

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

1.5.9. Ботаника, 1.5.11. Микробиология, 1.5.12. Зоология, 1.5.7. Генетика, 1.5.18. Микология, 3.2.7. Аллергология и иммунология (биологические и медицинские науки), 3.3.8. Клиническая лабораторная диагностика

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

Редакционный совет

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

Редакционная коллегия

С. В. Боронникова, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Д. Ю. Власов, д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
С. В. Гейн, д.м.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. А. Елькин, к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
О. З. Еремченко, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. Л. Есюнин, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. Г. Ефимик (секретарь редколлегии), к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Н. В. Зайцева, д.м.н., академик РАН, Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
И. Б. Ившина, д.б.н., академик РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. Р. Ишбирдин, д.б.н., профессор, Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия
М. С. Куюкина (гл. редактор), д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. А. Овеснов, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
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, 2026

Адрес учредителя и издателя:
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;
Тел.: 8 (342)2396435; E-mail: info@psu.ru
Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства «Урал-Пресс»
<https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>. Подписной индекс 41000
Адрес редакции: 614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;
Тел.: 8 (342)2396233
E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru
Сайт: press.psu.ru/index.php/bio

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

Editorial Board

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

Editors

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

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

© Editorial Board, 2026

Founder and Publisher Address:
614068, Perm, Bukireva, 15;
Tel: 8 (342) 2396435; E-mail: info@psu.ru
For subscription, visit the catalog of Ural-Press:
<https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>. Index 41000

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.

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

Содержание

Ботаника

- Агарагимова З. З.* Динамика морфометрии и виталитетного состояния особей сарыкумской ценопопуляции *Onobrychis majorovii* Grossh. 5
- Тунгрикова В. В., Худогонова Е. Г.* Изучение продуктивности сырья надземной и подземной фитомассы и некоторых физико-химических показателей корней *Symphytum officinale* L. и *Symphytum caucasicum* Vieb. 13

Зоология

- Бесогинова К. А., Мухамедшина И. А., Костицына Н. В.* Некоторые аспекты решения сложных задач доместизируемыми серебристо-черными лисицами в обычной и экспериментально обогащенной среде 22
- Корнилова Е. А., Тихонова Т. В.* Проверка поведения и развитие координационных способностей служебных собак в условиях нестабильной поверхности 32

Генетика

- Никипелова А. К., Доцев А. В., Бардуков Н. В., Никипелов В. И., Белоус А. А.* Характеристика аллелофонда сибирского осетра (*Acipenser baerii*), разводимого на территории России, с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов 42

Экология

- Ефимик В. Е., Митракова Н. В., Ефимик Е. Г., Фарзалиева Г. Ш.* Оценка состояния экосистем в зоне воздействия горнодобывающих предприятий Среднего Прикамья 55
- Савосин Е. С., Кучко Я. А., Савосин Д. С.* Мониторинг и современное состояние планктофауны и бентофауны олиготрофного водоема (Урозера, Южная Карелия) 73

Иммунология

- Буслаев В. Ю., Маниковская Н. С., Минина В. И.* Молекулярные детерминанты тройного негативного рака молочной железы 82
- Синеговец А. А., Михайлова И. В., Смолягин А. И., Черникова А. А., Винокурова Н. В.* Исследование сухих экстрактов клевера и цикория с оценкой их влияния на фенотип спленоцитов мышей при метотрексат-индуцированной иммуносупрессии 102

Contents

Botany

- Agaragimova Z. Z.* Vital state of *Onobrychis majorovii* Grossh. in the protected area of the Sarykum massif . 5
- Tungrikova V. V., Khudonogova E. G.* Study of the productivity of above-ground and below-ground phytomass raw material and certain physicochemical parameters of the roots of *Symphytum officinale* L. and *Symphytum caucasicum* Bieb. 13

Zoology

- Besogonova K. A., Mukhamedshina I. A., Kostitsyna N. V.* Some aspects of solving complex tasks by domesticated silver foxes in standard and experimentally enriched environments 22
- Kornilova E. A., Tikhonova T. V.* Assessment of behavior and development of coordination abilities in working dogs under unstable surface conditions 32

Genetics

- Nikipelova A. K., Dotsev A. V., Bardukov N. V., Nikipelov V. I., Belous A. A.* Characterization of the allele pool of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii* B.) bred in Russia using an optimized multiplex panel of microsatellite loci 42

Ecology

- Efimik V. E., Mitrakova N. V., Efimik E. G., Farzaliyeva G. Sh.* Assessing ecosystem state in the impact zone of mining enterprises in the Middle Kama region 55
- Savosin E. S., Kuchko Ya. A., Savosin D. S.* Monitoring and current state of plankton and benthic fauna of an oligotrophic reservoir (Urozero, Southern Karelia) 73

Immunology

- Buslaev V. Yu., Manikovskaya N. S., Minina V. I.* Molecular determinants of triple-negative breast cancer 82
- Sinegovets A. A., Mikhailova I. V., Smolyagin A. I., Chernikova A. A., Vinokurova N. V.* Study of dry clover and chicory extracts with their effect on mouse splenocyte phenotype under methotrexate-induced immunosuppression 102

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.527.4

EDN: DTJLUK

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-5-12



Динамика морфометрии и виталитетного состояния особей сарыкумской ценопопуляции *Onobrychis majorovii* Grossh.

Зарият Зейдулаховна Агарагимова

Дагестанский государственный университет, Махачкала, Россия, z.agaragimowa@yandex.ru

Аннотация. Целью данной работы явилось изучение динамики морфометрических параметров особей *Onobrychis majorovii* в ценопопуляции песчаного массива Сарыкум для определения виталитетной структуры изучаемой ценопопуляции и выявления возможностей ее естественного самоподдержания. Исследование проводилось со средневозрастными генеративными особями *Onobrychis majorovii* в полевых условиях с закладкой пробных площадей в местах наибольшего скопления особей. Некоторые исследования и наблюдения производились в прижизненном состоянии; в лабораторных условиях осуществлялись основные промеры и подсчеты полевого материала с последующей систематизацией данных методом математической статистики. Характер виталитета сарыкумской ценопопуляции определялся методом Ю.А. Злобина [1989] с разделением особей на 3 размерных класса и выявления преобладающего. Степень процветания или депрессивности ценопопуляции определяли по А.Р. Ишбирдину с соавторами [2005]. В работе приведены сведения, полученные в полевые сезоны 2017, 2021 и 2025 г., а также их сравнительный анализ с результатами ранее проведенных исследований. Собранные данные продемонстрировали широкий размах колебания размерных и счетных признаков по годам исследований. Проведенная оценка виталитета изучаемой ценопопуляции на основании морфометрии особей *Onobrychis majorovii* выявила колеблющийся от низкого до высокого с незначительными степенями процветания уровень. Низкая степень жизнестойкости указывает на зависимость морфометрических показателей особей от условий среды обитания, в которой они находятся: высокий температурный режим в летний период, а также сухие ветра. Невысокие жизненные показатели особей в ценопопуляции *Onobrychis majorovii* на массиве Сарыкум могут также сигнализировать о наблюдаемом на этой территории антропогенном прессе, формы которого изложены в данной работе.

Ключевые слова: *Onobrychis majorovii*, ценопопуляция, морфометрические показатели, виталитет, мониторинг

Для цитирования: Агарагимова З. З. Динамика морфометрии и виталитетного состояния особей сарыкумской ценопопуляции *Onobrychis majorovii* Grossh. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 5–12. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-5-12>.

BOTANY

Original article

Vital state of *Onobrychis majorovii* Grossh. in the protected area of the Sarykum massif

Zariyat Z. Agaragimova

Dagestan State University, Makhachkala, Russia, z.agaragimowa@yandex.ru

Abstract. The purpose of this study is to examine the dynamics of morphometric parameters of *Onobrychis majorovii* individuals in the cenopopulation of the Sarykum sand massif in order to determine the vitality structure of the studied cenopopulation and to identify the possibilities of its natural self-maintenance. Materials and Methods. The research was conducted on middle-aged generative individuals of *Onobrychis majorovii* under field conditions using test plots in areas with the highest concentration of individuals. Some studies and observations were carried out on living plants, while basic measurements and counts of field material were performed in laboratory conditions, followed by data systematization using statistical methods. The vitality characteristics of the Sarykum cenopopulation were determined using Zlobin's method by dividing the individuals into three size classes and identifying the predominant one. Results. The study presents data obtained during the field seasons

of 2017, 2021, and 2025, as well as a comparative analysis with the results of previously conducted studies. The collected data demonstrated a wide range of fluctuations in the size and count parameters across the study years. Based on the morphometric analysis of *Onobrychis majorovii* individuals, the evaluation of the vitality of the studied cenopopulation revealed a level ranging from low to high, with minor degrees of flourishing. Conclusion. The low level of vitality indicates that the morphometric characteristics of the individuals depend on the environmental conditions in which they are found: high summer temperatures and dry winds. The comparatively low vitality of *Onobrychis majorovii* individuals in the Sarykum area may also signal the anthropogenic pressures observed in this territory, the forms of which are discussed in this study.

Keywords: *Onobrychis majorovii*, cenopopulation, morphometric indicators, vitality, monitoring

For citation: Agaragimova Z. Z. [Vital state of *Onobrychis majorovii* Grossh. in the protected area of the Sarykum massif]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 5-12. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-5-12>.

Введение

Качество жизненного состояния популяций растений напрямую зависит от параметров вегетативной и генеративной сфер составляющих ее особей. В зависимости от действия экологических факторов среды ряду морфометрических признаков организмов, слагающих фитопопуляцию, свойственно существенно меняться. Учитывая этот принцип, становится очевидным, что такие показатели несут информативную ценность при определении жизненного статуса растений и прослеживании негативных тенденций в жизни популяций.

В силу нарастающего из года в год влияния человека на естественные резерваты изучение колеблющихся признаков морфометрии особей приобретает особую значимость в популяционных исследованиях эндемичных, охраняемых, уязвимых видов флор. К такой категории растительного мира относится и объект наших исследований – *Onobrychis majorovii*, яркий представитель сухих песчаных и галечниковых субстратов. Данный вид впервые был собран более 100 лет назад с массива Сарыкум (Дагестан) А.А. Майоровым [1928]. Сегодня «Бархан Сарыкум» является кластером заповедника «Дагестанский», располагаясь изолированно от других песчаных массивов Прикаспийской низменности и формируя уникальный псаммофитный флороценотический комплекс [Польнова и др., 2024]. По данным А.И. Аджиевой и П.О. Мухумаевой [2024], во флоре массива Сарыкум встречается 481 вид высших растений, причем число видов заповедной зоны составляет 273. Эта территория относится к заповедной уже более 30 лет [Аджиева, Исрапилова, Гаджимурадова, 2022]. В данной связи проводимое нами исследование особо актуально, поскольку, несмотря на высший статус юридической охраны, эта территория отличается широким использованием в туристическом отношении, а значит, антропогенным прессингом на животный и растительный мир. Согласно исследованиям ученых [Хабибов, Магомедов, Маллалиев, 2019; Королюк, Лактионов, Муртазалиев, 2023], негативные тенденции в жизни популяций растений здесь уже фиксируются последние несколько лет. По изучению виталитетного состояния особей объекта изучения уже опубликованы две статьи [Шахбанова, 2017; Ахмедова, Аджиева, 2020], которые представляют несомненный интерес наряду с нашими исследованиями.

Объект и методы исследования

Onobrychis majorovii – это реликтовое многолетнее травянистое стержнекорневое растение из семейства *Fabaceae*. Высота взрослых особей составляет в среднем 60–80 см. Стебли рыхло-ветвистые, слабо опушенные. Листья сложные, 6–8 парные, длиной до 20 см. Соцветия – кисти – рыхлые и многоцветковые, обычно в 2 раза длиннее, чем листья. Цветки с прицветниками, чашечка слабоопушенная, ее зубцы в 2–3 раза длиннее трубочки, венчик достигает в длину до 17 мм, бледно-молочный с тонкими розовыми жилками. Плоды – двусемянные бобы длиной 12–14 мм с шипами по краям. Растение является эндемиком Восточного Кавказа [Гроссгейм, 1952]. Местами обитания этого ксерофитного вида служат песчаные и галечниковые фитоценозы низменностей и предгорий. В Дагестане этот вид произрастает на территории Кумторкалинского р-на, на песчаниках Нараттюбинского и Кумторкалинского хребтов. Занимает закрепленные, полужакопленные и частично подвижные субстраты. Более того, *Onobrychis majorovii* можно встретить на каменистых насыпях железных дорог (массив Сарыкум). Данный вид также был обнаружен в аналогичных экотопах Чеченской Республики и Ставропольского края. Состояние популяции на массиве Сарыкум оценивается как нормальное [Литвинская, Муртазалиев, 2009]. На территории Ставропольского края этот вид считается исчезающим, в связи с чем он занесен в Красную книгу данного субъекта России [2002].

Ценопопуляция *Onobrychis majorovii* на территории массива Сарыкум нами изучается с 2016 г. Предварительно популяционным исследованиям были выполнены геоботанические описания экотопов произрастания данного вида в заповедных участках массива. В рамках маршрутного обследования данной тер-

ритории определено популяционное поле *Onobrychis majorovii*, произведен учет численности и плотности изучаемой ценопопуляции. Для этого в каждом крупном скоплении (локусе) исследуемого вида закладывались трансекты размером 5×10 м.

Исследования морфометрических показателей проводились на основе полевых сборов, сделанных в 2017, 2021, 2025 гг. с диапазоном 4 года на юго-западном склоне массива Сарыкум (заповедная зона). При изучении воздействия погодно-климатических условий на динамику исследуемой ценопопуляции в анализируемые годы пользовались данными метеорологической станции г. Махачкала [Погода и климат...: эл. ресурс]. Рассматривались годовые значения, а также данные с апреля по июнь, т. к. в этот промежуток укладывается вегетационный период изучаемого растения. Некоторые метеорологические характеристики приведены в табл. 1. Взяты были не только годы наших исследований, но и годы, когда выполнялись аналогичные исследования с объектом на этой же территории.

