

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

03.02.01 Ботаника, 03.02.03 Микробиология, 03.02.04 Зоология, 03.02.07 Генетика, 03.02.08 Экология, 03.03.03 Иммунология, 14.03.09 Клиническая иммунология, аллергология, 14.03.10 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
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
В. П. Середина, д.б.н., профессор, Национальный исследовательский томский государственный университет, г. Томск, Россия
Б. Ульссон, Ph D, Университет Сковде, г. Сковде, Швеция
В. А. Черешнев, д.м.н., академик РАН, Институт иммунологии и физиологии 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-р биол. наук, профессор, Башкирский государственный университет, г. Уфа
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
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, 2021

Адрес учредителя и издателя:
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;
Тел.: 8 (342)2396435; E-mail: info@psu.ru
Подписной индекс в каталоге ОАО «Пресса России.
Том 1. Газеты и журналы»: 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.

It is included in the List of peer-reviewed scientific publications of the Higher Attestation Commission of the Russian Federation, in which the main scientific results of dissertations for scientific degrees in the following specialties should be published:

03.02.01 Botany, 03.02.03 Microbiology, 03.02.04 Zoology, 03.02.07 Genetics, 03.02.08 Ecology, 03.03.03 Immunology, 14.03.09 Clinical immunology, allergology, 14.03.10 Clinical laboratory diagnostics

Founder: Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education "Perm State University"

Editorial Board

- V. S. Artamonova*, Sc. D. in Biological Science, Institute of Soil Science and Agrochemistry of the SB RAS, Novosibirsk, Russia
O. Yu. Baranov, Sc. D. in Biological Science, Institute of Forest of the NAS of Belarus, Gomel, Belarus
O. G. Baranova, Sc. D. in Biological Science, Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia
V. D. Bogdanov, Sc. D. in Biological Science, Corresponding Member of the RAS, Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
M. V. Vinarski, Sc. D. in Biological Science, St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia
O. V. Dolgikh, Sc. D. in Medical Science, Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia
S. A. Zamorina, Sc. D. in Biological Science, Perm State University, Perm, Russia
E. V. Zinoviev, Sc. D. in Medical Science, Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
E. A. Korkotyan, Cand. Sc. in Biological Science, Weizmann Institute of Science, Rehovot, Izrael
N. Christofi, PhD, Edinburgh Napier University, Edinburgh, Great Britain
A. I. Litvinenko, Sc. D. in Biological Science, State agrarian University of Northern TRANS-Urals, Tyumen, Russia
P. B. Mikheev, PhD, Perm State University, Perm, Russia
E. G. Plotnikova, Sc. D. in Biological Science, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
D. V. Polt'ov, Sc. D. in Biological Science, Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, Russia
A. V. Puzanov, Sc. D. in Biological Science, Institute for Water and Environmental Problems of the SB RAS, Barnaul, Russia
M. B. Raev, Sc. D. in Biological Science, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
V. P. Seredina, Sc. D. in Biological Science, Tomsk State University, Tomsk, Russia
B. Olsson, PhD, University of Scovde, Scovde, Sweden
V. A. Chereshevnev, Sc. D. in Medical Science, Full Member of the RAS, Institute of Immunology and Physiology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Editors

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

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

© Editorial Board, 2021

Founder and Publisher Address:
614068, Perm, Bukireva, 15;
Tel.: 8 (342) 2396435; E-mail: info@psu.ru
Subscription index in the catalog of "Press of Russia.
Vol. 1. Newspapers and magazines": 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

- Рогозин М. В.* Пространственный анализ конкуренции и сотрудничества деревьев в культурах сосны 235
- Садыкова Г. А., Амирханова Н. А.* Половая структура популяций *Juniperus polycarpos* С. Koch в Дагестане 249

Микробиология

- Пьянкова А. А., Белоглазова Ю. А., Корсакова Е. С., Бачурин Б. А., Плотникова Е. Г.* Филогенетическое разнообразие бактерий в каменной соли Верхнекамского месторождения (Пермский край) 256
- Цыганов И. В., Нестерова Л. Ю., Ткаченко А. Г.* Скольжение бактерий: способ пассивного распространения без использования жгутиков и пилей (обзор) 263

Зоология

- Крайнева Т. С., Паньков Н. Н.* Фауна и сообщества донных беспозвоночных реки Урал в пределах Айтуарской степи (Оренбургский государственный степной заповедник) 275
- Сажнев А. С., Каргапольцева И. А., Холмогорова Н. В., Бобкова Е. А.* Новые находки водных жесткокрылых (Coleoptera) на территории Удмуртии и Башкирии 289

Генетика

- Недашковский И. С., Сермягин А. А., Костюнина О. В., Волкова В. В., Гладырь Е. А., Янчуков И. Н.* Популяционно-генетическая характеристика, оценка геномного инбридинга и гомозиготности крупного рогатого скота черно-пестрой и голштинской пород по STR и SNP маркерам в России 295

Экология

- Каменщикова В. И., Кудряшова О. С.* Влияние обогащенной кислородом воды «O₂ alive» на рост и развитие растений 307

Иммунология

- Марченко Д. М., Сайдакова Е. В.* Новые маркеры для исследования пролиферации Т-лимфоцитов человека 316
- Правила оформления статей в Вестник Пермского университета. Серия Биология 324

Contents

Botany

- Rogozin M. V.* Spatial analysis of competition and cooperation of trees in pine forest crops 235
- Sadykova G. A., Amirkhanova N. A.* Sexual structure of *Juniperus polycarpos* C. Koch populations in Dagestan 249

Microbiology

- Pyankova A. A., Beloglazova Yu. A., Korsakova E. S., Bachurin B. A., Plotnikova E. G.* Phylogenetic diversity of bacteria in rock salt of the Verkhnekamskoe deposit (Perm Krai) 256
- Tsyganov I V., Nesterova L. Yu., Tkachenko A. G. G.* Sliding bacteria: a method of passive spread without using of flagella and pili (review) 263

Zoology

- Krayneva T. S., Pan'kov N. N.* The fauna and benthic communities of invertebrates of the Ural river within the Atuar steppe (Orenburg state nature reserve) 275
- Sazhnev A. S., Kargapoltseva I. A., Kholmogorova N. V., Bobkova E. A.* New records of water beetles (Coleoptera) in the territories of Udmurtiya and Bashkiriya 289

Genetics

- Nedashkovsky I. S., Sermyagin A. A., Kostyunina O. V., Volkova V. V., Gladyr E. A., Yanchukov I. N.* Population and genetic features, genomic inbreeding and homozygosity level for black-and-white and holstein breeds by STR and SNP markers in Russia. 295

Ecology

- Kamenshchikova V. I., Kudryashova O. S.* Influence of water «O₂ alive» on growth and development of plants 307

Immunology

- Marchenko D. M., Saidakova E. V.* Novel human T-cell proliferation markers 316

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.9: 630*232.1: 630*165

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-235-248

Пространственный анализ конкуренции и сотрудничества деревьев в культурах сосны

Михаил Владимирович Рогозин^{1, 2}

¹ Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, rog-mikhail@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3206-9881>

² Пермский государственный аграрно-технологический университет, Пермь, Россия

Аннотация. В культурах сосны 1Б бонитета в возрасте 55 лет с текущей густотой 940–1620 шт./га и полнотой 0.84–1.02 на площади 1.9 га выбраны места с малой и средней густотой (5 пробных площадей, 433 дерева) для изучения влияния микроценозов на диаметры деревьев в их центре. Для этого в программе «ArcMap-ArcView» вокруг деревьев выстроили полигоны питания для возраста 30–40 лет и 41–55 лет. При пространственном анализе влияния деревьев использовали пять показателей: 1 – простое давление соседей: суммировали диаметры соседей по полигону; 2 – удельное давление соседей: показатель 1 делили на площадь питания центрального дерева; 3 – давление соседей с учетом расстояний до центрального дерева: диаметр соседа делили на расстояние до центрального дерева и суммировали данные; 4 – удельное давление соседей с учётом расстояний: показатель 3 делили на площадь питания центрального дерева; 5 – сотрудничество деревьев по сторонам полигона: диаметр соседа умножали на расстояние контакта с центральным деревом по стороне полигона и суммировали данные. Выбрать наилучший показатель не удалось, так как все пять оказались слабее, чем влияние простой площади питания. При использовании показателей площади питания в возрасте 30–40 лет, а затем в 41–55 лет, удельное давление соседей менялось по силе от 5.8 до 8.9%, составляя в среднем 7.4%, а при учёте расстояний до соседей это давление увеличилось в среднем до 8.5%. При средней густоте сила сотрудничества деревьев была равна 11.6%, а при малой густоте – 7.5%, составляя в среднем 9.6%. Таким образом, сотрудничество деревьев в микроценозе оказалось в 1.13 раз сильнее, чем конкурентное давление деревьев-соседей.

Ключевые слова: сосна обыкновенная, древостой, микроценозы, конкуренция, сотрудничество

Для цитирования: Рогозин М. В. Пространственный анализ конкуренции и сотрудничества деревьев в культурах сосны // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 235–248. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-235-248>.

BOTANY

Original article

Spatial analysis of competition and cooperation of trees in pine forest crops

Mikhail V. Rogozin^{1, 2}

¹ Perm State University, Perm, Russia, rog-mikhail@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3206-9881>

² Perm State Agrarian and Technological University, Perm, Russia

Abstract. In forest cultures of scots pine 1 in bonita at the age of 55 years with a standing density of 940–1620 pcs./ha with a fullness of 0.84–1.02 on an area of 1.9 ha, places with low and medium density (5 sample areas, 433 trees) were selected to study the influence of microcenoses on the diameters of trees in their center. To do this, in the "ArcMap-ArcView" program, food polygons for the age of 30–40 years and 41–55 years were built around the trees. Five indicators were used in the spatial analysis of the data: 1 - simple pressure of neighbors: the diameters of the neighbors on the polygon were summed up; 2 - specific pressure of neighbors: indicator 1 was divided by the feeding area of the central tree; 3 - pressure of neighbors taking into account the distances to the central tree: the diameter of the neighbor was divided by the distance to the central tree and the data were summed; 4 - specific pressure of neighbors taking into account the distances: indicator 3 was divided by the feeding area of the central tree; 5 - cooperation of trees on the sides of the polygon: the diameter of the neighbor was multiplied by the contact distance with the central tree on the side of the polygon and the data were summed.

It was not possible to choose the best indicator, since all five were weaker than the influence of a simple power supply area. When using the feeding area at the age of 30-40 years, and then at 41-55 years, the specific pressure of neighbors varied in strength from 5.8 to 8.9%, averaging 7.4%, and when taking into account the distances to neighbors, this pressure increased to an average of 8.5%. At an average density, the strength of the trees' cooperation was equal to 11.6%, and at a low density of 7.5%, averaging 9.6%. Thus, the cooperation of trees in the microcenosis was generally 1.13 times stronger than the competitive pressure of neighboring trees.

Keywords: common pine, tree stand, microcenoses, competition, cooperation

For citation: Rogozin M. V. [Spatial analysis of competition and cooperation of trees in pine forest crops]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 235-248. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-235-248>.

Введение

Разработка моделей структуры и развития древостоев на основе закона естественного изреживания [Морозов, 1931] в настоящее время сопровождается множеством логических дополнений [Гавриков, 2013; Грабарник, Секретенко, 2015], сложными расчетами площадей питания [Усольцев, 2013] с предположением конкуренции деревьев за свет и минеральное питание [Гавриков, 2013; Колобов, 2014]. Однако в таких физико-математических моделях до сих пор совершенно не принимается во внимание действие кооперации живых организмов в освоении ресурсов питания [Кропоткин, 1922; Горячев, 1999; Демаков, 2007; Усольцев и др., 2018] и отсутствуют точные данные о механизмах действия собственно самой конкуренции как фактора. Подразумевается, что её действие сильное, в подтверждениях не нуждается, и эта идеологема обязательно присутствует в учебниках. Однако в ряде работ [Усольцев, 2013; Рогозин, 2019] влияние конкуренции деревьев в микроценозах на их продукционные показатели колебалось в пределах всего лишь 0.2–11.0%. Такое слабое влияние уже никак не может быть основанием для использования конкуренции в качестве главного фактора при моделировании структуры и моделей ухода за лесными насаждениями [Рогозин, 2021a].

В нашей предыдущей работе в этих же культурах сосны [Рогозин, 2021b] анализ роста 1 623 центральных деревьев в окружении 4–8 деревьев-соседей показал, что корреляция между площадью питания и диаметром ствола дерева в густых местах культур была всего лишь $r = 0.19 \pm 0.03$, тогда как в местах с меньшей густотой она возростала до $r = 0.32 \pm 0.03$. Поэтому появилась надежда, что при использовании ряда дополнительных показателей можно увеличить их влияние и далее использовать эти показатели при моделировании пространственной структуры насаждений и при уходе за лесом.

В качестве рабочей гипотезы выдвинули предположение, что в зависимости от флуктуаций текущей густоты меняются пространственные взаимодействия деревьев, что приводит к различиям в конкурентных и партнерских отношениях.

Цель исследования: в средних и наименьших по густоте местах древостоя культур рассчитать показатели конкуренции и сотрудничества деревьев в микроценозах разными способами и выбрать лучший из них по силе влияния на дерево в центре.

Материал и методы

Для исследований выбрали фрагмент участка культур, изученных ранее [Рогозин, 2021a, б]. Культуры созданы на раскорчеванной вырубке посадкой в 1967 г. на общей площади 3.3 га в кв. 43 Нижне-Курьинского участкового лесничества Пермского городского лесничества. Схема посадки варьировала в ряду от 1.0 до 1.35 м, а между рядами от 1.7 до 2.0 м при густоте посадки 5.0 тыс. шт./га. После нумерации деревьев на подготовленных с подрумьяиванием коры стволах, на высоте 1.3 м определяли их окружности и далее рассчитывали диаметры с точностью ± 0.1 см. Деревья наносили на абрис и составляли карту их размещения в программе «ArcMap-ArcView». Точность нанесения деревьев на план относительно проложенных визиров по прямоугольным относительным координатам составляла ± 10 –15 см, а для рядом растущих деревьев расстояние между ними обязательно уточняли с целью достижения точности измерения расстояния в ± 3 –5 см. Затем на готовом плане на площади 1.9 га выделили 24 пробных площади (ПП). Таксационные показатели на них колебались в следующих пределах: густота 940–1620 шт./га, средний диаметр 18.4–23.1 см, средняя высота 25.7–28.1 м, полнота 0.84–1.02, запас древесины 490–590 м³/га [Рогозин, 2021б].

Для расчетов пространственных взаимодействий деревьев выбрали два места в культурах: со средней и с наименьшей (далее «малой») текущей густотой (табл. 1).

По числу деревьев эти две группы пробных площадей приближаются к полноценным лесоустроительным пробным площадям [ГОСТ 16128-70]. Таксационные показатели при малой густоте были выше по среднему диаметру на 3.7% и по высоте – на 2.4%, но высота в господствующей части была ниже на

2.0%; относительная полнота и запас были меньше, соответственно, на 9.1 и 8.8%. Если знать о действии закона развития древостоев Г.С. Разина [Разин, 1979; Рогозин, 2019], то отставание полноты при малой густоте объяснимо и говорит о том, что древостои с этой густотой до сих пор находятся на траектории восходящего развития, в фазе прогресса, в отличие от древостоев на ПП 21 и 23, где они уже достигли пика полноты, и далее в них наступила фаза регресса.

Таблица 1

Таксационные показатели 55-летних культур сосны в местах со средней и с малой текущей густотой в группах из некоторых пробных площадей (ПП)

[Taxation indicators of 55-year-old pine crops in places with medium and low current density in groups from some sample areas (ПП)]

Таксационный показатель	Единица измерения	Группа пробных площадей по густоте		Соотношение показателей: группа 2 / группа 1, %
		1. Средняя (ПП 21, 23)	2. Малая (ПП 7, 8, 10)	
Занимаемая площадь	га	0.154	0.227	–
Число живых деревьев	шт.	191	242	–
Текущая густота	шт./ га	1250	1010	80.8
Средний диаметр	см	21.6	22.4	103.7
Средняя высота	м	27.5	28.0	102.4
Высота в господствующей части древостоя	м	29.1	28.5	98.0
Абсолютная полнота	м ² / га	45.5	41,4	91.0
Относительная полнота	доли единицы	0.99	0.90	90.9
Запас древесины	м ³ / га	580	520	91.2
Число отпавших деревьев	шт./ га	450	255	56.7
Всего деревьев	шт./ га	1700	1265	74.4
Отпавшие деревья	%	26.4	20.1	76.1

Примечание. – – отношение показателей не рассчитывали.

Методика выстраивания полигонов питания включала несколько операций. Вначале все деревья соединяли отрезками линий. Далее на каждой находили её середину (при выделении линии программа «ArcMap-ArcView» указывает её крестиком). Затем вокруг живых деревьев через центры линий проводили перпендикуляры и соединяли их с образованием замкнутого контура, используя шейп файл «полигон». Точно выстроить их получалось только при наличии соседних полигонов, и они корректировались несколько раз по мере заполнения карты. Для отпавших деревьев полигоны не окрашивали. Первыми выстраивали полигоны для возраста 30–40 лет, затем поверх них накладывали полигон для настоящего времени, для возраста примерно 41–55 лет, распределяя территорию, освободившуюся вокруг следов старых пней (рис. 1).

На общей карте выбранные пробные площади находятся в северо-восточной (ПП 21, 23) и в юго-западной (ПП 7, 8, 10) части участка культур (рис. 2).

Сразу отметим, что отсутствие строгой схемы посадки культур, неодинаковое расстояние между рядами, их криволинейность и наличие пропусков при посадке в виде небольших окон, получавшихся из-за складирования порубочных остатков, приближали структуру древостоя культур к структуре естественного насаждения.

Конкурентное давление соседей в самом простом варианте можно рассчитать в виде суммы их диаметров, которую надо разделить на площадь питания дерева в центре полигона. При этом будет получено некое «давление» конкуренции с единицей измерения см/м². Способ можно усложнить и диаметр ствола у каждого соседа разделить на расстояние до дерева в центре и затем суммировать эти показатели от всех соседей. Далее возможны и другие расчёты. Например, можно умножить диаметр соседа на ширину его «контакта» с деревом в центре, равную длине соответствующей стороны полигона, и суммировать их от всех соседей. Разумеется, такой «контакт» – величина достаточно условная; но этот показатель пространственных взаимодействий доступен для расчетов, и подобные показатели в числе 8 способов измерения конкуренции между деревьями использовал В.А. Усольцев [2013], изучая 20 насаждений сосны в молодняках и в культурах и выбирая в каждом по 10 модельных деревьев. При анализе данных автор не объединял выборки, состоящие всего лишь из 10 значений, и поэтому в итоге определить лучший способ не удалось; не удалось выбрать лучший способ оценки конкуренции и по литературным данным после обзора множества работ [Усольцев и др., 2018].

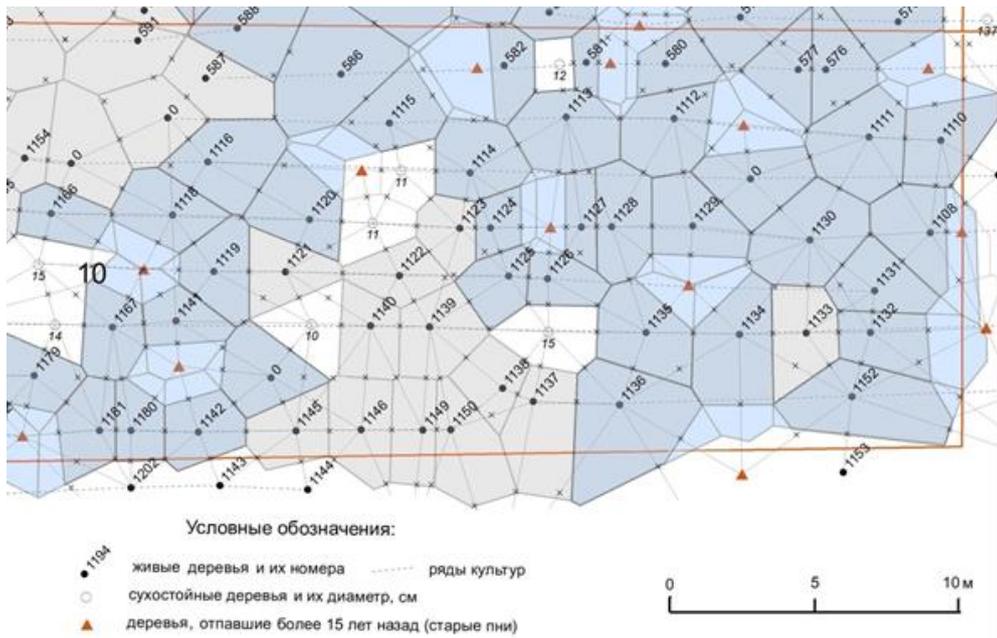


Рис. 1. Выстраивание полигонов питания деревьев для возраста 30–40 лет (серый тон) и для возраста 41–55 лет (более темный фон)

[Building tree feeding polygons for the age of 30–40 years (gray tone) and for the age of 41–55 years (darker background)]

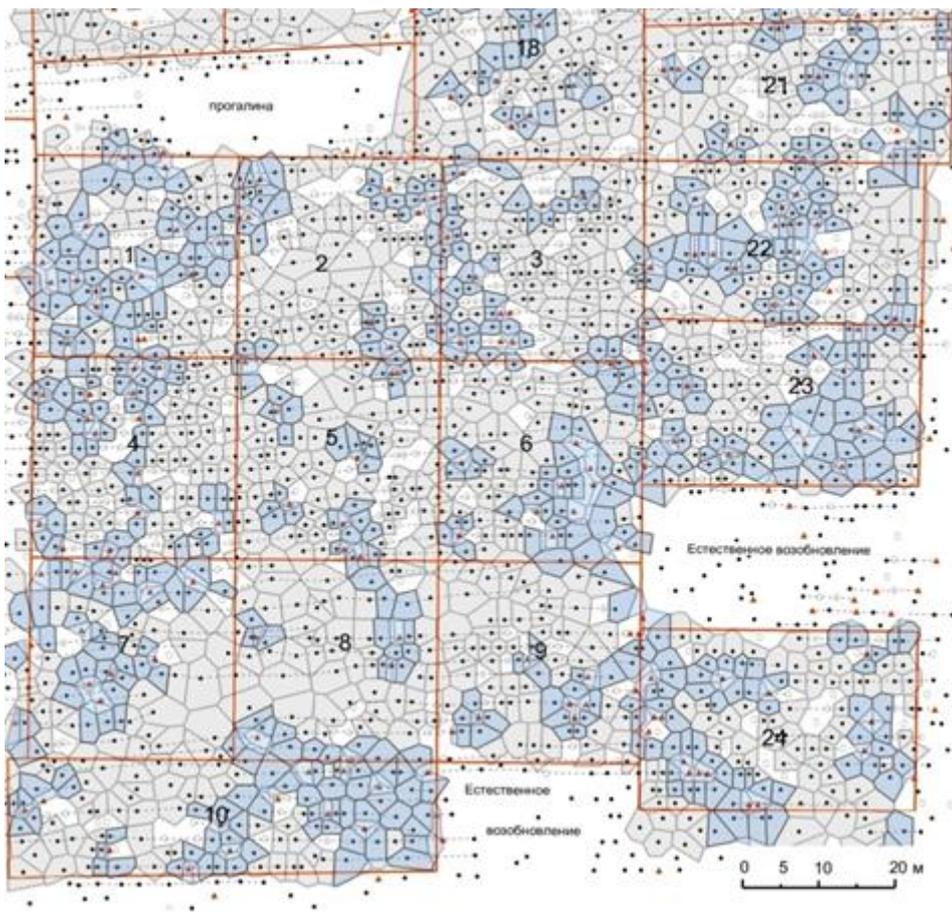


Рис. 2. Фрагмент общей карты с полигонами питания деревьев. Обозначения на рис. 1

[A fragment of a general map with tree feeding polygons. Notation in Fig. 1]

Поэтому мы сразу ориентировались на выборки большого объема, так как современные методы компьютерного анализа позволяют их обрабатывать достаточно быстро. Пример расчета показателей суммарного «давления» и «контакта» соседей с деревом в центре полигона питания показаны ниже (рис. 3).

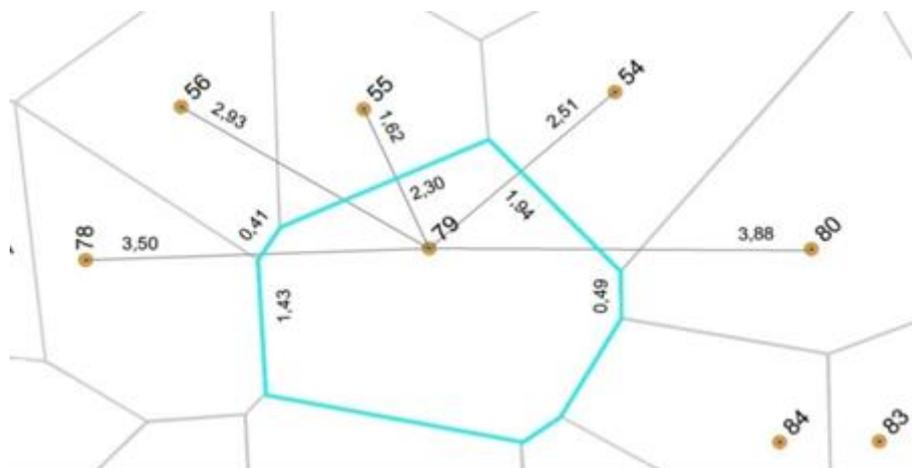


Рис. 3. Полигон питания дерева № 79.

Показана часть расстояний и контактов по сторонам полигона для пяти соседей. По источнику: [Рогозин, 2021a]

[Tree feeding polygon No. 79.

A part of the distances and contacts on the sides of the polygon for five neighbors is shown. According to the source: [Rogozin, 2021a]]

Здесь дерево № 79 окружают восемь соседей. Покажем для пяти из них диаметр ствола, расстояние до дерева в центре и ширину «контакта» с ним:

№ 78 – 13.8 см, расстояние 3.50 м, контакт 1.43 м;

№ 56 – 17.4 см, расстояние 2.93 м, контакт 0.41 м;

№ 55 – 17.6 см, расстояние 1.62 м, контакт 2.30 м;

№ 54 – 24.5 см, расстояние 2.51 м, контакт 1.94 м;

№ 80 – 18.8 см, расстояние 3.88 м, контакт 0.49 м.

В результате по этим данным можно рассчитать целый ряд показателей пространственного взаимодействия, о которых пойдёт речь при анализе результатов.

Заметим, что массовые измерения расстояний до соседей без их пропусков возможны только при наличии их полигонов рядом, где виден каждый их «контакт» с деревом в центре. После многодневных тренировок и формирования навыка, затраты времени на выстраивание одного полигона в программе «ArcMap-ArcView» определились примерно в 5–8 мин.; при этом однообразие операций сильно утомляло и позволяло продуктивно работать без ошибок примерно 3–4 ч. в день. Поэтому их выстраивание для 100 деревьев занимало 2–3 рабочих дня. Еще несколько дней требовалось на выборку диаметров для 600 шт. соседей, определения их расстояний до дерева в центре, расчеты показателей пространственного взаимодействия деревьев и построение диаграмм связи. При статистической обработке результатов использовали принятые в лесоведении процедуры [Чернов, Соловьев, Нагимов, 2012; Демаков, 2018; Рогозин, 2019]. В описании результатов термин «диаметр ствола дерева» сокращали до слов «диаметр дерева», так как измерения диаметра проводили только у стволов.

Результаты

На ПП 7, 8 и 10 при относительно малой текущей густоте культур вокруг центральных деревьев с учётом сухостойных особей число соседей колебалось от 4 до 9; при этом в 96% случаев их было 4–7 шт. В ряду распределении площадей питания модальными были классы 5, 6 и 7 м² при средней площади питания 8.03 м² (рис. 4).

Так как распределение площадей питания имеет левую асимметрию, то в таких случаях для приближения подобных рядов к нормальному распределению частот используют преобразование данных с извлечением корней второй или третьей степени и логарифмирование [Гриффитс, 1971]. Для нашего случая логично использовать извлечение квадратного корня из площади. В результате получили ряд распределения частот, близкий к нормальному. Значения в этом ряду вполне конкретные и представляют собой сторону квадрата, имеющего ту же площадь, что и полигон питания. В реальности квадратных полигонов почти не бывает, но нам нужна лишь средняя величина в ряду их распределения для того, чтобы найти,

как ориентир, некоторое идеальное и поэтому условное среднее расстояние между деревьями. В этом преобразованном ряду частот оно равно 2.76 м. Близкая величина (2.83 м) получается при прямом извлечении квадратного корня из средней площади питания, равной 8.03 м². Усреднение их даёт нам условное расстояние 2.80 м в случае расположения всех деревьев по квадратам, обладающим средней площадью питания.

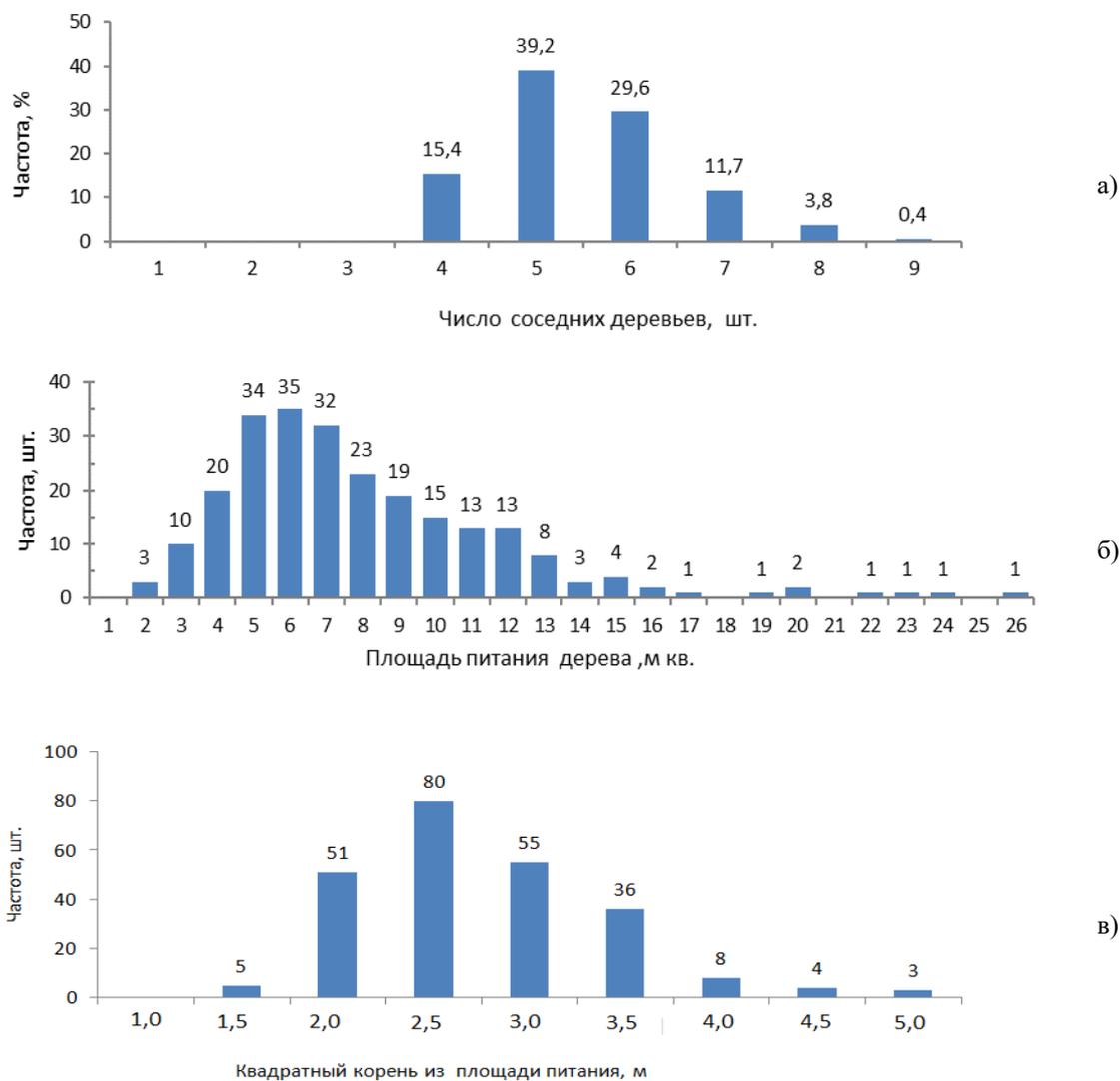


Рис. 4. Число живых и сухостойных соседей вокруг полигонов питания (а), ряд распределения площадей питания (б) и преобразование этого ряда извлечением квадратного корня из площади питания (в)

[The number of living and dry neighbors around the food polygons (a), the number of distribution of food areas (б) and the transformation of this series by extracting the square root from the food area (в)]

Все эти расчеты преследуют цель обосновать критерий для выделения скоплений деревьев в виде биогрупп; описанный подход вполне объективен для такой цели и, например, в спелом древостое сосны был использован для градуировки взаимодействия между деревьями [Рогозин, 2019, с. 56]. Там для выделения биогрупп мы использовали $\frac{1}{2}$ такого условного расстояния. Здесь же для выделения биогрупп оно составит $2.80 / 2 = 1.40$ м; ожидается, что биогруппы будут в основном среди сохранившихся пар деревьев в рядах культур, где шаг при посадке семян колебался от 1.00 до 1.35 м.

Изучение биогрупп мы проведем в других работах, а в данном исследовании начнем анализ полигонов питания на ПП 7, 8 и 10, т.е. в местах с малой густотой. Чем больше площадь полигона питания, тем шире круг соседей, и увеличение площади полигона увеличивает число соседей с силой 18.8%; в свою очередь, возросшее число соседей повышает их давление на дерево в центре. Для измерения этого давления возьмём вначале самый простой показатель – сумму диаметров соседей ($\Sigma Д$) с названием «простое давление соседей». После расчётов он неожиданно повлиял на диаметр дерева в центре положительно,

хотя и довольно слабо, с корреляцией $r = 0.169 \pm 0.063$ и аппроксимацией линейного тренда $R^2 = 0.028$. Далее показатель ΣD разделили на первую (в возрасте 30–40 лет) площадь питания дерева и получили показатель с названием «удельное давление соседей». Он повлиял на диаметр дерева с корреляцией $r = -0.245 \pm 0.063$ и аппроксимацией тренда $R^2 = 0.060$. И здесь важным оказалось то, что это действительно конкурентное давление соседей, и оно снижало диаметр дерева в центре полигона с силой 6.0% (рис. 5).

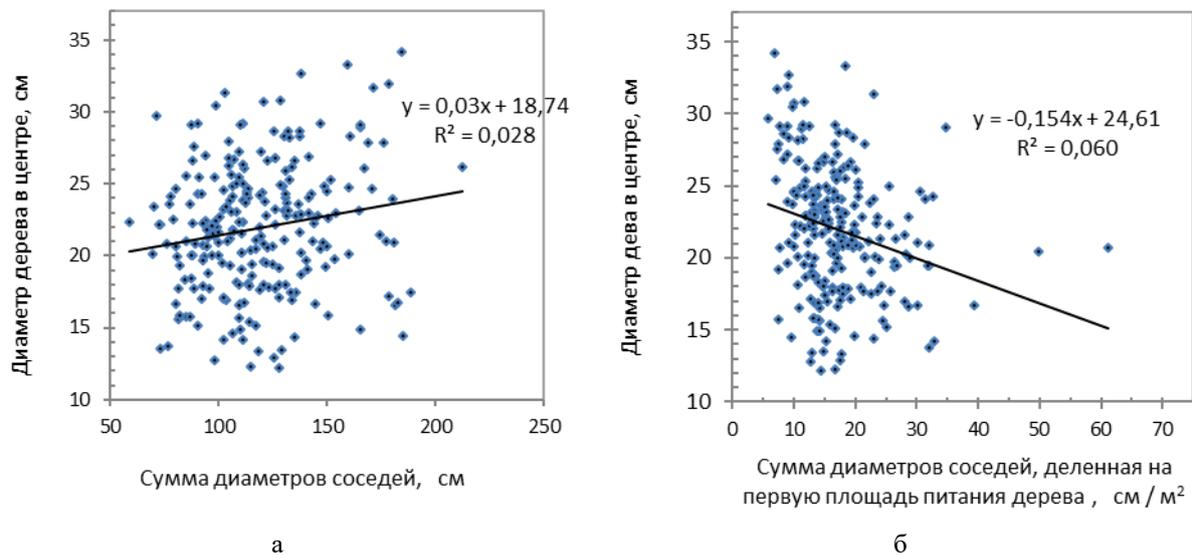


Рис. 5. Влияние простого (а) и удельного давления суммы диаметров соседей (б) на диаметр дерева в центре полигона питания

[The effect of simple (а) and specific pressure of the sum of the diameters of neighbors (б) on the diameter of the tree in the center of the feeding polygon]

Найденные связи слабые, но достоверные, благодаря большим выборкам. Особенно интересна первая – она указывает на тенденцию увеличения диаметра у дерева при увеличении диаметров соседей, при силе влияния по линейному тренду 2.8%, то есть деревья в микроценозе согласованно увеличивают или снижают диаметры стволов. Этот экспериментальный факт может свидетельствовать о том, что на микроценоз, образованный центральным деревом и его соседями, воздействует некий другой фактор, и ранее мы назвали его «фактором места» [Рогозин, 2019]. В результате деревья в центре полигонов очень слабо, но всё же достоверно, связаны с диаметрами окружающих деревьев. Важно её принципиальное совпадение с подобным влиянием в другом насаждении – в сосняке в возрасте 184 года, где оно простиралось до расстояния 450 см. В этом сосняке, в одном из вариантов пространственного анализа, мы рассчитывали корреляцию диаметров соседствующих деревьев, ранжируя в парах первым крупное, а вторым – дерево поменьше. В результате корреляция между их диаметрами в парах на расстояниях 84–450 см удерживалась практически на одном уровне и в среднем была равна $r = 0.52 \pm 0.04$, а затем на расстояниях далее 450 см резко снижалась до $r = 0.27 \pm 0.10$ [Рогозин, 2019, с 97]. Подобные сведения весьма необычны, получены впервые и пока единственные в своём роде. Поэтому в перспективе интересно будет выяснить, как же взаимодействуют деревья-соседи в более молодом возрасте, в период максимального прироста и полноты, который приходится на возраст 30–60 лет.

Так как показатели с простой суммацией диаметров оказались незначительными по силе, то далее для каждого соседа рассчитали его индивидуальное давление на дерево в центре. Смысл этой операции проистекал из предположения, что чем больше расстояние между деревьями, тем слабее их давление. Показатель рассчитывали как D / L , где D – диаметр в сантиметрах и L – расстояние в метрах до дерева в центре. Такие отношения от всех соседей суммировали и назвали показатель «давление соседей по расстояниям». В результате расчётов его действие оказалось примерно такой же силы, что и у двух предыдущих, при $r = -0.205 \pm 0.062$ и аппроксимации $R^2 = 0.042$.

Затем этот показатель, как и предыдущий, разделили на первую (в возрасте 30–40 лет) площадь питания дерева и получили новый показатель с названием «удельное давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре», с давлением на единицу площади питания. Теснота связи здесь возросла до $r = -0.274 \pm 0.060$ при аппроксимации $R^2 = 0.075$ (рис. 6).

Доказать достоверность полученных повышений связи даже на выборке из 240 деревьев не удалось; но это и не столь важно, так как и первые, и вторые влияния всё равно слабые. Дополнительные расчёты этих корреляций, с усилением той или иной части показателя давления (использование площадей сечения вместо диаметров и возведение в квадрат расстояний до дерева в центре) не повысили их значений;

теснота связей там была ниже и составила для площади сечения $r = -0.102 \pm 0.064$ и для квадратов их расстояний до дерева в центре $r = 0.185 \pm 0.062$.

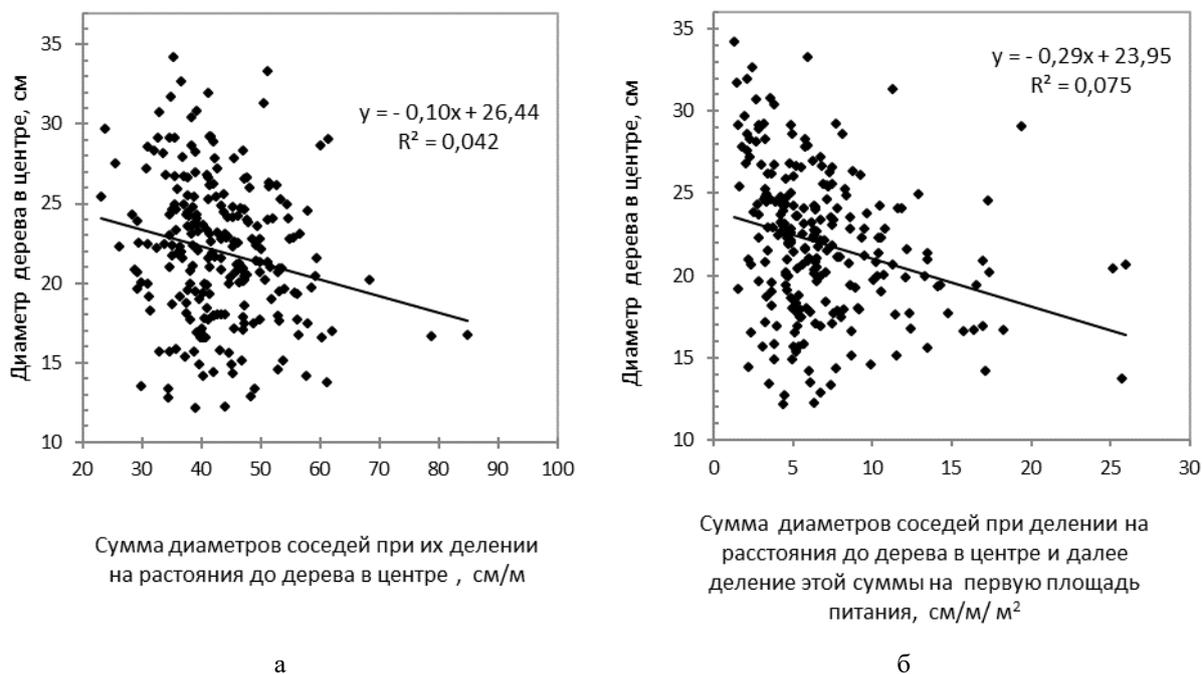


Рис. 6. Простое давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре (а) и удельное давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре при делении на площадь полигона питания (б) и их связь с диаметром дерева в центре полигона

[The simple pressure of neighbors taking into account the distances to the tree in the center (a) and the specific pressure of neighbors taking into account the distances to the tree in the center when divided by the area of the feeding polygon (b) and their relationship with the diameter of the tree in the center of the polygon]

Следующим был вопрос, относящийся к ещё более сложным влияниям деревьев. Тем не менее, мы рассмотрели его с позиций простых пространственных измерений. Пытаясь найти показатели, отражающие взаимодействие соседствующих деревьев, мы остановились на идее о том, что стороны полигона питания имеют разную длину, и их можно представить как зоны «контакта» дерева в центре полигона с его соседями, которые были показаны выше при описании методики расчетов на рис. 3. Если суммировать контакты с их умножением на диаметр каждого соседа, то этот показатель можно назвать «взаимодействие по сторонам полигона питания». Причём мы использовали полигоны, очерчивающие вторую площадь питания в возрасте 41–55 лет, так как важно актуальное взаимодействие.

Выше мы проанализировали результаты, полученные на ПП 7, 8 и 10 с малой текущей густотой. Но первоначально в предшествующей работе [Рогозин, 2021б] мы начали проводить подобный анализ в местах со средней текущей густотой, на ПП 21 и 23. Поэтому далее возьмем из этой работы интересующий нас результат и поместим рядом две диаграммы, показывающие влияние показателя взаимодействия деревьев по сторонам полигона с деревом в центре при разной текущей густоте культур (рис. 7).

При средней густоте влияние взаимодействия деревьев по сторонам полигона равно $r = 0.341 \pm 0.057$ при аппроксимации $R^2 = 0.116$, а при малой густоте оно коррелирует с диаметром дерева в центре несколько ниже при $r = 0.273 \pm 0.060$ и аппроксимация $R^2 = 0.075$. По-видимому, эта связь между деревьями в микроценозе, измеряемая умножением диаметра соседа на ширину контакта по стороне полигона питания, является их положительным взаимодействием, которое можно определить как сотрудничество.

Итак, при обсуждении всего полученного выше комплекса данных можно констатировать, что они отражают взаимные влияния деревьев внутри микроценозов, границы которых очерчивают 4–7 соседей, окружающих центральное дерево. Все результаты, полученные в группе древостоев с малой густотой и показанные выше, мы сравнили далее с результатами при средней густоте древостоя (табл. 2).

Всего было рассчитано пять показателей влияния деревьев, из которых два повторялись для первой (в возрасте 30–40 лет) и для второй площади питания (в возрасте 41–55 лет). Они имели следующие особенности.

Показатель 1. «Простое давление соседей». Сумма диаметров соседей положительно, достоверно, но очень слабо влияет на диаметр центрального дерева. Сила влияния 1.9 и 2.8% (в среднем 2.4%). Эта тен-

денция сопряженного изменения размеров деревьев свидетельствует о действии локальных абиотических факторов, которое можно назвать «фактором места».

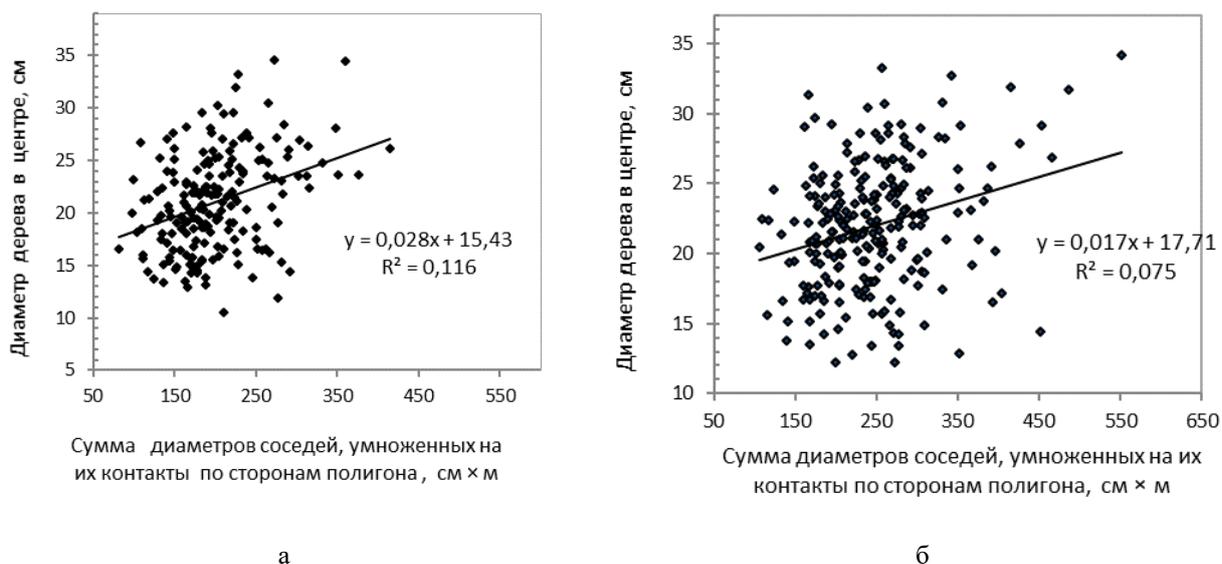


Рис. 7. Влияние взаимодействия соседей по сторонам полигона питания с деревом в центре при средней (а) и малой (б) текущей густоте культур

[The effect of the interaction of neighbors on the sides of the food polygon with a tree in the center at medium (a) and low (б) current crop density]

Таблица 2

Влияние деревьев-соседей и площади питания на диаметр дерева в центре микроценоза. Приведены корреляция (r) и сила влияния по линейному тренду (R²)

[The influence of neighboring trees and the feeding area on the diameter of the tree in the center of the microcenosis. The correlation (r) and the strength of influence on the linear trend (R²) are given]

Показатель взаимодействия деревьев в микроценозе	Порядок расчётов	Единицы измерения	Средняя густота: ПП 21, 23 (190 полигонов)		Малая густота: ПП 7, 8, 10 (242 полигона)		Средняя сила влияния R ² , %
			r	R ² , %	r	R ² , %	
Влияние соседей на дерево в центре полигона питания							
1. Простое давление соседей	Суммируем диаметры у соседей по полигону	см	0.139	1.9	0.169	2.8	2.4
2. Удельное давление соседей: а) на первую площадь питания; б) на вторую площадь питания	Показатель 1 делим: а) на первую площадь питания; б) на вторую площадь питания	см/м ²	-0.236; -0.319	5.6; 10.1	-0.245; -0.278	6.0; 7.7	5.8; 8.9 (7.4)
3. Давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре	Диаметр соседа делим на расстояние до дерева в центре. Суммируем данные	см / м	-0.128*	1.6	-0.205	4.2	2.9
4. Удельное давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре: а) деление на первую площадь питания; б) деление на вторую площадь питания	Показатель 3 делим: а) на первую площадь питания; б) на вторую площадь питания.	см / м / м ²	-0.284; -0.318	8.1; 10.1	-0.274; -0.288	7.5; 8.3	7.8; 9.2 (8.5)
5. Сотрудничество деревьев по сторонам полигона второй площади питания	Диаметр соседа умножаем на его контакт по стороне полигона. Суммируем данные	см×м	0.341	11.6	0.273	7.5	9.6

Показатель взаимодействия деревьев в микроценозе	Порядок расчётов	Единицы измерения	Средняя густота: ПП 21, 23 (190 полигонов)		Малая густота: ПП 7, 8, 10 (242 полигона)		Средняя сила влияния R ² , %
			r	R ² , %	r	R ² , %	
Влияние площади питания на диаметр дерева в центре полигона питания							
Первая площадь питания (до возраста 30–40 лет)	Через центры расстояний между деревьями в центре и его соседями, включая отпавшие деревья	м ²	0.331	11.0	0.358	12.8	11.9
Вторая площадь питания (в возрасте 41–55 лет)	Тот же порядок, но остатки старых пней не учитывались	м ²	0.361	13.0	0.359	12.9	13.0

Примечание. * – корреляция недостоверна при $t_{\text{факт}} < t_{0.95} = 2.0$; в скобках указаны средние значения.

Показатель 2. «Удельное давление соседей». Собственно, это и есть конкурентное давление соседей на дерево в центре микроценоза. Влияет на диаметр дерева отрицательно и почти одинаково как в средних, так и в малых по густоте местах древостоя. Для первой площади питания в 30–40 лет сила влияния в среднем 5.8%, для второй площади питания в 41–55 лет она повышается до 8.9%.

Показатель 3. «Давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре». Для него не обязательно выстраивать полигоны питания. Суммирование диаметров соседей после их деления на расстояние до дерева в центре показывает давление конкуренции на центральное дерево с силой в среднем 2.9%. Полученная величина характеризует этот фитоценотический фактор как очень слабый и даже недостоверный при средней густоте древостоя; его предельная слабость дезавуирует все наши старые априорные представления о «сильной» конкуренции между соседствующими деревьями. Подобные результаты о слабости конкуренции в биогруппах, причём с применением нескольких и более сложных способов подбора и анализа данных, были получены нами в 184-летнем сосняке в идентичных лесорастительных условиях [Рогозин, 2019].

Показатель 4. «Удельное давление соседей с учётом расстояний до дерева в центре» с делением на первую и затем на вторую площадь питания. В сравнении с показателем 3 теснота связи возрастает, особенно в средних по густоте местах, где различия между корреляциями $r = -0.128 \pm 0.071$ и $r = -0.318 \pm 0.058$ были достоверны при $t = 2.07 > t_{0.95} = 1.98$. Однако при малой густоте увеличение тесноты связи доказать не удалось, о чём уже говорилось выше.

