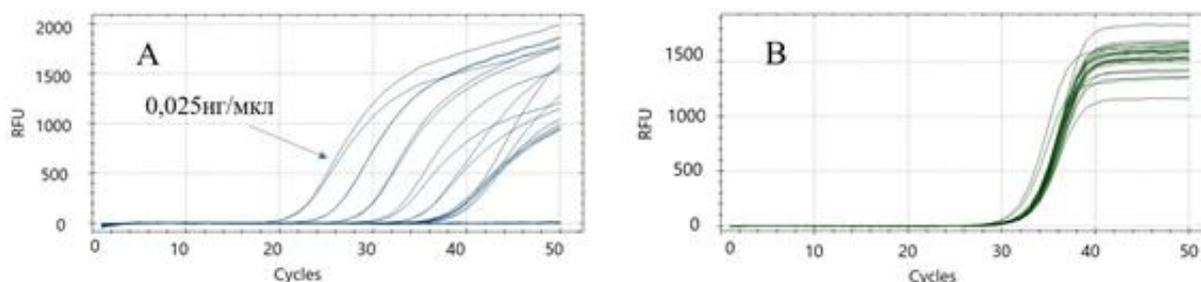


Рис. 1. Результаты проведения серии 10-кратных разведений ДНК плазмиды с известной концентрацией по каналам флуоресценции FAM и HEX (А и В); интерфейс Bio-Rad CFX Manager. На оси абсцисс указан пороговый цикл (cycles), на оси ординат – относительные единицы флуоресценции (RFU)

[The results of a series of 10-fold dilutions of plasmid DNA with a certain concentration, fluorescence signals obtained from channels FAM and HEX (A and B); Bio-Rad CFX Manager interface; the threshold cycle (cycles) is indicated on the abscissa axis, relative fluorescence units (RFU) are indicated on the ordinate axis]

Образцы озимой тритикале и подтвержденные секвенированием по Сэнгеру образцы коллекционных культур рода *Fusarium* были проанализированы с использованием сконструированных олигонуклеотидов методом ПЦР в режиме реального времени. Результаты проведенного исследования показаны на рис. 2 и просуммированы в табл. 3 и 4.

Для исключения ложноотрицательного результата в каждой реакции присутствует внутренний контроль прохождения ПЦР — внутренний положительный контроль (ВПК). Наличие данного контроля позволяет выявлять образцы с высоким содержанием ингибиторов, которые могут приводить к получению ложноотрицательного результата. Детекция реакции ВПК происходит по каналу флуоресценции HEX(R6G) (рис. 2, В и D).

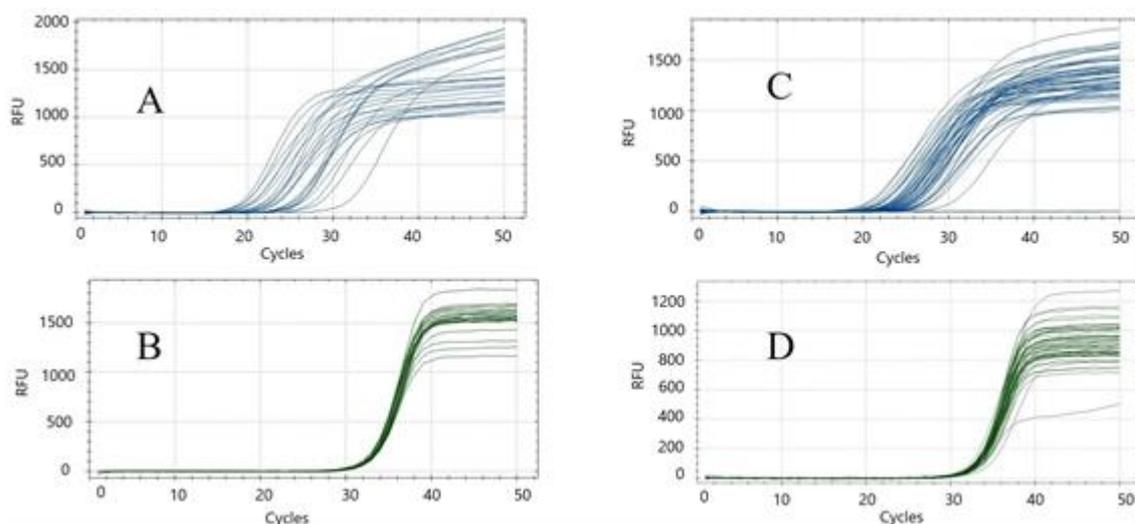


Рис. 2. Результаты анализа методом ПЦР-РВ по каналу флуоресценции FAM и HEX 24 образцов грибов рода *Fusarium* (А и В) и 50 образцов озимой тритикале (С и D) на наличие НК грибов рода *Fusarium*; интерфейс Bio-Rad CFX Manager

Ось абсцисс — пороговый цикл (cycles), ось ординат — относительные единицы флуоресценции (RFU)

[Results of real-time PCR analysis (FAM and HEX fluorescence channels) of 24 samples of *Fusarium* fungi (A and B) and 50 samples of winter triticale (C and D) for the presence of *Fusarium* fungi; Bio-Rad CFX Manager interface; the threshold cycle (cycles) is indicated on the abscissa axis, relative fluorescence units (RFU) are indicated on the ordinate axis]

Таблица 3

Пороговые циклы ПЦР-РВ по каналу флуоресценции FAM у образцов грибов
[Threshold cycles of real-time PCR of fungal samples, FAM fluorescence channel]

Коллекция микроорганизмов	Номер штамма/внутренний номер	Наименование заявленного таксона	Цикл, ct
Коллекция НБЦ ВКПМ	F-139	<i>Fusarium sambucinum</i> var. <i>Sambucinum</i> 52434 Fuckel, 1863	19.50
	F-43	<i>Fusarium verticillioides</i> 384 (Saccardo) Nirenberg, 1976	26.94
	F-623	<i>Fusarium avenaceum</i> J18Trgē1064 (Fries) Saccardo, 1886	18.95
	F-902	<i>Fusarium sporotrichioides</i> T11 Sherbakoff, 1915	22.55
	F-877	<i>Fusarium graminearum</i> PH-1 Schwabe, 1839	20.01
Коллекция ИБФМ РАН ВКМ	F 143	<i>Fusarium oxysporum</i> Schlechtendal, 1824	22.28
	F 840	<i>Fusarium oxysporum</i> Schlechtendal, 1824	22.94
	F 3960	<i>Fusarium solani</i> (Martius) Saccardo, 1881	19.14
	F 1667	<i>Fusarium sporotrichioides</i> Sherbakoff, 1915	21.80
Коллекция ООО «Синтол»	A1	<i>Fusarium poae</i> (Peck) Wollenweber, 1914	29.53
	A3	<i>Fusarium tricinctum</i> (Corda) Saccardo, 1886	29.98
	A4	<i>Fusarium sambucinum</i> Fuckel, 1863	21.63
	A5	<i>Fusarium culmorum</i> (Wm.G. Smith) Saccardo, 1895	26.45
	A6	<i>Fusarium sibiricum</i> Gagkaeva, Burkin, Kononenko, Gavrilova, O'Donnell, T. Aoki, Yli-Mattila, 2011	26.21
	A7	<i>Fusarium ussurianum</i> T. Aoki, Gagkaeva, Yli-Mattila, Kistler, O'Donnell, 2009	26.50
	A8	<i>Fusarium verticillioides</i> (Saccardo) Nirenberg, 1976	23.05
	AG1	<i>Fusarium oxysporum</i> Schlechtendal, 1824	20.65
	AG2	<i>Fusarium graminearum</i> -1 Schwabe, 1839	20.51
	AG3	<i>Fusarium graminearum</i> -2 Schwabe, 1839	22.06
Коллекция ФГБУ «ВНИИКР»	B1	<i>Fusarium verticillioides</i> (Saccardo) Nirenberg, 1976	21.33
	B2	<i>Fusarium acuminatum</i> Ellis, Everhart, 1895	20.79
	B3	<i>Fusarium equiseti</i> (Corda) Saccardo, 1886	22.75
Коллекция РГАУ-МСХА	P1	<i>Fusarium oxysporum</i> Schlechtendal, 1824	22.02
	P2	<i>Fusarium graminearum</i> Schwabe, 1839	27.93

Примечание. Ct — значение порогового цикла ПЦР-РВ, отражающее количество копий ПЦР-мишени в исходном образце.

Таблица 4

Пороговые циклы ПЦР-РВ по каналу флуоресценции FAM образцов озимой тритикале
[Threshold cycles of real-time PCR of winter triticale samples, FAM fluorescence channel]

№	Наименование образца	Цикл, ст	№	Наименование образца	Цикл, ст
1	СИРС 57	22.15	26	К-1-19№23 К-3849 Partout (Германия)	30.37
2	Александр	23.22	27	К-1-19№24 К-3845 Варвара (Самарская обл.)	23.07
3	Линия 114h	23.95	28	К-1-19№25 К-3844 Krakowiak (Польша)	27.98
4	К-1-19№1 К-3866 (Marko, Польша)	23.35	29	К-1-19№26 К-3841 ПРАГ518 (Дагестан)	25.23
5	К-1-19№2 К-3862 (НИИСХ Сев-Зап)	22.03	30	К-1-19№27 К-3839 Бард (ДЗНИИСХ)	22.24
6	К-1-19№3 К-3861 Немчиновский 5b (МосНИИСХ "Немчиновка")	23.61	31	К-1-19№28 К-3831 ПРАГ522	23.81
7	К-1-19№4 К-3857 ПРАГ 520 (Дагестан)	25.79	32	К-1-19№29 К-3828 ПРАГ504	24.27
8	К-1-19№5 К-3865 Prado(Польша)	24.76	33	К-1-19№30 К-3750 Timlo (Франция)	24.05
9	К-1-19№6 К-3864 SW Algalo(Швеция)	26.64	34	К-1-19№31 К-3739 ОГМ-1 (Омская обл.)	21.50
10	К-1-19№7 К-3855 ПРАГ 510 (Дагестан)	24.91	35	К-1-19№32 К-3753 Bellac (Франция)	26.46
11	К-1-19№8 К-3860 Легион (ДЗНИИСХ)	23.24	36	К-1-19№33 К-3751 Magnat (Польша)	26.77
12	К-1-19№9 К-3858 Докучаевский 5 (НИИСХ)	24.29	37	К-1-19№34 К-3738 ЛОГ8 (Омская обл.)	24.37
13	К-1-19№10 К-3852 ПРАГ 506 (Дагестан)	27.79	38	К-1-19№35 К-3754 Lamberto (Франция)	23.26
14	К-1-19№11 К-3854 ПРАГ 508 (Дагестан)	24.98	39	К-1-19№36 К-3741 ПРАГ	24.69
15	К-1-19№12 К-3850 ПРАГ205-3 (Дагестан)	26.00	40	К-1-19№37 К3747 Bievenu (Франция)	26.07
16	К-1-19№13 К-3853 ПРАГ507 (Дагестан)	20.67	41	К-1-19№38 К-3740 ПРАГ505	24.13
17	К-1-19№14 К-3851 ПРАГ502 (Дагестан)	25.69	42	К-1-19№39 К-3748 Lupus (Германия)	25.71
18	К-1-19№15 К3848 Osorno (Германия)	22.19	43	К-1-19№40 К-3757 Кастусь (Беларусь)	25.15
19	К-1-19№16 К-3846 Устинья (Самара)	22.21	44	К-1-19№41 К-3755 Алесь (Беларусь)	25.87
20	К-1-19№17 К-3843 Witon (Польша)	23.25	45	К-1-19№42 К3727 СНТ-5/92 (Омская обл.)	25.82
21	К-1-19№18 К-3842 ПРАГ 519	21.26	46	К-1-19№43К-3730 СНТ-7/94 (Омская обл.)	25.11
22	К-1-19№19 К-3840 Presto 401 (Польша)	26.65	47	К-1-19№44 К-3728 СНТ-11/92 (Омская обл.)	27.53
23	К-1-19№20 К-3832 ПРАГ-0-523 (Дагестан)	25.26	48	К-1-19№45 К-3729 СНТ-4/94 (Омская обл.)	25.77
24	К-1-19№21 К-3829 ПРАГ505 (Дагестан)	23.99	49	К-1-19№46 К-3732 СНТ-16/94 (Омская обл.)	27.10
25	К-1-19№22 К-3827 ПРАГ503 (Дагестан)	23.60	50	Немчиновский 56	27.06

Примечание. ст — значение порогового цикла ПЦР-РВ, отражающее количество копий ПЦР-мишени в исходном образце.

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что разработанные нами олигонуклеотиды детектируют все имеющиеся у нас виды фузариума и позволяют качественно определить наличие нуклеиновых кислот данных патогенов в образцах озимой тритикале. Ложноотрицательных результатов и ингибирований реакций при проведении анализов не выявлено.

Определение видового состава грибов рода *Fusarium* в образцах тритикале методом секвенирования было затруднено их заражением несколькими видами данного патогена. Для определения видового разнообразия были апробированы разработанные нами олигонуклеотиды для видовой диагностики методом классической ПЦР. Результаты видового анализа показаны в табл. 5. Положительным результатом считали образцы, у которых размер полученного продукта амплификации совпадал с ожидаемым, а также отсутствовали вторичные продукты реакции.

В результате проведенного анализа видового разнообразия грибов рода *Fusarium* во всех исследуемых образцах озимой тритикале выявлен вид *F. poae*.

Следует отметить, что только у образца К-1-19№28 К-3831 сорт ПРАГ522 выявлено совместное заражение всеми исследуемыми видами фузариумов: *F. avenaceum*, *F. poae*, *F. culmorum* и *F. oxysporum*. В образцах тритикале сортов ПРАГ507, Osorno, Устинья, ПРАГ 519, ОГМ-1 и СНТ-4/94 присутствуют три исследуемых вида в различной комбинации. Наличие сразу нескольких видов грибов рода *Fusarium* в растении-хозяине — характерное явление для исследуемого патогена. Это подтверждают работы, посвященные изучению видов данного рода (Глинушкин, 2018).

Результаты видовой диагностики рода *Fusarium* на образцах озимой тритикале
 [The results of *Fusarium* species diagnostics on samples of winter triticale]

Образец, номер	Наименование	<i>F. avenaceum</i>	<i>F. poae</i>	<i>F. culmorum</i>	<i>F. oxysporum</i>
1	СИРС 57	+	+	-	-
2	Александр	+	+	-	-
3	Линия 114h	-	+	-	-
4	К-1-19№1 К-3866 (Marko, Польша)	-	+	+	-
5	К-1-19№2 К-3862 (НИИСХ Сев-Зап)	+	+	-	-
6	К-1-19№3 К-3861 Немчиновский 5б (МосНИИСХ "Немчиновка")	-	+	-	-
7	К-1-19№4 К-3857 ПРАГ 520 (Дагестан)	-	+	-	-
8	К-1-19№5 К-3865 Prado (Польша)	-	+	-	-
9	К-1-19№6 К-3864 SW Algalo (Швеция)	-	+	-	-
10	К-1-19№7 К-3855 ПРАГ 510 (Дагестан)	-	+	+	-
11	К-1-19№8 К-3860 Легион (ДЗНИИСХ)	-	+	+	-
12	К-1-19№9 К-3858 Докучаевский 5 (НИИСХ)	-	+	+	-
13	К-1-19№10 К-3852 ПРАГ 506 (Дагестан)	-	+	-	+
14	К-1-19№11 К-3854 ПРАГ 508 (Дагестан)	-	+	+	-
15	К-1-19№12 К-3850 ПРАГ205-3 (Дагестан)	-	+	-	-
16	К-1-19№13 К-3853 ПРАГ507 (Дагестан)	+	+	+	-
17	К-1-19№14 К-3851 ПРАГ502 (Дагестан)	-	+	-	-
18	К-1-19№15 К3848 Osorno (Германия)	+	+	+	-
19	К-1-19№16 К-3846 Устинья (Самара)	+	+	+	-
20	К-1-19№17 К-3843 Witon (Польша)	+	+	-	-
21	К-1-19№18 К-3842 ПРАГ 519	+	+	-	+
22	К-1-19№19 К-3840 Presto 401 (Польша)	-	+	+	-
23	К-1-19№20 К-3832 ПРАГ-0-523 (Дагестан)	-	+	-	+
24	К-1-19№21 К-3829 ПРАГ505 (Дагестан)	+	+	-	-
25	К-1-19№22 К-3827 ПРАГ503 (Дагестан)	-	+	-	-
26	К-1-19№23 К-3849 Partout (Германия)	-	+	+	-
27	К-1-19№24 К-3845 Варвара (Самарская обл.)	-	+	-	-
28	К-1-19№25 К-3844 Krakowiak (Польша)	-	+	-	-
29	К-1-19№26 К-3841 ПРАГ518 (Дагестан)	+	+	-	-
30	К-1-19№27 К-3839 Бард (ДЗНИИСХ)	+	+	-	-
31	К-1-19№28 К-3831 ПРАГ522	+	+	+	+
32	К-1-19№29 К-3828 ПРАГ504	+	+	-	-
33	К-1-19№30 К-3750 Timlo (Франция)	-	+	-	-
34	К-1-19№31 К-3739 ОГМ-1 (Омская оюл.)	+	+	+	-
35	К-1-19№32 К-3753 Bellac (Франция)	-	+	-	-
36	К-1-19№33 К-3751 Magnat (Польша)	-	+	-	-
37	К-1-19№34 К-3738 ЛОГ8 (Омская обл.)	-	+	-	-
38	К-1-19№35 К-3754 Lamberto (Франция)	+	+	-	-
39	К-1-19№36 К-3741 ПРАГ	-	+	+	-
40	К-1-19№37 К3747 Bievenu (Франция)	-	+	-	-
41	К-1-19№38 К-3740 ПРАГ505	-	+	-	-
42	К-1-19№39 К-3748 Lurus (Германия)	-	+	+	-
43	К-1-19№40 К-3757 Кастусь (Беларусь)	-	+	-	-
44	К-1-19№41 К-3755 Алесь (Беларусь)	-	+	-	-
45	К-1-19№42 К3727 СНТ-5/92 (Омская обл.)	-	+	-	-
46	К-1-19№43К-3730 СНТ-7/94 (Омская обл.)	+	+	-	-
47	К-1-19№44 К-3728 СНТ-11/92 (Омская обл.)	-	+	-	-
48	К-1-19№45 К-3729 СНТ-4/94 (Омская обл.)	+	+	+	-
49	К-1-19№46 К-3732 СНТ-16/94 (Омская обл.)	-	+	-	-
50	Немчиновский 56	-	+	-	-

В анализируемой выборке образцов рассматривалась тритикале урожая 2020 г., однако для более точного изучения видового разнообразия и определения доминирующих видов на территории центрального региона России необходимо исследовать урожай ряда лет выращивания. Такой скрининг позволит сопоставить полученные данные по тритикале с другими злаковыми культурами, что может помочь прогнозированию и предотвращению распространения фузариума по территории РФ. Увеличение посевных площадей, урожайности и выведения новых сортов злаков, в том числе озимой тритикале, а также полифагность грибов *Fusarium* делает исследования по распространению и разнообразию представителей этого рода все актуальнее с каждым годом.

Заключение

Разработанная нами система праймеров и зондов позволяет с высокой чувствительностью и специфичностью проводить исследование растительного материала на наличие ДНК грибов рода *Fusarium* и может быть рекомендована для проведения скрининговых и диагностических анализов.

Данные видовой диагностики показывают наличие в образцах сразу нескольких возбудителей фузариозов. Преобладающим при этом является *F. poae*. Совместное применение системы для идентификации рода *Fusarium* и идентификации вида позволяет более точно и быстро проводить лабораторные исследования в области диагностики патогенов растений.