Таблица 1

Климатические данные по сезонам мониторинговых исследований
[Climate data on monitoring research seasons]

Год	Климатические характеристики					
	Температура, t средн. в °С		Осадки, средн. в мм		Ветер, средн. в м/с	
	годовая	апрель–июнь	годовые	апрель–июнь	годовой	апрель–июнь
2016	12.9	17.5	387	64	3.5	3.5
2017	13.1	13.1	294	94	3.9	3.8
2018	13.6	13.6	341	42	3.6	3.5
2021	13.5	13.5	350	56	3.0	3.4
2025	13.8	13.8	501	132	3.3	3.3

Особи для исследования отбирались из центрального локуса ценопопуляции («поляна»), чтобы избежать «эффекта опушки». Учитывая уязвимость состояния ценопопуляции изучаемого объекта и охранной характер территории, часть исследований проводилась в полевых условиях, часть – в лабораторных. В целях сохранения особей после исследований растения целиком не изымались, как и не затрагивалось изучение корневой системы. В прижизненных исследованиях производился подсчет числа генеративных побегов на одно средневозрастное генеративное растение (N_b) и числа цветков (N_{fl}) и плодов (N_{Fr}) на соцветие средневозрастного генеративного растения. Для анализа в лабораторных условиях случайным методом были отобраны по одному генеративному побегу с растения, выборка составила лишь 25 экземпляров; такое невысокое количество объектов выборки связано как с редкостью вида, так и с охраняемым характером территории. Проводилась гербаризация побегов выборки, т. к. выполнение всех необходимых подсчетов требовало длительного времени, что могло вызвать порчу свежего материала. В лаборатории производился подсчет длины генеративного побега (L), числа соцветий на генеративный побег (N_i), длины соцветия (L_i), числа листьев на побег (N_{fol}) и длины листа (L_{fol}). Обработка данных проводилась с помощью методов математической статистики с использованием программ Microsoft Office Excel, STATISTICA 6.0. Определялись среднее арифметическое (\bar{X}), дисперсия (σ^2), стандартное отклонение (σ), коэффициент вариации признака (CV), средняя ошибка арифметической средней ($S_{\bar{x}}$) и ошибка опыта (S_x). При сравнении данных оценивали достоверность разности средних арифметических по критерию Стьюдента для уровня значимости $p = 0.05$.

Анализ виталитетной структуры изучаемой ценопопуляции проводился по методу Ю.А. Злобина [Злобин, 1989] с разделением выборки изучаемой ценопопуляции на 3 класса (a – крупные особи, b – средние особи, c – мелкие особи). Для определения границ деления строили доверительный интервал. Показатель виталитета популяции рассчитывали в зависимости от соотношения групп особей в классах и находили по формуле $Q = (a+b)/2 >, =, < c$. Степень процветания или депрессивности ценопопуляции определяли по формуле, предложенной А.Р. Ишбирдиным, М. М. Ишмуратовой: $I_Q = (a+b)/2c$ [Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005].

Результаты и их обсуждение

Популяционное поле *Onobrychis majorovii* на территории массива Сарыкум ограничено высотами 70–120 м н.у.м. на юго-западном склоне. Пространственное размещение особей *Onobrychis majorovii* в изучаемой ценопопуляции агрегированное. Ценопопуляция занимает площадь примерно 26 800 м² и формирует 3 крупных скопления (локуса). Первое маленькое скопление располагается в непосредственной близости к административным зданиям заповедника и туристской тропе. Второе скопление *Onobrychis majorovii* образует на так называемой «поляне» – выравненном эллиптическом участке. На песках в районе высоковольтной линии встречается наиболее крупное и многочисленное третье скопле-

ние. Средняя плотность особей в скоплениях (локусах) составляет 2.75 шт/м², таким образом, общая численность изучаемой ценопопуляции приблизительно равна 73 700 особей.

На учетных трансектах в скоплениях *Onobrychis majorovii* отмечены 45 сопутствующих изучаемому нами растению видов. Из окружающих видов фоновое обилие в некоторых площадках представляют *Imperata cylindrica* (L.) Raeusch., *Secale cereale* L., *Euphorbia seguieriana* Neck., *Scorzonera biebersteinii* Lipsch. Рассеянно на трансектах произрастают виды, характеризующиеся слабым проективным покрытием: *Artemisia taurica* Willd., *Robinia pseudoacacia* L., *Rubia tinctorum* L., *Salix caspica* Pall., *Elaeagnus caspica* L., *Chenopodium album* L. *Camelina microcarpa* Andr., *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle, *Teucrium orientale* L., *Aëgilops cylindrica* Host, *Thesium maritimum* C. A. Mey, *Agropyron desertorum* Schult., *Alyssum desertorum* Schult., *Papaver rhoeas* L., *Melilotus polonicus* (L.) Pall., *Astragalus brachyceras* Ledeb., *Xeranthemum annuum* L., *Anthemis ruthenica* Bieb., *Linum austriacum* L., *Eryngium campestre* L., *Artemisia arenaria* DC., *Chondrilla juncea* L., *Astragalus longipetalus* Pall., *Gypsophila paniculata* L., *Jurinea ciscaucasica* (Sosn.) Pjin, *Rumex acetosa* L., *Asperula diminuta* Klok., *Leymus racemosus* Lam., *Syrenia siliculosa* Bieb., *Centaurea arenaria* Bieb., *Populus nigra* L., *Phlomis pungens* Willd., *Eremosparton aphyllum* Pall., *Senecio schischkinianus* Sofieva, *Cephalaria uralensis* Schrad. Единичными экземплярами в скоплениях *Onobrychis majorovii* могут встречаться *Astragalus lehmannianus* L., *Jurinea arachnoidea* Bunge., *Rhamnus palasii* Fisch. et Mey., *Vitis vinifera* L., *Crataegus pentagyna* Walgst. et Kit., *Tragopogon daghestanicus* (Artemczuk) Kuth. Степень проективного покрытия почвы растениями на площадях с *Onobrychis majorovii* невысока и составляет от 25 до 65 % в период массового цветения этого вида.

Изучение морфометрических параметров средневозрастных генеративных особей *Onobrychis majorovii* в сарыкумской ценопопуляции, проведенное по итогам сборов полевых исследований по разным годам изучения, продемонстрировало определенные результаты, которые приведены в табл. 2.

Для отобранных признаков выявлен различный размах варьирования; в большей степени широкая амплитуда коэффициента вариации характерна для счетных признаков, особенно для признаков «число плодов на соцветие» и «число цветков на соцветие» (табл. 2).

Таблица 2

Данные морфометрии средневозрастных генеративных особей *Onobrychis majorovii* в 2017, 2021, 2025 гг.

[Morphometric data of middle-aged generative individuals of *Onobrychis majorovii* in 2017, 2021, 2025]

Признаки	Год	$\bar{x}_i \pm S_{\bar{x}}$	CV	$S_{\bar{X}}\%$	$\bar{x}_i = \bar{x} \pm t \cdot S_{\bar{x}}$
N _b , шт	2017	11.73±1.13	37.34	9.63	14.05 - 9.41
	2021	9.91±0.87	40.45	8.80	11.7 - 8.12
	2025	8.07±0.65	43.62	8.05	9.41 - 6.73
L, см	2017	76.25±2.62	17.19	3.44	81.65 - 70.85
	2021	59.46±1.50	12.61	2.52	62.55 - 56.37
	2025	61.24±1.36	11.10	2.22	64.04 - 58.44
L _l , см	2017	50.20±1.87	18.78	3.73	54.05 - 46.35
	2021	30.12±1.17	19.89	3.88	32.53 - 27.71
	2025	33.56±1.39	20.68	4.14	36.42 - 30.70
L _{fol} , см	2017	17.93±0.64	17.96	3.57	19.25 - 16.61
	2021	14.30±0.65	23.01	4.55	15.64 - 12.96
	2025	16.04±0.56	17.33	3.49	17.19 - 14.89
N _l , шт	2017	5.64±0.23	20.39	4.08	6.11 - 5.17
	2021	4.50±0.25	28.20	5.56	5.02 - 3.98
	2025	4.96±0.27	27.02	5.44	5.52 - 4.40
N _{fl} , шт	2017	45.52±1.53	16.78	3.36	48.67 - 42.37
	2021	34.00±2.18	32.68	6.41	38.49 - 29.51
	2025	27.56±1.53	27.69	5.55	30.71 - 24.41
N _{Fr} , шт	2017	24.13±2.22	36.72	9.20	28.70 - 19.56
	2021	14.89±1.28	43.79	8.60	17.53 - 12.25
	2025	17.56±1.00	28.19	5.69	19.62 - 15.50
N _{fol} , шт	2017	7.60±0.32	21.18	4.21	8.26 - 6.94
	2021	7.58±0.43	29.16	5.67	8.47 - 6.69
	2025	7.04±0.37	26.42	5.26	7.80 - 6.28

По показателю коэффициента вариации все признаки можно разделить на 3 неравноценные группы. Признаки «длина генеративного побега», «длина соцветия» и «длина листа» обнаруживают невысокий уровень коэффициента вариации. Признаки «число листьев на побеге» и «число соцветий на побеге»

характеризуются более высоким коэффициентом вариации, но укладываются в цифры от 20 до 30. К третьей группе относятся признаки «число цветков на соцветии» и «число плодов на соцветии». Размах их варьирования колеблется от низкого (число цветков на соцветии в 2017 г.) до очень высокого (число плодов на соцветии в 2021 г.).

В целом, по годам исследований все изученные признаки характеризуются сильно выраженной динамикой. Часть из них обнаруживают тенденцию к снижению средних показателей (число цветков на соцветии, число листьев на побег, число соцветий на побег). Другая часть признаков резко снижает численные значения показателей от 2017 до 2021 г. исследований, а к 2025 г. слегка увеличивает таковую (длина генеративного побега, высота соцветия, длина листа, число плодов), причем среди изученных признаков наиболее существенно уменьшились параметры у двух (длина соцветия и число цветков на соцветии). Такое снижение параметров вызывает тревогу, т. к. размерный и счетный показатели в первую очередь отвечают за возможность естественного возобновления особей. В этом плане анализ данных табл. 2 приводит к мысли о невысоком уровне жизненных процессов *Onobrychis majorovii* в изучаемой ценопопуляции. С другой стороны, такое уменьшение значения некоторых параметров особей может быть связано с тем, что они, испытывая более благоприятные климатические условия в 2021 и 2025 г. в сравнении с 2017 г. (табл. 1), не растрчивают все свои репродуктивные возможности в полной мере, экономно расходуя ресурсы и усилия организма. При сопоставлении данных табл. 2 с данными табл. 1 можно отметить следующую закономерность: несмотря на более низкие среднегодовую и среднюю сезонную температуру воздуха, малое количество осадков и более сильную скорость ветра, именно в 2017 г. в изучаемой ценопопуляции наблюдались самые высокие значения всех параметров, взятых для учета. Вероятно, это может быть связано с тем, что растения как адаптацию на более суровые условия жизни отвечают более высокими продукционными показателями.

Вторым пунктом наших исследований следует считать проведение оценки виталитета особей в сарыкумской ценопопуляции *Onobrychis majorovii* с опорой на размерную иерархию взрослых средневозрастных генеративных экземпляров (табл. 3). Как известно, размеры для многолетних травянистых растений являются очень важным показателем для оценки их жизненного состояния. А.С. Пархоменко и соавт. [Пархоменко и др., 2022] отмечают, что виталитетная структура популяции также определяется и исторически сложившимися факторами среды. В то же время метод Ю.А. Злобина позволяет выявить долю среднеразмерных особей, несущих в ценопопуляциях нагрузку по обеспечению хорошей жизнеспособности. К преобладанию такой доли особей может подталкивать и умеренность метеорологических условий окружающей среды [Аслямова, 2022]. На массиве Сарыкум логичнее предположить преобладание более мелкоразмерных особей в связи с экстремальными условиями окружающей среды. Такими факторами среды здесь являются высокие летние температуры (самые высокие в Дагестане), сильные сухие ветра, дующие в разных направлениях. В то же время мелкоразмерные особи, скорее всего, и менее продуктивны в плане семенного возобновления. Они также могут быть и менее устойчивы к антропогенному воздействию [Шахбанова, 2016].

Таблица 3

Разделение выборки особей *Onobrychis majorovii* на классы виталитета
[Division of a sample of *Onobrychis majorovii* individuals into vitality classes]

Год	Доля особей по классам, шт			Q	I _Q	Тип виталитета
	a	b	c			
2017	10.0	5.0	10.0	7.50	0.75	Депрессивный
2021	7.2	10.3	7.5	8.75	1.17	Процветающий
2025	7.4	10.0	7.6	8.70	1.14	Процветающий

Примечание: a – крупные особи, b – средние особи, c – мелкие особи, Q – показатель качества жизненных процессов в ценопопуляции: $Q = (a + b) / 2$, I_Q – степень процветания или депрессивности: $I_Q = (a + b) / 2c$.

В нормальных ценопопуляциях группа средних особей (b), как правило, лидирует, и распределение идет колоколообразно. Как видно из результатов нашей работы, представленных в табл. 3, такое распределение характерно не по всем годам исследований. Так, нормальный колоколообразный характер распределения признаков обнаруживается в 2021 и 2025 г. В 2017 г. распределение напоминает вогнутую дугу, одинаковы по доле участия группы мелкоразмерных и крупноразмерных особей, мала доля среднеразмерных, а сама ценопопуляция характеризуется депрессивными тенденциями жизненных процессов, несмотря на высокие показатели размерных и счетных признаков (табл. 2). Думается, что низкий виталитет можно связать с низкими средними температурами сезона вегетации и с низким количеством осадков в этот год (табл. 1).

В 2021 и 2025 гг. исследований мы наблюдали процветающие тенденции в жизни изучаемой ценопопуляции, несмотря на снизившиеся в целом, сравнительно с уровнем 2017 г., показатели морфометрии. Как показывают данные таблицы 3, доли особей крупноразмерных и мелкоразмерных классов в эти два

срока одинаковы, они демонстрируют тенденцию к снижению от уровня 2017 г. Доля же особей среднеразмерного класса от 2017 к 2021 г. увеличилась и осталась без изменений в 2025 г.

Таким образом, в целом наблюдается снижение доли крупноразмерных и мелкоразмерных особей и увеличение доли среднеразмерных особей в изучаемой ценопопуляции с 2017 к 2021 г. и сохранение этих тенденций в течение следующих 4-х лет. Отмеченное в 2017 г. уменьшение доли среднеразмерных особей в сарыкумской ценопопуляции *Onobrychis majorovii*, вероятно, является ответным на более жесткие факторы окружающей среды на массиве Сарыкум (табл. 1) и демонстрирует адаптивную стратегию толерантности к этим условиям [Бийболатова, Аджиева, Аскерова, 2025]. В то же время увеличение доли среднеразмерных особей в остальные годы исследования демонстрирует не только улучшение климатических условий в эти периоды, но и некоторую стабилизацию жизненного состояния изучаемой ценопопуляции. Однако, как видно из табл. 3, даже при наблюдаемых тенденциях процветания в эти годы, степень процветания ценопопуляции *Onobrychis majorovii* на массиве Сарыкум все же совсем незначительна. Это еще раз указывает на несоответствие оптимальным условий роста и развития для изучаемого растения.

Данные, представленные в работе 3.3. Шахбановой [2016], также указывали на депрессивный характер виталитетного состояния особей изучаемого растения в сарыкумской ценопопуляции в 2016 г. Кстати, в этот год среднегодовые температуры воздуха были еще ниже, чем в 2017 г. (табл. 1). В 2018 г. З.М. Ахмедовой и А.И. Аджиевой [2020] выявлен уже процветающий характер виталитета особей, но с крайней незначительной степенью процветания – 1.08.