Показатель 5. «Взаимодействие с соседями по сторонам полигона второй площади питания». По биологическому смыслу контакты соседей по сторонам полигона с центральным деревом отражают уже не конкурентное давление, а сотрудничество деревьев, так как при увеличении ширины контакта и диаметров соседей возрастает и его результат: диаметр дерева в центре при средней густоте увеличивается с силой 11.6%, а при малой густоте – с силой 7.5%. Объяснить это явление можно следующими соображениями. Либо каким-то образом деревья «помогают» в росте друг другу, например, срастанием корней [Демаков, 2007; Колтунова, 2013; Санников, Санникова, 2014; Шанин, 2015], либо в насаждении есть благоприятные места (где деревья согласованно увеличивают свои размеры) и неблагоприятные (где деревья также согласованно уменьшают свои размеры). Это явление уже проявило себя здесь как действие «фактора места» в *показателе 1* (простой сумме диаметров соседей), который повлиял на дерево в центре с силой в среднем 2.4%. Показатель контактного взаимодействия деревьев вполне может количественно отражать помощь деревьев друг другу, то есть взаимодействие с соседями по сторонам полигона для дерева в центре будет отражать не конкуренцию с ними, а сотрудничество в освоении ресурсов питания в этой группе деревьев. Как следствие обнаруженного явления, его применение открывает интереснейшие перспективы найти в биотопе места с «хорошей» и «плохой» кооперацией деревьев. Показатель меняется с вариацией 29%, и различия в 3–5 раз достаточны для нахождения таких контрастных мест и микроценозов. В среднем этот показатель сотрудничества деревьев имеет силу влияния 9.6%, и это выше, чем удельное давление конкуренции соседей, рассчитанное двумя способами.

Обсуждение результатов

В таблице 2 влияния факторов более 10% выделены жирным шрифтом, и среди них только площадь питания дерева превышает этот рубеж. При этом её влияние почти одинаково как по первой (до возраста 30–40 лет), так и по второй площади питания (в возрасте 41–55 лет), которую выстраивали без учёта следов старых пней. Ранее [Рогозин, 2021б] мы уже рассматривали «первую» и «вторую» площади питания в густых местах этих культур и там выяснилось, что, несмотря на расширение второй площади питания в

среднем на 24% и её действие в течение последних 15–20 лет, это никак не увеличило силу её влияния на диаметр центрального дерева. Эти выводы, как аргументы, буквально уничтожают одно из положений теории естественного изреживания о том, что оно якобы улучшает рост у остающихся деревьев, получающих дополнительную площадь питания после её освобождения отпавшими деревьями. Здесь, в этих культурах, как это ни странно звучит, рост дерева в возрасте 40–55 лет уже почти не зависит от увеличения его площади питания за последние два десятилетия, что следует из мало изменившейся силы влияния второй площади питания (13.0%) по сравнению с влиянием первой площади питания (11.9%), которая была у дерева ранее в возрасте 30–40 лет. Разумеется, эти различия в силе влияния на 1.1% статистически недостоверны. В предыдущей работе [Рогозин, 2021б] мы использовали и более сложные подходы к анализу площадей питания в данных культурах, с выборками из многих сотен деревьев с неизменной и с изменившейся в результате отпада соседей площадью питания, которые также показали недостоверность подобных различий.

Все показанные в табл. 2 корреляции достоверны, кроме одной, следовательно, будут значимы и силы их связей. При этом важно понимать, что если показатель не включает в себя данные по площади питания, то это будет его «чистое» влияние и оно есть в показателе 1. Здесь простое давление суммы диаметров положительно влияет на диаметр дерева в центре и равно по силе в среднем 2.4%. Но когда к нему добавляют действие площади питания, разделив на неё показатель 1 и получая показатель 2, то его сила, меняя знак связи, возрастает до 5.8% при делении на первую и до 8.9% – при делении на вторую площадь питания. Однако оба этих значения меньше, чем просто сила влияния площади питания, а это значит, что в составе показателя 2 влияние площади питания ослабляется. При этом, если сложить влияние показателей 1 и 2, действующих в разных по знаку направлениях, то получим их совместное влияние для первой площади питания $2.4 + 5.8 = 8.2\%$ и для второй $2.4 + 8.9 = 11.3\%$. Последнее значение уже близко к силе влияния самой площади питания, равное 13.0%. Эти логические выкладки в расчётах (которые нельзя, по большому счёту, отнести к статистическому анализу) можно применить и для более сложных показателей 3 и 4, которые в итоге оказались меньше по силе, чем простое влияние площади питания в её двух состояниях (см. табл. 2).

Смысл обнаруженных ослаблений влияния площади питания можно понять, если сравнить действие показателей 5 и 2. У показателя 5 «сотрудничество деревьев по сторонам полигона» при средней густоте сила его действия 11.6% приближается к силе действия площади питания (13.0%). Это значит, что умножение диаметров соседей на их контакт по стороне полигона мало ослабило их влияние в сравнении с влиянием самой площади питания. Но при малой густоте возросли диаметры соседей и их положительное воздействие на дерево в центре, отмеченное в показателе 1, также усилилось. Поэтому и действие показателя 5 снизилось до 7.5%. Сходное ослабление связи есть и в показателе 2 (с 10.1 до 7.7%). Различия недостоверны, и поэтому их можно отнести лишь к слабой тенденции и использовать далее как гипотезу. Но биологический смысл таких ослаблений связи вполне объясним, если признать, что между деревьями в данном 55-летнем возрасте существует такое же сотрудничество, как и в возрасте 184 года, обнаруженное по взаимной корреляции диаметров в парах деревьев-соседей до расстояния 450 см [Рогозин, 2019], о котором мы уже упоминали ранее.

Проделанные расчёты отражают разные аспекты взаимодействия деревьев. В целом конкурентное давление соседей в микроценозе по силе колеблется от 5.8% для площади питания в возрасте 30–40 лет и до 8.9% – в 41–55 лет, составляя в среднем 7.4%. После знакомства с такими малыми её значениями становится очевидным, что конкуренцию внутри группы соседствующих деревьев уже нельзя рассматривать как главный фактор, формирующий горизонтальную структуру древостоя, и тем более использовать её как некое «теоретическое прикрытие» для обоснования интенсивных разреживаний разного рода (прореживаний и проходных рубок), якобы снижающих конкуренцию и осуществляемых во всех регионах страны. Подобные теоретические заблуждения следует отбросить и далее без предвзятости и оправданий жестко оценить их разрушительные последствия для лесов России.

По итогам проведённого перекрестного анализа хорошо видно, что предпринятое нами сплошное картирование деревьев не было избыточным. Это позволило доказать достоверность даже очень слабых связей, уверенно их выделить и оценить статистически. Особо отметим, что в прежней парадигме «борьбы видов за существование» этим связям априорно и совершенно безосновательно приписывали сильное влияние, которого в действительности нет. На больших выборках удалось также обнаружить явление, ранее совершенно не замечавшееся исследователями из-за слабой тесноты связи – чрезвычайно интересную тенденцию положительного взаимодействия деревьев, т.е. их сотрудничества при освоении ресурсов питания в микроценозах.

Представленные выше экспериментальные факты убедительно свидетельствуют о том, что существующие представления о якобы сильной конкуренции между деревьями не имеют подтверждения при массовом анализе данных. Реальность «математических» отношений между деревьями оказалась совершенно отличной от априорных представлений, часто основанных на единичных наблюдениях, а также на исследованиях по модельным деревьям. Ранее без этих представлений трудно было бы вообще изучать

лесные экосистемы, и при высоких корреляциях деревья-модели оправдали себя, особенно в таксации. Но при слабых корреляциях в селекции, лесоведении и ботанике их использование в малых выборках порождает смещение оценок, и буквально одна-две модели могут изменить всю картину рассеивания точек в поле диаграммы в сторону несуществующих средних и даже сильных связей [Рогозин, 2019, с. 136].

В связи с вышеизложенным следует освободиться от идеологемы о сильной конкуренции между деревьями [Сукачев, 1953], восходящей к идее «борьбы» видов за существование Ч. Дарвина [Костерин, 2007; Баландин, 2010], и взять на вооружение целую череду новых законов развития лесных насаждений, формирующих современную парадигму лесоведения [Рогозин, 2019; Тихонова, 2020].

Для практики полученные результаты позволяют утверждать, что рубки разреживания в продуктивных насаждениях с высокой полнотой в возрасте около 30–40 лет (и тем более в 50–60 лет) уже не повысят диаметры у деревьев, освобождаемых от давления соседей. Причем об этом было известно уже достаточно давно по результатам специальных длительных опытов с рубками ухода [Сеннов, 1984, 1999].

В перспективе данные, полученные при картировании деревьев в этих культурах, можно использовать и усложнять пространственный анализ микроценозов. Например, суммировать диаметры соседей и дерева в центре, а затем разделить эту сумму на площадь питания. Получим *биоиндикацию* территории по успешности роста деревьев. Её можно разделить на 5–7 классов (бонитетов) и представить территорию полигонами с разным затемнением. Новый слой карты с «бонитетами микроценозов» укажет на высоко- и малопродуктивные места, где будет интересно провести исследование почвы, её корненасыщенность, составить карту электрических потенциалов, термокарту, выявить отличия в видовом составе растений, густоте подроста и подлеска и т.д.

Заключение

Изучение микроценозов вокруг 433 деревьев в культурах сосны в возрасте 55 лет при полноте 0.99 и 0.90 на 5 пробных площадях, выбранных специально для сравнения влияния средней и малой текущей густоты показало, что среди пяти показателей сложного взаимодействия окружающих деревьев с деревом в центре полигона питания ни один не превышает силу влияния простой площади питания. Однако они показывают разные аспекты взаимодействия деревьев – от конкуренции до сотрудничества. Удельное конкурентное давление соседей менялось по силе от 5.8 до 8.9%, составляя в среднем 7.4%, а при учёте расстояний до каждого соседа увеличилось до 8.5%. При средней текущей густоте культур сотрудничество деревьев по силе влияния (11.6%) приблизилось к влиянию площади питания (13.0%). В среднем сила влияния сотрудничества деревьев-соседей с деревом в центре микроценоза составила 9.6%. Таким образом, сотрудничество деревьев в микроценозе оказалось в 1.13 раз сильнее, чем конкурентное давление деревьев-соседей.

Список источников

1. Баландин Р.К. Анти-Дарвин. Миражи эволюции. М.: Яуза. Эксмо, 2010. 350 с.
2. Гавриков В.Л. Рост леса: уровни описания и моделирования. Красноярск, 2013. 176 с.
3. Горячев В.М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. № 1. С. 9–19.
4. ГОСТ 16128-70. Площади пробные лесоустроительные. Методы закладки. М.: Изд-во стандартов, 1970. 8 с.
5. Грабарник П.Я., Секretenko О.П. Анализ горизонтальной структуры древостоев методами случайных точечных полей // Сибирский лесной журнал. 2015. № 3. С. 32–44.
6. Гриффитс Дж. Научные методы исследования осадочных пород. М.: Мир, 1971. 230 с.
7. Демаков Ю.П. Структура и закономерности развития лесов республики Марий Эл. Йошкар-Ола, 2018. 432 с.
8. Демаков Ю.П. Сухостой с живым комлем? // Научные труды государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Йошкар-Ола, 2007. Вып. 2. С. 331–333.
9. Колобов А.Н. Моделирование пространственно-временной динамики древесных сообществ: индивидуально-ориентированный подход // Лесоведение. 2014. № 5. С. 72–82.
10. Колтунова А.И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
11. Костерин О.Э. Дарвинизм как частный случай «бритвы Оккама» // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 11, № 2. С. 416–431.
12. Кропоткин П.А. Взаимная помощь среди животных и людей как двигатель прогресса. Пб.; М.: Голос труда, 1922. 342 с.
13. Морозов Г.Ф. Учение о лесе. М.; Л.: Сельхозхозгиз, 1931. 440 с.
14. Разин Г.С. Динамика сомкнутости одноярусных древостоев // Лесоведение. 1979. № 1. С. 23–25.

15. Rogozin M.V. Структура древостоев: конкуренция или партнерство? [Электронный ресурс]: монография. Пермь, 2019. 223 с.
16. Rogozin M.V. Конкуренция между деревьями в 55-летних культурах сосны // Успехи современного естествознания. 2021а. № 4. С. 27–32. DOI: 10.17513/use.37603
17. Rogozin M.V. Конкуренция между деревьями сосны и необходимость рубок ухода // Бюллетень науки и практики. 2021б. Т. 7. № 5. С. 24–41. <https://doi.org/10.33619/2414-2948/66/03>
18. Санников С.Н., Санникова Н.С. Лес как подземно-сомкнутая дендроценоэкосистема // Сибирский лесной журнал. 2014. № 1. С. 25–34.
19. Сеннов С.Н. Уход за лесом: экологические основы. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 127 с.
20. Сеннов С.Н. Итоги экспериментального изучения конкуренции в древостоях // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 1993. № 11. С. 160–172.
21. Сеннов С.Н. Итоги 60-летних наблюдений за естественной динамикой леса. СПб.: СПбНИИЛХ, 1999. 98 с.
22. Сукачев В.Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Сообщения института леса. М., 1953. Вып. 1. С. 544–556.
23. Тихонова И.В. Четыре опоры к фундаменту современного устойчивого лесоводства // Лесные экосистемы: современные вызовы, состояние, продуктивность и устойчивость: материалы междунар. науч.-практ. конф. Гомель, 2020. С. 97–101.
24. Усольцев В.А. Продукционные показатели и конкурентные отношения деревьев. Исследование зависимостей. Екатеринбург, 2013. 556 с.
25. Усольцев В.А. и др. Фитомасса деревьев в конкурентных условиях: исследование системных связей средствами информационных технологий. Екатеринбург, 2018. 526 с.
26. Чернов Н.Н., Соловьев В.М., Нагимов З.Я. Методические основы лесокультурных исследований. Екатеринбург, 2012. 421 с.
27. Шанин В.Н. Моделирование горизонтального распространения корней деревьев в различных условиях местообитания // Лесоведение. 2015. № 2. С. 130–139.

References

1. Balandin R.K. *Anti-Darwin. Miraži èvoljucii* [Anti-Darwin. Mirages of Evolution]. Moscow, Jauza. Èksmo Publ., 2010. 350 p. (In Russ.).
2. Gavrikov V.L. *Rost lesa: urovni opisanija i modelirovanija* [Forest growth: levels of description and modeling]. Krasnoyarsk, 2013. 176 p. (In Russ.).
3. Goryachev V.M. [The influence of the spatial placement of trees in the community on the formation of the annual layer of coniferous wood in the southern taiga forests of the Urals]. *Èkologija*. No. 1 (1999): pp. 9-19. (In Russ.).
4. *GOST 16128-70. Ploščadi probnye lesoustroitel'nye. Metody zakladki* [GOST 16128-70. Trial forest management areas. Bookmark Methods]. Moscow, Izd-vo standartov Publ., 1970. 8 p. (In Russ.).
5. Grabarnik P.Ja., Sekretenko O.P. [Analysis of the horizontal structure of stands by methods of random point fields]. *Sibirskij lesnoj žurnal*. No 3 (2015): pp. 32-44. (In Russ.).
6. Griffiths D. *Naučnye metody issledovanija osadočnyh porod* [Scientific methods of sedimentary rocks research]. Moscow, Mir Publ., 1971. 230 p. (In Russ.).
7. Demakov Ju.P. *Struktura i zakonmernosti razvitija lesov respubliki Marij Èl* [Structure and patterns of development of forests of the Republic of Mari El]. Yoshkar-Ola, 2018. 432 p. (In Russ.).
8. Demakov Ju.P. [Dead wood with a live com?]. *Naučnye trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika „Bol'shaja Kokšaga”*. Iss. 2 (2007): pp. 331-333. (In Russ.).
9. Kolobov A.N. [Modeling of spatio-temporal dynamics of tree communities: an individually oriented approach]. *Lesovedenie*. No 5 (2014): pp. 72-82. (In Russ.).
10. Koltunova A.I. [On the formation of a horizontal structure and the fusion of root systems in pine stands]. *Èko-potencial*. No 3-4 (2013): pp. 136-142. (In Russ.).
11. Kosterin O.E. [Darwinism as a special case of Occam's Razor]. *Vestnik VOGiS*. V. 11, No 2 (2007): pp. 416-431. (In Russ.).
12. Kropotkin P.A. *Vzaimnaja pomošč' sredi životnyh i ljudej kak dvigatel' progressa* [Mutual assistance among animals and humans as an engine of progress]. Petrograd, Moscow, Golos truda Publ., 1922. 342 p. (In Russ.).
13. Morozov G.F. *Učenie o lese* [The doctrine of the forest]. Moscow, Leningrad, Sel'kolchozgis Publ., 1931. 440 p. (In Russ.).
14. Razin G.S. [Dynamics of closeness of single-tiered stands]. *Lesovedenie*. No 1 (1979): pp. 23-25. (In Russ.).
15. Rogozin M.V. *Struktura drevostoev: konkurencija ili partnerstvo* [The structure of stands: competition or partnership? Monograph]. Perm, 2019. 223 p. (In Russ.).

16. Rogozin M.V. [Competition between trees in 55-year-old pine crops]. *Uspechi sovremennogo estestvoznaniya*. No 4 (2021a): pp. 27-32. (In Russ.). DOI: 10.17513/use.37603
17. Rogozin M.V. [Competition between pine trees and the need for logging maintenance]. *Bjulleten' nauki i praktiki*. V. 7, No 5 (2021b): pp. 24-41. (In Russ.). <https://doi.org/10.33619/2414-2948/66/03>
18. Sannikov S.N., Sannikova N.S. [Forest as an underground-closed dendrocenoecosystem]. *Sibirskij lesnoj žurnal*. No 1 (2014): pp. 25-34. (In Russ.).
19. Sennov S.N. *Uchod za lesom: èkologičeskie osnovy* [Forest care: ecological basics]. Moscow, Lesnaja promyšlennost' Publ., 1984. 127 p. (In Russ.).
20. Sennov S.N. [Results of experimental study of competition in stands]. *Izvestija Sankt-Peterburgskoj lesotehničeskoj akademii*. No 11 (1993): pp. 160-172. (In Russ.).
21. Sennov S.N. *Itogi 60-letnich nabljudenij za estestvennoj dinamikoj lesa* [Results of 60-year observations of the natural dynamics of the forest]. St-Peterburg, SPbNIILCh, 1999. 98 p. (In Russ.).
22. Sukachev V.N. [On intraspecific and interspecific relationships among plants]. *Soobščeniya instituta lesa*. Moscow. Iss. 1 (1953): pp. 544-556. (In Russ.).
23. Tichonova I.V. [Four pillars to the foundation of modern sustainable forestry]. *Lesnye èkosistemy: sovremennye vyzovy, sostojanie, produktivnost' i ustojčivost'* [Forest ecosystems: modern challenges, state, productivity and sustainability. Materials of the international scientific and practical conference]. Gomel, 2020, pp. 97-101. (In Russ.).
24. Usoltsev V.A. *Produkcijonnye pokazateli i konkurentnyye otnošenija derev'ev. Issledovanie zavisimostej* [Production indicators and competitive relations of trees. Dependency research]. Ekaterinburg, 2013. 556 p. (In Russ.).
25. Usoltsev V.A., Chasovskikh V.P., Akchurina G.A., Osmirko A.A., Kokh E.V. *Fitomassa derev'ev v konkurentnych uslovijach: issledovanie sistemnyh svjazej sredstvami informacionnyh tehnologij* [Phytomass of trees in competitive conditions. Research of system connections by means of information technologies]. Ekaterinburg, 2018. 526 p. (In Russ.).
26. Chernov N.N., Solov'ev V.M., Nagimov Z.Ya. *Metodičeskie osnovy lesokul'turnyh issledovanij* [Methodological foundations of forest and cultural research]. Ekaterinburg, 2012. 421 p. (In Russ.).
27. Shanin V.N. [Modeling of horizontal spreading of tree roots in various habitat conditions]. *Lesovedenie*. No 2 (2015): pp. 130-139. (In Russ.).

Статья поступила в редакцию 10.09.2021; одобрена после рецензирования 28.10.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 10.09.2021; approved after reviewing 28.10.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторе

М. В. Рогозин – доктор биологических наук, профессор.

Information about the author

M. V. Rogozin – doctor of biology, professor.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.8 (470.67)

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-249-255

**Половая структура популяций *Juniperus polycarpus* С. Koch
в Дагестане**

Гульнара Алиловна Садыкова^{1✉}, Надежда Алиевна Амирханова²

^{1,2} Горный ботанический сад ДФИЦ РАН, Махачкала, Россия

¹ sadykova_gula@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8604-1572>

² nadya_amir@mail.ru

Аннотация. Изучение половой структуры *Juniperus polycarpus* С. Koch проводили в популяциях Предгорного (Талгинская, Дубкинско-Миатлинская и Губденская) и Высокогорного (Тляратинская и Цумадинская) Дагестана. В общей сложности исследовано 1 009 особей в пределах всего ареала вида на территории Дагестана, у которых измерены биометрические показатели. В популяциях выявлены многобрачно-двудомные особи *J. polycarpus*, установлено количественное соотношение женских, мужских и многобрачно-двудомных особей. Определены биометрические показатели особей разных полов, их индексные показатели. Соотношение женских и мужских особей в дагестанских популяциях *J. polycarpus*, как и для других видов *Juniperus* в целом, может быть связано с экологическими условиями среды (увеличение высоты над уровнем моря места произрастания и более засушливые условия). Вместе с тем изменение соотношения высоты и диаметра кроны у деревьев разных половых групп может зависеть от возраста особей в популяции, сроков вступления их в генеративное состояние и другими процессами.

Ключевые слова: *Juniperus polycarpus* С. Koch, популяции, двудомные виды, многобрачно-двудомные растения, соотношение полов, полидийоцисты, биоморфология

Для цитирования: Садыкова Г. А., Амирханова Н. А. Половая структура популяций *Juniperus polycarpus* С. Koch в Дагестане // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 249–255. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-249-255>.

BOTANY

Original article

**Sexual structure of *Juniperus polycarpus* С. Koch populations
in Dagestan**

Gulnara A. Sadykova^{1✉}, Nadezhda A. Amirkhanova²

^{1,2} Mountain botanical garden DFRC RAS, Makhachkala, Russia

¹ sadykova_gula@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8604-1572>

² nadya_amir@mail.ru

Abstract. The study of the sexual structure of *Juniperus polycarpus* С. Koch was carried out in the populations of Piedmont (Talginskaya, Dubkinsko-Miatlinskaya, and Gubdenskaya) and highmountain (Tlyaratinskaya and Tsumadinskaya) Dagestan. In total, 1009 individuals were studied within the entire range of the species in the territory of Dagestan, in which biometric parameters were measured. In populations, polygamous-dioecious individuals of *J. polycarpus* were identified, and a quantitative ratio of female, male, and polygamous-dioecious individuals was established. Biometric indicators of individuals of different sexes and their index indicators have been determined. The ratio of females and males in the Dagestan populations of *J. polycarpus*, as well as for other *Juniperus* species in general, may be related to the ecological conditions of the environment (an increase in the altitude above sea level of the place of growth and more arid conditions). At the same time, the change in the ratio of the height and diameter of the crown in trees of different sex groups may depend on the age of individuals in the population, the timing of their entry into the generative state, and other processes.

Keywords: *Juniperus polycarpus* С. Koch, populations, dioecious species, polygamous dioecious plants, sex ratio, polydiyoecysts, biomorphology

For citation: Sadykova G. A., Amirkhanova N. A. [Sexual structure of *Juniperus polycarpus* С. Koch populations in Dagestan]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 249-255. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-249-255>.

Введение

При решении задач охраны редких видов растений популяционные исследования становятся незаменимыми. Знание биологии видов и структуры их популяций является основой, с помощью которой можно прогнозировать как дальнейшее развитие популяции, так и реакцию растений на неблагоприятные воздействия среды обитания [Пушкарь, Майоров, 2003].

Одним из основных показателей структуры популяций видов является половая структура, отражающая определенное соотношение особей разного пола в популяции. Половая структура популяции напрямую связана с её воспроизводством и устойчивостью и имеет практическую значимость для сохранения биоразнообразия.

При изучении двудомных растений исследование лабильности половой структуры необходимо для оценки динамических процессов в популяциях. Соотношение полов связывают с условиями внешней среды, с историей развития видов и т.д. В более стабильных условиях для некоторых видов отмечается видоспецифичность половой структуры, хотя у других видов соотношение полов колеблется от почти полного преобладания одного пола до равных количеств мужских и женских особей [Демьянова, Пономарев, 1979].

Для видов можжевельника изменение соотношения полов связывают с разнообразием факторов: в Пиренеях причиной преобладания мужских особей *J. thurifera* считают вторичное заселение ксерофильных пастбищ, в Альпах отмечается увеличение доли мужских особей *J. thurifera* на террасированных полях [Borel, Polidori, 1983], уменьшение доли женских особей на больших высотах [Ortiz, Arista, Talavera, 2002], по краю диапазона [Marion, Houle, 1996]. Только женские особи *J. communis* подвержены влиянию биотических факторов (клещи, насекомые) [Ward, 2007].

У *J. excelsa* с факторами среды связывают разнообразие и изменчивость половых типов и форм. Отмечают изменчивость моноэцичности и дизэцичности особей с высотой над уровнем моря, засушливостью и старением особей [Douaihy et al., 2013]. Для данного вида моноэцичность оценивалась как средство обеспечения самоопыления ценой увеличения инбридинга. Тогда как двудомность, характерная для *Juniperus polycarpus* C. Koch [Fisher, Gardner, 1995], нередко рассматриваемого в качестве подвида *J. excelsa*, приписывалась генетически пластичным видам [Ortiz, Arista, Talavera, 2002].

Таким образом, половая структура популяции лишь в самом обобщенном виде может быть представлена средним численным соотношением мужских и женских особей. Реально она характеризуется соотношением полов в различных возрастных группах и отражает не только интенсивность размножения, но и общий потенциал популяции: ход численности, продукцию биомассы, уровень популяционных энергозатрат и др. [Шилов, 2003].

Цель настоящего исследования – изучение половой структуры в различных популяциях *Juniperus polycarpus* в Дагестане, выявление соотношения разнополых особей в различных условиях среды и зависимости от возрастных состояний особей для оценки устойчивости популяции.

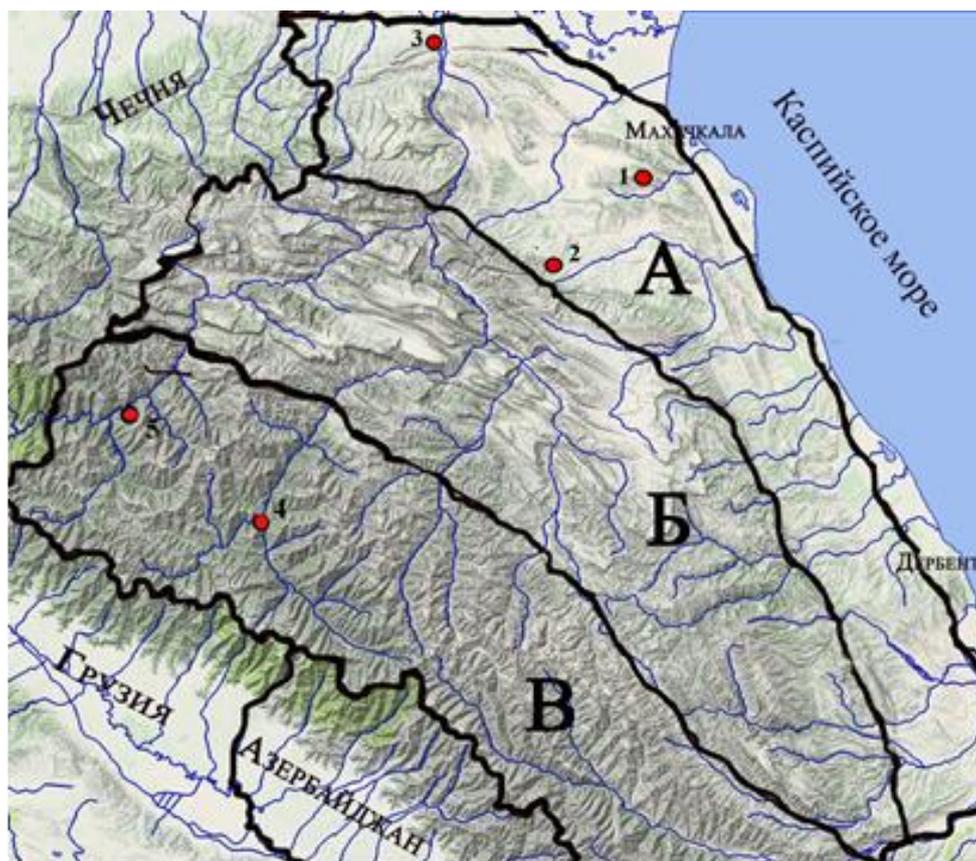
Материал и методика

Изучение половой структуры можжевельника многоплодного (*Juniperus polycarpus* C. Koch) проводили в популяциях Предгорного (Талгинская, Дубкинско-Миатлинская и Губденская) и Высокогорного (Тляратинская и Цумадинская популяции) Дагестана.

Дубкинско-Миатлинская популяция расположена на западном склоне хр. Надырбег, прилегающего к р. Сулак. Участок находится между Чиркейским и Миатлинским водохранилищами, близ селений Дубки и Миатли. *J. polycarpus* произрастает на высотах от 150 м (у Миатлинского вдхр.) до 600 м (у Чиркейского вдхр.). Талгинская популяция (Талгинское ущелье или ущелье Истису-кака) расположена на юго-западе в 20 км от г. Махачкалы у основания г. Кукуртбаш. Здесь можжевельниковые редколесья расположены на высотах от 400 до 600 м. Губденская популяция расположена в Центрально-предгорном Дагестане в 5 км от с. Губден. *J. polycarpus* произрастает на южных отрогах хр. Чонкатау и северных отрогах хр. Шамхалдаг с высоты от 700 до 1 000 м.

Тляратинская популяция (Чадоколобо-Анцухский участок) расположена на южных, юго-западных, западных, юго-восточных и восточных склонах отрогов Богосского хр. вдоль р. Аварское Койсу, близ с. Чадоколобо и Анцух Тляратинского р-на. Можжевельниковые редколесья здесь произрастают на высотах от 1 342 до 1 589 м над ур. моря; Цумадинская популяция (Гадаичи-Эчединский участок) расположена вдоль р. Андийское Койсу, на отрогах Кад Богосского хр., близ с. Гадаичи и на склонах г. Омар Вахунубетер Снегового хр. близ с. Эчеда Цумадинского р-на на высотах 1 168–1 257 м (рисунок).

В общей сложности нами было исследовано 1 009 особей в пределах всего ареала вида на территории Дагестана. У каждой особи измерены высота и диаметр ствола деревьев.



Районы распространения *Juniperus polycarpus* в Дагестане:

- 1 – Талгинское ущелье, 2 – Губденский участок, 3 – Дубкинско-миатлинский участок, 4 – Чадоколобо-Анцухский участок, 5 – Гадаичи-Эчединский участок

[Distribution areas of *Juniperus polycarpus* in Dagestan:

- 1 – Talginsky gorge, 2 – Gubdensky section, 3 – Dubkinsko-miatlinsky section, 4 – Chadoko-lobo-Antsukhsky section, 5 – Gadaichi-Echedinsky section]

Результаты исследований

Juniperus polycarpus считается двудомным растением, однако в дагестанских популяциях нами выявлены особи с микро- и макростробилами на одном дереве. Такие особи по классификации Е.И. Демьяновой [Эмбриология..., 2000] отнесены к многобрачно-двудомным растениям или полидийкистам.

Из более 1 000 проанализированных особей *J. polycarpus* 25.2% составили женские, 22.4 % – мужские, 1.5% – полидийкисты. Более половины (50.3%) особей были без половых признаков. Наибольшее количество женских особей выявлено в губденской (39.3%) и тлярятинской (33.3%) популяциях, где их количество превышает мужские в 1.4 и 1.2 раза соответственно. В целом количество женских особей в популяциях больше в 1.1–1.4 раза, в среднем в 1.1 раза. Исключение составляет талгинская популяция, где количество мужских особей больше женских в 1.5 раза (табл. 1).

Таблица 1

Количественный состав особей *J. polycarpus* разного пола в популяциях Дагестана
[Quantitative composition of *J. polycarpus* individuals of different sexes in Dagestan populations]

Популяция	Половое соотношение особей			
	женские	мужские	полидийкисты	неопределенного пола
Талгинская	49/15.0	74/22.7	5/1.5	198/60.7
Губденская	46/39.3	32/27.4	-	39/33.3
Дубкинско-миатлинская	76/25.2	55/18.2	12/4.0	159/52.6
Тлярятинская	36/33.3	31/28.7	-	41/38.0
Цумадинская	47/30.1	34/21.8	4/2.6	71/45.5
Общее	254/25.2	226/22.4	21/2.1	508/50.3

Примечание. Абсолютный /**относительный** показатели.

Средние значения высоты женских особей в различных популяциях варьируют от 2.8 м (дубкинско-миатлинская) до 4.0 м (цумадинская), у мужских – от 2.7 м (дубкинско-миатлинская) до 3.8 м (тляратинская). Средние значения диаметра крон женских особей варьирует от 2.6 (дубкинско-миатлинская) до 3.3 м (губденская), у мужских – от 2.6 м (дубкинско-миатлинская) до 3.2 м (цумадинская).

В целом, во всех популяциях женские особи выше и шире мужских (табл. 2). Наибольшие биометрические показатели отмечены у многообратно-двудомных особей цумадинской популяции (5.2 м и 5.6 м высота и диаметр кроны, соответственно).

Многообратно-двудомные особи выше женских в 1.3 раза, мужских – в 1.4 раза в цумадинской популяции, в дубкинской популяции – в 1.1 раза. В талгинской популяции, напротив, полидийкисты в 1.1 раза ниже женских особей.

Индексные значения для женских и мужских особей в целом одинаковы и составляют 1.1–1.4, для многообратно-двудомных особей индексные показатели деревьев несколько ниже: от 0.9 (цумадинская популяция) до 1.1 (дубкинско-миатлинская популяция).

Таблица 2

Биометрические показатели особей *J. polycarpus* разного пола в популяциях Дагестана
[Biometric indicators of *J. polycarpus* individuals of different sexes in Dagestan populations]

Популяция	Пол	Высота особи, см		Диаметр кроны, см		Индекс особи
		$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV, %	
Талгинская	женские	3.1±0.23	51.3	3.0±0.25	58.2	1.1
	мужские	2.8±0.16	47.4	2.7±0.21	63.4	1.2
	полидийкисты	2.9±0.47	35.9	3.2±0.43	29.5	1.0
Губденская	женские	3.4±0.22	42.9	3.3±0.26	52.3	1.2
	мужские	3.5±0.28	45.1	2.8±0.28	52.9	1.4
Дубкинско-миатлинская	женские	2.8±0.13	39.8	2.6±0.12	40.3	1.1
	мужские	2.7±0.14	37.3	2.6±0.12	34.6	1.1
	полидийкисты	3.0±0.24	27.1	3.0±0.24	27.9	1.1
Тляратинская	женские	3.9±0.21	32.4	3.2±0.18	34.0	1.1
	мужские	3.8±0.25	36.3	3.1±0.23	41.6	1.3
Цумадинская	женские	4.0±0.16	27.8	3.1±0.17	36.7	1.4
	мужские	3.7±0.25	38.7	3.2±0.23	42.1	1.2
	полидийкисты	5.2±0.23	8.8	5.6±0.38	13.3	0.9

Наименьшие значения биометрических показателей по популяциям у особей дубкинско-миатлинской популяции, наибольшие – у женских особей в цумадинской популяции, мужских – в тляратинской.

Обсуждение результатов

В исследуемой популяции *Juniperus polycarpus*, расположенной на северном пределе своего распространения, доля многообратно-двудомных особей столь же незначительна, как и у других популяций этого вида, расположенных в центре своего ареала. Так, например, в Омане и Пакистане (провинция Белуджистан) в популяциях *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* многообратно-двудомные особи также встречаются крайне редко. Они составляют 2.3% от общего количества особей [Moinuddin, Shahid, Hafeez, 1990]. Соотношение же мужских и женских особей *Juniperus excelsa* близко к 1.

Для вида в целом считается оптимальным равное соотношение женских и мужских особей. Изменение соотношения полов связывают с экологическими условиями и генетическими факторами, которые могут обуславливать пол дерева. Преобладание женских особей связывают с внутривидовым механизмом сохранения вида; с адаптацией к конкретным условиям среды обитания [Ainsworth, 1999]. В засушливых условиях отмечают уменьшение числа женских особей [Демьянова, 2013; Douaihy et al, 2013] и увеличение доли мужских деревьев, то же наблюдается и с увеличением высоты места произрастания популяции (например, у *Juniperus communis* subsp. *alpina*) [Ortiz, Arista, Talavera, 2002].

В нашем исследовании только для талгинской популяции выявлено преобладание мужских особей. Сравнительный анализ условий этого ущелья в связи с геоморфологией указывает на более засушливые здесь условия по сравнению с условиями произрастания других дагестанских популяций. Климат резко континентальный, характерны резкие перепады летних и зимних температур. Средняя температура в летний период здесь составляет 20–21°C, а в зимний – 2.5°C. Это ущелье изолировано от морских воздушных потоков горными массивами Тарки-тау и Нарат-тубе, что способствует сдерживанию облаков и, соответственно, сухости климата.

Условия произрастания двух других ближайших популяций (губденская и дубкинско-миатлинская) несколько мягче. Оба ущелья направлены к морю и не изолированы крупными хребтами и массивами, в

связи с чем более подвержены проникновению влажных северо-восточных каспийских воздушных масс.

Таким образом, можно говорить о том, что половая структура талгинской популяции с большей долей в составе мужских особей связана с возможным влиянием более засушливых экологических условий.

Кроме того, ряд авторов связывают разницу в соотношении полов у можжевельника с возрастным составом особей в популяции [Falinski 1980; Ward, 1982; Gauquelin et al., 2002].

Так, средний возраст особей во всех предгорных популяциях почти одинаковый: в талгинской популяции составляет 135 лет, в дубкинско-миатлинской – 168 лет, в губденской – 152 года. Однако в талгинской популяции количество особей предгенеративного возраста в 1.5 раза превышает количество особей генеративного и постгенеративного состояний.

В то же время биоморфологическая конусовидная конструкция кроны как женских, так и мужских растений *J. polycarpus* во всех популяциях, являясь результатом их функциональной адаптации, находящейся в состоянии подвижного равновесия с условиями произрастания вида и с онтогенетическим развитием особей, характерна для молодых женских и мужских особей ($I > 1$) в связи с активным их ростом в благоприятных условиях среды. Индексные значения кроны многобрачно-двудомных видов ниже 1. Крона туповершинная ширококонусная.

В целом, преобладание размеров многобрачно-двудомных растений над размерами раздельнополых особей *J. polycarpus* и преобладание размеров женских над мужскими особями, выявленное для наших популяций, подтверждается и на примере других популяций.

В популяциях *Juniperus excelsa* в Пакистане деревья имели различные значения высоты в разных районах, но во всех случаях минимальные показатели имели мужские особи [Fisher, Gardner, 1995], при том, что годовой прирост у мужских особей может быть и немного больше [Ortiz, Arista, Talavera, 2002; Асадулаев, Садыкова, 2011].

Возраст особей и пол деревьев влияют на ежегодный вегетативный прирост. Средний годовой прирост у мужских особей больше. Эта продолжающаяся разница в росте приводит к большему кумулятивному росту мужских особей и, следовательно, изменению биометрических показателей деревьев разного пола с возрастом [Григорян, 1977; Ward, 2007].

Таким образом, биометрические показатели и биоморфологическая структура особей разного пола отражают возраст особей в популяциях и возраст популяции в целом. Наименьшие биометрические параметры особей дубкинско-миатлинской популяции указывают на особенности условий произрастания популяции, а высокая пластичность, характерная для видов рода *Juniperus* в целом [Иванова, 1946; Douaihy et al., 2013], приводит к изменению соотношения полов в различных условиях среды.

Заключение

Соотношение женских и мужских особей в дагестанских популяциях *J. polycarpus*, как и для других видов *Juniperus* в целом, может быть связано с экологическими условиями среды. В нашем случае это увеличение высоты над уровнем моря места произрастания и более засушливые условия, например, на южных склонах гор. Вместе с тем изменение соотношения высоты и диаметра кроны у деревьев разных половых групп может зависеть от возраста особей в популяции, сроков вступления их в генеративное состояние и другими процессами.

Список источников

1. Асадулаев З.М., Садыкова Г.А. Структурная и ресурсная оценка природных популяций можжевельника продолговатого (*Juniperus oblonga* Vieb.) в Дагестане. Махачкала: Наука ДНЦ, 2011. 216 с.
2. Григорян А.А. Некоторые итоги интродукции можжевельников Кавказа в Ереванском ботаническом саду // Бюллетень ботанического сада Академии наук Армянской ССР. 1977. № 24. С. 5–48.
3. Демьянова Е.И. Половая структура природных популяций некоторых двудомных и гинодиэцичных растений окского заповедника // Вестник Пермского университета. 2013. Вып. 2. С. 11–19.
4. Демьянова Е.И., Пономарев А.Н. Половая структура природных популяций гинодиэцичных и двудомных растений лесостепи Зауралья // Ботанический журнал. 1979. Т. 64, № 7. С. 1017–1024.
5. Иванова А.В. Можжевельниковые редколесья Южной Армении // Труды Ботанического ин-та АН Армянской ССР. 1946. Т. 4. С. 109–155.
6. Пушкарь В.С., Майоров И.С. Экология. Владивосток, 2003. 188 с.
7. Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 2003. 512 с.
8. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / под ред. Т.Б. Батыгиной. СПб.: Мир и семья, 2000. Т. 3. Системы репродукции. 640 с.
9. Ainsworth C.C. Sex determination in plants. Oxford: Bios. Scientific Publishers, 1999.

10. Borel A., Polidori J.-L. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes) // Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques. 1983. Vol. 130, № 3. P. 227–242. DOI: 10.1080/01811797.1983.10824590
11. Douaihy Ch.B. et al. Ecological characterization of the *Juniperus excelsa* stands in Lebanon // Ecologia mediterranea. 2013. Vol. 39, № 1.
12. Falinski J.B. Vegetation dynamics and sex structure of the population of pioneer dioecious woody plants // Vegetation. 1980. Vol. 43. P. 23–38.
13. Fisher M., Gardner A.S. The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus*. Woodland in the northern mountains of Oman // Vegetation. 1995. Vol. 119. P. 33–51.
14. Gauquelin Th. et al. Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae) // Botanical Journal of the Linnean Society. 2002. Vol. 138. P. 237–244.
15. Marion C., Houle G. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* var. *depressa* (Cupressaceae) // American Journal of Botany. 1996. Vol. 83. P. 480–488.
16. Moinuddin A., Shahid Sh.S., Hafeez B.A. Population structure and dynamics of *Juniperus excelsa* in Balouchistan // Pakistan Journal of Vegetation Science. 1990. № 1. P. 271–276.
17. Ortiz P.L., Arista M., Talavera M. Sex ratio and reproductive effort in the Dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpine* (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient // Annals of botany. 2002. Vol. 89. P. 205–211.
18. Ward L.K. Lifetime sexual dimorphism in *Juniperus communis* var. *communis* // Plant Species Biology. 2007. Vol. 22. P. 11–21. Doi: 10.1111/j.1442-1984.2007.00171.x
19. Ward L.K. The conservation of juniper: longevity and old age // Journal of Applied Ecology. 1982. Vol. 19. P. 917–928.

References

1. Asadulayev Z.M., Sadykova G.A. *Strukturnaja i resursnaja ocenka prirodnyh populacij možževal'nika prodolgovatogo (Juniperus oblonga Bieb.) v Dagestane* [Structural and resource assessment of natural populations of the *Juniperus oblonga* Bieb. in Dagestan]. Makhachkala, Nauka DNC Publ., 2016. 216 p. (In Russ.).
2. Grigoryan A.A. [Some results of the introduction of Caucasus junipers in the Yerevan Botanical Garden]. *Bjulleten' botaničeskogo sada Akademii nauk Armjanskoj SSR*. No 24 (1977): pp. 5–48. (In Russ.).
3. Demyanova E.I. [Sexual polymorphism of some steppe plants of Central Chernozjomnii reserve]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2013): pp. 11–19. (In Russ.).
4. Demyanova E.I., Ponomarev A.N. [Sexual structure of natural populations of gynodioecious and dioecious plants of the Trans-Urals forest-steppe]. *Botaničeskij žurnal*. V. 64, No 7 (1979): pp. 1017–1024. (In Russ.).
5. Ivanova A.V. [Juniper woodlands of southern Armenia]. *Trudy Botaničeskogo instituta AN Armjanskoj SSR*. V. 4 (1946): pp. 109–155.
6. Pushkar' V.S., Mayorov I.S. *Èkologija* [Ecology]. Vladivostok, 2003. 188 p.
7. Shilov I.A. *Èkologija* [Ecology: Textbook.]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 2003. 512 p.
8. Batygina T.B., ed. *Èmbriologija cvetkovykh rastenij. Terminologija I koncepcii* [Embryology of flowering plants. Terminology and Concepts]. St-Petersburg, Mir i semja Publ., 2000. V. 3. Reproduction systems. 640 p. (In Russ.).
9. Ainsworth C.C. Sex determination in plants. Oxford, Bios. Scientific Publ., 1999.
10. Borel A., Polidori J.-L. Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Bulletin de la Société Botanique de France. Lettres Botaniques* V. 130, No 3 (1983): pp. 227–242.
11. Douaihy Ch.B., Gwendal R., Machon N., Magda B.D.-Kh. Ecological characterization of the *Juniperus excelsa* stands in Lebanon. *Ecologia mediterranea*. V. 39, No 1 (2013).
12. Falinski J.B. Vegetation dynamics and sex structure of the population of pioneer dioecious woody plants. *Vegetation*. V. 43 (1980): pp. 23–38.
13. Fisher M., Gardner A.S. The status and ecology of a *Juniperus excelsa* subsp. *polycarpus* Woodland in the northern mountains of Oman. *Vegetation*. V. 119 (1995): pp. 33–51.
14. Gauquelin Th., Bertaudière-Montès V., Badri W., Montès N. Sex ratio and sexual dimorphism in mountain dioecious thuriferous juniper (*Juniperus thurifera* L., Cupressaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. V. 138 (2002): pp. 237–244.
15. Marion C., Houle G. No differential consequences of reproduction according to sex in *Juniperus communis* var. *depressa* (Cupressaceae). *American Journal of Botany*. V. 83 (1996): pp. 480–488.
16. Moinuddin A., Shahid Sh.S., Hafeez B.A. Population structure and dynamics of *Juniperus excelsa* in Balouchistan. *Pakistan Journal of Vegetation Science*. No 1 (1990): pp. 271–276.

17. Ortiz P.L., Arista M., Talavera M. Sex ratio and reproductive effort in the Dioecious *Juniperus communis* subsp. *alpine* (Suter) Celak. (Cupressaceae) along an altitudinal gradient. *Annals of botany*. V. 89. (2002): pp. 205-211.
18. Ward L.K. Lifetime sexual dimorphism in *Juniperus communis* var. *communis*. *Plant Species Biology*. V. 22 (2007): pp. 11-21.
19. Ward L.K. The conservation of juniper: longevity and old age. *Journal of Applied Ecology*. V. 19 (1982): pp. 917-928.

Статья поступила в редакцию 14.09.2021; одобрена после рецензирования 19.11.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 14.09.2021; approved after reviewing 19.11.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

Г. А. Садыкова – канд. биол. наук, ученый секретарь Горного ботанического сада;

Н. А. Амирханова – аспирант.

Information about the authors

G. A. Sadykova – candidate of biology, scientific secretary of Mountain botanical garden;

N. A. Amirkhanova – post-graduate student.

Вклад авторов:

Садыкова Г. А. – научное руководство; концепция исследования; полевые исследования, статистическая обработка материала, написание текста статьи; итоговые выводы.

Амирханова Н. А. – полевые исследования, статистическая обработка материала.

Contribution of the authors:

Sadykova G. A. – scientific management; research concept; field research; statistical processing of the material, writing the source text of the article; final conclusions.

Amirkhanova N. A. – field research, statistical processing of the material.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.26

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-256-262

Филогенетическое разнообразие бактерий в каменной соли Верхнекамского месторождения (Пермский край)

А. А. Пьянкова¹, Ю. А. Белоглазова⁴, Е. С. Корсакова², Б. А. Бачурин⁵,
Е. Г. Плотникова³

^{1, 2, 3} Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

⁴ Институт технической химии УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

⁵ Горный институт УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Генриховна Плотникова, peg_el@mail.ru

Аннотация. С использованием молекулярно-генетических методов получены новые данные о филогенетическом разнообразии бактерий в галогенных отложениях Верхнекамского месторождения солей (Пермский край). Анализ генов 16S рРНК, обнаруженных в тотальной ДНК образца каменной соли (глубина отбора 239.7–239.8 м), позволил установить присутствие бактерий, принадлежащих классам *Actinobacteria* (близкородственным родам *Rhodococcus*, *Demequina*), *Gammaproteobacteria* (родам *Pseudomonas*, *Serratia*, *Shigella*), *Betaproteobacteria* (роду *Ralstonia*) и *Alphaproteobacteria* (роду *Phyllobacterium*). Кроме того, выявлены два филотипа класса *Alphaproteobacteria* (клон 66BA (GenBank MH410136) и клон 12BA (GenBank MH410128), проявляющие низкий уровень сходства по генам 16S рРНК (98.46%) с ближайшими типовыми штаммами рода *Mesorhizobium* (*M. alhagi* CCNWXJ12-2^T) и рода *Chelativorans* (*C. multitrophicus* DSM9103^T), которые могут представлять новые таксономические единицы.

Ключевые слова: Верхнекамское месторождение солей, некультивируемые бактерии, клонирование, секвенирование, ген 16S рРНК

Для цитирования: Филогенетическое разнообразие бактерий в каменной соли Верхнекамского месторождения (Пермский край) / А. А. Пьянкова, Ю. А. Белоглазова, Е. С. Корсакова, Б. А. Бачурин, Е. Г. Плотникова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 256–262. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-256-262>.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания, номер госрегистрации темы: АААА-А19-119112290008-4.

MICROBIOLOGY

Original article

Phylogenetic diversity of bacteria in rock salt of the Verkhnekamskoe deposit (Perm Krai)

А. А. Pyankova¹, Yu. A. Beloglazova⁴, E. S. Korsakova², B. A. Bachurin⁵,
E. G. Plotnikova³

^{1, 2, 3} Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch of RAS, Perm, Russia

⁴ Institute of Technical Chemistry, Ural Branch of RAS, Perm, Russia

⁵ Mining Institute, Ural Branch of RAS, Perm, Russia

Corresponding author: Elena G. Plotnikova, peg_el@mail.ru

Abstract. New data on the phylogenetic diversity of bacteria in the salt of the Verkhnekamskoe deposit (Perm Krai) have been obtained using molecular genetic methods. Analysis of the 16S rRNA genes of total DNA from the rock salt sample (depth intervals of 239.7–239 m) evinces the presence of bacteria belonging to the classes: *Actinobacteria* (closely related to the genera *Rhodococcus*, *Demequina*), *Gammaproteobacteria* (the genera *Pseudomonas*, *Serratia*, *Shigella*), *Betaproteobacteria* (the genus *Ralstonia*) and *Alphaproteobacteria* (the genus *Phyllobacterium*). In addition, we identified two phylotypes of the *Alphaproteobacteria* (clone 66BA (GenBank MH410136) and clone 12BA (GenBank MH410128) that show lower similarity in 16S rRNA genes (98.46%) with the closest type strains of the genus *Mesorhizobium* (*M. alhagi* CCNWXJ12-2^T) and the genus *Chelativorans* (*C. multitrophicus* DSM9103^T). The identified phylotypes may represent new taxonomic units.

Keywords: Verkhnekamskoe salt deposit, unculturable bacteria, cloning, DNA sequencing, 16S rRNA gene

For citation: Pyankova A. A., Beloglazova Yu. A., Korsakova E. S., Bachurin B. A., Plotnikova E. G. [Phylogenetic diversity of bacteria in rock salt of the Verkhnekamskoe deposit (Perm Krai)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 256-262. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-256-262>.

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the state task, the state registration number of the topic: AAAAA-A19-119112290008-4.

Введение

Верхнекамское месторождение солей (ВКМС) является одним из крупнейших по запасам калийно-магниевой руды в мире. Месторождение расположено на северо-востоке Пермского края и занимает площадь порядка 4 000 км². Наиболее распространенными породами пермской галогенной толщи ВКМС являются каменная соль, сильвинитовые и карналлитовые породы. Каменная соль представляет собой почти мономинеральную породу, сложенную на 90–98% галитом (NaCl) с включениями глинистого и органического вещества, гипса, KCl, MgCl₂ и др. [Кудряшов 2001; Барях, Асанов, Паньков, 2008]. Анализ геологической среды ВКМС предполагает возможность выживания в таких экстремальных условиях уникальных галофильных и галотолерантных микроорганизмов. Интерес к данной группе микроорганизмов обусловлен их высоким биотехнологическим потенциалом, поскольку они могут быть использованы для получения осмопротекторных соединений, биополимеров и ферментов, активных при высокой осмолярности среды. Галофильные и галотолерантные микроорганизмы могут применяться в сельскохозяйственной и пищевой промышленности, природоохранных технологиях [Margesin, Schinner, 2001].