Список источников

1. Гагкаева Т.Ю. Классификация грибов рода *Fusarium* – дискуссия длительностью в двести лет // Микология сегодня. 2011. Т. 2. С. 14–39.
2. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М. Биоразнообразие и ареалы основных токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium* // Биосфера. 2014. Т. 6, №1. С. 36–45.
3. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Орина А.С. Первое обнаружение гриба *Fusarium globosum* в микобиоте зерновых культур на территории Урала и Сибири // Вестник защиты растений. 2019. Т. 1, № 99. С. 10–18.
4. Гагкаева Т.Ю. и др. Фузариоз зерновых культур // Защита и карантин растений. 2011. № 5. С. 69–120.
5. Глинушкин А.П., Овсянкина А.В., Кисилева М.И. Видовой состав грибов из рода *Fusarium* на посевах ярового ячменя в центральной части России в 2015–2017 гг. // Российская сельскохозяйственная наука. 2018. № 5. С. 41–46.
6. Дубровская Н.Н. Эффективность фунгицидов в отношении возбудителя фузариозных заболеваний зерновых культур-гриба *Fusarium proliferatum* // The Scientific Heritage. 2020. Т. 50, № 1. С. 3–4.
7. Стахеев А.А. и др. Молекулярно-генетические методы в исследовании таксономии и специфической идентификации токсинпродуцирующих грибов рода *Fusarium*: успехи и проблемы // Сельскохозяйственная биология. 2016. Т. 51, № 3. С. 275–284.
8. Хасанов Б.А. Фузариозный вилт хлопчатника и современные методы идентификации грибов рода *Fusarium*. Ташкент, 2017. 135 с.
9. Якуба Г.В., Мищенко И.Г. Распространение грибов рода *Fusarium* на плодовых культурах юга России // Плодоводство и ягодоводство России. 2019. Т. 58, № 1. С. 206–211.
10. Abdel-Azeem A. et al. *Fusarium*: Biodiversity, Ecological Significances, and Industrial Applications // Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi. 2019. P. 201–261.
11. Bernal-Martínez L. et al. Detection of invasive infection caused by *Fusarium solani* and non-*Fusarium solani* species using a duplex quantitative PCR-based assay in a murine model of fusariosis // Med. Mycol. 2012. Vol. 50, № 3. P. 270–275.
12. Bubici G. et al. Biological Control Agents Against *Fusarium* Wilt of Banana // Front Microbiol. 2019. Vol. 10.
13. Burgess L.W., Bryden W.L. *Fusarium*: a ubiquitous fungus of global significance // Microbiology Australia. 2012. Vol. 33, № 1. P. 22.
14. Chekali S. et al. Effects of *Fusarium culmorum* and water stress on durum wheat in Tunisia // Crop Protection. 2011. Vol. 30, № 6. P. 718–725.
15. Gräfenhan T. et al. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella* // Stud. Mycol. 2011. Vol. 68. P. 79–113.
16. Islam M.N. et al. Naturally Occurring *Fusarium* Species and Mycotoxins in Oat Grains from Manitoba, Canada // Toxins. 2021. Vol. 13, № 9. P. 670.
17. Ji F. et al. Occurrence, toxicity, production and detection of *Fusarium* mycotoxin: A review // Food Production, Processing and Nutrition. 2019. Vol. 1, № 1. P. 1–14.
18. Leslie J., Summerell B., Bullock S. The *Fusarium* Laboratory Manual. Hoboken: John Wiley & Sons, 2006.

19. Moretti A. Taxonomy of *Fusarium* genus: A continuous fight between lumpers and splitters // Zbornik Matice srpske za prirodne nauke. 2009. № 117. P. 7–13.
20. Nelson P., Dignani M., Anaissie E. Taxonomy, biology, and clinical aspects of *Fusarium* species // Clin. Microbiol. Rev. 1994. Vol. 7, № 4. P. 479–504.
21. Okungbowa F.I., Shittu H.O. *Fusarium* wilts: An overview // Environmental Research Journal. 2012. Vol. 6, № 2. P. 83–102.
22. Summerell B. Resolving *Fusarium*: Current Status of the Genus // Annu Rev. Phytopathol. 2019. Vol. 57, № 1. P. 323–339.
23. Suproniene S. et al. Distribution of trichothecene and zearalenone producing *Fusarium* species in grain of different cereal species and cultivars grown under organic farming conditions in Lithuania // Ann. Agric. Environ. Med. 2010. Vol. 17, № 1. P. 79–86.
24. Zhao B. et al. Phylogeny and pathogenicity of *Fusarium* spp. isolated from greenhouse melon soil in Liaoning Province // Saudi Journal of Biological Sciences. 2014. Vol. 21, № 4. P. 374–379.

References

1. Gagkaeva T.Ju. [Classification of fungi of the genus *Fusarium*– a discussion lasting two hundred years]. *Mikologija segodnja*. V. 2 (2011): pp. 14-39. (In Russ.).
2. Gagkaeva T.Ju., Gavrilova O.P., Levitin M.M. [Biodiversity and ranges of the main toxin-producing fungi of the genus *Fusarium*]. *Biosfera*. V. 6, No. 1 (2014): pp. 36-45. (In Russ.). doi: 10.24855/biosfera.v6i1.202.
3. Gagkaeva T.Ju., Gavrilova O.P., Orina A.S. [First detection of *Fusarium globosum* in small grain cereals on Ural and Siberian territory]. *Vestnik zaščity rastenij*. V. 1, No. 99 (2019): pp. 10-18. (In Russ.). doi: 10.31993/2308-6459-2019-1(99)-10-18.
4. Gagkaeva T.Ju., Gavrilova O.P., Levitin M.M., Novozhilov K.V. [*Fusarium* of grain crops]. *Zaščita i karantin rastenij*. V. 5 (2011): pp. 69-120. (In Russ.).
5. Glinushkin A.P., Ovsyankina A.V., Kiseleva M.I. [Species composition of fungi of the genus *Fusarium* on crops of spring barley in the central part of Russia in the years 2015–2017]. *Rossijskaja sel'skochozjajstvennaja nauka*. No. 5 (2018): pp. 41–46. (In Russ.). doi: 10.31857/S250026270000630-8.
6. Dubrovskaya N.N. [Effectiveness of fungicides against the causative agent of *Fusarium* diseases of cereals—the fungus *Fusarium proliferatum*]. *The Scientific Heritage*. V. 50, No. 1 (2020): pp. 3–4. (In Russ.).
7. Stakheyev A.A., Samokhvalova L.V., Ryazantsev D.Yu., Zavriyev S.K. [Molecular genetic approaches for investigation of taxonomy and specific identification of toxin-producing *Fusarium* species: achievements and problems]. *Sel'skochozjajstvennaja biologija*. V. 51, No. 3 (2016): pp. 275–284. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiology.2016.3.275rus.
8. Khasanov B.A. *Fuzarioznyj vilt chlopčatnika i sovremennye metody identifikacii gribov roda Fusarium* [Cotton Wilt and Methods of Identification of *Fusarium* Species]. Tashkent, 2017. 135 p. (In Russ.).
9. Yakuba G.V., Mishchenko I.G. [Spread of *Fusarium* genus fungi on fruit crops of south Russia]. *Plodovodstvo i jagodovodstvo Rossii*. V. 58, No. 1 (2019): pp. 206–211. (In Russ.). doi: 10.31676/2073-4948-2019-58-206-211.
10. Abdel-Azeem A., Abdel-Azeem M., Darwish A., Nafady N., Ibrahim N. *Fusarium*: Biodiversity, Ecological Significances, and Industrial Applications. *Recent Advancement in White Biotechnology Through Fungi*. (2019): pp. 201–261. doi: 10.1007/978-3-030-10480-1_6.
11. Bernal-Martínez L., Buitrago M., Castelli M., Rodríguez-Tudela J., Cuenca-Estrella M. Detection of invasive infection caused by *Fusarium solani* and non-*Fusarium solani* species using a duplex quantitative PCR-based assay in a murine model of fusariosis. *Med Mycol*. V. 50, No. 3 (2012): pp. 270–275. doi: 10.3109/13693786.2011.604047.
12. Bubici G., Kaushal M., Prigigallo M., Gómez-Lama Cabanás C., Mercado-Blanco J. Biological Control Agents Against *Fusarium* Wilt of Banana. *Front Microbiol*. V. 10, March (2019). doi: 10.3389/fmicb.2019.00616.
13. Burgess L.W., Bryden W.L. *Fusarium*: a ubiquitous fungus of global significance. *Microbiology Australia*. V. 33, No. 1 (2012): p. 22. doi: 10.1071/MA12022.
14. Chekali S., Gargouri S., Paulitz T., Nicol J., Rezgui M., Nasraoui B. Effects of *Fusarium culmorum* and water stress on durum wheat in Tunisia. *Crop Protection*. V. 30, No. 6 (2011): pp. 718–725. doi: 10.1016/j.cropro.2011.01.007.
15. Gräfenhan T., Schroers H., Nirenberg H., Seifert K. An overview of the taxonomy, phylogeny, and typification of nectriaceous fungi in *Cosmospora*, *Acremonium*, *Fusarium*, *Stilbella*, and *Volutella*. *Stud. Mycol*. V. 68 (2011): pp. 79–113. doi: 10.3114/sim.2011.68.04.
16. Islam M.N., Tabassum M., Banik M., Daayf F., Fernando W.G.D., Harris L.J., Sura S., Wang X. Naturally Occurring *Fusarium* Species and Mycotoxins in Oat Grains from Manitoba, Canada. *Toxins*. V. 13, No. 9 (2021): p. 670. <https://doi.org/10.3390/toxins13090670>.

17. Ji F., He D., Olaniran A.O., Mokoena M.P., Xu J., Shi J. Occurrence, toxicity, production and detection of *Fusarium* mycotoxin: A review. *Food Production, Processing and Nutrition*. V. 1, No. 1 (2019): pp. 1-14.
18. Leslie J., Summerell B., Bullock S. The *Fusarium* Laboratory Manual. Hoboken, John Wiley & Sons, 2006. doi.org/10.1002/9780470278376.
19. Moretti A. Taxonomy of *Fusarium* genus: A continuous fight between lumpers and splitters. *Zbornik Matice srpske za prirodne nauke*. No. 117 (2009): pp. 7-13. doi: 10.2298/zmspn0917007m.
20. Nelson P., Dignani M., Anaissie E. Taxonomy, biology, and clinical aspects of *Fusarium* species. *Clin. Microbiol. Rev.* V. 7, No. 4 (1994): pp. 479-504. doi: 10.1128/cmr.7.4.479.
21. Okungbowa F.I., Shittu H.O. *Fusarium* wilts: An overview. *Environmental Research Journal*. V. 6, No. 2 (2012): pp. 83-102.
22. Summerell B. Resolving *Fusarium*: Current Status of the Genus. *Annu Rev. Phytopathol.* V. 57, No. 1 (2019): pp. 323-339. doi: 10.1146/annurev-phyto-082718-100204
23. Suproniene S., Justesen A., Nicolaisen M., Mankeviciene A., Dabkevicius Z., Semaskiene R., Leistrumaitė A. Distribution of trichothecene and zearalenone producing *Fusarium* species in grain of different cereal species and cultivars grown under organic farming conditions in Lithuania. *Ann. Agric. Environ. Med.* V. 17, No. 1 (2010): pp. 79-86. PMID: 20684484.
24. Zhao B., Yan J., Zhang S., Liu X., Gao Z. Phylogeny and pathogenicity of *Fusarium* spp. isolated from greenhouse melon soil in Liaoning Province. *Saudi Journal of Biological Sciences*. V. 21, No. 4 (2014): pp. 374-379. doi: 10.1016/j.sjbs.2013.10.004.

Статья поступила в редакцию 18.01.2023; одобрена после рецензирования 23.01.2023; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 18.01.2023; approved after reviewing 23.01.2023; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

Алексей Анатольевич Шварцев — alexey.sva@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2786-9860>, аспирант;
 Мария Леонидовна Королева — mariakorolewa@inbox.ru; <https://orcid.org/0000-0001-8746-6249>, научный сотрудник;
 София Алексеевна Блинова — sofya.blinova@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0001-6782-8353>; научный сотрудник;
 Валентина Сергеевна Рубец — rubez@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-1233-8837>; д-р биол. наук, профессор;
 Владимир Валентинович Пыльнев — pyl8@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0003-0400-0609>; д-р биол. наук, профессор.

Information about the authors

Alexey A. Shvartsev — alexey.sva@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0002-2786-9860>, postgraduate student;
 Maria L. Koroleva — mariakorolewa@inbox.ru; <https://orcid.org/0000-0001-8746-6249>, Researcher;
 Sofia A. Blinova — sofya.blinova@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0001-6782-8353>; Researcher;
 Valentina S. Rubets — rubez@rgau-msha.ru; <https://orcid.org/0000-0003-1233-8837>; PhD, Dr. biol. sci., professor;
 Vladimir V. Pylnev — pyl8@yandex.ru; <https://orcid.org/0000-0003-0400-0609>; PhD, Dr. biol. sci., professor.

Вклад авторов:

Шварцев А. А. — концепция исследования; анализ литературы; обработка результатов; написание исходного текста.
 Королева М. Л. — выполнение исследования; доработка текста; итоговые выводы.
 Блинова С. А. — научный консультант; выполнение исследования; развитие методологии; доработка текста; итоговые выводы.
 Рубец В. С. — развитие методологии; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.
 Пыльнев В. В. — научное руководство; концепция исследования; развитие методологии; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Shvartsev A. A. — research concep; literature analysis; processing results; writing source code.
 Koroleva M. L. — implementation of the study; text revision; final conclusions.
 Blinova S. A. — scientific consultant; performing research; development of methodology; text revision; final conclusions.
 Rubets V. S. — development of methodology; research concept; text revision; final conclusions.
 Pylnev V. V. — scientific management; research concept; development of methodology; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ИММУНОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 612.018:616.832-004.2

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-76-82

Гормональная и бактериальная регуляция фенотипических изменений врожденных лимфоидных клеток (ILC) у больных рассеянным склерозом и здоровых доноров

И. В. Некрасова¹✉, Н. С. Глебездина¹, И. Л. Масленникова¹, И. Ю. Данченко², С. В. Ширшев¹

¹ Пермский федеральный исследовательский центр УрО РАН, Пермь, Россия

² Пермский государственный медицинский университет им. академика Е.А. Вагнера, Пермь, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ирина Валерьевна Некрасова, nirina5@mail.ru

Аннотация. Рассеянный склероз (РС) – это аутоиммунное нейродегенеративное заболевание, при котором иммунная система атакует собственный белок миелиновой оболочки нервных аксонов. В последнее время возрастает интерес к изучению роли в патогенезе данного заболевания недавно выделенной популяции клеток врожденного иммунитета – врожденных лимфоидных клеток (ILC). При этом установлено, что при беременности наблюдается ослабление проявлений Th1-опосредованных аутоиммунных патологий, в том числе РС. В данной работе исследовали фенотипические характеристики ILC клеток больных РС в сравнении со здоровыми донорами через 48 ч. после инкубации с гормоном беременности эстриолом (Е3) и клетками комменсальной микрофлоры. Для активации ILC использовались штаммы *Escherichia coli* K12 и *Lactobacillus plantarum* 8R-A3. Фенотип ILC оценивали методом проточной цитометрии с использованием окрашивания моноклональными антителами. Установлено, что Е3 и бактериальные факторы способны по-разному регулировать созревание подтипов ILC. В частности, клетки больных РС более подвержены гормональной модуляции, а здоровых доноров – бактериальной. В целом, исследуемые факторы оказывают влияние на фенотипические изменения ILC клеток, приводя к переходу из одного типа в другой, как у здоровых доноров, так и при РС.

Ключевые слова: врожденные лимфоидные клетки (ILC), рассеянный склероз, эстриол, *E. coli*, *L. plantarum*

Для цитирования: Гормональная и бактериальная регуляция фенотипических изменений врожденных лимфоидных клеток (ILC) у больных рассеянным склерозом и здоровых доноров / И. В. Некрасова, Н. С. Глебездина, И. Л. Масленникова, И. Ю. Данченко, С. В. Ширшев // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 76–82. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-76-82>.

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 22-25-00787, <https://rscf.ru/project/22-25-00787>.

IMMUNOLOGY

Original article

Hormonal and bacterial regulation of innate lymphoid cells phenotypic changes in multiple sclerosis patients and healthy donors

I. V. Nekrasova¹, N. S. Glebezdina¹, I. L. Maslennikova¹, I. Yu. Danchenko², S. V. Shirshv¹

¹ Perm Federal Research Center UB RAS, Perm, Russia

² E.A. Vagner Perm State Medical University, Perm, Russia

Corresponding author: Irina V. Nekrasova, nirina5@mail.ru

Abstract. Multiple sclerosis (MS) is an autoimmune neurodegenerative disease in which the immune system attacks myelin basic protein of nerve axons. Recently, there has been growing interest in studying the role of a newly described population of innate immunity cells – innate lymphoid cells (ILCs) in the pathogenesis of the disease. At the same time, it was found that during pregnancy there is a weakening of Th1-mediated autoimmune pathologies manifestations, including MS. In this work, we studied phenotypic characteristics of ILC cells in MS patients in comparison with healthy donors after 48 h incubation with pregnancy hormone estriol (E₃) and commensal microflora cells. To activate ILC, strains of *Escherichia coli* K12 and *Lactobacillus plantarum* 8R-A3 were used. ILC phenotype was assessed by flow cytometry using monoclonal antibody staining. It has been es-

established that E₃ and bacterial factors are able to regulate the maturation of ILC subtypes in different ways. In particular, MS patients' cells are more susceptible to hormonal modulation, while those of healthy donors are more susceptible to bacterial modulation. In general, the studied factors influence the phenotypic changes in ILC cells, leading to the transition from one type to another, both in healthy donors and in MS.

Keywords: innate lymphoid cells; multiple sclerosis; estriol; *E. coli*; *L. plantarum*

For citation: Nekrasova I. V., Glebezdina N. S., Maslennikova I. L., Danchenko I. Yu., Shirshov S. V. [Hormonal and bacterial regulation of innate lymphoid cells phenotypic changes in multiple sclerosis patients and healthy donors]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 76-82. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-76-82>.

Acknowledgments: the work was carried out within the Russian Science Foundation project № 22-25-00787, <https://rscf.ru/project/22-25-00787>.

Введение

Рассеянный склероз (РС) является воспалительным дегенеративным заболеванием центральной нервной системы [Dolati et al., 2017; Gharibi et al., 2015]. Несмотря на то, что этиология РС неизвестна, ясно, что аутореактивные Т-клетки управляют иммуноопосредованным нарушением миелиновой оболочки вокруг нервных аксонов, вызывая со временем неврологические потери [Jadidi-Niaragh et al., 2011]. В последнее время возрастает количество публикаций о роли в патогенезе РС недавно выделенной популяции клеток врожденного иммунитета – врожденных лимфоидных клеток (ILC) [Spits et al., 2013; Elemam et al., 2017; Ebbo et al., 2017].

ILC представляют собой группу иммунных клеток, которые обеспечивают первую линию защиты от различных патогенов, а также участвуют в восстановлении тканей и воспалении. Данные клетки характеризуются несколькими признаками, включая отсутствие антигенных рецепторов, зависящих от рекомбиназы RAG, лимфоидную морфологию, а также отсутствие миелоидных фенотипических маркеров, поэтому их называют клетками, негативными по маркеру клеточной линии (Lin⁻) [Neill et al., 2010]. Классификация ILC основана на факторах транскрипции и профиле продуцируемых цитокинов. При этом в основном выделяется 3 группы: ILC1, ILC2 и ILC3 [Spits et al., 2013]. ILC1 состоят из NK-клеток, а также нецитотоксических ILC1, секретирующих IFN- γ и экспрессирующих T-bet. ILC2 определяются экспрессией GATA3 и обладают способностью продуцировать цитокины Th2 типа. ILC3 экспрессируют ROR γ t и включают ILC3 и лимфоидные тканевые индукторы (LTi), которые секретируют IL-17 и/или IL-22 [Ebbo et al., 2017]. Данные клетки способны к взаимодействиям как с комменсальной, так и с патогенной флорой [Sato-Takayama et al., 2008; Herworth et al., 2015].

Известно, что частота заболеваний РС у женщин гораздо выше, чем у мужчин [Harbo H.F. et al., 2013]. При этом установлено, что при беременности наблюдается ослабление проявлений Th1-опосредованных аутоиммунных патологий, в том числе РС [Pelfrey C.M. et al., 2005; Neuteboom R.F. et al., 2012]. Учитывая, что гестационный процесс сопровождается существенной гормональной перестройкой, можно предположить, что гормоны плаценты являются теми факторами, которые ослабляют течение РС. Одним из возможных кандидатов на роль регулятора функций иммунных клеток при РС является эстриол (E₃) [Sicotte, 2002; Voskuhl et al., 2016]. Его уровень возрастает с 7-й недели беременности вплоть до родов практически в 10 раз, в то время как у небеременных женщин E₃ продуцируется в очень малых количествах и практически не определяется. Показано, что данный гормон способен эффективно регулировать функции лейкоцитов как здоровых доноров, так и больных РС [Некрасова, Ширшев, 2013; Ширшев, Некрасова, 2011; Ширшев и др., 2017, 2018; Nekrasova, Shirshov, 2020; Soldan et al., 2003; Papenfuss et al., 2011].

Цель данной работы – исследовать фенотипические характеристики ILC клеток больных РС в сравнении со здоровыми донорами через 48 ч. после инкубации с E₃ и клетками комменсальной микрофлоры.

Материалы и методы исследования

В качестве объекта исследования использовали кровь больных РС, согласно модифицированным диагностическим критериям МакДональда [McDonald et al., 2021], с ремитирующим типом течения заболевания, не подвергавшихся терапии препаратами, изменяющими течение РС, а также иммуномодулирующей терапии и находящихся в стадии клинической ремиссии, и здоровых небеременных женщин репродуктивного возраста.

В градиенте плотности фиколл-верографина (1.077 г/мл) выделяли мононуклеары периферической крови (МПК). Затем МПК инкубировали с E₃ в концентрациях, соответствующих уровням данного гормона во время I и III триместров физиологически протекающей беременности – 2 и 20 нг/мл [Kase, Rejniak, 1985], в течение 48 ч. при 37°C в условиях 5%-ного CO₂ в среде RPMI 1640 с добавлением 1 мМ NEPES и 2 мМ L-глутамин. В контрольные пробы вместо гормона вносили соответствующий растворитель.

В ряде проб для активации ILC использовались штаммы *Escherichia coli* K12 и *Lactobacillus plantarum* 8R-A3. Бактерии (1×10^6) выращивали в течение 18 ч. на LB и MRS бульоне, соответственно, при 37°C. Ночные культуры центрифугировали при 13 000 об/мин, бактерии ресуспендировали в 0.9%-ном NaCl. Срок контакта с МПК составлял 30 мин., после чего добавляли гентамицин (конечная концентрация 100 мкг/мл).