Таким образом, при сравнительном анализе данных 2016 и 2018 гг. с результатами нашей работы наблюдается динамика виталитетного состояния особей от депрессивных тенденций к тенденциям с незначительной степенью процветания, которая может указывать как на обычную ответную реакцию на меняющиеся условия среды, так и на нестабильность уровня жизнеспособности ценопопуляции *Onobrychis majorovii* на массиве Сарыкум. Невысокие показатели жизненного состояния особей также могут являться и следствием сильного антропогенного пресса на растения *Onobrychis majorovii*. Наиболее характерными формами воздействия на песчаном массиве Сарыкум по нашим наблюдениям выступают выпас скота, а также усиленная туристская рекреация, которая влечет за собой неконтролируемое вытаптывание растительного покрова, уплотнение почвенного слоя и сильное замусоривание территории. Особенно в этом плане уязвимо скопление исследуемой ценопопуляции, расположенное вблизи железнодорожной станции. Не раз на этой территории нами обнаружены поврежденные побеги изучаемого растения, а для туристов здесь организовываются еще катание на квадроциклах и прогулки на верблюдах, что не способствует стабилизации популяционной жизни изучаемого растения.

Заключение

Популяционные исследования редких видов особей на охраняемых территориях становятся более важными год от года в связи с антропогенным прессом даже на юридически охраняемых участках Земли. На территории заповедного участка массива Сарыкум (Дагестан) встречается ряд уязвимых реликтовых, охраняемых или эндемичных для разных территорий Кавказа видов, исследования ценопопуляций которых проводятся учеными систематически с опорой на определение встречаемости, габитуса, жизненного состояния особей. *Onobrychis majorovii*, описанный с территории Сарыкума более 100 лет назад, образует 3 крупных скопления разных размеров и, вероятно, проник на территорию массива с окружающих предгорных хребтов (Нарат-тюбинского и Кумторкалинского). Изучение виталитетного состояния слагающих сарыкумскую ценопопуляцию этого вида средневозрастных генеративных особей выявило сильных размах варьирования показателей генеративных и вегетативных морфометрических признаков с 2017 по 2025 г. В условиях самых невысоких показателей климатических характеристик 2017 г. особи изучаемого растения, видимо, в связи с ответной реакцией, обладали наибольшими счетными и размерными характеристиками. Определение жизненного состояния особей по годам исследований согласно преобладанию определенного размерного класса, продемонстрировало небольшое число среднеразмерной фракции в 2017 г. и увеличение доли последней в 2021 и 2025 г. Виталитетное состояние особей в изучаемой ценопопуляции по годам исследований обнаружило смену депрессивных (2017) тенденций процветающими (2021, 2025). Однако степень процветания особей в изучаемой ценопопуляции совсем невысока. Это может указывать на заметную зависимость показателей морфометрии не только от климатических условий года, но и от усиливающегося антропогенного освоения территории. Исследования требуют дальнейшего мониторинга с фиксацией трендов развития ценопопуляции этого редкого вида на охраняемой территории Сарыкума.

Список источников

1. Аджиева А.И., Исрапилова Л.А., Гаджимурадова Р.М. Об усилении антропогенного пресса на фитобиоту заповедного массива Сарыкум (Дагестан) // Степная Евразия – устойчивое развитие: материалы международного форума. Ростов-на-Дону, 2022. С. 173–175.
2. Аджиева А.И., Мухумаева П.О. Список флоры Сарыкума и его пополнение // Вестник Дагестанского государственного университета. Сер. 1. Естественные науки. 2024. Т. 39, вып. 2. С. 121–136. DOI: 10.21779/2542-0321-2024-39-2-121-136. EDN: JJBOOJ.
3. Аслямова Э.Р. Виталитетная структура ценопопуляций *Stemmacantha serratuloides* (Georgi) M. Dittrich. в условиях степной зоны Башкирского Зауралья // Актуальные вопросы охраны биоразнообразия: материалы III Международной научной конференции. Уфа, 2022. С. 99–101.
4. Ахмедова З.М., Аджиева А.И. Виталитетное состояние особей *Onobrychis majorovii* Grossh. в заповедной сарыкумской (Дагестан) ценопопуляции // Ботанический вестник Северного Кавказа. 2020. № 2. С. 27–33. DOI: 10.33580/2409-2444-2020-6-2-27-33. EDN: FQRPQC.
5. Бийболатова З.А., Аджиева А.И., Аскерова У.М. Мониторинг виталитетного состояния ценопопуляций *Scabiosa gumbetica* Boiss. в разных локалитетах горного Дагестана // Юг России: экология, развитие. 2025. Т. 20(3). С. 47–56. DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-4. EDN: NRVCAP.
6. Гроссгейм А.А. Флора Кавказа. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 402 с.
7. Злобин Ю.А. Теория и практика оценки виталитетного состава ценопопуляций растений // Ботанический журнал. 1989. Т. 74, № 6. С. 769–781.
8. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Sephalanthera tubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 85–98. EDN: GXOVAU.
9. Королюк А.Ю., Лактионов А.П., Муртазалиев Р.А. Растительные сообщества песчаного массива Сарыкум (Республика Дагестан) // Растительность России. 2023. № 46. С. 3–17. DOI: 10.31111/vegrus/2023.46.3. EDN: BXNLEG.
10. Красная книга Ставропольского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / отв. ред. Н.С. Панасенко и др. Ставрополь, 2002. 700 с.
11. Литвинская С.А., Муртазалиев Р.А. Кавказский элемент во флоре Российского Кавказа: география, соэкология, экология. Краснодар, 2009. 439 с. EDN: RPВЕНF.
12. Майоров А.А. Эоловая пустыня у подножия Дагестана. Махачкала: Даг-гиз, 1928. 116 с.
13. Пархоменко А.С. и др. Онтогенетическая и виталитетная структура ценопопуляций *Globularia bisnagarica* L. в Среднем и Нижнем Поволжье // Известия Саратовского университета. Новая серия. Серия: Химия. Биология. Экология. 2022. Т. 22, вып. 3. С. 351–359. DOI: 10.18500/1816-9775-2022-22-3-351-359. EDN: DGVТУO.
14. Погода и климат – прогнозы погоды, новости погоды, климатические данные [Электронный ресурс]. URL: <https://www.pogodaiklimat.ru/station/37472.htm>.
15. Полюнова Г.В. и др. Растительность подножия песчаного массива Сарыкум, Дагестан // Вестник Евразийской науки. 2024. Т. 16, № 1. URL: <https://esj.today/PDF/78NZVN124.pdf> (дата обращения: 12.10.2025).
16. Хабибов А.Д., Магомедов М.А., Маллалиев М.М. Современное состояние редких бобовых бархана Сарыкум и результаты // Флора и заповедное дело на Кавказе: история и современное состояние изученности: материалы междунар. конф. Пятигорск, 2019. С. 113–115.
17. Шахбанова З.З. Морфометрические показатели и оценка виталитетного состояния *Onobrychis majorovii* Grossh. на массиве Сарыкум // Биологическое разнообразие Кавказа и Юга России: материалы XIX Междунар. науч. конф. Махачкала, 2017. С. 364–366.
18. Шахбанова З.З. Популяционное изучение *Onobrychis majorovii* Grossh. на массиве Сарыкум // Природные и антропогенные изменения аридных экосистем и борьба с опустыниванием: материалы Междунар. науч.-практ. конф. Махачкала, 2016. С. 219–222.

References

1. Adzhieva A.I., Israpilova L.A., Gadzhimuradova R.M. [On the strengthening of the anthropogenic press on the phytobiota of the Sarykum reserve massif (Dagestan)]. *Stepnaja Evrazija – ustojčivoje razvitie* [Steppe Eurasia – sustainable development: proceedings of the International Forum]. Rostov-on-Don, 2022, pp. 173-175. (In Russ.).
2. Adzhieva A.I., Mukhumaeva P.O. [List of Sarykum flora and its replenishment]. *Vestnik Dagestanskogo gosudarstvennogo universiteta, Ser. 1. Estestvennye nauki*. V. 39, No. 2 (2024): pp. 121-136. (In Russ.). DOI: 10.21779/2542-0321-2024-39-2-121-136. EDN: JJBOOJ.

3. Aslyamova E.R. [Vital structure of cenopopulations *Stemmacantha serratuloides* (Georgi) M. Dittrich. in the steppe zone of the Bashkir Trans-Urals]. *Aktual'nye voprosy ochrany` bioraznoobrazija* [Current issues of biodiversity protection: proceedings of the III International Scientific Conference]. Ufa, 2022, pp. 99-101. (In Russ.).
4. Akhmedova Z.M., Adzhieva A.I. [Vitalite state of individuals *Onobrychis majorovii* Grossh. in the protected Sarykum (Dagestan) cenopopulation]. *Botaničeskij vestnik Severnogo Kavkaza*. No. 2 (2020): pp. 27-33. DOI: 10.33580/2409-2444-2020-6-2-27-33. EDN: FQRPQC.
5. Biybolatova Z.A., Adzhieva A.I., Askerova U.M. [Monitoring the vitalite state of *Scabiosa gumbetica* Boiss. cenopopulations. in different localities of mountainous Dagestan]. *Jug Rossii: ekologija, razvitie*. V. 20(3) (2025): pp. 47-56. (In Russ.). DOI: 10.18470/1992-1098-2025-3-4. EDN: NRVCAP.
6. Grossheim A.A. *Flora Kavkaza* [Flora of the Caucasus]. (In Russ.). Moscow, AN SSSR Publ., 1952. 402 p.
7. Zlobin Yu.A. [Theory and practice of assessing the vital composition of plant coenopopulations]. *Botaničeskij žurnal*. V. 74, No. 6 (1989): pp. 769-781. (In Russ.).
8. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova, T.V. [Life strategies of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya*. No.1 (2005): pp. 85-98. (In Russ.). EDN: GXOVAU.
9. Korolyuk A.Yu., Laktionov A.P., Murtazaliev R.A. [Plant communities of the sandy massif Sarykum (Republic of Dagestan)]. *Rastitel'nost' Rossii*. No. 46 (2023): pp. 3-17. (In Russ.). DOI: 10.31111/vegus/2023.46.3. EDN: BNXLEG.
10. Panasenko N.S. et al., eds. *Krasnaja kniga Stavropol'skogo kraja* [Red Book of the Stavropol Territory: Rare and endangered species of plants and animals]. Stavropol', 2002. 700 p. (In Russ.).
11. Litvinskaya S.A., Murtazaliev R.A. *Kavkazskij èlement vo flore Rossijskogo Kavkaza* [Caucasian element in the flora of the Russian Caucasus: geography, zoology, ecology]. Krasnodar, 2009. 439 p. (In Russ.). EDN: RPBEHF.
12. Mayorov A.A. *Èolovaja pusty`nja u podnožija Dagestana* [Aeolian desert at the foot of Dagestan]. Makhachkala, Dag-giz Publ., 1928. 116 p. (In Russ.).
13. Parkhomenko A.S., Kondratyeva A.O., Theologian A.V., Shilova I.V., Kashin A.S. [Ontogenetic and vital structure of *Globularia bisnagarica* L. cenopulations in the Middle and Lower Volga]. *Izvestija Saratovskogo universiteta. Novaja serija. Serija: Chimija. Biologija. Èkologija*. V. 22, No. 3 (2022): pp. 351-359. (In Russ.). DOI: 10.18500/1816-9775-2022-22-3-351-359. EDN: DGV TUO.
14. *Pogoda i klimat* [Weather and climate - weather forecasts, weather news, climate data] [Electronic resource]. Available at: <https://www.pogodaiklimat.ru/station/37472.htm>. (In Russ.).
15. Polynova G.V., Polynova O.E., Ishkina R.E., Vyaznikova A.D. [Vegetation at the foot of the sandy massif Sarykum, Dagestan]. *Vestnik Evrazijskoj nauki*. V. 16, No. 1 (2024). (In Russ.). Available at: <https://esj.today/PDF/78NZVN124.pdf> (accessed 12.10.2025).
16. Khabibov A.D., Magomedov M.A., Mallaliev M.M. [The current state of rare legume dunes Sarykum and results]. *Flora i zapovednoe delo na Kavkaze: istorija i sovremennoe sostojanie izučennosti* [Flora and Conservation in the Caucasus: history and current state of knowledge: proceedings of the International Conference]. Pyatigorsk, 2019, pp. 113-115. (In Russ.).
17. Shakhbanova Z.Z. [Morphometric indicators and assessment of the vitalithic state of *Onobrychis majorovii* Grossh. on the Sarykum massif]. *Biologičeskoe raznoobrazie Kavkaza i Juga Rossii* [Biological diversity of the Caucasus and Southern Russia: proceedings of the XIX International Scientific Conference]. Makhachkala, 2017, pp. 364-366. (In Russ.).
18. Shakhbanova Z.Z. [Population study of *Onobrychis majorovii* Grossh on the Sarykum massif]. *Prirodnye i antropogennye izmenenija aridnyh èkosistem i bor`ba s opustynivaniem* [Natural and anthropogenic changes in arid ecosystems and the fight against desertification: proceedings of the International Scientific and Practical Conference]. Makhachkala, 2016, pp. 219-222. (In Russ.).

Статья поступила в редакцию 31.01.2026; одобрена после рецензирования 27.02.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 31.01.2026; approved after reviewing 27.02.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторе

З. З. Агаргимова – аспирант кафедры ботаники.

Information about the author

Z. Z. Agaragimova – Postgraduate Student of the Department of Botany.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.192:633.88(571.53)

EDN: EXFTOO

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-13-21



Изучение продуктивности сырья надземной и подземной фитомассы и некоторых физико-химических показателей корней *Symphytum officinale* L. и *Symphytum caucasicum* Bieb.

Валерия Владиславовна Тунгрикова^{1✉}, Елена Геннадьевна Худоногова²

^{1,2} Иркутский государственный аграрный университет им. А.А. Ежевского, Молодежный, Иркутская область, Россия

^{1✉} vtungrikova@bk.ru

² doky2015@yandex.ru

Аннотация. Приведены результаты изучения продуктивности и некоторых физико-химических показателей сырья *Symphytum caucasicum* Bieb. и *S. officinale* L., культивируемых на опытном поле Иркутского ГАУ. В кормопроизводстве виды не используются, но встречаются данные о возможности их применения в свиноводческой, овцеводческой и птицеводческой отраслях животноводства. Растения отличаются высоким содержанием в зеленой массе протеина, витаминов, зольных элементов и др., характеризуются быстрыми темпами роста и значительной продуктивностью сырья. В Европе и Америке корни *S. officinale* – официальное лекарственное сырье, применяется в качестве иммуностимулирующего средства в научной медицине. В России корни и листья *S. caucasicum* и *S. officinale* используются в народной медицине, но химический состав сырья этих видов изучен недостаточно. Цель исследования – изучение продуктивности сырья надземной и подземной фитомассы *S. caucasicum* и *S. officinale*, а также некоторых физико-химических показателей сырья корней изучаемых видов в условиях культуры Предбайкалья. Урожайность сырья определяли типовым весовым методом. Определение показателя влажности сырья, золы общей, содержание флавоноидов в пересчете на рутин, дубильных веществ в пересчете на танин и полисахаридов проводили согласно требованиям ОФС и ФС РФ. В качестве кормовой культуры к выращиванию в Предбайкалье можно рекомендовать *S. officinale* как более продуктивный вид. Максимальное содержание полисахаридов и дубильных веществ в пересчете на танин обнаружено в корнях *S. caucasicum*, флавоноидов в пересчете на рутин – в корнях *S. officinale*. *S. caucasicum* и *S. officinale* – перспективные лекарственные растения для ветеринарной и фармацевтической промышленности и для кормопроизводства. Учитывая их недостаточную изученность, исследования по содержанию биологически активных веществ в сырье необходимо продолжить.