Месторождения солей распространены по всему миру. Микробные изоляты и нуклеотидные последовательности 16S рРНК были извлечены из галитовых отложений в Северной и Южной Америке, Европе и Восточной Азии. Жизнеспособные археи и бактерии были выделены из галита возрастом до 280 млн лет. Тем не менее, микробные сообщества глубинных подземных экосистем, в том числе соляных пород, изучены крайне недостаточно [Jaakkola et al., 2016].

В настоящее время для более глубокого изучения разнообразия микроорганизмов все чаще используются культурально-независимые подходы, поскольку предполагается, что менее 1% микроорганизмов, которые представлены в природных местообитаниях, подлежат культивированию [Alain, Querellou, 2009; Равин и др. 2015].

Цель исследования – оценка филогенетического разнообразия бактерий в галите (каменной соли) ВКМС культурально-независимыми методами.

Материалы и методы исследования

Образец для исследований. В качестве материала для исследований был использован образец каменной соли с глубины 239.7–239.8 м скважины № 704/1 Половодовского участка, расположенной в северной части ВКМС (N 56°57'21.60", E 59°44'24"). Образец соли предоставлен сотрудниками Горного института УрО РАН (Пермь, Россия). Общая минерализация образца каменной соли определялась согласно протоколу [Практикум ..., 2001]. Содержание ионов Na⁺, K⁺, Ca²⁺ определяли методом водной вытяжки (приготовленной согласно ГОСТу 26423-85) с последующей детекцией на атомно-абсорбционном спектрофотометре AA-6300 («Shimadzu», Япония), как описано [Корсакова и др., 2013].

Рассеянное органическое вещество экстрагировали из образца каменной соли хлороформом [Бачурин, Одинцова, Хохрякова, 2016]. Фракции углеводов и гетеросоединений в экстрактах хлороформа (хлороформный битум, ХБ) количественно определяли с помощью газового хроматографа-масс-спектрометра Agilent Technologies 6890N MSD 5975 («Agilent», США) путем сопоставления спектров с библиотекой масс-спектров NIST98.

Поверхностную стерилизацию образца каменной соли проводили путем полного погружения в 10М раствор NaOH, а затем в 70%-ный раствор этанола и выдерживали под ультрафиолетовым излучением в ламинарном шкафу в течение 30 мин.

Накопительное культивирование. При получении накопительной культуры (НК) из образца каменной соли была использована среда ATCC 213 «Halobacterium medium» (www.atcc.org/ATCCAdvancedCatalogSearch), содержание хлорида натрия в среде составляло 200 г/л. Один грамм образца соли (из толщи керна, отобранный в стерильных условиях) помещали в 100 мл среды и инкубировали в течение 4 недель при температуре 28°С.

Выделение ДНК, ПЦР-амплификация и клонирование генов 16S рРНК. Выделение ДНК из полученной НК проводили с применением набора реактивов Fast DNA spin kit for soil («MP Biomedicals», Франция). Концентрацию выделенной ДНК измеряли с использованием прибора Qubit® Fluorometer

(«Invitrogen», США) и набора реактивов Quant-iT™ dsDNA BR Assay Kit («Invitrogen», США). Амплификацию фрагментов бактериальных генов 16S рРНК проводили при использовании универсальных бактериальных праймеров 27F/1492R [Lane, 1991] на приборе C1000 Touch™ Thermal Cycler («Bio-Rad Laboratories», США). Продукты реакции разделяли методом электрофореза в 1%-ном агарозном геле при напряжении 10 В/см, окрашивали раствором бромистого этидия (5 мкг/мл) и фотографировали в УФ-свете с использованием системы гель-документирования Gel Doc™ XR («Bio-Rad Laboratories», США).

Для получения библиотек клонов бактериальных генов 16S рРНК полученные ПЦР-фрагменты клонировали в клетках *E. coli* JM109 в составе вектора pTZ57R/T. Для трансформации компетентных клеток *E. coli* JM109 использовали набор реактивов Thermo Scientific InsTAclone PCR Cloning Kit («Thermo Scientific», Литва). Последующий отбор рекомбинантных клонов осуществляли на основании «белого-голубого» теста, высевая трансформанты на среду Luria-Bertrani (LB) [Short protocols in molecular biology, 1995], содержащую 50 мкг/мл ампициллина, 100 мМ IPTG, 20 мкг/мл X-gal («Fermentas», Литва). С ДНК-матрицы отобранных рекомбинантных клонов проводили амплификацию фрагментов бактериальных 16S рРНК генов с праймерами 27F/1492R [Lane, 1991]. Анализ полиморфизма длин рестриционных фрагментов 16S рРНК генов (ПДРФ-анализ) осуществляли с использованием эндонуклеазы рестрикции *HhaI* («Fermentas», Литва). Для подготовки к секвенированию клонированных в составе вектора pTZ57R/T фрагментов ДНК проводили амплификацию вставки с использованием стандартных праймеров M13 (M13F 5'-GTTTTCCAGTCACGAC-3' и M13R 5'-CAGGAAACAGCTATGAC-3'), для которых имеются сайты связывания в векторе pTZ57R по обеим сторонам от полилинкера.

Секвенирование и анализ генов 16S рРНК. Определение нуклеотидных последовательностей проводили с применением набора реактивов Big Dye Terminator Cycle Sequencing Kit v. 3.1 («Applied Biosystems», США) на автоматическом секвенаторе Genetic Analyser 3500XL («Applied Biosystems», США) в Пермском государственном национальном исследовательском университете (кафедра ботаники и генетики растений) согласно рекомендациям производителя. Поиск гомологов генов 16S рРНК осуществляли по международным базам данных GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>) и EzBioCloud (<http://www.ezbiocloud.net>). Анализ нуклеотидных последовательностей выполняли с использованием алгоритма BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>). Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей и построение филогенетического дерева проводили с использованием программы MEGA 7.0 (<http://www.megasoftware.net>). При построении филогенетического дерева применяли кластерный метод «neighbor-joining». Оценку статистической достоверности ветвления («bootstrap»-анализ) осуществляли на основе 1000 альтернативных деревьев.

Данные о нуклеотидных последовательностях фрагментов генов 16S рРНК исследованных бактериальных клонов депонированы в международной базе данных GenBank под номерами MN399229, MN410126-45.

Результаты и их обсуждение

Химический анализ водной вытяжки исследованного образца каменной соли показал, что ее общая минерализация составила 3.96%; концентрация ионов Na⁺, K⁺, Ca²⁺ – 4.13 г/л, 5.2 г/л, 20.95 г/л, соответственно.

Содержание хлороформного битума (ХБ) в образце составило 68.65 мг/кг. Газохроматический и масс-спектрометрический анализ хлороформных экстрактов показал присутствие углеводородной фракции (3.02%), представленной только алифатическими соединениями. Гетеросоединения (96.98%) являются доминирующими в ХБ и представлены кислородсодержащими структурами (41.07%), в основном – окисями, спиртами, эфирами (38.68%), а также кислотами и их производными (10.09%).

Из образца каменной соли путем прямого посева на агаризованную среду АТСС 213 «Halobacterium medium» не удалось выделить чистые культуры микроорганизмов, поэтому дальнейшие исследования проводились с использованием молекулярно-генетических методов.

Из накопительной культуры, полученной при культивировании образца каменной соли в жидкой среде АТСС 213 «Halobacterium medium», была выделена тотальная ДНК. Концентрация выделенной ДНК составляла 7.12 мкг/мл. При амплификации генов 16S рРНК бактерий с матрицы тотальной ДНК получен ПЦР-продукт искомого размера (около 1400 п.н.). В результате клонирования была создана библиотека генов 16S рРНК, состоящая из 120 бактериальных клонов с покрытием 87.2%, что указывает на то, что большая часть оцененного микробиообразия была взята в анализ.

На основе анализа полиморфизма длин рестриционных фрагментов (ПДРФ-анализ) полученных ампликонов с использованием рестриктазы *HhaI*, исследуемые клоны были подразделены на 24 группы. На рисунке 1 представлена электрофореграмма рестриционных фрагментов клонированных генов 16S рРНК восемнадцати произвольно выбранных клонов.

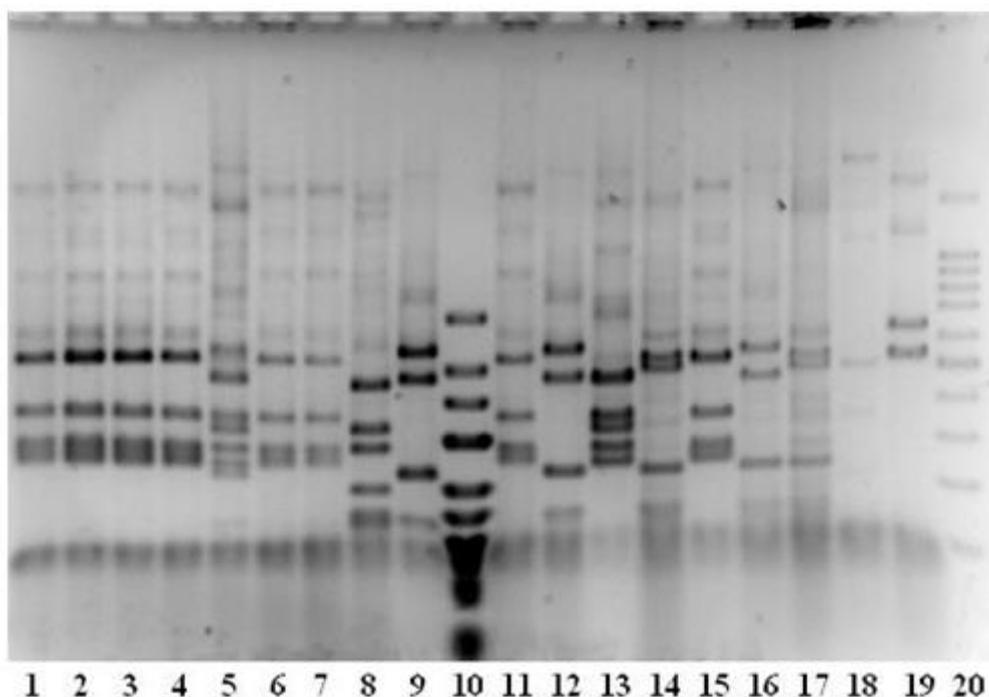


Рис. 1. Электрофореграмма рестрикционных фрагментов клонированных генов 16S рРНК после обработки эндонуклеазой *HhaI*:

10 – маркер длин ДНК GeneRuler™ Low Range DNA Ladder («Thermo Scientific», США); 20 – маркер длин ДНК 100+ bp DNA Ladder («Евроген», Россия); 1–9 и 11–19 – рекомбинантные клоны

[Electrophoregram of restriction fragments of cloned 16S rRNA genes after treatment with *HhaI* endonuclease:

10 - DNA length marker GeneRuler™ Low Range DNA Ladder (Thermo Scientific, USA); 20 - DNA length marker 100+ bp DNA Ladder (Eurogen, Russia); 1-9 and 11-19 - recombinant clones]

Далее, у представителей каждой рестрикционной группы были определены нуклеотидные последовательности фрагментов генов 16S рРНК. По результатам проведенного биоинформационного анализа, последовательности клонированных 16S рДНК были подразделены на 9 групп (операционных таксономических единиц, ОТЕ). Индекс Симпсона (D) составлял 0.14, индекс разнообразия Шеннона (H) – 1.42.

Девять ОТЕ на филогенетическом дереве (рис. 2) формировали кластеры, соответствующие двум филумам: «*Proteobacteria*» и «*Actinobacteria*». Филум «*Proteobacteria*» включал 7 филотипов, относящихся к классам *Alpha-Beta*- и *Gammaproteobacteria*. Большая часть клонов (61.74% от всех бактериальных клонов) была отнесена к роду *Pseudomonas* (класс *Gammaproteobacteria*). Наибольший процент сходства (99.73%) клоны имели с типовым штаммом вида *Pseudomonas edaphica*, изолированного из ризосферы многолетнего кустарника *Cistus ladanifer* L. (Испания) [Ramirez-Bahena et al., 2019].

Также были выявлены клоны, близкородственные (уровень сходства по генам 16S рРНК составлял 99.34–100%) представителям родов *Serratia* и *Shigella* (семейство *Enterobacteriaceae*, класс *Gammaproteobacteria*) и некультивируемым бактериальным клоном генов 16S рРНК, обнаруженных в различных природных источниках, в том числе в арктических донных осадках (FJ849472) [Larouche et al., 2012], в микробиоме северного калифорнийского морского льва (JQ207675), заболоченной почве в Китае (KR148991) (рис. 2).

В исследованном образце каменной соли были обнаружены гены 16S рРНК (филотипы), проявляющие наибольшее сходство с представителями почвенных (ризосферных) бактерий рода *Ralstonia* (класс *Betaproteobacteria*) и рода *Phyllobacterium* (класс *Alphaproteobacteria*) (рис. 2). Кроме того, выявлены два филогена класса *Alphaproteobacteria* (клон 66BA и клон 12BA), проявляющие низкий уровень сходства по генам 16S рРНК (98.46%) с типовыми штаммами узаконенных видов родов *Mesorhizobium* (*Mesorhizobium alhagi* CCNWXJ12-2^T) и *Chelativorans* (*Chelativorans smultitrophicus* DSM9103^T) [Zhou et al., 2012; Doronina et al., 2010], и которые, вероятно, представляют новые таксономические единицы.

В пределах филума «*Actinobacteria*» встречались только представители класса *Actinobacteria*. Около 20% бактериальных клонов от общего их числа включают последовательности генов 16S рРНК с уровнем сходства 99.72% с *Rhodococcus qingshengii* JCM15477^T. Другая группа клонов (0.87% клонов) принадлежит минорному филотипу и содержит последовательность, близкую таковой типового штамма вида

Demequina aestuarii (уровень сходства 99.55%), который был изолирован из донных морских отложений в Корее [Hamada et al., 2015] (рис. 2).

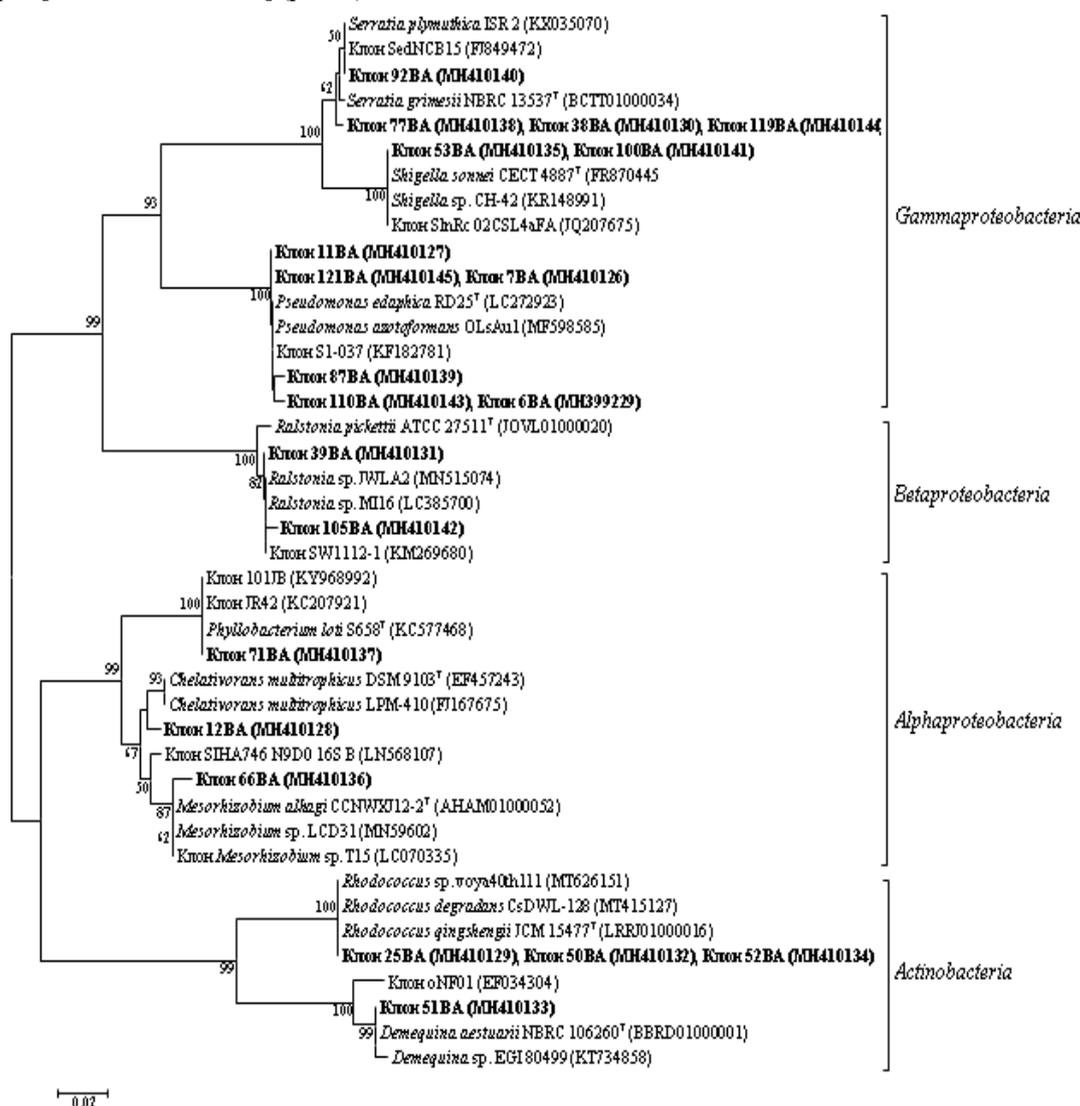


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное с использованием метода neighbor-joining, показывающее положение исследуемых бактериальных клонов, основанное на сравнении нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК. Эволюционные расстояния рассчитаны по методу Jukes-Cantor. Масштаб соответствует 2 нуклеотидным заменам на каждые 100 нуклеотидов. Номера в базе данных GenBank указаны в скобках. Клоны с идентичными генами 16S рРНК перечислены через запятую

[A phylogenetic tree constructed using the neighbor-joining method, showing the position of the studied bacterial clones, based on a comparison of the nucleotide sequences of the 16S rRNA gene. The evolutionary distances are calculated using the Jukes-Cantor method. The scale corresponds to 2 nucleotide substitutions for every 100 nucleotides. The numbers in the GenBank database are shown in parentheses. Clones with identical 16S rRNA genes are comma-separated]

Заклучение

В результате проведенных исследований получены новые данные о разнообразии бактерий солей ВКМС. Установлено, что в образце каменной соли, отобранном с глубины 239 м, присутствуют некультивируемые бактерии различных таксонов: молекулярными методами было выявлено девять ОТЕ, принадлежащих классам *Actinobacteria*, *Alpha*-, *Beta*- и *Gammaproteobacteria*. Выявлены фило типы, проявляющие низкий уровень сходства по генам 16S рРНК с типовыми штаммами узаконенных видов, которые могут представлять новые таксономические единицы.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Барях А.А., Асанов В.А., Паньков И.Л. Физико-механические свойства соляных пород Верхнекамского калийного месторождения: учеб. пособие. Пермь, 2008. 199 с.
2. Бачурин Б.А., Одинцова Т.А., Хохрякова Е.С. Углеводородные маркеры органического вещества солей Верхнекамского месторождения // Проблемы минералогии, петрографии и металлогении. Научные чтения памяти П.Н. Чирвинского. 2016. № 19. С. 315–323.
3. Корсакова Е.С. и др. Разнообразии бактерий семейства *Halomonadaceae* района разработок Верхнекамского месторождения солей // Микробиология. 2013. Т. 82, № 2. С. 247–250.
4. Кудряшов А.И. Верхнекамское месторождение солей. Пермь, 2001. 429 с.
5. Практикум по агрохимии: учеб. пособие / под ред. В.Г. Минева и др. М.: Изд-во МГУ, 2001. 689 с.
6. Равин Н.В. и др. Метагеномика как инструмент изучения «некультивируемых» микроорганизмов // Генетика. 2015. Т. 51, № 5. С. 519–528.
7. Alain K., Querellou J. Cultivating the uncultured: limits, advances and future challenges // *Extremophiles: Life Under Extreme Conditions*. 2009. Vol. 13, № 4. P. 583–594.
8. Ausbel F.M. et al. Short protocols in molecular biology. Third edition. N.Y.: John Wiley and Sons, 1995. 450 p.
9. Doronina N.V. et al. *Chelativorans multitrophicus* gen. nov., sp. nov. and *Chelativorans oligotrophicus* sp. nov., aerobic EDTA-degrading bacteria // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2010. Vol. 60 (Pt 5). P. 1044–1051.
10. Fierer N. et al. Assessment of soil microbial community structure by use of taxon-specific quantitative PCR assays // *Applied and Environmental Microbiology*. 2005. Vol. 71, № 7. P. 4117–4120.
11. Hamada M. et al. Draft genome sequences of eight type strains of the genus *Demequina* // *Genome Announc.* 2015. Vol. 3, № 2. P. e00281-15.
12. Jaakkola S.T. et al. Buried alive: microbes from ancient halite // *Trends Microbiol.* 2016. Vol. 24, № 2. P. 148–160.
13. Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing. In: *Nucleic acid techniques in bacterial systematics* / Eds. E. Stackebrandt, M. Goodfellow. N.Y.: John Wiley and Sons, 1991. P. 115–175.
14. Larouche J.R. et al. Microbial biogeography of arctic streams: exploring influences of lithology and habitat // *Front Microbiol.* 2012. Vol. 3. P. 309.
15. Margesin R., Schinner F. Potential of halotolerant and halophilic microorganisms for biotechnology // *Extremophiles*. 2001. Vol. 5, № 2. P. 73–83.
16. Ramirez-Bahena M.H. et al. *Pseudomonas edaphica* sp. nov., isolated from rhizospheric soil of *Cistus ladanifer* L. in Spain // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2019. Vol. 69. P. 3141–3147.
17. Zhou M. et al. Draft genome sequence of *Mesorhizobium alhagi* CCNWXJ12-2^T, a novel salt-resistant species isolated from the desert of northwestern China // *J. Bacteriol.* 2012. Vol. 194, № 5. P. 1261–1262.

References

1. Baryakh A.A., Asanov V.A., Pankov I.L. *Fiziko-mechaničeskie svojstva soljanyh porod Verkhnekamskogo kalijnogo mestoroždenija* [Physico-mechanical properties of salt rocks of the Verkhnekamskoe potash deposit: training manual]. Perm, 2008. 199 p. (In Russ.).
2. Bachurin B.A., Odintsova T.A., Khokhryakova E.S. [Hydrocarbon markers of salts organic matter of verkhnekamsk deposit]. *Problemy` mineralogii, petrografii i metallogenii. Naučnye čtenija pamjati P.N. Chirvinskogo*. No 19 (2016): pp. 315-323. (In Russ.).
3. Korsakova E.S., Anan'ina L.N., Nazarov A.V., Bachurin B.A., Plotnikova E.G. [Diversity of bacteria of the family *Halomonadaceae* in the development area of the Verkhnekamskoye salt deposit] *Mikrobiologija*. V. 82, No 2 (2013): pp. 247-250. (In Russ.).
4. Kudryashov A.I. *Verkhnekamskoe mestoroždenie solej* [Verkhnekamsky salt deposit] Perm, 2001. 429 p. (In Russ.).
5. Mineev V.G. et al., eds. *Praktikum po agrochimii* [Work-shop on agrochemistry: textbook]. Moscow, MGU Publ., 2001. 689 p. (In Russ.).
6. Ravin N.V., Mardanov A.V., Skryabin K.G. [Metagenomics as a tool for the investigation of uncultured microorganisms]. *Genetika*. V. 51, No 5 (2015): pp. 519-528. (In Russ.).
7. Alain K., Querellou J. Cultivating the uncultured: limits, advances and future challenges. *Extremophiles: Life Under Extreme Conditions*. V. 13, No 4 (2009): pp. 583-594.
8. Ausubel F., Brent R., Kingston R.E., Moore D.D., Seidman J.G., Smith J.A., Struhl K. Short protocols in molecular biology. Third edition. New York, John Wiley and Sons, 1995. 450 p.
9. Doronina N.V., Kaparullina E.N., Trotsenko Yu.A., Nörtemann B., Bucheli-Witschel M., Weilenmann H.-U., Egli T. *Chelativorans multitrophicus* gen. nov., sp. nov. and *Chelativorans oligotrophicus* sp. nov., aerobic EDTA-degrading bacteria. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* V. 60(Pt 5) (2010): pp. 1044-1051.

10. Fierer N., Jackson J.A., Vilgalys R., Jackson R.B. Assessment of soil microbial community structure by use of taxon-specific quantitative PCR assays. *Applied and Environmental Microbiology*. V. 71, No 7 (2005): pp. 4117-4120.
11. Hamada M., Ichikawa N., Oguchi A., Komaki H., Tamura T., Fujita N. Draft genome sequences of eight type strains of the genus *Demequina*. *Genome Announc.* V. 3, No 2 (2015): pp. e00281-15.
12. Jaakkola S.T., Ravantti J.J., Oksanen H.M., Bamford D.H. Buried alive: microbes from ancient halite. *Trends Microbiol.* V. 24, No 2 (2016): pp. 148-160.
13. Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing. In: *Nucleic acid techniques in bacterial systematics*. Eds. Stackebrandt E., Goodfellow M. New York, John Wiley and Sons, 1991, pp. 115–175.
14. Larouche J.R., Bowden W.B., Giordano R., Flinn M.B., Crump B.C. Microbial biogeography of arctic streams: exploring influences of lithology and habitat. *Front Microbiol.* V. 3 (2012): p. 309.
15. Margesin R., Schinner F. Potential of halotolerant and halophilic microorganisms for biotechnology. *Extremophiles*. V. 5, No 2 (2001): pp. 73-83.
16. Ramirez-Bahena M.H., Salazar S., Santín P.J., Sánchez-Rodríguez J.A., Fernández-Pascual M., Igual J.M., Santa-Regina I., Peix Á. *Pseudomonas edaphica* sp. nov., isolated from rhizospheric soil of *Cistus ladanifer* L. in Spain. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* V. 69 (2019): pp. 3141-3147.
17. Zhou M., Chen W., Chen H., Wei G. Draft genome sequence of *Mesorhizobium alhagi* CCNWXJ12-2^T, a novel salt-resistant species isolated from the desert of northwestern China. *J. Bacteriol.* V. 194, No 5 (2012): pp. 1261-1262.

Статья поступила в редакцию 10.11.2021; одобрена после рецензирования 25.11.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 10.11.2021; approved after reviewing 25.11.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

Анна Александровна Пьянкова – annpjankva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2210-7873x>, мл. науч. сотр.;
 Юлия Александровна Белоглазова – beloglazova.yu.a@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1141-6266>, мл. науч. сотр.;
 Екатерина Сергеевна Корсакова – korsakovaekaterina08@gmail, <https://orcid.org/0000-0002-6907-7562>, канд. биол. наук;
 Борис Александрович Бачурин – bba@mi-perm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7200-2986>, канд. геол.-мин. наук;
 Елена Генриховна Плотникова – peg_el@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0107-0719>, д-р биол. наук, профессор.

Information about the authors

Anna A. Pyankova – annpjankva@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2210-7873x>, junior researcher;
 Yulia A. Beloglazova – beloglazova.yu.a@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1141-6266>, junior researcher;
 Ekaterina S. Korsakova – korsakovaekaterina08@gmail, <https://orcid.org/0000-0002-6907-7562>, candidate of biology;
 Boris A. Bachurin – bba@mi-perm.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7200-2986>, candidate of geological and mineralogy;
 Elena G. Plotnikova – peg_el@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0107-0719>, doctor of biology, professor.

Вклад авторов:

Пьянкова А. А. – анализ литературы; выполнение исследования; обработка результатов; написание исходного текста.
 Белоглазова Ю. А. – выполнение исследования; обработка результатов.
 Корсакова Е. С. – выполнение исследования; обработка результатов.
 Бачурин Б. А. – обработка результатов; написание исходного текста.
 Плотникова Е. Г. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Pyankova A. A. – literature analysis; research execution; processing of results; writing the draft.
 Beloglazova Yu. A. – research execution; processing of results.
 Korsakova E. S. – research execution; processing of results.
 Bachurin B. A. – processing of results; writing the draft.
 Plotnikova E. G. – scientific management; research concept; revision of the text; final conclusions.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Обзорная статья

УДК 579.22

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-263-274

Скольжение бактерий: способ пассивного распространения без использования жгутиков и пилей (обзор)

Иван Вадимович Цыганов^{1✉, 4}, Лариса Юрьевна Нестерова^{2, 5}, Александр Георгиевич Ткаченко^{3, 6}

^{1,2,3} Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

¹ zamegagurren-dan@gmail.com✉, <https://orcid.org/0000-0002-5030-7997>

² larisa.nesterova@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2885-2777>

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

^{4,5,6} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

Аннотация. Бактерии используют несколько типов перемещения в окружающей среде, среди которых скольжение является пассивным способом движения. Оно осуществляется за счет толкающей силы, возникающей при делении клеток, а также дополнительных факторов, изменяющих поверхностные свойства бактерий. В данном обзоре описывается механизм скольжения, виды микроорганизмов, способные к скольжению, а также отличие скользящей подвижности, от других типов движения бактерий. Кроме того, дается классификация типов скольжения, основанная на отличиях поверхностно активных веществ, используемых клетками для движения.

Ключевые слова: скольжение, подвижность бактерий, типы скольжения

Для цитирования: Цыганов И. В., Нестерова Л. Ю., Ткаченко А. Г. Скольжение бактерий: способ пассивного распространения без использования жгутиков и пилей (обзор) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 263–274. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-263-274>.

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (AAAA-A19-119112290009-1).

MICROBIOLOGY

Review article

Sliding bacteria: a method of passive spread without using of flagella and pili (review)

Ivan V. Tsyganov^{1✉, 4}, Larisa Yu. Nesterova^{2, 5}, Alexander G. Tkachenko^{3, 6}

^{1,2,3} Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch RAS, Perm, Russia

¹ zamegagurren-dan@gmail.com✉, <https://orcid.org/0000-0002-5030-7997>

² larisa.nesterova@bk.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2885-2777>

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

^{4,5,6} Perm State University, Perm, Russia,

Abstract. To move in the environment, bacteria use several types of translocation. Sliding is a passive method of movement, which is carried out due to the expansive force, which increases during cell division. This review describes the sliding mechanism, different types of sliding mobility, from other types of bacteria. In addition, a classification of sliding types is used, surface active substances used by cells to slide. However, it is worth noting that bacterial slide mechanisms need further investigation.

Keywords: sliding, bacterial motility, types of sliding

For citation: Tsyganov I V., Nesterova L. Yu., Tkachenko A. G. [Sliding bacteria: a method of passive spread without using of flagella and pili (review)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 263–274. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-263-274>.

Acknowledgments: the work was carried out with the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (AAAA19-119112290009-1).

Дикая природа, а также антропогенная среда представлены большим разнообразием биотических и абиотических поверхностей, колонизация которых бактериями необходима для их успешного выживания. Для распространения в разнообразных средах бактерии в ходе эволюции выработали несколько механизмов перемещения, как с помощью специальных органелл, так и в их отсутствие. Скольжение (sliding) – это один из механизмов пассивного распространения бактерий за счет действия экспансивной силы, возникающей при делении клеток и их давлении друг на друга, а также за счет изменения свойств клеточной поверхности, снижающей силу трения между клетками и средой [Henrichsen, 1972; Daffé, Draper, 1997; Hölscher, Kovács, 2017]. Впервые данный вид клеточной подвижности был описан в 1972 г. Херниксеном, и характеристика, данная этому типу движения, остается актуальной до настоящего времени. Помимо скольжения были также описаны ещё 5 видов подвижности: плавание (swimming), роение (swarming), подтягивание (twitching), ползание (gliding) и выбрасывание (darting). Последний тип подвижности в настоящее время не выделяется, а включен в такие виды движения, как скольжение или ползание – sliding и gliding [Pollitt, Diggle, 2017]. Несмотря на то, что определения, данные почти 50 лет назад, являются достаточно лаконичными и точными, в настоящий момент существуют трудности с характеристикой типов движения и некорректным использованием терминов. Это связано с тем, что на данный момент все типы бактериальной транслокации исследованы далеко не полно, а скольжение объективно является наименее исследованным. Учитывая это, важно понимать разницу между механизмами скольжения (sliding) и другими типами бактериальной подвижности. Цель представленного обзора – обобщение современных данных, касающихся скольжения бактерий разных видов и его сравнение с другими типами подвижности.

Различные виды подвижности бактерий

Среди известных механизмов движения бактерий плавание, роение и подтягивание реализуются за счет работы органелл: жгутиков [Henrichsen, 1972; Manson, 1992; Harshey, 2003; Ермилова, Залуцкая, Лапина, 2004] или пилей [Mattick, 2002, Ермилова, Залуцкая, Лапина, 2004; Turnbull, Whitchurch 2014]. Указанные типы подвижности являются наиболее изученными.

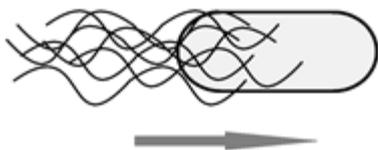


Рис. 1. Плавание бактерий.

Стрелкой указано направление движения
[Swimming of bacteria.

The arrow indicates the direction of movement]

[Blakemore, 1982; Müller, Schüler, Pfeiffer, 2020].

Роение также осуществляется за счет работы жгутиков [Harshey, 2015, Fraser, Hughes, 1999], но в отличие от плавания, данный тип перемещения – коллективный. При инициации роения бактерии претерпевают морфологические изменения: удлинение клеток и увеличение числа жгутиков [Eberl, Molin, Givskov 1999; Verstraeten et al., 2008; Alberti, Harshey, 1990]. С помощью жгутиков бактерии объединяются в «плоты» [Verstraeten et al, 2008], которые перемещаются по полужидкой поверхности (рис. 2).

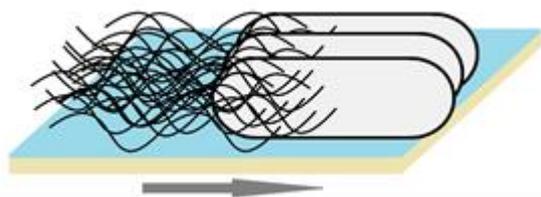


Рис. 2. Роение бактерий.

Стрелкой указано направление движения
[Swarming of bacteria.

The arrow indicates the direction of movement]

Клетки, выпавшие из движущегося роя, прекращают роиться. При этом, в отличие от плавания, клетки не избегают участков с неблагоприятными условиями, а движутся через них [Jiang, Gest, Bauer, 1997; Kearns, 2010].

Подтягивающий тип движения реализуется не за счет жгутиков, а благодаря пилиям IV типа – филаментам, диаметром около 6 нм и длиной в несколько микрометров [Mattick, 2002; Ермилова, Залуцкая, Лапина, 2004]. Пили, расположенные на дистальном конце клетки, связываются с субстратом, после чего происходит втягивание филаментов и резкое продвижение клетки (рис. 3).

Ранее считалось, что вытягивание пилей не приводит к движению, вероятно из-за того, что они слишком гибкие и не способны толкать бактерии [Semmler, Whitchurch, Mattick, 1999], но впоследствии было продемонстрировано, что некоторые нитчатые цианобактерии модифицируют свои пили, чтобы двигаться за счет толкания, а не подтягивания вперед [Khayatan, Meeks, Risser, 2015]. Подтягивание, также как и роение, является коллективным видом перемещения [Merz, So, Sheetz, 2000; Wall, Kaiser, 1999]. В ходе экспериментов было показано, что при расхождении от места инокуляции, бактерии, как при роении, формировали «плоты», в которых клетки двигались синхронно, связываясь между собой при помощи пилей [Henrichsen, 1972; Wall, Kaiser, 1999]. Отдельные бактерии, поблизости от которых не было движущихся сообществ, демонстрировали снижение частоты подтягиваний [Semmler, Whitchurch, Mattick, 1999; Wall, Kaiser, 1999].

Механизмы бактериального перемещения при помощи органелл движения изучены достаточно подробно. В то же время механизмы движения, связанные со скольжением бактерий, на сегодняшний день остаются малоизученными. В связи с особенностями перевода, два разных типа перемещения, определяемые в англоязычной литературе «gliding» и «sliding» по-русски могут звучать одинаково и часто переводятся словом «скольжение», что приводит к путанице. В связи с необходимостью различать указанные типы движения, а также учитывая вновь полученные данные, движение по типу «gliding» в данном обзоре будет обозначено как «ползание», а «sliding» – как «скольжение». Несмотря на то, что на первый взгляд данные виды подвижности схожи, они имеют некоторые особенности. Ползание характерно для таких таксономических групп, как миксобактерии, флавобактерии и микоплазмы. У миксобактерий присутствуют пили IV типа [Wu, Wu, Kaiser, 1997], поэтому им также доступно подтягивание. Ранее считалось, что ползание осуществляется за счет секреции слизи [Kaiser, 2003], которая уменьшает трение о поверхность, облегчая подтягивание [Wolgemuth et al., 2002; Ермилова, Залуцкая, Лапина, 2004]. Однако недавно проведенные исследования позволили открыть связь между ползанием и белками, формирующими протонный канал в мембране миксобактерий, гомологичными статору жгутиков у *E.coli* [Nan et al., 2011; Sun et al., 2011]. Поскольку у миксобактерий нет жгутиков, множество незакрепленных каналов движутся вдоль тела клетки по спирали, когда бактерия находится в жидкой среде [Nan et al., 2015]. Попав на поверхность твердых сред, движение каналов замедляется в нескольких местах на вентральной стороне клетки, образуя динамические кластеры [Nan et al., 2013]. Во время движения клетки места скопления каналов не меняют своего положения относительно поверхности среды [Mignot et al., 2007; Sun et al., 2011; Nan et al., 2015; Nan, Zusman, 2016]. Впоследствии были обнаружены белки ползания, которые движутся вместе с каналами, и в местах контакта с субстратом – кластерах – прижимаются к клеточной стенке, деформируя поверхность бактерии и генерируя обратную поверхностную волну, толкающую клетку вперед [Nan et al., 2011, 2013; Jakobczak et al., 2015]. В это время клетка дополнительно поворачивается по часовой стрелке (рис. 4) [Faure et al., 2016].

Поскольку данные места скопления носят временный характер, а каналы постоянно продолжают двигаться, пептидогликановый слой не разрушается [Nan, 2017]. В данной модели движения продуцируемая слизь нужна не столько для облегчения ползания бактерии, сколько для плотного контакта со средой, позволяющего клетке отталкиваться [Nan et al., 2011; Balagam et al., 2014]. Механизмы подвижности флавобактерий и микоплазм в настоящее время не изучены полностью, тем не менее, известно, что одним из условий их движения также является временное прикрепление к поверхности, реализуемое при помощи белков [Nan, Zusman 2016].

Типы скольжения

Скольжение на данный момент является самым малоизученным типом движения. Механизм движения по типу скольжения принципиально отличается от всех описанных ранее типов перемещения.

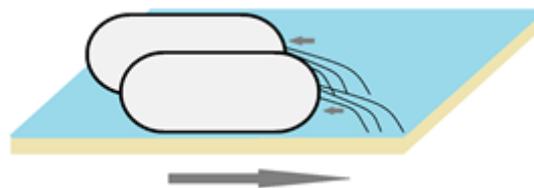


Рис. 3. Подтягивание бактерий.
Большой стрелкой указано направление движения
[Tightening of bacteria.
The big arrow indicates the direction of movement]

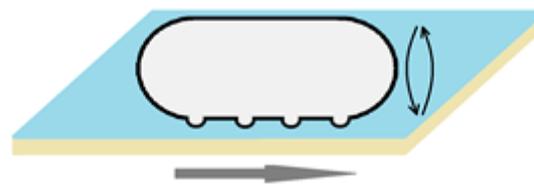


Рис. 4. Ползание бактерий.
Стрелкой указано направление движения
[Gliding of bacteria.
The arrow indicates the direction of movement]

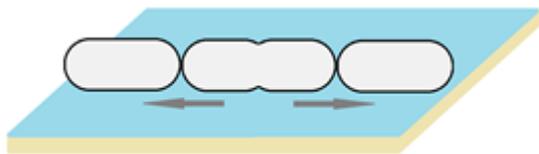


Рис. 5. Скольжение бактерий.
Стрелкой указано направление движения
[Sliding of bacteria.
The arrow indicates the direction of movement]

строения клеточной стенки некоторых бактерий [Henrichsen, 1972; Daffé, Draper, 1997; Kobayashi, Kanasaki, Yoshikawa, 2016]. По типу веществ, используемых для слайдинга, скользящие виды делят на три группы (табл. 1). К первой относят бактерии, которые для облегчения скольжения выделяют во внешнюю среду различные сурфактанты. Во вторую группу включают виды, которым для скольжения необходимо секретировать дополнительные компоненты, например, полисахариды. В третью группу входят виды, которые для скольжения не нуждаются в продукции поверхностно-активных соединений (рис. 6) [Hölscher, Kovács, 2017].

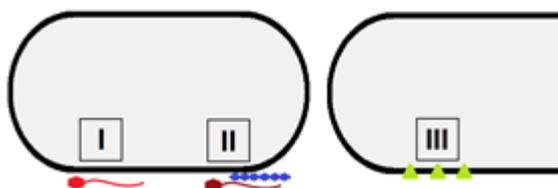


Рис. 6. Типы скольжения бактерий
[Types of bacteria sliding]

скольжения необходима продукция клетками рамнолипидов [Murray, Kazmierczak, 2008]. Кроме того, были установлены ещё несколько регуляторов скольжения. Двухкомпонентная система GacAS косвенно влияет на экспрессию рамнолипидов, а также регулирует роение [Murray, Kazmierczak, 2008]. Другой регулятор – RetS – также участвует в скольжении, но на данный момент его роль не определена [Kuchma et al., 2007]. Регулятор BifA отвечает за синтез цикло-ди-ГМФ, но кроме того, установлено, что сверхэкспрессия гена *bifA* приводит к усилению скольжения [Merritt et al., 2007]. Вероятно, это неполный список регуляторов скольжения, и в будущем будут открыты другие факторы, влияющие на подвижность. Другой представитель псевдомонад, *Pseudomonas syringae*, также способен к скольжению, если у мутантных штаммов отсутствуют жгутики и пили. Но для скольжения он использует липопептид сирингафактин [Nogales et al., 2015]. Движение *Serratia marcescens* осуществляется по типу скольжения благодаря липопептидному поверхностно активному веществу серраветину. Это было доказано в экспериментах, в которых мутанты, неспособные к продукции данного липопептида, прекращали распространяться по поверхности [Matsuyama, Bhasin, Harshey, 1995]. Кроме того, показано, что в присутствии экзогенного серраветина подвижность восстанавливалась [Matsuyama, Bhasin, Harshey, 1995]. Скольжение у *Legionella pneumophila* было открыто, когда мутанты, лишённые генов, ответственных за синтез флагеллина и пиллина, демонстрировали образование «волн» на полужидком агаре [Stewart, Rossier, Cianciotto, 2009]. На данный момент не установлен сурфактант, обеспечивающий скользящее движение. Тем не менее, известно, что его действие связано с системой секреции 2-го типа, а также зависит от белка внешней мембраны TolC [Stewart, Rossier, Cianciotto, 2009; Stewart, Burnside, Cianciotto, 2011].

Скольжение бактерий, относящихся ко второму типу, зависит не только от поверхностно активных веществ, но также от экзополисахаридов. Известными представителями этой группы являются *Bacillus subtilis* и *Sinorhizobium meliloti*. При изучении *B. subtilis* было обнаружено, что данный вид способен к скольжению благодаря флагеллюмину. Бактерии образовывали дендриты, исходящие от точки инокуляции [Kinsinger, Shirk, Fall, 2003; Fall, Kearns, Nguyen, 2006], но если в среду поступало достаточное количество ионов калия, дендритный тип скольжения сменялся равномерным распространением по всей площади поверхности [Kinsinger, Shirk, Fall, 2003]. Предположительно, калий способствует усилению

Скольжение – единственный вид пассивного распространения бактерий [Henrichsen, 1972; Daffé, Draper, 1997; Kearns, 2010]. Это значит, что клетки не расходуют дополнительную энергию на движение. Перемещение является следствием процессов деления (рис. 5) [Henrichsen, 1972; Daffé, Draper, 1997].

Тем не менее, некорректно будет отрицать существование такого типа движения, поскольку при скольжении образуется особая фенотипическая картина колонии – монослой клеток, нехарактерный для полностью неподвижных видов [Kearns, 2010; Kobayashi, Kanasaki, Yoshikawa, 2016]. Наслоения клеток при делении не происходит по причине уменьшения силы трения о поверхность среды за счет выделения ими поверхностно активных веществ или особого

Первым из указанных типов скольжения обладают такие хорошо изученные виды, как *Pseudomonas aeruginosa*, *Pseudomonas fluorescens*, *Serratia marcescens* и *Legionella pneumophila* и многие другие. Скользящая подвижность у *P. aeruginosa* была обнаружена во время исследований, проведенных на мутанте с делециями генов *fliC* и *pilA*, ответственных за синтез жгутиков и пилей, соответственно [Murray, Kazmierczak, 2008]. Несмотря на отсутствие органелл движения, клетки распространялись от места инокуляции. Впоследствии движение было идентифицировано как скольжение, а также было установлено, что для

выработки сурфактанта [Kinsinger, Shirk, Fall, 2003; Kinsinger et al., 2005]. Кроме того, была показана необходимость экзополисахаридов для скольжения *B. subtilis*. Штаммы, не обладающие опероном *epsA-O*, продукты которого участвуют в биосинтезе экзополисахаридов, теряли возможность скользить [Grau et al., 2015; van Gestel, Vlamakis, Kolter, 2015]. Примечательно, что этот же кластер генов участвует в образовании биопленок [Vlamakis et al., 2013]. Для скольжения *S. meliloti* необходим регулятор транскрипции ExpR. Было установлено, что данный регулятор отвечает также за регуляцию продукции экзополисахарида второго типа (EPSII) галактоглобулана [Nogales et al., 2012], а штамм с делецией гена, кодирующего регулятор, терял способность к скольжению [Seminaro et al., 2012]. С целью увлажнения поверхности и облегчения скольжения, бактерии продуцируют ризобактин. Мутация в соответствующем гене также приводила к прекращению скольжения [Nogales et al., 2012]. Важным открытием была демонстрация скольжения для *S. meliloti* в естественной среде обитания. Данный вид известен способностью к симбиозу с бобовыми. Внутри корневого волоса *S. meliloti* проникает в апоплазму через инфекционные нити [Gage, Margolin, 2000], формируя кластеры, которые удлиняются со временем. Предполагается, что колонизация инфекционной нити происходит за счет скольжения, так как клетки лишены жгутиков [Fournier et al., 2008].

Особенности скольжения у различных микроорганизмов [Hölscher, Kovács, 2017]

[Features of sliding in various microorganisms [Hölscher, Kovács, 2017]]

Тип скольжения	Микроорганизмы	Регуляторы скольжения	Гены/Опероны
I	<i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Серраветин GacAS RetS цикло-ди-ГМФ	<i>gacAS</i> <i>retS</i> <i>bifA</i>
	<i>Pseudomonas syringae</i>	Сирингафактин FleQ	<i>fleQ</i>
	<i>Serratia marcescens</i>	Серингафактин	<i>swrW</i>
	<i>Legionella pneumophila</i>	Неизвестный сурфактант TolC	<i>tolC</i>
II	<i>Bacillus subtilis</i>	KinB/C	<i>epsA-O</i>
	<i>Sinorhizobium meliloti</i>	ExpR	<i>expR</i>
III	<i>Salmonella enterica serovar Typhimurium</i>	PhoPQ PagM	<i>phoPQ</i> <i>pagM</i>
	<i>Mycobacterium smegmatis</i>	Гликопептидолипиды	<i>ptsAB</i> <i>gtf1</i> <i>gtf2</i> <i>gtf3</i>
	<i>Mycobacterium abscessus</i>	Гликопептидолипиды, неизвестный регулятор	<i>ptsAB</i> <i>gtf1</i> <i>gtf2</i> <i>gtf3</i> <i>mab_3083c</i>

Третий тип скольжения не зависит от наличия поверхностно активных веществ, но также осуществляется под давлением, создаваемым делением клеток. С помощью этого вида скольжения перемещаются *Salmonella enterica serovar Typhimurium* [Park, Pontes, Groisman, 2015] и различные виды микобактерий, в частности *Mycobacterium smegmatis* [Martínez, Torello, Kolter, 1999; Recht et al., 2000]. Про скольжение *S. enterica* известно только, что для перемещения клеткам необходимо наличие поверхностного белка PagM, содержание которого регулируется системой PhoP/PhoQ, индуцируемой низким уровнем ионов магния.

Микобактерии долгое время считались неподвижными из-за отсутствия жгутиков, но вскоре было обнаружено, что клетки начинают распространяться по поверхности полужидких сред после продолжительной инкубации [Martínez, Torello, Kolter, 1999]. При этом они формировали монослой, в котором клетки были расположены произвольно. Кроме того, распространение колонии сопровождалось делением клеток, что позволило определить этот процесс как скольжение. В ходе исследования грубых и гладких форм *M. smegmatis* было установлено, что грубый фенотип имеет нарушения в скольжении.

Данный факт свидетельствует в пользу того, что концентрация гликопептидолипидов (GPL), определяющая фенотип микобактерий, вступает в прямую корреляцию со способностью к скольжению. Глико-

пептидолипиды являются уникальными гликоконъюгатами микобактерий. GPL состоят из смеси 3-гидрокси и 3-метокси длинноцепочечных (C26-C34) жирных кислот, амидированных трипептидом (D-Phe-D-alloThr-D-Ala), кончающимся аминспиртом (L-аланиол). Аланиол гликозируется O-метилированным моно- или дирамносильным остатком [Schorey, Sweet, 2008]. GPL находятся на внешней стороне клеточной стенки микобактерий и контактируют с поверхностью среды. Анализ липидных экстрактов доказал связь между наличием GPL и скольжением [Martínez, Torello, Kolter, 1999]. В последующем исследовании с использованием транспозонового мутагенеза выявлено несколько мутантов, которые утратили способность к скольжению [Recht et al., 2000]. Все они характеризовались грубой морфологией колоний, а также отсутствием гликопептидолипидов. Почти все вставки транспозонов были локализованы в гене *mpr*, кодирующем нерибосомальную пептидную синтетазу, участвующую в биосинтезе GPL, давая таким образом прямое доказательство важности GPL для скольжения [Recht et al., 2000]. Тем не менее, судя по последним данным, за способность к скольжению микобактерий ответственны не только гликопептидолипиды. Так, мутантный штамм *Mycobacterium abscessus* *mab_3083c::Tn*, с гладким морфотипом, скользил быстрее штамма дикого типа, но не отличался по уровню содержания гликопептидолипидов [Liu et al., 2021]. Кроме того, установлено, что биогенные полиамины, присутствующие в окружающей среде, способны менять поверхностный заряд бактерий *M. smegmatis*, не влияя на гидрофобность клеточной стенки. В присутствии данных поликатионов у микобактерий снижалась скорость скольжения, усиливалась агрегация клеток, а также увеличивалась масса биопленок [Нестерова, Цыганов, Ткаченко, 2020]. Данные факты свидетельствуют о том, что, возможно, существуют другие молекулы, ответственные за способность к скольжению, а также то, что механизм скольжения нуждается в дальнейшем исследовании.

Связь между скольжением и образованием биопленок

В отличие от других типов подвижности, когда, например, мутанты с дефектом роения демонстрировали лучшую способность к биопленкообразованию [Verstraeten et al., 2008], при повышении уровня GPL, усиливалось как скольжение, так и биопленкообразование [Hölscher, Kovács, 2017]. Мутанты *M. smegmatis* с дефектами в *mpr* и GPL мембранных белков, кодируемых *gap*, и имевшие недостаток GPL, становились неподвижными, в отличие от их родительских форм, способных синтезировать GPL [Agustí et al., 2008]. Некоторые из этих мутантов хуже образовывали биопленки на поливинилхлоридных пластинах. Схожие результаты наблюдались и у *pstA/pstB* мутантов *M. avium*. В 2000 г. Рехтом [Recht et al., 2000] была предложена модель скользящего типа движения, согласно которой GPL с выступающими жирно-ацильными хвостами, расположенными на поверхности клеточной стенки, создают гидрофобную поверхность, которая снижает трение между бактерией и гидрофильной поверхностью. В отличие от них, мутанты с дефектом GPL имеют гидрофильную поверхность, что приводит к снижению подвижности [Martínez, Torello, Kolter, 1999; Recht et al., 2000]. В ходе генетического анализа скольжения и биопленкообразования микобактерий было показано, что у *mpr* и *tmapC* мутантов *M. smegmatis*, не способных синтезировать или экспортировать GPL, гидрофильная часть гликопептидолипида была обращена наружу. Это приводило к возрастанию трения клетки о гидрофильную поверхность агара, а также снижению способности прикрепления к гидрофобной поверхности поливинилхлоридной пластинки и, следовательно, образования биопленки [Recht et al., 2000].