Субпопуляционный состав ILC клеток оценивали на проточном цитофлюориметре CytoFlex S («Beckman Coulter», США). Для окрашивания проб использовали моноклональные антитела («Biolegend», США): FITC anti-human Lineage Cocktail, Pacific Blue anti-human CD45, Alexa Fluor 700 anti-human CD127, PE/Cyanine7 anti-human CD117(c-kit), PE/Dazzle 594 anti-human CD294(CRTH2). Общий фенотип всех трех групп ILC определяли как CD45⁺Lin⁻CD127⁺. Затем в данном гейте ILC1 идентифицировали как CD117⁻CD294⁻ клетки, ILC2 – CD117⁻CD294⁺, ILC3 – CD117⁺CD294⁻ [Spits et al., 2013].

Статистический анализ проводили с использованием парного и непарного t-критерия Стьюдента. Результаты представлены в виде среднего и его стандартной ошибки (M±m).

Результаты и их обсуждение

Установлено, что после 48 ч. инкубации под действием обеих концентраций E₃ количество ILC1 у здоровых доноров увеличивалось, однако достоверных отличий не обнаружено. При добавлении в клеточные культуры бактерий *E. coli* и *L. plantarum* они обладали самостоятельным активирующим воздействием на уровень данных клеток, которое также сохранялось и при совместном влиянии с E₃ (табл. 1).

Таблица 1

Влияние E₃ и бактериальных штаммов на изменение процентного соотношения ILC клеток у здоровых доноров

[E₃ and bacterial strains influence on ILC percentage in healthy donors]

Воздействие	ILC1	ILC2	ILC3
Контроль	26.61±7.24	47.31±10.20	26.07±3.84
E ₃ (2нг/мл)	31.36±7.56	46.57±10.05	22.05±3.62
E ₃ (20нг/мл)	31.10±4.92	42.07±7.66	26.83±4.32
<i>L. plantarum</i>	49.60±8.26*	33.13±9.13	17.29±5.46
<i>L. plantarum</i> + E ₃ (2нг/мл)	38.39±9.58	45.84±10.86	15.76±4.28*
<i>L. plantarum</i> + E ₃ (20нг/мл)	55.28±8.06*	27.58±6.74*	17.13±2.18*
<i>E. coli</i>	41.28±10.41*	42.67±10.55	15.47±2.59*
<i>E. coli</i> +E ₃ (2нг/мл)	45.56±8.50*	35.25±8.85	19.69±3.88
<i>E. coli</i> +E ₃ (20нг/мл)	38.70±8.66*	43.20±9.75	18.09±1.75*

Примечание: * – p < 0.05 по сравнению с контролем.

Процент ILC1 клеток больных РС превышал таковой у здоровых доноров более чем в 2 раза (табл. 1, 2). Под влиянием E₃ в концентрации, соответствующей I триместру беременности, их количество снижалось. Однако в комбинации с *E. coli* гормон в этой же дозе обладал стимулирующим эффектом на процентное соотношение данных клеток. При добавлении в культуры *L. plantarum* уровень ILC1 имел тенденцию к увеличению, однако статистически достоверного действия данный штамм бактерий не оказал (табл. 2). Поскольку ILC1 ответственны в основном за элиминацию внутриклеточных патогенов, о возможности их взаимодействия с комменсальной микрофлорой практически ничего не известно, кроме того факта, что грамотрицательные бактерии способны повышать продукцию IFN-γ данным типом клеток [Gury-BenAri et al., 2016]. В данном исследовании использовались не выделенные ILC, а МПК в целом, вследствие чего исключить влияние других клеток было невозможно, поэтому представляется вероятной активация ILC1 комменсальной микрофлорой не напрямую, а опосредованно при участии дендритных клеток, которые при бактериальном воздействии способны продуцировать IL-12, необходимый для стимуляции ILC1 [Moro, Kooyasu, 2015].

E₃ и оба используемых штамма бактерий не оказали статистически значимого влияния на изменение уровня ILC2 здоровых доноров. Однако совместная инкубация с E₃ в концентрации, соответствующей III триместру беременности, и *L. plantarum* привела к снижению количества данных клеток (табл. 1). Уровень ILC2 у больных РС был более чем в 2 раза ниже, чем у здоровых доноров (табл. 1, 2). Под воздействием E₃ в концентрации, соответствующей III триместру беременности, процент этих клеток увеличился (табл. 2). Штаммы *E. coli* и *L. plantarum* не оказали выраженного влияния на исследуемый параметр. Известно, что ILC2 играют потенциально протективную роль при аутоиммунном нейровоспалении, в отличие от подтипов ILC1 и ILC3 [Russi et al., 2018]. Недавно было установлено, что при аллергическом иммунном ответе агонист эстрогенового рецептора α способен повышать как количество альвео-

лярных ILC2, так и продукцию ключевого для их дифференцировки цитокина IL-33 [Cephus et al., 2021]. Возможно, E₃ именно при патологических условиях способен проявлять свой потенциал в отношении стимуляции ILC2.

Таблица 2

Влияние E₃ и бактериальных штаммов на изменение процентного соотношения ILC клеток у больных РС

[E₃ and bacterial strains influence on ILC percentage in MS patients]

Воздействие	ILC1	ILC2	ILC3
Контроль	56.63±6.49#	20.05±5.54#	23.32±3.86
E ₃ (2нг/мл)	47.83±3.59*	23.45±7.91	28.72±5.80
E ₃ (20нг/мл)	51.59±10.13	31.20±9.47*	17.18±6.66
<i>L. plantarum</i>	70.78±13.22	20.09±12.86	9.12±4.34*
<i>L. plantarum</i> + E ₃ (2нг/мл)	62.74±15.04	24.03±17.45	13.23±5.64
<i>L. plantarum</i> + E ₃ (20нг/мл)	57.60±12.13	26.20±14.74	16.23±6.93
<i>E. coli</i>	50.44±15.05	27.72±18.71	21.85±8.87
<i>E. coli</i> +E ₃ (2нг/мл)	62.73±8.28*	21.23±9.21	16.06±2.45
<i>E. coli</i> +E ₃ (20нг/мл)	62.22±14.51	24.60±11.10	13.17±4.71

Примечание: * – p < 0.05 по сравнению с контролем; # – p < 0.05 по сравнению со здоровыми донорами.

При исследовании процентного содержания ILC3 клеток здоровых доноров установлено, что E₃ не влияет на их количество вне зависимости от используемой концентрации. Штамм *L. plantarum* также не обладал самостоятельным статистически достоверным эффектом, однако при совместном действии с E₃ (в обеих исследуемых дозах) снижал уровень данных клеток. Инкубация МПК с *E. coli* также приводила к уменьшению процента ILC3, причем данное влияние бактерий проявлялось как при самостоятельном действии на клетки, так и при совместном влиянии с E₃ в концентрации, соответствующей III триместру беременности (табл. 1). Уровни ILC3 клеток больных РС и здоровых доноров в контрольной пробе статистически значимо не отличались (табл. 1, 2). E₃ также не изменял исследуемый показатель. Наиболее выраженный угнетающий эффект выявлен при воздействии на МПК штамма *L. plantarum*. При совместном влиянии с гормоном данное действие бактерий нивелировалось, хотя тенденция к снижению количества ILC3 сохранялась. Штамм *E. coli* K12 достоверно не влиял на данный показатель, а при дополнительном воздействии E₃ также обнаруживалась тенденция к уменьшению числа исследуемых клеток (табл. 2). Основная роль ILC3 в норме сводится к защите кишечника от патогенных бактерий [Satoh-Takayama et al., 2008]. Кроме того, они способствуют формированию толерантности CD4⁺ лимфоцитов к комменсальной микрофлоре [Herworth et al., 2015]. Исходя из вышесказанного, снижение количества ILC3 под воздействием симбиотической флоры, установленное в данном исследовании, кажется закономерным. При РС ILC3 клетки в основном проявляют свое негативное провоспалительное действие непосредственно в мозговых структурах, где они презентуют антигены аутоиммунным Т-лимфоцитам [Grigg et al., 2021].

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что гормон беременности E₃ и штаммы комменсальной микробиоты способны к регуляции фенотипических изменений подтипов ILC клеток. При этом ILC1 здоровых доноров оказались наиболее чувствительны к стимуляции бактериальными штаммами, что приводит к увеличению численности данной субпопуляции. С другой стороны, эта же флора способствует снижению количества ILC3. В отношении клеток больных РС выявлен самостоятельный эффект E₃, чего не наблюдалось у здоровых доноров. Поскольку показано, что ILC клетки обладают пластичностью [Dolati et al., 2017] и один подтип может переходить в другой в зависимости от условий и микроокружения, можно предположить, что E₃ и комменсальная микрофлора могут служить факторами регуляции данного процесса как у здоровых доноров, так и при РС.

Список источников

1. Некрасова И.В., Ширшев С.В. Женские половые стероидные гормоны в регуляции ферментативной активности нейтрофилов // Доклады Академии наук. 2013. Т. 453, № 6. С. 690–693.
2. Ширшев С.В., Некрасова И.В. Комплексное исследование иммуномодулирующей активности эстриола // Иммунология. 2011. Т. 32, № 2. С. 72–74.
3. Ширшев С.В. и др. Участие микроРНК в гормональных механизмах регуляции функций NK-клеток // Доклады Академии наук. 2017. Т. 474, № 1. С. 123–127.
4. Ширшев С.В. и др. Гормональная регуляция дифференцировки дендритных клеток тимуса // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2018. Т. 165, № 2. С. 193–197.

5. Bal S.M., Golebski K., Spits H. Plasticity of innate lymphoid cell subsets // *Nature Reviews Immunology*. 2020. Vol. 20, № 9. P. 552–565.
6. Cephus J.Y. et al. Estrogen receptor- α signaling increases allergen-induced IL-33 release and airway inflammation // *Allergy*. 2021 Vol. 76, № 1. P. 255–268.
7. Dolati S. et al. Multiple sclerosis: Therapeutic applications of advancing drug delivery systems // *Biomedicine and Pharmacotherapy*. 2017. Vol. 86. P. 343–353.
8. Ebbo M. et al. Innate lymphoid cells: major players in inflammatory diseases // *Nature Reviews Immunology*. 2017. Vol. 17, № 11. P. 665–678.
9. Elemam N.M., Hannawi S., Maghazachi A.A. Innate Lymphoid Cells (ILCs) as Mediators of Inflammation, Release of Cytokines and Lytic Molecules // *Toxins*. 2017. Vol. 9, № 12. P. 398.
10. Gharibi T. et al. Immunomodulatory characteristics of mesenchymal stem cells and their role in the treatment of multiple sclerosis // *Cellular Immunology*. 2015. Vol. 293, № 2. P. 113–121.
11. Grigg J.B. et al. Antigen-Presenting Innate Lymphoid Cells Orchestrate Neuroinflammation // *Nature*. 2021. Vol. 600, № 7890. P. 707–712.
12. Gury-BenAri M. et al. The spectrum and regulatory landscape of intestinal innate lymphoid cells are shaped by the microbiome // *Cell*. 2016. Vol. 166, № 5. P. 1231–1246. e13.
13. Harbo H.F., Gold R., Tintore M. Sex and gender issues in multiple sclerosis // *Archive of Therapeutic Advances in Neurological Disorders*. 2013. Vol. 6, № 4. P. 237–248.
14. Hepworth M.R. et al. Immune tolerance. Group 3 innate lymphoid cells mediate intestinal selection of commensal bacteria-specific CD4⁺ T cells // *Science*. 2015. Vol. 348, № 6238. P. 1031–1035.
15. Jadidi-Niaragh F., Mirshafiey A. Th17 cell, the new player of neuroinflammatory process in multiple sclerosis // *Scandinavian Journal of Immunology*. 2011. Vol. 74, № 1. P. 1–13.
16. Kase N.G., Reyniak J.V. Endocrinology of pregnancy // *Mount Sinai Journal of Medicine* 1985. Vol. 52, № 1. P. 11–34.
17. McDonald W.I. et al. Recommended diagnostic criteria for multiple sclerosis: guidelines for the International Panel on diagnosis of multiple sclerosis // *Annals of Neurology*. 2001. Vol. 50, № 1. P. 121–127.
18. Moro K., Koyasu S. Innate lymphoid cells, possible interaction with microbiota // *Seminars in Immunopathology*. 2015. Vol. 37, № 1. P. 27–37.
19. Nekrasova I., Shirshov S. Estriol in regulation of cell-mediated immune reactions in multiple sclerosis // *Journal of Neuroimmunology*. 2020. Vol. 349(7). P. 577421.
20. Neill D.R. et al. Nuocytes represent a new innate effector leukocyte that mediates type-2 immunity // *Nature*. 2010. Vol. 464, № 7293. P. 1367–1370.
21. Neuteboom R.F. et al. Pregnancy in multiple sclerosis: clinical and self-report scales // *Journal of Neurology*. 2012. Vol. 259. P. 311–317.
22. Papenfuss T.L. et al. Estriol generates tolerogenic dendritic cells in vivo that protect against autoimmunity // *Journal of Immunology*. 2011. Vol. 186, № 6. P. 3346–3355.
23. Pelfrey C.M. et al. Effects of sex hormones on costimulatory molecule expression in multiple sclerosis // *Journal of Neuroimmunology*. 2005. Vol. 167, № 1–2. P. 190–203.
24. Russi A.E. et al. Male-Specific IL-33 Expression Regulates Sex-Dimorphic EAE Susceptibility // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2018. Vol. 115, № 7. P. E1520–E1529.
25. Satoh-Takayama N. et al. Microbial flora drives interleukin 22 production in intestinal NKp46⁺ cells that provide innate mucosal immune defense // *Immunity*. 2008. Vol. 29, № 6. P. 958–970.
26. Sicotte N.L. et al. Treatment of multiple sclerosis with the pregnancy hormone estriol // *Annals of Neurology*. 2002. Vol. 52, № 4. P. 421–428.
27. Soldan S.S. et al. Immune modulation in multiple sclerosis patients treated with the pregnancy hormone estriol // *Journal of Immunology*. 2003. Vol. 171. P. 6267–6274.
28. Spits H. et al. Innate lymphoid cells—a proposal for uniform nomenclature // *Nature Reviews Immunology*. 2013. Vol. 13, № 2. P. 145–149.
29. Voskuhl R.R. et al. Estriol combined with glatiramer acetate for women with relapsing-remitting multiple sclerosis: a randomised, placebo-controlled, phase 2 trial // *Lancet Neurology*. 2016. Vol. 15, № 1. P. 35–46.

References

1. Nekrasova I.V., Shirshov S.V. Female sex steroid hormones in regulation of neutrophil enzymatic activity. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. V. 453, No 1 (2013): pp. 312–315.
2. Shirshov S.V., Nekrasova I.V. [The complex study of estriol immunomodulating activity]. *Immunologiya*. V. 32, No 2 (2011): pp. 72–74. (In Russ.).
3. Shirshov S.V., Nekrasova I.V., Gorbunova O.L., Orlova E.G., Maslennikova I.L. MicroRNA in hormonal mechanisms of regulation of NK cell function. *Doklady Biochemistry and Biophysics*. V. 474, No 1 (2017): pp. 168–172.

4. Shirshv S.V., Orlova E.G., Loginova O.A., Nekrasova I.V., Gorbunova O.L., Maslennikova I.L. Hormonal regulation of dendritic cell differentiation in the thymus. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. V. 165, No 2 (2018): pp. 230-234.
5. Bal S.M., Golebski K., Spits H. Plasticity of innate lymphoid cell subsets. *Nature Reviews Immunology*. V. 20, No 9 (2020): pp. 552-565.
6. Cephus J.Y., Gandhi V.D., Shah R., Brooke Davis J., Fuseini H., Yung J.A. et al. Estrogen receptor- α signaling increases allergen-induced IL-33 release and airway inflammation. *Allergy*. V. 76, No 1 (2021): pp. 255-268.
7. Dolati S., Babaloo Z., Jadidi-Niaragh F., Ayromlou H., Sadreddini S., Yousefi M. Multiple sclerosis: Therapeutic applications of advancing drug delivery systems. *Biomedicine and Pharmacotherapy*. V. 86 (2017): pp. 343-353.
8. Ebbo M., Crinier A., Vely F., Vivier E. Innate lymphoid cells: major players in inflammatory diseases. *Nature Reviews Immunology*. V. 17, No 11 (2017): pp. 665-678.
9. Elemam N.M., Hannawi S., Maghazachi A.A. Innate Lymphoid Cells (ILCs) as Mediators of Inflammation, Release of Cytokines and Lytic Molecules. *Toxins*. V. 9, No 12 (2017). P. 398.
10. Gharibi T., Ahmadi M., Seyfizadeh N., Jadidi-Niaragh F., Yousefi M. Immunomodulatory characteristics of mesenchymal stem cells and their role in the treatment of multiple sclerosis. *Cellular Immunology*. V. 293, No 2 (2015): pp. 113-121.
11. Grigg J.B., Shanmugavadivu A., Regen T., Parkhurst C.N., Ahmed A., Joseph A.M. et al. Antigen-Presenting Innate Lymphoid Cells Orchestrate Neuroinflammation. *Nature*. V. 600, No 7890 (2021): pp. 707-712.
12. Gury-BenAri M., Thaïss C.A., Serafini N., Winter D.R., Giladi A., Lara-Astiaso D. et al. The spectrum and regulatory landscape of intestinal innate lymphoid cells are shaped by the microbiome. *Cell*. V. 166, No 5 (2016): pp.1231-1246.e13.
13. Harbo H.F., Gold R., Tintore M. Sex and gender issues in multiple sclerosis. *Archive of Therapeutic Advances in Neurological Disorders*. V. 6, No 4 (2013): pp. 237-248.
14. Hepworth M.R., Fung T.C., Masur S.H., Kelsen J.R., McConnell F.M., Dubrot J. et al. Immune tolerance. Group 3 innate lymphoid cells mediate intestinal selection of commensal bacteria-specific CD4⁺ T cells. *Science*. V. 348, No 6238 (2015): pp. 1031-1035.
15. Jadidi-Niaragh F, Mirshafiey A. Th17 cell, the new player of neuroinflammatory process in multiple sclerosis. *Scandinavian Journal of Immunology*. V. 74, No 1 (2011): pp. 1-13.
16. Kase N.G., Reyniak J.V. Endocrinology of Pregnancy. *Mount Sinai Journal of Medicine*. V. 52, No 1 (1985): pp. 11-34.
17. McDonald W.I., Compston A., Edan G., Goodkin D., Hartung H.P., Lublinet F.D. et al. Recommended diagnostic criteria for multiple sclerosis: guidelines for the International Panel on diagnosis of multiple sclerosis. *Annals of Neurology*. V. 50, No 1 (2001): pp. 121-127.
18. Moro K., Koyasu S. Innate lymphoid cells, possible interaction with microbiota. *Seminars in Immunopathology*. V. 37, No 1 (2015): pp. 27-37.
19. Nekrasova I., Shirshv S. Estrinol in regulation of cell-mediated immune reactions in multiple sclerosis. *Journal of Neuroimmunology*. V. 349(7) (2020): P. 577421.
20. Neill D.R., Wong S.H., Bellosi A., Flynn R.J., Daly M., Langford T.K.A. et al. Nuocytes represent a new innate effector leukocyte that mediates type-2 immunity. *Nature*. V. 464, No 7293 (2010): pp. 1367-1370.
21. Neuteboom R.F., Janssens A.C.J.W., Siepmann T.A.M., Hoppenbrouwers I.A., Ketelslegers I.A., Jafari N. et al. Pregnancy in multiple sclerosis: clinical and self-report scales. *Journal of Neurology*. V. 259 (2012): pp. 311-317.
22. Papenfuss T.L., Powell N.D., McClain M.A., Bedarf A., Singh A., Gienapp I.E. et al. Estrinol generates tolerogenic dendritic cells in vivo that protect against autoimmunity. *Journal of Immunology*. V. 186, No 6 (2011): pp. 3346-3355.
23. Pelfrey C.M., Moldovan I.R., Coteleur A.C., Zamor N., Rudick R.A. Effects of sex hormones on costimulatory molecule expression in multiple sclerosis. *Journal of Neuroimmunology*. V. 167, No 1-2 (2005): pp. 190-203.
24. Russi A.E., Ebel M.E., Yang Y., Brown M.A. Male-Specific IL-33 Expression Regulates Sex-Dimorphic EAE Susceptibility. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. V. 115, No 7 (2018): pp. E1520-E1529.
25. Satoh-Takayama N., Vosshenrich C.A., Lesjean-Pottier S., Sawa S., Lochner M., Rattis F. et al. Microbial flora drives interleukin 22 production in intestinal NKp46⁺ cells that provide innate mucosal immune defense. *Immunity*. V. 29, No 6 (2008): pp. 958-970.
26. Sicotte N.L., Liva S.M., Klutch R., Pfeiffer P., Bouvier S., Odesa S. et al. Treatment of multiple sclerosis with the pregnancy hormone estrinol. *Annals of Neurology*. V. 52, No 4 (2002): pp. 421-428.

27. Soldan S.S., Alvarez-Retuerto A.I., Sicotte N.L., Voskuhl R.R. Immune modulation in multiple sclerosis patients treated with the pregnancy hormone estriol. *Journal of Immunology*. V. 171 (2003): pp. 6267-6274.

28. Spits H., Artis D., Colonna M., Diefenbach A., Di Santo J.P., Eberl G. et al. Innate lymphoid cells – a proposal for uniform nomenclature. *Nature Reviews Immunology*. V. 13, No 2 (2013): pp. 145-149.