Ключевые слова: *Symphytum caucasicum*, *Symphytum officinale*, сырье, продуктивность, влажность, зола общая, флавоноиды, дубильные вещества, полисахариды

Для цитирования: Тунгрикова В. В., Худоногова Е. Г. Изучение продуктивности сырья надземной и подземной фитомассы и некоторых физико-химических показателей корней *Symphytum officinale* L. и *Symphytum caucasicum* Bieb. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 13–21. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-13-21>.

BOTANY

Original article

Study of the productivity of above-ground and below-ground phytomass raw material and certain physicochemical parameters of the roots of *Symphytum officinale* L. and *Symphytum caucasicum* Bieb.

Valeria V. Tungrikova^{1✉}, Elena G. Khudonogova²

^{1,2} A.A. Ezhevsky Irkutsk State Agrarian University, Molodezhny, Irkutsk District, Irkutsk Region, Russia

^{1✉} vtungrikova@bk.ru

² doky2015@yandex.ru

Abstract. The article presents the results of studying the productivity and certain physicochemical parameters of raw material from *Symphytum caucasicum* Bieb. and *Symphytum officinale* L., cultivated in the experimental field of Irkutsk State Agrarian University. Although these species are not currently used in feed production, there is evidence of their potential application in pig, sheep, and poultry farming. The plants are notable for their high content of protein, vitamins, ash elements, and other nutrients in the green mass, as well as their rapid growth rate and considerable raw material productivity. In Europe and America, the roots of *S. officinale* are official raw material and are used as an immunostimulant in scientific medicine. In Russia, the roots and leaves of *S. caucasicum* and *S. officinale* are used in traditional medicine, although the chemical composition of these species' raw material has not been sufficiently studied. The objective of the study is to investigate the productivity of above-ground and below-ground phytomass raw material of *S. caucasicum* and *S. officinale*, as well as certain physicochemical parameters of root raw material from these species under cultivation conditions in the Cis-Baikal region. Raw material yield was determined using the standard weight method. Moisture content and total ash values were measured according to the requirements of the General Pharmacopoeia Monograph (OFS) and Pharmacopoeia Monographs (FS) of the Russian Federation. The results showed that *S. officinale* can be recommended as a fodder crop for cultivation in the Cis-Baikal region due to its higher productivity. The maximum content of polysaccharides and tannins (expressed as tannin) was found in the roots of *S. caucasicum*, while the highest flavonoid content (expressed as rutin) was detected in the roots of *S. officinale*. These species can be considered promising medicinal resources for the veterinary and pharmaceutical industries. Given their insufficient study, further research on the content of biologically active substances in their raw material is necessary.

Keywords: *Symphytum caucasicum*, *Symphytum officinale*, raw materials, productivity, moisture content, total ash, flavonoids, tannins, polysaccharides

For citation: Tungrikova V. V., Khudonogova E. G. [Study of the productivity of above-ground and below-ground phytomass raw material and certain physicochemical parameters of the roots of *Symphytum officinale* L. and *Symphytum caucasicum* Bieb.]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 13-21. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-13-21>.

Введение

Изучение перспективных лекарственных и кормовых растений для фармацевтической промышленности и сельскохозяйственных организаций является актуальным направлением развития лекарственного растениеводства и кормопроизводства России. Особое внимание уделяется поиску новых видов, обладающих противовоспалительным действием, антимикробной активностью, иммуностимулирующими свойствами. К перспективным видам соответствующего действия можно отнести *Symphytum officinale* L. (окопник лекарственный) и *Symphytum caucasicum* Bieb. (окопник кавказский).

Род *Symphytum* L. (окопник) включает около 25 видов лекарственных, декоративных и кормовых растений семейства *Boraginaceae* (Бурачниковые), ареал произрастания рода довольно широкий – от Средиземноморья и Кавказа до Западной Сибири. В Европейской части наиболее распространен *S. officinale*, на Кавказе – *S. caucasicum*. В Предбайкалье *S. officinale* считается заносным видом (обнаружен в окрестностях Усольского р-на, пос. Тальяны) [Чепинога и др., 2008].

Имеются данные о том, что род *Symphytum* применяется в качестве кормовой культуры в свиноводческой и птицеводческой отраслях, хорошо поедается овцами и козами [Медведев, Сметанникова, 1981]. Перспектива применения окопников в кормопроизводстве обусловлена высокой продуктивностью надземной фитомассы, долголетием в культуре (10-15 лет), ранней вегетацией, устойчивостью к весенним и осенним понижениям температуры, хорошей отавностью [Ларин, 1953; Медведев, Сметанникова, 1981], высоким содержанием в зеленой массе протеина, витаминов, зольных элементов [Медведев, Сметанникова, 1981]. Окопники рекомендуются для выращивания в культуре на сено, сенную муку, витаминную пасту, сенаж и силос [Ларин, 1953; Медведев, Сметанникова, 1981]. Растение считается неплохим медоносом [Ахкубекова, Тамахина, 2020].

Надземная часть и корни *Symphytum* применяются в народной медицине в качестве противомикробного, противовоспалительного и иммуномодулирующего средства. Исследования ученых показали, что в корнях и в траве растения обнаружены аллантоин [Тамахина, Ахкубекова, Иттиев, 2019], фенольные соединения, полисахариды, гликопептиды и некоторые токсичные пирролизидиновые алкалоиды [Salehi et al., 2019]. *S. caucasicum* отличается высоким содержанием лазиокарпина [Зузук и др., 2004]. Препараты из окопника обладают высоким антиокислительным, антилипопероксидантным и противовоспалительным действием, антимикробной активностью [Ахкубекова, Тамахина, 2018]. Сотрудники института фармакохимии им. И.Г. Кутателадзе изучили водорастворимые высокомолекулярные фракции полисахаридов листьев *S. caucasicum* и выявили высокую антикомплементарную и антиоксидантную активность, указывающую на возможность их использования в качестве противовоспалительных и ранозаживляющих агентов при лечении ран различной этиологии [Барбакадзе и др., 2010]. Исследователи Уфимского

института химии РАН совместно с учеными Пятигорского медико-фармацевтического института и Уфимского института биологии РАН изучили состав липидов и липофильных компонентов семян *S. officinale*, идентифицировали и определили содержание нейтральных и полярных липидов, а также состав жирных кислот [Юнусова и др., 2016].

В России корни и листья *S. caucasicum* и *S. officinale* применяются исключительно в народной медицине, химический состав сырья этих видов изучен недостаточно, в кормопроизводстве виды не используются.

В Европе и Америке корни *S. officinale* считаются ценным лекарственным сырьем, препараты из корней растения применяются в качестве иммуностимулирующего средства в научной медицине.

Исследования по изучению продуктивности и содержанию биохимического состава сырья *S. caucasicum* и *S. officinale* в условиях культуры Предбайкалья ранее не проводились. Для выявления перспективности использования сырья в животноводстве проведено определение урожайности надземной фитомассы. Учитывая, что сырье корней *S. officinale* успешно применяется во многих европейских странах и США в качестве официального, была поставлена задача изучения продуктивности подземной фитомассы и проведение первичных исследований по содержанию биологически активных веществ в сырье подземных органов растений.

Цель исследования – изучение продуктивности сырья надземной и подземной фитомассы *S. caucasicum* и *S. officinale*, а также некоторых физико-химических показателей сырья корней изучаемых видов в условиях культуры Предбайкалья.

Материалы и методы исследования

Объект исследования – сырье надземной и подземной фитомассы *S. caucasicum* и *S. officinale*. Сырье было собрано нами с коллекционного участка опытного поля Иркутского ГАУ Предбайкалья (Иркутский р-н).

S. caucasicum – многолетник с одиночными толстыми стеблями (высотой 40–60 см) и розеткой прикорневых листьев, отмирающих к цветению (рис. 1). Корневище укороченное, веретеновидное, с длинными толстыми корнями. Стебли обычно одиночные, довольно толстые, с небольшим количеством недлинных боковых побегов, так же, как и листья, коротко-серовато или пушисто-мохнато опушенные. Стеблевые листья многочисленные, продолговатые или яйцевидные, нижние листья на длинных черешках с округлым основанием, верхние и средние листья на коротком черешке или сидячие слегка низбегающие на стебель с клиновидным основанием (5–10 см длиной, 2–4 см шириной). На концах стеблей и верхних боковых побегов формируются немногочисленные, безлистные, односторонне закрученные завитки, при отцветании выпрямляющиеся в рыхлые короткие кисти. Плодоножки сероватые пушисто-мохнатые, поникающие (3–5 мм длиной). Чашечка сероватая железисто-опушенная зубчатонадрезанная, узкоколокольчатая (4–6 мм длиной), при плодах увеличивающаяся (до 8–15 мм). Венчик (до 15 мм) – голубой, трубка венчика (7–8 мм длиной) заметно длиннее чашечки, отгиб колокольчатый с треугольными короткими зубцами. Плоды – орешки (3–5 мм длиной). Произрастает по полянам, опушкам и лесам Кавказа. Вид сближается с *S. officinale* своими низбегающими верхними листьями и отличается антоциановыми венчиками [Попов, 1953].



Рис. 1. *Symphytum caucasicum*

S. officinale – многолетнее поликарпическое растение с длинными толстыми корнями и одиночными мощными, толстыми и высокими стеблями (50–100 см высотой), в верхней части сильноветвистые, густо щетинисто-мохнатые (рис. 2). Верхние листья с клиновидным основанием, сближенные, сидячие, в верхней части низбегающие вдоль стебля, по краю крупноволнистые. Стеблевые листья многочисленные, крупные, продолговатые, длиннозаостренные на конце. Нижние листья округлые при основании, на длинных узкокрылатых черешках. Листья сверху жесткощетинистые, снизу сероватые опушенные или почти голые, средняя жилка снизу длиннощетинистая. Корневище мощное, короткое, с длинными толстыми корнями. Завитки в начале цветения густые, поникающие на верхушке, часто метельчатые, позднее выпрямляющиеся в удлиненные и рыхлые односто-



Рис. 2. *Symphytum officinale*

ронные соцветия. Плодоножки (5–10 мм длиной) оттопыренно-щетиновые с яйцевидной или грушевидной зубчато-рассеченной колюче-щетиновой чашечкой (10–15 мм длиной). Венчик (15–20 см длиной) розовый, розово-красный, чаще грязно-темно-фиолетовый, реже – белый, мелкососочково-шелковистый, трубка венчика вдвое длиннее чашечки, отгиб короче трубки, овальный с широкими, треугольными и короткими зубцами. Плоды – черные, блестящие, гладкие, полусогнутые, яйцевидные орешки (4–5 мм длиной). В Европейской части произрастает по сырым лугам, заболоченным местам, у рек и ручьев в таежной и степных зонах, реже – в Крыму, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии [Попов, 1953].

Почвы опытного поля серые лесные, близкие к нейтральным (содержание гумуса – 3–5%, фосфора – 10–15 мг/100 г, калия – 10–15 мг/100 г, подвижного азота – 20–40 мг/кг) [Рябинина, 2012]. Резкоконтинентальный климат района исследования характеризуется значительными годовыми (более 80°) и суточными (около 30°) перепадами температуры воздуха. Продолжительность летнего периода составляет 90–110 дней, средняя температура самого жаркого месяца (июля) – +18°C, самого холодного (января) – 20°C. Вегетационный период – 119–120 дней [Беркин и др., 1993]. Урожайность сырья определяли типовым весовым методом в четырехкратной повторности. Надземную часть сырья срезали ножницами на уровне 2–3 см от поверхности почвы, подземную часть выкапывали садовой лопатой

на глубину залегания корневой системы растения.

Определение показателя влажности [Определение влажности...: эл. ресурс], числовой показатель золы общей [Общая зола: эл. ресурс] определяли согласно требованиям Фармакопеи. Количественное содержание флавоноидов – методом УФ-спектроскопии спиртовых вытяжек, для флавонов и флавонолов, в частности рутина, характерны два максимума поглощения – коротковолновый (258–260 нм) и длинноволновый (362 нм), при этом в присутствии $AlCl_3$ образуется bathochromный сдвиг длинноволновой полосы с образованием максимума при длине волны 412 нм (аналитическая длина волны) [Пастушьей сумки...: эл. ресурс]. Дубильные вещества в пересчете на танин определяли перманганометрическим методом [Определение содержания...: эл. ресурс]. Для определения полисахаридов использовали методику количественного определения полисахаридов в траве череды [Череды трехраздельной...: эл. ресурс]. Для определения приведенных показателей использовали сырье корней растений четвертого года жизни, повторность опытов четырехкратная. Обработка экспериментальных данных проведена с использованием программы Statistica, MS Excel 97.

Результаты исследования

Морфологические особенности *S. officinale* и *S. caucasicum* при интродукции в условиях Предбайкалья изучаются сотрудниками Иркутского ГАУ [Тунгрикова, Худоногова, 2020, 2021, 2025; Худоногова и др., 2020; Тунгрикова, 2023]. Онтогенетические особенности окопника изучены на примере *S. officinale* [Тунгрикова, Худоногова, 2022]. В условиях культуры Иркутского района Предбайкалья *S. officinale* успешно проходит 3 периода онтогенеза: латентный, виргинильный и генеративный. Всходы, ювенильные, иматурные и виргинильные особи формируются в первые 3 месяца жизни. Зацветает на 1–2 годы жизни, в средневозрастное состояние вступает на 3 год. На 4-й год жизни осенью у растений наблюдается процесс партикуляции, от почек возобновления на следующий год начинают отрастать новые побеги. У растений наблюдается 2 генерации побегов (от середины мая до середины июля, и с июля по август–сентябрь) [Тунгрикова, Худоногова, 2022].