Процессы скольжения и биопленкообразования микобактерий находятся под контролем сигнальных нуклеотидов (вторичных мессенджеров), таких как гуанозин тертафосфат (ppGpp) и циклический дигуанозинмонофосфат (c-di-GMP). У микобактерий ppGpp и c-di-GMP синтезируются и расщепляются бифункциональными белками RelMsm и DcpA соответственно. Алармон (p) ppGpp необходим для длительного выживания *M. smegmatis* во время голодания [Mathew et al., 2004]. c-di-GMP контролирует экспрессию генов транспорта и метаболизма липидов через фактор транскрипции LtmA *M. smegmatis* [Li, He, 2012], а также регулирует патогенность и состояние покоя у *M. tuberculosis* [Hong et al., 2013]. Известно, что штаммы *M. smegmatis* с делецией генов *rel* и *dcpA* демонстрируют измененные свойства клеточной поверхности, имеют пониженное количество гликопептидолипидов (GPL) и полярных липидов в клеточных стенках по сравнению с диким типом *M. smegmatis*, а также обладают дефектами в формировании биопленок [Gupta, Kasetty, Chatterji 2015; Gupta et al., 2016]. Следовательно, можно сделать вывод, что вторичные мессенджеры (p)ppGpp и c-di-GMP у *M. smegmatis* принимают участие в регуляции процессов скольжения и биопленкообразования.

Заключение

Несмотря на то, что данный обзор в первую очередь посвящен скольжению, немалая его часть отведена описанию других типов бактериальной транслокации. Это обусловлено необходимостью описания кардинальных различий среди механизмов, лежащих в основе скольжения. Различные виды бактерий,

способные к скольжению по полужидким поверхностям, могут быть отнесены к трем группам: скользящие при помощи выделяемых сурфактантов, использующие сурфактанты и поверхностно активные вещества, и виды, не использующие для скольжения секрецию веществ. При этом, деление между группами 1 и 2 условно, поскольку в будущем могут быть обнаружены другие соединения, способствующие скольжению. Кроме того, упомянутые в обзоре регуляторы скольжения у некоторых штаммов лишь способствуют облегчению реализации других механизмов перемещения бактерий – роения или подтягивания. В этом случае наблюдать скольжение возможно лишь на мутантах, не обладающих соответствующими органеллами. Тем не менее, данный факт указывает на возможность эволюционной связи различных механизмов бактериальной транслокации. Поскольку на сегодняшний день скольжение остается наименее изученным из всех типов движения, нельзя исключить описание этого типа перемещения у других видов микроорганизмов, а также более детального исследования биохимических процессов, лежащих в его основе.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Ермилова Е.В., Залуцкая Ж.М., Лапина Т.В. Подвижность и поведение микроорганизмов. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2004. 187 с.
2. Нестерова Л.Ю., Цыганов И.В., Ткаченко А.Г. Биогенные полиамины влияют на антибиотикочувствительность и поверхностные свойства клеток *Mycobacterium smegmatis* // Прикладная биохимия и микробиология. 2020. Т. 56, № 4. С. 342–351.
3. Agustí G. et al. Surface spreading motility shown by a group of phylogenetically related, rapidly growing pigmented mycobacteria suggests that motility is a common property of mycobacterial species but is restricted to smooth colonies // Journal of Bacteriology. 2008. Vol. 190, № 20. P. 6894–6902.
4. Alberti L, Harshey R.M. Differentiation of *Serratia marcescens* 274 into swimmer and swarmer cells // Journal of Bacteriology. 1990. Vol. 172, № 8. P. 4322–4328.
5. Balagam R. et al. *Mycococcus xanthus* gliding motors are elastically coupled to the substrate as predicted by the focal adhesion model of gliding motility // PLOS Computational Biology. 2014. Vol. 10, № 5. P. e1003619.
6. Blakemore R.P. Magnetotactic bacteria // Annual Review of Microbiology. 1982. № 36. P. 217–238.
7. Bourret R.B., Stock A.M. Molecular information processing: lessons from bacterial chemotaxis // Journal of Biological Chemistry. 2002. Vol. 277, № 12. P. 9625–9658.
8. Daffé M., Draper P. The envelope layers of mycobacteria with reference to their pathogenicity // Advances in microbial physiology. 1997. Vol. 39. P. 131–203.
9. Eberl L., Molin S., Givskov M. Surface motility of *Serratia liquefaciens* MG1 // Journal of Bacteriology. 1999. Vol. 181, № 6. P. 1703–1712.
10. Fall R., Kearns D.B., Nguyen T. A defined medium to investigate sliding motility in a *Bacillus subtilis* flagella-less mutant // BMC Microbiology. 2006. Vol. 6. P. 31.
11. Faure L.M. et al. The mechanism of force transmission at bacterial focal adhesion complexes // Nature. 2016. Vol. 539, № 7630. P. 530–535.
12. Fournier J. et al. Mechanism of infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula* and dynamic interplay with associated rhizobial colonization // Plant Physiology. 2008. Vol. 148, № 4. P. 1985–1995.
13. Fraser G.M., Hughes C. Swarming motility // Current Opinion in Microbiology. 1999. Vol. 2, № 6. P. 630–635.
14. Gage D.J., Margolin W. Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia // Current Opinion in Microbiology. 2000. Vol. 3, № 6. P. 613–617.
15. Grau R.R. et al. A Duo of Potassium-Responsive Histidine Kinases Govern the Multicellular Destiny of *Bacillus subtilis* // mBio. 2015. Vol. 6, № 4. P. e00581.
16. Gupta K.R., Kasetty S., Chatterji D. Novel functions of (p)ppGpp and Cyclic di-GMP in mycobacterial physiology revealed by phenotype microarray analysis of wild-type and isogenic strains of *Mycobacterium smegmatis* // Applied and Environmental Microbiology. 2015. Vol. 81, № 7. P. 2571–2578.
17. Gupta K.R. et al. Regulation of Growth, Cell Shape, Cell Division, and Gene Expression by Second Messengers (p)ppGpp and Cyclic Di-GMP in *Mycobacterium smegmatis* // Journal of Bacteriology. 2016. Vol. 198, № 9. P. 1414–1422.
18. Harshey R.M. Bacterial motility on a surface: many ways to a common goal // Annual Review of Microbiology. 2003. № 57. P. 249–273.
19. Harshey R.M., Partridge J.D. Shelter in a Swarm // Journal of Molecular Biology. 2015. Vol. 427, № 23. P. 3683–3694.
20. Henriksen J. Bacterial surface translocation: a survey and a classification // Bacteriological Reviews. 1972. Vol. 36, № 4. P. 478–503.
21. Hölscher T., Kovács Á.T. Sliding on the surface: bacterial spreading without an active motor // Environmental Microbiology. 2017. Vol. 19, № 7. P. 2537–2545.
22. Hong Y. et al. Cyclic di-GMP mediates *Mycobacterium tuberculosis* dormancy and pathogenicity // Tuberculosis (Edinburgh). 2013. Vol. 93. P. 625–634.

23. Jakobczak B. et al. Contact and Protein Transfer-Dependent Stimulation of Assembly of the Gliding Motility Machinery in *Myxococcus Xanthus* // PLOS Genetics. 2015. Vol. 11, № 7. P. e1005341.
24. Jiang Z.Y., Gest H., Bauer C.E. Chemosensory and photosensory perception in purple photosynthetic bacteria utilize common signal transduction components // Journal of Bacteriology. 1997. Vol. 179, № 18. P. 5720–5727.
25. Kaiser D. Coupling cell movement to multicellular development in myxobacteria // Nature Reviews Microbiology. 2003. Vol. 1, № 1. P. 45–54.
26. Kearns D.B. A field guide to bacterial swarming motility // Nature Reviews Microbiology. 2010. Vol. 8, № 9. P. 634–644.
27. Kinsinger R.F., Shirk M.C., Fall R. Rapid surface motility in *Bacillus subtilis* is dependent on extracellular surfactin and potassium ion // Journal of Bacteriology. 2003. Vol. 185, № 18. P. 5627–5631.
28. Kinsinger R.F. et al. Genetic requirements for potassium ion-dependent colony spreading in *Bacillus subtilis* // Journal of Bacteriology. 2005. Vol. 187, № 24. P. 8462–8469.
29. Khayatan B., Meeks J.C., Risser D.D. Evidence that a modified type IV pilus-like system powers gliding motility and polysaccharide secretion in filamentous cyanobacteria // Molecular Microbiology. 2015. Vol. 98, № 6. P. 1021–1036.
30. Kobayashi K., Kanesaki Y., Yoshikawa H. Genetic Analysis of Collective Motility of *Paenibacillus* sp. NAIST15-1 // PLOS Genetics. 2016. Vol. 12, № 10. P. e1006387.
31. Kuchma S.L. et al. BifA, a cyclic-Di-GMP phosphodiesterase, inversely regulates biofilm formation and swarming motility by *Pseudomonas aeruginosa* PA1 // Journal of Bacteriology. 2007. Vol. 189, № 2. P. 8165–8178.
32. Li W., He Z.G. LtmA, a novel cyclic di-GMP-responsive activator, broadly regulates the expression of lipid transport and metabolism genes in *Mycobacterium smegmatis* // Nucleic Acids Research. 2012. Vol. 40, № 22. P. 11292–11307.
33. Liu T.Y. et al. Mab_3083c Is a Homologue of RNase J and Plays a Role in Colony Morphotype, Aggregation, and Sliding Motility of *Mycobacterium abscessus* // Microorganisms. 2021. Vol. 9, № 4. P. 676.
34. Magariyama Y., Sugiyama S., Kudo S. Bacterial swimming speed and rotation rate of bundled flagella // FEMS Microbiology Letters. 2001. Vol. 199, № 1. P. 125–129.
35. Magariyama Y. et al. Simultaneous measurement of bacterial flagellar rotation rate and swimming speed // Biophysical Journal. 1995. Vol. 69, № 5. P. 2154–2162.
36. Manson M.D. Bacterial motility and chemotaxis // Advances in Microbial Physiology. 1992. Vol. 33. P. 277–346.
37. Martínez A., Torello S., Kolter R. Sliding motility in mycobacteria // Journal of Bacteriology. 1999. Vol. 181, № 23. P. 7331–7338.
38. Mathew R. et al. Deletion of the *rel* gene in *Mycobacterium smegmatis* reduces its stationary phase survival without altering the cell-surface associated properties // Current Science. 2004. Vol. 86. P. 149–153.
39. Mattick J.S. Type IV pili and twitching motility // Annual Review of Microbiology. 2002. Vol. 56. P. 289–314.
40. Matsuyama T., Bhasin A., Harshey R.M. Mutational analysis of flagellum-independent surface spreading of *Serratia marcescens* 274 on a low-agar medium // Journal of Bacteriology. 1995. Vol. 177, № 4. P. 9879–9891.
41. Matsuyama T. et al. A novel extracellular cyclic lipopeptide which promotes flagellum-dependent and -independent spreading growth of *Serratia marcescens* // Journal of Bacteriology. 1992. Vol. 174, № 6. P. 1769–1776.
42. Merritt J.H. et al. SadC reciprocally influences biofilm formation and swarming motility via modulation of exopolysaccharide production and flagellar function // Journal of Bacteriology. 2007. Vol. 189, № 22. P. 8154–8164.
43. Merz A.J., So M., Sheetz M.P. Pilus retraction powers bacterial twitching motility // Nature. 2000. Vol. 407, № 6800. P. 98–102.
44. Mignot T. et al. Evidence that focal adhesion complexes power bacterial gliding motility // Science. 2007. Vol. 315, № 5813. P. 853–856.
45. Müller F.D., Schüler D., Pfeiffer D. A Compass To Boost Navigation: Cell Biology of Bacterial Magnetotaxis // Journal of Bacteriology. 2020. Vol. 202, № 21. P. e00398-20.
46. Murray T.S., Kazmierczak B.I. *Pseudomonas aeruginosa* exhibits sliding motility in the absence of type IV pili and flagella // Journal of Bacteriology. 2008. Vol. 190, № 8. P. 2700–2708.
47. Nan B. Bacterial Gliding Motility: Rolling Out a Consensus Model // Current Biology. 2017. Vol. 27, № 4. P. R154–R156.
48. Nan B. et al. Myxobacteria gliding motility requires cytoskeleton rotation powered by proton motive force // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2011. Vol. 108, № 6. P. 2498–2503.
49. Nan B. et al. Flagella stator homologs function as motors for myxobacterial gliding motility by moving in helical trajectories // Proceedings of the National Academy of Sciences USA. 2013. Vol. 110, № 16. P. E1508–1513.

50. Nan B. et al. The polarity of myxobacterial gliding is regulated by direct interactions between the gliding motors and the Ras homolog MglA // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2015. Vol. 112, № 2. P. E186–193.
51. Nan B., Zusman D.R. Novel mechanisms power bacterial gliding motility // *Molecular Microbiology*. 2016. Vol. 101, № 2. P. 186–193.
52. Nogales J. et al. ExpR is not required for swarming but promotes sliding in *Sinorhizobium meliloti* // *Journal of Bacteriology*. 2012. Vol. 194, № 8. P. 2027–2035.
53. Nogales J. et al. FleQ coordinates flagellum-dependent and -independent motilities in *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000 // *Applied and Environmental Microbiology*. 2015. Vol. 81, № 21. P. 7533–7545.
54. Park S.Y., Pontes M.H., Groisman E.A. Flagella-independent surface motility in *Salmonella enterica* serovar Typhimurium // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2015. Vol. 112, № 6. P. 1850–1855.
55. Pollitt E.J.G., Diggle S.P. Defining motility in the Staphylococci // *Cellular and Molecular Life Sciences*. 2017. Vol. 74, № 16. P. 2943–2958.
56. Porter S.L., Armitage J.P. Phosphotransfer in *Rhodobacter sphaeroides* chemotaxis // *Journal of Molecular Biology*. 2002. Vol. 324, № 1. P. 35–45.
57. Recht J. et al. Genetic analysis of sliding motility in *Mycobacterium smegmatis* // *Journal of Bacteriology*. 2000. Vol. 182, № 15. P. 4348–4351.
58. Schorey J.S., Sweet L. The mycobacterial glycopeptidolipids: structure, function, and their role in pathogenesis // *Glycobiology*. 2008. Vol. 18, № 11. P. 832–841.
59. Schuergers N., Mullineaux C.W., Wilde A. Cyanobacteria in motion // *Current Opinion in Plant Biology*. 2017. Vol. 37. P. 109–115.
60. Seminara A. et al. Osmotic spreading of *Bacillus subtilis* biofilms driven by an extracellular matrix // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2012. Vol. 109, № 4. P. 1116–1121.
61. Semmler A.B., Whitchurch C.B., Mattick J.S. A re-examination of twitching motility in *Pseudomonas aeruginosa* // *Microbiology*. 1999. Vol. 145. P. 2863–2873.
62. Stewart C.R., Burnside D.M., Cianciotto N.P. The surfactant of *Legionella pneumophila* Is secreted in a TolC-dependent manner and is antagonistic toward other *Legionella* species // *Journal of Bacteriology*. 2011. Vol. 193, № 21. P. 5971–5984.
63. Stewart C.R., Rossier O., Cianciotto N.P. Surface translocation by *Legionella pneumophila*: a form of sliding motility that is dependent upon type II protein secretion // *Journal of Bacteriology*. 2009. Vol. 191, № 5. P. 1537–1546.
64. Sun M. et al. Motor-driven intracellular transport powers bacterial gliding motility // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2011. Vol. 108, № 18. P. 7559–7564.
65. Turnbull L., Whitchurch C.B. Motility assay: twitching motility // *Methods in Molecular Biology*. 2014. Vol. 1149. P. 73–86.
66. van Gestel J., Vlamakis H., Kolter R. From cell differentiation to cell collectives: *Bacillus subtilis* uses division of labor to migrate // *PLOS Biology*. 2015. Vol. 13, № 4. P. e1002141.
67. Verstraeten N. et al. Living on a surface: swarming and biofilm formation // *Trends in Microbiology*. 2008. Vol. 16, № 10. P. 496–506.
68. Vlamakis H. et al. Sticking together: building a biofilm the *Bacillus subtilis* way // *Nature Reviews Microbiology*. 2013. Vol. 11, № 3. P. 157–168.
69. Wall D., Kaiser D. Type IV pili and cell motility // *Molecular Microbiology*. 1999. Vol. 32, № 1. P. 1–10.
70. Wolgemuth C. et al. How myxobacteria glide // *Current Biology*. 2002. Vol. 12, № 5. P. 369–377.
71. Wong-Ng J., Celani A., Vergassola M. Exploring the function of bacterial chemotaxis // *Current Opinion in Microbiology*. 2018. Vol. 45. P. 16–21.
72. Wu S.S., Wu J., Kaiser D. The *Myxococcus xanthus* pilT locus is required for social gliding motility although pili are still produced // *Molecular Microbiology*. 1997. Vol. 23, № 1. P. 109–121

References

1. Yermilova Ye.V., Zalutskaya Zh.M., Lapina T.V. *Podvižnost' i povedenie mikroorganizmov* [Motility and behavior of microorganisms]. St-Petersburg, SPGU Publ., 2004. 187 p. (In Russ.).
2. Nesterova L.Yu., Tsyganov I.V., Tkachenko A.G. [Biogenic Polyamines Influence the Antibiotic Susceptibility and Cell-Surface Properties of *Mycobacterium smegmatis*]. *Applied Biochemistry and Microbiology*. V. 56, No 4 (2020): pp. 387-394. (In Russ.)
3. Agustí G., Astola O., Rodríguez-Güell E., Julián E., Luquin M. Surface spreading motility shown by a group of phylogenetically related, rapidly growing pigmented mycobacteria suggests that motility is a common property of mycobacterial species but is restricted to smooth colonies. *Journal of Bacteriology*. V. 190, No 20 (2008): pp. 6894-6902.
4. Alberti L., Harshey R.M. Differentiation of *Serratia marcescens* 274 into swimmer and swarmer cells. *Journal of Bacteriology*. V. 172, No 8 (1990): pp. 4322-4328.

5. Balagam R., Litwin D.B., Czerwinski F., Sun M., Kaplan H.B., Shaevitz J.W., Igoshin O.A. Myxococcus xanthus gliding motors are elastically coupled to the substrate as predicted by the focal adhesion model of gliding motility. *PLOS Computational Biology*. V. 10, No 5 (2014): pp. e1003619.
6. Blakemore R.P. Magnetotactic bacteria. *Annual Review of Microbiology*. No 36 (1982): pp. 217-238.
7. Bourret R.B., Stock A.M. Molecular information processing: lessons from bacterial chemotaxis. *Journal of Biological Chemistry*. V. 277, No 12 (2002): pp. 9625-9658.
8. Daffé M., Draper P. The envelope layers of mycobacteria with reference to their pathogenicity. *Advances in microbial physiology*. V. 39 (1997): pp. 131-203.
9. Eberl L., Molin S., Givskov M. Surface motility of *Serratia liquefaciens* MG1. *Journal of Bacteriology*. V. 181, No 6 (1999): pp. 1703-1712.
10. Fall R., Kearns D.B., Nguyen T. A defined medium to investigate sliding motility in a *Bacillus subtilis* flagella-less mutant. *BMC Microbiology*. V. 6 (2006): p. 31.
11. Faure L.M., Fiche J.B., Espinosa L., Ducret A., Anantharaman V., Luciano J., Lhospice S., Islam S.T., Tréguier J., Sotes M., Kuru E., Van Nieuwenhze M.S., Brun Y.V., Théodoly O., Aravind L., Nollmann M., Mignot T. The mechanism of force transmission at bacterial focal adhesion complexes. *Nature*. V. 539, No 7630. (2016): pp. 530-535.
12. Fournier J., Timmers A.C., Sieberer B.J., Jauneau A., Chabaud M., Barker D.G. Mechanism of infection thread elongation in root hairs of *Medicago truncatula* and dynamic interplay with associated rhizobial colonization. *Plant Physiology*. V. 148, No 4 (2008): pp. 1985-1995.
13. Fraser G.M., Hughes C. Swarming motility. *Current Opinion in Microbiology*. V. 2, No 6 (1999): pp. 630-635.
14. Gage D.J., Margolin W. Hanging by a thread: invasion of legume plants by rhizobia. *Current Opinion in Microbiology*. V. 3, No 6 (2000): pp. 613-617.
15. Grau R.R., de Oña P., Kunert M., Leñini C., Gallegos-Monterrosa R., Mhatre E., Vileta D., Donato V., Hölscher T., Boland W., Kuipers O.P., Kovács Á.T. A Duo of Potassium-Responsive Histidine Kinases Govern the Multicellular Destiny of *Bacillus subtilis*. *mBio*. V. 6, No 4 (2015): pp. e00581.
16. Gupta K. R., Kasetty S., Chatterji D. Novel functions of (p)ppGpp and Cyclic di-GMP in mycobacterial physiology revealed by phenotype microarray analysis of wild-type and isogenic strains of *Mycobacterium smegmatis*. *Applied and Environmental Microbiology*. V. 81, No 7 (2015): pp. 2571-2578.
17. Gupta K.R., Baloni P., Indi S.S., Chatterji D. Regulation of Growth, Cell Shape, Cell Division, and Gene Expression by Second Messengers (p)ppGpp and Cyclic Di-GMP in *Mycobacterium smegmatis*. *Journal of Bacteriology*. V. 198, No 9 (2016): pp. 1414-1422.
18. Harshey R.M. Bacterial motility on a surface: many ways to a common goal. *Annual Review of Microbiology*. No 57 (2003): pp. 249-273.
19. Harshey R.M., Partridge J.D. Shelter in a Swarm. *Journal of Molecular Biology*. V. 427, No 23 (2015): pp. 3683-3694.
20. Henrichsen J. Bacterial surface translocation: a survey and a classification. *Bacteriological Reviews*. V. 36, No 4 (1972): pp. 478-503.
21. Hölscher T., Kovács Á.T. Sliding on the surface: bacterial spreading without an active motor. *Environmental Microbiology*. V. 19, No 7 (2017) pp. 2537-2545.
22. Hong Y., Zhou X., Fang H., Yu D., Li C., Sun B. Cyclic di-GMP mediates *Mycobacterium tuberculosis* dormancy and pathogenicity. *Tuberculosis (Edinburgh)*. V. 93 (2013): pp. 625-634.
23. Jakobczak B., Keilberg D., Wuichet K., Søgaard-Andersen L. Contact and Protein Transfer-Dependent Stimulation of Assembly of the Gliding Motility Machinery in *Myxococcus Xanthus*. *PLOS Genetics*. V. 11, No 7 (2015): pp. e1005341.
24. Jiang Z.Y., Gest H., Bauer C.E. Chemosensory and photosensory perception in purple photosynthetic bacteria utilize common signal transduction components. *Journal of Bacteriology*. V. 179, No 18 (1997): pp. 5720-5727.
25. Kaiser D. Coupling cell movement to multicellular development in myxobacteria. *Nature Reviews Microbiology*. V. 1, No 1 (2003): pp. 45-54.
26. Kearns D.B. A field guide to bacterial swarming motility. *Nature Reviews Microbiology*. V. 8, No 9 (2010): pp. 634-644.
27. Kinsinger R.F., Shirk M.C., Fall R. Rapid surface motility in *Bacillus subtilis* is dependent on extracellular surfactin and potassium ion. *Journal of Bacteriology*. V. 185, No 18 (2003): pp. 5627-5631.
28. Kinsinger R.F., Kearns D.B., Hale M., Fall R. Genetic requirements for potassium ion-dependent colony spreading in *Bacillus subtilis*. *Journal of Bacteriology*. V. 187, No 24 (2005): pp. 8462-8469.
29. Khayatan B., Meeks J.C., Risser D.D. Evidence that a modified type IV pilus-like system powers gliding motility and polysaccharide secretion in filamentous cyanobacteria. *Molecular Microbiology*. V. 98, No 6 (2015): pp. 1021-1036.
30. Kobayashi K., Kanesaki Y., Yoshikawa H. Genetic Analysis of Collective Motility of *Paenibacillus* sp. NAIST15-1. *PLOS Genetics*. V. 12, No 10 (2016): pp. e1006387.

31. Kuchma S.L., Brothers K.M., Merritt J.H., Liberati N.T., Ausubel F.M., O'Toole G.A. BifA, a cyclic-Di-GMP phosphodiesterase, inversely regulates biofilm formation and swarming motility by *Pseudomonas aeruginosa* PA1. *Journal of Bacteriology*. V. 189, No 2 (2007): pp. 8165-8178.
32. Li W., He Z. G. LtmA, a novel cyclic di-GMP-responsive activator, broadly regulates the expression of lipid transport and metabolism genes in *Mycobacterium smegmatis*. *Nucleic Acids Research*. V. 40, No 22 (2012): pp. 11292-11307.
33. Liu T.Y., Tsai S.H., Chen J.W., Wang Y.C., Hu S.T., Chen Y.Y. Mab_3083c Is a Homologue of RNase J and Plays a Role in Colony Morphotype, Aggregation, and Sliding Motility of *Mycobacterium abscessus*. *Microorganisms*. V. 9, No 4 (2021): p. 676.
34. Magariyama Y., Sugiyama S., Kudo S. Bacterial swimming speed and rotation rate of bundled flagella. *FEMS Microbiology Letters*. V. 199, No 1 (2001): pp. 125-129.
35. Magariyama Y., Sugiyama S., Muramoto K., Kawagishi I., Imae Y., Kudo S. Simultaneous measurement of bacterial flagellar rotation rate and swimming speed. *Biophysical Journal*. V. 69, No 5 (1995): pp.2154-2162.
36. Manson M. D. Bacterial motility and chemotaxis. *Advances in Microbial Physiology*. V. 33 (1992): pp. 277-346.
37. Martínez A., Torello S., Kolter R. Sliding motility in mycobacteria. *Journal of Bacteriology*. T. 181, № 23. (1999): pp.7331-7338.
38. Mathew R., Ojha A.K., Karande A.A., Chatterji D. Deletion of the rel gene in *Mycobacterium smegmatis* reduces its stationary phase survival without altering the cell-surface associated properties. *Current Science*. V. 86 (2004): pp. 149-153.
39. Mattick J.S. Type IV pili and twitching motility. *Annual Review of Microbiology*. T. 56. (2002): pp. 289-314.
40. Matsuyama T., Bhasin A., Harshey R.M. Mutational analysis of flagellum-independent surface spreading of *Serratia marcescens* 274 on a low-agar medium. *Journal of Bacteriology*. V. 177, No 4. (1995): pp. 9879-9891.
41. Matsuyama T., Kaneda K., Nakagawa Y., Isa K., Hara-Hotta H., Yano I. A novel extracellular cyclic lipopeptide which promotes flagellum-dependent and -independent spreading growth of *Serratia marcescens*. *Journal of Bacteriology*. V. 174, No 6 (1992): pp. 1769-1776.
42. Merritt J.H., Brothers K.M., Kuchma S.L., O'Toole G.A. SadC reciprocally influences biofilm formation and swarming motility via modulation of exopolysaccharide production and flagellar function. *Journal of Bacteriology*. V. 189, No 22 (2007): pp. 8154-8164.
43. Merz A.J., So M., Sheetz M.P. Pilus retraction powers bacterial twitching motility. *Nature*. V. 407, No 6800. (2000): pp. 98-102.
44. Mignot T., Shaevitz J.W., Hartzell P.L., Zusman D.R. Evidence that focal adhesion complexes power bacterial gliding motility. *Science*. V. 315, No 5813 (2007): pp. 853-856.
45. Müller F.D., Schüler D., Pfeiffer D. A Compass To Boost Navigation: Cell Biology of Bacterial Magnetotaxis. *Journal of Bacteriology*. V. 202, No 21 (2020): pp. e00398-20.
46. Murray T.S., Kazmierczak B.I. *Pseudomonas aeruginosa* exhibits sliding motility in the absence of type IV pili and flagella. *Journal of Bacteriology*. V. 190, No 8 (2008): pp. 2700-2708.
47. Nan B. Bacterial Gliding Motility: Rolling Out a Consensus Model. *Current Biology*. V. 27, No 4 (2017): pp. R154-R156.
48. Nan B., Chen J., Neu J. C., Berry R.M., Oster G., Zusman D.R. Myxobacteria gliding motility requires cytoskeleton rotation powered by proton motive force. *Proceedings of the National Academy of Sciences U S A*. V. 108, No 6 (2011): pp. 2498-2503.
49. Nan B., Bandaria J.N., Moghtaderi A., Sun I.H., Yildiz A., Zusman D.R. Flagella stator homologs function as motors for myxobacterial gliding motility by moving in helical trajectories. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 110, No 16 (2013): pp. E1508-1513.
50. Nan B., Bandaria J.N., Guo K.Y., Fan X., Moghtaderi A., Yildiz A., Zusman D.R. The polarity of myxobacterial gliding is regulated by direct interactions between the gliding motors and the Ras homolog MglA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 112, No 2 (2015): pp. E186-193.
51. Nan B., Zusman D.R. Novel mechanisms power bacterial gliding motility. *Molecular Microbiology*. 2016. V. 101, No 2 (2015): pp. 186-193.
52. Nogales J., Bernabéu-Roda L., Cuéllar V., Soto M.J. ExpR is not required for swarming but promotes sliding in *Sinorhizobium meliloti*. *Journal of Bacteriology*. V. 194, No 8 (2012): pp. 2027-2035.
53. Nogales J., Vargas P., Farias G.A., Olmedilla A., Sanjuán J., Gallegos M.T. FleQ coordinates flagellum-dependent and -independent motilities in *Pseudomonas syringae* pv. tomato DC3000. *Applied and Environmental Microbiology*. V. 81, No 21 (2015): pp. 7533-7545.
54. Park S.Y., Pontes M.H., Groisman E.A. Flagella-independent surface motility in *Salmonella enterica* serovar *Typhimurium*. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 112, No 6 (2015): pp.1850-1855.
55. Pollitt E.J.G., Diggle S.P. Defining motility in the Staphylococci. *Cellular and Molecular Life Sciences*. V. 74, No 16 (2017): pp. 2943-2958.
56. Porter S.L., Armitage J.P. Phosphotransfer in *Rhodobacter sphaeroides* chemotaxis. *Journal of Molecular Biology*. V. 324, No 1 (2002): pp. 35-45.

57. Recht J., Martínez A., Torello S., Kolter R. Genetic analysis of sliding motility in *Mycobacterium smegmatis*. *Journal of Bacteriology*. V. 182, No 15 (2000): pp. 4348-4351.
58. Schorey J.S., Sweet L. The mycobacterial glycopeptidolipids: structure, function, and their role in pathogenesis. *Glycobiology*. V. 18, No 11 (2008): pp. 832-841.
59. Schuergers N., Mullineaux C.W., Wilde A. Cyanobacteria in motion. *Current Opinion in Plant Biology*. V. 37 (2017): pp. 109-115.
60. Seminara A., Angelini T.E., Wilking J.N., Vlamakis H., Ebrahim S., Kolter R., Weitz D.A., Brenner M.P. Osmotic spreading of *Bacillus subtilis* biofilms driven by an extracellular matrix. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 109, No 4. (2012): pp. 1116-1121.
61. Semmler A.B., Whitchurch C.B., Mattick J.S. A re-examination of twitching motility in *Pseudomonas aeruginosa*. *Microbiology*. V. 145 (1999): pp. 2863-2873.
62. Stewart C.R., Burnside D.M., Cianciotto N.P. The surfactant of *Legionella pneumophila* Is secreted in a TolC-dependent manner and is antagonistic toward other *Legionella* species. *Journal of Bacteriology*. V. 193, No 21 (2011): pp. 5971-5984.
63. Stewart C.R., Rossier O., Cianciotto N.P. Surface translocation by *Legionella pneumophila*: a form of sliding motility that is dependent upon type II protein secretion. *Journal of Bacteriology*. V. 191, No 5. (2009): pp. 1537-1546.
64. Sun M., Wartel M., Cascales E., Shaevitz J. W., Mignot T. Motor-driven intracellular transport powers bacterial gliding motility. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. V. 108, No 18 (2011): pp. 7559-7564.
65. Turnbull L., Whitchurch C.B. Motility assay: twitching motility. *Methods in Molecular Biology*. V. 1149. (2014): pp. 73-86.
66. van Gestel J., Vlamakis H., Kolter R. From cell differentiation to cell collectives: *Bacillus subtilis* uses division of labor to migrate. *PLOS Biology*. V. 13, No 4 (2015): pp. e1002141.
67. Verstraeten N., Braeken K., Debkumari B., Fauvart M., Fransaer J., Vermant J., Michiels J. Living on a surface: swarming and biofilm formation. *Trends in Microbiology*. V. 16, No 10 (2008): pp. 496-506.
68. Vlamakis H., Chai Y., Beauregard P., Losick R., Kolter R. Sticking together: building a biofilm the *Bacillus subtilis* way. *Nature Reviews Microbiology*. V. 11, No 3 (2013): pp. 157-168.
69. Wall D., Kaiser D. Type IV pili and cell motility. *Molecular Microbiology*. V. 32, No 1 (1999): pp. 1-10.
70. Wolgemuth C., Hoiczuk E., Kaiser D., Oster G. How myxobacteria glide. *Current Biology*. V. 12, No 5 (2002): pp. 369-377.
71. Wong-Ng J., Celani A., Vergassola M. Exploring the function of bacterial chemotaxis. *Current Opinion in Microbiology*. V. 45 (2018): pp. 16-21.
72. Wu S.S., Wu J., Kaiser D. The *Myxococcus xanthus* pilT locus is required for social gliding motility although pili are still produced. *Molecular Microbiology*. V. 23, No 1 (1997): pp. 109-121.

Статья поступила в редакцию 10.09.2021; одобрена после рецензирования 20.10.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 10.09.2021; approved after reviewing 20.10.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

И. В. Цыганов – лаборант, студент;

Л. Ю. Нестерова – канд. биол. наук, доцент, старший научный сотрудник;

А. Г. Ткаченко – д-р мед. наук, профессор, зав. лабораторией.

Information about the authors

I. V. Tsyganov – laboratory assistant, student;

L. Yu. Nesterova – candidate of biology, associate professor, senior scientist;

A. G. Tkachenko – doctor of medicine, professor, head of the laboratory.

Вклад авторов:

Цыганов И. В. – написание исходного текста; итоговые выводы.

Нестерова Л. Ю. – доработка текста.

Ткаченко А. Г. – научное руководство; доработка текста.

Contribution of the authors:

Tsyganov I. V. – writing the draft; final conclusions.

Nesterova L. Yu. – follow on revision of the text.

Tkachenko A. G. – scientific management; follow on revision of the text.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 574.587

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-275-288

**Фауна и сообщества донных беспозвоночных реки Урал
в пределах Айтуарской степи (Оренбургский государственный
степной заповедник)**

Татьяна Сергеевна Крайнева^{1✉}, Николай Николаевич Паньков²

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

¹ silhouette@mail.ru[✉], <https://orcid.org/0000-0001-9538-7348>

² hydrospsyche@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2322-2176>

Аннотация. В составе зообентоса р. Урал и водоёмов его поймы выявлено 70 видов и форм. Разнообразно представлены подёнки и хирономиды (13 и 12 видов и форм, соответственно); богаты видами ручейники (10) и веснянки (7). Среди прочих беспозвоночных зарегистрированы двусторчатые (6) и брюхоногие моллюски (5), малощетинковые черви (5), нехирономидные двукрылые (4), пиявки, ракообразные и стрекозы (по 2), клопы и жуки (по 1). На песчано-гравийно-галечных грунтах формируется зообентоценоз, в котором доминируют подёнки *Ephoron virgo*. Им сопутствуют личинки Chironomidae. Биомасса сообщества изменяется в пределах 29.32–31.68 г/м² при численности 18.1–32.44 тыс. экз/м². В прибрежной полосе русла формируется пелофильный зообентоценоз, основу численности и биомассы которого составляют малощетинковые черви *Limnodrilus hoffmeisteri*. Им сопутствуют моллюски *Stagnicola palustris* и мизиды *P. lacustris*. Биомасса сообщества составляет 13.68 г/м² при численности 15.45 тыс. экз/м². В пойменных водоёмах формируются пелофильные зообентоценозы, биомасса которых изменяется в пределах 19.2–34.24 г/м² при численности 5.64–30.04 тыс. экз/м². Основу численности составляют личинки хирономид. Биомасса слагается за счёт стрекоз *Libellula sp.*, хирономид и моллюсков *Bi-thynia tentaculata*.

Ключевые слова: р. Урал, донные беспозвоночные, сообщества

Для цитирования: Крайнева Т. С., Паньков Н. Н. Фауна и сообщества донных беспозвоночных реки Урал в пределах Айтуарской степи (Оренбургский государственный степной заповедник) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 275–288. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-275-288>.

ZOOLOGY

Original article

**The fauna and benthic communities of invertebrates of the Ural
river within the Atuar steppe (Orenburg state nature reserve)**

Tat'yana S. Krayneva^{1✉}, Nikolaj N. Pan'kov²

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

¹ silhouette@mail.ru[✉], <https://orcid.org/0000-0001-9538-7348>

² hydrospsyche@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-2322-2176>

Abstract. There are 70 species and forms in the composition of zoobenthos of the river Ural and in water bodies of its floodplain have been identified. Mayflies and chironomids are represented in various ways (13 and 12 species and forms, respectively). Caddisflies (10) and stone flies (7) are rich in species. Among other invertebrates, bivalves (6) and gastropods (5), small-bristled worms (5), non-chironomid dipterans (4), leeches, crustaceans and dragonflies, bugs and beetles were recorded. On sandy-gravel-pebble soils is formed a zoobenthocenosis, dominated by the mayflies *Ephoron virgo*. They are accompanied by Chironomidae larvae. The biomass of the community varies between of 29.32–31.68 g/m² with an abundance of 18.1–32.44 thousand ind./m². In the coastal of the channel is formed a pelophilic zoobenthocenosis, the basis of it abundance and biomass are constituted by the small-bristle worms *Limnodrilus hoffmeisteri*. They are accompanied by mollusks *Stagnicola palustris* and mysids *P. lacustris*. The biomass of the pelophilic community is 13.68 g/m² with a population of 15.45 thousand ind./m². In floodplain water bodies are formed pelophilic zoobenthocenoses, the biomass of which var-

ies in the range of 19.2–34.24 g/m² with an abundance of 5.64–30.04 thousand ind./m². Chironomid larvae constitute the base of the population. The biomass is composed by dragonflies *Libellula* sp., Chironomids, and mollusks *Bithynia tentaculata*.

Keywords: the Ural River, the Bottom Invertebrates, the Communities

For citation: Krayneva T. S., Pan'kov N. N. [The fauna and benthic communities of invertebrates of the Ural river within the Atuar steppe (Orenburg state nature reserve)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 275-288. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-275-288>.

Введение

Урал – один из крупнейших водотоков Европы, уступающий в этой части света по своей протяжённости только р. Волге и Дунаю. Его длина составляет 2 428 км, площадь бассейна – 231 000 км² [Чибилёв, 1987].

Хозяйственное значение р. Урала, как главной водной артерии региона, чрезвычайно велико. Эта река широко используется в целях промыслового и любительского рыболовства, водоснабжения промышленных объектов и населённых пунктов, орошения сельскохозяйственных угодий [Чибилёв, 2008; Винокуров и др., 2010; Гареев, Фатхутдинова, 2017]. Высоко оценивается и её туристско-рекреационный потенциал [Чибилёв, 1995; Мелешкин, Чибилёв, 2009].

Река Урал протекает по густонаселенной территории, характеризующейся развитой промышленностью, сельским хозяйством и транспортной инфраструктурой [Чибилёв, 2008]. В силу этого гидрологический режим р. Урала значительно изменен, а многие водотоки его бассейна испытывают интенсивное и разнокачественное загрязнение [Гареев, Фатхутдинова, 2015; Филинова, 2017].

Несмотря на вышесказанное, р. Урал и его притоки относятся к числу водных объектов, гидробиологическая изученность которых явно недостаточна, что на фоне их большого социального и экономического значения выглядит парадоксально.

Степень изученности

Первые сведения по фауне донных животных р. Урал относятся к последней трети XVIII в., когда знаменитый путешественник и естествоиспытатель академик Императорской Академии наук и художеств П.С. Паллас, будучи руководителем 1-го отряда Оренбургской экспедиции, собрал обширные коллекции беспозвоночных, населяющих изучаемую территорию [Паллас, 1809].

Последующие работы по изучению животного населения водоёмов бассейна р. Урал относятся уже к первой половине XIX в., когда известный энтомолог Э.И. Эверсманн привел для этого региона и Поволжья список из 32 видов стрекоз [Eversmann, 1836].

Гидрофаунистические исследования в бассейне р. Урала продолжились только в начале XX в. Так, краевед П.А. Воронцовский опубликовал серию работ, посвящённых стрекозам [Воронцовский, 1909, 1912а, 1913], ракообразным [Воронцовский, 1912б] и моллюскам [Воронцовский, 1912в, 1922]. Известны статьи энтомолога А.Н. Бартенева [1911а, б, 1912], содержащие сведения о стрекозах окрестностей г. Верхнеуральска, Иргизлы и Оренбурга.

Сведения о ручейниках р. Урала имеются в публикации А.В. Мартынова [1914]. Данные о ракообразных-перакаридах нижнего течения представлены в работе А.Н. Державина [1926]. Серия статей по донной фауне этого водотока опубликована А.Л. Бенингом [1928, 1930, 1938].

Из числа исследований 1950-х гг. отметим работы В.Я. Панкратовой [1952] по личинкам хирономид нижнего течения р. Урал, И.А. Рубцова [1952] по фауне мошек, и статью Г.А. Стальмаковой [1954], содержащую сведения по ряду групп донных животных среднего течения этой реки.

В 1959–1967 гг. коллектив кафедры биологии Оренбургского медицинского института обследовал участок р. Урала общей протяженностью около 700 км – от окрестностей г. Орска до устья р. Илек. Наряду с главной рекой изучались и её притоки, включая крупнейший – р. Сакмару. Результаты исследований опубликованы в серии работ и обобщены в коллективной монографии [Драбкин и др., 1971]. Авторы монографии констатировали для р. Урала и его притоков 178 видов и форм донных животных (включая мейобентос), привели сведения по численности и биомассе зообентоценозов, их сезонной динамике и влиянию на них промышленных сточных вод г. Орска и Новотроицка.

Сведения о таксономическом составе донной фауны р. Урала в районе г. Оренбурга изложены в статье Е.Г. Мартыновой [1967].

В 1974 г. вышла из печати статья Л.П. Никитиной, В.М. Кононовой, Е.Г. Мартынова [1974], содержащая список из 48 видов моллюсков р. Урала и его некоторых притоков.

Результаты исследований зообентоса 30-километрового участка р. Урала в районе г. Оренбурга, проведённые в 1986 и 1987 гг., изложены в информационных материалах Л.П. Никитиной [1989].

Конец XX – начало XXI вв. ознаменовались очередной серией работ, посвященных различным группам зообентоса р. Урала и её притоков. В этот период В.В. Пирогов с соавторами [Pirogov, Tarasov, Kazantseva, 1994] опубликовали результаты малакофаунистических исследований в среднем и нижнем течении р. Урала и ряде типичных водоёмов его бассейна. По оригинальным и литературным данным, для этого региона ими отмечено 80 видов пресноводных моллюсков.

Материалы по зообентосу среднего течения р. Урала и оценки качества воды по составу донной фауны в районе г. Новотроицка содержатся в статье В.Г. Боева [1996].

Сведения по ряду групп амфибиотических насекомых представлены в монографии В.А. Немкова [2011].

Данные по фауне стрекоз Оренбургской области обобщены в статье Е.И. Маликовой и А.Ю. Харитонova [2014], констатирующей для бассейна р. Урала в пределах этой территории 49 видов.

Макрзообентос верхнего и среднего течения р. Урала и его притоков на участках, подверженных хроническому антропогенному загрязнению, изучался Е.И. Филиновой [2017].

В литературе упоминается об исследованиях зообентоса среднего течения р. Урал, выполненных сотрудниками Института экологии Волжского бассейна РАН в 2005 г. [Гареев, Фатхугдинова, 2017], однако их результаты остались неопубликованными и недоступны для ознакомления.

Несмотря на давнюю историю гидрофаунистических исследований в бассейне р. Урала и многочисленные публикации по указанной теме, этот регион остаётся малоисследованным. Данное суждение особенно справедливо для таких важных групп донной фауны, как малоцетинковые черви, подёнки, веснянки, ручейники и хирономиды, сведения по которым крайне отрывочны. Нескольким более исследованными являются моллюски и стрекозы, но и для них полнота выявления фауны оставляет желать лучшего.

Природные условия

Река Урал традиционно подразделяется на три участка: верхний (от истока до г. Орска), средний (от г. Орска до г. Уральска) и нижний (от г. Уральска до устья).

Рельеф бассейна Среднего Урала разнообразен. В северной его части распространены горные ландшафты; низменные равнины встречаются только по долинам рек. Восточную часть занимает плоская возвышенная равнина (пенеплен) с отдельными останцами. На юге между широкими речными долинами р. Урала и Илека поднимается асимметричное Урало-Илекское междуречье [Ресурсы ..., 1966].

Климат бассейна Среднего Урала резко континентальный. Для этой территории характерны суровая малоснежная зима и знойное, сухое лето. Годовые суммы осадков уменьшаются с северо-запада на юго-восток с 350–400 мм до 300 мм и менее [Чибилёв, 1995].

Из-за общей сухости климата водность р. Урал, несмотря на обширную водосборную площадь, сравнительно невелика [Чибилёв, 1995]. Средний годовой расход воды у г. Оренбурга составляет всего 112 м³/с [Ресурсы ..., 1966].

Основным источником питания р. Урал в его среднем течении является снеговой покров, на долю которого приходится 60–80% (до 96%) годового стока [Чибилёв, 1995]. Дожди в силу их скудости, слабой водоупорности горных пород, небольших уклонов местности и высоких показателей испарения в летний период, в этом процессе существенной роли не играют.

Половодье в среднем течении р. Урал начинается в период с 29 марта по 6 апреля и заканчивается 3–10 июня. В это время река выходит из берегов и разливается на 2–12 км. Подъём уровня воды у г. Оренбурга в рекордные годы превышает 9 м [Драбкин и др., 1971].

Максимальный прогрев воды наблюдается в июле. В это время её среднемесячная температура у г. Оренбурга составляет 22.5°C.

Минерализация воды р. Урала в его среднем течении меняется в широких пределах – от 229.3 мг/л во время половодья и до 713–717 мг/л в период зимней межени. По ионному составу они относятся к водам гидрокарбонатного класса кальциевой или натриевой группы [Драбкин и др., 1971].

Кислородный режим в период открытой воды благоприятный (85–150% насыщения). В подлёдный период может наблюдаться некоторый дефицит кислорода (10.2–40.3% насыщения), связанный с поступлением в реку сточных вод г. Оренбурга [Драбкин и др., 1971].

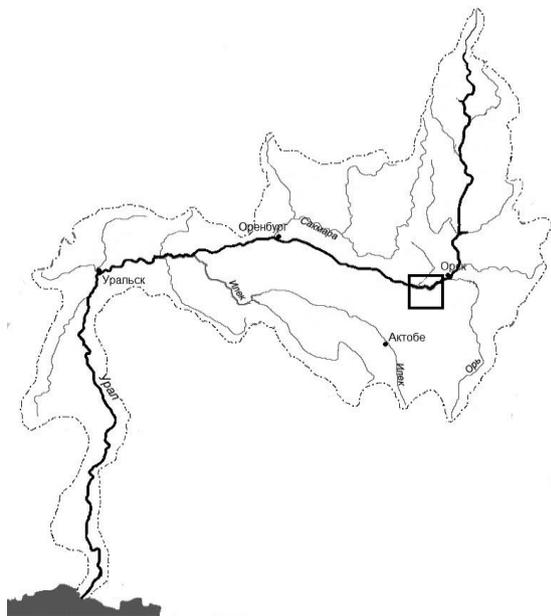
В среднем течении Урал имеет характер спокойной равнинной реки с извилистым руслом, ширина которого изменяется от 50 до 100 м. Русло сопровождается обширной, до 2–3 км, поймой с развитой системой пойменных водоёмов. Глубины в межень варьируют на перекатах от 0.2 до 0.7 м, на плёсах – от 1–3 до 5–10 м. Грунты представлены различными фракциями гравия и песками, на перекатах – с примесью гальки.

Важной особенностью р. Урал является интенсивное протекание руслового процесса. Его проявлением выступает большое количество перекатов, постоянно меняющих своё положение на продольном про-

филе водотока. Другое следствие – повышенная мутность воды (средняя многолетняя 310 г/м³) и малая прозрачность – от нескольких сантиметров до 1.5 м [Драбкин и др., 1971].

Материал и методы

В основу настоящей публикации положены результаты обработки 29 сборов имаго амфибиотических насекомых, сделанных С.Л. Есюниным в апреле и мае 1997 и 2000 гг., и Т.С. Крайневой – в июле 2017 г., а также 22 количественные пробы зообентоса, отобранные Т.С. Крайневой в июле 2017 г.



Бассейн р. Урал. Квадратной рамкой обозначен район исследований
[The basin of the Ural River. A square frame indicates the research area]

Материал отбирался на территории ФГБУ «Государственный природный заповедник Оренбургский» в пределах участка «Айтуарская степь» (окрестности пос. Айтуар, рисунок). Исследованиями были охвачены русло р. Урала, а также пойменные водоёмы (старицы и озёра).

Сбор имаго амфибиотических насекомых осуществлялся при помощи энтомологического сачка и вручную. Количественные пробы зообентоса отбирались с помощью бентометра конструкции В.В. Богатова [1994] и гидробиологическим скребком. Обработка материала осуществлялась по стандартной методике [Методика..., 1975].

Идентификация животных выполнялась по определителям О.А. Черновой [1964], Л.А. Жильцовой [1964, 2003], О.Л. Качаловой [1987], Ashe, Cranston [1990], Н.Ю. Ключе [1997], В.Д. Иванова, В.Н. Григоренко, Т.И. Арефиной [2001], Н. Vårdal, A. Bjørlo & O.A. Sæther, [2002], Langton, Pinder [2007], Sæther [2008], В.А. Тесленко и Л.А. Жильцовой [2009], Ashe, O'Connor [2009, 2012] и Gilka [2011]. Подёнки, веснянки и ручейники идентифицированы Н.Н. Паньковым. Малощетинковые черви определены Е.Ю. Крайневым, моллюски – Н.Б. Овчанковой, имаго комаров-звонцов – Т.С. Крайневой под контролем А.Б. Крашенинникова.

Таксономический состав

В составе фауны донных беспозвоночных русла р. Урал и водоёмов его поймы выявлено 70 видов и форм (табл. 1). Наиболее разнообразно представлены подёнки и хирономиды, насчитывающие 13 и 12 видов и форм соответственно. Сравнительно богаты видами ручейники (10) и веснянки (7). Среди прочих беспозвоночных зарегистрированы брюхоногие и двустворчатые моллюски (5 и 6 видов соответственно), малощетинковые черви (5), пиявки, ракообразные и стрекозы (по 2 вида), клопы и жуки (по 1), и нехирономидные двукрылые (представители 4 семейств).

В русле р. Урал отмечено 54 вида и формы донных животных, в водоёмах поймы – 21. Общими для водотока и пойменных водоёмов являются только пять видов, что свидетельствует о довольно высокой специфичности населяющей их фауны.

В целом таксономический состав зообентоса р. Урал достаточно типичен для водотоков равнинных возвышенностей и предгорий востока Европейской России с песчано-гравийно-галечными грунтами. Это сходство подчёркивается присутствием двустворчатых моллюсков *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818), роющих подёнок *Ephemera lineata* Eaton, 1870 и *Ephoron virgo* (Olivier, 1791), потамобионтных подёнок *Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767), клопов *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1803) и ручейников *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834), *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865, *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781) и *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834, образующих характерный фон донной фауны рек данного типа.

В то же время, нами не обнаружены столь типичные для них речные чашечки *Ancylus fluviatilis* O.F. Muller, 1774. Вызывает вопросы отсутствие в наших сборах представителей родов *Palingenia* и *Oligoneuriella*, чрезвычайно обычных в крупных равнинных потоках и отмеченных авторами монографии для среднего течения р. Урал [Драбкин и др., 1971].

Эти подёнки обитали и в Средней Каме до превращения её в каскад водохранилищ, но позднее исчезли в связи с деградацией их местообитаний. С чем связано их отсутствие в наших сборах из р. Урал –

остаётся только гадать.