29. Voskuhl R.R., Wang H., Wu T.C., Sicotte N.L., Nakamura K., Kurth F. et al. Estriol combined with glatiramer acetate for women with relapsing-remitting multiple sclerosis: a randomised, placebo-controlled, phase 2 trial. *Lancet Neurology*. V. 15, No 1 (2016): pp. 35-46.

Статья поступила в редакцию 01.12.2022; одобрена после рецензирования 12.12.2022; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 01.12.2022; approved after reviewing 12.12.2022; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторах

Ирина Валерьевна Некрасова – nirina5@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6706-5912>, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции;

Наталья Сергеевна Глебездина – glebezdina_n@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9891-0509>, канд. биол. наук, младший научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции;

Ирина Леонидовна Масленникова – i.maslennikova1974@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2776-8023>, канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции;

Ирина Юрьевна Данченко – irene-dan@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9101-7569>, канд. медицинских наук, ассистент кафедры неврологии и медицинской генетики;

Сергей Викторович Ширшев – shirshev@iegm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5766-7496>, д-р мед. наук, профессор, заведующий лабораторией иммунорегуляции.

Information about the authors

Irina V. Nekrasova – nirina5@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6706-5912>, candidate of biology, researcher of laboratory of immunoregulation;

Natalia S. Glebezdina – glebezdina_n@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9891-0509>, candidate of biology, junior researcher of laboratory of immunoregulation;

Irina L. Maslennikova – i.maslennikova1974@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0002-2776-8023>, candidate of biology, senior researcher of laboratory of immunoregulation;

Irina Yu. Danchenko – irene-dan@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9101-7569>, candidate of medicine, doctor of medicine, assistant of the department of neurology and medical genetics;

Sergei V. Shirshev – shirshev@iegm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5766-7496>, doctor of medicine, professor, head of laboratory of immunoregulation.

Вклад авторов:

Некрасова И. В. – проведение экспериментов, обработка материалов, написание текста статьи.

Глебездина Н. С. – проведение экспериментов, доработка текста статьи.

Масленникова И. Л. – работа с бактериальными культурами.

Данченко И. Л. – подбор доноров, сбор неврологического анамнеза.

Ширшев С. В. – научное руководство работой на всех этапах.

Contribution of the authors:

Nekrasova I. V. – conducting experiments, materials processing, writing the article.

Glebezdina N. S. – conducting experiments, revision of the article.

Maslennikova I. L. – work with bacterial cultures.

Danchenko I. L. – selection of donors, collection of neurological anamnesis.

Shirshev S. V. – scientific management of the work at all stages.

ИММУНОЛОГИЯ

Обзорная статья

УДК 632.939:612.112.94:612.63

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-83-94.

Метаболическая регуляция функций натуральных киллеров

Екатерина Григорьевна Орлова^{1, 2}✉

¹ Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия,
orlova_katy@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1195-8962>

Аннотация. Согласно современным представлениям, трансформация фенотипа и функций натуральных киллеров (НК-клеток) ассоциирована с метаболическим репрограммированием, а именно преимущественным использованием клеткой специфических метаболических путей для получения энергии. Ключевыми молекулами, участвующими в контроле метаболических программ НК-клеток, являются мишень для рапамицина в клетках млекопитающих (mTOR) и аденозинмонофосфат-активируемая протеинкиназа (АМРК). Модуляция активности mTOR и АМРК различными агентами определяет метаболическое репрограммирование, изменение фенотипа НК-клеток и функциональной активности. Особенности метаболической регуляции эффекторных функций НК-клеток зависят от их локализации, степени зрелости, продолжительности и специфичности активационных сигналов. Особое внимание уделяется изменению фенотипа, функциональной и метаболической активности НК-клеток при беременности, что ассоциировано с формированием периферической иммунной толерантности. Изучение метаболической регуляции функциональной активности НК-клеток необходимо для повышения эффективности НК-клеточной терапии.

Ключевые слова: НК-клетки, метаболизм, децидуальный фенотип, иммунная толерантность, беременность

Для цитирования: Орлова Е. Г. Метаболическая регуляция функций натуральных киллеров // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 83–94. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-83-94>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 22-25-00694.

IMMUNOLOGY

Review article

Metabolic regulation of natural killer functions

Ekaterina G. Orlova^{1,2}✉

¹ Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS – branch of Perm Federal Research Center UB RAS; Perm, Russia

² Perm State University, Perm, Russia, orlova_katy@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1195-8962>

Abstract. Changes in the body metabolism affect the metabolic and functional activity of cells of the immune system. Pregnancy is characterized by changes in hormone production, basal metabolism, immunoreactivity, increase of fat mass. During pregnancy, NK cells acquire a regulatory phenotype, migrate to the uterus and become the dominant subpopulation of lymphocytes in uterus (decidual NK), which is necessary to maintain the invasive syncytiotrophoblast growth. This transformation into decidual NK cells is accompanied by increased glucose consumption and a predominant transition from oxidative phosphorylation to glycolysis. The key molecules involved in controlling the implementation of metabolic programs of NK cells are the target for rapamycin in mammalian cells (mTOR) and AMP-activated protein kinase (AMPK). The modularization of mTOR and AMPK activity by various agents (hormones, cytokines) during pregnancy determines the metabolic reprogramming of the NK cell phenotype and functions. The study of the metabolic regulation of the NK functional activity is necessary to increase the effectiveness of NK cell therapy.

Keywords: NK cells, metabolism, decidual phenotype, immune tolerance, pregnancy

For citation: Orlova E. G. [Metabolic regulation of natural killer functions]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 83-94. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-83-94>.

Acknowledgments: the work was supported by the Russian Science Foundation, Project № 22-25-00694.

Введение

НК-клетки относятся к группе ILC (Innate Lymphoid Cells) и не имеют специфических антиген-распознающих рецепторов, гены которых подвергаются реаранжировке в процессе дифференцировки клеток, как Т- и В-лимфоциты (TCR и BCR). НК-клетки обладают широким спектром идентичных по структуре рецепторов, распознающих вирус-инфицированные, опухолевые, поврежденные клетки собственного организма и чужеродные клетки, и лизируют их путем контактного взаимодействия (Fas-Fas-L, PD-PD-L) и индукции апоптоза, но также и секретирова гранулы, содержащие литические продукты (перфорин, гранзимы) [Erlebacher et al., 2013]. Большая часть (> 90%) НК-клеток периферической крови имеют зрелый фенотип CD16⁺CD56^{dim} и характеризуются высоким цитотоксическим потенциалом [Erlebacher et al., 2013]. Молекула CD56 (адгезивная молекула нервных клеток, NCAM) является одним из основных маркеров для НК-клеток и необходима для их миграции во вторичные лимфоидные органы [Erlebacher et al., 2013]. Молекула CD16 участвует в антителозависимой клеточной цитотоксичности, поскольку является рецептором для Fc-фрагмента IgG. НК-клетки распознают сенсibilизированные IgG клетки-мишени и осуществляют их цитоллиз вышеописанными способами [Erlebacher et al., 2013].

Около 10% от общего числа НК-клеток периферической крови имеют менее зрелый регуляторный фенотип CD16^{dim/-}CD56^{bright} и характеризуются способностью к массивной продукции цитокинов в ответ на активацию. Эта субпопуляция преобладает во вторичных лимфоидных органах. CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК-клетки экспрессируют большое количество рецепторов к цитокинам моноцитов/макрофагов и отвечают на стимуляцию продукцией интерферона-гамма (IFN-gamma), фактора некроза опухоли - альфа (TNF-alpha), гранулоцитарно-макрофагального колониестимулирующего фактора (GM-CSF), интерлейкина - 10 (IL-10), IL-13 [Erlebacher et al., 2013].

НК-клетки при беременности играют критическую роль в формировании иммунной толерантности организма матери к полуаллогенному плоду, а также выполняют фетотрофическую функцию [Saito, 2008; Shojaei, 2022]. При беременности количество цитотоксических CD16⁺CD56^{dim} НК-клеток периферической крови снижается, а продукция IL-10 увеличивается более чем в 20 раз, что необходимо для снижения цитотоксического потенциала клеток периферической крови [Saito, 2008; Shojaei, 2022]. Повышение же количества цитотоксических CD16⁺CD56^{dim} НК-клеток в периферической крови у женщин ассоциировано с привычным невынашиванием беременности [Erlebacher et al., 2013].

В период ранней беременности НК-клетки преобладают среди лимфоидных клеток децидуальной оболочки [Vassa et al., 2011; Erlebacher et al., 2013], и в течение первого триместра их количество увеличивается с 50 до 90%, главным образом, за счет миграции CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК-клеток из периферической крови [van den Heuvel et al., 2005; Poli et al., 2009; Erlebacher et al., 2013; Montaldo et al., 2015; Bjorkstrom et al., 2016]. Однако существуют и другие источники пополнения пула децидуальных CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК, такие как их формирование из лимфоидных CD34⁺предшественников в матке, а также пролиферации маточных НК-клеток *in situ* [Erlebacher et al., 2013].

Миграция CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК из периферической крови в матку определяется ассоциированным с фазами менструального цикла или беременностью изменением гормонального фона и осуществляется посредством взаимодействия с хемокинами, продуцируемыми децидуальными клетками [van den Heuvel et al., 2005; Carlino et al., 2008; Poli, 2009; Erlebacher et al., 2013; Montaldo et al., 2015; Bjorkstrom et al., 2016]. Периферические (p) и децидуальные (d) CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК характеризуются сходным паттерном хемокиновых рецепторов [Carlino et al., 2008]. Периферические CD16^{dim/-}CD56^{bright} НК имеют высокий уровень экспрессии хемокиновых рецепторов L-селектина (CD62L) и CCR7, что ассоциировано как с хомингом к лимфатическим узлам, так и с их повышенным присутствием в плаценте [Carlino et al., 2008].

Однако дальнейшая трансформация и приобретение толерогенного фенотипа CD56^{bright} dNK-клеток находится под контролем факторов, продуцируемых децидуальным микроокружением. Так, сAMP (циклический аденозинмонофосфат), продуцируемый клетками эндометрия и присутствующий в большом количестве в зоне фето-плацентарного контакта, путем активации транскрипционного фактора FOXO1 (forkhead box protein O1) способствует увеличению экспрессии CD56 на pNK-клетках, мигрирующих в децидуу, снижает их цитотоксичность, но усиливает секрецию IFN-gamma и IL-10 [Jin et al., 2021]. Трансформирующий фактор роста бета (TGF-1beta), продуцируемый децидуальными макрофагами [Keskin et al., 2007; Allan et al., 2010], гипоксия [Cerqueira et al. 2013] и гликоделин А [Lee et al. 2019] участвуют в трансформации фенотипа и регуляции функциональной активности dNK. Так, продуцируемый децидуальными клетками гликоделин А взаимодействует с молекулами L-селектина на CD16⁻CD56^{bright} НК-клетках, мигрировавших в матку, способствуя их дифференцировке [Chiossone et al., 2014; Melsen et al., 2016;]. Однако зрелые dNK лишаются экспрессии L-селектина, что свидетельствует об участии других ассоциированных с беременностью факторов дифференцировки dNK.

Децидуальные CD16⁻CD56^{bright} НК отличаются от периферических CD16⁺CD56^{bright} НК-клеток высокой экспрессией молекул Tim-3, CD9 и CD49a, продукцией цитокинов - IL-10, TGF-1beta, хемокинов (IL-8, LIF), факторов роста сосудов (VEGF), инсулино-подобного фактора роста (IGFBP-1), плацентарного

фактора роста (PLGF), плейотропина [Коорман et al., 2003; Cerdeira et al., 2013; Fu et al., 2017; SongYan, 2022]. dNK-клетки обнаруживаются в непосредственной близости к спиральным артериям плаценты и, продуцируя факторы роста сосудов, моделируют рост спиральных артерий и инвазию трофобласта. При физиологически протекающей беременности IFN-gamma и TNF-alpha участвуют в ангиогенезе [Erlebacher et al., 2013]. Однако при спонтанных абортах также увеличивается доля dNK-клеток, продуцирующих IFN-gamma и TNF-alpha, что свидетельствует о том, что индукция синтеза этих цитокинов инициируется в ответ на различные факторы.

NK-клетки являются ведущими эффекторами формирования иммунной толерантности в зоне фето-плацентарного контакта [Saito, 2008; Shojaei, 2022]. dNK путем контактного взаимодействия и секреции толерогенных цитокинов (TGF-1beta, IL-10) индуцируют формирование адаптивных регуляторных Т-лимфоцитов с супрессорной активностью (iTreg) из наивных CD4⁺-Т-лимфоцитов, препятствуя образованию регуляторных Т-лимфоцитов, продуцирующих IL-17 (iTh17), которые активируют провоспалительные клеточно-опосредованные реакции [Fu et al., 2010]. iTreg также подавляют цитотоксические реакции против трофобласта в зоне фетоплацентарного контакта [Коорман et al., 2003; Cerdeira et al., 2013; Fu et al., 2017; SongYan, 2022]. Продукция IFN-gamma CD56^{bright}dNK-клетками препятствует трансформации наивных CD4⁺-Т-лимфоцитов в iTh17 [SongYan, 2022]. Хотя в случае инфекции, CD56^{bright}dNK сохраняют способность развивать цитотоксический ответ против патогенов и выполнять защитную функцию [Crespo et al., 2020].

«Check-point» молекула Tim-3 (T-cell Ig and mucin domain-containing protein 3) присутствует на большинстве лимфоидных клеток, однако NK-клетки обладают наибольшей экспрессией Tim-3, которая повышается при их трансформации в децидуальные [Sun et al., 2016; Орлова и др., 2022]. Экспрессия Tim-3 усиливается в ответ на активацию клеток и ограничивает продукцию провоспалительных цитокинов, дегрануляцию, цитотоксичность, повышает чувствительность к индуцированному апоптозу [Sun et al., 2016]. Лигандом для Tim-3 является галектин-9 (Gal-9), уровень которого в периферической крови нарастает при беременности [Sun et al., 2016], поскольку Gal-9 активно продуцируется клетками трофобласта [Sun et al., 2016].

В единичных исследованиях показано, что экспрессия молекулы CD49a, относящейся к семейству интегринов, коррелирует со снижением цитотоксичности и продукции INF-gamma NK-клетками, а также необходима для их миграции в матку [Li et al., 2019]. Увеличение экспрессии CD49a служит одним из маркеров трансформации периферических CD56^{bright}CD16⁺NK в децидуальные [Martrus et al., 2017; Li et al., 2019], хотя присутствие CD49a описано и на периферических лимфоидных клетках [Орлова и др., 2022]. Молекула CD9 принадлежит к семейству тетраспонинов и регулирует адгезию и трансэндотелиальную миграцию лейкоцитов, а также экспрессию и активность других адгезионных молекул [Sánchez-Rodríguez, 2011]. Экспрессия CD9 изучена на децидуальных NK, но лишь в единичных исследованиях выявлена на лимфоцитах и NK периферической крови при беременности [Sánchez-Rodríguez, 2011; Орлова и др., 2022]. Лигандами для CD9, в том числе, являются продуцируемые клетками трофобласта ассоциированные с беременностью гликопротеины ("pregnancy specific glycoproteins", PSG), концентрация которых нарастает в периферической крови пропорционально сроку беременности [Sánchez-Rodríguez, 2011]. Взаимодействие CD9 с PSG регулирует продукцию цитокинов лейкоцитами в матке [Sánchez-Rodríguez, 2011].

dNK экспрессируют активационные (NKp46, NKp44, NKp30, NKG2D, CD94/NKG2C) и ингибиторные рецепторы (LILRB1, KIR2DL4, и CD94/NKG2A), имеют множество гранул, содержащих литические факторы (перфорин, гранулизин, гранзимы), однако характеризуются низкой цитотоксичностью в отношении клеток трофобласта [Moretta et al., 2000]. Баланс активирующих и ингибирующих рецепторов регулирует функции dNK [Moretta et al., 2000]. Так, взаимодействие ингибиторных рецепторов (LILRB1, KIR2DL4, CD94/NKG2A) dNK-клеток с неклассическими МНС, экспрессируемыми клетками трофобласта (HLA-G, HLA-E), угнетает цитотоксическую активность dNK в отношении клеток трофобласта [Yan et al., 2007].

Считается, что ингибирующий лектиноподобный рецептор С-типа NKG2A экспрессируется преимущественно на ранних стадиях дифференцировки NK-клеток [Béziat и др., 2010; Björkström и др., 2010]. Децидуальные CD56^{bright}NK-клетки позитивны по NKG2A⁺ [Béziat и др., 2010]. Ряд авторов полагают, что экспрессия NKG2A является маркером созревания NK-клеток: от CD56^{bright}NKG2A⁺ к CD56^{dim}NKG2A⁺ и затем к CD56^{dim}NKG2A⁻ [Béziat и др., 2010]. CD56^{dim}NKG2A⁻ NK-клетки способны вновь экспрессировать NKG2A при стимуляции цитокинами IL-12 и IL-18, и присутствие NKG2A на них коррелирует с продукцией IFN-gamma [Béziat и др., 2010]. По сравнению с нормальной беременностью в группе женщин с рецидивирующими самопроизвольными абортами наблюдалась сниженная экспрессия NKG2A на dNK [Sotnikova et al., 2014]. Следует отметить, что все больше данных свидетельствует о том, что снижение уровня dNK-клеток и изменение их функциональной активности тесно связаны с неблагоприятным исходом беременности: преэклампсией и спонтанными абортами [Moretta et al., 2000; Коорман et al., 2003; Erlebacher et al., 2013]. Поэтому изучение факторов, регулирующих функциональную активность

НК-клеток, является значимой проблемой иммунологии и имеет важное научное и практическое значение.

Трансформация фенотипа и функциональной активности dNK-клеток также находится под контролем ассоциированных с беременностью факторов, присутствующих в периферической крови и децидуальном микроокружении (гормоны, цитокины и т.д.) [Carlino et al., 2008]. Реализация регуляторных эффектов гормонов и цитокинов опосредована активацией внутриклеточных сигнальных путей при взаимодействии со специфическими клеточными рецепторами на НК-клетках [Carlino et al., 2008; Lee et al. 2019]. Внутриклеточные сигнальные молекулы являются эффективными индукторами метаболического репрограммирования, а именно, перехода иммунных клеток к преимущественному использованию специфических метаболических путей для получения энергии, что результируется в изменении фенотипа и функциональной активности клеток [Donnelly et al., 2014; Keating et al., 2016]. Особую значимость этот процесс приобретает при беременности, когда гормональный фон, основной обмен и иммунореактивность всего организма претерпевают существенные изменения. Целью данного обзора является систематизация данных литературы о роли метаболического репрограммирования в регуляции функциональной активности и фенотипа НК-клеток.

Взаимосвязь метаболических изменений с эффекторными функциями НК-клеток

В качестве основного источника энергии НК-клетки используют глюкозу, которая попадает в клетку с помощью белков-транспортеров (GLUT-1) [O'Brien, Finlay, 2019; Keating 2016]. Метаболизм глюкозы в клетке на первом этапе включает ее катаболизм до пирувата. Далее, при анаэробном гликолизе, пируват превращается в лактат под действием лактатдегидрогеназы (LDG). Основная часть пирувата переносится в митохондрии, где превращается в ацетил-КоА, вступает в цикл трикарбоновых кислот (ТСА) и далее подвергается окислительному фосфорилированию [O'Brien, Finlay, 2019; Keating 2016]. Дополнительно ацетил-КоА образуется при окислении жирных кислот и также поступает в ТСА [O'Brien, Finlay, 2019].

Незрелые НК-клетки обладают высокой метаболической активностью и в качестве основной метаболической программы используют аэробный гликолиз, поскольку преобладающим продуктом метаболизма глюкозы, даже в условиях нормоксии, становится лактат, что важно для реализации их пролиферативного потенциала [Chiossone et al., 2009; Marcais et al., 2014]. Гликолиз обеспечивает более быструю выработку АТФ (аденозинтрифосфата), чем окислительное фосфорилирование, и дает промежуточные метаболиты, которые в дальнейшем можно использовать для процессов биосинтеза [Chiossone et al., 2009; Marcais et al., 2014].

По мере созревания НК-клеток поглощение глюкозы, экспрессия рецепторов-транспортеров питательных веществ (GLUT-1, CD71, CD98), ферментов гликолиза, пролиферативная активность снижаются, а окислительное фосфорилирование становится основной метаболической программой зрелых не стимулированных НК-клеток [Chiossone et al., 2009; Marcais et al., 2014].

При активации зрелых НК-клеток увеличивается потребление глюкозы, экспрессия рецепторов-транспортеров питательных веществ (GLUT-1, CD98 (транспортер нейтральных аминокислот), CD71 (рецептор к трансферрину), интенсивность гликолиза и окислительного фосфорилирования, возрастает митохондриальная масса и производство АТФ [O'Brien, Finlay, 2019; Keating 2016]. Значимость гликолиза для реализаций эффекторных функций активированных НК-клеток подтверждается рядом экспериментальных данных. Так, угнетение гликолиза в процессе активации НК-клеток путем депривации глюкозы, либо добавлением ингибитора гексокиназы, либо лактата в культуры, снижает экспрессию активационных рецепторов NKp46, продукцию IFN- γ , перфорина, гранзима В и цитотоксичность *in vitro* [van der Heiden et al., 2009; Husain et al., 2013; O'Brien, Finlay, 2019]. Ингибирование путей синтеза липидов оказывает минимальное влияние на эффекторные функции и пролиферацию НК-клеток [O'Brien, Finlay, 2019].