S. officinale отличается высокой продуктивностью надземной и подземной массы. Так, масса сырья травы у *S. officinale* возрастает от 120.1 г / 1 особи (воздушно-сухого) в 1-й год жизни до 1174.1 г / 1 особи (возд.-сух.) на 6-й год, масса сырья корней – от 1.2 кг / 1 особи до 8.1 кг / 1 особи (возд.-сух.) соответственно (табл. 1). Более медленные темпы роста наблюдаются у *S. caucasicum*, надземная масса сырья у вида возрастает от 66.0 г / 1 особи (возд.-сух.) в 1-й год жизни до 518.3 г / 1 особи (возд.-сух.) на 6-й год, масса сырья подземных органов в 1-й год жизни составляет 0.4 кг / 1 особи, на 6-й год – 1.2 кг / 1 особи (возд.-сух.).

Таблица 1

Продуктивность надземной и подземной фитомассы сырья
[Productivity of aboveground and underground phytomass of the raw material]

Вид	Год жизни					
	1 год	2 год	3 год	4 год	5 год	6 год
Надземная фитомасса, г (возд.-сух.) (M±m)						
<i>S. officinale</i>	120.1±0.9	160.3±2.3	200.2±2.0	350.3±3.3	520.2±4.6	1174.1±5.1
<i>S. caucasicum</i>	66.0±0.7	96.42±0.8	171.05±1.5	245.4±1.6	316.00±3.7	518.3±2.2
Подземная фитомасса, кг (возд.-сух.) (M±m)						
<i>S. officinale</i>	1.2±0.2	1.9±0.4	3.2±0.5	5.1±0.0	6.5±0.7	8.1±0.6
<i>S. caucasicum</i>	0.4±0.05	0.8±0.1	0.9±0.1	1.1±0.3	1.1±0.5	1.2±0.1

Примечание: M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

Биохимические показатели сырья *S. officinale* и *S. caucasicum* в настоящее время изучены недостаточно, чаще встречаются сведения по содержанию некоторых БАВ в сырье надземных органов растений, реже – по биохимическому составу сырья корней.

Согласно литературным данным, в сырье листьев *S. officinale*, собранной в Калининградской обл., было обнаружено 57.1±5.3 мг% рутина, 330.4±32.9 мг% катехинов, 747.9±73.6 мг% лейкоантоцианов [Масленников и др., 2014]. Сумма полисахаридов в листьях *S. caucasicum* (в Грузии) составляет 7.1% от воздушно-сухой массы листьев [Барбакадзе и др., 2007, 2010]. Результаты исследований общего содержания фенолов при экстракции *S. officinale* показали, что общее содержание фенола в экстракте вида составило 1.566...1.906...2.069 мг GAE на грамм сухого порошка [Syarifah, Suryadi, Mun'im, 2022]. В корнях *S. caucasicum* Кабардино-Балкарской Республики обнаружены алкалоиды – 0.31...0.48% (асперу-мин, эхимидин, эхинатин, гелиотрин, лазиокарпин) и аллантоин – 0.29...0.52% в пересчете на абсолютно сухое вещество, фруктозосодержащие углеводы – 44.0–51.4% в пересчете на воздушно-сухую массу [Ах-кубекова, Тамахина, 2018]. Максимальное содержание аллантоина в корнях растения отмечено осенью, в конце вегетации растений (0.915 %), в фазе плодоношения содержание аллантоина снижается в 1.5–2 раза, в условиях низких температур и высокой солнечной радиации в горах содержание аллантоина в сырье корней *Symphytum* повышается в 1.2 раза [Syarifah, Suryadi, Mun'im, 2022].

Результаты исследований физико-химических показателей сырья корней *S. officinale* и *S. caucasicum*, культивируемых в Предбайкалье, представлены в табл. 2. Для определения приведенных показателей использовали сырье корней растений четвертого года жизни.

Таблица 2

Результаты определения некоторых физико-химических показателей сырья корней *Symphytum*
[Results of tests on some physicochemical parameters of *Symphytum* root raw material]

Вид	Влажность, % (M±m)	Зола об-щая, % (M±m)	Флавоноиды в пересчете на рутин, % (M±m)	Дубильные вещества в пересчете на танин, % (M±m)	Полисахариды, % (M±m)
<i>S. officinale</i>	5.27±0.05	6.30±0.07	0.08±0.005	2.28±0.10	6.95±0.46
<i>S. caucasicum</i>	6.40±0.02	6.16±0.04	0.02±0.001	2.53±0.15	10.40±0.09

Примечание: M – среднее арифметическое, m – ошибка среднего арифметического.

Показатели влажности и общей золы образцов сырья корней исследуемых видов ранее не были изучены. Влажность образцов сырья корней культивируемых растений *S. officinale* составляет 5.27% и *S. caucasicum* – 6.40%. Содержание общей золы в образцах корней изучаемых видов оказалось довольно сходным (6.16–6.30%).

Содержание суммы флавоноидов в пересчете на рутин в сырье корней видов *Symphytum* составляет 0.02–0.08%, дубильных веществ в пересчете на танин – 2.28–2.53%, полисахаридов – 6.59...1.40% (в литературных источниках данные по содержанию флавоноидов в пересчете на рутин, дубильных веществ в пересчете на танин, полисахаридов в сырье корней *S. officinale* и *S. caucasicum* не найдены).

Заключение

В качестве кормовой культуры к выращиванию в Предбайкалье можно рекомендовать *S. officinale* как более продуктивный вид, растение отличается быстрыми темпами роста и развития, высокой биологической продуктивностью как надземной (1174.1 г / 1 особи), так и подземной фитомассы (до 8.1 кг / 1 особи, возд.-сух.). Максимальная масса сырья выявлена у растений 6-го года жизни. Масса сырья травы и корней *S. officinale* на 6-й год жизни больше массы сырья *S. caucasicum* в 2.2 и 6.6 раз соответственно.

Изучение химических показателей сырья корней *S. officinale* и *S. caucasicum* свидетельствует о том, что полисахаридов и дубильных веществ в пересчете на танин больше содержится в сырье *S. caucasicum*,

флавоноидов в пересчете на рутин – в корнях *S. officinale*, *S. officinale* и *S. caucasicum* – перспективные лекарственные растения для кормопроизводства, ветеринарной и фармацевтической промышленности. Учитывая недостаточную изученность видов, исследования по содержанию биологически активных веществ в растениях необходимо продолжить.

Список источников

1. Ахкубекова А.А., Тамахина А.Я. Экологическая характеристика и химический состав надземной массы видов *Symphytum* L. флоры Кабардино-Балкарской Республики // Грозненский естественнонаучный бюллетень. 2018. Т. 3, № 6(14). С. 47–55. DOI: 10.25744/genb.2018.14.46.006. EDN: YUNPMD.
2. Ахкубекова А.А., Тамахина А.Я. Эколого-биологические особенности и хозяйственное использование видов рода *Symphytum* флоры Кабардино-Балкарской Республики // Известия Кабардино-Балкарского государственного аграрного университета им. В.М. Кокова. 2020. № 1(27). С. 15–25. EDN: ANQOTO.
3. Барбакадзе В.В. и др. Антиоксидантная и антикомплементарная активность поли[3-(3,4-дигидроксифенил)глицериновой кислоты] из *Symphytum asperum* L. и *S. caucasicum* Bieb. (Boraginaceae) // Химико-фармацевтический журнал. 2007. Т. 41(1). С. 14–17. EDN: TAKYIN.
4. Барбакадзе В.В. и др. Выделение, состав, антиоксидантная и антикомплементарная активность высокомолекулярных фракций листьев *Symphytum asperum* и *S. caucasicum* // Химико-фармацевтический журнал. 2010. Т. 44, № 11. С. 18–21. EDN: TMQYCB.
5. Беркин Н.С. и др. Иркутская область (природные условия административных районов). Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1993. 304 с.
6. Зузук Б.М. и др. Окопник лекарственный, *Symphytum officinale* L. // Провизор. 2004. № 18. URL: http://provisor.com.ua/archive/2004/N18/art_25.php. (дата обращения: 10.09.2025).
7. Ларин И.В. Кормовые растения сенокосов и пастбищ. М.; Л.: Сельхозгиз, 1953. 701 с.
8. Масленников П.В. и др. Экологический анализ активности накопления биофлавоноидов в лекарственных растениях // Вестник Балтийского федерального университета им. И. Канта. 2014. Вып. 7. С. 110–120. EDN: SIZKFX.
9. Медведев П.Ф., Сметанникова А.И. Кормовые растения Европейской части СССР: справочник. Л.: Колос, 1981. 336 с.
10. Общая зола // Государственная фармакопея Российской Федерации. XV изд. № ОФС.1.2.2.2.0013 [Электронный ресурс]. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-2/1-2-2/1-2-2-2/obshchaya-zola> (дата обращения: 01.02.2026).
11. Определение влажности лекарственного растительного сырья и лекарственных растительных препаратов // Государственная фармакопея Российской Федерации. XIV изд. № ОФС.1.5.3.0007.15 [Электронный ресурс]. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/1/1-5/1-5-3/opredelenie-vlazhnosti-lekarstvennogo-rastitelnogo-syrya-i-lekarstvennykh-rastitelnykh-preparatov/> (дата обращения: 05.02.2026).
12. Определение содержания дубильных веществ в лекарственном растительном сырье и лекарственных средствах растительного происхождения // Государственная фармакопея Российской Федерации. XV изд. № ОФС.1.5.3.0008 [Электронный ресурс]. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-dubilnykh-veshchestv-v-lekarstvennom-rastitelnom-syre-i-lekarstvennykh-sred/> (дата обращения: 12.01.2026).
13. Пастушья сумка обыкновенная трава *Capsella bursae pastoris herba* // Государственная фармакопея Российской Федерации. XIV изд. № ФС.2.5.0090.18 [Электронный ресурс]. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/2/2-5/pastushey-sumki-obyknovennoy-trava-capsella-bursae-pastoris-herba/> (дата обращения: 11.01.2026).
14. Попов М.Г. Сем. Boraginaceae // Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. Т. 19. С. 279–289.
15. Рябинина О.В. Оценка свойств серой лесной почвы под посевами многолетних трав // Вестник ИрГСХА. 2012. № 52. С. 21–28. EDN: PDERFZ.
16. Тамахина А.Я., Ахкубекова А.А., Иттиев А.Б. Динамика накопления аллантаина в подземной фитомассе видов семейства Boraginaceae и его роль в адаптации растений к неблагоприятным экологическим факторам // Юг России: экология, развитие. 2019. Т. 14, № 1. С. 126–136. DOI: 10.18470/1992-1098-2019-1-126-136. EDN: OERXGN.
17. Тунгрикова В.В. Продуктивность *Symphytum caucasicum* Bieb. в условиях Приангарья // Аграрная наука в инновационном развитии агропромышленного комплекса Иркутской области: материалы очно-заочной науч.-практ. конф. п. Молодежный, 2023. С. 161–162. EDN: PSYAEZ.
18. Тунгрикова В.В., Худогова Е.Г. Влияние возраста на биологическую продуктивность *Symphytum caucasicum* Bieb. в условиях Предбайкалья // Актуальные направления современной науки,

образования и технологий: материалы Всерос. науч.-практ. конф. Чебоксары, 2020. С. 14–20. EDN: HBWNEI.

19. Тунгрикова В.В., Худоногова Е.Г. Изменчивость морфологических признаков *Symphytum caucasicum* Vieb. на разных этапах онтогенеза в условиях Предбайкалья // Научные исследования и разработки к внедрению в АПК: материалы национальной науч.-практ. конф. молодых ученых с международным участием. Иркутск, 2025. С. 137–142.

20. Тунгрикова В.В., Худоногова Е.Г. Онтогенетические особенности и продуктивность *Symphytum officinale* L. в условиях Приангарья // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 4(40). С. 46–54. DOI: 10.21685/2307-9150-2022-4-5. EDN: MGPGVU.

21. Тунгрикова В.В., Худоногова Е.Г. Продуктивность у разновозрастных особей *Symphytum officinale* L. в условиях Приангарья // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: материалы X Международной науч.-практ. конф. Молодежный, 2021. С. 48–49. EDN: GOIUUZ.

22. Худоногова Е.Г. и др. Изучение всхожести семян и приживаемости ценных кормовых растений в разнотравных травостоях в условиях Предбайкалья // Климат, экология, сельское хозяйство Евразии: материалы IX международной науч.-практ. конф. Иркутск, 2020. С. 151–159. EDN: DVEZLS.

23. Чепиного В.В. и др. Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения). Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2008. 327 с. EDN: QKRTFH.

24. Череды трехраздельной трава *Bidentis tripartitae* herba // Государственная фармакопея Российской Федерации. XIV изд. № ФС.2.5.0048.15 [Электронный ресурс]. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/2/2-5/cheredy-trekhrazdelnoy-trava-bidentis-tripartitae-herba/?ysclid=migwao8jvb566318384> (дата обращения: 05.01.2026).

25. Юнусова С.Г. и др. Липиды и липофильные компоненты семян окопника лекарственного (*Symphytum officinale* L.) // Химико-фармацевтический журнал. 2016. Т. 50, № 11. С. 27–30. EDN: XCITMZ.

26. Salehi B. et al. *Symphytum* Species: A Comprehensive Review on Chemical Composition, Food Applications and Phytopharmacology // *Molecules*. 2019. № 24(12). Art. 2272. DOI: 10.3390/molecules24122272. EDN: BFCIGD.

27. Syarifah A.N., Suryadi H., Mun'im A. Total Phenolic Content of Natural Deep Eutectic Solvent (NADES) Extraction in Comfrey (*Symphytum officinale*) // *Jurnal Aisyah*. 2022. Vol. 7, № 3. P. 937–940. DOI: 10.30604/jika.v7i3.789. EDN: EOTSLS.

References

1. Akhkubekova A.A., Tamakhina A.Ya. [Ecological characteristics and chemical composition of the above-ground mass of species most likely *Symphytum* L. Flora of the Kabardinobalkar Republic]. *Groznenskiy estestvennonaučnyj bjulleten'*. V. 3, No. 6(14) (2018): pp. 47-55. (In Russ.). DOI: 10.25744/genb.2018.14.46.006. EDN: YUNPMD.

2. Akhkubekova A.A., Tamakhina A.Ya. [Ecological and biological features and economic use of species of the genus *Symphytum* of the flora of the Kabardino-Balkarian Republic]. *Izvestija Kabardino-Balkarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta im. V.M. Kokova*. V. 1, No. 27 (2020): pp. 15-25. (In Russ.). EDN: ANQOTO.

3. Barbakadze V.V., Kemertelidze Je.P., Mulkidzhanjan K.G. et al. [Antioxidant and anti-complementary activity of poly[3-(3,4-dihydroxyphenyl) glycerol acid] from *Symphytum asperum* Lepech. and *S. caucasicum* Bieb. (Borachnikovye)]. *Chimiko-farmaceutičeskij žurnal*. V. 41(1) (2007): pp. 14-17. (In Russ.). EDN: TAKYIN.

4. Barbakadze V.V., Mulkidzhanyan K.G., Merlani M.I. et al. [Isolation, composition, antioxidant and antimicrobial activity of high molecular weight plants *Symphytum asperum* and *S. caucasicum*]. *Chimiko-farmaceutičeskij žurnal*. V. 44, No. 11 (2010): pp. 18-21. (In Russ.). EDN: TMQYCB.