Таблица 1

Таксономический состав донных беспозвоночных русла р. Урал и пойменных водоёмов в окрестностях пос. Айтуар

[Taxonomic composition of bottom invertebrates of the Ural riverbed and floodplain reservoirs in the vicinity of the village of Aituar]

Таксон	Русло р. Урал	Водоёмы поймы
Семейство Naididae		
<i>Nais elinguis</i> O.F. Mueller, 1773	+	-
Семейство Tubificidae		
<i>Aulodrilus pigueti</i> Kowalewski, 1914	+	-
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862	+	+
<i>Potamothrix heuscheri</i> (Bretscher, 1900)	+	-
<i>Tubifex tubifex</i> (O.F. Mueller, 1773)	+	+
КЛАСС HIRUDINEA		
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linne, 1758)	+	+
<i>Erpobdella octoculata</i> (Linne, 1758)	+	-
КЛАСС BIVALVIA		
<i>Euglesa pulchella</i> (Jenyns, 1832)	+	-
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	-
<i>Euglesa henslowana</i> (Sheppard, 1823)	+	-
<i>Euglesa supina</i> (Sccmidt, 1850)	+	-
<i>Sphaerium rivicola</i> (Lamarck, 1818)	+	-
<i>Musculium lacustre</i> (O.F. Muller, 1774)	+	-
КЛАСС GASTROPODA		
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	+
<i>Stagnicola palustris</i> (O.F. Muller, 1774)	-	+
<i>Gyraulus albus</i> (O.F. Muller, 1774)	-	+
<i>Gyraulus acronicus</i> (Ferussac, 1807)	+	+
<i>Hipppeutis complanatus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+
КЛАСС CRUSTACEA		
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	+	-
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	+	-
КЛАСС INSECTA		
ОТРЯД PLECOPTERA		
Семейство Perlodidae		
<i>Isogenus nubecula</i> Newman, 1833	+	-
<i>Isoperla difformis</i> (Klapalek, 1909)	+	-
<i>Perlodes dispar</i> Rambur, 1842	+	-
Семейство Chloroperlidae		
<i>Siphonoperla burmeisteri</i> (Pictet, 1839)	+	-
Семейство Taeniopterygidae		
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)	+	-
Семейство Capniidae		
<i>Capnia bifrons</i> Newman, 1839	+	-
Семейство Leuctridae		
<i>Leuctra fusca</i> (Linnaeus, 1758)	+	-
ОТРЯД ЕРHEMЕРOPTERA		
Семейство Siphonuridae		
<i>Siphonurus alternatus</i> Say, 1824	-	+
Семейство Baetidae		
<i>Baetis fuscatus</i> (Linnaeus, 1761)	+	-
<i>Baetis scambus</i> Eaton, 1870.	+	-

Таксон	Русло р. Урал	Водоёмы поймы
<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1830	+	-
<i>Cloeon bifidum</i> Bengtsson, 1912	+	-
Семейство Heptageniidae		
<i>Ecdyonurus aurantiacus</i> (Burmeister, 1839)	+	-
<i>Heptagenia coerulans</i> Rostock, 1878	+	-
<i>Heptagenia sulphurea</i> (Mueller, 1776)	+	-
Семейство Ephemeridae		
<i>Ephemera lineata</i> Eaton, 1870	+	-
Семейство Polymitarcyidae		
<i>Ephoron virgo</i> (Olivier, 1791)	+	-
Семейство Potamanthidae		
<i>Potamanthus luteus</i> (Linnaeus, 1767)	+	-
Семейство Caenidae		
<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	+	-
<i>Caenis macrura</i> Stephens, 1835	+	-
ОТРЯД TRICHOPTERA		
Семейство Polycentropodidae		
<i>Polycentropus flavomaculatus</i> Pictet, 1834	+	-
Семейство Hydropsychidae		
<i>Cheumatopsyche lepida</i> (Pictet, 1834)	+	-
<i>Hydropsyche contubernalis</i> McLachlan, 1865	+	-
<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)	+	-
Семейство Leptoceridae		
<i>Mustacides azureus</i> (Linnaeus, 1761)	+	-
Семейство Psychomyiidae		
<i>Psychomyia pusilla</i> (Fabricius, 1781)	+	-
Семейство Hydroptilidae		
<i>Hydroptila</i> sp.	+	-
<i>Agraylea</i> sp.	+	-
Семейство Brachycentridae		
<i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834	+	-
Семейство Limnephilidae		
<i>Limnephilus rhombicus</i> (Linnaeus, 1758)	-	+
ОТРЯД ODONATA		
Семейство Platycnemidae		
<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)	+	-
Семейство Libellulidae		
<i>Libellula</i> sp.	-	+
ОТРЯД НЕМИПТЕРА		
Семейство Aphelocheiridae		
<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1803)	+	-
ОТРЯД DIPTERA		
Семейство Chironomidae		
Подсемейство Tanypodinae		
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	+	-
<i>Nilotanyus dubius</i> (Meigen, 1804)	-	+
<i>Thienemannimyia lentiginosa</i> (Fries, 1823)	-	+
Подсемейство Orthocladiinae		
<i>Corynoneura gratias</i> Schlee, 1968	-	+
<i>Cricotopus bicinctus</i> (Meigen, 1818)	-	+
<i>Pseudosmittia trilobata</i> (Edwards, 1929)	-	+
<i>Smittia leucopogon</i> (Meigen, 1804)	-	+
<i>Smittia nudipennis</i> (Goetghebuer, 1913)	+	-
Подсемейство Chironominae		
<i>Chironomus pallidivittatus</i> Edwards, 1929	-	+

Таксон	Русло р. Урал	Водоёмы поймы
<i>Dicrotendipes pulsus</i> (Walker, 1856)	-	+
<i>Paratendipes albimanus</i> (Meigen, 1818)	-	+
<i>Polypedilum sordens</i> (Van der Wulp, 1874)	-	+
Семейство Simuliidae		
<i>Simuliidae indet.</i>	+	-
Семейство Limoniidae		
<i>Dicranota</i> sp.	+	-
Tipulidae		
<i>Tipulidae indet.</i>	+	-
Ceratopogonidae		
<i>Ceratopogonidae indet.</i>	+	-
ОТРЯД COLEOPTERA		
Семейство Elmidae		
<i>Elmis</i> sp.	+	-

Среди интересных особенностей животного населения среднего течения р. Урал отметим присутствие в её составе представителей понто-каспийского фаунистического комплекса, бокоплавов *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) и мизид *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), что придаёт этому водотоку характерный зоогеографический колорит.

Особенно интересно нахождение последнего вида, не отмечавшегося в предыдущих исследованиях. Возможно, его вселение в среднее течение р. Урал произошло лишь недавно.

В то же время, в среднем течении р. Урал не встречены другие каспийские вселенцы, а именно амфиподы *Pontogammarus abbreviatus* (Sars, 1894), *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898), *Stenogammarus macrurus* (Sars, 1894) и мизиды *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882, известные из Средней Камы до превращения её в каскад водохранилищ [Таусон, 1947]. Не обнаружены здесь и своеобразные бокоплавы *Corophium curvispinum* Sars, 1895, по сей день населяющие камские водохранилища и их некоторые притоки [Паньков, 2000].

Таким образом, эти беспозвоночные продвинулись по системе р. Волги и Камы примерно на 2 500 км вверх по течению, но в р. Урал не встречаются и в 1 700 км от устья, что выглядит довольно необычным.

Сообщества зообентоса

В пределах изученного участка р. Урал представляет собой равнинную реку шириной 60–80 м и глубинами до 2 м. Температура воды в период наблюдения составила 18–20°C.

Большую часть русла занимают песчано-гравийно-галечные грунты, в прибрежье – со слабым заилением. На перекатах, где скорость течения достигает 1.0 м/с, а глубины на стрежне не превышают 0.6–0.8 м, возрастает доля крупных фракций (валунов и галечника) за счет снижения песчано-гравийной составляющей.

Здесь формируется, по сути, единственный тип зообентоценоза с тремя его разновидностями, приуроченными к различным элементам речного русла. Его биомасса изменяется в пределах 29.32–31.68 г/м² при численности 18.1–32.44 тыс. экз/м² (табл. 2).

В составе сообщества зарегистрировано 48 видов и форм. Безусловными доминантами выступают подёнки *Ephoron virgo* (Olivier, 1791); на их долю приходится, в среднем, 40% общей биомассы донных животных. Наряду с ними велико значение личинок комаров-звонцов (36%). В сложении структуры зообентоценоза заметную роль играют личинки комаров-болотниц Limoniidae (род *Dicranota*), малошетиновые черви *Nais elinguis* O.F. Mueller, 1773, ручейники *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865 и *Hydroptila* sp., подёнки *Baetis vernus* Curtis, 1830 и *Heptagenia sulphurea* (Mueller, 1776), клопы *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1803), моллюски *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), *Euglesa supina* (Schmidt, 1850) и *Musculium lacustre* (O.F. Muller, 1774).

На перекатах этот тип зообентоценоза претерпевает некоторые изменения. Так, вклад доминанта *E. virgo* в биомассу сообщества падает, в среднем, до 30%, практически полностью исчезают олигохеты. На этом фоне заметно возрастает значение ручейников *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834), *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834) и *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781), а также подёнок *Baetis vernus* Curtis, 1830.

В рипали формируется другая разновидность этого зообентоценоза. Его характерными особенностями являются резко выраженное доминирование *E. virgo*, на долю которого приходится до 67% общей биомассы зообентоса, а также заметна роль мизид *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), подёнок *Ephemera lineata* Eaton, 1870 и малощетинковых червей *N. elinguis*. Одновременно в составе донной фауны появляются двустворчатые моллюски *Euglesa pulchella* (Jenyns, 1832), и практически полностью исчезают литофильные клопы *A. aestivalis*, ручейники *Ch. lepida* и *P. pusilla*.

В медиали водотока зообентоценоз *E. virgo* представлен своего рода средним вариантом.

Таблица 2

Структура населения, численность (N, тыс. экз/м²) и биомасса (B, г/м²) зообентоценозов р. Урал в окрестностях пос. Айтуар

[Population structure, number (N, thousand copies/m²) and biomass (B, g/m²) of zoobenthoceneses of the Ural River in the vicinity of the village of Aituar]

Вид, группа	Основные (песчано-гравийно-галечные) грунты						Серые илы с примесью грубого детрита	
	Медиаль плёса		Рипаль плёса		Перекааты		Прибрежная полоса	
	N	B	N	B	N	B	N	B
<i>E. virgo</i>	1.14	12.16	1.23	16.80	0.97	8.75	0	0
Chironomidae	19.92	4.93	10.02	2.10	26.56	6.57	0.12	0.02
<i>Dicranota</i> sp.	0.25	2.60	0	0	0.30	2.53	0	0
<i>N. elinguis</i>	1.53	1.45	4.59	4.35	0	0	2.20	0.02
<i>H. pellucidula</i>	0.26	1.23	0.01	0.11	0.35	0.64	0	0
<i>B. vernus</i>	0.64	1.15	0.09	0.39	0.87	1.51	0	0
<i>A. aestivalis</i>	0.11	0.96	0	0	0.15	1.28	0	0
<i>H. sulphurea</i>	0.19	0.80	0.01	0.03	0.25	1.07	0	0
<i>B. tentaculata</i>	0.02	0.65	0.06	1.95	0.03	0.87	0	0
<i>H. contubernalis</i>	0.15	0.62	0.02	0.34	0.19	0.63	0	0
<i>E. supina</i>	0.39	0.58	1.17	1.74	0.61	0.23	0	0
<i>M. lacustre</i>	0.03	0.54	0.09	1.62	0.04	0.72	0	0
<i>Hydroptila</i> sp.	0.27	0.52	0.09	0.18	0.32	0.65	0	0
<i>P. pusilla</i>	0.19	0.46	0	0	0.25	0.61	0	0
<i>Ch. lepida</i>	0.10	0.43	0	0	0.10	0.57	0	0
<i>E. lineata</i>	0.05	0.29	0.15	0.87	0	0	0	0
<i>P. lacustris</i>	0.01	0.03	0.03	0.09	0	0	0.20	0.60
<i>L. hoffmeisteri</i>	0	0	0	0	0	0	11.14	7.72
<i>T. tubifex</i>	0	0	0	0	0	0	1.42	1.06
<i>S. palustris</i>	0	0	0	0	0	0	0.02	3.24
Прочие	0.61	1.34	0.54	1.11	1.45	2.69	0.35	1.02
Всего	25.86	30.74	18.1	31.68	32.44	29.32	15.45	13.68

Характерным для р. Урал маргинальным биотопом является более или менее широкая прибрежная полоса русла. Глубины здесь изменяются в пределах 0.3–1.7 м, течение едва заметно, грунты представлены серыми илами с той или иной примесью грубого растительного детрита.

В пределах этого биотопа формируется качественно обедненный, но довольно продуктивный зообентоценоз, в составе которого зарегистрировано 13 видов и форм. Его биомасса составляет 13.68 г/м² при численности 15.45 тыс. экз/м². Основу численности и биомассы составляют малощетинковые черви, среди которых резко преобладает *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862. Весомый вклад в структуру сообщества вносят моллюски *Stagnicola palustris* (O.F. Muller, 1774). Олигохетам и моллюскам сопутствуют мизиды *P. lacustris*. Наряду с ними, встречаются личинки слепней Tabanidae, земноводных комариков Dixidae, комаров-звонцов Chironomidae и комаров-долгоножек Tipulidae.

Для р. Урал характерна развитая система пойменных водоёмов – стариц и пойменных озёр. Некоторые из них в меженный период сохраняют непосредственную связь с руслом реки, другие же полностью от него изолированы. Особенностью этих водоёмов является накопление донных отложений в виде серых и чёрных илов с той или иной примесью растительного детрита. Извлечение грунта на поверхность часто сопровождается характерным запахом сероводорода, что может указывать на неблагоприятные респираторные условия в бентали.

В старицах и пойменных озёрах формируются своеобразные пелофильные зообентоценозы. Биомасса сообществ изменяется в пределах 19.2–34.24 г/м² при численности 5.64–30.04 тыс. экз/м² (в среднем 26.72 г/м² и 17.84 тыс. экз/м², соответственно). Основу численности составляют личинки комаров-звонцов; на их долю приходится 86.7% её общей величины. Биомасса складывается, главным образом, за

счёт личинок стрекоз *Libellula sp.* (39%), хирономид (25%) и моллюсков *B. tentaculata* (23%). Постоянным компонентом донной фауны являются брюхоногие моллюски *Gyraulus albus* (O.F. Muller, 1774) и *Hipppeutis complanatus* (Linnaeus, 1758), а также подёнки *Siphonurus alternatus* Say, 1824.

Полученные нами результаты весьма существенно отличаются от сведений, приводящихся в литературе [Драбкин и др., 1971]. Так, по данным авторов цитированной монографии, биомасса зообентоса галечно-гравийных грунтов в районе г. Орска составляла всего 2.6 г/м² при численности 1.9 тыс. экз/м². В районе г. Оренбурга в летние месяцы, без учёта моллюсков, эти показатели изменялись в пределах 0.8–3.8 г/м² и 0.8–1.5 тыс. экз/м² соответственно.

Возникает естественный вопрос: что же произошло с экосистемой среднего течения р. Урал за минувшие полвека, из-за чего продуктивность донной фауны этого водотока возросла на целый порядок?

На наш взгляд, эта картина вряд ли объясняется какими-либо существенными изменениями в речных зообентоценозах. Скорее всего, ответ кроется в неверной методике полевых исследований: для отбора количественных проб зообентоса на галечно-гравийных грунтах авторы [Драбкин и др., 1971] использовали ковшовый дночерпатель, сфера применения которого ограничена илами и затопленными почвами, а для тяжёлых моделей – ещё и песчаными грунтами [Жадин, 1960].

К сожалению, практика применения ковшовых дночерпателей в условиях, для которых они не предназначены, не такая уж и редкость. В частности, известны публикации, содержащие сведения по численности и биомассе зообентоценозов ряда притоков Средней Камы, добытые при помощи указанных приборов. Сопоставление этих сведений с результатами, полученными посредством адекватных методик, показывает, что дночерпатели занижают оценки численности и биомассы донной фауны, как минимум, в два – шесть раз, а в некоторых случаях – на порядок и более [Паньков, 2000].

В целом, уровень развития зообентоценозов среднего течения р. Урал, по сравнению с другими водотоками восточной окраины Европейской России, сопоставимыми по своим морфометрическим показателям и характеру грунтов, следует оценить как довольно высокий. Так, численность и биомасса донной фауны песчано-гравийно-галечных грунтов среднего течения р. Сылвы в разные годы составляла 1.9–3.5 тыс. экз/м² и 4.0–11.2 г/м² соответственно, Очёра – 5.98–6.97 тыс. экз/м² и 14.2–18.2 г/м², Обвы – 2.96–4.78 тыс. экз/м² и 17.20–26.03 г/м², Верхней Камы – 0.14 тыс. экз/м² и 8.39 г/м² [Паньков, 2000]. Биомасса зообентоса нижнего течения р. Вишеры составила 15.7 г/м² [Шилкова, 1983].

По-видимому, повышенный уровень развития зообентоса р. Урал связан с особенностями географического положения его бассейна, находящегося на крайнем юго-востоке Европейской России, в области распространения чернозёмов и интенсивного земледелия

Выводы

1. В составе фауны донных беспозвоночных русла р. Урала и водоёмов его поймы выявлено 70 видов и форм. Наиболее разнообразно представлены подёнки и хирономиды, насчитывающие 13 и 12 видов и форм соответственно. Сравнительно богаты видами ручейники (10) и веснянки (7). Среди прочих беспозвоночных зарегистрированы брюхоногие и двустворчатые моллюски (5 и 6 видов соответственно), малощетинковые черви (5), пиявки, ракообразные и стрекозы (по 2 вида), клопы и жуки (по 1), и нехирономидные двукрылые (представители 4 семейств). В русле р. Урал отмечено 54 вида и формы донных животных, в водоёмах поймы – 21. Таксономический состав зообентоса р. Урала достаточно типичен для водотоков равнинных возвышенностей и предгорий востока Европейской России с песчано-гравийно-галечными грунтами.

2. На песчано-гравийно-галечных грунтах, занимающих большую часть русла р. Урала, формируется зообентоценоз, в составе которого доминируют подёнки *E. virgo*. Им сопутствуют личинки комаров-звонцов Chironomidae. Заметную роль играют личинки комаров-болотниц Limoniidae, малощетинковые черви *N. elinguis*, ручейники *H. contubernalis* и *Hydroptila sp.*, подёнки *B. vernus* и *H. sulphurea*, клопы *A. aestivalis*, моллюски *B. tentaculata*, *E. supina* и *M. lacustre*. Биомасса сообщества изменяется в пределах 29.32–31.68 г/м² при численности 18.1–32.44 тыс. экз/м².

3. Характерным для р. Урал маргинальным биотопом является прибрежная полоса русла. В её пределах формируется пелофильный зообентоценоз, основу численности и биомассы которого составляют малощетинковые черви *L. hoffmeisteri*. Им сопутствуют моллюски *S. palustris* и мизиды *P. lacustris*. Биомасса сообщества составляет 13.68 г/м² при численности 15.45 тыс. экз/м².

4. В старицах и пойменных озёрах формируются пелофильные зообентоценозы, биомасса которых изменяется в пределах 19.2–34.24 г/м² при численности 5.64–30.04 тыс. экз/м². Основу численности составляют личинки комаров-звонцов. Биомасса слагается за счёт личинок стрекоз *Libellula sp.*, хирономид и моллюсков *B. tentaculata*. Постоянным компонентом донной фауны являются брюхоногие моллюски *G. albus* и *H. complanatus*, а также подёнки *S. alternatus*.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Бартенов А.Н. Материалы к фауне стрекоз (Odonata) окрестностей г. Оренбурга // Русское энтомологическое обозрение. 1911а. Т. 11, № 1. С. 158–159.
2. Бартенов А.Н. Материалы по стрекозам палеарктической Азии из коллекции Зоологического музея Императорской Академии наук. I // Ежегодник Зоологического музея АН. 1911б. Т. 16. С. 409–448.
3. Бартенов А.Н. Материалы по стрекозам палеарктической Азии из коллекции Зоологического музея Императорской Академии наук. II // Ежегодник Зоологического музея АН. 1912. Т. 17. С. 289–310.
4. Бенинг А.Л. Каспийские реликты среднего течения Урала // Русский гидробиологический журнал. 1928. Т. 7, № 10–12. С. 263.
5. Бенинг А.Л. Уральская экспедиция Волжской биологической станции // Гидробиологический журнал. 1930. Т. 8, № 10–12. С. 145–146.
6. Бенинг А.Л. Материалы по гидробиологии р. Урала // Тр. Каз. ФАН СССР. 1938. Т. 2, вып. 11. С. 153–157.
7. Боев В.Г. Зообентос среднего течения реки Урал и оценка качества воды по составу донного населения // Вопросы экологии животных Южного Урала. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та, 1996. С. 30–48.
8. Богатов В.В. Экология речных сообществ Российского Дальнего Востока. Владивосток, 1994. 209 с.
9. Винокуров Ю.И. и др. Региональные экологические проблемы в трансграничных бассейнах рек Урал и Иртыш // Известия РАН. Сер. географ. 2010. № 3. С. 95–104.
10. Воронцовский П.А. Материалы к фауне стрекоз (Odonata) окрестностей г. Оренбурга // Известия Оренбург. отд. Русского географ. общества, 1909. Вып. 21. С. 113–120.
11. Воронцовский П.А. Материалы к изучению фауны стрекоз (Odonata) окрестностей г. Оренбурга // Известия Оренбург. отд. Русского географ. общества, 1912а. Вып. 23. С. 100–114.
12. Воронцовский П.А. Материалы к изучению фауны ракообразных (Crustacea) окрестностей г. Оренбурга // Известия Оренбург. отд. Русского географ. общества. 1912б. Вып. 23. С. 125–126.
13. Воронцовский П.А. Материалы к изучению фауны моллюсков (Mollusca) окрестностей г. Оренбурга // Известия Оренбург. отд. Русского географ. общества. 1912в. Вып. 23. С. 121–124.
14. Воронцовский П.А. Материалы к изучению фауны стрекоз (Odonata) окрестностей г. Оренбурга (сборы 1912 года) // Известия Оренбург. отд. Русского географ. общества, 1913. Вып. 24. С. 111–113.
15. Воронцовский П.А. Материалы к изучению моллюсков окрестностей г. Оренбурга // Труды Общества изучения Киргизского края. 1922. Вып. 3. С. 40–49.
16. Гареев А.М., Фатхутдинова Р.Ш. Гидролого-экологическая характеристика бассейна реки Урал (в пределах Российской Федерации) // Чистая вода России: сб. материалов XIII Междунар. науч.-практ. симпозиума и выставки. Екатеринбург, 2015. С. 76–82.
17. Гареев А.М., Фатхутдинова Р.Ш. Гидролого-экологические основы управления водохозяйственной деятельностью в бассейне реки (на примере бассейна реки Урал в пределах РФ) // Вестник Академии наук Республики Башкортостан. 2017. Т. 23, № 2(86). С. 65–74.
18. Державин А.Н. К познанию перакарид р. Урала // Русский гидробиологический журнал, 1926. Т. 5, № 3–4. С. 48–52.
19. Драбкин Б.С. и др. Гидробиология реки Урала. Челябинск: Южно-Урал. кн. изд-во, 1971. 104 с.
20. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высш. шк., 1960. 192 с.
21. Жильцова Л.А. Отряд Plesoptera – Веснянки // Определитель насекомых Европейской части СССР. М.; Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 177–200.
22. Жильцова Л.А. Обзор веснянок сем. Leuctridae (Plesoptera) фауны России и сопредельных стран // Фауна, проблемы экологии, этологии и физиологии амфибиотических и водных насекомых России: материалы VI Всерос. трихоптеролог. симпозиума, I Всерос. симпозиума по амфибиот. и водным насекомым. Воронеж, 2000. С. 11–15.
23. Жильцова Л.А. Веснянки (Plesoptera). Группа Euholognatha. СПб.: Наука, 2003. 538 с.
24. Иванов В.Д., Григоренко В.Н., Арефина Т.И. Trichoptera ручейники // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 2001. Т. 5. Высшие насекомые. С. 7–72.
25. Качалова О.Л. Отряд Trichoptera – Ручейники // Определитель насекомых Европейской части СССР. Л.: Наука, 1987. Т. 4. Большескрылые, верблюдки, сетчатокрылые, скорпионозные мухи и ручейники. С. 107–193.
26. Клюге Н.Ю. Поденки (Ephemeroptera) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 1997. Т. 3. Паукообразные. Низшие насекомые. С. 175–220.
27. Макаренченко Е.А. Chironomidae комары-звонцы // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб., 2000. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые. С. 210–295.
28. Маликова Е.И., Харитонов А.Ю. К фауне стрекоз (Odonata) Оренбургской области // Евразийский энтомологический журнал. 2014. Вып. 13(4). С. 229–233.

29. Мартынов А.В. К познанию фауны Trichoptera Урала в пределах Уфимской и Оренбургской губерний // Труды Русского энтомологического общества, 1914. Т. 45, вып. 5. С. 1–22.
30. Мартынова Е.Г. Бентос р. Урал в районе Оренбурга // Гидробиологический журнал. 1967. Т. 3, № 3. С. 66–69.
31. Мелешкин Д.С., Чибилёв А.А. Особенности использования туристско-рекреационных ресурсов и перспективы развития сети ООПТ долины реки Урал // Вестник Оренбургского государственного университета. 2009. № S10-2. С. 297–299.
32. Методика изучения биоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф.Д. Мордухая-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
33. Немков В.А. Энтомофауна степного Приуралья (история формирования и изучения, состав, изменения, охрана). М.: Университетская книга, 2011. 316 с.
34. Никитина Л.Н. Бентос русла реки Урал // Водные экосистемы Урала, их охрана и рациональное использование: информационные материалы. Свердловск, 1989. С. 96.
35. Никитина Л.П., Кононова В.М., Мартынова Е.Г. Моллюски р. Урал и некоторых его притоков // Гидробиологический журнал, 1974. Т. 10, вып. 2. С. 76–79.
36. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос) / под ред. Л.А. Кутиковой и Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.
37. Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российской империи. СПб., 1809. Ч. 1. 657 с.
38. Панкратова В.Я. Фауна личинок тендипед в водоемах района Государственной лесной полосы гора Вишневая – Каспийское море // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Т. 11. С. 279–292.
39. Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. Пермь: Гармония, 2000. 192 с.
40. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Вып. 2. Урало-Эмбинский район / под ред. З. Г. Марковой. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 152 с.
41. Рубцов И.А. Кровососущие мошки поймы р. Урала // Труды Зоологического института АН СССР. 1952. Вып. 11. С. 182–189.
42. Стальмакова Г.Н. К гидробиологической характеристике среднего течения р. Урала и прилегающих пойменных водоемов // Труды Зоологического института АН СССР. 1954. Т. 16. С. 499–516.
43. Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов, 1947. 321 с.
44. Тесленко В.А., Жильцова Л.А. Определитель веснянок Insecta, Plecoptera России и сопредельных стран. Имаго и личинки. Владивосток: Дальнаука, 2009. 382 с.
45. Филинова Е.И. Макрозообентос верхнего и среднего течения р. Урал и притоков на участках, подверженных хроническому антропогенному загрязнению // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: материалы междунар. конф. СПб.: Своё издательство, 2017. С. 340–342.
46. Чернова О.А. Отряд Ephemeroptera – Поденки // Определитель насекомых Европейской части СССР. М., Л.: Наука, 1964. Т. 1. С. 110–136.
47. Чибилёв А.А. Геоэкологические основы создания региональной системы природно-заповедных объектов // Взаимодействие общества с природой: географ. проблемы. СПб., 1995. С. 122–123.
48. Чибилёв А.А. Река Урал: Историко-географические и экологические очерки о бассейне р. Урал. Л.: Гидрометеиздат, 1987. 168 с.
49. Чибилёв А.А. Бассейн Урала: история, география, экология. Екатеринбург, 2008. 312 с.
50. Шилкова Е.В. Донная фауна рек Камы, Вишеры и Колвы // Биологические ресурсы водоемов Урала, их охрана и рациональное использование: тез. докл. конф. Пермь, 1983. С. 77.
51. Шубина В.Н. Бентос лососевых рек Урала и Тимана. СПб.: Наука, 2006. 401 с.
52. Ashe P., Cranston P.S. Family Chironomidae // Catalogue of Palaearctic Diptera. Budapest: Akademia Kiado, 1990. Vol. 2. Psychodidae – Chironomidae. P. 113–355.
53. Ashe P., O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin: Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2009. Part 1. 445 p.
54. Ashe P., O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin: Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2012. Part 2. 968 p.
55. Eversmann E. Libellulinae Wolgam fluvium inter et montes Uralenses observatae et descriptae spec. nov. // Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1836. Vol. 9. P. 233–248.
56. Gilka W. A new fossil Tanytarsus from Eocene Baltic amber, with notes on systematics of the genus (Diptera: Chironomidae) // Zootaxa. 2011. Vol. 3069. P. 63–68.
57. Langton P.H., Pinder L.C.V. Keys to the adult male Chironomidae of Britain and Ireland // Freshwater Biological Association, Scientific Publication, 2007. Vol. 1, 2. 239 p.
58. Oliver D.R., Dillon M.E., Cranston P.S. A catalog of Nearctic Chironomidae // Research Branch Agriculture Canada, 1990. 89 p.
59. Pirogov V.V., Tarasov A.G., Kazantseva S.Z. Malacofauna of typical waterbodies of the middle and lower Ural River // Ruthenica, 1994. Vol. 4(1). P. 61–65.

60. Sæther O. Keys, phylogenies and biogeography of Polypedilum subgenus Uresipedilum Oyewo et Sæther (Diptera, Chironomidae) // *Zootaxa*. 2008. Vol. 1806. P. 1–34.
61. Vårdal H., Bjørlo A. & Sæther O.A. Afrotropical Polypedilum Kieffer subgenus Tripodura Townes with a review of the subgenus (Diptera: Chironomidae) // *Zool. Scr.*, 2002. Vol. 31. P. 331–402.

References

1. Bartenev A.N. [Materials for the fauna of dragonflies (Odonata) in the vicinity of Orenburg]. *Russkoe èntomologičeskoe obozrenie*. V.11, No 1 (1911a): pp. 158-159. (In Russ.).
2. Bartenev A.N. [Materials about dragonflies of Palaearctic Asia from the collection of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences, I]. *Ežegodnik Zoologičeskogo muzeja Akademii Nauk*. V. 16 (1911b): pp. 409-448. (In Russ.).
3. Bartenev A.N. [Materials about dragonflies of Palaearctic Asia from the collection of the Zoological Museum of the Imperial Academy of Sciences, II]. *Ežegodnik Zoologičeskogo muzeja Akademii Nauk*. V. 17 (1912), pp. 289-310. (In Russ.).
4. Bening A.L. [Caspian relics of the middle reaches of the Urals]. *Russkij gidrobiologičeskij žurnal*. V. 7, No 10-12 (1928): p. 263. (In Russ.).
5. Bening A.L. [Ural expedition of the Volga biological station]. *Gidrobiologičeskij žurnal*. V. 8, No 10-12 (1930): pp. 145-146. (In Russ.).
6. Bening A.L. [Materials on the hydrobiology of the river Ural]. *Trudi Kazachskogo filiala Akademii nauk SSSR*. V. 2, iss.11 (1938): pp. 153-157. (In Russ.).
7. Boev V.G. [Zoobenthos of the middle reaches of the Ural River and assessment of water quality by the composition of the bottom population]. *Voprosy èkologii životnyh Južnogo Urala* [Issues of animal ecology of the Southern Urals]. Ufa, Izdatel'stvo Bashkirskogo universiteta Publ., 1996, pp. 30-48. (In Russ.).
8. Bogatov V.V. *Èkologija rečnyh soobščestv Rossijskogo Dal'nego Vostoka* [Ecology of river communities in the Russian Far East]. Vladivostok, 1994. 209 p. (In Russ.).
9. Vinokurov Yu.I., Chibilov A.A., Krasnoyarova B.A., Pavleychik V.M., Platonova S.G., Sivokhip ZH.T. [Regional environmental problems in the transboundary basins of the Ural and Irtysh rivers]. *Izvestija RAN. Serija geografičeskaja*. No 3 (2010): pp. 95-104. (In Russ.).
10. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the fauna of dragonflies (Odonata) in the vicinity of Orenburg]. *Izvestija Orenburgskogo otd. Imperatorskogo Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 21 (1909): pp. 113-120. (In Russ.).
11. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the fauna of dragonflies (Odonata) in the vicinity of Orenburg]. *Izvestija Orenburgskogo otd. Imperatorskogo Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 23 (1912a): pp. 100-114. (In Russ.).
12. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the study of the crustacean fauna (Crustacea) in the vicinity of Orenburg]. *Izvestija Orenburgskogo otd. Imperatorskogo Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 23 (1912b): pp. 125-126. (In Russ.).
13. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the study of the fauna of mollusks (Mollusca) in the vicinity of Orenburg]. *Izvestija Orenburgskogo otd. Imperatorskogo Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 23 (1912b): pp. 121-124. (In Russ.).
14. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the fauna of dragonflies (Odonata) in the vicinity of Orenburg (collection of 1912)]. *Izvestija Orenburgskogo otd. Imperatorskogo Russkogo geografičeskogo obščestva*. V. 24 (1913): pp. 111-113. (In Russ.).
15. Vorontsovskiy P.A. [Materials for the study of mollusks in the vicinity of Orenburg]. *Trudy Obščestva izučeniya Kirgizskogo kraja*. Iss. 3 (1922): pp. 40-49. (In Russ.).
16. Gareev A.M., Fathutdinova R.Sh. [Hydrological and ecological characteristics of the Ural river basin (within the Russian Federation)]. *Čistaja voda Rossii* [Clean water of Russia: collection of materials of the XIII International Scientific and Practical Symposium]. Ekaterinburg, 2015, pp. 76-82. (In Russ.).
17. Gareev A.M., Fathutdinova R.Sh. [Hydrological foundations of water management in the ecological zone (on the example of the Ural river basin within the Russian Federation)]. *Vestnik Akademii nauk Respubliki Baškortostan*. V. 23, No 2(86) (2017): pp. 65-74. (In Russ.).
18. Derzhavin A.N. [On the cognition of peracarids of the r. Urals]. *Russkij gidrobiologičeskij žurnal*. V. 5. No. 3-4 (1926): pp. 48-52. (In Russ.).
19. Drabkin B.S. et all. *Gidrobiologija reki Urala* [Hydrobiology of the Ural River]. Chelyabinsk, Južnoural'skoe knižnoe izdatel'stvo Publ., 1971. 104 p. (In Russ.).
20. Zhadin V.I. *Metody gidrobiologičeskogo issledovanija* [Methods of hydrobiological research]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1960. 192 p. (In Russ.).
21. Zhil'tsova L.A. [Plecoptera order – Stoneflies] *Opredelitel' nasekomyh Evropeiskoj časti SSSR* [The determinant of insects of the European part of the USSR]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, V. 1, pp. 177-200. (In Russ.).

22. Zhil'tsova L.A. [Review of stoneflies of Leuctridae family (Plecoptera) of fauna of Russia and neighborhood countries]. *Fauna, problemy èkologii, ètologii i fiziologii amfibiotsicheskikh i vodnykh nasekomykh Rossii* [Fauna, problems of ecology, ethology and physiology of amphibiotic and aquatic insects of Russia: materials VI Vsros. trichopterological symposium]. Voronezh, 2000, pp. 11-15. (In Russ.).
23. Zhil'tsova L.A. *Vesnjaniki (Hlecoptera). Gruppy Euholognatha* [Stoneflies (Plecoptera). Euholognatha group]. St-Petersburg, Nauka Publ., 2003. 538 p. (In Russ.).
24. Ivanov V.D., Grigorenko V.N., Arephina T.I. [Trichoptera caddisflies]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories. V. 5. Higher insects]. St-Petersburg, 2001, pp. 7-72. (In Russ.).
25. Kachalova O.L. [Trichoptera order - caddisflies]. *Opredelitel' nasekomykh Evropejskoj časti SSSR* [Determinant of insects of the European part of the USSR. V. 4]. Leningrad, Nauka Publ., 1987, pp. 107-193. (In Russ.).
26. Kluge N.Yu. [Mayflies (Ephemeroptera)]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories. V. 3]. St-Petersburg, 1997, pp. 175-220. (In Russ.).
27. Makarchenko E.A. [Chironomidae chironomids]. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territorij* [Determinant of freshwater invertebrates of Russia and neighborhood territories. V. 4]. St-Petersburg, 2000, pp. 210-295. (In Russ.).
28. Malikova E.I., Kharitonov A.U. [To the fauna of dragonflies (Odonata) of the Orenburg region]. *Evrazijskij èntomologičeskij žurnal*. V. 13(4) (2014): pp. 229-233. (In Russ.).
29. Martynov A.V. [To the knowledge of the fauna of Trichoptera of the Urals within the Ufa and Orenburg provinces]. *Trudy Russkogo èntomologičeskogo obščestva*. V.45, No 5 (1914): pp. 1-22. (In Russ.).
30. Martynova E.G. [Bentos of the Ural river in the Orenburg region]. *Gidrobiologičeskij žurnal*. V. 3, No 3 (1967): pp. 66-69. (In Russ.).
31. Meleshkin D.S., Chibilov A.A. [Features of the use of tourist and recreational resources and the prospects for the development of a network of protected areas in the Ural river valley]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. No S10-2 (2009): pp.297-299. (In Russ.).
32. Morduchay-Boltovskiy F.D., ed. *Metodika izučeniya biocenzov vnutrennich vodoemov* []. Moscow, Nauka Publ., 1975. 240 p. (In Russ.).
33. Nemkov V.A. *Èntomofauna stepnogo Priural'ja* [Entomofauna of the Urals steppe (history of formation and study, composition, changes, protection)]. Moscow, Universitetskaja kniga Publ., 2011. 316 p. (In Russ.).
34. Nikitina L.N. [Benthos of the Ural River channel]. *Vodnye èkosi* [Aquatic ecosystems of the Urals, their protection and rational use (information materials)]. Sverdlovsk, 1989, p. 96. (In Russ.).
35. Nikitina L.P., Kononova V.M., Martynova Ye.G. [Mollusks of the river Ural and some of its tributaries]. *Gidrobiologičeskij žurnal*. V.10, iss.2 (1974): pp. 76-79. (In Russ.).
36. Kutikova L.A., Starobogatov Ya.I., eds. *Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Evropejskoj časti SSSR* [Determinant of the freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton and benthos)]. St-Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1977. 510 p. (In Russ.).
37. Pallas P.S. *Putešestvie po raznym provincijam Rossijskoj imperii* [Travel to different provinces of the Russian Empire]. St-Petersburg, 1809. Part 1. 657 p. (In Russ.).
38. Pankratova V.Ya. [Fauna of tendipedid larvae in the reservoirs of the State forest belt Vishnevaya mountain - Caspian Sea]. *Trudy Zoologičeskogo instituta AN SSSR*. V. 11 (1952): pp. 279-292. (In Russ.).
39. Pan'kov N.N. *Zoobentos tekučich vod Prikam'ja* [Zoobenthos of running waters of Prikamie]. Perm: Garmonia Publ., 2000. 192 p. (In Russ.).
40. Markova Z.G., ed. *Resursy poverchostnykh vod SSSR. Gidrologičeskaja izučennost'. T. 12, vyp. 2* [Surface water resources of the USSR: Hydrological study. Vol. 12. Lower Volga region and Western Kazakhstan. Iss. 2. Ural-Emba region]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1966. 152 p. (In Russ.).
41. Rubtsov I.A. [Blood-sucking midges of the floodplain of the river Ural]. *Trudy Zoologičeskogo instituta AN SSSR*. Iss. 11 (1952): pp. 182-189. (In Russ.).
42. Stal'makova G.N. [To the hydrobiological characteristic of the middle reaches of the river Ural and adjacent floodplain water bodies]. *Trudy Zoologičeskogo instituta AN SSSR*. V. 16 (1954): pp. 499-516. (In Russ.).
43. Tauson A.O. *Vodnye resursy Molotovskoj oblasti* [Water resources of the Molotov region]. Molotov, 1947. 321 p. (In Russ.).
44. Teslenko V.A., Zhil'tsova L.A. *Opredelitel' vesnjanok Insekta, Plecoptera Rossii i sopredel'nykh stran* [Determinant of stoneflies Insecta, Plecoptera of Russia and neighborhood countries. Imago and larvae]. Vladivostok, Dal'nauka Publ., 2009. 382 p. (In Russ.).
45. Filinova E.I. [Macrozoobenthos of the upper and middle reaches of the river Ural and its tributaries in areas subject to chronic anthropogenic pollution]. *Bioindikačija v monitoringe presnovodnykh èkosistem III* [Bioindication in freshwater ecosystem monitoring III. Materials of the international conference]. St-Petersburg, 2017, pp. 340-342. (In Russ.).

46. Chernova O.A. [Ephemeroptera order - mayflies]. *Opredelitel' nasekomykh Evropejskoj časti SSSR* [Determinant of the insects of the European part of the USSR. V. 1]. Moscow, Leningrad, Nauka Publ., 1964, pp. 110-136. (In Russ.).
47. Chibilev A.A. [Geoecological foundations of creating a regional system of nature reserve objects]. *Vzaimodejstvie obščestva s prirodoy: Geografičeskie problemy* [The interaction of society with nature. Geographical problems]. St-Petersburg, 1995, pp. 122-123. (In Russ.).
48. Chibilev A.A. *Reka Ural* [Ural River: Historical, Geographical and Ecological Essays on the Ural River Basin]. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1987. 168 p. (In Russ.).
49. Chibilev A.A. *Bassejn Urala* [The Urals basin: history, geography, ecology]. Ekaterinburg, 2008. 312 p. (In Russ.).
50. Shilkova E.V. [Bottom fauna of the Kama, Vishera and Kolva rivers]. *Biologičeskie resursy vodoemov Urala, ich ochrana i racional'noe ispol'zovanie* [Biological resources of reservoirs of the Urals, their protection and rational use. Abstracts of the conference reports]. Perm, 1983, p. 77. (In Russ.).
51. Shubina V.N. *Bentos lososevykh ryb Urala i Timana* [Benthos of salmon rivers of the Urals and Timan]. St-Petersburg, Nauka Publ., 2006. 401 p. (In Russ.).
52. Ashe P., Cranston P.S. Family Chironomidae. In: *Catalogue of Palaearctic Diptera. Vol. 2. Psychodidae – Chironomidae*. Budapest, Akademia Kiado, 1990, pp. 113-355.
53. Ashe P., O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin, Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2009. P. 1. 445 p.
54. Ashe P., O'Connor J.P. A World Catalogue of Chironomidae (Diptera). Dublin, Irish Biogeographical Society and National Museum of Ireland, 2012. P. 2. 968 p.
55. Eversmann E. Libellulinae Wolgam fluvium inter et montes Uralenses observatae et descriptae spec. nov. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou* V. 9 (1836): pp. 233-248.
56. Gilka W. A new fossil Tanytarsus from Eocene Baltic amber, with notes on systematics of the genus (Diptera: Chironomidae). *Zootaxa*. V. 3069 (2011): pp. 63-68.
57. Langton P.H., Pinder L.C.V. Keys to the adult male Chironomidae of Britain and Ireland. *Freshwater Biological Association, Scientific Publication*, V. 1, 2 (2007): p. 239.
58. Oliver D.R., Dillon M.E., Cranston P.S. A catalog of Nearctic Chironomidae. Research Branch Agriculture Canada, 1990. 89 p.
59. Pirogov V.V., Tarasov A.G., Kazantseva S.Z. Malacofauna of typical waterbodies of the middle and lower Ural River. *Ruthenica*. V. 4(1) (1994): pp. 61-65.
60. Sæther O. Keys, phylogenies and biogeography of Polypedilum subgenus Uresipedilum Oyewo et Sæther (Diptera, Chironomidae). *Zootaxa*. V. 1806 (2008): pp. 1-34.
61. Vårdal H., Bjørlo A. & Sæther O.A. Afrotropical Polypedilum Kieffer subgenus Tripodura Townes with a review of the subgenus (Diptera: Chironomidae). *Zool. Scr.* V. 31 (2002): pp. 331-402.

Статья поступила в редакцию 18.10.2021; одобрена после рецензирования 02.11.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 18.10.2021; approved after reviewing 02.11.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

Т. С. Крайнева – аспирант;

Н. Н. Паньков – кандидат биологических наук, доцент.

Information about the authors

T. S. Krayneva – graduate student;

N. N. Pan'kov – candidate of biology, associate professor.

Вклад авторов:

Крайнева Т. С. – проведение полевых исследований; сбор проб; первичная камеральная обработка; идентификация групп животных; подготовка и редактирование рукописи.

Паньков Н. Н. – научное руководство; идентификация групп Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera; анализ материала; подготовка и редактирование рукописи.

Contribution of the authors:

Krayneva T. S. – field research; collection of samples; primary office processing; identification of groups of animals; writing and editing of the manuscript.

Pan'kov N. N. – scientific leadership; identification of Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera groups; material analysis; writing and editing of the manuscript.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 595.76(470.51+470.57) (045)

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-289-294

Новые находки водных жесткокрылых (Coleoptera) на территории Удмуртии и Башкирии

Алексей Сергеевич Сажнев¹, Ирина Анатольевна Каргапольцева²✉,
Надежда Владимировна Холмогорова³, Екатерина Александровна Бобкова⁴

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, пос. Борок Ярославской обл., Россия, sazh@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0907-5194>

^{2,3,4} Удмуртский государственный университет, Ижевск, Россия

² larix85@mail.ru✉, <https://orcid.org/0000-0003-0448-0382>

³ nadjaholm@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3970-1907>

⁴ bobkova.caterina2017@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3410-9672>

Аннотация. Настоящая публикация служит продолжением инвентаризации фаун водных жесткокрылых Удмуртии и Башкортостана, обобщающая сводка по которым была опубликована в 2020 г. Известный состав фаун республик на момент публикации насчитывал 230 (для Удмуртии) и 120 (для Башкирии) видов водных жуков (включая Donaciinae и Vagoiinae). Материалом для статьи послужили сборы, проведенные в рамках изучения макрозообентоса рек, стариц и временных водоёмов в 2019–2020 гг. Отбор проб имаго и личинок жуков с погруженных в воду субстратов (камней и древесины) проводили вручную. При сборе гидробионтов в заросших водоемах и на реках применялся гидробиологический скребок. Приведены данные о первых находках 5 видов жуков из 5 семейств на территории Удмуртии: *Orectochilus villosus* (Gyrinidae), *Haliplus confinis* (Haliplidae), *Rhantus bistriatus* (Dytiscidae), *Helophorus redtenbacheri* (Helophoridae), *Limnebius crinifer* (Hydraenidae) и 6 видов из 4 семейств на территории Башкирии: *Haliplus varius* (Haliplidae), *Ilybius fenestratus*, *Hydroporus palustris*, *Graptodytes bilineatus* (Dytiscidae), *Helophorus brevipalpis* (Helophoridae), *Limnebius cf. parvulus* (Hydraenidae).

Ключевые слова: водные жесткокрылые, Coleoptera, Удмуртская Республика, Республика Башкортостан, Dytiscidae, Haliplidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Helophoridae, Gyrinidae

Для цитирования: Новые находки водных жесткокрылых (Coleoptera) на территории Удмуртии и Башкирии / А. С. Сажнев, И. А. Каргапольцева, Н. В. Холмогорова, Е. А. Бобкова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 289–294. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-289-294>.

Благодарности: работа А. С. Сажнева выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109-1; авторы выражают искреннюю благодарность ведущему научному сотруднику лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН А. А. Прокину за подтверждение определения видов.

ZOOLOGY

Original article

New records of water beetles (Coleoptera) in the territories of Udmurtiya and Bashkiriya

Alexey S. Sazhnev¹, Irina A. Kargapoltseva²✉, Nadezhda V. Kholmogorova³,
Ekaterina A. Bobkova⁴

¹ Papanin Institute for biology of inland waters, Borok Yaroslavl region, Russia, sazh@list.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0907-5194>

^{2,3,4} Udmurt State University, Izhevsk, Russia

² larix85@mail.ru✉, <https://orcid.org/0000-0003-0448-0382>

³ nadjaholm@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3970-1907>

⁴ bobkova.caterina2017@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3410-9672>

Abstract. This publication serves as a continuation of the inventory of aquatic beetle faunas in the Udmurtiya and Bashkortostan, a summary of which was published in 2020. The known composition of the faunas of the

republics at the time of the study consisted of 230 (for Udmurtiya) and 120 (for Bashkiriya) species of aquatic beetles (including Donaciinae and Bagoiinae). The material for the article was the collections carried out in the framework of the study of the macrozoobenthos of rivers, oxbow lakes and temporary waterbodies from 2019 to 2020. Sampling of adults and beetle larvae from substrates submerged in water (stones and wood) was carried out manually. When collecting aquatic organisms in overgrown water bodies and rivers, a hydrobiological scraper was used. Data on the first finds of 5 species from 5 families in the territory of Udmurtiya and 6 species from 4 families in Bashkiriya are given. They are respectively as following: *Orectochilus villosus* (Gyrinidae), *Haliplus confinis* (Haliplidae), *Rhantus bistriatus* (Dytiscidae), *Helophorus redtenbacheri* (Helophoridae), *Limnebius crinifer* (Hydraenidae) in Udmurtiya, and *Haliplus varius* (Haliplidae), *Ilybius fenestratus*, *Hydroporus palustris*, *Graptodytes bilineatus* (Dytiscidae), *Helophorus brevipalpis* (Helophoridae), *Limnebius cf. parvulus* (Hydraenidae) in Bashkiriya.

Keywords: water beetles, Coleoptera, Udmurt Republic, Republic of Bashkortostan, Dytiscidae, Haliplidae, Hydraenidae, Hydrophilidae, Helophoridae, Gyrinidae

For citation: Sazhnev A. S., Kargapol'tseva I. A., Kholmogorova N. V., Bobkova E. A. [New records of water beetles (Coleoptera) in the territories of Udmurtiya and Bashkiriya]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 289-294. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-289-294>.

Acknowledgments: the work of A. S. Sazhnev was carried out within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation No. 121051100109-1; the authors express their sincere gratitude to the leading researcher of the Laboratory of Ecology of Aquatic Invertebrates of the IBVV RAS A. A. Prokin for confirming the definition of species.

Введение

Эколого-фаунистические исследования – первый (базовый) и наиболее важный этап регионального изучения видового разнообразия и экологии беспозвоночных. Полный и многосторонний эколого-фаунистический анализ изучаемой группы является основой для дальнейших аут-, син- и демэкологических исследований, а также мониторинговых и природоохранных работ. В последнее время региональные исследования получили широкое распространение в рамках концепции изучения и сохранения биоразнообразия, как важнейшей характеристики биологических систем надорганизменного уровня и основы стабильного развития регионов [Дедюхин, 2011]. Настоящая публикация служит продолжением инвентаризации фаун водных жесткокрылых Удмуртской Республики и Башкортостана, обобщающая сводка по которым была опубликована в 2020 г. [Сажнев, Холмогорова, Бобкова, 2020]. Известный состав фаун республик на момент исследования насчитывал 230 (для Удмуртии) и 120 (для Башкирии) видов водных жуков (включая Donaciinae и Bagoiinae).

Материал и методы исследования

Материалом для статьи послужили сборы, проведенные в рамках изучения макрозообентоса рек, стариц и временных водоёмов с 2019 по 2020 гг. Отбор проб имаго и личинок жуков с погруженных в воду субстратов (камней и древесины) проводили вручную. При сборе гидробионтов в заросших водоемах и на реках применялся гидробиологический скребок.

На территории Удмуртии пробы жуков отбирали в пределах административной границы г. Ижевска на временных водоёмах в поймах р. Иж, Пироговка и Позимь, а также в Якшур-Бодьинском р-не на р. Узгинка у д. Порва. На территории Башкирии исследовали старицы в пойме р. Буй, городской округ г. Нефтекамска севернее с. Амзя (рис. 1). Видовую принадлежность жуков определяли по имаго, всего обработано 45 экземпляров, среди которых были отмечены новые для исследуемой территории виды. Материал хранится в лаборатории экологии водных беспозвоночных Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН, Ярославская обл., пос. Борок). Детерминацию проводил первый автор по специализированной литературе [Hansen, 1987; Nilsson, Holmen, 1987, 1995; Angus, 1992; Vondel, 1997]. Определение видов подтверждено А.А. Прокиным (ИБВВ РАН, пос. Борок). Определение личинок проводили до рода, в основной аннотированный список видов они не включены.

Виды в списке сгруппированы в систематическом порядке, согласно классификации и номенклатуре, принятой в соответствующих томах каталога жесткокрылых Палеарктики [Catalogue..., 2015, 2016, 2017]. Карта-схема создана в on-line приложении <https://www.simpleappr.net/>. Фотографии жуков сделаны с использованием стереомикроскопа MC-5-ZOOM LED с видеоокулярном TouPCam 10.0 MP CMOS и обработаны в программах Helicon Focus 7.6.4 Lite и PhotoScape X 4.0.2.