Согласно современным представлениям, ключевыми молекулами, участвующими в контроле метаболизма НК-клеток, являются мишень для рапамицина в клетках млекопитающих (mTOR) и АМР-активируемая протеинкиназа (АМРК). mTOR стимулирует анаболические процессы и рост клеток, а АМРК усиливает процессы катаболизма [O'Brien, Finlay, 2019].

mTOR обладает протеинкиназной активностью и образует два функционально различных комплекса: mTORC1 и mTORC2, отличных по чувствительности к ингибиторному эффекту рапамицина [Donnelly et al. 2014]. mTORC1 имеет решающее значение для дифференцировки НК-клеток, тогда как mTORC2 необходим для их терминального созревания, хотя функция последнего изучена недостаточно ввиду отсутствия специфических ингибиторов [Donnelly et al. 2014]. Мыши с делецией mTOR имеют меньшее количество зрелых НК-клеток в периферических органах, что свидетельствует о важности фермента для дифференцировки НК-клеток.

mTOR в клетке иницирует трансляцию белка. mTOR фосфорилирует рибосомальную протеинкиназу S6K1 (p70 рибосомальная S6 протеинкиназа) и эукариотический фактор инициации трансляции 4E-BP1 (4E, связывающий белок 1), в результате чего образуется активный комплекс eIF4E, связывающий mRNA и рибосому [Donnelly et al. 2014].

По мере созревания NK-клеток экспрессия mTORC1 снижается [Chiossone et al., 2009; Marcais et al., 2014]. Базальный уровень активности mTORC1 незначителен. Активация mTORC1 в NK-клетках происходит в ответ на взаимодействие с различными факторами, главным образом, цитокинами, а также гормонами [Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014]. Причем основные стимуляторы для NK-клеток - IL-2, IL-15, либо комбинации IL-2 и IL-12 или IL-12 и IL-18, повышают активность mTORC1 через PI3-K (фосфатидилинозитол-3-киназа) /Akt (протеинкиназа B) сигнальный путь [Nandagopal et al., 2014; Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014]. Akt, основной активатор для mTOR, усиливает трафик GLUT1 к поверхности клетки, поглощение глюкозы и стимулирует гликолиз [Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014]. Akt индуцирует экспрессию транспортных белков для аминокислот и может напрямую фосфорилировать ферменты гликолиза, способствуя увеличению его активности [Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014].

Помимо основных активаторов, сигнальные молекулы других путей внутриклеточной трансдукции участвуют в активации mTORC1. Так, комплекс MEK/ERK (митогенактивируемая киназа/внеклеточная сигнальная киназа) активирует mTORC1 через TSC2 (туберозносклерозный белок 2) [Nandagopal et al., 2014; Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014]. Фосфолипаза D катализирует гидролиз фосфатидилхолина с образованием фосфатидной кислоты, которая способна взаимодействовать с каталитической субъединицей mTORC1 и активировать ее [Nandagopal et al., 2014; Marcais et al., 2014; Donnelly et al., 2014].

IL-10 также стимулирует mTORC1 в NK-клетках, усиливая как гликолиз, так и окислительное фосфорилирование, что приводит к повышению цитотоксичности и продукции IFN-gamma [Wang et al., 2021]. Выявленные эффекты IL-10 отменялись рапамицином, что свидетельствует о важной роли mTORC1 в реализации эффектов цитокина на NK-клетки [Wang et al., 2021].

TGF- β 1 угнетает пролиферацию и цитотоксичность NK-клеток, продукцию IFN-gamma как *in vitro*, так и *in vivo* [Viel, 2016], а также IL-2 и IL-15-индуцированную активацию гликолиза и окислительного фосфорилирования за счет ингибирования mTORC1 [Zaiatz-Bittencourt et al., 2018].

Аминокислоты, поступающие в организм с пищей или образующиеся в результате распада белков, участвуют в регуляции активности mTOR независимым от PI3/Akt путем [Donnelly et al., 2014]. Ведущая роль из аминокислот принадлежит лейцину, повышение концентрации которого с участием CD98 приводит к резкой активации mTOR [Donnelly et al., 2014].

Фермент mTOR регулирует метаболизм глюкозы в NK-клетках. mTORC1 присоединяется к внешней мембране митохондрий и регулирует поглощение кислорода и окислительную способность митохондрий [Donnelly et al., 2014]. mTOR-активированная рибосомальная протеинкиназа S6K1 оказывает прямые гликолитические эффекты. Дефицит S6K1 предотвращает усиление гликолиза в ответ на активацию NK-клеток [Donnelly et al., 2014]. Помимо этого, mTOR контролирует активность транскрипционных факторов c-MYC и SREBP (Sterol Regulatory Element Binding Protein), HIF-1alpha (hypoxia-inducible factor 1 alpha), которые также являются важными метаболическими регуляторами [Donnelly et al., 2014]. c-MYC контролирует экспрессию генов, кодирующих факторы клеточного цикла, обеспечивая переход из G_{0/1}-фазы в S-фазу, и подавляет экспрессию ингибиторов клеточного цикла [Donnelly et al., 2014]. c-MYC регулирует экспрессию всех генов, связанных с гликолизом, включая GLUT-1, LDH, а также переносчиков глутамин [Donnelly et al., 2014]. Глутамин поддерживает экспрессию c-MYC в NK-клетках. Ограничение поступления глутамин угнетает экспрессию c-MYC и нарушает эффекторные функции NK-клеток [Donnelly et al., 2014]. Транскрипционный фактор SREBP играет значимую роль в цитокин-индуцированном метаболическом репрограммировании NK-клеток. Установлено, что активность SREBP важна для усиления гликолиза и окислительного фосфорилирования [Assmann et al., 2017]. Предотвращение активации SREBP ингибировало выработку IFN-gamma и цитотоксичность NK-клеток [Assmann et al., 2017]. HIF-1alpha увеличивает экспрессию генов, вовлеченных в гликолиз: ключевых ферментов (LDH и др.), мембранных транспортеров глюкозы [Donnelly et al., 2014].

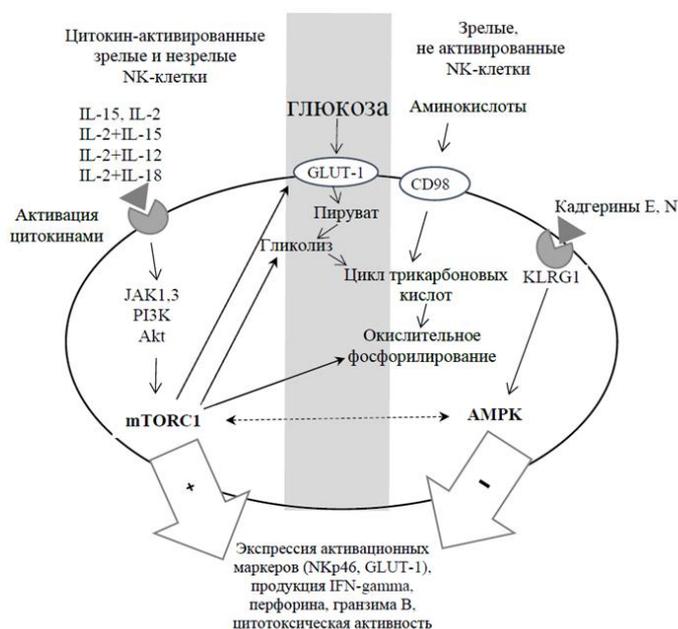
Фармакологическое ингибирование mTOR рапамицином в NK-клетках отменяет цитокин-индуцированную (IL-2/IL-12) стимуляцию поглощения глюкозы и гликолиза, экспрессию транспортера аминокислот CD98, снижает митохондриальную массу и мембранный потенциал и нарушает эффекторные функции, а именно секрецию гранзима B и IFN-gamma [Donnelly, 2014; Slattery, 2019]. Делеция mTOR или ингибирование SREBP2 ухудшают пролиферацию, дегрануляцию и цитотоксичность NK-клеток [Assmann et al., 2017]. Таким образом, метаболический статус NK-клеток напрямую взаимосвязан с реализацией их эффекторных функций. В незрелых или цитокин-активированных NK-клетках mTOR-зависимая активация гликолиза поддерживает пролиферацию, продукцию IFN-gamma, гранзима B, реализацию цитотоксической функции.

Цитокин-зависимая стимуляция PI3-K/Akt/mTOR отрицательно влияет на активность AMPK [Muller-Durovic et al., 2016; Charman et al., 2017]. Тогда как AMPK, в свою очередь, также предотвращает активацию mTOR, напрямую фосфорилируя компоненты mTOR, такие как TSC2 и раптор (raptor), что ведет к инактивации mTOR-опосредованных клеточных процессов [Charman et al., 2017]. Взаимодействие mTOR и AMPK может иметь решающее значение для перестройки метаболических путей в NK-клетках.

AMPK активируется в ответ на увеличение отношения AMP/АТФ, а также рядом киназ, включая печеночную киназу B1 (LKB1) и кальций/кальмодулин-зависимую протеинкиназу II (CaMKKII), TGF- β -активированную киназу 1 (TAK1) [Muller-Durovic et al., 2016; Charman et al., 2017]. CaMKK2 активи-

рует AMPK вне зависимости от уровня AMP. Мишенью AMPK является, в том числе, ацетил-КоА-карбоксилаза, фосфорилирование которой подавляет синтез жирных кислот и способствует их окислению [Muller-Durovic et al., 2016; Chapman et al., 2017]. Показано, что активность AMPK при созревании NK-клеток меняется незначительно [Wang et al., 2016]. Однако терминально дифференцированные зрелые CD16⁺CD56^{dim} NK клетки имеют высокий уровень экспрессии ингибиторного рецептора KLRG1 (Killer Cell Lectin-like Receptor G1) и AMPK [Muller-Durovic et al., 2016]. Лигандами для KLRG1 являются кадгерин E, N (молекулы клеточной адгезии в эпителиальных тканях) [Tessmer et al., 2007]. Лигирование KLRG1 приводит к повышению активности AMPK в NK-клетках. Активация AMPK фармакологическими агентами подавляет пролиферацию и цитотоксичность NK-клеток, выработку гранзима В и IFN-gamma [Kim 2006; Muller-Durovic et al., 2016]. Активность KLRG1-AMPK сигнального пути в NK-клетках увеличивается с возрастом, что является одной из причин угнетения цитотоксической активности NK-клеток у пожилых людей [Muller-Durovic et al., 2016].

Суммируя все вышесказанное, можно заключить, что активация гликолиза и mTOR являются важным фактором в регуляции пролиферации, цитотоксической активности и продукции IFN-gamma NK-клетками. Активация AMPK, напротив, подавляет эти функции. Модуляция активности mTOR и AMPK определяет метаболическое репрограммирование фенотипа NK-клеток. Молекулярные механизмы метаболической регуляции функций NK-клеток, в зависимости от зрелости и активированности, отражены на рисунке.



Молекулярные механизмы метаболической регуляции функций NK-клеток в зависимости от зрелости и активирующих стимулов

[Molecular mechanisms of metabolic regulation of NK cell functions depending on maturity and activation]

Примечания: глюкоза попадает в клетку с помощью белков-транспортеров GLUT-1. Метаболизм глюкозы включает ее катаболизм до пирувата, далее при анаэробном гликолизе пируват превращается в лактат. Основная часть пирувата переносится в митохондрии, где вступает в цикл трикарбоновых кислот и далее подвергается окислительному фосфорилированию. Дополнительно используется окисление аминокислот и в меньшей степени липидов, поступающих в клетку с помощью белков-транспортеров (CD98). Незрелые или зрелые активированные цитокинами (IL-2, IL-15, либо их комбинации) NK-клетки обладают высокой метаболической активностью и в качестве основной метаболической программы используют аэробный гликолиз. Цитокин-зависимая активация повышает активность mTORC1 (мишень для рапамицина в клетках млекопитающих) через PI3-К (фосфатидилинозитол-3-киназа) /Akt (протеинкиназа В) сигнальный путь. mTORC1 стимулирует специфические транскрипционные факторы и активирует транскрипцию генов, кодирующих белки рецепторов-транспортеров питательных веществ (GLUT-1, CD98), ферментов гликолиза, усиливая потребление глюкозы, интенсивность гликолиза и окислительного фосфорилирования, что стимулирует пролиферацию, экспрессию активационных маркеров (NKp46, GLUT-1), продукцию IFN-gamma, перфорина, гранзима В, цитотоксическую активность. Зрелые, не активированные NK-клетки характеризуются низкой метаболической активностью, а окислительное фосфорилирование становится основной метаболической программой. В зрелых терминально дифференцированных NK-клетках повышается экспрессия ингибиторного рецептора KLRG1 (Killer Cell Lectin-like Receptor G1) и AMPK (AMP-активируемая протеинкиназа). AMPK угнетает mTORC1, подавляет пролиферацию и цитотоксичность NK-клеток, выработку гранзима В и IFN-gamma. Сплошная стрелка – стимулирующий эффект. Пунктирная стрелка – угнетающий эффект.

Особенности метаболической регуляции основных субпопуляций NK-клеток

Известно, что CD16^{+/+}CD56^{bright}pNK являются менее зрелыми по отношению к CD16⁺CD56^{dim}pNK-клеткам периферической крови и отличаются по интенсивности метаболических процессов [Keating et al., 2016]. При этом mTORC1 более активна в CD56^{bright}pNK [Keating et al., 2016]. CD56^{bright}pNK, в силу высокой экспрессии рецепторов цитокинов, демонстрируют более выраженные метаболические изменения, чем CD56^{dim}pNK-клетки в ответ на стимуляцию цитокинами, и более чувствительны к ингибированию метаболизма [Keating et al., 2016].

Так, в случае активации IL-2 или IL-12/IL-15 CD56^{bright}NK-клетки преимущественно повышают экспрессию рецепторов-транспортеров питательных веществ CD71 и CD98 mTOR-зависимым образом, по сравнению с CD56^{dim}pNK-клетками [Keating et al., 2016]. Кроме того, CD56^{bright}pNK-клетки исходно обладают более высокой экспрессией GLUT-1, что позволяет им быстро поглощать глюкозу при активации. Ингибирование гликолиза значительно уменьшает продукцию IFN-gamma CD56^{bright}NK-клетками, но оказывает минимальное влияние на дегрануляцию и секрецию гранзима В по сравнению с CD56^{dim}pNK [Keating, 2016]. В целом, CD56^{bright}pNK-клетки более метаболически активны, чем CD56^{dim}pNK, и это помогает CD56^{bright}pNK-клеткам быстро вырабатывать большое количество IFN-gamma во время иммунных реакций. По данным этих же авторов, окислительное фосфорилирование, как и гликолиз, необходимы для поддержки продукции IFN-gamma в подгруппе CD56^{bright}pNK-клеток периферической крови человека [Keating et al., 2016].

При этом даже среди CD56^{bright}NK-клеток выявляются отличия в интенсивности метаболизма глюкозы в зависимости от локализации – периферическая кровь или вторичные лимфоидные органы [Salzberger et al., 2018]. Так, после стимуляции IL-12/IL-15 цитокинами CD56^{bright}NK-клетки, резидентные в печени и селезенке, имеют более низкую экспрессию транспортера глюкозы GLUT-1, но более высокую экспрессию транспортера аминокислот CD98 по сравнению с CD56^{bright}NK-клетками периферической крови [Salzberger, 2018].

В единичных исследованиях установлено, что CD56^{bright}pNK-клетки периферической крови и CD56^{bright}dNK-клетки, мигрировавшие в децидуа, находятся в разных условиях по обеспеченности глюкозой и кислородом, что обуславливает разный метаболический профиль и, как следствие, влияет на фенотип и функции [Yan et al., 2022]. В децидуальной оболочке клетки находятся в условиях ограниченного поступления глюкозы и кислорода [Yan et al., 2022].

Установлено, что децидуальные CD56^{bright}dNK характеризуются более низкой интенсивностью гликолиза и более высокой активностью окислительного фосфорилирования по сравнению с CD56^{bright}pNK периферической крови [Yan et al., 2022]. Причем кратковременное изменение метаболизма CD56^{bright}dNK (гликолиза, окислительного фосфорилирования, окисления жирных кислот) не влияет на их цитотоксичность [Yan et al., 2022]. А угнетение гликолиза в CD56^{bright}dNK-клетках усиливает выработку VEGF-A, но снижает продукцию IFN-gamma, TNF-alpha и пролиферацию [Yan et al., 2022].

Использование рапамицина для блокады mTORC1 снижает интенсивность как гликолиза, так и окислительного фосфорилирования, а также продукцию IFN-gamma и TNF-alpha, CD107a-зависимую дегрануляцию и пролиферацию, в то время как выработка VEGF-A не меняется [Yan et al., 2022]. Таким образом, mTORC1-зависимая активность гликолиза модулирует продукцию цитокинов (IFN-gamma, TNF-alpha), цитотоксическую реакцию и пролиферацию CD56^{bright}dNK [Yan et al., 2022]. Но продукция VEGF-A зависит от активности гликолиза, но, по-видимому, регулируется mTORC1-независимыми механизмами. Наконец, этими же авторами было показано, что активность некоторых ферментов гликолиза и mTORC1 значительно снижены в CD56^{bright}dNK женщин с привычным невынашиванием беременности, что открывает новые механизмы для понимания причин этого состояния [SongYan, 2022].

Функциональная и метаболическая активность CD56^{bright}dNK находится под контролем факторов, продуцируемых микроокружением в децидуа. Так, TGF-1beta вырабатывается децидуальными стромальными клетками на границе раздела мать-плод и в сочетании с гипоксией эффективно способствует превращению CD56^{bright}pNK в CD56^{bright}dNK, которые секретируют высокие уровни VEGF-A, но обладают низкой цитотоксичностью [Sun et al., 2016]. TGF-1beta эффективно подавляет гликолиз и ослабляет гликолиз-зависимые функции, как цитотоксичность и продукция IFN-gamma, TNF-alpha и пролиферацию [Sun et al., 2016]. Помимо этого, TGF-1beta повышает экспрессию ингибиторной «checkpoint» молекулы Tim-3 на dNK [Sun et al., 2016]. Ингибирующий сигнал при взаимодействии Tim-3 с лигандом Gal-9 угнетает активность PI3K-AKT-mTOR сигнального пути, и, как следствие, подавляет цитотоксичность dNK-клеток в отношении клеток трофобласта, препятствуя дегрануляции, выбросу перфорина, гранзима В [Sun et al., 2016]. Блокирование Tim-3 сигналинга усиливает цитотоксичность dNK к клеткам трофобласта. Tim-3⁺dNK экспрессируют больше маркеров зрелости и активации (CD94, CD69), чем TIM3⁺dNK. Сигналинг с Tim-3 регулирует продукцию цитокинов dNK IFN-gamma и TNF-alpha, необходимых для ремоделирования и роста спиральных артерий [Sun et al., 2016].

Молекулы гистосовместимости I класса HLA-E, продуцируемые в экстравезикулах клетками трофобласта, являются лигандами для активационных молекул CD94/NKG2A и CD94/NKG2C на dNK и играют важную роль в регуляции метаболизма NK. Так, взаимодействие молекулы CD94 на dNK с HLA-E трофобласта усиливает гликолиз и окислительное фосфорилирование в dNK, регулирует секрецию IFN- γ и VEGF при беременности [Jiang et al., 2021].

IL-15 присутствует в децидуа и его выработка контролируется гормонами, особенно прогестероном [Marcais et al., 2014; Nandagopal et al., 2014]. IL-15 является критическим регулятором выживаемости и дифференцировки для NK и стимулирует в Akt/mTOR сигнальный путь NK-клетках, как упоминалось ранее [Marcais et al., 2014; Nandagopal et al., 2014]. В работах ряда авторов *in vitro* показано, что направленность эффектов IL-15 на функциональную активность NK-клеток находится в строгой зависимости от концентрации интерлейкина и продолжительности его действия [Marcais et al., 2014]. Сравнения метаболических и функциональных особенностей разных субпопуляций NK-клеток представлены в таблице.

Сравнение метаболических и функциональных особенностей субпопуляций NK-клеток [Comparison of metabolic and functional features of NK cell subpopulations]

Фенотип NK-клеток	CD16 ⁺ CD56 ^{dim} pNK	CD16 ⁻ /negCD56 ^{bright} pNK	CD16 ⁻ /negCD56 ^{bright} dNK
Локализация	Периферическая кровь	Периферическая кровь	Децидуа
Преобладающая метаболическая программа	Окислительной фосфорилирование	Аэробный гликолиз	Окислительное фосфорилирование
Ключевой регулятор	AMPK	mTORC1	?
Доминирующая функция	Высокая цитотоксическая активность	Продукция цитокинов	Продукция ангиогенных факторов, иммуносупрессорных цитокинов, индукция иммунной толерантности

Примечания: p – периферические, d – децидуальные, AMPK – AMP-активируемая протеинкиназа, mTORC1 – мишень для рапамицина в клетках млекопитающих.