5. Berkin N.S., Filippova S.A., Boyarkin V.M. et al. *Irkutskaja oblast' (prirodnye usloviya administrativnyh rajonov)*. [Irkutsk region (natural conditions of administrative districts)]. Irkutsk, Irkut. un-t Publ., 1993. 304 p. (In Russ.).

6. Zuzuk B.M., Kutsik R.V., Kostyuk I.R., Melnichuk G.G. [Comfrey officinalis, *Symphytum officinale* L.]. *Provizor*. No. 18 (2004). URL: http://provisor.com.ua/archive/2004/N18/art_25.php. (accessed 09.10.2025). (In Russ.).

7. Larin I.V. *Kormove rastenija senokosov i pastbišč* [Fodder plants of hayfields and pastures]. Moscow.: Selkhozgiz Publ., 1953. 701 p. (In Russ.).

8. Maslennikov P.V., Chupakhina G.N., Skrypnik L.N., Feduraev P.V., Seledtsov V.I. [Ecological analysis of bioflavonoid accumulation activity in medicinal plants]. *Vestnik Baltijskogo federal'nogo universiteta im. I. Kantata*. Iss. 7. (2014): pp. 110-120. (In Russ.). EDN: SIZKFX.

9. Medvedev P.F., Smetannikova A.I. *Kormove rastenija Evropejskoj časti SSSR* [Fodder plants of the European part of the USSR: handbook]. Leningrad, Kolos Publ., 1981. 336 p. (In Russ.).

10. *Obščaja zola. Gosudarstvennaya farmakopeya Rossijskoj Federacii. XV izd.* [The State Pharmacopoeia of the Russian Federation. XV ed. OFS.1.2.2.0013: Common ash]. (In Russ.). Available at: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-2/1-2-2/1-2-2-2/obshchaya-zola> (accessed 01.02.2026).

11. *Opređenje vlažnosti lekarstvennogo rastitel'nogo syr'ja i lekarstvennykh rastitl'nykh preparatov. Gosudarstvennaya farmakopeya Rossijskoj Federacii. XIV izd.* [Determination of moisture content of medicinal plant raw materials and medicinal herbal preparations. The State Pharmacopoeia of the Russian Federation. XIV ed. OFS.1.5.3.0007.15: Determination of moisture content of medicinal plant raw materials and medicinal herbal preparations]. (In Russ.). Available at: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/1/1-5/1-5-3/opredelenie-vlazhnosti-lekarstvennogo-rastitelnogo-syrya-i-lekarstvennykh-rastitl'nykh-preparatov> (accessed 02.05.2026).

12. *Opređenje sodержaniya dubil'nykh veščestv v lekarstvennom rastitel'nom syr'e i lekarstvennykh sredstvakh rastitl'nogo proischoždenija. Gosudarstvennaya farmakopeya Rossijskoj Federacii. XV izd.* [Determination of the content of tannins in medicinal plant raw materials and medicinal products of plant origin. The State Pharmacopoeia of the Russian Federation. XV ed. OFS.1.5.3.0008]. (In Russ.). Available at: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/1/1-5/1-5-1/opredelenie-soderzhaniya-dubilnykh-veshchestv-v-lekarstvennom-rastitel'nom-syre-i-lekarstvennykh-sred/> (accessed 12.01.2026).

13. *Pastush`ej sumki obyknovnoy trava Capsella bursae pastoris herba. Gosudarstvennaya farmakopeya Rossijskoj Federacii. XIV izd.* [Shepherd's purse common herb *Capsella bursae pastoris herba*. The State Pharmacopoeia of the Russian Federation. XIV ed. FS.2.5.0090.18]. (In Russ.). Available at: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/2/2-5/pastushey-sumki-obyknovnoy-trava-capsella-bursae-pastoris-herba/> (accessed 11.01.2026).

14. Popov M.G. [Genera Boraginaceae]. *Flora SSSR* [Flora USSR]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1953, V. 19, pp. 279-289. (In Russ.)

15. Ryabinina O.V. [Assessment of the properties of gray forest soil under crops of perennial grasses]. *Vestnik IrGSHA*. V. 52 (2012): pp. 21-28. (In Russ.). EDN PDERFZ.

16. Tamakhina A.Ya., Akhkubekova A.A., Ittiev A.B. [Dynamics of allantoin accumulation in the underground phytomass of Boraginaceae family species and its role in plant adaptation to adverse environmental factors]. *Jug Rossii: èkologija, razvitie*. V. 14, No. 1 (2019): pp. 126-136. (In Russ.). DOI 10.18470/1992-1098-2019-1-126-136. EDN: OERXGN.

17. Tungrikova V.V. [Productivity of *Symphytum caucasicum* Bieb. in the conditions of the Angara region]. *Agrarnaja nauka v innovacionnom razvitii agropromyšlennogo kompleksa Irkutskoj oblasti* [Agrarian science in the innovative development of the agro-industrial complex of the Irkutsk region: Materials of a full-time and part-time scientific and practical conference dedicated to the Day of Russian Science]. *Molodezhny*, 2023, pp. 161-162. (In Russ.). EDN: PSYAEZ.

18. Tungrikova V.V., Khudonogova E.G. [The effect of growth on the biological product *Symphytum caucasicum* Bieb. in the conditions of the Pre-Baikal region]. *Aktual'nye napravlenija sovremennoj nauki, obrazovaniya i tehnologij* [Current trends in modern science, education and technology: Materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference]. *Cheboksary*, 2020, pp. 14-20. (In Russ.). EDN HBVNEY.

19. Tungrikova V.V., Khudonogova E.G. [The significance of morphological features of *Symphytum caucasicum* Bieb. at different stages of ontogenesis in the Pre-Baikal region]. *Naučnye issledovaniya i razrabotki k vnedreniju v APK* [Scientific research and development for implementation in agriculture: proceedings of the national scientific and practical conference of young scientists with international participation dedicated to the 80th anniversary of Victory in the Great Patriotic War]. *Irkutsk*, 2025, pp. 137-142. (In Russ.).

20. Tungrikova V.V., Khudonogova E.G. [Ontogenetic properties and productivity of *Symphytum officinale* L. in the growth of the Angara region]. *Izvestija vyssich učebnykh zavedenij. Povolžskij region. Estestvennye nauki*. No. 4(40) (2022): pp. 46-54. (In Russ.). DOI: 10.21685/2307-9150-2022-4-5. EDN: MGPGVU.

21. Tungrikova V.V., Khudonogova E.G. [Productivity of *Symphytum officinale* L. individuals of different ages in the conditions of the Angara region]. *Klimat, èkologija, sel'skoe chozjajstvo Evrazii* [Climate, ecology, agriculture of Eurasia: proceedings of the X scientific and practical international conference]. *Molodezhny*, 2021, pp. 48-49. (In Russ.). EDN: GOIUZ.

22. Khudonogova E.G., Polovinkina S.V., Tungrikova V.V., Mikhlyeva A.A. [Study of seed germination and survival of valuable forage plants in forage stands in the conditions of the Pre-Baikal region]. *Klimat, èkologija, sel'skoe chozjajstvo Evrazii* [Climate, ecology, agriculture of Eurasia: proceedings of the IX scientific and practical international conference]. *Irkutsk*, 2020, pp. 151-159. (In Russ.). EDN: DWEZZ.

23. Chepinoga V.V. et al. *Konspekt flory Irkutskoj oblasti (sosudistyje rastenija)*. [Synopsis of flora of Irkutsk region (vascular plants)]. *Irkutsk*, 2008. 327 p. (In Russ.).

24. *Čeredy` trechrazdel'noj trava Bidentis tripartitae herba. Gosudarstvennaya farmakopeya Rossijskoj Federacii. XIV izd.* [Three-part grass sequences *Bidentis tripartitae herba*. The State Pharmacopoeia of the Russian Federation. XIV ed. FS.2.5.0048.15]. Available at:

<https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-14/2/2-5/cheredy-trekhrazdelnoy-trava-bidentistripartitae-herba/?ysclid=migwao8jvb566318384> (accessed 05.01.2026). (In Russ.).

25. Yunusova S.G., Lyashenko S.S., Fedorov N.I., Yunusov M.S., Denisenko O.N. [Lipids and lily compounds of the testis officinalis (*Symphytum officinale* L.)]. *Chimiko-farmaceutičeskij žurnal*. V. 50, No. 11 (2016): pp. 27-30. (In Russ.). EDN: XCITMZ.

26. Salehi B., Sharopov F., Boyunegmez Tumer T., Ozleyen A., Rodríguez-Pérez C. et al. Types of *Symphytum*: a comprehensive review of chemical composition, application in food products and phytopharmacology. *Molecules*. No. 24(12) (2019). Art. 2272. DOI: 10.3390/molecules24122272. EDN: BFCIGD.

27. Sharifa A.N., Suryadi H., Mun'im A. Total phenol content during extraction with a natural deep eutectic solvent (NADES) in comfrey officinale. *Journal Aisyah*. V. 7 No. 3 (2022): pp. 937-940. DOI: 10.30604/jika.v7i3.789. EDN: EOTSLS.

Статья поступила в редакцию 08.12.2025; одобрена после рецензирования 16.02.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 08.12.2025; approved after reviewing 16.02.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

В. В. Тунгрикова – аспирант кафедры ботаники, плодоводства и ландшафтной архитектуры;

Е. Г. Худогова – д-р биол. наук, зав. кафедрой ботаники, плодоводства и ландшафтной архитектуры.

Information about the authors

V. V. Tungrikova – Postgraduate student of the Department of Botany, Horticulture and Landscape Architecture;

E. G. Khudonogova – Doctor of Biological Sciences, Head of the Department of Botany, Horticulture and Landscape Architecture.

Вклад авторов:

Тунгрикова В. В. – написание исходного текста; статистическая обработка материала; итоговые выводы.

Худогова Е. Г. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Tungrikova V. V. – research supervision; research concept; writing the source text; final conclusions.

Khudonogova E. G. – writing the source text; statistical processing of the material; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Научная статья

УДК 591.51

EDN: GPRIOL

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-22-31



Некоторые аспекты решения сложных задач доместицируемыми серебристо-черными лисицами в обычной и экспериментально обогащенной среде

Ксения Александровна Бесогонова^{1✉}, Ирина Андреевна Мухамедшина²,
Наталья Вячеславовна Костицына³

^{1,3} Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

✉ kseniya_besogonova@yandex.ru

² Институт цитологии и генетики СО РАН, Новосибирск, Россия, aden_66@mail.ru

³ biology.psu@yandex.ru

Аннотация. Работу проводили на базе ИЦиГ СО РАН с группой доместицируемых серебристо-черных лисиц. Животные обладают высокой возбудимостью, которая искажает результаты исследования когнитивной деятельности лисиц. В серии тестов определяли, как меняет приобретенный опыт результаты решения предлагаемых щенкам заданий в сложной экспериментальной среде. Сравнили решение сложных задач (преодоление препятствий, знакомство с закрытыми пространствами, взаимодействие со знакомыми и незнакомыми игрушками) у двух групп серебристо-черных лисиц: выросших в обычной (контрольная группа) и обогащенной среде (экспериментальная группа). Животные второй группы получали задания, при этом постепенно усложняли среду, в которой тестировали лисиц. Усложнение среды, в которой действуют щенки лисиц, приводит к ее комплексному восприятию животными, в то время как лисицы, растущие в обедненной среде, склонны выделять отдельные составляющие стимульной ситуации, демонстрируя реакции, сходные с релизными. Освоение открытых пространств сходно у животных двух исследованных групп, преобладает визуальная ориентация, при этом лисицы из контрольной группы демонстрировали более значительную неохоту по отношению к любому пространству, которое не просматривается. Сопутствующие эмоциональные реакции при решении сложных задач сильнее выражены у щенков контрольной группы, что часто мешает им выполнить предлагаемое задание. Лисицы, выращиваемые в обогащенной среде, несмотря на сложную динамику регистрируемых маркеров эмоциональности, сохраняют более выраженную исследовательскую мотивацию при решении задач. Тем не менее, результаты примерно половины регистрируемых параметров не имеют достоверных различий у животных двух изученных групп, что является следствием проводимой доместикации.

Ключевые слова: доместикация, серебристо-черные лисицы, когнитивная деятельность, научение

Для цитирования: Бесогонова К. А., Мухамедшина И. А., Костицына Н. В. Некоторые аспекты решения сложных задач доместицируемыми серебристо-черными лисицами в обычной и экспериментально обогащенной среде // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 22–31. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-22-31>.

Благодарности: авторы выражают благодарность Анастасии Владимировне Харламовой и всем сотрудникам Института цитологии и генетики СО РАН.

ZOOLOGY

Original article

Some aspects of solving complex tasks by domesticated silver foxes in standard and experimentally enriched environments

Kseniya A. Besogonova^{1✉}, Irina A. Mukhamedshina², Natalia V. Kostitsyna³

^{1,3} Perm State University, Perm, Russia

✉ kseniya_besogonova@yandex.ru

² Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, RAS, Novosibirsk, Russia, aden_66@mail.ru

³ biology.psu@yandex.ru

Abstract. The study was conducted at the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences using a group of domesticated foxes. The animals exhibit high excitability, which distorts the results of research on their cognitive activity. A series of tests was performed to determine how acquired experience alters the results of solving tasks offered to fox pups in a complex experimental environment. The performance in solving complex tasks was compared between two groups of domesticated silver foxes: those raised in a standard environment (the control group) and those raised in an enriched environment (experimental group). The animals in the second group were given tasks while the environment in which they were tested was gradually made more complex. The increasing complexity of the environment in which the fox pups operate leads to their integrated perception of it. Foxes raised in an impoverished environment tend to isolate individual components of the stimulus situation, demonstrating responses similar to releaser-induced behaviors. The exploration of open spaces was similar in animals from both studied groups, with visual orientation predominant. Foxes from the control group exhibited significantly greater neophobia towards any space that is not fully visible. Concurrent emotional reactions during the solving of complex tasks were more pronounced in the control group pups. Despite the complex dynamics of the recorded emotionality markers, foxes raised in an enriched environment maintained a more pronounced exploratory motivation when solving tasks. Nevertheless, the results for approximately half of the recorded parameters showed no significant differences between the animals of the two studied groups, which is a consequence of the ongoing domestication process.

Keywords: domestication; silver foxes; cognitive activity; training

For citation: Besogonova K. A., Mukhamedshina I. A., Kostitsyna N. V. [Some aspects of solving complex tasks by domesticated silver foxes in standard and experimentally enriched environments]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 22-31. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-22-31>.

Acknowledgments: the authors are grateful to Anastasia V. Kharlamova and all staff of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian branch of the Russian Academy of Sciences.