Рис. 1. Карта-схема мест отбора проб
[Map-diagram of sampling sites]

Результаты

Семейство Gyrinidae Latreille, 1810

Orectochilus (Orectochilus) villosus (O.F. Müller, 1776) (рис. 2, № 1)

Материал: Удмуртия, г. Ижевск, р. Пироговка, ниже слияния р. Мужвайка и Ламшурка, 56.811868N, 53.070037E, скорость течения 0.28 м/с, грунт илистый, общее проективное покрытие макрофитов – 20%, pH = 8.1, минерализация – 328 ppm, 16.07.2020 (1♂) И.А. Каргапольцева leg.; Удмуртия, Якшур-Бодьинский р-н, 2 км Ю с. Кекоран, 3 км ЮЗ д. Порва, р. Узгинка, 57.265198N 52.815710E, участок Узгинкинского пруда (190×400 м), 4 м от юго-восточного берега, глубина 40–50 см, 10.07.2020 (1♀) И.А. Мухин leg.

Семейство Haliplidae Kirby, 1837

Haliplus (Haliplidius) confinis Stephens, 1828 (рис. 2, № 2)

Материал: Удмуртия, Якшур-Бодьинский р-н, д. Порва, р. Узгинка, 57.217097N 53.036274E, участок Порвинского пруда (160×500 метров), 4 м от южного берега, глубина – 30–40 см, 17.05.2020 (1♂) И.А. Мухин leg.

Haliplus (Haliplidius) varius Nicolai, 1822 (Рис. 2, № 3)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.247898N 54.461782E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 55% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Utricularia vulgaris*, *Subularia aquatica*), $t_{\text{воды}} +20^{\circ}\text{C}$, 15.05.2020 (1♂, 1♀) Е.А. Бобкова leg.

Семейство Dytiscidae Leach, 1815

Polybius fenestratus (Fabricius, 1781) (рис. 2, № 4)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.247898N 54.461782E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 70% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Utricularia vulgaris*, *Subularia aquatica*, *Nuphar lutea*), $t_{\text{воды}} +19^{\circ}\text{C}$, 30.08.2020 (1♀) Е.А. Бобкова leg.

Rhantus (Rhantus) bistriatus (Bergsträsser, 1778 (рис. 2, № 5)

Материал: Удмуртия, г. Ижевск, пойма р. Иж, 317 м ЮВ конечной остановки автобуса № 2 «Медведево», 56.793273N 53.224725E, временный водоём (36×18 м), глубина – 35–40 см, 20.05.2020. (1♀) В.Ю. Шереметьева leg.

Graptodytes bilineatus (Sturm, 1835) (рис. 2, № 6)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.240434N 54.451879E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 80% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia*, *Lemna minor*, *Utricularia vulgaris*), $t_{\text{воды}} +21^{\circ}\text{C}$, 15.05.2020 (1♂) Е.А. Бобкова leg.

Hydroporus palustris (Linnaeus, 1761) (рис. 2, № 7)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.240434N 54.451879E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 45% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia*, *Lemna minor*, *Utricularia vulgaris*), $t_{\text{воды}} +15^{\circ}\text{C}$, 26.04.2020 (1♂) Е.А. Бобкова leg.; там же, проективное покрытие водными макрофитами – 55% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia*, *Lemna minor*, *Utricularia vulgaris*), $t_{\text{воды}} +21^{\circ}\text{C}$, 15.05.2020 (1♂) Е.А. Бобкова leg.

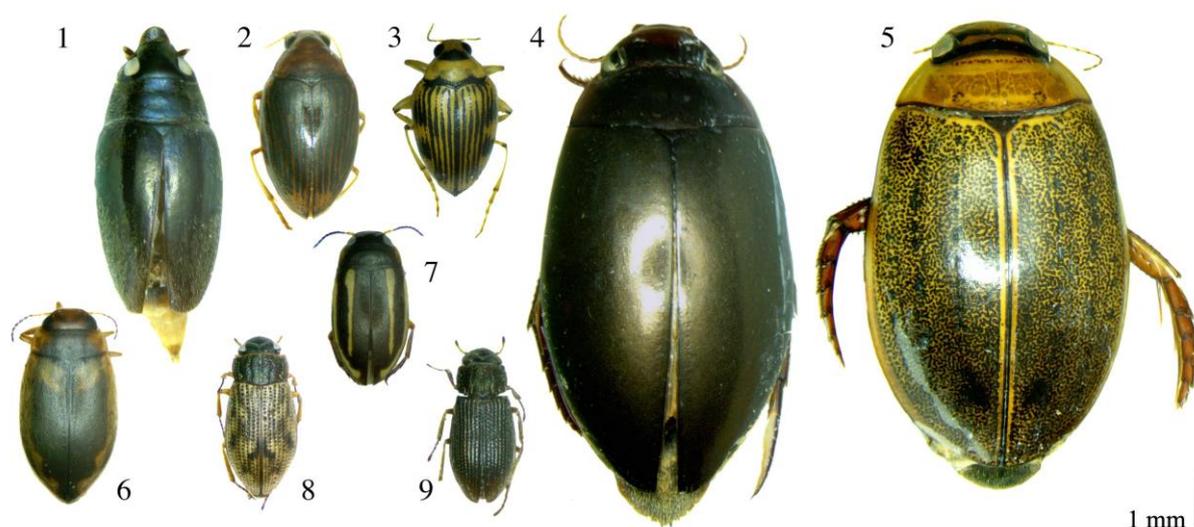


Рис. 2. Водные жесткокрылые, новые для фауны Удмуртии и Башкирии:

[Aquatic coleoptera, new to the fauna of Udmurtia and Bashkiria:]

1 – *Orectochilus villosus*, 2 – *Haliphus confinis*, 3 – *Haliphus varius*, 4 – *Ilybius fenestratus*, 5 – *Rhantus bistriatus*, 6 – *Graptodytes bilineatus*, 7 – *Hydroporus palustris*, 8 – *Helophorus brevipalpis*, 9 – *Helophorus redtenbacheri*

Семейство Helophoridae Leach, 1815

Helophorus (Rhopalohelophorus) brevipalpis Bedel, 1881 (рис. 2, № 8)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.240434N 54.451879E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 55% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Typha latifolia*, *Lemna minor*, *Utricularia vulgaris*), $t_{\text{воды}} +23^{\circ}\text{C}$, 21.07.2020 (1♂) Е.А. Бобкова leg.

Helophorus (Rhopalohelophorus) redtenbacheri Kuwert, 1885 (рис. 2, № 9)

Материал: Удмуртия, г. Ижевск, лужа в пойме р. Позимь, 56.824991N 53.285182E 540 м ЮВ конечной остановки автобуса № 15, ул. Маркина, временный водоём (5×15 м), глубина – 30–50 см, 21.05.2019 (1♂) Н.В. Холмогорова leg.; там же, пойма р. Иж, 56.793273N 53.224725E, 310 м ЮВ конечной остановки автобуса № 2 «Медведево», временный водоём (40×20 м), глубина – 35–40 см, 6.05.2020 (1♂) В.Ю. Шереметьева leg.

Семейство Hydraenidae Mulsant, 1844

Limnebius (Limnebius) crinifer Rey, 1885

Материал: Удмуртия, г. Ижевск, р. Пироговка ниже ул. Азина, скорость течения – 0.31 м/с, каменисто-илистый грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 10%, pH = 8.3, минерализация – 314 ppm, 16.07.2020 (1♂) И.А. Каргапольцева leg.

Limnebius (Limnebius) cf. parvulus (Herbst, 1797)

Материал: Башкирия, С с. Амзя, старица в пойме р. Буй, правый берег, 56.242307N 54.467533E, илисто-детритный грунт, проективное покрытие водными макрофитами – 75% (*Elodea canadensis*, *Sagittaria sagittifolia*, *Utricularia vulgaris*, *Nuphar lutea*), $t_{\text{воды}} +22^{\circ}\text{C}$, 17.06.2020 (1♀) Е.А. Бобкова leg.

Примечание: так как в сборах вид представлен только самкой, указание основано на внешней морфологии и носит предварительный характер, для точности определения требуются самцы.

Заклучение

Таким образом, впервые для территории Удмуртской Республики указано 5 видов, а для Республики Башкортостан – 6 видов водных жесткокрылых. С учетом новых находок, известный состав фаун республик насчитывает 235 (для Удмуртии) и 126 (для Башкирии) видов водных жуков.

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Дедюхин С.В. Принципы и методы эколого-фаунистических исследований наземных насекомых: учеб.-метод. пособие. Ижевск: Удмуртский университет, 2011. 93 с.
2. Сажнев А.С., Холмогорова Н.В., Бобкова Е.А. Новые находки водных жесткокрылых (Coleoptera) для территорий Удмуртии и Башкирии // Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле. 2020. Т. 30, вып. 1. С. 29–36. doi: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-29-36.
3. Angus R. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae: Helophorinae // Süßwasserfauna von Mitteleuropa. 1992. Vol. 20. 144 p.
4. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata – Myxophaga – Adephega. Revised and Updated Edition. Eds. I. Löbl, D. Löbl. Stenstrup: Brill, 2017. Vol. 1. 1443 p.
5. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. Eds. I Löbl., A. Smetana. Stenstrup: Brill, 2015. Vol. 2. 1702 p.
6. Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup: Brill, 2016. Vol. 3. 984 p.
7. Hansen M. The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. Fauna Entomologica Scandinavica. Brill, 1987. Vol. 18. 254 p.
8. Nilsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephega (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae. Fauna Entomologica Scandinavica. Brill, 1987. Vol. 20. 168 p.
9. Nilsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephega (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae. Fauna Entomologica Scandinavica. Brill, 1995. Vol. 32. 188 p.
10. Vondel B.J. van. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae: Haliplidae // Süßwasserfauna von Mitteleuropa. 1997. Vol. 20, № 2. 95 p.

References

- Dedyukhin S.V. *Printsipy i metody ekologo-faunisticheskikh issledovaniy nazemnykh nasekomykh* [Principles and Methods of Ecological and Faunistic Research of Terrestrial Insects: Study Guide]. Izhevsk, 2011. 93 p. (In Russ.).
- Sazhnev A.S., Kholmogorova N.V., Bobkova E.A. [New finds of water beetles (Coleoptera) in the territories of Udmurtiya and Bashkiriya]. *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences*. V. 30, No 1 (2020): pp. 29-36. (In Russ.). doi: 10.35634/2412-9518-2020-30-1-29-36.
- Angus R. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae: Helophorinae, in Süßwasserfauna von Mitteleuropa. 1992. V. 20. 144 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Archostemata – Myxophaga – Adephega. Revised and Updated Edition. 2017. V. 1. Eds. I. Löbl, D. Löbl. Stenstrup, Brill, 1443 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Hydrophiloidea – Staphylinoidea. 2015. V. 2. Eds. Löbl I., Smetana A. Stenstrup, Brill, 1702 p.
- Catalogue of Palaearctic Coleoptera. Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. 2016. V. 3. Eds. I. Löbl, A. Smetana. Stenstrup, Brill, 984 p.
- Hansen M. The Hydrophiloidea (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark, in Fauna Entomologica Scandinavica. 1987. V. 18. 254 p.
- Nilsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephega (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. I. Gyrinidae, Haliplidae, Hygrobiidae and Noteridae, in Fauna Entomologica Scandinavica. 1987. V. 20. 168 p.
- Nilsson A.N., Holmen M. The aquatic Adephega (Coleoptera) of Fennoscandia and Denmark. II. Dytiscidae, in Fauna Entomologica Scandinavica. 1995. V. 32. 188 p.
- Vondel B.J. van. Insecta: Coleoptera: Hydrophilidae: Haliplidae. Süßwasserfauna von Mitteleuropa. 1997, V. 20, No 2. 95 p.

Статья поступила в редакцию 02.09.2021; одобрена после рецензирования 28.10.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 02.09.2021; approved after reviewing 28.10.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

А. С. Сажнев – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник;

И. А. Каргапольцева – зав. кабинетом;

Н. В. Холмогорова – кандидат биологических наук, доцент;

Е. А. Бобкова – студент.

Information about the authors

A. S. Sazhnev – candidate of biology, senior researcher;

I. A. Kargapoltseva – head of the Cabinet;

N. V. Kholmogorova – candidate of biology; associate professor;

E. A. Bobkova – student.

Вклад авторов:

Сажнев А. С. – определение жуков; написание исходного текста; внесение правок.

Каргапольцева И. А. – сбор материалов жуков; доработка текста; оформление статьи согласно требованиям.

Холмогорова Н. В. – сбор материалов жуков; руководство полевыми работами; внесение правок.

Бобкова Е. А. – сбор материалов жуков.

Contribution of the authors:

Sazhnev A. S. – definition of Coleoptera; writing the source text; making edits.

Kargapoltseva I. A. – collection of materials by Coleoptera; revision of the text; design of the article according to the requirements.

Kholmogorova N. V. – collection of materials by Coleoptera; field research management; making edits.

Bobkova E. A. – collection of Coleoptera materials.

ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 636.22/28.082.12:575.113.2

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-295-306

Популяционно-генетическая характеристика, оценка геномного инбридинга и гомозиготности крупного рогатого скота черно-пестрой и голштинской пород по *STR* и *SNP* маркерам в России

И. С. Недашковский^{1✉}, А. А. Сермягин², О. В. Костюнина³, В. В. Волкова⁴,
Е. А. Гладырь⁵, И. Н. Янчук⁶

^{1, 2, 3, 4, 5, 6} Федеральное исследовательское учреждение животноводства — ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста, пос.

Дубровицы Московской обл., Россия

Автор, ответственный за переписку: Игорь Сергеевич Недашковский, nedashkovsky_is@mail.ru

Аннотация. Объект исследования – быки-производители черно-пестрой и голштинской пород, имеющие *STR* профили и прошедшие процедуру генотипирования по *SNP*-маркерам. Предмет исследования – уровень геномного инбридинга и гомозиготности, а также популяционно-генетическая характеристика на их основе. С возрастанием F_x , основанного на данных родословного учета, отмечено увеличение уровня геномного инбридинга (F_{ROH}), рассчитанного по *SNP*-маркерам. Результаты по 9 *STR*-маркерам фиксируют волнообразное увеличение гомозиготности от I до IV группы с последующим возрастанием, начиная с V и до VII группы включительно. В ходе исследования средних значений F_{ROH} в соответствии с годами рождения быков было установлено достоверное отличие двух последних групп (2009–2011 и 2012–2014 гг.) от всех остальных при попарном сравнении. Результаты расчета F_{ROH} и $Ca9$ быков из разных стран происхождения указывают на статистически значимую дифференциацию. Отмечено достоверное отличие наибольшего по выборкам уровня F_{ROH} в голштинской черно-пестрой породе от красно-пестрой голштинской и черно-пестрой пород. Значения F_{st} между породной принадлежностью животных по *SNP* и *STR* имели незначительную дифференциацию (0.008–0.027). Различия в расчете по *STR* между черно-пестрой голштинской и красно-пестрой голштинской породами оказались незначительны (менее 20%), в то время как остальные величины разнились многократно. F_{st} между животными РФ и Германии, РФ и Нидерланд по данным *STR* равен 0.006 и 0.008, по данным *SNP* 0.005 и 0.006, соответственно. Отмечено взаимное увеличение значения F_{st} и года рождения быка-производителя, что подчеркивает наибольшую удаленность популяции 1983–1997 гг. от популяций последних лет. Схожесть значений F_{st} между генеалогическими линиями сменяется значительным разбросом в показателях при попарном их сравнении.

Ключевые слова: бык-производитель, голштинская порода, черно-пестрая порода, геномный инбридинг, микросателлиты, однонуклеотидные полиморфизмы, паттерны гомозиготности

Для цитирования: Популяционно-генетическая характеристика, оценка геномного инбридинга и гомозиготности крупного рогатого скота черно-пестрой и голштинской пород по *STR* и *SNP* маркерам в России / И. С. Недашковский [и др.] // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 295–306. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-295-306>.

GENETICS

Original article

Population and genetic features, genomic inbreeding and homozygosity level for black-and-white and holstein breeds by *STR* and *SNP* markers in Russia

I. S. Nedashkovsky^{1✉}, A. A. Sermyagin², O. V. Kostyunina³, V. V. Volkova⁴,
E. A. Gladyshev⁵, I. N. Yanchukov⁶

^{1, 2, 3, 4, 5, 6} L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, village of Dubrovitsy Moscow region, Russia

Corresponding author: Igor S. Nedashkovsky, nedashkovsky_is@mail.ru

Abstract. The object of the study was sires of the Black-and-White and Holstein breeds, which had *STR* profiles and passed the genotyping procedure for *SNP* markers. The subject of the study was the level of genomic

inbreeding and homozygosity, as well as population-genetic characteristics based on them. With an increase in F_x based on pedigree data, an increase in the level of genomic inbreeding (F_{ROH}) calculated from SNP markers was also noted. The results for 9 STR markers record a wavelike increase in homozygosity from group I to group IV with a subsequent increase from group V to group VII inclusive. During the study of the average F_{ROH} values in accordance with the years of birth of sires, a significant difference was found between the last two groups (2009-2011; 2012-2014) from all the others in a pairwise comparison. The results of calculating the F_{ROH} and $Ca9$ of bulls from different countries of origin indicate a statistically significant differentiation of the group of animals from Russia (RF) from animals, born in German and Canadian. A significant difference was noted for the highest F_{ROH} level in the samples in the Holstein Black-and-White breed from the Red-and-White Holstein and Black-and-White breeds. The F_{st} values between the SNP and STR species of the animals had insignificant differentiation (0.008-0.027). Differences in STR calculation between the Black-and-White Holstein and Red-and-White Holstein breeds were insignificant, less than 20%, while the rest of the values differed many times. F_{st} between RF and Germany, RF and the Netherlands according to STR data is 0.006 and 0.008, according to SNP data 0.005 and 0.006, respectively. A mutual increase in the value of F_{st} and the year of birth of the sires was noted, emphasizing the greatest remoteness of the population of 1983-1997 from the populations of recent years, when new genotypes of bulls were obtained. The similarity of F_{st} values between genealogical lines is replaced by a significant scatter in the indicators when they are compared in pairs.

Keywords: sire, Holstein breed, Black-and-White breed, genomic inbreeding, microsatellites, single nucleotide polymorphisms, ROH patterns

For citation: Nedashkovsky I. S., Sermyagin A. A., Kostyunina O. V., Volkova V. V., Gladyr E. A., Yanchukov I. N. [Population and genetic features, genomic inbreeding and homozygosity level for black-and-white and holstein breeds by STR and SNP markers in Russia]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 295-306. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-295-306>.

Введение

Оценка генетической дифференциации популяций как на субпопуляционном, так и на индивидуальном уровнях остается актуальной в части подхода и методов расчета. Использование STR (short tandem repeats) и SNP (single nucleotide polymorphism) маркеров, а также их преимущества для этих целей по сравнению с данными по родословной животного, рассматривались нами ранее [Недашковский и др., 2019, 2021].

Заинтересованность в исследованиях по этому направлению просматривается в последних работах отечественных и зарубежных ученых, направленных на поиск наиболее точного, с научной точки зрения, а главное – оптимального с коммерческой, подхода к генетическому контролю популяции и анализу генома для ведения направленной селекционной работы и моделированию желаемых свойств пробанда [Kim, Cole, Husion, 2013; Marras et al., 2015; Сермягин и др., 2020].

Точность оценки уровня накопления гомозиготности является базисом для проведения селекционного процесса как в конкретном хозяйстве (стаде), так и на популяционном уровне в целом [Кузнецов, 2000; Кузнецов, Валохина, 2010]. Основной анализ методов дивергентности популяций сводится к сопоставлению результатов исследований в части единства понимания терминологии и интерпретации полученных результатов [Заид и др., 2008; Кузнецов, 2014]. Использование генотипирования по SNP -маркерам, безусловно, является наиболее точным методом контроля гомозиготности и отражает суть селекционных процессов внутри популяции, но уступает по ценовому критерию STR (ценообразованию). Так, сопоставление результатов микросателлитного анализа по дистанциям между аллелями, генотипами и по различиям в размерах аллелей с иными программами (Arlequin v.3.5, GenePop v.4.7.3, RST22), давали схожие $AMOVA$ -оценки. Стандартизация оценок F_{st} (subpopulation fixation index) и F_{pt} по Хендрику [Hedrick, 2005] имела оценки 0.35–0.37, сопоставимые с результатами, полученными методами Нея-Хедрика [Meirmans, Hedrick, 2011] (0.364–0.375), Джоста [Jost, 2008] (0.292) и Морисита-Хорна [Chao et. al., 2016] (0.308). Проекция генетических дистанций GD (genetic distance) в пространстве главных координат ($PCoA$) на 2D плоскости были схожи [Кузнецов, 2021].

Геномная селекция, эра которой наступила во всем мире, позволяет вести направленную работу по желаемому признаку и проводить генетическую оценку племенной ценности ($GEBV$) животного, не дожидаясь результатов классической оценки по потомству. В среднем оценка быка-производителя по потомству, включающая основные хозяйственно-полезные качества, возможна спустя 3–4 года, когда половозрелая особь сможет произвести уже свое потомство и начать лактацию. Этот срок является недопустимой “роскошью” в период современного интенсивного ведения животноводства и поддержания потребностей растущего населения в мире с достаточным производством продуктов питания и продовольственной безопасностью, если мы говорим о Российской Федерации [Доклады ..., 2021; Об утверждении ...].

В России на сегодняшний день исследований подобного рода по сравнительной оценке *STR*- и *SNP*-маркеров для изучения популяционно-генетической структуры скота основных молочных пород, не проводилось.

Цель нашей работы – сравнительное изучение уровня накопления инбридинга и оценка гомозиготности, рассчитанной по *STR*- и *SNP*-маркерам, между собой, в популяции крупного рогатого скота России, отнесенного к черно-пестрому корню, на основе комплексной характеристики популяционно-генетических особенностей животных.

Материал и методы исследования

Объектом исследований являлись быки-производители следующих пород: черно-пестрой (BWRUS, 7 гол.), голштинской красно-пестрой масти (RedHL, 13 гол.), голштинской черно-пестрой масти (BWHL, 333 гол.), линий: Монтвик Чифтейн 95679 (MCHF), Пабст Говернер 882933 (PG), Рефлекшн Соверинг 198998 (RFS), Силинг Трайджун Рокит 252803 (SLTR), Вис Бэк Айдиал 1013415 (VBA), страна происхождения: Канада (CAN), Дания (DEN), Германия (DEU), Нидерланды (NED), Россия (RUS), принадлежащие племенным организациям Московской обл. За контроль принималась информация по величине инбридинга, полученного на основе родословной животных, по не менее четырем рядам предков. Показатели гомозиготности и геномного инбридинга служили группами сравнения.

Выделение тотальной (геномной) ДНК проводили из спермы быков с помощью колонок Nexttec (Nexttec Biotechnologie GmbH, Германия) в соответствии с рекомендациями производителя. В качестве ДНК-маркеров использовалась мультиплексная панель из 12 микросателлитных локусов: *TGLA227*, *BM2113*, *TGLA53*, *ETH10*, *SPS115*, *TGLA122*, *INRA23*, *TGLA126*, *BM1818*, *ETH3*, *ETH225*, *BM1824*, рекомендованных FAO (Food and agriculture organization) и ISAG (International Society for Animal Genetics), для проведения популяционно-генетических исследований и определения чистопородности крупного рогатого скота, в частности. Продукты амплификации для их последующей детекции подвергались анализу на капиллярном генетическом анализаторе ABI 3130xl Genetic Analyzer («Applied Biosystems», «Life technologies», США). Информация о длине аллелей по исходным данным получена в программе Gene Mapper v.4 («Applied Biosystems», «Life technologies», США). Статистическую обработку данных осуществляли с помощью программы GenAlEx 6.50 [Peakall, Smouse, 2012]. Непосредственный расчет индивидуальной гомозиготности проводили как отношение количества гомозиготных локусов к общему количеству анализируемых локусов.

Для полногеномного генотипирования по *SNP*, концентрацию ДНК определяли с помощью флуориметра Qubit 3.0 (Life Technologies, США). Оценка чистоты нуклеиновых кислот проводилась на приборе NanoDrop 2000. *SNP* генотипирование осуществляли с помощью чипа средней плотности Illumina Bovine 50K Beadchip («Illumina Incorporated», США), включающего в себя 54 609 *SNP*-маркеров. Для получения надежных результатов был проведен контроль качества *SNP* с использованием программы Plink 1.9 [Chang et al., 2015]: отбирались только маркеры, локализованные на аутосомах, генотипированные не менее чем у 90% особей, и с частотой минорных аллелей не менее 3%. После проведения контроля качества было отобрано 42 797 *SNP*. Размер паттернов гомозиготности (*ROH*) у быков-производителей определяли с помощью пакета sgaTOH [Zhang et al., 2013].

ROH определяли при условии, если 15 или более последовательных гомозиготных *SNP* присутствовали на исследуемом участке генома при плотности не менее 1 *SNP* на каждые 100 kb с промежутками между ними не более 1000 kb. Дифференциацию *ROH* проводил согласно длине в Mb в связи с давностью возникновения демографического события в популяции молочного скота на группы: [1;2], (2;4], (4;8], (8;16] и >16 Mb [Ferenčakovic et al., 2013].

Статистически F_{ROH} (inbreeding coefficient determined using *ROH*) определяется как длина аутосомного генома, присутствующего в *ROH*, деленная на общую длину аутосомного генома, охватываемого пулом *SNP* [Leutenegger et al., 2003]. Для каждого быка были рассчитаны $F_{ROH} > 1$ Mb, $F_{ROH} > 2$ Mb, $F_{ROH} > 4$ Mb, $F_{ROH} > 8$ Mb и $F_{ROH} > 16$ Mb на основе *ROH* различной минимальной длины (>1, >2, >4, >8 или >16 Mb). F_{ROH} определяли для разных минимальных длин *ROH*, потому что длина аутозиготных сегментов в геноме, по прогнозам, будет показывать экспоненциальное распределение, со средней длиной, равной $100/2g$ Моргана, где g – число поколений со времени общего предка. Для корректной оценки *ROH* на 50 K панели учитывали *ROH* более 4 м.п.н. (миллион пар нуклеотид) [Purfield et al., 2012]. К выбору такого подхода учета *ROH*, т.е. сканирования генома рамкой, учитывающей последовательности более 4 м.п.н., склоняются и отечественные учёные, проводившие исследования на популяции молочного скота Ленинградской обл. [Смарагдов, Кудинов, 2019].

Пространственную визуализацию осуществляли на основе метода многомерного шкалирования (Plink 1.9) для групп быков-производителей в соответствии с: породой, годом рождения (генерационным периодом), генеалогической (линейной) принадлежностью и страной происхождения (выведения) животных. Регрессионный анализ и генетические корреляции проводили в Statistica v.10. Весь массив данных ран-

жирован на группы, основным критерием формирования которых являлась возможность наиболее информативной визуализации изменения показателя геномного инбридинга и гомозиготности по мере увеличения коэффициента инбридинга. Начиная от аутбредных особей в I группе, последующий шаг в 1%-ном F_x продолжается до V группы, т.е. предельно-рекомендованных значений показателя инбридинга при линейном разведении. Последующие VI и VII группы обусловлены включением оставшихся животных в выборку особей, теоретически подверженных инбредной депрессии.

Результаты и их обсуждение

Анализ данных табл. 1 показывает, что с возрастанием коэффициента инбридинга, основанного на родословной, от 0% в первой до 7.03–12.50% в VII группе, параллельно увеличивается уровень геномного инбридинга, рассчитанного на информации по *SNP*-маркерам (0.061–0.12). Так, группы F_{ROH} I, II и III имеют достоверные ($p < 0.001$) отличия от групп V, VI и VII. Коэффициент регрессии по F_{ROH} ($R = 0.009$) отражает не только основную положительную направленность (зависимость) тренда, но и является достоверно значимым. Информация по микросателлитным локусам демонстрирует схожие закономерности в случае с использованием 12 маркеров *STR*, где третья группа ($Ca = 21.7\%$) имеет достоверные различия ($p < 0.05$; $p < 0.01$) от V, VI и VII групп с уровнем гомозиготности от 25.8 до 35.0%. Коэффициент регрессии в данном расчете также положителен ($R = 0.014$) и достоверно значим. Результаты по 9 *STR* фиксируют волнообразное увеличение гомозиготности от I до IV группы ($F_x = 0.00–1.97\%$) с 30.5 до 29.2% для $Ca9$, с последующим возрастанием, начиная с V и до VII группы включительно ($F_x = 7.03–12.5\%$) с 30.4 до 36.7% для $Ca9$.

Таблица 1

Оценка уровня инбридинга по родословной и геномным данным, гомозиготности для популяции быков-производителей черно-пестрой и голштинской пород
[Assessment of the level of inbreeding by pedigree and genomic data, homozygosity for the population of bulls-producers of black-and-white and Holstein breeds]

Коэффициент инбридинга (F_x)	n	F_x	F_{ROH}	$Ca12$	$Ca9$
I) 0.00	92	0.000±0.000	0.061±0.003	0.234±0.012	0.305±0.014
II) 0.00-0.98	212	0.306±0.022	0.066±0.002	0.224±0.008	0.300±0.010
III) 0.20-0.98	120	0.054±0.023*	0.069±0.002	0.217±0.011	0.296±0.014
IV) 1.03-1.97	54	1.600±0.035***/**	0.072±0.004*	0.227±0.017	0.292±0.020
V) 2.05-3.91	61	2.963±0.080***/**/**	0.100±0.003***/**/**	0.258±0.015 ^{н.д./*}	0.304±0.018
VI) 4.01-6.69	16	4.769±0.221***/**/**/**	0.109±0.008***/**/**	0.281±0.027 ^{н.д./*}	0.326±0.031
VII) 7.03-12.50	10	7.918±0.526***/**/**/**/**	0.120±0.013***/**/**	0.350±0.043**/**/*	0.367±0.055
R	353	-	0.009	0.014	0.006

R – коэффициент регрессии (regression coefficient); * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; н.д. - недостоверно;

F_x – индивидуальный коэффициент инбридинга, основанный на оценке по родословной;

F_{ROH} – уровень геномного инбридинга, геномный коэффициент инбридинга;

Ca – уровень гомозиготности по *STR* для 12 ($Ca12$) и 9 ($Ca9$) *STR* маркеров;

/* – достоверное различие между показателями II и III, II и IV, II и V, II и VI, II и VII групп;

/** – достоверное различие между показателями III и IV, III и V, III и VI, III и VII групп;

/**/** – достоверное различие между показателями IV и V, IV и VI, IV и VII групп;

/**/**/** – достоверное различие между показателями V и VI, V и VII групп.

Была оценена взаимосвязь переменных по средствам непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s). В данном случае, коэффициент ранговой корреляции отражает генетические зависимости (является генетическим коэффициентом корреляции), поскольку рассчитан на основе геномной информации. Отмечена прямая умеренная связь $r_s = 0.443$ ($p < 0.05$) между F_x и F_{ROH} . Положительная слабая связь $r_s = 0.013$ ($p < 0.05$) между F_x и $Ca12$ отражает основные зависимости. Связь между F_x и $Ca9$ положительная, но не является достоверно значимой. Длина гомозиготного сегмента (паттерна гомозиготности ROH) в геноме пробанда, показала умеренную положительную связь $r_s = 0.44$ ($p < 0.05$) с F_x , что подтверждает закономерности демографических событий, чем теснее инбридинг, тем длиннее фрагмент нуклеотидной последовательности нуклеиновых кислот.

Рассмотрение вопроса оценки уровня инбридинга и накопления гомозиготности с использованием 12 *STR*-маркеров, на наш взгляд, является, скорее, альтернативным, менее информативным и статистически неверным с научной точки зрения, поскольку существует возможность неправильной интерпретации полученных результатов. Неоднозначные результаты приравнивались к нулю, что могло отразиться негативным образом, в конечном итоге, как индивидуально на пробанде, так и на групповом уровне в целом, поставив под вопрос точность достоверности разницы между исследуемыми группами. По этой

причине, дальнейшее исследование с проведением *PCoA* (principal coordinates analysis) анализа, для визуализации значений индивидуального индекса фиксации *Fis* (individual fixation index), в части информации по *STR*-маркерам, осуществлялось по 9 микросателлитным локусам *STR*.

В ходе исследования средних значений F_{ROH} по годам рождения быков-производителей было установлено достоверное ($p < 0.001$; $p < 0.01$; $p < 0.05$) отличие двух последних групп (2009–2011 гг.; 2012–2014 гг.) от всех остальных при попарном сравнении (табл. 2). Это объясняется уровнем ведения селекционной работы по принципу разведения «в себе» с ограниченным числом улучшателей по признакам молочной продуктивности и воспроизводства. Результат расчета F_{ROH} по стране происхождения указывает на достоверно ($p < 0.001$) значимую дифференциацию группы животных из Российской Федерации от животных, рожденных в Германии и Канаде (немецкого и канадского корня).

Таблица 2

Распределение быков-производителей в соответствии с годом и страной происхождения, породной и генеалогической принадлежностью
[Distribution of breeding bulls according to year and country of origin, breed and genealogical affiliation]

Группа	n	F_{ROH}	Ca12	Ca9	Fx
Год рождения быка-производителя					
I) 1983-1997	20	0.064±0.008	0.254±0.034	0.316±0.040	2.048±0.643
II) 1999-2003	71	0.069±0.004	0.214±0.015	0.302±0.017	1.462±0.191
III) 2004-2008	135	0.069±0.003	0.228±0.010	0.311±0.013	1.271±0.142
IV) 2009-2011	72	0.087±0.004 ^{*/**/**}	0.251±0.012	0.299±0.016	1.409±0.220
V) 2012-2014	55	0.092±0.004 ^{**/**/**}	0.259±0.018	0.283±0.018	1.264±0.214
Страна					
I) РФ	51	0.059±0.005	0.199±0.017	0.346±0.019	1.189±0.270
II) Нидерланды	26	0.061±0.005	0.218±0.019	0.316±0.032	0.766±0.204
III) Дания	21	0.068±0.007	0.190±0.019	0.291±0.020 [*]	1.215±0.291
IV) Германия	150	0.076±0.002 ^{*/**}	0.251±0.010 ^{**/н.д./*}	0.296±0.012 [*]	1.515±0.145 ^{н.д./*}
V) Канада	105	0.089±0.003 ^{***/**/**}	0.248±0.011 ^{*/н.д./**}	0.290±0.014 [*]	1.468±0.181 ^{н.д./*}
Генеалогическая линия					
I) Силинг Трайд-жун Рокит 252803	4	0.057±0.019	0.250±0.034	0.389±0.071	1.122±0.997
II) Пабст Говернер 882933	8	0.064±0.008	0.198±0.027	0.333±0.020	0.415±0.203
III) Монтвик Чифтейн 95679	40	0.068±0.005	0.248±0.020	0.339±0.023	1.389±0.256 ^{н.д./**}
IV) Вис Бэк Айдиал 1013415	183	0.076±0.002	0.234±0.009	0.299±0.010	1.477±0.142 ^{н.д./***}
V) Рефлекшн Соверинг 198998	118	0.080±0.003 ^{н.д./н.д./*}	0.238±0.011	0.290±0.013	1.303±0.147 ^{н.д./***}
Порода					
I) Черно-пестрая	7	0.041±0.005	0.155±0.042	0.365±0.047	0.391±0.166
II) Красно-пестрая голштинская	13	0.055±0.006	0.243±0.017	0.385±0.030	1.388±0.577
III) Черно-пестрая голштинская	333	0.078±0.002 ^{***/**}	0.238±0.007	0.298±0.008 ^{н.д./**}	1.401±0.097 ^{***}

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$; н.д. – недостоверно;

/ * – достоверное различие между показателями II и III, II и IV, II и V, II и VI, II и VII групп;

/ * / * – достоверное различие между показателями III и IV, III и V, III и VI, III и VII групп;

/ * / * / * – достоверное различие между показателями IV и V, IV и VI, IV и VII групп;

/ * / * / * / * – достоверное различие между показателями V и VI, V и VII групп.

На наш взгляд, это связано с особенностями системы генетической оценки животных и ведением племенной работы в стране-происхождения. Тем не менее, российская популяция скота черно-пестрого корня, на которой в настоящий момент основывается голштинская порода отечественной селекции, несет в своем генотипе ценные отличительные свойства относительно импортированных животных. Невысокий уровень геномного инбридинга и небольшое количество животных в выборках по генеалогическим линиям Силинг Трайджун Рокит 252803, Пабст Говернер 882933 и Монтвик Чифтейн 95679 связаны с их «непопулярностью», особенно в последние годы для использования в программах разведения молочного скота России. Достоверное ($p < 0.001$) отличие наибольшего по выборкам уровня F_{ROH} в голштинской черно-пестрой породе от красно-пестрой голштинской и черно-пестрой обусловлено интенсивным повсеместным использованием и тотальной голштинизацией, что также характерно для исследуемой популя-

ции. Масштаб применения данной системы разведения наглядно демонстрируется максимальным ($n=333$) по выборкам количеством генотипированных быков-производителей.

Результаты *STR*-анализа по группам породной принадлежности и стране происхождения быков-производителей, в целом, отражают основные зависимости, отмеченные по средствам *SNP*-маркеров. Наблюдается достоверное ($p<0.05$) различие группы животных из Российской Федерации от животных, рожденных в Дании, Германии и Канаде. Также группа животных красно-пестрой голштинской породы была достоверно ($p<0.01$) дифференцируема от группы черно-пестрой голштинской породы. Дивергенция между группами быков-производителей по линейной принадлежности и годам рождения, отмеченная в результатах анализа по *SNP* маркерам, оказалась наглядной, но статистически незначимой в случае с *STR*.

На рисунке 1 представлена сравнительная популяционно-генетическая характеристика пространственного положения групп животных черно-пестрой и голштинской пород разной масти. Так, на рис. 1 (справа) наблюдается кластеризация черно-пестрой и красно-пестрой голштинской породы от черно-пестрой голштинской, которая имеет более размытые границы в случае расчетов по *STR*, представленным на рис. 1 (слева). Четкая дифференциация быков-производителей по годам рождения, наглядно отражена на рис. 2 (справа). Заметная обособленная локализация последних групп по годам рождения, а именно 2009–2011 и 2012–2014 гг., имеет логическое объяснение и заключается в ведении направленной селекционной работы и отображает генетический прогресс популяции. Визуализация значений *STR* на рис. 2 (слева) имела менее различные границы по искомому группам. Анализ результатов линейной принадлежности, представленный на рис. 3, демонстрирует отсутствие как таковой «линейной принадлежности» к тому или иному участку пространственного положения групп, за исключением линии Пабста Говернера 882933 и Силинг Трайджун Рокита 252803 на рис. 3 (справа).

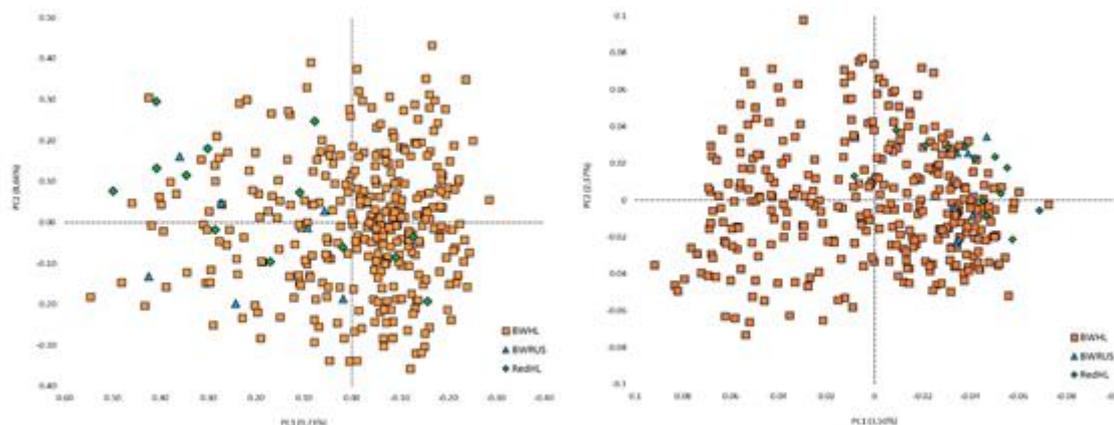


Рис. 1. Сравнительная популяционно-генетическая характеристика пространственного положения групп животных черно-пестрой (BWRUS) и голштинской пород (BWHL, RedHL): на основе данных *STR*-маркеров (слева), на основе данных *SNP*-маркеров (справа)

[Comparative population-genetic characteristics of the spatial position of groups of animals of black-and-white (BWRUS) and Holstein breeds (BWHL, RedHL): based on *STR* marker data (left), based on *SNP* marker data (right)]

На рисунке 4, отображающем пространственное положение групп животных из разных стран происхождения, в обоих случаях расчетов, и по *STR*-, и по *SNP*-, наблюдается явное и определяемое различие в генетической структуре группы быков из Российской Федерации от зарубежных производителей, странами происхождения которых являются Канада и Германия.

Результаты анализа главных компонент, отражающие *F_{is}* по заданным критериям, представлены на рис. 1–4. Различия в структуре, наблюдаемые в пространстве двух главных координат, неслучайны, поскольку для визуализации пробанда по средствам *STR*, использовались данные по 9 микросателлитным локусам, содержащим по 2 аллеля (аллельных варианта) в каждом, т.е. 18 критериев для двух главных координат на плоскости. Для *SNP*, основанных на информации биочипов средней плотности (50 тыс. *SNP*), количество значений составляет 81 в данном исследовании и может варьировать, превышая эти значения при использовании чипов большей плотности, таких как 150 тыс. *SNP*, 700 тыс. *SNP* и т.д.

Группа черно-пестрой породы характеризовалась наименьшим средним числом аллелей в расчете на 1 локус. Группа черно-пестрой голштинской породы занимала лидирующее положение по уровню генетического разнообразия ($H_o = 0.727 \pm 0.029$) и по среднему числу аллелей на локус ($N_a = 9.111 \pm 0.935$), возможно потому, что представлена более многочисленной выборкой. Эффективное число аллелей (N_e) варьировало от 3.577 ± 0.427 в черно-пестрой до 4.067 ± 0.467 в черно-пестрой голштинской породах. При анализе индекса фиксации критических отклонений от равновесия по Харди-Вайнбергу не было отмече-

но. Так, в группах красно-пестрой и черно-пестрой пород выявлено превышение числа гетерозигот над гомозиготами на 0.5 и 5.7% соответственно ($Fis = -0.007 \dots -0.084$). Результат молекулярной дисперсии показал, что на долю внутригрупповой генетической изменчивости приходится 93% вариации, тогда как межгрупповые различия составляли 7% ($p < 0.001$).

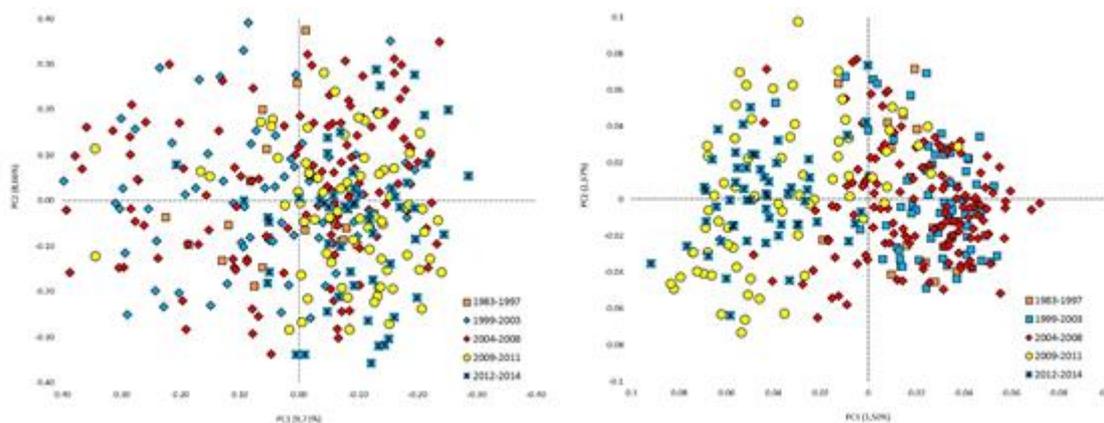


Рис. 2. Сравнительная популяционно-генетическая характеристика пространственного положения групп животных в соответствии с годами рождения (генерационным интервалам): на основе данных *STR*-маркеров (слева), на основе данных *SNP*-маркеров (справа)

[Comparative population-genetic characteristics of the spatial position of animal groups in accordance with the years of birth (generation intervals): based on STR marker data (left), based on SNP marker data (right)]

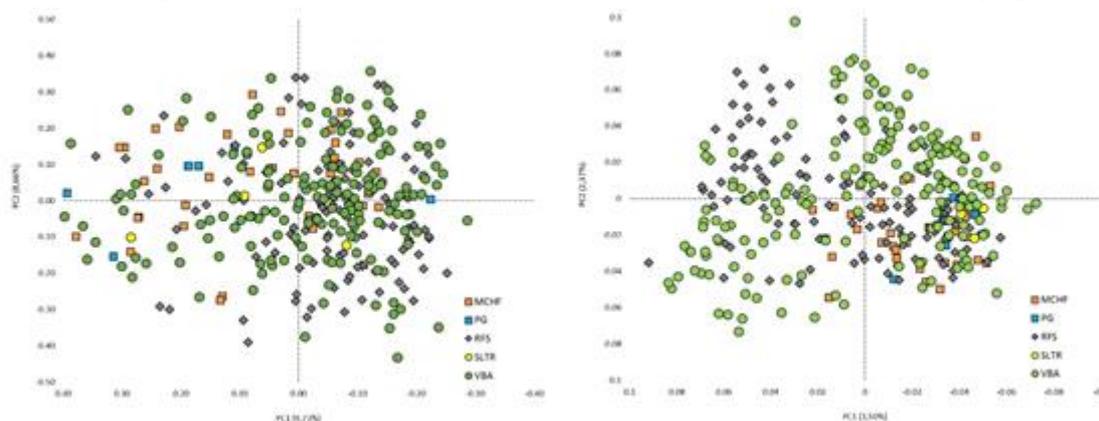


Рис. 3. Сравнительная популяционно-генетическая характеристика пространственного положения групп животных разной генеалогической (линейной) принадлежности: на основе данных *STR* маркеров (слева), на основе данных *SNP* маркеров (справа): Монтвик Чифтейн 95679 (MCHF), Пабст Говернер 882933 (PG), Рефлекшн Соверинг 198998 (RFS), Силинг Трайджун Рокит 252803 (SLTR), Вис Бэк Айдиал 1013415 (VBA)

[Comparative population-genetic characteristics of the spatial position of groups of animals of different genealogical (linear) affiliation: based on STR markers (left), based on SNP markers (right): Montvik Chieftain 95679 (MCHF), Pabst Governor 882933 (PG), Reflection Sovering 198998 (RFS), Siling Trijun Rockit 252803 (SLTR), Vis Back Idial 1013415 (VBA)]

В таблицах 3–6 представлены попарные сравнения значений Fst , рассчитанные по *STR*- и *SNP*-маркерам, которые характеризуют степень дифференциации между исследуемыми субпопуляциями. D.L. Hartl и A.G. Clark предложили классификацию, согласно которой генетическая дифференциация считается незначительной при $Fst \leq 0.05$, умеренной при $Fst = 0.05-0.15$, и значительной при $Fst = 0.15-0.25$ [Hartl et al., 1997].

По этой классификации (табл. 3) все значения индекса фиксации имели незначительную дифференциацию (0.008–0.027), или слабую – по классификации Райта [Wright, 1978]. Различия в результатах расчета в части величины показателя Fst между черно-пестрой голштинской и красно-пестрой голштинской породами оказались незначительны, менее 20%, в то время как остальные величины различались многократно.

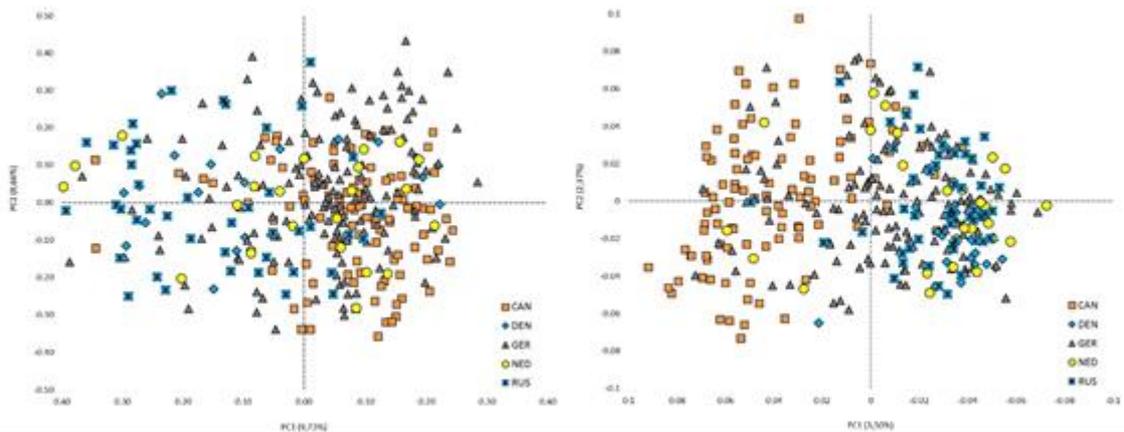


Рис. 4. Сравнительная популяционно-генетическая характеристика пространственного положения групп животных из разных стран происхождения: на основе данных *STR*-маркеров (слева), на основе данных *SNP*-маркеров (справа): Канада (CAN), Дания (DEN), Германия (DEU), Нидерланды (NED), Россия (RUS)

[Comparative population-genetic characteristics of the spatial position of groups of animals from different countries of origin: based on STR markers (left), based on SNP markers (right): Canada (CAN), Denmark (DEN), Germany (DEU), the Netherlands (NED), Russia (RUS)]

Таблица 3

Субпопуляционный индекс фиксации *Fst* у изученных пород животных
[Subpopulation index of *Fst* fixation in the studied animal breeds]

Красно-пестрая голштинская	Черно-пестрая голштинская	Черно-пестрая	Порода
-	0.012	0.027	Красно-пестрая голштинская
0.014	-	0.025	Черно-пестрая голштинская
0.008	0.012	-	Черно-пестрая

Над диагональю значения *Fst* по данным *STR* (9 *STR*), под диагональю по данным *SNP*.

Таблица 4

Субпопуляционный индекс фиксации *Fst* у животных из разных стран происхождения
[Subpopulation index of *Fst* fixation in animals from different countries of origin]

Германия	Дания	Канада	Нидерланды	РФ	Страна происхождения
-	0.009	0.008	0.008	0.006	Германия
0.006	-	0.015	0.014	0.009	Дания
0.010	0.024	-	0.015	0.011	Канада
0.003	0.007	0.017	-	0.008	Нидерланды
0.005	0.006	0.019	0.006	-	РФ

Над диагональю значения *Fst* по данным *STR* (9 *STR*), под диагональю по данным *SNP*.

Таблица 5

Субпопуляционный индекс фиксации *Fst* в соответствии с годами рождения животных
[Subpopulation index of fixation *Fst* in accordance with the years of birth of animals]

1983–1997	1999–2003	2004–2008	2009–2011	2012–2014	Год рождения
-	0.007	0.008	0.016	0.015	1983–1997
0.001	-	0.005	0.012	0.014	1999–2003
0.004	0.002	-	0.011	0.010	2004–2008
0.017	0.017	0.013	-	0.006	2009–2011
0.022	0.022	0.017	0.004	-	2012–2014

Над диагональю значения *Fst* по данным *STR* (9 *STR*), под диагональю по данным *SNP*.

Субпопуляционный индекс между страной происхождения быков-производителей, представленный в табл. 4, демонстрирует схожие значения с соблюдением основных закономерностей, отмеченных при рассмотрении вопроса использования паттернов гомозиготности *ROH*, отраженных в показателе уровня геномного инбридинга F_{ROH} . К примеру, *Fst* между РФ и Германией и РФ и Нидерландами по данным *STR* равен 0.006 и 0.008, по данным *SNP* 0.005 и 0.006 соответственно.

Показатели анализа *Fst* по группам года рождения животных, отображенные в табл. 5, проявляют близкий результат, особенно с группами 1983–1999 гг., подчеркивая её наибольшую удаленность от популяции последних лет, когда были получены новые генотипы быков. Значения *Fst* возрастали вместе с годом, так, по *STR* они составляли 0.007 в 1999–2003 гг., 0.008 в 2004–2008 гг., 0.016 в 2009–2011 гг., 0.015 в 2012–2014 гг., по *SNP* 0.001–0.004–0.017–0.022 соответственно.

Таблица 6

Субпопуляционный индекс фиксации *Fst* у животных разных линий

[Subpopulation index of *Fst* fixation in animals of different lines]

Вис Бэк Айдиал 1013415	Монтвик Чифтейн 95679	Пабст Говернер 882933	Рефлекшн Соверинг 198998	Силинг Трайджун Рокит 252803	Генеалогическая линия
-	0.008	0.026	0.003	0.062	Вис Бэк Айдиал 1013415
0.008	-	0.025	0.011	0.068	Монтвик Чифтейн 95679
0.015	0.013	-	0.028	0.090	Пабст Говернер 882933
0.004	0.009	0.017	-	0.065	Рефлекшн Соверинг 198998
0.009	0.008	0.014	0.015	-	Силинг Трайджун Рокит 252803

Над диагональю значения *Fst* по данным *STR* (9 *STR*), под диагональю по данным *SNP*.