Заключение

В целом, можно заключить, что метаболический статус NK-клеток напрямую взаимосвязан с реализацией их эффекторных функций. Модуляция активности mTOR и AMPK различными агентами определяет метаболическое репрограммирование фенотипа NK-клеток и изменение их функциональной активности. Особенности метаболической регуляции эффекторных функций NK-клеток зависят от их степени зрелости, а также продолжительности и специфичности активационных сигналов. В стимулированных зрелых и незрелых NK-клетках mTOR-зависимое репрограммирование в сторону гликолиза /и окислительного фосфорилирования поддерживает пролиферацию, продукцию IFN- γ , перфорина, гранзима B и реализацию цитотоксической функции в ответ на большинство активирующих стимулов. Значимость mTOR и гликолиза для реализации вышеупомянутых функций подтверждается экспериментами с использованием рапамицина, блокаторов и ингибиторов ферментов гликолиза. Увеличение активности KLRG1-AMPK сигнального пути в зрелых терминально дифференцированных NK-клетках угнетает mTOR, подавляет гликолиз-зависимые функции и способствует преобладанию окислительного фосфорилирования как основной метаболической программы. Функциональная и метаболическая активность децидуальных CD56^{bright}dNK при беременности находится под контролем факторов, присутствующих в периферической крови и продуцируемых микроокружением в децидуа, но также определяется особенностями поступления кислорода и глюкозы. Изучение метаболической регуляции функциональной активности разных субпопуляций NK-клеток имеет большое значение для повышения эффективности NK-клеточной терапии.

Список источников

1. Орлова Е.Г. и др. Особенности экспрессии молекул Tim-3, CD9, CD49a лимфоцитами периферической крови при физиологической беременности // Вестник уральской медицинской академической науки. 2022. Т. 19, № 5. С. 461–473.
2. Allan D.S. et al. TGF- β affects development and differentiation of human natural killer cell subsets // Eur. J. Immunol. 2010. Vol. 40(8). P. 2289–2295.
3. Assmann N. et al. Srebp-controlled glucose metabolism is essential for NK cell functional responses // Nat. Immunol. 2017. Vol. 18. P. 1197–1206.
4. Béziat V. et al. NK cell terminal differentiation: correlated stepwise decrease of NKG2A and acquisition of KIRs // PLoS One. 2010. Vol. 5(8). e11966.

5. Björkström N.K., Ljunggren H.G., Michaëlsson J. Emerging insights into natural killer cells in human peripheral tissues // *Nat. Rev. Immunol.* 2016. Vol. 16(5). P. 310–320.
6. Carlino C. et al. Recruitment of circulating NK cells through decidual tissues: a possible mechanism controlling NK cell accumulation in the uterus during early pregnancy // *Blood.* 2008. Vol. 111(6). P. 3108–3115.
7. Cerdeira A.S. et al. Conversion of peripheral blood NK cells to a decidual NK-like phenotype by a cocktail of defined factors // *J. of immunol.* 2013. Vol. 190(8). P. 3939–3948.
8. Chapman N.M., Shrestha S., Chi H. Metabolism in Immune Cell Differentiation and Function // *Adv. Exp. Med. Biol.* 2017. Vol. 1011. P. 1–85.
9. Chiossone L. et al. Maturation of mouse NK cells is a 4-stage developmental program // *Blood.* 2009. Vol. 113(22). P. 5488–5496.
10. Chiossone L. et al. In vivo generation of decidual natural killer cells from resident hematopoietic progenitors // *Haematologica.* 2014. Vol. 99(3). P. 448–457.
11. Crespo Â.C., et al. Decidual NK Cells Transfer Granulysin to Selectively Kill Bacteria in Trophoblasts // *Cell.* 2020. Vol. 182(5). P. 1125–1139.
12. Donnelly R.P. et al. mTORC1-dependent metabolic reprogramming is a prerequisite for NK cell effector function // *J. Immunol.* 2014. Vol. 193. P. 4477–4484.
13. Erlebacher A. Immunology of the maternal-fetal interface // *Annu. Rev. Immunol.* 2013. Vol. 31. P. 387–411.
14. Fu B. et al. Natural Killer Cells Promote Fetal Development through the Secretion of Growth-Promoting Factors // *Immunity.* 2017. Vol. 47(6), P. 1100–1113.
15. Husain Z., Seth P., Sukhatme V.P. Tumor-derived lactate and myeloid-derived suppressor cells: Linking metabolism to cancer immunology // *Oncoimmunology.* 2013. Vol. 2(11). e26383.
16. Jiang L. et al. Extracellular Vesicle-Mediated Secretion of HLA-E by Trophoblasts Maintains Pregnancy by Regulating the Metabolism of Decidual NK Cells // *International journal of biological sciences.* 2021. Vol. 17(15). P. 4377–4395.
17. Jin X. et al. Decidualization-derived cAMP regulates phenotypic and functional conversion of decidual NK cells from CD56dimCD16- NK cells // *Cell Mol. Immunol.* 2021. Vol. 18(6). P. 1596–1598.
18. Keating S.E. et al. Metabolic reprogramming supports IFN- γ production by CD56bright NK cells // *J. Immunol.* 2016. Vol. 196(6). P. 2552–2560.
19. Keskin D.B. et al. TGF beta promotes conversion of CD16+ peripheral blood NK cells into CD16- NK cells with similarities to decidual NK cells // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. Vol. 104(9). P. 3378–3383.
20. Kim K.Y. et al. Adiponectin is a negative regulator of NK cell cytotoxicity // *J. Immunol.* 2006. Vol. 176(10). P. 5958–5664.
21. Koopman L.A. et al. Human decidual natural killer cells are a unique NK cell subset with immunomodulatory potential // *The J. of exp. medicine.* 2003. Vol. 198(8). P. 1201–1212.
22. Lee C.L. et al. Glycodelin-A stimulates the conversion of human peripheral blood CD16-CD56bright NK cell to a decidual NK cell-like phenotype // *Hum. Reprod.* 2019. Vol. 34(4). P. 689–701.
23. Marçais A. et al. The metabolic checkpoint kinase mTOR is essential for IL-15 signaling during the development and activation of NK cells // *Nat. Immunol.* 2014. Vol. 15. P. 749–757.
24. Martrus G. et al. Proliferative capacity exhibited by human liver-resident CD49a+CD25+NK cells // *PLoS One.* 2017. Vol. 12(8), e0182532.
25. Melsen J.E. et al. Human Circulating and Tissue-Resident CD56(bright) Natural Killer Cell Populations // *Front. Immunol.* 2016. Vol. 7. P. 262.
26. Montaldo E. et al. Group 3 innate lymphoid cells (ILC3s): Origin, differentiation, and plasticity in humans and mice // *Eur. J. Immunol.* 2015. Vol. 45(8). P. 2171–2182.
27. Moretta A. et al. Natural cytotoxicity receptors that trigger human NK-cell-mediated cytolysis // *Immunol. Today.* 2000. Vol. 21(5). P. 228–234.
28. Muller-Durovic B. et al. Killer cell lectin-like receptor G1 inhibits NK cell function through activation of adenosine 5'-monophosphate-activated protein kinase // *J. Immunol.* 2016. Vol. 197(7). P. 2891–2899.
29. Nandagopal N. et al. The Critical Role of IL-15-PI3K-mTOR Pathway in Natural Killer Cell Effector Functions // *Front Immunol.* 2014. Vol. 5. P. 187.
30. O'Brien K.L., Finlay D.K. Immunometabolism and natural killer cell responses // *Nat. Rev. Immunol.* 2019. Vol. 19(5). P. 282–290.
31. Poli A. et al. CD56bright natural killer (NK) cells: an important NK cell subset // *Immunology.* 2009. Vol. 126(4). P. 458–465.
32. Saito S. et al. The balance between cytotoxic NK cells and regulatory NK cells in human pregnancy // *J. of Reprod. Immunol.* 2008. Vol. 77(1), P. 14–22.
33. Salzberger W. et al. Tissue-resident NK cells differ in their expression profile of the nutrient transporters Glut1, CD98 and CD71 // *PLoS One.* 2018. Vol. 13. e0201170.

34. Sánchez-Rodríguez E.N. et al. Persistence of decidual NK cells and KIR genotypes in healthy pregnant and preeclamptic women: a case-control study in the third trimester of gestation // *Reprod. Biol. and endocrinol.* 2011. Vol. 9. P. 8.
35. Shojaei Z. et al. Functional prominence of natural killer cells and natural killer T cells in pregnancy and infertility: A comprehensive review and update // *Pathol. Res. Pract.* 2022. Vol. 238. P. 154062.
36. Slattery K. et al. TGF β drives NK cell metabolic dysfunction in human metastatic breast cancer // *J. Immunother. Cancer.* 2021. Vol. 9(2). e002044.
37. Song Yan et al. The mTORC1 Signaling Support Cellular Metabolism to Dictate Decidual NK Cells Function in Early Pregnancy // *Front Immunol.* 2022. Vol. 13. P. 771732.
38. Sotnikova N. et al. Interaction of decidual CD56+ NK with trophoblast cells during normal pregnancy and recurrent spontaneous abortion at early term of gestation // *Scandinavian journal of immunology.* 2014. Vol. 80(3), P. 198–208.
39. Sun et al. Tim-3 is up regulated in NK cells during early pregnancy and inhibits NK cytotoxicity toward trophoblast in galectin-9 dependent pathway // *PloS One.* 2016. Vol. 11(1). e0147186.
40. Tessmer M.S. et al. KLRG1 binds cadherins and preferentially associates with SHIP-1 // *Int. Immunol.* 2007. Vol. 19(4). P. 391–400.
41. Vacca P. et al. Origin, phenotype and function of human natural killer cells in pregnancy // *Trends Immunol.* 2011. Vol. 32. P. 517–523.
42. van den Heuvel M.J. et al. Trafficking of circulating pro-NK cells to the decidualizing uterus: regulatory mechanisms in the mouse and human // *Immunol. Invest.* 2005. Vol. 34(3). P. 273–293.
43. Viel S. et al. TGF- β inhibits the activation and functions of NK cells by repressing the mTOR pathway // *Sci. Signal.* 2016. Vol. 9(415). ra19.
44. Wang Z. et al. (). IL-10 Enhances Human Natural Killer Cell Effector Functions via Metabolic Reprogramming Regulated by mTORC1 Signaling // *Frontiers in immunology.* 2021. Vol. 12. P. 619195.
45. Yan S. et al. The mTORC1 Signaling Support Cellular Metabolism to Dictate Decidual NK Cells Function in Early Pregnancy // *Frontiers in immunology.* 2022. Vol. 13. P. 771732.
46. Yan W.H. et al. Possible roles of KIR2DL4 expression on uNK cells in human pregnancy // *Am. J. Reprod. Immunol.* 2007. Vol. 57(4). P. 233–242.
47. Zaiatz-Bittencourt V., Finlay D.K., Gardiner C.M. Canonical TGF- β signaling pathway represses human NK cell metabolism // *J. Immunol.* 2018. Vol. 200. P. 3934–3941.

References

1. Orlova E.G., Loginova O.A., Gorbunova O.L., Karimova N.V., Shirshv S.V. [Features of TIM-3, CD9, CD49a molecule expressions by peripheral blood lymphocytes during physiological pregnancy]. *Vestn. Ural. Med. Akad. Nauki.* V. 19, No. 5 (2022): pp. 461-473. (In Russ.).
2. Allan D.S. et al. TGF- β affects development and differentiation of human natural killer cell subsets. *Eur. J. Immunol.* V. 40(8) (2010): pp. 2289-2295.
3. Assmann N. et al. Srebp-controlled glucose metabolism is essential for NK cell functional responses. *Nat Immunol.* V. 18 (2017): pp. 1197-1206.
4. Béziat V. et al. NK cell terminal differentiation: correlated stepwise decrease of NKG2A and acquisition of KIRs. *PLoS One.* V. 5(8) (2010): e11966.
5. Björkström N.K., Ljunggren H.G., Michaëlsson J. Emerging insights into natural killer cells in human peripheral tissues. *Nat. Rev. Immunol.* V. 16(5) (2016): pp. 310-320.
6. Carlino C. et al. Recruitment of circulating NK cells through decidual tissues: a possible mechanism controlling NK cell accumulation in the uterus during early pregnancy. *Blood.* V. 111(6) (2008): pp. 3108-3115.
7. Cerdeira A.S. et al. Conversion of peripheral blood NK cells to a decidual NK-like phenotype by a cocktail of defined factors. *J. of immunol.* V. 190(8) (2013): pp. 3939-3948.
8. Chapman N.M., Shrestha S., Chi H. Metabolism in Immune Cell Differentiation and Function. *Adv. Exp. Med. Biol.* V. 1011 (2017): pp. 1-85.
9. Chiossone L. et al. Maturation of mouse NK cells is a 4-stage developmental program. *Blood.* V. 113(22) (2009): pp. 5488-5496.
10. Chiossone L. et al. In vivo generation of decidual natural killer cells from resident hematopoietic progenitors. *Haematologica.* V. 99(3) (2014): pp. 448-457.
11. Crespo Á.C., et al. Decidual NK Cells Transfer Granulysin to Selectively Kill Bacteria in Trophoblasts. *Cell.* V. 182(5) (2020): pp. 1125-1139.
12. Donnelly R.P. et al. mTORC1-dependent metabolic reprogramming is a prerequisite for NK cell effector function. *J. Immunol.* V. 193 (2014): pp. 4477-4484.
13. Erlebacher A. Immunology of the maternal-fetal interface. *Annu. Rev. Immunol.* V. 31 (2013): pp. 387-411.

14. Fu B. et al. Natural Killer Cells Promote Fetal Development through the Secretion of Growth-Promoting Factors. *Immunity*. V. 47(6) (2017): pp. 1100-1113.
15. Husain Z., Seth P., Sukhatme V.P. Tumor-derived lactate and myeloid-derived suppressor cells: Linking metabolism to cancer immunology. *Oncoimmunology*. V. 2(11) (2013): e26383.
16. Jiang L. et al. Extracellular Vesicle-Mediated Secretion of HLA-E by Trophoblasts Maintains Pregnancy by Regulating the Metabolism of Decidual NK Cells. *International journal of biological sciences*. V. 17(15) (2021): pp. 4377-4395.
17. Jin X. et al. Decidualization-derived cAMP regulates phenotypic and functional conversion of decidual NK cells from CD56dimCD16- NK cells. *Cell Mol. Immunol.* V. 18(6) (2021): pp. 1596-1598.
18. Keating S.E. et al. Metabolic reprogramming supports IFN- γ production by CD56bright NK cells. *J. Immunol.* V. 196(6) (2016): pp. 2552-2560.
19. Keskin D.B. et al. TGF beta promotes conversion of CD16+ peripheral blood NK cells into CD16- NK cells with similarities to decidual NK cells. *Proc. Natl. Acad. Sci USA*. V. 104(9) (2007): pp. 3378-3383.
20. Kim K.Y. et al. Adiponectin is a negative regulator of NK cell cytotoxicity. *J. Immunol.* V. 176(10) (2006): pp. 5958-5664.
21. Koopman L.A. et al. Human decidual natural killer cells are a unique NK cell subset with immunomodulatory potential. *The J. of exp. medicine*. V. 198(8) (2003): pp. 1201-1212.
22. Lee C.L. et al. Glycodelin-A stimulates the conversion of human peripheral blood CD16-CD56bright NK cell to a decidual NK cell-like phenotype. *Hum. Reprod.* V. 34(4) (2019): pp. 689-701.
23. Marçais A. et al. The metabolic checkpoint kinase mTOR is essential for IL-15 signaling during the development and activation of NK cells. *Nat. Immunol.* V. 15 (2014): pp. 749-757.
24. Martrus G. et al. Proliferative capacity exhibited by human liver-resident CD49a+CD25+NK cells. *PLoS One*. V. 12(8) (2017): e0182532.
25. Melsen J.E. et al. Human Circulating and Tissue-Resident CD56(bright) Natural Killer Cell Populations. *Front. Immunol.* V. 7 (2016): p. 262.
26. Montaldo E. et al. Group 3 innate lymphoid cells (ILC3s): Origin, differentiation, and plasticity in humans and mice. *Eur. J. Immunol.* V. 45(8) (2015): pp. 2171-2182.
27. Moretta A. et al. Natural cytotoxicity receptors that trigger human NK-cell-mediated cytolysis. *Immunol Today*. V. 21(5) (2000): pp. 228-234.
28. Muller-Durovic B. et al. Killer cell lectin-like receptor G1 inhibits NK cell function through activation of adenosine 5'-monophosphate-activated protein kinase. *J. Immunol.* V. 197(7) (2016): pp. 2891-2899.
29. Nandagopal N. et al. The Critical Role of IL-15-PI3K-mTOR Pathway in Natural Killer Cell Effector Functions. *Front Immunol.* V. 5 (2014): p. 187.
30. O'Brien K.L., Finlay D.K. Immunometabolism and natural killer cell responses. *Nat. Rev. Immunol.* V. 19(5) (2019): pp. 282-290.
31. Poli A. et al. CD56bright natural killer (NK) cells: an important NK cell subset. *Immunology*. V. 126(4) (2009): pp. 458-465.
32. Saito S. et al. The balance between cytotoxic NK cells and regulatory NK cells in human pregnancy. *J. of Reprod. Immunol.* V. 77(1) (2008): pp. 14-22.
33. Salzberger W. et al. Tissue-resident NK cells differ in their expression profile of the nutrient transporters Glut1, CD98 and CD71. *PLoS One*. V. 13 (2018): e0201170.
34. Sánchez-Rodríguez E.N. et al. Persistence of decidual NK cells and KIR genotypes in healthy pregnant and preeclamptic women: a case-control study in the third trimester of gestation. *Reprod. Biol. and endocrinol.* V. 9 (2011): p. 8.
35. Shojaei Z et al. Functional prominence of natural killer cells and natural killer T cells in pregnancy and infertility: A comprehensive review and update. *Pathol. Res. Pract.* V. 238 (2022): 154062.
36. Slattery K. et al. TGF β drives NK cell metabolic dysfunction in human metastatic breast cancer. *J. Immunother. Cancer*. V. 9(2) (2021): e002044.
37. Song Yan et al. The mTORC1 Signaling Support Cellular Metabolism to Dictate Decidual NK Cells Function in Early Pregnancy. *Front Immunol.* V. 13 (2022): 771732.
38. Sotnikova N. et al. Interaction of decidual CD56+ NK with trophoblast cells during normal pregnancy and recurrent spontaneous abortion at early term of gestation. *Scandinavian journal of immunology*. V. 80(3) (2014): pp. 198-208.
39. Sun et al. Tim-3 is up regulated in NK cells during early pregnancy and inhibits NK cytotoxicity toward trophoblast in galectin-9 dependent pathway. *PLoS One*. V. 11(1) (2016): e0147186.
40. Tessmer M.S. et al. KLRG1 binds cadherins and preferentially associates with SHIP-1. *Int. Immunol.* V. 19(4) (2007): pp. 391-400.
41. Vacca P. et al. Origin, phenotype and function of human natural killer cells in pregnancy. *Trends Immunol.* V. 32 (2011): pp. 517-523.

42. van den Heuvel M.J. et al. Trafficking of circulating pro-NK cells to the decidualizing uterus: regulatory mechanisms in the mouse and human. *Immunol. Invest.* V. 34(3) (2005): pp. 273-293.
43. Viel S. et al. TGF- β inhibits the activation and functions of NK cells by repressing the mTOR pathway. *Sci. Signal.* V. 9(415) (2016): ra19.
44. Wang Z. et al. IL-10 Enhances Human Natural Killer Cell Effector Functions via Metabolic Reprogramming Regulated by mTORC1 Signaling. *Frontiers in immunology.* V. 12 (2021): 619195.
45. Yan S. et al. The mTORC1 Signaling Support Cellular Metabolism to Dictate Decidual NK Cells Function in Early Pregnancy. *Frontiers in immunology.* V. 13 (2022): 771732.
46. Yan W.H. et al. Possible roles of KIR2DL4 expression on uNK cells in human pregnancy. *Am. J. Reprod. Immunol.* V. 57(4) (2007): pp. 233-242.
47. Zaiatz-Bittencourt V., Finlay D.K., Gardiner C.M. Canonical TGF- β signaling pathway represses human NK cell metabolism. *J. Immunol.* V. 200 (2018): pp. 3934-3941.

Статья поступила в редакцию 01.12.2022; одобрена после рецензирования 12.12.2022; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 01.12.2022; approved after reviewing 12.12.2022; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

Е. Г. Орлова – д-р биол. наук, в.н.с. лаборатории иммунорегуляции; старший преподаватель кафедры микробиологии и иммунологии.

Information about the author

E. G. Orlova – doctor of biology, Leading Researcher of the Laboratory of Immunoregulation; Senior Lecturer at the Department of Microbiology and Immunology.

ИММУНОЛОГИЯ

Обзорная статья

УДК 571.27

doi: 10.17072/1994-9952-2023-1-95-100.