Введение

Изучение доместикации играет важную роль в исследовании механизмов эволюции позвоночных животных, в том числе, по мнению некоторых ученых, когнитивной эволюции человека. Так, многими биологами активно обсуждается теория самоодомашнивания рода *Homo* [Trut, 1999; Krupenyu, MacLean, Hare, 2016; Махиянова, Андреюк, 2018; Розов, 2022].

Изучать генетику одомашнивания можно различными путями, в том числе сравнивая генотипы одомашненных животных и их предковых форм. Например, существует ряд исследований, основывающихся на сравнении собак современных, «древних» пород собак и африканских «деревенских» собак [Ortolani, Vernooij, Corringer, 2009; Hansen Wheat et al., 2019], которые, как предполагается, не подвергались сознательному искусственному отбору по поведению [Voitani, Ciucci, Ortolani, 2007; Трут и др., 2021].

Пользуясь таким подходом, важно отметить, что при доместикации животные подвергаются в первую очередь естественному отбору, а уже следом – многоэтапному искусственному [Трапезов, Трапезова, Семенова, 2012; Трут и др., 2021]. Исходные предковые формы одомашненных животных ныне уже не существуют [Трут и др., 2021]. Кроме этого, для одомашненных животных характерна высокая гетерозиготность [Беляев, 1979; Трут и др., 2021], что может осложнить процесс изучения доместикации таким способом, поскольку часть генов, находящихся в рецессивном состоянии, не всегда возможно уловить генетическими методами [Wilkins, Wrangham, Fitch, 2014].

Эффективным путем является исследование всех аспектов доместикации в режиме реального времени на примере лабораторной модели [Трут, Плюснина, Оськина, 2004; Мухамедшина и др., 2024]. Одним из известнейших примеров такой модели является сибирский эволюционный эксперимент по доместикации серебристо-черных лисиц (*Vulpes vulpes*). В 1959 г. на зооферме при Институте цитологии и генетики в г. Новосибирске с целью воспроизведения механизмов эволюции был начат многолетний отбор серебристо-черных лисиц на свойство толерантного реагирования на человека [Дугаткин, Трут, 2019].

Уже более 60 лет эволюционную модель изучают всесторонне: исследуют изменения генотипа, физиологических процессов и морфологии одомашненных животных [Trut, 1999; Оськина и др., 2008; Мухамедшина, Харламова, Трут, 2019].

Стоит отметить, что одомашнивание преследовало основную цель – изменение хозяйственно-ценных параметров животных, для первого объекта одомашнивания, собаки, – это изменение поведения. В тех же случаях, когда ценными для человека были продуктивные признаки, также невозможно успешно использовать животных без изменения разнообразных аспектов взаимодействия с человеком, с его средой обитания, насыщенной стимулами и стрессогенной. На современном этапе можно увидеть вовлечение новых объектов в процесс доместикации, причем на первых этапах, как правило, этот процесс проводят интуитивно. За последнее десятилетие в государственный реестр селекционных достижений были занесены виды неодомашненных ранее животных: африканский клариевый сом (2017 г.), хеликс асперса (2020 г.), лесной хорек (2011 г.) и другие [Министерство сельского хозяйства ..., 2022].

Сейчас известно, что domestикация затрагивает комплекс признаков [Трапезов, 2007; Parsons et al., 2020], среди которых изменение поведения происходит в первую очередь и охватывает эмоциональную и когнитивную сферы [Мухамедшина, Харламова, Трут, 2019]. Наше исследование позволяет изучить изменение упомянутых особенностей domestизируемых животных.

На данный момент проведен ряд исследований, показавших, что когнитивные способности животных, выросших в антропогенной среде, как правило, ниже, чем у животных диких [Poletaeva, Popova, Romanova, 1993; Lindqvist, Jensen, 2009]. Работы Я.К. Бадридзе [2003, 2010] по изучению исследовательского поведения домашних и диких псовых, рожденных и выросших в неволе, показали более низкую активность собак по сравнению с волком и лисой. Дикие лисицы в городе демонстрируют стрессоустойчивость, высокую гибкость поведения, и одновременно с этим ряд морфологических особенностей из «комплекса одомашнивания» [Дугаткин, Трут, 2019; Гончаренко, Тихонова, 2020; Parsons et al., 2020]. В свете сказанного дальнейшее изучение разнообразных сторон поведения domestизируемых позвоночных остается достаточно актуальным.

Естественный отбор в антропогенно измененной среде, в том числе в условиях клеточного содержания, и искусственный отбор на ручное поведение влияет и на эмоциональную сферу животных, и на их возбудимость. В начале domestикации естественный отбор и стихийная селекция были направлены на адаптацию животных к стрессогенным стимулам. Этот отбор на ручное поведение повлиял на возбудимость животных, а также на их эмоциональную сферу. Селекцию лисиц проводили в том же направлении – в сторону формирования и усиления ручного поведения. У этих животных наблюдают более высокую эмоциональность и возбудимость, снижение страха перед человеком и новыми стимулами, что сопровождается более успешной реализацией исследовательского поведения, но сниженной концентрацией внимания даже на значимых для животного объектах [Мухамедшина, Харламова, Трут, 2014]. Предварительное научение позволяет скорректировать нежелательные аспекты поведения domestизируемых лисиц.

Цель исследования – изучение разных аспектов процесса решения сложных задач domestизируемыми серебристо-черными лисицами, выращенными в среде с разной степенью обогащения.

Задачи:

1. Исследовать временные параметры взаимодействия с различными компонентами экспериментальной среды при решении сложных задач domestизируемыми серебристо-черными лисами, живущими в обогащенной среде, в сравнении с domestизируемыми животными, выращенными в обычной среде.

2. Рассмотреть различные параметры поведения domestизируемых лисиц, сопутствующие процессу научения и решения сложных задач.

Материалы и методы

Исследование проводили в период с 26 мая по 18 июля 2023 г. на экспериментальной базе ИЦиГ СО РАН. Оно состояло из 3 блоков: отбора, 5-этапного научения и финального теста.

Отбор животных в контрольную группу проводили в два этапа. Во время первого этапа, опираясь на стандартный тест «на руку» – экспериментатор помещал руку в клетку с животным [Trut, Oskina, Kharlamova, 2009; Трут и др., 2017], – выбрали 32 двухмесячных самца серебристо-черного окраса, не демонстрировавших страх, активно вокализовавших, инициировавших контакт с человеком, обнюхивавших и облизывавших руку.

Второй этап отбора проводили в помещении. Выбрали 16 лисят по следующим критериям: выраженность исследовательского поведения, взаимодействие с человеком, отсутствие страха в новой обстановке.

Блок «научение» проводили в открытом вольере размером 4×4 м. Особи поодиночке взаимодействовали с человеком и предлагаемыми игрушками. На третьем, четвертом и пятом этапах в вольере возводили сооружение из строительных материалов, на которое животные могли взобраться или пролезть под него, в имитацию норы. С каждым последующим этапом научения увеличивали количество игрушек и конструкцию сооружения. Каждый из пяти этапов длился от 10 до 20 минут (время увеличивали с каждым последующим занятием) и считался завершенным по истечении времени.

Контрольную группу животных отобрали с помощью теста «на руку». В эту группу также попали 16 животных, проявивших наиболее толерантную к человеку реакцию и сходных по своим параметрам с животными группы опыта.

Финальный тест проводили в крытом вольере размером 6×6 м. Он представлял собой модификацию открытого поля с «вынужденным исследованием» – животное помещали в вольер без переноски, вынуждая его исследовать новую среду [Luo et al., 2014; Каде и др., 2018]. В нашей вариации вольер был разделен на два сектора с помощью полосы препятствий и лазов, схожих по строению с конструкциями, используемыми в блоке «научение» (рис. 1). Во время прохождения теста лисицам также предлагали взаимодействовать со знакомой (погремушка) и с незнакомой (метелка) игрушкой. Животным из контрольной группы предлагали только незнакомую игрушку (погремушку).

Тест длился не более 20 минут. Тест считали завершенным после решения животным всех задач (взаимодействие с обеими игрушками, проникновение под и на конструкцию) или истечения времени теста.

Как во время обучения, так и во время теста фиксировали время, необходимое для начала взаимодействия со знакомой и незнакомой игрушками; время, необходимое для того, чтобы забраться на и под сооруженную конструкцию; общее количество случаев урикации и дефекации и среднее количество случаев смещенной активности (кусание камней, царапанье пола и т.п.).



Рис. 1. Лисица из экспериментальной группы во время выполнения задания
[The fox from the experimental group during the task]

Обработку результатов проводили в среде/программе Microsoft Excel. Достоверность отличий оценивали по критерию Манна – Уитни.

Результаты и их обсуждение

На протяжении эксперимента лисицам предлагали взаимодействие с незнакомой игрушкой, а также с игрушкой, продемонстрированной животным заранее (рис. 2).

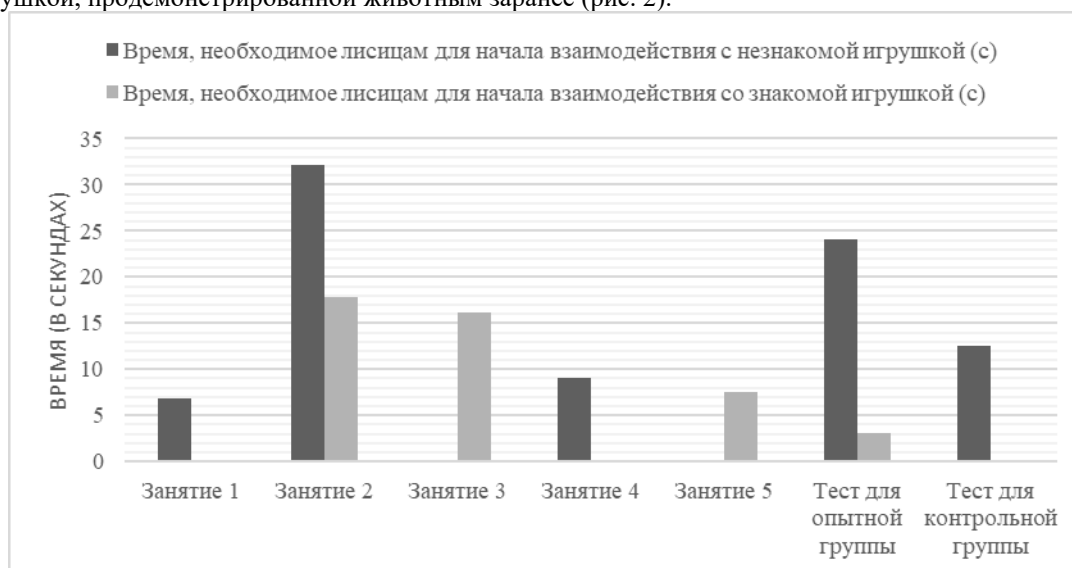


Рис. 2. Время (в секундах), необходимое животным для начала взаимодействия со знакомой и с незнакомой игрушками

[Time (in seconds) required for animals to begin interaction with a familiar and an unfamiliar toy]

Выяснили, что с незнакомой игрушкой животные начинали взаимодействовать быстрее во время начала блока «научение», нежели во время финального теста. Кроме этого, во время теста 5 щенков интерес к незнакомой игрушке не проявили. Контрольная группа во время финального теста начинала взаимодействовать с незнакомой игрушкой быстрее, чем опытная.

Со знакомой игрушкой животные начинали взаимодействовать быстрее к финальному тесту. Вероятно, за счет предыдущего этапа адаптации и поэтапного знакомства с компонентами среды, у них освоение нового пространства происходит иначе, чем у контрольных.

Такое поведение предположительно можно объяснить тем, что по мере получения опыта у животных из экспериментальной группы формируется целостное представление о предъявляемой среде. Тренированные лисицы были знакомы со всеми компонентами среды, и поэтому оценивали всю сложную ситуацию разом, не выделяя незначительные ее изменения. Многообразие оцениваемых компонентов сложной среды могло спровоцировать нервную перегрузку [Криволапчук, 2008], что в дальнейшем отразилось на изменении эмоциональных реакций лисиц. Игрушка же была уже знакома лисицам, переключение на взаимодействие с этим объектом было понятно лисицам, поэтому снижало перегрузку.

Животные из группы контроля, наоборот, оценивали лишь отдельные компоненты сложной среды, являвшиеся релизерами (яркая игрушка, издающая звук), и поэтому взаимодействовали с ними активнее.

По ходу эксперимента также фиксировали время, необходимое животным для того, чтобы забраться на и под сооруженную в вольере конструкцию (рис. 3).

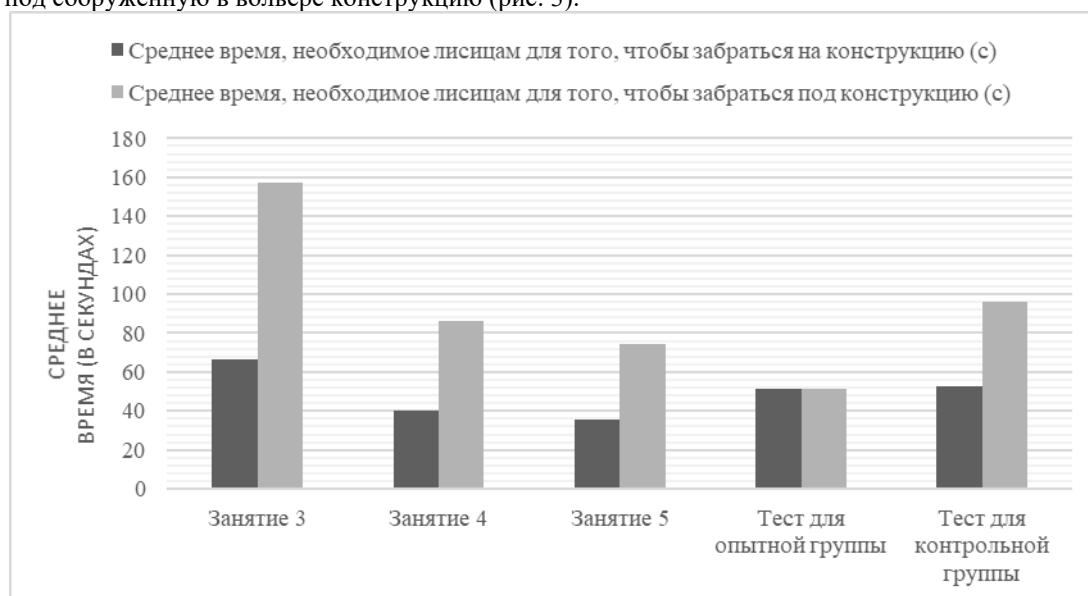


Рис. 3. Время (в секундах), необходимое животным для того, чтобы забраться на и под конструкцию [Time (in seconds) required for animals to climb onto and under a construction]

Несмотря на то, что с течением эксперимента опытная группа животных тратила все меньше времени на то, чтобы взобраться на конструкцию, во время финального теста группа контрольных и группа опытных животных продемонстрировали сходный результат. Тест Манна – Уитни также подтвердил, что различия между результатами, показанными группой опытных лисиц во время первого и последнего этапов обучения, незначительны. На итоговом занятии также 3 щенка из опытной группы (18.75%) и 5 щенков из контрольной группы (31.25%) решить задачу не смогли.