Схожесть значений *Fst* между линиями Вис Бэк Айдиал 1013415 и Монтвик Чифтейн 95679 (0.008) и Рефлекшн Соверинг 198998 (0.003–0.004), представленная в табл. 6, сменяется значительным разбросом в показателях при попарном сравнении с другими линиями. Полагаем, это объясняется малым количеством выборки и меньшей востребованностью остальных линий в селекционном процессе, разведение по которым сократилось всего до трех на сегодняшний день. Сокращение использования генеалогических линий связано с интенсивным отбором быков-лидеров популяции по высоким значениям генетической ценности, а также кроссированием линий для минимизации накопления инбридинга.

Заключение

Проведенные исследования полиморфизма 9 панельных микросателлитных локусов у крупного рогатого скота черно-пестрого корня России показали, что в целом для данного типа маркеров характерен относительно высокий уровень генетического разнообразия ($N_e = 3.577-4.067$; $H_o = 0.699-0.727$). При этом изучаемые популяции скота, представленные быками-производителями, не различались по своей генетической структуре и имели аллели, встречающиеся в других родственных популяциях. Микросателлитные профили и генетические дистанции между ними достаточно адекватно отражают их микроэволюцию и специфику селекционного процесса в России на данный момент времени.

В сложившихся условиях сокращение численности племенных быков-производителей, используемых для ведения селекционной работы, приобретает особую актуальность, учитывая возможность снижения гетерогенности популяции.

STR не потеряли своей актуальности и могут являться информативным инструментом в качестве подтверждения достоверности происхождения и составления характеристики аллелофонда исследуемой группы животных [Денискова и др., 2018; Khrabrova et al., 2019; Бекетов и др., 2021]. Однако, по нашему мнению, *SNP*-маркеры являются более точным и надежным методом, позволяющим проводить оценку генофонда, вести контроль уровня гомозиготности как на индивидуальном, так и на популяционном уровнях, моделировать желаемые качества выдающихся особей в последующих поколениях, используя методы геномной селекции, вести мониторинг за распространением моногенных рецессивных генетических дефектов [Curik et al., 2014; Dotsev et al., 2020].

Формируемая в настоящий момент популяция крупного рогатого скота России по своим генетическим особенностям приближается к мировому генофонду высокоинтенсивных молочных пород. Использование информации по *STR*- и *SNP*-маркерам даст возможность более эффективно использовать племенные ресурсы животных посредством разработки программ генетического улучшения скота на региональном и национальном уровнях управления.

Список источников

1. Бекетов С.В. и др. Генетическое разнообразие и филогения пуховых коз центральной и средней Азии // Генетика. 2021. № 7. С. 810–819. DOI: 10.31857/s0016675821070031

2. Денискова Т.Е. и др. Изучение генетического разнообразия и дифференциации региональных популяций романовских овец по микросателлитным маркерам // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2018. Т. 64, № 3. С. 75–80. DOI: 10.30766/2072-9081.2018.64.3.75-80
3. Доклады 42 сессии FAO (Food and Agriculture Organization). Италия. Рим, 2021. С. 2021/2Rev1.
4. Заид А. и др. Словарь терминов по биотехнологии для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства // *Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных Наций*. Рим, 2008. 381 с.
5. Кузнецов В.М. Инбридинг в животноводстве: методы оценки и прогноза / НИИСХ Северо-востока. Киров, 2000. 66 с.
6. Кузнецов В.М. F-статистики Райта: оценка и интерпретация // *Проблемы биологии продуктивных животных*. 2014. № 4. С. 80–109.
7. Кузнецов В.М. Оценка генетической дифференциации популяций молекулярным дисперсионным анализом (аналитический обзор) // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021. № 22(2). С. 167–187.
8. Кузнецов В.М., Валохина Н.В. Об ограничении инбридинга в малочисленных популяциях молочного скота // *Сельскохозяйственная биология*. 2010. № 4. С. 55–58.
9. Недашковский И.С. и др. Оценка племенной ценности быков-производителей голштинской породы по качеству потомства в связи с уровнем гомозиготности по STR маркерам // *Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.А. Костычева*. 2019. № 3(43). С. 36–43.
10. Недашковский И.С. и др. Влияние уровня геномного инбридинга, оцененного по ROH-паттернам, на воспроизводительные качества и молочную продуктивность дочерей, а также спермопродукцию голштинских быков-производителей // *Достижения науки и техники АПК*. 2021. Т. 35, № 3. С. 39–45. DOI: 10.24411/0235-2451-2021-10307.
11. Об утверждении Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации: Указ Президента РФ № 20 от 21 янв. 2020 г.
12. Сермягин А.А. и др. Оценка геномной вариабельности продуктивных признаков у животных голштинизированной черно-пестрой породы на основе GWAS анализа и ROH паттернов // *Сельскохозяйственная биология*. 2020. Т. 55, № 2. С. 257–274. DOI: 10.15389/agrobiology.2020.2.257rus
13. Смарагдов М.Г., Кудинов А.А. Полногеномная оценка инбридинга у молочного скота // *Достижения науки и техники АПК*. 2019. Т. 33, № 6. С. 51–53. DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10612.
14. Chang C.C. et al. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets // *Giga-Science*. 2015. Vol. 4. 7 p. URL: <https://doi:10.1186/s13742-015-0047-8>.
15. Chao A. et al. Online program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R) // 2016. 88 p. URL: <https://doi:10.13140/RG.2.2.20744.62722>
16. Curik I. et al. Inbreeding and runs of homozygosity: a possible solution to an old problem // *Livest Sci*. 2014. № 166. P. 26–34. URL: <https://doi:10.1016/j.livsci.2014.05.034>.
17. Dotsev A.V. et al. PSXII-21 Genome-wide search for genomic regions under putative selection in two russian native cattle breeds using high-density SNP bead chip // *J. of Animal Science*. 2020. Vol. 98. № 4. P. 242–243. URL: <https://doi:10.1093/jas/skaa278.441>
18. Ferenčaković M. et al. Estimates of autozygosity derived from runs of homozygosity: empirical evidence from selected cattle populations // *J. Anim. Breed Genet*. 2013. Vol. 130. P. 286–293.
19. Hartl D.L., Clark A.G. Principles of population. United Kingdom: Sunderland, 1997.
20. Hedrick P.W. A standardized genetic differentiation measure // *Evolution*. 2005. Vol. 59, № 8. P. 1633–1638. URL: <https://doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
21. Jost L. GST and its relatives do not measure differentiation // *Mol. Ecol*. 2008. Vol. 17, № 18. P. 4015–4026. URL: <https://doi:10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x>
22. Khrabrova L.A. et al. Assessment of line differentiation in the Thoroughbred horse breed using DNA microsatellite loci // *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019. Vol. 23, № 5. P. 569–574. URL: <https://doi:10.18699/VJ19.526>
23. Kim E.S., Cole J.B., Huson H. Effect of artificial selection on runs of homozygosity in U. S. Holstein // *PLoS One*. 2013. Vol. 8, № 11. 80813 p.
24. Leutenegger A.L. et al. Estimation of the inbreeding coefficient through use of genomic data // *Am. J. Hum. Genet*. 2003. Vol. 73. P. 516–523.
25. Marras G. et al. Analysis of runs of homozygosity and their relationship with inbreeding in five cattle breeds farmed in Italy // *Animal Genetics*. 2015. Vol. 46, № 2. P. 110–121.
26. Meirmans P.G., Hedrick P.W. Assessing population structure: FST and related measures // *Mol. Ecol. Res*. 2011. Vol. 11, № 1. P. 5–18. URL: <https://doi:10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x>
27. Peakall R., Smouse P.E. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research update // *Bioinformatics*. 2012. Vol. 28. P. 2537–2539.
28. Purfield D.C. et al. Runs of homozygosity and population history in cattle // *BMC Genet*. 2012. Vol. 13. 70 p.

29. Wright S. Evolution and the genetics of populations. Vol.4 Variability within among natural populations. Univ. Chicago, 1978. 590 p.
30. Zhang L. et al. cgaTOH: Extended approach for identifying tracts of // PLoS ONE. 2013. Vol. 8(3). 57772 p. URL: <https://doi:10.1371/journal.pone.0057772>.

References

1. Beketov S.V., Piskunov A.K., Voronkova V.N., Stolpovsky Y.A., Petrov S.N., Kharzinova V.R., Dotsev A.V., Zinovieva N.A., Selionova M.I. [Genetic diversity and phylogeny of fleece-bearing goats of central and middle Asia]. *Genetica*. V. 57, No 7 (2021): pp. 816-824. (In Russ.). Available at: [10.31857/s0016675821070031](https://doi.org/10.31857/s0016675821070031)
2. Deniskova T.E., Kostyunina O.V., Solovieva A.D., Zinovieva N.A. [Study of genetic diversity and differentiation of regional populations of romanov sheep using micro satellite markers]. *Agrarnaja nauka Evro-Severo-Vostoka*. V. 64, No 3 (2018): pp. 65-80. (In Russ.). Available at: [10.30766/2072-9081.2018.64.3.75-80](https://doi.org/10.30766/2072-9081.2018.64.3.75-80)
3. FAO (Food and Agriculture Organization) Conference 42nd Session. Italy. Rome, 2021, pp. 2021/2Rev1.
4. Zaid A., Hughes H.G., Porceddu E., Nicholas F. [Glossary of biotechnology and genetic engineering]. Food and Agriculture Organization of the United Nations. (In Russ.). Rome, 2008. 381p.
5. Kuznetsov V.M. *Inbriding v životnovodstve* [Inbreeding in animal husbandry: methods of assessment and prediction]. Kirov, 2000. 66 p. (In Russ.).
6. Kuznetsov V.M. [Wright's F-statistics: Evaluation and interpretation]. *Problemy biologii produktivnykh životnykh*. No 4 (2014): pp. 80-109. (In Russ.).
7. Kuznetsov V.M. [Assessment of genetic differentiation of populations by analysis of molecular variance (analytical review)]. *Agrarnaja nauka Evro-Severo-Vostoka*. No 22(2) (2021): pp. 167-187. (In Russ.). <https://doi.org/10.30766/20729081.2020.21.2.167-187>
8. Kuznetsov V.M., Vakhonina N.V. [About limitation of inbreeding in small populations of milk cattle]. *Sel'skochozjajstvennaja biologija*. No 4 (2010): pp. 55-58. (In Russ.).
9. Nedashkovsky I.S., Kostyunina O.V., Volkova V.V., Ermilov A.N., Sermyagin A.A. [Estimation of the breeding value of holstein sire by the quality of offspring in connection with the homosity level calculated by STR-markers]. *Vestnik Rjazanskogo gosudarstvennogo agrotehnologičeskogo universiteta imeni P.A. Kostyčeva*. № 3 (43) (2019): pp. 36-43. (In Russ.).
10. Nedashkovsky I.S., Sermyagin A.A., Kostyunina O.V., Yanchukov I.N., Zinovieva N.A. [Influence of the level of genomic inbreeding assessed by ROH-patterns on reproductive qualities and milk productivity of daughters and sperm productivity of Holstein stud bulls]. *Dostiženija nauki i tehniki APK*. V. 35, No 3 (2021): pp. 39-45. (In Russ.).
11. *Ob utverzhenii Doktriny Prodovol'stvennoy bezopasnosti Rossiyskoy Federatsii* [On the approval of the Food Security Doctrine of the Russian Federation]. *Ukaz Prezidenta RF № 20 ot 21 janvarja 2020 g.* [Decree of the President of the Russian Federation No 20 of January 21, 2020].
12. Sermyagin A.A., Bykova O.A., Loretts O.G., Kostyunina O.V., Zinovieva N.A. [Genomic variability assess for breeding traits in holsteinized russian black-and-white cattle using GWAS analysis and ROH patterns]. *Sel'skochozjajstvennaja biologija*. V. 55, No 2 (2020): pp. 257-274. (In Russ.). doi: [10.15389/agrobiology.2020.2.257rus](https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.2.257rus)
13. Smaragdov M.G., Kudinov A.A. [Full Genome Inbreeding Assessment of Dairy Cattle]. *Dostiženija nauki i tehniki APK*. V. 33, No 6 (2019): pp. 51-53. (In Russ.). DOI: [10.24411/0235-2451-2019-10612](https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-10612).
14. Chang C.C., Chow C.C., Tellier L., Vattikuti S., Purcell S.M., Lee J.J. Second-generation PLINK: rising to the challenge of larger and richer datasets. *GigaScience*. V. 4 (2015): 7 p. [https://doi: 10.1186/s13742-015-0047-8](https://doi.org/10.1186/s13742-015-0047-8).
15. Chao A., Ma K.H., Hsieh T.C., Chiu C.H. Online program SpadeR (Species-richness Prediction And Diversity Estimation in R). 2016. 88 p. Available at: [https://doi: 10.13140/RG.2.2.20744.62722](https://doi.org/10.13140/RG.2.2.20744.62722)
16. Curik I., Ferenčaković M., Sölkner J. Inbreeding and runs of homozygosity: a possible solution to an old problem. *Livest Sci*. No 166 (2014): pp. 26-34. Available at: [https://doi: 10.1016/j.livsci.2014.05.034](https://doi.org/10.1016/j.livsci.2014.05.034).
17. Dotsev A.V., Zinovieva N.A., Deniskova T.E., Abdelmanova A.S., Sölkner J., Reyer H., Wimmers K., Brem G. PSXII-21 Genome-wide search for genomic regions under putative selection in two russian native cattle breeds using high-density SNP bead chip. *Journal of Animal Science*. V. 98, No 4 (2020): pp. 242-243. Available at: [https://doi: 10.1093/jas/skaa278.441](https://doi.org/10.1093/jas/skaa278.441)
18. Ferenčaković M., Hamzic E., Gredler B., Solberg T.R., Klemetsdal G., Curik I., Sölkner J. Estimates of autozygosity derived from runs of homozygosity: empirical evidence from selected cattle populations. *J. Anim. Breed Genet*. V. 130 (2013): pp. 286-293.
19. Hartl D.L., Clark A.G. Principles of population genetics. United Kingdom, Sunderland, 1997.
20. Hedrick P.W. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution*. V. 59, No 8 (2005): pp. 1633-1638. Available at: [https://doi: stable/3449070](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x)
21. Jost L. GST and its relatives do not measure differentiation. *Mol. Ecol*. V. 17, No 18 (2008): pp.4015-4026. Available at: [https://doi: 10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03887.x)

22. Khrabrova L.A., Blohina N.V., Suleymanov O.L., Rozhdestvenskaya G.A., Pustovoy V.F. Assessment of line differentiation in the Thoroughbred horse breed using DNA microsatellite loci. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. V. 23, No 5 (2019): pp. 569-574. Available at: [https://doi: 10.18699/VJ19.526](https://doi.org/10.18699/VJ19.526)
23. Kim E.S., Cole J.B., Huson H. Effect of artificial selection on runs of homozygosity in U. S. Holstein. *PLoS One*. V. 8, No 11 (2013): p. 80813.
24. Leutenegger A.L., Prum B., Genin E., Verny C., Lemainque A., Clerget-Darpoux F., Thompson E.A. Estimation of the inbreeding coefficient through use of genomic data. *Am. J. Hum. Genet.* V. 73 (2003): pp. 516-523.
25. Marras G., Gaspa G., Sorbolini S., Dimauro C., Ajmone-Marsan P., Valentini A., Williams J.L., Macciotta N.P. Analysis of runs of homozygosity and their relationship with inbreeding in five cattle breeds farmed in Italy. *Animal Genetics*. V. 46, No 2 (2015): pp. 110-121.
26. Meirmans P.G., Hedrick P.W. Assessing population structure: FST and related measures. *Mol. Ecol. Res.* V. 11, No 1 (2011): pp. 5-18. Available at: [https://doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02927.x)
27. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Bioinformatics*. V. 28 (2012): pp. 2537-2539.
28. Purfield D.C., Berry D.P., McParland S., Bradley D.G. Runs of homozygosity and population history in cattle. *BMC Genet.* V. 13 (2012): 70 p.
29. Wright S. Evolution and the genetics of populations. Vol. 4. Variability within among natural populations. Univ. Chicago, 1978. 590 p.
30. Zhang L., Orloff M.S., Reber S., Li S., Zhao Y., Eng C. cgaTOH: Extended approach for identifying tracts of homozygosity. *PLoS ONE*. V. 8(3) (2013): 57772 p. Available at: [https://doi:10.1371/journal.pone.0057772](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057772).

Статья поступила в редакцию 01.11.2021; одобрена после рецензирования 18.11.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 01.11.2021; approved after reviewing 18.11.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

Игорь Сергеевич Недашковский – nedashkovsky_is@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0487-4576>, аспирант;
 Александр Александрович Сермягин – alex_sermyagin85@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>, канд. с.-х. наук;
 Ольга Васильевна Костюнина – kostolan@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8206-3221>, д-р биол. наук, зав. лаб.;
 Валерия Владимировна Волкова – moonlit_elf@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2080-0182>, канд. биол. наук, ст. науч. сотр.;
 Елена Александровна Гладырь – elenagladyr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5210-8932>, канд. биол. наук, вед. науч. сотр.;
 Иван Николаевич Янчуков – mos-bulls@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6051-3655>, д-р с.-х. наук, вед. науч. сотр.

Information about the authors

Igor S. Nedashkovsky – nedashkovsky_is@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-0487-4576>, post graduate student;
 Alexander A. Sermyagin – alex_sermyagin85@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-1799-6014>, cand. of agriculture;
 Olga V. Kostyunina – kostolan@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0001-8206-3221>, dr. of biol., head of laboratory;
 Valeria V. Volkova – moonlit_elf@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2080-0182>, cand. of biol., senior staff;
 Elena A. Gladyr – elenagladyr@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5210-8932>, cand. of biol., research fellow
 Ivan N. Yanchukov – mos-bulls@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6051-3655>, dr. of agriculture, leading research.

Вклад авторов:

Недашковский И. С. – написание введения; описание полученных результатов и их обсуждение; заключение; подготовка списка источников; статистическая обработка.

Сермягин А. А. – научное руководство; концепция статьи; методика исследований; расчет уровня геномного инбридинга по SNP-маркерам.

Костюнина О. В. – научное руководство; доработка текста; расчет уровня гомозиготности по STR-маркерам.

Волкова В. В. – подготовка и выделение ДНК; получение микросателлитных профилей (STR) животных; правка текста.

Гладырь Е. А. – подготовка и выделение геномной ДНК; получение однонуклеотидных профилей животных; правка текста.

Янчуков И. Н. – предоставление биологического материала для ДНК исследований и информации первичного племенного учета.

Contribution of the authors:

Nedashkovsky I. S. – writing an introduction; results and discussion; conclusion of the article; bibliography; statistical research.

Sermyagin A. A. – scientific guidance; article's concept; methodology; computation genomic inbreeding coefficient using SNP markers.

Kostyunina O. V. – scientific guidance; text article editing; computation homozygosity coefficient using STR markers.

Volkova V. V. – sample preparation and DNA extraction; microsatellite profiles (STR) of animals processing; editing the text of the article.

Gladyr E. A. – sample preparation and genomic DNA extraction; single nucleotide polymorphisms of animals processing; editing the text of the article.

Yanchukov I. N. – supply of the biological material for DNA research and information of animals' breeding features records.

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 631.182

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-307-315

Влияние обогащенной кислородом воды «O₂ alive» на рост и развитие растений

Вера Иосифовна Каменщикова¹, Ольга Станиславовна Кудряшова^{2✉, 3}

^{1,2} Естественнаучный институт Пермского государственного национального исследовательского университета, Пермь, Россия

¹ nsi@psu.ru

² oskudr@psu.ru✉, <https://orcid.org/0000-0003-4915-7562>

³ Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

Аннотация. Представлены результаты исследований по использованию воды «O₂ alive» для предпосевной обработки семян и усиления роста растений. Установлено, что предпосевная обработка семян водой «O₂ alive», повышает энергию прорастания, всхожесть семян до 80–100%, ускоряет наступление важнейших фенологических фаз развития растения, повышает способность растений усваивать вносимые в почву удобрения. Показано, что подкормка растений минеральным удобрением «Здравень» совместно с водой «O₂ alive» увеличивает продуктивность растений закрытого и открытого грунта на 30–80%, повышает устойчивость растений к неблагоприятным условиям (засуха, низкие температуры).

Ключевые слова: обогащенная кислородом вода, предпосевная обработка семян, продуктивность овощных культур

Для цитирования: Каменщикова В. И., Кудряшова О. С. Влияние обогащенной кислородом воды «O₂ alive» на рост и развитие растений // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 307–315. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-307-315>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № АААА-А20-120081990070-9).

ECOLOGY

Original article

Influence of water «O₂ alive» on growth and development of plants

Vera I. Kamenshchikova¹, Olga S. Kudryashova^{2✉, 3}

^{1,2} Institute of Natural Science of Perm State National Research University, Perm, Russia

¹ nsi@psu.ru

² oskudr@psu.ru✉, <https://orcid.org/0000-0003-4915-7562>

³ Perm State agricultural and technological University, Perm, Russia

Abstract. We present here the results of our investigations concerning the usage of «O₂ alive» water for the pre-sowing seeds treatment and plant growth-promoting effect. It has been found that the pre-sowing seeds treatment with the «O₂ alive» water results in the increase of the seed vigor and germinating ability of the seeds at about 80-100%, at the same time this procedure accelerates the onset of the most important phenophases of plant development and increases the ability of plant to appropriate a fertilizer added to soil. It has been shown that the simultaneous mineral fertilization («Zdraven» fertilizer) and the usage of the «O₂ alive» water increases the productivity of the protected and open-ground plants by about 30-80% and improves the plants flexibility to the unfavorable conditions (drought, low temperatures).

Keywords: oxygen enriched water, pre-sowing seed treatment, vegetable crop productivity

For citation: Kamenshchikova V. I., Kudryashova O. S. [Influence of water «O₂ alive» on growth and development of plants]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 307-315. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-307-315>.

Acknowledgments: the work was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (topic no. ААААА 20-120081990070-9).

Введение

Повышение продуктивности овощных культур – одна из актуальных проблем овощеводов. В зоне рискованного земледелия с коротким вегетационным периодом, куда относится и Пермский край, получить хорошую рассаду, а в дальнейшем и высокий урожай овощных культур – трудоемкая работа. Весьма актуальна проблема сокращения срока созревания плодов у растений, что достигается подбором сортов с коротким вегетационным периодом, а также применением стимуляторов и усилителей роста.

Хорошо известно, что достижение высокого процента всхожести, скорости прорастания семян и в последующем развития здорового, сильного растения зависят, в частности, от химического состава, биологических, микробиологических и физико-химических свойств почвы и климатических условий. Хорошее прорастание семян, а в последующем – развитие растений, в значительной степени зависит от достаточного поступления кислорода к семенам и к корням растения [Куперман, Ржанова, 1963; Полевой, 1989]. Высокая уплотненность и влажность почвы ухудшают воздушный режим, что тормозит развитие растений.

В литературе описан ряд способов получения обогащенной кислородом воды, предназначенной для полива растений. Например, обогащение кислородом проводят путем многократного переливания (не менее 28 раз) водопроводной воды из емкости в емкость [Коваленко, 2015] или путем использования оксидатора [Кислородная ...]. Недостатком этих приемов является низкая насыщенность воды кислородом (не более 10 мг/л), что не обеспечивает достаточную степень усиления роста растений.

В патенте РФ 2430501 [2011] приведен состав средства для стимуляции проращивания семян сельскохозяйственных культур, который представляет собой анолит раствора глицина с pH 4.5–5.5, окислительно-восстановительным потенциалом +400...+550 мВ, обогащенный кислородом в количестве 8–10 мг/л. К недостаткам средства можно отнести использование в качестве одного из компонентов анолита, состав которого в значительной степени зависит от способа получения.

В ряде источников [Авторск. свидетельство РФ 990681, 1983; Авторск. свидетельство РФ 1532036, 1989] для использования в сельском хозяйстве предлагается обогащенная кислородом и обработанная магнитным полем вода. Однако описанные способы получения и контроль качества такой воды представляют определенную сложность, а степень обогащения кислородом невысока.

В патенте РФ 2305588 [2006] для обработки растений предлагается жидкая среда на водной основе, обогащенная газообразным кислородом и биологически активными веществами. Недостатком этого средства является невысокое содержание кислорода 12.4 мг/л, а также сложный многоэтапный процесс получения.

В настоящей статье представлены результаты исследований по использованию воды «O₂ alive» для предпосевной обработки семян и усиления роста растений, приготовленной путем насыщения газообразным кислородом природной минеральной воды [Stalinger, 1998]. Представляло интерес установить влияние насыщенной кислородом воды совместно с удобрением и без него на фазы развития растений и их продуктивность, и на основании полученных экспериментальных результатов разработать рекомендации по использованию воды «O₂ alive» в сельском хозяйстве.

Материалы и методы исследования

Объектом исследований явилась вода «O₂ alive», концентрация кислорода в которой равна 20–39 мг/л, pH 6.5–8.5 (производитель ООО «Полиэкс-Пром», г. Пермь). Содержание растворенного в воде кислорода определяли йодометрическим методом [РД 52.24.419-2005]. Химический состав природной минеральной воды, использованной для приготовления воды «O₂ alive», указан в табл. 1.

Таблица 1
Химический состав природной минеральной воды
[Chemical composition of natural mineral water]

Наименование показателя	Показатель качества, мг/л
Общая минерализация (сухой остаток)	1420–1730
Хлориды	600–890
Кальций	250–350
Сульфаты	100–150
Магний	100–140
Натрий + калий	50–70
Кислород	25–35

Для подкормки растений использовали минеральное удобрение «Здравень турбо универсальный – для овощей, плодов и садовых культур» (производитель ООО «Ваше хозяйство», г. Нижний Новгород) состава: N – 13%; P – 10%; K – 20%; Mg – 2%; гумат натрия – 2%; Mn – 0.04%; B – 0.03%; Cu – 0.02%; Zn – 0.02%; Mo – 0.005% [Минеральное удобрение]. Используемый в опытах раствор содержал 15 г удобрения на 10 л воды (согласно рекомендации изготовителя).

Для выращивания рассады использовали грунт «Росток» (изготовитель ООО «Торфяная компания Пермского края», г. Краснокамск). Состав: верховой сфагновый торф низкой степени разложения; низинный торф высокой степени

разложения; известняковая (доломитовая) мука; комплексное минеральное удобрение с полным набором макро- и микроэлементов.

Для изучения действия воды «O₂ alive» на ростовые процессы растений использованы лук-севок, салат, редис, томаты, перец, кабачки, бальзамин.

Изучение и сравнение влияния предпосевной обработки семян и последующего полива водой «O₂ alive» или минеральной водой на всхожесть и энергию прорастания семян, скорость образования и крупность луковиц, корнеплодов и плодов, продуктивность культур определялась с помощью вегетационных и полевых мелко-деляночных опытов в период с мая по сентябрь 2018 г. на почвах, различных по механическому составу и плодородию.

Варианты проведения опытов:

1. Обработка семян и полив почвы минеральной водой (МВ).
2. Обработка семян и полив почвы минеральной водой и удобрением «Здравень» (МВ + «Здравень»).
3. Обработка семян и полив почвы водой «O₂ alive» (МВО₂).
4. Обработка семян и полив почвы водой «O₂ alive» и удобрением «Здравень» (МВО₂ + «Здравень»).

Полевые опыты проведены на участках с дерново-подзолистой тяжело суглинистой и подзолистой супесчаной почвой. Перед посевом почва тщательно обрабатывалась, участок разбивался на делянки размером 50×50 см с организацией укрытия. Количество воды для полива рассчитывалось исходя из влажности почвы. Семена перед посевом замачивались в минеральной воде (МВ – контроль) и в воде, насыщенной кислородом (МВО₂) на 24 ч. Контролируемые параметры: скорость появления проростков, изменение длины и массы надземной и корневой части растений определяли по методу Красильникова [1958].

Достоверность различий между показателями развития растений подтверждена статистическим анализом с использованием t-test. Наиболее показательными параметрами оказались масса ботвы и масса луковиц, корнеплодов и плодов.

Результаты и их обсуждение

Опыты с редисом и салатом

Полевой опыт заложен 25 мая на участке с дерново-подзолистой тяжелосуглинистой почвой. На каждой делянке посажено по 30 шт. семян редиса и 40 шт. семян салата. Перед посевом семена замачивались в МВ или МВО₂, почва предварительно увлажнялась МВ или МВО₂ из расчета 5 л на 1 м². Редис относится к скороспелым культурам, устойчивым к пониженным температурам, поэтому опыты по выращиванию редиса проводили дважды: 25 мая – 4 июля и 3 августа – 7 сентября.

В мае всходы редиса в вариантах с МВ, МВ+«Здравень» появились на 9-й день, салата – на 11-й день после посадки, в вариантах с МВО₂ и МВО₂+«Здравень» – на 7- и 9-й день, соответственно. В варианте с МВ количество всходов редиса меньше на 15%, всходов салата – на 10%, чем посажено семян. В варианте с МВО₂ наблюдалась 100%-ная всхожесть. 27 июня (через месяц после посева) в период интенсивного образования плода произведен полив растений МВ, МВ+«Здравень», МВО₂ и МВО₂+«Здравень».

Замеры массы редиса проведены 4 июля, на 40-й день после посадки. Медленный рост растений в весенний период обусловлен низкими температурами в г. Перми в первой половине июня. Согласно данным сайта <http://www.pogodaiklimat.ru>, среднесуточная температура в этот период составляла + 9.6°С. Слабое развитие растений выявлено в варианте, где семена замачивались минеральной водой без кислорода. На основании полученных данных (табл. 2), можно сделать вывод о положительном влиянии применения МВО₂ и совместного применения его с удобрением «Здравень» на развитие и продуктивность растений, даже при неблагоприятных погодных условиях.

18 июля, через 50 дней после посадки, произведены замеры массы и величины листьев салата (с выборкой по 20 штук в каждом варианте), которые показали, что масса растений в опытах с МВО₂ превышает массу растений в опытах с МВ в 1.7 раза (табл. 2). Растения в вариантах с МВО₂ по размерам и количеству листьев в 2–3 раза превышали растения в вариантах с МВ.

3 августа произведен посев семян редиса по аналогичной схеме на участках с дерново-подзолистой почвой. Количество растений в вариантах с МВ и МВО₂ – 50 шт. на 0.5 м², в вариантах с удобрением «Здравень» – 25 шт. на 0.25 м². В вариантах с минеральными удобрениями всходы появились на 4-й день после посева. На 7-й день после посева различия между вариантами прослеживаются отчетливо. Так, в вариантах с МВ и МВ+«Здравень», количество взошедших семян составляло 64 и 72% от числа посаженных, а в вариантах с МВО₂, МВО₂+«Здравень» – 60 и 80% соответственно. После десяти дней всхожесть семян достигла максимума и равнялась в вариантах МВ – 86%, МВ+«Здравень» – 92%, МВО₂ – 86% и МВО₂+«Здравень» – 96%.

Учет продуктивности редиса проводили через 35 дней после посева (табл. 2). Всхожесть семян редиса к моменту уборки находилась на уровне 80–90% от числа высевных, при максимуме 96% в варианте

МВО₂+«Здравень». Максимальная продуктивность редиса получена в вариантах с МВО₂. Учет надземной биомассы растения и корнеплода показал различия в его формировании в вариантах с минеральным удобрением, где в общей массе растения доля ботвы выше, чем в контроле (МВ) в 1.4 раза (табл. 2). Вероятно, минеральное удобрение «Здравень» удлиняет период созревания растения.

Таблица 2

Влияние предпосевной обработки семян на развитие и продуктивность редиса и салата при различных сроках посева

[The effect of pre-sowing seed treatment on the development and productivity of radishes and lettuce at different sowing dates]

Длина растения, см	Масса растения, г	Масса ботвы, г	Масса корнеплода, г	Отклонение +/-	Коэффициент вариации V при n = 40
Редис (25 мая – 4 июля)					
МВ					
37.8	9.10	8.05	1.15	0.150	0.336
МВ+«Здравень»					
44.5	15.00	12.60	2.40	1.144	0.446
МВО ₂					
38.2	16.65	10.85	5.80	0.639	0.138
МВО ₂ +«Здравень»					
44.0	23.80	13.50	10.30	1.288	0.136
Редис (3 августа – 7 сентября)					
Масса растения, г	Масса ботвы, г	Масса корнеплода, г			
МВ					
16.94	4.70	12.24	0.626	0.051	
МВ+«Здравень»					
15.47	5.88	9.59	0.571	0.060	
МВО ₂					
21.78	5.71	16.07	0.690	0.043	
МВО ₂ +«Здравень»					
21.58	7.62	13.96	0.625	0.044	
Салат листовой (25 мая – 18 июля)					
Длина растения, см	Масса, г	Число листьев, шт.			
МВ					
19.95	4.63	4.95	2.531	0.344	
МВ+«Здравень»					
22.00	6.17	5.50	4.650	0.350	
МВО ₂					
24.00	7.91	6.60	3.320	0.230	
МВО ₂ +«Здравень»					
22.35	10.68	6.70	1.380	0.130	

Результаты опытов подтвердили положительное влияние предпосевной обработки семян водой «O₂alive» на всхожесть, продуктивность редиса даже при неблагоприятных погодных условиях. Применение минерального удобрения «Здравень» влияет, в основном, на прирост зеленой надземной части растений (табл. 2), а на фоне МВО₂ в различных опытах его влияние на продуктивность редиса положительно и максимально проявляется в непогоду.

Опыты с томатами

Томаты имеют длительный вегетационный период (100–120 дней), что обуславливает выращивание их рассадным способом. Для модельного опыта выбраны семена томатов агрофирмы «Агроника» (Россия, Санкт-Петербург) сорт «Боец» раннеспелый (98–100 дней). Семена перед посевом замачивались на 24 ч. в МВ или МВО₂. Через сутки высевали по 20 семян в пластиковые емкости. Субстратом для проращивания семян служил универсальный грунт «Росток».

Почву увлажняли МВ или МВО₂ до 60% от полной влагоемкости. Посев произведен 22 марта, 28 марта (на 6-е сут. после посева) появились всходы. В варианте с МВ – 12 шт., в варианте с МВО₂ – 18 шт. из 20 посеянных. На 10-е сут. после появления всходов, в фазу образования третьего листа произведена пи-

кировка (рассаживание) растений в пластиковые емкости 400 мл, каждая из которых содержала по 200 г увлажненного грунта.

Образование листьев на стеблях растений в вариантах с МВО₂ опережало на 1–2 листа вариант с МВ. В фазе 9-го листа (3 июня) растения рассадили в вегетационные сосуды емкостью 10 литров.

Перед закладкой модельного вегетационного опыта, предусматривающего полив водой «O₂ alive», проведена подготовка сосудов, почвы и теплицы. Почва формировалась следующим образом: огородную подзолистую супесчаную и дерновую почвы в соотношении 1:1 тщательно перемешивали, просеивали через сито с отверстиями 2 см. В каждый сосуд помещали 9 кг увлажненной смеси почв и высаживали растение (рисунок). В каждом варианте высаживалось по 10 растений.

В каждом варианте 5 растений поливали водой МВ или МВО₂ во время важнейших фенологических фаз (цветение и образования плодов). Остальные 5 растений 4 раза за вегетационный период дополнительно поливали раствором удобрения «Здравень». Через три месяца после посадки (23 июня) провели удаление пасынков. В каждом варианте не пасынковали по одному растению, чтобы установить различия во времени цветения, образования плодов и продуктивности растений, у которых не нарушен естественный цикл развития. В фазе полного созревания плодов (26 августа) проведен учет продуктивности растений.

Учет количества и размеры пасынков (их масса) в вариантах МВО₂ свидетельствуют о положительном влиянии воды «O₂ alive» на ростовые процессы томатов (табл. 3).

Фенологические наблюдения за развитием растений показали, что растения, семена которых прошли предпосевную обработку МВО₂, зацвели на 5–6 дней раньше, чем в варианте с МВ. 10 июля началось образование плодов, и через 10 дней их количество было в 2 и 3 раза больше в вариантах с МВО₂ и МВО₂+«Здравень» соответственно по сравнению с аналогичными вариантами с МВ. В вариантах с МВ фаза образования плодов наступила позднее на 10 дней, и образование завязей также запаздывало.

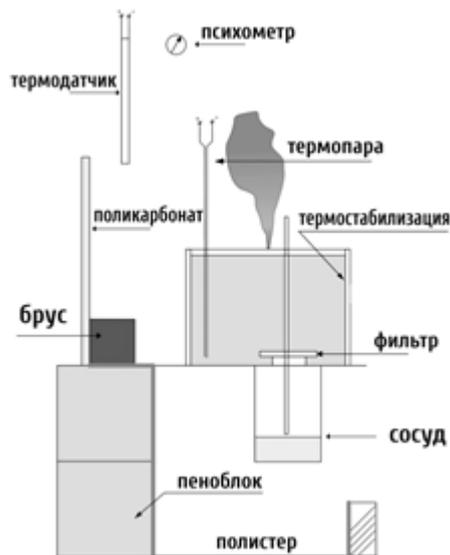


Схема термостабилизированной ячейки для выращивания растений
[Diagram of a thermostabilized cell for growing plants]

Таблица 3

Влияние предпосевной обработки семян томатов на число и массу пасынков
[The effect of pre-sowing treatment of tomato seeds on the number and weight of stepsons]

Показатели	Варианты			
	МВ	МВ+Здравень	МВО ₂	МВО ₂ +Здравень
Число удаленных пасынков у 4 растений	18	23	24	24
Масса пасынков с 1 растения, г	10.6	16.4	31.9	40.4
Средняя масса 1 пасынка г / % к МВ	2.36 / 100	2.86 / 121	5.33 / 224	6.73 / 285

Таким образом, обработка семян томата МВО₂ ускоряет наступление фаз развития растений, что особенно важно для зон с коротким летом. В фазе полного созревания отдельных плодов у растений (26 августа) произвели учет урожая (табл. 4).

Наблюдение за развитием растений показало положительное влияние воды «O₂ alive» на скорость образования плодов, их крупность и в меньшей степени на продуктивность (табл. 4). Подкормка удобрением «Здравень» способствовала нарастанию зеленой массы, затягивая время наступления фаз цветения и образования плодов, что привело к появлению большого количества мелких плодов. Обработка семян водой «O₂ alive» и последующая подкормка удобрением «Здравень» обеспечила урожай на 40% выше в сравнении с вариантом без удобрения. Вероятно, насыщение почвы кислородом, дополнительно вносимым с водой «O₂ alive» при поливе, активизирует корневую систему растений в потреблении питательных веществ, что способствует повышению продуктивности.

У растений без удаления пасынков выявлено более позднее образование плодов (на 10–15 дней позднее, чем у пасынкованных) во всех вариантах опыта. Это, вероятно, отрицательно сказалось как на крупности плодов, так и на продуктивности растений. Так в варианте с МВ, продуктивность растений без

удаления пасынков в 2.5 раза ниже, чем пасынкованных, а в варианте с МВО₂+«Здравень» – в 2.05 раза. Нарушение естественного развития растений при удалении пасынков, болезненно переносимое растением, частично компенсировалось внесением минерального удобрения и обработки семян водой, насыщенной кислородом, что и повысило продуктивность (табл. 4).

Таблица 4

Влияние предпосевной обработки семян и полива почвы минеральной водой и водой, обогащенной кислородом, на продуктивность пасынкованных и непасынкованных томатов

[The effect of pre-sowing seed treatment and soil irrigation with mineral water and oxygen-enriched water on the productivity of stepson and non-stepson tomatoes]

Показатели	Варианты			
	МВ	МВ+Здравень	МВО ₂	МВО ₂ +Здравень
Число плодов с 1 растения, шт. (пасынкованных / не пасынкованных)	13 / 5	11 / 13	12 / 10	19 / 11
Масса плодов с 1 пасынкованного растения, г;	498.3	519.7	546.2	751.6
отклонение +/-;	33.5	141.1	53.0	231.1
V / % к МВ	0.067 / 100	0.272 / 104	0.09 / 110	0.32 / 151
Масса плодов с 1 не пасынкованного растения, г	193.0 / 100	321.0 / 166	266.4 / 138	459.9 / 290
Масса 1 плода пасынкованных / не пасынкованных	38.3 / 18.6	47.2 / 24.7	45.6 / 26.4	39.5 / 41.8
Прирост продуктивности от пасынкования, отношение	2.50	1.65	2.05	1.69

После уборки урожая томатов зафиксировано бурное развитие корневой системы в сосудах МВО₂, что могло отрицательно сказаться на развитии и продуктивности растений из-за недостатка объема сосудов. При тепличном выращивании томатов из семян, обработанных водой МВО₂, следует увеличить площадь посадки для одного растения.

Опыт с луком-севком

Полевые мелко-деляночные опыты с луком-севком проводили на дерново-подзолистой супесчаной почве в два срока посева (весенний и летний). В опытах контролировали следующие показатели: скорость появления всходов, появление стрелок, продуктивность.

В весенний посев для опыта взят лук-севок сорта «Стригуновский»; масса одной луковицы колебалась в пределах 2.9–3.1 г. В каждом варианте по 45 шт. луковиц замачивали на 24 ч. в МВ или МВО₂ и высаживали в подготовленный грунт на расстоянии 5 см между луковицами и 10 см – между рядами. Почву при посадке поливали нормированным объемом МВ или МВО₂ с добавлением удобрения «Здравень» (0.15%-ный раствор). Последующий полив водопроводной отстоянной водой проводили в первую декаду ежедневно в каждый рядок в зависимости от влажности почвы. Во всех вариантах внесение удобрения повторили через месяц после посадки.

При посеве 2 июня на дерновой слабо оподзоленной почве всходы появились на 3-й день при максимуме в вариантах с МВО₂. Через 10 дней после посева происходило интенсивное образование пера, максимальная высота которого наблюдалась в варианте МВО₂+«Здравень». 7 августа по мере полегания и увядания пера произведена уборка лука, который помещен на дозревание на 10 дней в проветриваемое помещение. 17 августа проведен учет продуктивности лука (табл. 5).

Из полученных данных (табл. 5) видно, что всхожесть и жизнённость лука в большинстве вариантов близка к 80% от числа посеянных, в отдельных вариантах (МВ+«Здравень») – на уровне 100%. Прирост биомассы при поливе МВО₂ или при внесении минерального удобрения составил 47%. Исключительно высокая прибавка продуктивности и массы одной луковицы установлена при совместном использовании кислородной воды и удобрения.

Вероятно, обработка семян водой «O₂ alive» в присутствии минерального удобрения повышает активность растений в потреблении питательных веществ, что положительно сказывается на продуктивности. В вариантах с МВ, особенно при добавлении удобрения, установлено повышенное образование стрелок, что может отрицательно повлиять на образование луковиц, снизив продуктивность.

Для выяснения влияния предпосевной обработки лука-севка водой «O₂ alive» на продуктивность в экстремальных условиях (при отсутствии ежедневного полива) 25 июня заложен опыт на подзолистой супесчаной почве. Полив почвы МВ и МВО₂ и подкормка удобрением осуществлялись только один раз

при посеве. В опыте использовали по 100 шт. лука-севка сорт «Штутгартен» весом 4.8–5.2 г, которые предварительно замачивали в растворах МВ и МВО₂. Уборка и учет урожая произведены 1 сентября.

Лук испытывал дефицит влаги (не было дождей), необходимой в первые фазы развития растений, что негативно отразилось на образовании пера. Высокий процент выживших луковиц и максимальная масса одной луковицы наблюдались в вариантах с МВО₂+«Здравень» и МВО₂ (табл. 5). Растения в этих вариантах имели более мощную корневую систему, способную потреблять влагу из углубленных, менее иссушаемых горизонтов. Известно, что в стрессовых ситуациях фазы развития растений протекают быстрее [Зеленин, 1980; Ганичкина, Ганичкин, 2011], прирост биомассы одной луковицы и продуктивность в варианте с МВО₂ выше, чем при весеннем посеве. Вероятно, формирование мощной корневой системы у лука в условиях засухи способствует быстрому вызреванию и повышению продуктивности. Максимальная продуктивность, как и при весеннем посеве, выявлена в варианте МВО₂+«Здравень».

Таблица 5

Влияние предпосевной обработки семян лука-севка на всхожесть и продуктивность при разных сроках посева

[The effect of pre-sowing treatment of onion seeds on germination and productivity at different sowing dates]

Показатели	Варианты			
	МВ	МВ+Здравень	МВО ₂	МВО ₂ +Здравень
Лук-севок сорт «Стригуновский» (весенний посев)				
% выживших луковиц	81	100	81	80
Масса 1 шт., г	16.69 / 82*	20.0 / 85*	20.5 / 82*	31.0 / 90*
Продуктивность, г на м ² / % к МВ	1364 / 100	2000 / 147	1660 / 118	2498 / 182
Лук-севок сорт «Штутгартен» (при отсутствии полива)				
% выживших луковиц	76	68	80	80
Масса 1 шт., г	23.2 / 78	23.8 / 79	26.2 / 81	29.4 / 83
Продуктивность, г на м ² / % к МВ	1763 / 100	1618 / 92	2096 / 119	2352 / 133

* Прирост за сезон, процент разности средней массы к массе высеваемого лука.

Таким образом, обработка луковиц водой «O₂ alive» повышает продуктивность и устойчивость к засухе, особенно при совместном использовании с минеральным удобрением, благодаря развитию мощной корневой системы и активному использованию влаги и питательных веществ из менее иссушаемых углубленных горизонтов почвы.

Заключение

Действие предпосевной обработки семян водой «O₂ alive» и ее влияние при совместном использовании с минеральным удобрением на фазы развития и продуктивность овощных культур изучено впервые. При постановке модельных лабораторных опытов проведен отбор минеральных удобрений, стимулирующих начальные ростовые процессы семян (гумат калия, молибдат аммония, «Здравень»). Наибольший эффект получен при совместном действии воды «O₂ alive» и минерального удобрения «Здравень», который в дальнейшем использован при закладке полевых опытов.

Постановкой вегетационных (при выращивании томатов), полевых мелко-деляночных опытов на почвах различного механического состава при выращивании лука-севка, салата и редиса установлено, что предпосевная обработка семян водой «O₂ alive» повышает энергию прорастания на 2–4 дня и всхожесть семян до 80–100%, ускоряет наступление фазы образования плодов на 7 дней (у томатов), способствует корнеобразованию, тем самым увеличивая способность растений усваивать вносимые в почву удобрения и влагу, повышая продуктивность на 30–80%. Обработка семян водой «O₂ alive» приводит к формированию у растений мощной корневой системы, что необходимо учитывать при посадке, увеличивая площадь питания для одного растения.

Использование удобрения «Здравень» совместно с МВ усиливает нарастание зеленой биомассы культур (томаты, лук, редис, салат), но существенно замедляет наступление фазы цветения (у томатов), что позволяет рекомендовать это удобрение в виде минеральной подкормки при выращивании лука на перо и салата. Для редиса и томатов использование удобрения «Здравень» приводит к удлинению вегетационного периода и необходимости более раннего посева семян при выращивании рассады.

Таким образом, предпосевная обработка семян водой «O₂ alive» и последующая подкормка минеральным удобрением «Здравень» могут быть использованы для повышения продуктивности растений закрытого и открытого грунта, повышения устойчивости растений к неблагоприятным условиям (засуха, низкие температуры).

На основании проведенных экспериментов получен патент РФ 2704835 «Композиция для предпосев-ной обработки семян и усиления роста растений (варианты)» [2019].

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Авторск. свидетельство РФ 990681. Б.И.: № 3. Устройство для комплексной активации жидкости, 1983.
2. Авторск. свидетельство РФ 1532036. Б.И.: № 48. Способ полива сельскохозяйственных культур, 1989.
3. Ганичкина О.А., Ганичкин А.В. Новая энциклопедия садовода и огородника. М.: Эксмо, 2011. 893 с.
4. Зеленин В.М. Лук. Пермь: Кн. изд-во, 1980. 45 с.
5. Кислородная вода Стэлмас O₂. URL: <https://www.healthwaters.ru/articles/voda-obogashchennaya-kislorodom/> (дата обращения: 24.05.2021).
6. Коваленко Н.Г. Влияние воды, обогащенной кислородом, на рост рассады. 2015. URL: <http://www.microarticles.ru/article/vlijanie-vodi-obogaschennoj-kislorodom-na-rost-rassadi.html>. (дата обращения: 24.05.2021).
7. Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 462 с.
8. Куперман Ф.М, Ржанова Е.И. Биология развития растений. М.: Высш. шк., 1963. 425 с.
9. Минеральное удобрение «Здравень турбо универсальный – для овощей, плодов и садовых культур» URL: http://www.vhoz.ru/index.php?option=com_content&task=view&id=163&Itemid=16 (дата обращения: 24.05.2021).
10. Патент РФ 2704835. Б.И.: № 31. Композиция для предпосевной обработки семян и усиления роста растений (варианты), 2019.
11. Патент РФ 2305588. Б.И.: № 9. Способ обработки жидкой среды и устройство для его осуществления, 2006.
12. Патент РФ 2430501. Б.И.: № 28. Способ стимуляции проращивания семян сельскохозяйственных культур, 2011.
13. Полевой В.В. Физиология растений. М.: Высш. шк., 1989. 464 с.
14. РД 52.24.419-2005. Массовая концентрация растворенного кислорода в водах. Методика выполнения измерений иодометрическим методом.
15. Staldinger J. Verfahren und Vorrichtung zum Eintragen eines Gases-oder eines Gasgemisches in eine Flüssigkeit: Pat. AT 403349. 1998.

References

1. Kirm A.A., Tetsov E.A., Ruttas V.I., Kikas K.A. *Ustrojstvo dlya kompleksnoj aktivacii zhidkosti* [Device for complex liquid activation]. Copyright certificate of the Russian Federation 990681. B.I. No 3]. 1983. (In Russ.).
2. Rudenko N.E., Shcherbinin B.M. *Sposob poliva sel'skhozajstvennyh kul'tur* [Method of irrigation of agricultural crops]. *Avtorskoe svidetel'stvo RF* [Copyright certificate of the Russian Federation 1532036 // B.I. No 48]. 1989. (In Russ.).
3. Ganichkina O.A., Ganichkin A.V. *Novaya enciklopediya sadovoda i ogorodnika* [The new encyclopedia of the gardener]. Moscow, Eksmo Publ., 2011. 893 p. (In Russ.).
4. Zelenin V.M. *Luk*. [Onion. Vegetable grower's library]. Perm, Knizhnoe izd-vo Publ.. 1980. 45 p. (In Russ.).
5. *Kislorodnaja voda Stelmas O₂*. [Oxygen water Stelmas O₂]. Available at: <https://www.healthwaters.ru/articles/voda-obogashchennaya-kislorodom/> (accessed 24.05.2021). (In Russ.).
6. Kovalenko N.G. *Vlijanie vody, obogaschennoj kislorodom, na rost rassady* [Effect of oxygen-rich water on seedling growth]. 2015. Available at: <http://www.microarticles.ru/article/vlijanie-vodi-obogaschennoj-kislorodom-na-rost-rassadi.html>. (accessed 24.05.2021). (In Russ.).
7. Krasil'nikov N.A. *Mikroorganizmy pochvy i vysšie rastenija* [Soil microorganisms and higher plants] Moscow, Izd-vo AN SSSR Publ., 1958. 462 p. (In Russ.).
8. Kuperman F.M, Rzhanova E.I. *Biologija razvitija rastenij* [Biology of plant development]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1963. 425 p.
9. *Mineral'noe udobrenie «Zdraven' turbo universal'nyj - dlja ovoščej, plodov i sadovyh kul'tur»* [Mineral fertilizer "Zdraven turbo universalny - for vegetables, fruits and garden crops"]. Available at: http://www.vhoz.ru/index.php?option=com_content&task=view&id=163&Itemid=16 (accessed 24.05.2021). (In Russ.).
10. Mikov A.I., Mikov K.A., Kudryashova O.S., Kamenshchikova V.I. *Kompozicija dlja predposevnoj obrabotki semjan i usilenija rosta rastenij (varianty)* [Composition for pre-sowing seed treatment and plant growth enhancement (variants)]. Patent RF 2704835. B.I. No 31. 2019. (In Russ.).
11. Blank P.E., Blank E.I. *Sposob obrabotki židkoj sredy i ustrojstvo dlja ego osuščestvlenija* [Method of processing a liquid medium and a device for its implementation]. Patent RF 2305588. B.I. No 9. 2006. (In Russ.).

12. Osadchenko I.M., Gorlov I.F., Harchenko O.V. i dr. *Sposob stimuljacii proraščivanija semjan sel'sko-chozjajstvennyh kul'tur* [Method for stimulating the germination of agricultural seeds] Patent RF 2430501 // B.I. No 28. 2011. (In Russ.).