Роль микробной транслокации в развитии хронической иммунной активации и иммунодефицита при ВИЧ-инфекции

Евгения Владимировна Сайдакова^{1, 2}

¹Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

²Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия, radimira@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4342-5362>

Аннотация. ВИЧ-инфекция – повсеместно встречающееся неизлечимое вирусное заболевание. Основным патогенетическим механизмом развития ВИЧ-инфекции является нарушение работы клеточного звена иммунитета, связанное с неуклонным снижением численности CD4+ Т-лимфоцитов. Формирующееся на фоне болезни иммунодефицитное состояние повышает риск развития злокачественных новообразований, а также вирусных, бактериальных и грибковых инфекций, ведущих к летальному исходу. Однако, вопреки широко распространенному мнению, у зараженных ВИЧ лиц вирус не является главной причиной развития иммунодефицита. Массовая гибель CD4+ Т-лимфоцитов обусловлена другим феноменом: хронической иммунной активацией. Так, у ВИЧ-позитивных больных большое количество CD4+ Т-лимфоцитов различной специфичности экспрессирует активационные маркеры, секретирует про- и противовоспалительные цитокины, запускает активные фазы клеточного цикла. Вместе с тем, именно бесконтрольная иммунная активация приводит эти клетки к гибели. В настоящем обзоре кратко обсуждаются причины развития хронической иммунной активации у ВИЧ-позитивных больных, в том числе описываются патологии желудочно-кишечного тракта, способствующие выходу бактерий и их продуктов в зоны, находящиеся под надзором иммунной системы. Обсуждаются причины гибели активированных при ВИЧ-инфекции иммунных клеток. Рассматриваются существующие и разрабатываемые подходы к контролю над уровнем хронической иммунной активации.

Ключевые слова: ВИЧ-инфекция, CD4+ Т-лимфоциты, иммунная активация, микробная транслокация, апоптоз

Для цитирования: Сайдакова Е. В. Роль микробной транслокации в развитии хронической иммунной активации и иммунодефицита при ВИЧ-инфекции // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 1. С. 95–100. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-95-100>.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания «Роль метаболизма CD4+ Т-клеток памяти в нарушении регенерации иммунитета у ВИЧ-инфицированных пациентов на фоне антиретровирусной терапии», номер государственной регистрации темы: 121112500044-9.

IMMUNOLOGY

Review article

Role for the microbial translocation in the chronic immune activation and immunodeficiency development during HIV-infection

Evgeniya V. Saidakova^{1, 2}

¹Perm State University, Perm, Russia

²Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm Federal Research Center Ural Branch RAS, Perm, Russia, radimira@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-4342-5362>

Abstract. HIV-infection is a widespread incurable viral disease. The major pathogenetic mechanism for the development of HIV-infection is a violation of the cellular immunity functioning that is associated with progressive depletion of CD4+ T-lymphocytes. The growing immunodeficiency increases the risk for developing malignancies and lethal viral, bacterial, or fungal infections. However, contrary to the accepted belief, the virus itself is not the main cause for the immunodeficiency progression. The massive CD4+ T-lymphocytes death is due to the phenomenon of chronic immune activation. In HIV-positive individuals, a large number of various CD4+ T-cells express activation markers, secrete pro- and anti-inflammatory cytokines, and induce the active phases of

the cell cycle. Meanwhile, it is uncontrolled activation that leads these cells to death. The present review briefly discusses the reasons for developing chronic immune activation in HIV-positive patients, including pathologies of the gastrointestinal tract that contribute to the translocation of bacteria and their products into areas under the immune system supervision. It also touches the reasons for death of activated cells in HIV-infection setting. Furthermore, it covers the known ways to controlling the chronic immune activation.

Keywords: HIV-infection, CD4+ T-lymphocytes, immune activation, microbial translocation, apoptosis

For citation: Saidakova E. V. [Role for the microbial translocation in the chronic immune activation and immunodeficiency development during HIV-infection]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2023): pp. 95-100. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2023-1-95-100>.

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the State assignment № 121112500044-9.

Введение

Проблема ВИЧ-инфекции не теряет своей актуальности уже 40 лет. По оценкам ЮНЭЙДС с начала пандемии вирусом были заражены более 85 млн чел.; более 40 млн – скончались от болезней, ассоциированных со СПИД. Сегодня ВИЧ-инфекция быстро распространяется среди всех слоев населения: каждый год выявляют до 2 млн новых случаев.

Общеизвестно, что вирус иммунодефицита попадает в организм при использовании нестерильных медицинских инструментов или при незащищенных половых контактах. Проникая в CD4+ Т-лимфоциты, ВИЧ использует и истощает ресурсы этих иммунных клеток для создания собственных копий и заражения здоровых клеток-мишеней. По мере распространения вирусных частиц, количество CD4+ Т-лимфоцитов снижается, что делает человека подверженным развитию бактериальных и грибковых инфекций, онкологических заболеваний. Несмотря на то, что иммунная система понемногу восполняет дефицит CD4+ Т-лимфоцитов, их пул неуклонно сокращается: развивается терминальная стадия ВИЧ-инфекции – СПИД; наступает смерть.

Следует отметить, что вирус не является непосредственным виновником гибели периферических CD4+ Т-лимфоцитов. Так, в хроническую фазу инфекции ВИЧ инфицирована лишь малая доля CD4+ Т-лимфоцитов [Leuge et al., 2020]. При этом заражению подвержены, в основном, активированные CD4+ Т-клетки, склонные к гибели вне зависимости от присутствия ВИЧ [Fromentin, Chomont, 2021]. Более того, у обезьян – природных носителей инфекции – высокая вирусная нагрузка не приводит к развитию глубокого иммунодефицита и СПИД [Palesch et al., 2018]. Очевидно, что основным звеном патогенеза ВИЧ-инфекции является фактор, не имеющий прямого отношения к вирусу.

В настоящей обзорной статье кратко рассматривается вопрос о том, какой феномен является движущей силой развития иммунодефицита при ВИЧ-инфекции. Обсуждаются причины возникновения этого феномена. Ставится вопрос о мерах, которые могут снизить негативные эффекты ВИЧ-инфекции на численность иммунных клеток у зараженных лиц.

Хроническая иммунная активация

Помимо присутствия вируса, характерной чертой ВИЧ-инфекции является развитие хронической иммунной активации: Т- и В-лимфоциты, несущие на своей поверхности разнообразные по специфичности антигенраспознающие рецепторы, экспрессируют активационные маркеры, интенсивно делятся и вырабатывают провоспалительные цитокины [Hazenbergh et al., 2000; Grossman et al., 2002; He et al., 2021]. Примечательно, что у ВИЧ-позитивных пациентов показатели уровня активации Т-клеток напрямую связаны с риском заболеваемости и смертности [Giorgi et al., 1999; Hunt et al., 2003; Blanco et al., 2021]. При этом оценка индексов иммунной активации позволяет спрогнозировать скорость развития СПИД с точностью, превосходящей результаты анализа числа CD4+ Т-клеток или вирусной нагрузки [Giorgi et al., 1993; Liu et al., 1997]. Показательными являются и наблюдения за развитием болезни у животных. Так, у дымчатых мангобеев – природных носителей вируса иммунодефицита – неконтролируемая инфекция не приводит к резкому увеличению уровня хронической иммунной активации, критическому снижению числа CD4+ Т-лимфоцитов или развитию СПИД [Broussard et al., 2001; Palesch et al., 2018]. Напротив, у макаков-резусов, не являющихся природными носителями, этот же вирус активирует и разрушает иммунную систему [Mattapallil et al., 2005].

Можно сказать, что при ВИЧ-инфекции складывается парадоксальная ситуация. Иммунная активация – процесс, необходимый для деления, т.е. увеличения числа иммунных клеток – приводит к развитию иммунодефицита. Однако данное противоречие мнимое: его решение кроется в механизме защиты от избыточных или неуместных иммунных реакций. Исследования показали, что активация даже одной аутореактивной Т-клетки может привести к клональной экспансии эффекторных лимфоцитов и развитию иммунного ответа против собственных тканей [Milon et al., 1981], а значит нанести существенный ущерб организму. Для предотвращения нежелательных иммунных реакций сигналы, стимулирующие деление,

одновременно запускают программу апоптоза Т-клеток. Без активного подавления этой программы самоуничтожения стимулированные Т-лимфоциты погибают посредством так называемой активационно-индуцированной клеточной смерти [Green, Droin, Pinkoski, 2003]. Действительно, в экспериментах на мышцах установлено, что хроническая стимуляция Т-лимфоцитов приводит к развитию иммунодефицита [Tesselaar et al., 2003]. Представленные данные позволяют утверждать, что хроническая иммунная активация играет ключевую роль в патогенезе ВИЧ-инфекции.

Причины развития хронической иммунной активации

Долгое время нерешенным оставался вопрос о том, что является пусковым элементом для активации иммунной системы при ВИЧ-инфекции. Как было сказано выше, у ВИЧ-позитивных больных хронической иммунной активации подвержены Т-лимфоциты различной специфичности. Следовательно, стимулирующие их антигены также должны характеризоваться высоким разнообразием. Но антигены ВИЧ слишком малочисленны, чтобы взаимодействовать с широким спектром Т-клеточных рецепторов.

Ответ на вопрос пришел с неожиданной стороны. Было установлено, что вскоре после заражения вирусом иммунодефицита в периферической крови макак-резусов увеличивается содержание различных бактериальных продуктов [Brenchley et al., 2006]. На примере одного из них – липополисахарида (ЛПС) – было показано, что концентрации бактериальных продуктов в крови инфицированных вирусом иммунодефицита животных позитивно коррелируют с показателями иммунной активации: количеством растворимого CD14 и интерферона-альфа в плазме, численностью периферических CD8+CD38+HLA-DR+ Т-лимфоцитов периферической крови. При этом антибиотикотерапия приводила к уменьшению содержания ЛПС в крови, что, по-видимому, было обусловлено снижением количества грамотрицательных бактерий в кишечнике. Авторы пришли к выводу, что у зараженных вирусом иммунодефицита животных и людей клетки врожденного и адаптивного иммунитета активируются в ответ на разнообразные бактериальные паттерны и антигены, поступающие из кишечника.

Массивная транслокация микробных продуктов из кишечника наблюдается у абсолютного большинства ВИЧ-инфицированных больных, что, по-видимому, обусловлено нарушением целостности кишечного барьера. Было установлено, что еще в острую стадию инфекции, вызванной вирусом иммунодефицита, из *lamina propria* тонкого кишечника макак-резусов исчезает приблизительно 60% CD4+ Т-лимфоцитов [Veazey et al., 1998; Saidakova, 2020], абсолютное большинство которых представлено CCR5+ Т-клетками памяти – основными мишенями ВИЧ [Mehandru et al., 2004; Mattapallil et al., 2005]. Аналогичный процесс наблюдается и у человека. Стремительное опустошение иммунной системы кишечника не отражается на численности или активационном статусе иммунных клеток периферической крови, однако приводит к развитию воспаления в желудочно-кишечном тракте, атрофии ворсинок, апоптозу энтероцитов, гиперплазии крипт, снижению экспрессии белков плотных контактов и увеличению проницаемости эпителия [Dillon, Frank, Wilson, 2016; Mudd, Brenchley, 2016]. Совокупность этих факторов позволяет отдельным микробным продуктам и даже целым бактериям проникать из кишечника в зоны, находящиеся под надзором иммунной системы. Взаимодействуя с иммунными клетками, микробные продукты активируют клетки различной специфичности и запускают развитие хронической иммунной активации.

Таким образом, у ВИЧ-инфицированных лиц хроническая иммунная активация является следствием ответа иммунных клеток на поступающие через поврежденный кишечный барьер разнообразные микробы и их продукты. Активированные CD4+ Т-лимфоциты становятся новыми мишенями ВИЧ или погибают в результате активационно-индуцированного апоптоза, что приводит к постепенному развитию иммунодефицита.

Контроль уровня хронической иммунной активации

Контроль уровня хронической иммунной активации может стать перспективным подходом в лечении ВИЧ-инфицированных больных. Установлено, что применение антиретровирусной терапии подавляет репликацию ВИЧ, снижает вирусную нагрузку и способствует регенерации пула CD4+ Т-лимфоцитов и кишечного барьера. Снижение количества бактериальных продуктов, поступающих из кишечника ВИЧ-инфицированных лиц, подверженных терапии, уменьшает уровень хронической иммунной активации. Еще более значительный позитивный эффект оказывают ранняя диагностика и начало лечения в острую фазу ВИЧ-инфекции [Ndhlovu et al., 2019]. Они предотвращают тяжелое повреждение кишечного барьера и массивную микробную транслокацию, а следовательно, снижают негативный эффект от хронической иммунной активации.

Помимо своевременного назначения антиретровирусной терапии исследователями опробован ряд подходов, предполагающих применение дополнительных лекарственных средств для контроля над хронической иммунной активацией. Было продемонстрировано, что связывание эндотоксинов в кишечнике

при употреблении севеламера и аналогов уменьшает показатели иммунной активации и системного воспаления в исследованиях на животных. Однако этот эффект не был подтвержден в клинических испытаниях на людях (NCT01543958). Попытка подавить воспалительные реакции в кишечнике применением месалазина также не оказала выраженного эффекта на уровень иммунной активации у ВИЧ-инфицированных больных, получающих антиретровирусную терапию (NCT01090102). Еще одна попытка снизить уровень иммунной активации через контроль микробной транслокации посредством применения антибиотика широкого спектра действия (рифаксимин) не дала положительного результата у лиц, инфицированных ВИЧ (NCT01466595). Аналогичный результат был получен при использовании пре- и пробиотиков, призванных восстановить микробный баланс кишечника: уровень иммунной активации у ВИЧ-инфицированных больных, принимавших и не принимавших препараты, не имел статистически значимых отличий (NCT01830595; NCT02706717).

Несмотря на предшествующие неудачи, поиск способов контроля хронической иммунной активации при ВИЧ-инфекции продолжается. Так, в настоящее время проходят исследования роли пищевых добавок – сои (NCT02818283) и цинка (NCT05085834) – в контроле над хронической иммунной активацией, воспалением и риска развитием СПИД-неассоциированных заболеваний у ВИЧ-инфицированных лиц, приверженных антиретровирусной терапии.

Заключение

Вне зависимости от того, каким путем ВИЧ проникает в организм, в течение нескольких дней вирус инфицирует и убивает более половины CD4+ Т-лимфоцитов желудочно-кишечного тракта. Опустошение иммунной системы кишечника приводит к нарушению целостности эпителиального барьера и неконтролируемому поступлению бактерий и их продуктов в зоны, находящиеся под надзором иммунной системы. Воздействуя на иммунные клетки, микробные продукты провоцируют развитие системной иммунной активации: CD4+ Т-лимфоциты различной специфичности запускают программу деления, что приводит либо к пополнению ими пула клеток-мишеней ВИЧ, либо к гибели в результате активационно-индуцированного апоптоза. Продолжительная ВИЧ-инфекция истощает регенеративные ресурсы пула CD4+ Т-лимфоцитов, способствует развитию глубокого иммунодефицита, СПИД и смерти. Контроль уровня иммунной активации обеспечивается своевременным назначением адекватной антиретровирусной терапии и предупреждением повреждения кишечного барьера. Альтернативных подходов к контролю иммунной активации в настоящее время не существует, однако исследования, посвященные их разработке, продолжаются.

Список источников

1. Сайдакова Е.В. Роль отдельных субпопуляций CD4+ Т-лимфоцитов в патогенезе ВИЧ-инфекции // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2020. Вып. 3. С. 236–246. DOI: 10.17072/1994-9952-2020-3-236-246.
2. Blanco J.R. et al. Impact of HIV infection on aging and immune status // *Expert Rev Anti Infect Ther*. 2021. Vol. 19. P. 719–731.
3. Brenchley J.M. et al. Microbial translocation is a cause of systemic immune activation in chronic HIV infection // *Nature Medicine*. 2006. Vol. 12. P. 1365–1371.
4. Broussard S.R. et al. Simian immunodeficiency virus replicates to high levels in naturally infected African green monkeys without inducing immunologic or neurologic disease // *Journal of Virology*. 2001. Vol. 75. P. 2262–2275.
5. Dillon S.M., Frank D.N., Wilson C.C. The gut microbiome and HIV-1 pathogenesis: a two-way street // *AIDS*. 2016. Vol. 30. P. 2737–2751.
6. Fromentin R., Chomont N. HIV persistence in subsets of CD4+ T cells: 50 shades of reservoirs // *Semin Immunol*. 2021. Vol. 51. P. 101438.
7. Giorgi J.V. et al. Shorter survival in advanced human immunodeficiency virus type 1 infection is more closely associated with T lymphocyte activation than with plasma virus burden or virus chemokine coreceptor usage // *The Journal of Infectious Diseases*. 1999. Vol. 179. P. 859–870.
8. Giorgi J.V. et al. Elevated levels of CD38+ CD8+ T cells in HIV infection add to the prognostic value of low CD4+ T cell levels: results of 6 years of follow-up. The Los Angeles Center, Multicenter AIDS Cohort Study // *Journal of Acquired Immune Deficiency Syndromes*. 1993. Vol. 6. P. 904–912.
9. Green D.R., Droin N., Pinkoski M. Activation-induced cell death in T cells // *Immunol. Rev*. 2003. Vol. 193. P. 70–81.
10. Grossman Z. et al. CD4+ T-cell depletion in HIV infection: are we closer to understanding the cause? // *Nature Medicine*. 2002. Vol. 8. P. 319–323.
11. Hazenberg M.D. et al. T cell depletion in HIV-1 infection: how CD4+ T cells go out of stock // *Nature Immunology*. 2000. Vol. 1. P. 285–289.

12. He Y. et al. Persistent chronic immune activation in HIV/HBV-coinfected patients after antiretroviral therapy // *J. Viral. Hepat.* 2021. Vol. 28. P. 1355–1361.
13. Hunt P.W. et al. T cell activation is associated with lower CD4+ T cell gains in human immunodeficiency virus-infected patients with sustained viral suppression during antiretroviral therapy // *The Journal of Infectious Diseases.* 2003. Vol. 187. P. 1534–1543.
14. Leyre L. et al. Abundant HIV-infected cells in blood and tissues are rapidly cleared upon ART initiation during acute HIV infection // *Sci. Transl. Med.* 2020. Vol. 12. P. eaav3491.
15. Liu Z. et al. Elevated CD38 antigen expression on CD8+ T cells is a stronger marker for the risk of chronic HIV disease progression to AIDS and death in the Multicenter AIDS Cohort Study than CD4+ cell count, soluble immune activation markers, or combinations of HLA-DR and CD38 expression // *Journal of Acquired Immune Deficiency Syndromes and Human Retrovirology.* 1997. Vol. 16. P. 83–92.
16. Mattapallil J.J. et al. Massive infection and loss of memory CD4+ T cells in multiple tissues during acute SIV infection // *Nature.* 2005. Vol. 434. P. 1093–1097.
17. Mehandru S. et al. Primary HIV-1 infection is associated with preferential depletion of CD4+ T lymphocytes from effector sites in the gastrointestinal tract // *J. Exp. Med.* 2004. Vol. 200. P. 761–770.
18. Milon G., et al. A delayed-type hypersensitivity reaction initiated by a single T lymphocyte // *Agents Actions.* 1981. Vol. 11. P. 612–614.
19. Mudd J.C., Brenchley J.M. Gut Mucosal Barrier Dysfunction, Microbial Dysbiosis, and Their Role in HIV-1 Disease Progression // *The Journal of Infectious Diseases.* 2016. Vol. 214, Suppl. 2. P. S58–66.
20. Ndhlovu Z.M. et al. Augmentation of HIV-specific T cell function by immediate treatment of hyperacute HIV-1 infection // *Sci. Transl. Med.* 2019. Vol. 11. P. eaau0528.
21. Palesch D. et al. Sooty mangabey genome sequence provides insight into AIDS resistance in a natural SIV host // *Nature.* 2018. Vol. 553. P. 77–81.
22. Tesselaar K. et al. Lethal T cell immunodeficiency induced by chronic costimulation via CD27-CD70 interactions // *Nat. Immunol.* 2003. Vol. 4. P. 49–54.
23. Veazey R.S. et al. Gastrointestinal tract as a major site of CD4+ T cell depletion and viral replication in SIV infection // *Science.* 1998. Vol. 280. P. 427–431.

References

1. Saidakova E.V. [Role of Distinct CD4+ T-Cell Subsets in HIV-Infection Pathogenesis]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija.* Iss. 3 (2020): pp. 236-246. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2020-3-236-246.
2. Blanco J.R., Negro E., Bernal E., Blanco J. Impact of HIV infection on aging and immune status. *Expert Rev Anti Infect Ther.* V. 19 (2021): pp. 719-731.
3. Brenchley J.M., Price D.A., Schacker T.W., Asher T.E., Silvestri G., Rao S., Kazzaz Z., Bornstein E., Lambotte O., Altmann D., Blazar B.R., Rodriguez B., Teixeira-Johnson L., Landay A., Martin J.N., Hecht F.M., Picker L.J., Lederman M.M., Deeks S.G., Douek D.C. Microbial translocation is a cause of systemic immune activation in chronic HIV infection. *Nature Medicine.* V. 12 (2006): pp. 1365-1371.
4. Broussard S.R., Staprans S.I., White R., Whitehead E.M., Feinberg M.B., Allan J.S. Simian immunodeficiency virus replicates to high levels in naturally infected African green monkeys without inducing immunologic or neurologic disease. *Journal of Virology.* V. 75 (2001): pp. 2262-2275.
5. Dillon S.M., Frank D.N., Wilson C.C. The gut microbiome and HIV-1 pathogenesis: a two-way street. *AIDS.* V. 30 (2016): pp. 2737-2751.
6. Fromentin R., Chomont N. HIV persistence in subsets of CD4+ T cells: 50 shades of reservoirs. *Semin Immunol.* V. 51 (2021): pp. 101438.
7. Giorgi J.V., Hultin L.E., McKeating J.A., Johnson T.D., Owens B., Jacobson L.P., Shih R., Lewis J., Wiley D.J., Phair J.P., Wolinsky S.M., Detels R. Shorter survival in advanced human immunodeficiency virus type 1 infection is more closely associated with T lymphocyte activation than with plasma virus burden or virus chemokine coreceptor usage. *The Journal of Infectious Diseases.* V. 179 (1999): pp. 859-870.
8. Giorgi J.V., Liu Z., Hultin L.E., Cumberland W.G., Hennessey K., Detels R. Elevated levels of CD38+ CD8+ T cells in HIV infection add to the prognostic value of low CD4+ T cell levels: results of 6 years of follow-up. The Los Angeles Center, Multicenter AIDS Cohort Study. *Journal of Acquired Immune Deficiency Syndromes.* V. 6 (1993): pp. 904-912.
9. Green D.R., Droin N., Pinkoski M. Activation-induced cell death in T cells. *Immunol Rev.* V. 193 (2003): pp. 70-81.
10. Grossman Z., Meier-Schellersheim M., Sousa A.E., Victorino R.M., Paul W.E. CD4+ T-cell depletion in HIV infection: are we closer to understanding the cause? *Nature Medicine.* V. 8 (2002): pp. 319-323.
11. Hazenberg M.D., Hamann D., Schuitemaker H., Miedema F. T cell depletion in HIV-1 infection: how CD4+ T cells go out of stock. *Nature Immunology.* V. 1 (2000): pp. 285-289.

12. He Y., Cai W., Chen J., Hu F., Li F., Lin W., Li Y., Chen X., Tang X., Li L. Persistent chronic immune activation in HIV/HBV-coinfected patients after antiretroviral therapy. *J. Viral. Hepat.* V. 28 (2021): pp. 1355-1361.
13. Hunt P.W., Martin J.N., Sinclair E., Bredt B., Hagos E., Lampiris H., Deeks S.G. T cell activation is associated with lower CD4+ T cell gains in human immunodeficiency virus-infected patients with sustained viral suppression during antiretroviral therapy. *The Journal of Infectious Diseases.* V. 187 (2003): pp. 1534-1543.
14. Leyre L., Kroon E., Vandergeeten C., Sacdalan C., Colby D.J., Buranapraditkun S., Schuetz A., Chomchey N., de Souza M., Bakeman W., Fromentin R., Pinyakorn S., Akapirat S., Trichavaroj R., Chottanapund S., Manasnayakorn S., Rerknimitr R., Wattanaboonyoungcharoen P., Kim J.H., Tovanabutra S., Schacker T.W., O'Connell R., Valcour V.G., Phanuphak P., Robb M.L., Michael N., Trautmann L., Phanuphak N., Ananworanich J., Chomont N. Rv254/Search R.V.S.S.s.g. Abundant HIV-infected cells in blood and tissues are rapidly cleared upon ART initiation during acute HIV infection. *Sci. Transl. Med.* V. 12 (2020): pp. eaav3491.
15. Liu Z., Cumberland W.G., Hultin L.E., Prince H.E., Detels R., Giorgi J.V. Elevated CD38 antigen expression on CD8+ T cells is a stronger marker for the risk of chronic HIV disease progression to AIDS and death in the Multicenter AIDS Cohort Study than CD4+ cell count, soluble immune activation markers, or combinations of HLA-DR and CD38 expression. *Journal of Acquired Immune Deficiency Syndromes and Human Retrovirology.* V. 16 (1997): pp. 83-92.
16. Mattapallil J.J., Douek D.C., Hill B., Nishimura Y., Martin M., Roederer M. Massive infection and loss of memory CD4+ T cells in multiple tissues during acute SIV infection. *Nature.* V. 434 (2005): pp. 1093-1097.
17. Mehandru S., Poles M.A., Tenner-Racz K., Horowitz A., Hurley A., Hogan C., Boden D., Racz P., Markowitz M. Primary HIV-1 infection is associated with preferential depletion of CD4+ T lymphocytes from effector sites in the gastrointestinal tract. *J. Exp. Med.* V. 200 (2004): pp. 761-770.
18. Milon G., Marchal G., Seman M., Truffa-Bachi P. A delayed-type hypersensitivity reaction initiated by a single T lymphocyte. *Agents Actions.* V. 11 (1981): pp. 612-614.
19. Mudd J.C., Brenchley J.M. Gut Mucosal Barrier Dysfunction, Microbial Dysbiosis, and Their Role in HIV-1 Disease Progression. *The Journal of Infectious Diseases.* V. 214 Suppl. 2 (2016): pp. S58-66.
20. Ndhlovu Z.M., Kazer S.W., Nkosi T., Ogunshola F., Muema D.M., Anmole G., Swann S.A., Moodley A., Dong K., Reddy T., Brockman M.A., Shalek A.K., Ndung'u T., Walker B.D. Augmentation of HIV-specific T cell function by immediate treatment of hyperacute HIV-1 infection. *Sci. Transl. Med.* V. 11 (2019): pp. eaau0528.
21. Palesch D., Bosinger S.E., Tharp G.K., Vanderford T.H., Paiardini M., Chahroudi A., Johnson Z.P., Kirchhoff F., Hahn B.H., Norgren R.B., Patel N.B., Sodora D.L., Dawoud R.A., Stewart C.B., Seepo S.M., Harris R.A., Liu Y., Raveendran M., Han Y., English A., Thomas G.W.C., Hahn M.W., Pipes L., Mason C.E., Muzny D.M., Gibbs R.A., Sauter D., Worley K., Rogers J., Silvestri G. Sooty mangabey genome sequence provides insight into AIDS resistance in a natural SIV host. *Nature.* V. 553 (2018): pp. 77-81.
22. Tesselaar K., Arens R., van Schijndel G.M., Baars P.A., van der Valk M.A., Borst J., van Oers M.H., van Lier R.A. Lethal T cell immunodeficiency induced by chronic costimulation via CD27-CD70 interactions. *Nat. Immunol.* V. 4 (2003): pp. 49-54.
23. Veazey R.S., DeMaria M., Chalifoux L.V., Shvetz D.E., Pauley D.R., Knight H.L., Rosenzweig M., Johnson R.P., Desrosiers R.C., Lackner A.A. Gastrointestinal tract as a major site of CD4+ T cell depletion and viral replication in SIV infection. *Science.* V. 280 (1998): pp. 427-431.

Статья поступила в редакцию 24.11.2022; одобрена после рецензирования 28.12.2022; принята к публикации 22.02.2023.

The article was submitted 24.11.2022; approved after reviewing 28.12.2022; accepted for publication 22.02.2023.

Информация об авторе

Е. В. Сайдакова – д-р биол. наук, доцент, профессор кафедры микробиологии и иммунологии.

Information about the author

E. V. Saidakova – doctor of biology, associate professor, professor of the microbiology and immunology department.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК ...

doi: 10.17072/1994-9952-202_-_-...-....

Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология

Иван Иванович Иванов^{1✉}, **Петр Петрович Петров**², **Семен Семенович Сидоров**³

^{1✉} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, ivanovii@mail.ru, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

² Московский государственный университет, Москва, Россия, PPetrov@yandex.ru, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

³ Ростовский государственный педагогический университет, Ростов, Россия, Sid709@iegmu.ru, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

Аннотация. В аннотации отражается основное содержание статьи: актуальность, материал и методика, основные результаты. Аннотация должна содержать от 150 до 250 слов. Например: определен показатель жизнеспособности лиофилизированных культур *Rhodococcus ssp.* после длительного хранения, достаточный для восстановления клеточной популяции. Консервацию алканотрофных родококков рекомендовано производить в условиях предварительного их культивирования на питательных средах. Ключевых слов или словосочетаний должно быть не более 15; они должны отделяться друг от друга запятой, точка в конце не ставится.

Ключевые слова: оформление, статья, правила

Для цитирования: Иванов И. И., Петров П. П., Сидоров С. С. Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 202_. Вып. _. С. ...-....

Благодарности: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 17-77-3019; авторы выражают благодарность Алексею Вадимовичу Зимину за предоставление данных о донной топографии в Белом море.

BOTANY

Original article

Rules for the registration of articles in the Bulletin of Perm University. Biology Series

Ivan I. Ivanov^{1✉}, **Petr P. Petrov**², **Semyon S. Sidorov**³

^{1✉} Perm State University, Perm, Russia, ivanovii@mail.ru, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

² Moscow State University, Moscow, Russia, PPetrov@yandex.ru, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

³ Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russia, <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>

Abstract. The abstract reflects the main content of the article: relevance, material and methodology, main results. The abstract should contain up to 250 words. For example: the viability index of lyophilized cultures of *Rhodococcus spp.* after long-term storage, sufficient to restore the cell population, has been determined. It is recommended to preserve alkanotrophic rhodococci under conditions of their preliminary cultivation on nutrient media. There should be no more than 15 keywords or phrases; they should be separated from each other by a comma, no dot at the end.

Keywords: design, article, rules

For citation: Ivanov I. I., Petrov P. P., Sidorov S. S. [Rules for the registration of articles in the Bulletin of Perm University. Biology Series]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. _ (202_): pp. ...-.... (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-202_-_-...-2....

Acknowledgments: the work was supported by the Russian Science Foundation, Project № 17-77-300; the authors are grateful to Aleksey V. Zimin for providing the bottom topography data of the White Sea.

Введение

Оформление статей в «Вестник Пермского университета», Серия Биология выполняется в редакторе MicrosoftWord (версии 6.0, 7.0, 97, 2003) по настоящему образцу-шаблону; в нем содержатся основные правила, которыми должны руководствоваться авторы статей, а также стили, которыми форматируются стандартные элементы статьи. Количественные параметры большинства принятых форматов приводятся в тексте настоящих правил. Даны примеры оформления некоторых элементов статьи (формул, рисунков, таблиц, списка литературы и др.).

Параметры страницы

Формат листа, используемый для написания статьи – А4.
Размеры верхнего и нижнего полей – 2.6 см, правого и левого – 2.5 см.
Расстояние до верхнего и нижнего колонтитулов – 1.25 см.

Основной текст

В статьях экспериментального характера должны быть выделены разделы: **Введение** (можно без заголовка), **Материалы (или Объект)** и **методы исследований, Результаты и их обсуждение, Выводы (или Заключение)**. Набор текста статьи производится в одну колонку. Основной текст набирается шрифтом *Times New Roman Cyr*, размер – 10 пт (стиль **Текст**). Латинские названия таксонов (до семейства включительно) должны быть набраны *курсивом* (кроме авторов таксонов). Литературные ссылки даются на фамилии авторов и располагаются в хронологическом порядке.

При оформлении статьи необходимо различать дефис (-) и тире (–). В качестве знака “минус” надо использовать тире, а в качестве разделителя в десятичных дробях – точку (а не запятую). Для избежания “жидких” строк в тексте использовать переносы. Переносы в словах можно делать также в заголовках таблиц и в подписях к рисункам, однако они не допускаются в названии статьи и заголовках всех уровней. Желательно приводить значения цифровых величин в одной строке с сокращенным наименованием единиц измерения. Желательно также оставлять один пробел после одиночных точки или запятой, а также и других знаков, например: (4, 5), А.В. Иванов // J. Chem. Phys.

Не следует использовать нумерованные списки, а также форматировать с использованием неразрывного пробела между знаками.

Заголовки и колонтитулы

Форматы

Стилевое оформление отдельных элементов статьи можно осуществлять простой заменой аналогичного элемента настоящего образца-шаблона, компьютерным копированием необходимого стиля, а также непосредственным использованием имеющихся стилей образца-шаблона с помощью меню “Стиль”. Так, “шапка” статьи набирается с использованием следующих стилей: Заголовок статьи – стиль **Заглавие статьи** – шрифт *Times New Roman Cyr*, 14 пт, полужирный, прописными буквами; фамилии и имена авторов – стиль **Авторы** (12 пт), адреса авторов – стиль **Адреса авторов** (10 пт), аннотация – стиль **Аннотация** (10 пт).

Заголовки разделов и подразделов. Заголовки разделов набираются с использованием стиля Заголовок 1 (12 пт), а заголовки подразделов – Заголовок 2, Заголовок 3 (10 пт).

Формулы и уравнения

Формулы набираются в редакторе Microsoft Equation с выравниванием по центру и пробелами сверху и снизу по 6 пт (номер формулы, если формул несколько, выравнивается по правому краю колонки):

$$a = \text{th } x + \int_a^b f(x)dx + \text{ch } x - 25 \sum_{i=1}^N k_i A_i \quad (3.1)$$

Размеры и начертание всех элементов формул должны быть одинаковыми с их представлением в тексте (основной размер 10 пт, индексы 7 пт, например, A_i).

В тексте статьи и в математических уравнениях коэффициенты и аргументы функций набираются *наклонным* шрифтом, векторы – *наклонным жирным* шрифтом, цифры – обычным прямым шрифтом. Если уравнение не входит в одну строку, то его можно разбить на две или более строк.

Химические символы и формулы набираются прямым шрифтом.

Рисунки

Рисунки должны быть пригодны к воспроизведению в черно-белом виде. Для вставки рисунка в текст можно: 1) из меню Вставка – Рисунок – Из файла вставить заранее подготовленный рисунок в графическом редакторе; 2) использовать опцию “*Рамка текста*”, вставив затем в созданную рамку рисунок из заранее подготовленного файла (рис. 1). Рисунки, выполненные из отдельных элементов, должны быть **сгруппированы**. Подписи к рисункам обязательны и набираются обычным прямым текстом размером 10 пт; обозначения к рисунку – размером 9 пт. Названия таксонов в подписях даются только по латыни, *курсивом*.

Для более высокого качества рисунков их следует предоставлять в редакцию отдельными документами в формате .tif или .jpg с разрешением не менее 300 dpi.

Рисунки, выполненные не компьютерным способом (например, тушью), должны быть вклеены в текст. Единственный в статье рисунок содержит только подпись и не обозначается как рис. 1.

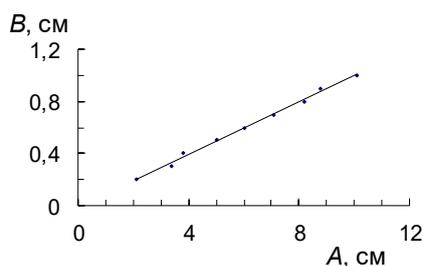


Рис. 1. Пример рисунка:

подрисуночная подпись для условного объекта с химической формулой K_2SO_4

[Example of a drawing:

a caption for a conditional object with the chemical formula K_2SO_4]

Размеры цифровых и буквенных обозначений, используемых на рисунках, должны быть сравнимы с размерами основного шрифта статьи. Деления шкал на рисунке желательно наносить с их внутренней стороны.

Таблицы

Оформление таблиц осуществляется по тем же правилам, что и оформление рисунков. Заголовки таблиц обязательны и набираются **полужирным шрифтом** размером 10 пт, как показано в примере (табл. 1). Примечание: Если в заголовке используются латинские названия таксонов, они набираются *курсивом*. Все столбцы должны иметь заголовки.

Таблица 1

Пример оформления таблицы и заголовка к ней для того же объекта K_2SO_4

[Example of the design of a table and its header for the same K_2SO_4 object]

Область оценки	Дисперсия сигнала (D)	ν (МГц)	Среднее
A	79	8.91*	5.6
Б	170	13.0	208.0
В	165	12.8	124.05

*Текст примечания.

Цифры в столбцах таблицы должны быть выровнены по точке десятичных дробей или по единице младшего разряда. Таблица может сопровождаться примечаниями.

Единственная в статье таблица не обозначается как «Таблица 1»; сразу набирается заголовок таблицы, а в тексте статьи дается ссылка на таблицу.

Суммарный объем иллюстративного и табличного материала не должен превышать $\frac{1}{3}$ всей текстовой части (без библиографического списка, реферата и проч.) статьи.

Список источников

1. Боч С.Г., Краснов И.И. К вопросу о границе максимального четвертичного оледенения в пределах Уральского хребта в связи с наблюдениями над нагорными террасами // Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода. 1946. № 8. С. 46–72.

2. Гирёва М.В. Роль фотооксидазной активности в восстановлении оксианионов теллурида и селенита у пурпурных бактерий: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16, 03.00.07. Пермь, 2005. 22 с.
3. Горчаковский П.Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969. 286 с.
4. Дирина А.И. Право военнослужащих Российской Федерации на свободу ассоциаций // Военное право: сетевой журн. 2007. URL: <http://www.voennoepravo.ru/node/2149> (дата обращения: 19.09.2007).
5. Животный мир Вишерского края. Позвоночные животные: справоч. изд. / под общ. ред. А.И. Шепеля. Пермь: Кн. мир, 2004. 207 с.
6. Камелин Р.В., Юрцев Б.А. Новый вид *Astragalus igoschinae* (Fabaceae) с Полярного Урала // Ботанический журнал. 1982. Т. 67, № 9. С. 1285–1289.
7. Лавренко Е.М. История флоры и растительности СССР по данным современного распространения растений // Растительность СССР. М.; Л., 1938. Т. 1. С. 235–296.
8. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. (История и современное состояние основных концепций) / отв. ред. А.И. Соломещ. Уфа: Гилем, 1998. 413 с.
9. О жилищных правах научных работников [Электронный ресурс]: постановление ВЦИК, СНК РСФСР от 20 авг. 1933 г. (с изм. и доп., внесенными постановлениями ВЦИК, СНК РСФСР от 1 нояб. 1934 г., от 24 июня 1938 г.). Доступ из справ.-правовой системы «КонсультантПлюс».
10. Шанцер Е.В. Антропогенная система (период) // БСЭ. 3-е изд. 1970. Т. 2. С. 100–106.
11. Энциклопедия животных Кирилла и Мефодия. М.: Кирилл и Мефодий: New media generation, 2006. 1 электрон. опт. диск (DVD-ROM).
12. Israeli E., Shaffer B.T., Lighthart B. Protection of freeze-dried *Escherichia coli* by trehalose upon exposure to environmental conditions // *Cryobiology*. 1993. Vol. 30. P. 519–523.
13. Mikata K., Banno I. Preservation of yeast cultures by L-drying viability after 5 years of storage at 5°C // *IFO Research Communications*. 1989. № 14. P. 80–103.
14. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 632 p.

References

1. Boch S. G., Krasnov I. I. [On the question of the boundary of the maximum Quaternary glaciation within the Ural Ridge in connection with observations over upland terraces]. *Bulleten' Komissii po izučeniju četvertičnogo perioda*. No. 8 (1946): pp. 46-72. (In Russ.).
2. Gireva M. V. *Rol' fotooksidaznoj aktivnosti v vosstanovlenii oksianionov tellurite i selenite u purpurnych bakterij. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [The role of photooxidase activity in the reduction of tellurite and selenite oxyanions in purple bacteria. Abstract Cand. Diss.]. Perm, 2005. 22 p. (In Russ.).
3. Gorchakovskiy P. L. *Osnovnyye problemy istoričeskoj fitogeografii Urala* [The main problems of the historical phytogeography of the Urals]. Sverdlovsk, 1969. 286 p. (In Russ.).
- ...
5. Shepel A. I., ed. *Životnyj mir Višerskogo kraja. Pozvonočnye životnye* [The animal world of the Vishersky region. Vertebrates: reference edition]. Perm, Knižnyj mir Publ., 2004/ 207 p. (In Russ.).
- ...
12. Israeli E., Shaffer B.T., Lighthart B. Protection of freeze-dried *Escherichia coli* by trehalose upon exposure to environmental conditions. *Cryobiology*. V. 30 (1993): pp. 519-523.
- ...
14. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, Clarendon Press, 1934. 632 p.

Статья поступила в редакцию __.__.202__; одобрена после рецензирования __.__.202__; принята к публикации __.__.202__.

The article was submitted __.__.202__; approved after reviewing __.__.202__; accepted for publication __.__.202__.

Информация об авторах

И. И. Иванов – доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой гистологии;
 П. П. Петров – кандидат биологических наук, доцент кафедры органической химии;
 С. С. Сидоров – инженер лаборатории адаптации микроорганизмов.

Information about the authors

I. I. Ivanov, doctor of biology, professor, head of the Department of histology;
 P. P. Petrov – candidate of biology, associate professor of the Department of organic chemistry;
 S. S. Sidorov – engineer of the laboratory of microbial adaptation.

Вклад авторов:

Иванов И. И. – научное руководство; концепция исследования; развитие методологии; написание исходного текста; итоговые выводы.

Петров П. П. – доработка текста; итоговые выводы.

Сидоров С. С. – статистическая обработка материала.

Contribution of the authors:

Ivanov I. I. – scientific management; research concept; methodology development; writing the draft; final conclusions.

Petrov P.P. – followon revision of the text; final conclusions.

Sidorov S. S. – statistical processing of the material.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Вестник Пермского университета
БИОЛОГИЯ
2023. Выпуск 1

Bulletin of Perm University
BIOLOGY
2023. Issue 1

Научное издание

Редактор *Л. Л. Савенкова*

Корректор *Л. Л. Соболева*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 22.02.2023. Выход в свет 28.03.2023. Формат 60×84¹/₈.
Усл. печ. л. 12,3. Тираж 500 экз. Заказ № 14/2023.

Издательский центр Пермского государственного национального исследовательского
университета
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии издательства «Книжный формат»
614000, г. Пермь, ул. Пушкина, 80

Бесплатно.

Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства "Урал-Пресс"
https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8650357/?sphrase_id=394744. Подписной индекс 41000