13. Polevoj V.V. *Fiziologija rastenij* [Plant physiology] Moscow, Vysšaja škola Publ., 1989. 464 p. (In Russ.).

14. RD 52.24.419-2005. *Massovaja koncentracija rastvorennogo kisloroda v vodach. Metodika vypolnenija izmerenij jodometričeskim metodom* [Mass concentration of dissolved oxygen in water. The method of performing measurements by the iodometric method]. (In Russ.).

15. Staldinger J. Verfahren und Vorrichtung zum Eintragen eines Gases-oder eines Gasgemisches in eine Flüssigkeit. Patent AT 403349. 1998.

Статья поступила в редакцию 27.07.2021; одобрена после рецензирования 23.09.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 27.07.2021; approved after reviewing 23.09.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

В. И. Каменщикова – кандидат биологических наук;

О. С. Кудряшова – доктор химических наук, профессор, главный научный сотрудник.

Information about the authors

V. I. Kamenshchikova, candidate of biology;

O. S. Kudryashova – doctor of chemistry, professor, chief scientific officer.

Вклад авторов:

Каменщикова В. И. – подготовка и выполнение эксперимента; обработка полученных данных; написание исходного текста; итоговые выводы.

Кудряшова О. С. – обработка полученных данных; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Kamenshchikova V. I. – preparation and execution of the experiment; processing of the received data; writing the draft; final conclusions.

Kudryashova O. S. – processing of the received data; revision of the text; final conclusions.

ИММУНОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 571.27

doi: 10.17072/1994-9952-2021-4-316-323

Новые маркеры для исследования пролиферации Т-лимфоцитов человека

Дарья Максимовна Марченко¹, Евгения Владимировна Сайдакова²✉

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

¹ berbimot@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7940-9444>

² radimira@list.ru✉, <https://orcid.org/0000-0002-4342-5362>

Аннотация. Стандартная методика изучения пролиферации Т-лимфоцитов предполагает применение метода проточной цитометрии с использованием внутриклеточного маркера Ki67. Однако данный анализ требует предварительной фиксации и пермеабилзации клеток, что ограничивает возможность проведения дополнительных исследований. Цель настоящей работы – оценить потенциал использования поверхностной молекулы CD71 в качестве альтернативного маркера пролиферации Т-лимфоцитов. Методом проточной цитометрии определяли долю и уровень экспрессии CD71 и Ki67 в нестимулированных и стимулированных фитогемагглютинином Т-клетках периферической крови человека; выявляли взаимосвязь показателей экспрессии двух маркеров. Установлено, что стимуляция увеличивает долю и уровень экспрессии как Ki67, так и CD71 в CD4⁺ и CD8⁺ Т-лимфоцитах. Обнаружена сильная положительная корреляция между экспрессией двух молекул на Т-клетках различной субпопуляционной принадлежности. Вместе с тем выявлено, что все Ki67-положительные лимфоциты экспрессируют молекулу CD71, но большая часть CD71-позитивных клеток не экспрессирует молекулу Ki67. Исходя из полученных данных, можно заключить, что молекула CD71 не является полным аналогом Ki67, но может быть использована для исследований активированных/делящихся Т-лимфоцитов.

Ключевые слова: CD4⁺ Т-лимфоциты, CD8⁺ Т-лимфоциты, пролиферация, проточная цитометрия, маркер Ki67, маркер CD71

Для цитирования: Марченко Д. М., Сайдакова Е. В. Новые маркеры для исследования пролиферации Т-лимфоцитов человека // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 4. С. 316–323. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-316-323>.

IMMUNOLOGY

Original article

Novel human T-cell proliferation markers

Daria M. Marchenko¹, Evgeniya V. Saidakova²✉

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

¹ berbimot@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-7940-9444>

² radimira@list.ru✉, <https://orcid.org/0000-0002-4342-5362>

Abstract. The standard method to study T-cell proliferation is flow cytometric evaluation of the intracellular Ki67 expression. However, this analysis requires preliminary cell fixation and permeabilization that limits further research. The aim of the present work was to evaluate the possibility of using the surface molecule CD71 as an alternative marker for T-cell proliferation. Frequencies of CD71⁺ and Ki67⁺ T-lymphocytes and candidate proliferation markers' expression levels were studied in unstimulated and phytohemagglutinin-stimulated human peripheral blood cells using flow cytometry. We found that stimulation increases the frequency and level of Ki67 and CD71 expression in CD4⁺ and CD8⁺ T-cells. We revealed a strong positive correlation between the two molecules in different T-cell subsets. It should be noted that all Ki67⁺ T-cells expressed CD71, while the majority of CD71⁺ cells did not express Ki67. Based on the data obtained, one can conclude that CD71 is not a complete analog of Ki67, but it can be used for investigations of activated/cycling T-lymphocytes.

Keywords: CD4⁺ T-lymphocytes, CD8⁺ T-lymphocytes, proliferation, flow cytometry, marker Ki67, marker CD71

For citation: Marchenko D. M., Saidakova E. V. [Novel human T-cell proliferation markers]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2021): pp. 316-323. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2021-4-316-323>.

Введение

T-лимфоциты играют важную роль в формировании иммунного ответа [Zhu, Paul, 2008]. Благодаря пролиферации в периферических лимфоидных органах они быстро увеличивают свою численность для эффективной борьбы с патогенами [Liao et al., 2016]. Нарушение в процессе деления T-клеток приводит к возникновению различных патологий, в т.ч. опухолевых, хронических инфекционных [Chou, Effros, 2013] и аутоиммунных заболеваний [Moulton, Tsokos, 2011]. Наиболее широко используемым методом исследования пролиферации лимфоцитов является проточная цитометрия с оценкой экспрессии маркера Ki67 [Scholzen, Gerdes, 2000]. Следует отметить, что внутриклеточная локализация этой молекулы обуславливает необходимость фиксации и пермеабиллизации клеточных мембран [Jamur, Oliver, 2010], что исключает возможность дальнейшей оценки функционального состояния делящихся лимфоцитов. В связи с этим отказ от фиксации/пермеабиллизации клеток и поиск поверхностных молекул-аналогов Ki67 представляется актуальным. Перспективным кандидатом на роль такой молекулы является рецептор трансферрина 1 (CD71).

Цель настоящей работы – исследование возможности использования CD71 в качестве альтернативного маркера пролиферации T-лимфоцитов.

Материалы и методы исследований

Получение биологического материала

План работы был одобрен локальным этическим комитетом (рег. № комитета IRB00008964); каждый обследованный подписал форму информированного согласия. В исследование были приглашены 10 ostensibly здоровых добровольных доноров крови. Большинство участников (80%) составили женщины. Средний возраст обследованных составил 25 лет.

Забор крови осуществляли из кубитальной вены в пробирки, обработанные антикоагулянтом. Мононуклеарные клетки получали путем центрифугирования (400 g, 40 мин) крови в градиенте плотности диаколла $\rho = 1.077$ (Диаэм; Россия). Полученные образцы подвергали контролируемому замораживанию до -80°C в течение суток в среде, содержащей 90% инактивированной теплом эмбриональной телячьей сыворотки (ЭТС; Gibco; США) и 10% диметилсульфоксида (MP Biochemicals; США), после чего перенесли в жидкий азот для длительного хранения.

Постановка культур

Мононуклеарные клетки периферической крови размораживали и использовали для постановки культур. Лейкоциты культивировали в полной питательной среде (10% ЭТС, 100 Ед./мл пенициллина и 100 мкг/мл стрептомицина (Sigma, США) в RPMI-1640 (Sigma, США)) в концентрации 2×10^6 /мл. Образцы стимулировали фитогемагглютинином (ФГА; Serva, Германия) в конечной концентрации 15 мкг/мл. В качестве контроля использовали клетки без добавления митогена. Полученные лейкоциты инкубировали в пробирках типа эппендорф объемом 2 мл при $+37^{\circ}\text{C}$ в течение 42 ч.

Цитометрический анализ

Субпопуляционную принадлежность клеток периферической крови определяли с помощью коммерческих флуоресцентных красителей и антител: Zombie UV, CD3 PerCP, CD4 Brilliant Violet 605 (BioLegend, США); CD8 FITC (Dako, Дания); CD45R0 APCe-Fluor780 (eBioscience, США); CD71 Alexa Fluor 700 (Invitrogen, США); Ki67 PE (BD Pharmingen, США).

Цитометрический анализ проводили на приборе CytoFLEX S (Beckman Coulter, США). Для визуализации результатов использовали программу CytExpert (Beckman Coulter, США).

Гейтирование клеток осуществляли с помощью программы FlowJo v10 (FlowJo LLC, США). Из пула анализируемых клеток последовательно выделяли одиночные и жизнеспособные элементы. T-клетки идентифицировали как CD3-позитивные лимфоциты, которые делили на CD8^+ и CD4^+ T-клетки. Степень дифференцировки каждой субпопуляции анализировали по экспрессии CD45R0: CD45R0^+ элементы оценивали как T-лимфоциты памяти, CD45R0^- – как наивные T-клетки. Следует отметить, что среди $\text{CD8}^+\text{CD45R0}^-$ T-лимфоцитов присутствовали как наивные, так и терминально дифференцированные клетки [Akbar et al., 1988].

Статистическая обработка данных

Анализ данных выполнялся методами непараметрической статистики. Рассчитывали медиану и интерквартильный размах (25–75%). Статистическую значимость различий между группами устанавливали на основе U-критерия Манна-Уитни. Корреляционный анализ выполняли по методу Спирмена. Вычис-

ления и построение графиков проводили с использованием пакета Microsoft Office и программы GraphPad Prism 8 (GraphPad Software, США).

Результаты и их обсуждение

Экспрессия Ki67

Стимуляция мононуклеарных лейкоцитов ФГА в течение 42 ч. привела к увеличению доли Т-лимфоцитов, экспрессирующих Ki67. Это наблюдалось в общем пуле Т-клеток (рис. 1А) и в пулах CD4-позитивных (рис. 1Б) и CD8-позитивных (рис. 1В) Т-лимфоцитов.

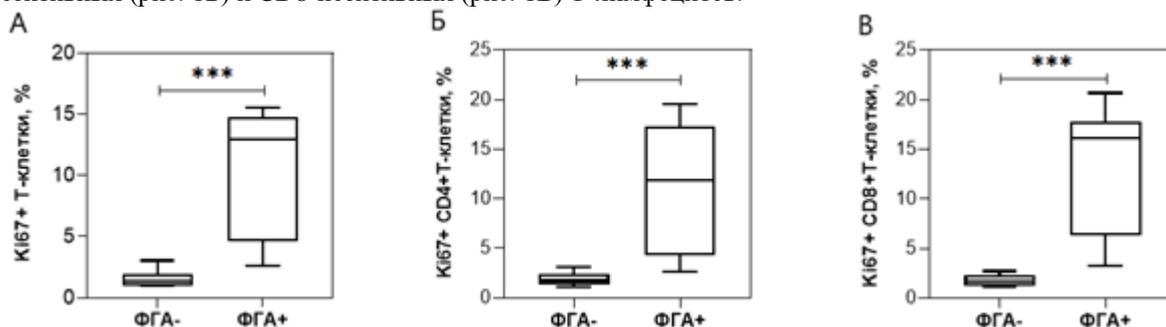


Рис. 1. Процентное содержание Ki67-позитивных клеток среди нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитов.

ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. Различия между группами устанавливали с использованием U-критерия Манна-Уитни (***) – P < 0.001). А – все Т-лимфоциты; Б – CD4⁺ Т-лимфоциты; В – CD8⁺ Т-лимфоциты

[Percentage of Ki 67-positive cells among unstimulated and stimulated T-lymphocytes.

PHA⁺ - cells stimulated by phytohemagglutinin; PHA⁻ - unstimulated cells. The differences between the groups were established using the Mann-Whitney U-test (***) - P < 0.001). A – all T-lymphocytes; B - CD4⁺ T-lymphocytes; C - CD8⁺ T-lymphocytes]

Помимо этого, в стимулированных Т-клетках по сравнению с нестимулированными лимфоцитами повысился средний уровень экспрессии молекулы Ki67. Отмеченное изменение не зависело от субпопуляционной принадлежности Т-лимфоцитов и наблюдалось в их общем пуле (рис. 2А) и пулах CD4⁺ (рис. 2Б) и CD8⁺ (рис. 2В) Т-клеток.

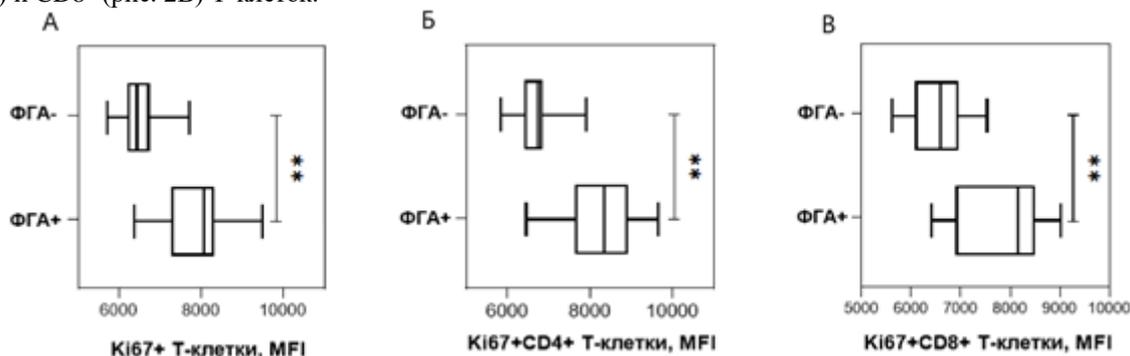


Рис. 2. Уровень внутриклеточной экспрессии Ki67 в нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитах.

ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. MFI – медиана интенсивности флуоресценции (median fluorescence intensity). Различия между группами устанавливали с использованием U-критерия Манна-Уитни (** – P < 0.001). А – все Т-лимфоциты; Б – CD4⁺ Т-лимфоциты; В – CD8⁺ Т-лимфоциты

[The level of intracellular expression of Ki67 in unstimulated and stimulated T-lymphocytes.

PHA⁺ – cells stimulated by phytohemagglutinin; PHA⁻ – unstimulated cells. MFI is the median fluorescence intensity. The differences between the groups were established using the Mann-Whitney U-test (** – P < 0.001). A – all T-lymphocytes; B – CD4⁺ T-lymphocytes; C – CD8⁺ T-lymphocytes]

Аналогичные результаты были получены в субпопуляциях различной степени зрелости, в т.ч. наивных Т-клетках и Т-лимфоцитах памяти (табл. 1): после стимуляции среди них выросли доля Ki67-положительных клеток и уровень экспрессии молекулы.

**Отличия экспрессии Ki67 в нестимулированных и стимулированных
Т-лимфоцитах различной степени зрелости**

[Differences in Ki67 expression in unstimulated and stimulated T-lymphocytes of varying degrees of maturity]

Показатели	CD4 ⁺ Т-клетки		CD8 ⁺ Т-клетки	
	ФГА ⁻	ФГА ⁺	ФГА ⁻	ФГА ⁺
CD45R0 ⁻ Ki67 ⁺ Т-клетки (%)	1,4 (1,0-2,0) P<0,001	11,6 (4,8-16,6)	1,4 (1,3-2,2) P<0,001	15,4 (5,1-19,8)
CD45R0 ⁺ Ki67 ⁺ Т-клетки (%)	2,0 (1,8-3,1) P<0,001	9,2 (5,4-13,4)	1,7 (1,6-2,1) P<0,001	10,6 (6,4-15,7)
CD45R0 ⁻ Ki67 ⁺ Т-клетки (MFI)	6270 (5983-6439) P<0,001	8002 (7686-8090)	6583 (6112-6783) P<0,01	8228 (7198-8683)
CD45R0 ⁺ Ki67 ⁺ Т-клетки (MFI)	7209 (7098-7300) P<0,01	8573 (8072-9326)	6621 (6234-6868) P<0,05	7899 (7463-8355)

Примечание. Указаны медианы и интерквартильные размахи. ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. MFI – медиана интенсивности флуоресценции (median fluorescence intensity). Статистический анализ – U-критерий Манна-Уитни.

Экспрессия CD71

Анализ экспрессии молекулы CD71 на поверхности нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитов показал следующее. Было обнаружено, что содержание CD71-позитивных Т-клеток повысилось в стимулированных образцах относительно нестимулированных проб. Рост был характерен для общего пула Т-лимфоцитов (рис. 3А) и пулов CD4⁺ (рис. 3Б) и CD8⁺ (рис. 3В) Т-клеток.

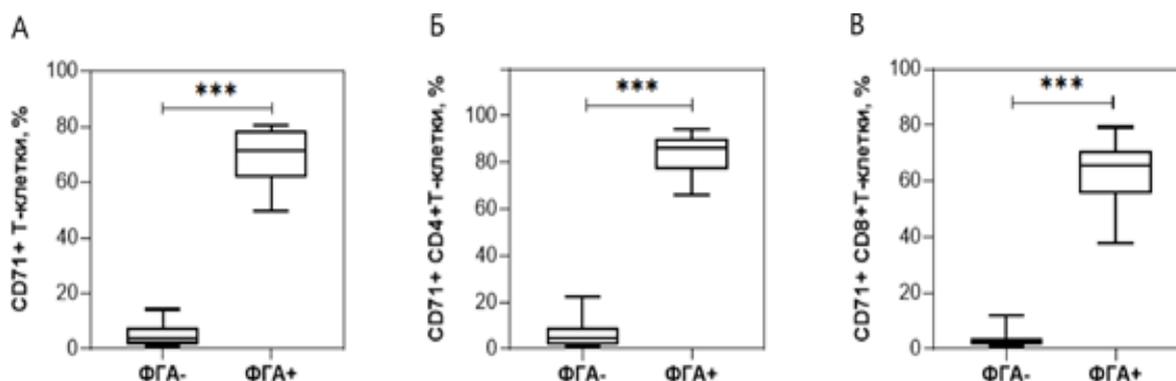


Рис. 3. Процентное содержание CD71-позитивных клеток среди нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитов.

ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. Различия между группами устанавливали с использованием U-критерия Манна-Уитни (*** – P < 0.001). А – все Т-лимфоциты; Б – CD4⁺ Т-лимфоциты; В – CD8⁺ Т-лимфоциты

[Percentage of CD71-positive cells among unstimulated and stimulated T-lymphocytes.

PHA⁺ – cells stimulated by phytohemagglutinin; PHA⁻ – unstimulated cells. The differences between the groups were established using the Mann-Whitney U-test (*** – P < 0.001). A – all T-lymphocytes; B – CD4⁺ T-lymphocytes; C – CD8⁺ T-lymphocytes]

Также после стимуляции увеличился средний уровень экспрессии молекулы CD71, что было отмечено в общем пуле Т-клеток (рис. 4А) и среди CD4-позитивных (рис. 4Б) и CD8-позитивных (рис. 4В) Т-лимфоцитов.

Сходное увеличение доли CD71⁺ элементов и уровня экспрессии молекулы было зафиксировано в субпопуляциях различной степени зрелости, в т.ч. наивных Т-клетках и Т-лимфоцитах памяти (табл. 2).

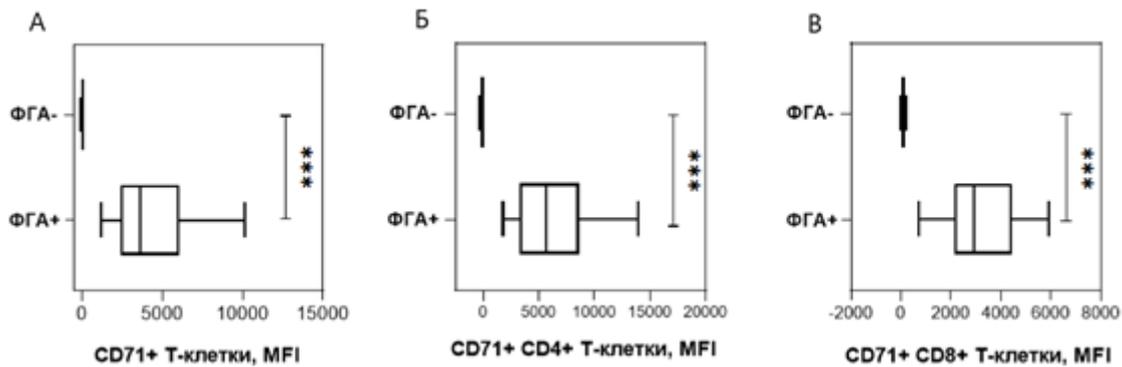


Рис. 4. Уровень поверхностной экспрессии CD71 на нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитах.

ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. MFI – медиана интенсивности флуоресценции (median fluorescence intensity). Различия между группами устанавливали с использованием U-критерия Манна-Уитни (***) – P < 0.001). А – все Т-лимфоциты; Б – CD4⁺ Т-лимфоциты; В – CD8⁺ Т-лимфоциты

[The level of CD71 surface expression on unstimulated and stimulated T-lymphocytes.

PHA⁺ – cells stimulated by phytohemagglutinin; PHA⁻ – unstimulated cells. MFI is the median fluorescence intensity. The differences between the groups were established using the Mann-Whitney U-test (***) – P < 0.001). A – all T-lymphocytes; B – CD4⁺ T-lymphocytes; C – CD8⁺ T-lymphocytes]

Таблица 2

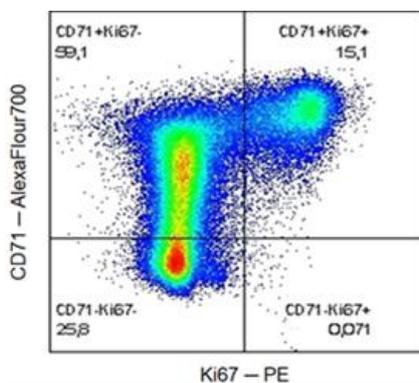
Отличия экспрессии CD71 на нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитах различной степени зрелости

[Differences in CD71 expression on unstimulated and stimulated T-lymphocytes of varying degrees of maturity]

Показатели	CD4 ⁺ Т-клетки		CD8 ⁺ Т-клетки	
	ФГА ⁻	ФГА ⁺	ФГА ⁻	ФГА ⁺
CD45R0-CD71 ⁺ Т-клетки (%)	6,0 (3,8-8,5) P<0,001	94,1 (88,1-95,8)	5,3 (2,8-7,0) P<0,001	70,1 (63,8-77,5)
CD45R0 ⁺ CD71 ⁺ Т-клетки (%)	5,5 (2,6-5,9) P<0,001	79,6 (73,7-85,9)	2,3 (1,8-3,8) P<0,001	61,2 (44,0-63,7)
CD45R0-CD71 ⁺ Т-клетки (MFI)	-191 (-237... -149) P<0,001	7827 (3626-10392)	96,3 (26,2-135,3) P<0,001	4456 (2922-5484)
CD45R0 ⁺ CD71 ⁺ Т-клетки (MFI)	9,8 (-26,8...56,7) P<0,001	4436 (3152-4937)	220 (181-297) P<0,001	2184 (1497-3461)

Примечание. Указаны медианы и интерквартильные размахи. ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. MFI – медиана интенсивности флуоресценции (median fluorescence intensity). Статистический анализ – U-критерий Манна-Уитни.

Взаимосвязь экспрессии Ki67 и CD71



Оценка взаимосвязи экспрессии Ki67 и CD71 показала наличие сильной положительной корреляции, которая наблюдалась в следующих субпопуляциях: CD4⁺ Т-клетки, наивные CD4⁺ Т-лимфоциты, CD4⁺ Т-клетки памяти, CD8⁺ Т-лимфоциты, CD8⁺CD45R0⁻ Т-клетки, CD8⁺ Т-лимфоциты памяти (табл. 3).

Примечательно, что среди Т-лимфоцитов все Ki67-позитивные клетки экспрессировали CD71, но при этом в культуре присутствовала субпопуляция CD71-монопозитивных лимфоцитов (рис. 5).

Анализ численности CD71⁺Ki67⁻ Т-лимфоцитов показал, что содержание этих клеток в стимулированных и нестимулирован-

Рис. 5. Показательная точечная диаграмма экспрессии CD71 и Ki67 в стимулированных Т-лимфоцитах [Indicative dot diagram of CD71 and Ki67 expression in stimulated T-lymphocytes]

ных образцах значительно превышало количество CD71⁺Ki67⁺ Т-лимфоцитов. Данное явление наблюдалась в их общем пуле (рис. 6А) и пулах CD4⁺ (рис. 6Б) и CD8⁺ (рис. 6В) Т-клеток.

Таблица 3

Связь между экспрессией CD71 и Ki67 в субпопуляциях Т-лимфоцитов различной степени зрелости
[The relationship between CD71 and Ki67 expression in subpopulations of T-lymphocytes of varying degrees of maturity]

Корреляционная связь	R	P
Т-клетки (%)	0,793	<0,001
CD4 ⁺ Т-клетки (%)	0,830	<0,001
Наивные CD4 ⁺ Т-клетки (%)	0,854	<0,001
CD4 ⁺ Т-клетки памяти (%)	0,823	<0,001
CD8 ⁺ Т-клетки (%)	0,847	<0,001
CD8 ⁺ CD45R0 ⁻ Т-клетки (%)	0,842	<0,001
CD8 ⁺ Т-клетки памяти (%)	0,827	<0,001

Примечание. При проведении анализа использован метод ранговых корреляций Спирмена.

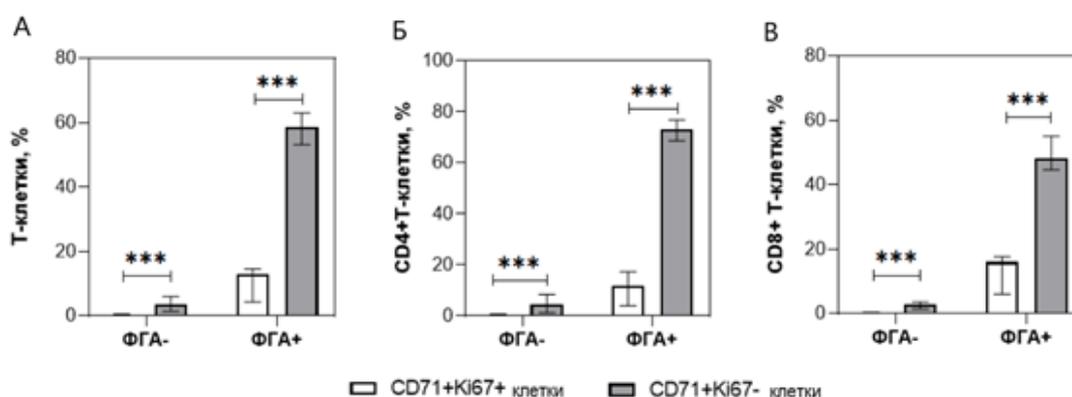


Рис. 6. Процентное содержание CD71⁺Ki67⁺ и CD71⁺Ki67⁻ клеток среди нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитов.

ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. Различия между группами устанавливали с использованием U-критерия Манна-Уитни (***) – P < 0.001). А – все Т-лимфоциты; Б – CD4⁺ Т-лимфоциты; В – CD8⁺ Т-лимфоциты

[Percentage of CD71+Ki67+ and CD71+Ki67- cells among unstimulated and stimulated T-lymphocytes.

PHA+ - cells stimulated by phytohemagglutinin; PHA- – unstimulated cells. The differences between the groups were established using the Mann-Whitney U-test (***) – P < 0.001). A – all T-lymphocytes; B - CD4+ T-lymphocytes; C – CD8+ T-lymphocytes]

Сходное отличие долей CD71⁺Ki67⁺ и CD71⁺Ki67⁻ клеток было установлено в субпопуляциях различной степени зрелости, в т.ч. наивных Т-лимфоцитах и Т-клетках памяти (табл. 4).

Таблица 4

Отличие относительного количества CD71⁺Ki67⁺ и CD71⁺Ki67⁻ клеток среди нестимулированных и стимулированных Т-лимфоцитов различной степени зрелости
[The difference in the relative number of CD71+Ki67+ and CD71+Ki67- cells among unstimulated and stimulated T-lymphocytes of varying degrees of maturity]

Показатели	ФГА ⁻		ФГА ⁺	
	CD71 ⁺ Ki67 ⁺	CD71 ⁺ Ki67 ⁻	CD71 ⁺ Ki67 ⁺	CD71 ⁺ Ki67 ⁻
Наивные CD4 ⁺ Т-клетки (%)	0,17 (0,11-0,44) P ₁₋₂ <0,001	5,76 (3,71-8,15)	11,51 (4,77-16,57) P ₃₋₄ <0,001	80,42 (74,14-84,04)
CD4 ⁺ Т-клетки памяти(%)	0,59 (0,39-1,01) P ₁₋₂ <0,001	4,91 (2,04-9,12)	9,15 (5,14-13,40) P ₃₋₄ <0,001	69,30 (65,25-73,42)
CD8 ⁺ CD45R0 ⁻ Т-клетки (%)	0,21 (0,13-0,38) P ₁₋₂ <0,001	5,07 (2,70-6,40)	15,30 (4,96-19,44) P ₃₋₄ <0,001	51,33 (48,76-54,76)
CD8 ⁺ Т-клетки памяти (%)	0,23 (0,20-0,33) P ₁₋₂ <0,001	2,10 (1,60-3,50)	10,47 (6,12-15,51) P ₃₋₄ <0,001	44,98 (34,25-53,42)

Примечание. Указаны медианы и интерквартильные размахи. ФГА⁺ – клетки, стимулированные фитогемагглютинином; ФГА⁻ – нестимулированные клетки. Статистический анализ – U-критерий Манна-Уитни.

Известно, что функция рецептора трансферрина 1 состоит в поставке железа внутрь клетки [Gammella et al., 2017]. Активированным Т-лимфоцитам требуется больше этого микроэлемента, чем покоящимся клеткам. Так, железо необходимо для интенсификации биохимических процессов, связанных с последующим делением, в т.ч. активации циклин-зависимых киназ, синтеза дезоксирибонуклеотидов [Testa, Pelosi, Peschle, 1993] и железосерных кластеров митохондрий [Napier, Ponka, Richardson, 2005]. Также известно, что истощение запасов железа вызывает остановку клеточного цикла в G1/S и апоптоз лимфоцитов [Yu, Kovacevic, Richardson, 2007]. Однако наши данные свидетельствуют, что CD71-позитивные Т-клетки отражают субпопуляцию не только делящихся, но и активированных лимфоцитов.

Отсутствие экспрессии Ki67 в части CD71-позитивных Т-клеток вызывает много вопросов. Поступившие внутрь лимфоцита атомы железа могут не только вовлекаться в процесс деления клетки, но и связываться с белком ферритином для хранения [Dörner et al., 1980]. Однако известно, что экспрессия рецептора трансферрина 1 и ферритина являются взаимоисключающими процессами в Т-лимфоцитах. Трансляция этих белков регулируется системой, включающей железочувствительный элемент мРНК (IRE) и его регуляторный белок (IRP) [Testa et al., 1991]. При активации Т-лимфоцита свободный от железа IRP присоединяется к мРНК рецептора трансферрина и усиливает трансляцию CD71, чем увеличивает поток железа в клетку. В это же время к мРНК ферритина присоединяется блокирующий его трансляцию IRP. Следовательно, усиление притока железа через обильно экспрессирующийся на активированных Т-лимфоцитах рецептор CD71 не может рассматриваться как механизм увеличения запасов микроэлемента, но свидетельствует о подготовке клеток к делению. Поэтому судьба CD71⁺Ki67⁻ Т-лимфоцитов остается не до конца понятной.

Заключение

Таким образом, в стимулированной ФГА культуре мононуклеарных лейкоцитов по сравнению с нестимулированными клетками растут доли Ki67⁺ и CD71⁺ Т-лимфоцитов, а также уровни экспрессии данных маркеров, что говорит о вступлении клеток в пролиферативный цикл. Ввиду того, что молекула CD71 экспрессируется как на делящихся, так и на активированных Т-лимфоцитах, этот маркер не является полным аналогом Ki67 и не может использоваться как точный индикатор пролиферации Т-клеток. Вместе с тем молекула CD71 может применяться при исследовании активации/пролиферации Т-лимфоцитов.

Список источников

1. Akbar A.N. et al. Loss of CD45R and gain of UCHL1 reactivity is a feature of primed T cells // *J. Immunol.* 1988. Vol. 140. P. 2171–2178.
2. Chou J.P., Effros R.B. T Cell Replicative Senescence in Human Aging // *Curr. Pharm. Des.* 2013. Vol. 19. P. 1680–1698.
3. Dörner M.H. et al. Ferritin synthesis by human T lymphocytes // *Science.* 1980. Vol. 209, № 4460. P. 1019–1021.
4. Gammella E. et al. The transferrin receptor: the cellular iron gate // *Metallomics.* 2017. Vol. 9, № 10. P. 1367–1375.
5. Jamur M.C., Oliver C. Permeabilization of cell membranes // *Methods Mol Biol.* 2010. Vol. 588. P. 63–66.
6. Liao F. et al. T cell proliferation and adaptive immune responses are critically regulated by protein // *Cell Cycle.* 2016. Vol. 15, № 8. P. 1073–1083.
7. Moulton V.R., Tsokos G.C. Abnormalities of T cell signaling in systemic lupus erythematosus // *Arthritis. Res. Ther.* 2011. Vol. 13. P. 207.
8. Napier I., Ponka P., Richardson D.R. Iron trafficking in the mitochondrion: novel pathways revealed by disease // *Blood.* 2005. Vol. 105, № 5. P. 1867–1874.
9. Scholzen T., Gerdes J. The Ki-67 protein: from the known and the unknown // *J. Cell. Physiol.* 2000. Vol. 182, № 3. P. 311–322.
10. Testa U. et al. Differential regulation of iron regulatory element-binding protein(s) in cell extracts of activated lymphocytes versus monocytes-macrophages // *J. Biol. Chem.* 1991. Vol. 266, № 21. P. 13925–13930.
11. Testa U., Pelosi E., Peschle C. The transferrin receptor // *Critical Reviews in Oncogenesis.* 1993. Vol. 4, № 3. P. 241–276.
12. Yu Y., Kovacevic Z., Richardson D.R. Tuning cell cycle regulation with an iron key // *Cell Cycle.* 2007. Vol. 6, № 16. P. 1982–1994.
13. Zhu J., Paul W.E. CD4 T cells: fates, functions, and faults // *Blood.* 2008. Vol. 112, № 5. P. 1557–1569.

References

1. Akbar A.N., Terry L., Timms A., Beverley P.C., Janossy G. Loss of CD45R and gain of UCHL1 reactivity is a feature of primed T cells. *J. Immunol.* V. 140 (1988): pp. 2171-2178.
2. Chou J.P., Effros R.B. T Cell Replicative Senescence in Human Aging. *Curr. Pharm. Des.* V. 19 (2013): pp. 1680-1698.
3. Dörner M.H., Silverstone A., Nishiya K., de Sostoa A., Munn G., de Sousa M. Ferritin synthesis by human T lymphocytes. *Science.* V. 209, No 4460 (1980): pp. 1019-1021.
4. Gammella E., Buratti P., Cairo G., Recalcati S. The transferrin receptor: the cellular iron gate. *Metallomics.* V. 9, No 10 (2017): pp. 1367-1375.
5. Jamur M.C., Oliver C. Permeabilization of cell membranes. *Methods Mol. Biol.* V. 588 (2010): pp. 63-66.
6. Liao F., Hsiao W., Lin Y., Chan Y. T cell proliferation and adaptive immune responses are critically regulated by protein. *Cell Cycle.* V. 15, No 8 (2016): pp. 1073-1083.
7. Moulton V.R., Tsokos G.C. Abnormalities of T cell signaling in systemic lupus erythematosus. *Arthritis. Res. Ther.* V. 13 (2011): pp. 207.
8. Napier I., Ponka P., Richardson D.R. Iron trafficking in the mitochondrion: novel pathways revealed by disease. *Blood.* V. 105, No 5 (2005): pp. 1867-1874.
9. Scholzen T., Gerdes J. The Ki-67 protein: from the known and the unknown. *J. Cell. Physiol.* V. 182, No 3 (2000): pp. 311-322.
10. Testa U., Kühn L., Petrini M., Quaranta M.T., Pelosi E., Peschle C. Differential regulation of iron regulatory element-binding protein(s) in cell extracts of activated lymphocytes versus monocytes-macrophages. *J. Biol. Chem.* V. 266, No 21 (1991): pp. 13925-13930.
11. Testa U., Pelosi E., Peschle C. The transferrin receptor. *Critical Reviews in Oncogenesis.* V. 4, No 3 (1993): pp. 241-276.
12. Yu Y., Kovacevic Z., Richardson D.R. Tuning cell cycle regulation with an iron key. *Cell Cycle.* V. 6, No 16 (2007): pp. 1982-1994.
13. Zhu J., Paul W.E. CD4 T cells: fates, functions, and faults. *Blood.* V. 112, No 5 (2008): pp. 1557-1569.

Статья поступила в редакцию 26.07.2021; одобрена после рецензирования 06.10.2021; принята к публикации 02.12.2021.

The article was submitted 26.07.2021; approved after reviewing 06.10.2021; accepted for publication 02.12.2021.

Информация об авторах

Д. М. Марченко – студент;

Е. В. Сайдакова – доктор биологических наук, доцент.

Information about the authors

D. M. Marchenko – student;

E. V. Saidakova – doctor of biology, associate professor.

Вклад авторов:

Марченко Д. М. – развитие методологии; написание исходного текста; статистическая обработка материала; итоговые выводы.

Сайдакова Е. В. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Marchenko D. M. – methodology development; writing the draft; statistical processing of the material; final conclusions.

Saidakova E. V. – scientific management; research concept; follow-on revision of the text; final conclusions.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ СТАТЕЙ ДЛЯ ОПУБЛИКОВАНИЯ ИХ В ЖУРНАЛЕ «ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. СЕРИЯ БИОЛОГИЯ»

Редакционная коллегия научного журнала «Вестник Пермского университета. Серия Биология» просит авторов руководствоваться ГОСТ Р 7.0.7–2021 при подготовке рукописи к печати.

1. Оформление рукописи

1.1. Статья должна быть представлена в электронном виде (на диске или по электронной почте) и обязательно в виде распечатанной на принтере копии формата А4. Электронная версия записывается в формате Microsoft Word (версии **6.0, 7.0, 97, 2003**) или RTF. Размеры верхнего и нижнего полей – 2.6 см, правого и левого – 2.5 см. Расстояние до верхнего и нижнего колонтитулов – 1.25 см. Шрифт Times New Roman. Межстрочный интервал – одинарный. Абзацный отступ – 0.5 см. 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). В тексте статьи использовать кавычки «ёлочка». Переносы в словах делать только в тексте статьи, не допускаются переносы в названии статьи, заголовках всех уровней и названиях таблиц. Страницы должны иметь сквозную нумерацию.

1.2. Статьи без списка процитированной литературы не рассматриваются. Список цитированной литературы должен включать, как правило, не менее 10–15 публикаций. Коэффициент самоцитирования не должен превышать 30%.

1.3. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы автором (авторами). При этом материал должен быть структурирован, изложен ясно и последовательно.

1.4. Рукопись статьи должна быть подписана авторами.

1.5. Объём рукописи статьи (включая таблицы, рисунки, подписи к рисункам, библиографический список) не должен быть более 15 с., для информационных публикаций и рецензий – 1–5 с., кратких сообщений – 1–3 с. Суммарный объём таблиц и рисунков не должен превышать 1/3 объёма статьи.

1.6. Общий порядок расположения частей статьи и их оформление (смотри образец):

- Раздел журнала.
- Тип статьи (научная, обзорная, редакционная,

статья, персоналии, рецензия на книгу, рецензия на статью, краткое сообщение)

- УДК (размер шрифта 12, курсив).
- Название статьи (размер шрифта 14 полужирный, как в предложениях).
- Имя, отчество и фамилия автора (авторов) (размер шрифта 12, полужирный).
- Места работы авторов (размер шрифта 10 пт), электронная почта и ORCID (приводят в форме электронного адреса в сети «Интернет»), адрес электронной почты (обязательно, одного из авторов указывают в качестве автора, ответственного за переписку).
- Аннотация (размер шрифта 10, объём до 250 слов; она должна включать краткую информацию о целях, объекте и методах исследования, краткие результаты и заключение).
- Словосочетание «Ключевые слова» (размер шрифта 10, полужирный курсив), сами ключевые слова (до 15 слов, прямым светлым шрифтом) должны отделяться друг от друга запятой.
- Имя, отчество и фамилии, места работы авторов, название статьи, её аннотация и ключевые слова на английском языке должны полностью соответствовать шрифтам и объёму на русском языке.
- Текст статьи. 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 Суг, размер – 10 пт. Латинские названия таксонов (до семейства включительно) должны быть набраны *курсивом* (кроме авторов таксонов). Литературные ссылки даются на фамилии авторов и располагаются в хронологическом порядке.
- Заголовки разделов набрать в левый край, размер шрифта 12, полужирн. строчные. Заголовки подразделов, если таковые есть, набираются в левый край (размер шрифта 10, жирн. курсив).
- Благодарности и финансирование (размер шрифта 10).
- Список литературных источников (размер шрифта 10). Литературные источники в списке

приводятся по алфавиту; сначала на кириллице, затем на латинице; нумерация источников сквозная.

- Пристатейный список литературы на латинице (References), помещается сразу за Библиографическим списком, либо вместе с другой англоязычной частью, размещаемой за статьей. Не допускается смешивать русскоязычную и англоязычную часть в одной ссылке, точно также, как сокращать русскоязычный список литературных источников, перенося все англоязычные ссылки в References. Нумерация источников должна соответствовать русскоязычному списку.

- Поступила в редакцию (дата ставится ответственным редактором выпуска, размер шрифта 10).

- Ф.И.О. автора или всех авторов (полностью, без сокращений), учёная степень, учёное звание и должность каждого автора. Сведения о вкладе каждого автора, если статья имеет несколько авторов. Этим сведениям предшествуют слова «Вклад авторов:» (“Contribution of the authors:”). После фамилии и инициалов автора в краткой форме описывается его личный вклад в написание статьи

Оформление формул, рисунков и таблиц. 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). 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.

Таблицы и рисунки нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица и рисунок должны иметь свой заголовок. Надписи и подписи к таблицам и рисункам приводят на языке текста статьи и повторяют на английском языке. Заголовок таблицы обязателен и набирается полужирным строчным, размер шрифта 10 пт; текст таблицы набирается шрифтом размером 10 или 9 пт. Если в заголовке используются латинские названия таксонов, они набираются *курсивом*. Все столбцы должны иметь заголовки. Цифры в столбцах таблицы должны быть выровнены по точке десятичных дробей или по единице младшего разряда. Таблица может сопровождаться примечаниями. Таблицы в альбомном формате не допускаются.

Рисунки следует делать экономно, если они выполнены из отдельных элементов, то должны быть сгруппированы. Подписи к рисункам обязательны и набираются обычным прямым текстом размером

шрифта 10 пт; обозначения и примечание к рисунку – размер шрифта 9 пт. Названия таксонов в подписях даются только по латыни, *курсивом*. Оригиналы рисунков должны представлять собой файлы форматов gif, jpg либо tif. Авторам следует учесть, что в журнале не предусмотрена цветная печать, поэтому рисунки, как правило, должны быть монохромными. За потерю качества при типографской печати цветных оригиналов редакция ответственности не несёт.

Следует избегать прямого импорта диаграмм в электронный оригинал статьи из редактора MS Excel и ему подобных путём копирования и вставки. Не допускается вставка со связью с оригиналом. Данные диаграммы должны быть доработаны автором в графическом редакторе.

При использовании для создания в тексте статьи схем и диаграмм встроенного графического редактора MS Word по окончании работы над изображением обязательно группируйте все его объекты в формате gif, jpg либо tif. Рамки вокруг изображений, в т. ч. диаграмм и легенд диаграмм, не допускаются. Рекомендуется обращать особое внимание на контрастность рисунков во избежание потерь информации при печати. В случае недостаточной контрастности исходных материалов она может быть повышена в графическом редакторе. Следует избегать большого числа цветов (полутонов) на изображении, а также выбора близких тонов заливки рядом расположенных элементов изображения.

Единственный в статье рисунок (*или* единственная таблица) должен иметь только заголовок и не обозначаться как рис. 1 (*или* табл. 1).

Если таблица не помещается на одну страницу, то на следующей странице - «Продолжение (*или* Окончание) табл. 1».

Сокращения. Разрешаются лишь общепринятые сокращения - названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т.п. Все сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных. Названия учреждений при первом упоминании их в тексте даются полностью и сразу же в скобках приводится общепринятое сокращение; при повторных упоминаниях даётся сокращённое название учреждений. *Пример:* Пермский государственный национальный исследовательский университет (ПГНИУ), повторно – ПГНИУ, в Гербарии ПГНИУ и т.д.

Благодарности. В этой рубрике выражается признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и фондам, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи, а также указываются источники финансирования научных исследований, если таковые имеются.

Оформление списка литературы. Убедительно просим при оформлении статей руководствоваться новыми правилами. Список литературы должен быть

оформлен строго в соответствии с ГОСТ Р 7.0.5-2008 «Библиографическая ссылка».

Для связи библиографических ссылок с текстом статьи используют идентифицирующие сведения: фамилия автора (авторов) или название публикации, год издания, при необходимости страницу; отсылки в тексте заключают в квадратные скобки [Israeli, Shaffer, Lighthart, 1993, с. 142]. Названия периодических изданий **не сокращаются**. За правильность и полноту предоставления библиографических данных ответственность несёт автор.

Внимание! Единственным критерием для публикации в журнале «Вестник Пермского университета. Серия Биология» является научный уровень работы, выявляемый при её рецензировании. Журнал не взимает плату за публикацию статей с аспирантов и соискателей учёных степеней.

2. Представление и редакционная подготовка рукописи

Рукопись может быть представлена лично, прислана на почтовый адрес редакции или по электронной почте (vestnik_psu_bio@mail.ru). Рукопись регистрируется при получении ответственным секретарем журнала. К рукописи прикладывается **Лицензионный договор**.

Автором(ами) подписывается договор о согласии на использование статьи в открытой печати. Авторы гарантируют, что статья является оригинальным произведением, ранее не публиковалась, и они обладают исключительными авторскими правами на неё. Форма Лицензионного договора

находится на сайте журнала (<http://www.psu.ru/nauchnye-zhurnaly/series-biology>).

Статья аспиранта (без соавторов) должна иметь отзыв научного руководителя.

Вместе со статьей подается ее электронный вариант, названный по фамилии автора(ов), например, Иванов, Петров, Сидоров.doc. Для литературного и технического редактирования представляется печатный вариант статьи со всеми необходимыми элементами, с текстом, размещенным в одну колонку, отпечатанный 12 размером шрифта с межстрочным интервалом 1.5.

Рукопись должна быть тщательно выверена, отредактирована и подписана автором(ами).

После получения редакцией статьи, она направляется на рецензирование. При наличии замечаний к рукописи она отсылается автору (авторам) на доработку.

Рукописи рассматриваются в порядке их поступления в течение 1–6 месяцев в зависимости от сложности ситуации и объема работы.

После редакционной правки рукопись при необходимости возвращается автору для согласования (срок – не более 2 дней). После исправления всех замечаний автор подписывает статью к печати.

Для правильного оформления статьи используйте электронную форму настоящих правил последнего выпуска, выложенного на сайте журнала.

Редакционная коллегия

БОТАНИКА

УДК 581.9

Название статьи

И. И. Иванов¹, П. П. Петров², С. С. Сидоров³

¹✉ Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

² Московский государственный университет, Москва, Россия

³ Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, Пермь, Россия

Аннотация. В аннотации (реферате) отражается основное содержание статьи. Аннотация должна содержать не более 250 слов. Например: определён 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 не ставится.

Ключевые слова: оформление, статья, правила

Благодарности: текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

BOTANY

The title of the article

I. I. Ivanov¹, P. P. Petrov², S. S. Sidorov³

¹✉ Perm State University, Perm, Russia

² Moscow State University, Moscow, Russia

³ Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russia

Viability level necessary to recover cell populations upon long-term storage was measured. It is recommended to preserve alkanotrophic rhodococci pre-cultivated on nutrient hydrocarbon-containing media. The duration of rhodococci storage could be increased using protectants. The most effective lyoprotectants are shown to be a sucrose-gelatine agar or gelatine agar supplemented with *Rhodococcus*-biosurfactants.

Key words: actinobacteria, *Rhodococcus*, biosurfactants

Acknowledgments: text. Text. Text. Text. Text. Text. Text. Text.

Введение

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор, Автор, Автор, 2012; Автор, 2014].

Текст. Текст. Текст [Автор, Автор, Автор, 1992; Автор, 2001]. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Материал и методы исследования

Материал

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Методы исследования

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст [Автор, Автор, Автор, 1999; Author, 2012].

Текст. Текст. Текст [Author, Author, 1992; Автор, 2000]. Текст. Текст.

Результаты и их обсуждение

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (рис. 1). Текст. Текст. Текст.

Текст. Текст. Текст (рис. 2, табл. 1). Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.
 Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст (формула 1)

$$a = \text{th } x + \int_a^b f(x)dx + \text{ch } x - 25 \sum_{i=1}^N k_i A_i . \quad (1)$$

где текст, текст, текст.

Текст. Текст. Текст. Текст (табл. 2). Текст. Текст. Текст. Текст.
 Текст. Текст. Текст. Текст (табл. 2). Текст. Текст. Текст. Текст.
 Текст. Текст. Текст [Author, 2010]. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

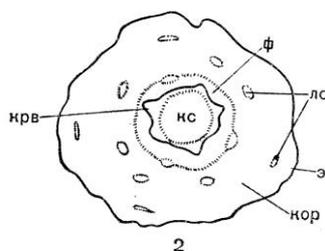


Рис. 1. Название рисунка:

кор – название, крв – название, кс – название, лс – название, ф – название, э – название

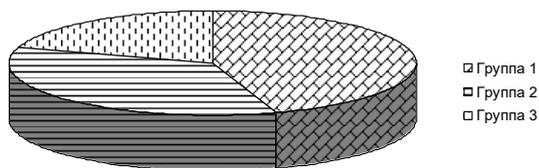


Рис. 2. Название рисунка:

1 – Группа 1 – название, 2 – Группа 2 – название, 3 – Группа 3 – название

Таблица 1

Пример оформления таблицы и заголовка к ней для объекта X

Область оценки	Дисперсия сигнала (D)	v (МГц)	Среднее
А	79	8.91*	5.6
Б	170	13.0	208.0
В	165	12.8	124.05

*Текст примечания.

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Выводы (Заключение)

Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст. Текст.

Список источников

1. Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.
2. Автор И.О., Автор И.О. Заголовок // Источник. Год публикации. Том, номер. Страницы.
3. Заголовок / Автор И.О. и др. // Источник. Место публикации, год публикации. Страницы.
4. Author N., Author N. Title // Place of publication. Year Published. Volume Number, Issue Number. Page Numbers.
5. Author N. Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.
6. Title // Place of publication, Year Published. Page Numbers.

References

1. Last Name, First Name. Title of Book. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers.

-
2. Last Name, First Name. [Title] *Journal Name* Volume Number, Issue Number (Year Published): Page Numbers. (In Russ.).
 3. Last Name, First Name. [Title] *Journal Name* Volume Number, Issue Number (Year Published): Page Numbers.
 4. Last Name, First Name. *Title of Book*. Publisher City: Publisher Name, Year Published. Page Numbers. (In Russ.).
- ...

Об авторах

Иванов Иван Иванович, доктор биологических наук, профессор, зав. кафедрой Пермский государственный национальный исследовательский университет
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Петров Петр Петрович, кандидат биологических наук, доцент Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
PPetrov@yandex.ru; (095)3764812

Сидоров Семен Семенович, инженер Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
Sid709@iegm.ru; (342)2876328

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.

Поступила в редакцию 00.00.202_
About the authors

Ivanov Ivan Ivanovich, doctor of biology, professor, head of the Department Perm State University
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
ivanovii@mail.ru; (342)2396233

Petrov Petr Petrovich, candidate of biology, associate professor Lomonosov Moscow State University
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
PPetrov@yandex.ru; (095)3764812

Sidorov Semyon Semyonovich, engineer Institute of Ecology and Genetics of Microorganism UB RAS
ORCID: <https://orcid.org/XXXX-XXXX-XXXX-XXXX>
Sid709@iegm.ru; (342)2876328

Вестник Пермского университета
БИОЛОГИЯ
2021. Выпуск 4

Bulletin of Perm University
BIOLOGY
2021. Issue 4

Научное издание

Редактор *Л. Л. Савенкова*

Корректор *Л. Л. Соболева*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 02.12.2021. Выход в свет 24.12.2021. Формат 60×84¹/₈.
Усл. печ. л. 11,16. Тираж 500 экз. Заказ № 219/2021.

Издательский центр Пермского государственного национального исследовательского
университета
614990, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии издательства «Книжный формат»
614000, г. Пермь, ул. Пушкина, 80

Бесплатно.

Подписной индекс журнала в каталоге ОАО «Пресса России. Том 1. Газеты и журналы» 41000