Для того, чтобы забраться под конструкцию, животным из опытной группы требовалось меньше времени с каждым последующим занятием. Животные из контрольной группы справились с этой задачей достоверно медленнее, чем животные из опытной группы во время последнего занятия. Практически на каждом этапе проведения эксперимента часть животных вовсе не стала забираться в имитацию норы.

Первоначально животные из опытной группы предпочитали открытое пространство, не решались забираться под конструкцию и оценивали сложную ситуацию визуально. Постепенно лисицы стали затрачивать меньше времени на то, чтобы забраться в имитацию норы. Во время финального теста они забрались под и на конструкцию с одним и тем же латентным временем. Это говорит о том, что в результате знакомства с конструкцией у животных снижается тревожность – они не боятся забираться в имитацию норы, что также говорит о реализации их инстинктивного поведения.

Животные из контрольной группы сохранили настороженность и демонстрировали элементы неophobia по отношению к любому пространству, которое не просматривается, а также преимущественно зрительную ориентацию при решении задач в присутствии человека.

Мы также фиксировали показатели возбудимости – количество случаев дефекации, урикации и проявлений смещенной активности (рис. 4).

По всем трем показателям контрольная группа проявляла большую возбудимость, нежели опытная.

Общее количество случаев как дефекации, так и урикации у опытных животных возрастало по ходу эксперимента, что говорит о возрастании уровня возбуждения при введении в экспериментальную ситуацию новых стимулов. Для эмоционального ответа лисиц характерна сложная динамика – он сначала возрастает, а затем, к финальному тесту, снижается – животные адаптируются, привыкают к сложной среде, и решение сложных задач вызывает у них меньшее затруднение. Уменьшение количества марке-

ров эмоциональности (случаев уринации и дефекации) говорит о том, что животные становятся более сосредоточены и испытывают меньше эмоциональных всплесков.

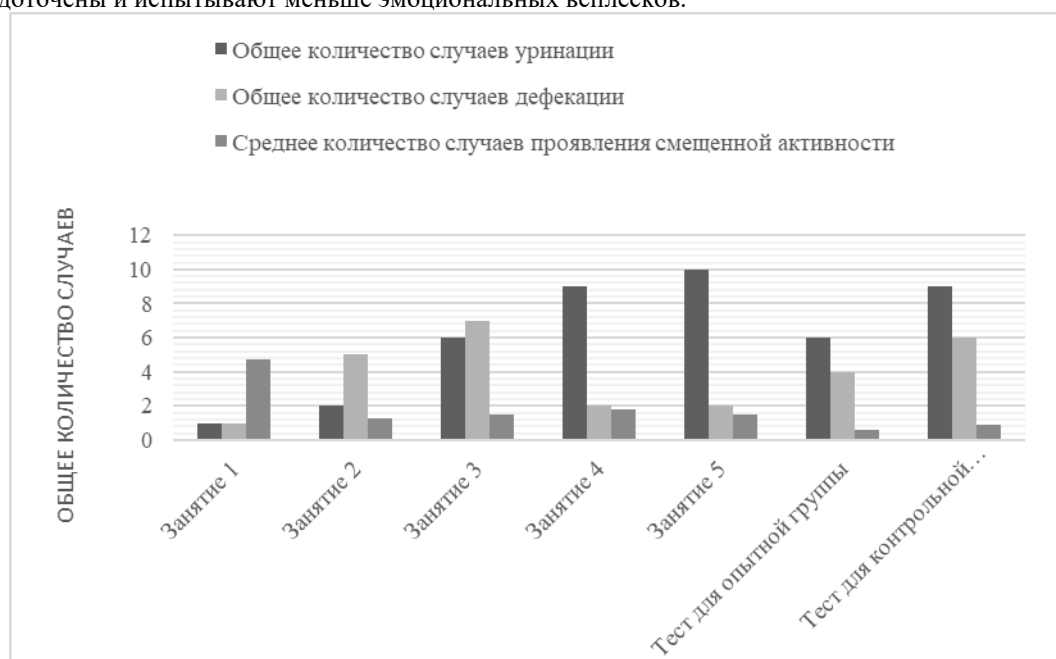


Рис. 4. Общее количество случаев уринации и дефекации, среднее количество случаев проявления смещенной активности

[Total number of urination and defecation instances, average number of displacement activity instances]

Наибольшее количество случаев смещенной активности было продемонстрировано группой опытных животных во время выполнения задания на первом занятии. Животные испытывали значительное затруднение в новой для себя ситуации. Далее количество проявлений данной активности осталось на довольно низком уровне. Смещенную активность связывают с угасанием конкурирующих мотиваций, одной из которых является исследовательская, таким образом высокое эмоциональное напряжение на начальном этапе эксперимента приводит к снижению активности лисиц, направленной на решение поставленных задач. По мере знакомства животных со сложной стимульной ситуацией исследовательская активность лисиц становится более устойчивой.

Во время тестирования у щенков из опытной группы наблюдаются реакции правильного выбора, несколько снижается эмоциональность, что свидетельствует о том, что благодаря предварительным занятиям животные легче адаптировались к контрольному тесту.

Во время выполнения тестовых заданий у животных из опытной группы конфликт мотивации разрешается через выход эмоций или проявление смещенной активности: эмоциональный фон тем выше, чем меньше фиксируют у лисиц проявлений смещенной активности. Между количеством случаев проявления смещенной активности и уринаций в выборках от 1 до 5 занятия наблюдается умеренная отрицательная корреляция ($r = -0.56164$).

Количество случаев уринации и случаев проявления смещенной активности у группы контрольных животных выше, чем у группы опытных лисиц во время финального теста, хотя данные показатели достоверно не отличаются ($p = 0.4353$ для количества случаев уринации; $p = 0.22657$ для количества проявлений смещенной активности). Полученный результат свидетельствует о значительном вкладе генотипа в фенотипические проявления эмоциональных реакций domesticated foxes при освоении ими нового пространства – сходные проявления поведенческих признаков формируются у животных опытной и контрольной групп даже вне влияния приобретенного опыта.

4-месячные нетренированные животные демонстрировали результат, промежуточный между нетренированными животными в возрасте 2 месяцев и тренированными животными в возрасте 4 месяцев. В целом количество эмоциональных ответов было больше, чем у одновозрастных лисиц из группы опыта, но меньше, чем у более молодых особей, что может быть связано как с возрастной изменчивостью поведения, созреванием функций, так и недостаточными навыками ориентации в сложной среде. Можно сделать вывод, что врожденные механизмы и процесс научения одинаково важны для формирования и развития поведенческих реакций.

Для всех полученных результатов характерен высокий коэффициент вариации, что, вероятно, говорит о широкой норме реакции у исследовательской деятельности domesticated foxes [Крушинский,

1991; Батуев, 2002], а также о влиянии дестабилизирующего отбора на поведение животных при одомашнивании [Беляев, 1979].

Выводы

1. Введение новых стимулов в ходе эксперимента влияет на результативность поведения щенков domesticируемых серебристо-черных лисиц: появляются элементы неофобии, в то время как взаимодействие со знакомыми объектами облегчается.

2. Domesticируемые лисицы, выращиваемые как в обычной, так и в обогащенной среде, быстрее забираются на конструкцию, чем в имитацию «норы» под конструкцию, предпочитая просматриваемые пространства и преимущественно зрительную ориентацию.

3. Усложнение стимульной обстановки увеличивает эмоциональный ответ животных при оценке окружающей среды, в то время как получение опыта приводит к уменьшению количества случаев проявления смещенной активности у лисиц. У животных в ходе усложняющегося эксперимента повышается количество маркеров эмоциональности – случаев урикации и дефекации, что показывает высокую степень эмоционального напряжения лисиц при решении сложных задач. Во время финального теста у животных из опытной группы конфликт мотивации разрешается через выход эмоций.

4. Вклад врожденных компонентов в фенотипические проявления эмоциональных реакций domesticируемых лис при освоении ими нового пространства значителен – сходные проявления поведенческих признаков формируются у животных опытной и контрольной групп даже вне влияния приобретенного опыта, тем не менее, доля лисиц, не справившихся с решением задач в группе контрольных животных (31.25%), превышает данный показатель в группе опытных животных (18.75%), и в целом демонстрирует широкую норму реакции у исследовательской деятельности domesticируемых животных двух исследуемых групп.

5. Животные из контрольной группы справлялись с предложенными задачами медленнее лисиц, выросших в обогащенной среде, хотя, согласно тесту Манна – Уитни, различия недостоверны. Полученный результат свидетельствует о влиянии на формирование и развитие поведенческих реакций как приобретенного опыта, так и реализации внутренних механизмов.

В целом животные из обеих групп демонстрировали сходный характер исследовательской активности при решении сложных задач. Лисицы из опытной группы более склонны к проявлению эмоциональных реакций в процессе решения задач. Исследование выявило значимый вклад в реализацию поведения в процессе решения сложных задач domesticируемыми серебристо-черными лисицами как приобретенного опыта, так и врожденного компонента, формируемого в процессе domesticации.

Список источников

1. Бадридзе Я.К. Волк. Вопросы онтогенеза поведения, проблемы и метод реинтродукции. М.: ГЕОС, 2003. 118 с.
2. Бадридзе Я.К. Формирование охотничьего поведения волка (*Canis lupus*) // Зоологический журнал. 2010. Т. 89, № 7. С. 862–870. EDN: MSQRTR.
3. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. СПб.: Лань, 2002. 416 с.
4. Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при domesticации животных // Природа. 1979. № 2. С. 36–45.
5. Гончаренко А.А., Тихонова Т.В. Поведенческий компонент синдрома одомашнивания как фактор характеристики древних и современных пород собак // Сборник научных трудов по кинологии. 2020. Т. 6. С. 125–132. EDN: ZJWONJ.
6. Дугаткин Л.А., Трут Л.Н. Как приручить лису (и превратить в собаку): сибирский эволюционный эксперимент. М.: Альпина нон-фикшн, 2019. 295 с.
7. Каде А.Х. и др. Современные методы оценки уровня тревожности грызунов в поведенческих тестах, основанных на моделях без предварительного обусловливания // Кубанский научный медицинский вестник. 2018. № 6. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/sovremennye-metody-otsenki-urovnya-trevozhnosti-gryzunov-v-povedencheskih-testah-osnovannyh-na-modelyah-bez-predvaritelnogo> (дата обращения: 10.01.2025). DOI: 10.25207/1608-6228-2018-25-6-171-176. EDN: YRNBUD.
8. Криволапчук Н.Д. Прикладная психология собаки. Ростов-на-Дону: Феникс, 2008. 558 с. EDN: QKZGLL.
9. Крушинский Л.В. Эволюционно-генетические аспекты поведения. Избранные труды. М.: Наука, 1991. 256 с.
10. Махиянова Е.Б., Андреюк Д.С. Эмпатия: нейрофизиологические механизмы и эволюционный смысл // Человек. 2018. № 5. С. 29–39. DOI: 10.31857/S023620070000724-3. EDN: YNRGUP.
11. Министерство сельского хозяйства Российской Федерации. Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 2: Породы животных [Электронный ресурс] / Депар-

тамент животноводства и племенного дела, ФГБУ «Госсорткомиссия». М., 2022. URL: <http://opendata.mcx.ru/opendata/7708075454-plemennoyregistr> (дата обращения: 20.04.2024).

12. Мухамедшина И.А. и др. Результаты обучения серебристо-черных одомашненных лисиц // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: сборник статей по материалам региональной научной конференции. Пермь, 2024. С. 243–252. EDN: XRJZBC.

13. Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Изменяет ли отбор лисиц на domestикацию и агрессивность их способность концентрировать внимание и формировать двигательный навык? // Журнал высшей нервной деятельности. 2014. Т. 64, № 5. С. 521–530. DOI: 10.7868/S0044467714050086 EDN: STHNON.

14. Мухамедшина И.А., Харламова А.В., Трут Л.Н. Некоторые особенности высшей нервной деятельности лисиц и влияние на них отбора по социальным реакциям человека // Журнал высшей нервной деятельности. 2019. Т. 69, № 1. С. 88–97. DOI: 10.1134/S0044467719010076. EDN: VQXVMA.

15. Оськина И.Н. и др. Изменения гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при отборе животных на domestикационное поведение // Вестник ВОГиС. 2008. Т. 2, № 1/2. С. 39–49. EDN: KNWZAT.

16. Розов Н.С. Становление речи и сознания в антропогенезе: эволюционные драйверы и социально-психологические механизмы // Культурно-историческая психология. 2022. Т. 18, № 4. С. 111–118. DOI: 10.17759/chp.2022180411. EDN: MFEBEU.

17. Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Вестник ВОГиС. 2007. Т. 5, № 1. С. 45–61. EDN: IBVJNH.

18. Трапезов О.В., Трапезова Л.И., Семенова Л.А. Опыт domestикации речной выдры (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758) // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16, № 2. С. 375–390. EDN: PBDBLN.

19. Трут Л.Н., Плюснина И.З., Оськина И.Н. Эксперимент по domestикации лисиц и дискуссионные вопросы эволюции собак // Генетика. 2004. Т. 40, № 6. С. 794–807. EDN: OPWUCL.

20. Трут Л.Н. и др. Об отборе лисиц на агрессивность и его коррелированных последствиях // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 4. С. 392–401. DOI: 10.18699/VJ17.257. EDN: YTZYBL.

21. Трут Л.Н. и др. Эксперимент по domestикации лисиц и эволюция собак с позиции современных молекулярно-генетических и археологических данных // Генетика. 2021. Т. 57, № 7. С. 767–785. DOI: 10.31857/S0016675821070146. EDN: MFUUGX.

22. Boitani L., Ciucci P., Ortolani A. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs // The Behavioural Biology of Dogs. Oxfordshire; Cambridge: CABI, 2007. P. 147–165.

23. Hansen Wheat C. et al. Behavioural correlations of the domestикаtion syndrome are decoupled in modern dog breeds // Nature Communications. 2019. Vol. 10, № 1. Art. 2422. DOI: 10.1038/s41467-019-10426-3. EDN: TSIGRZ.

24. Krupenyu K., MacLean E.L., Hare B. Does the bonobo have (a chimpanzee-like) theory of mind? // Bonobos: Unique in mind, brain, and behavior / eds. Hare B., Yamamoto Sh. Oxford: Oxford University Press, 2016. URL: https://www.researchgate.net/publication/326404403_Does_the_bonobo_have_a_chimpanzee-like_theory_of_mind (дата обращения: 20.04.2025).

25. Lindqvist C., Jensen P. Domestикаtion and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers // Behavioural Processes. 2009. Vol. 81. P. 80–84.

26. Luo M. et al. Epigenetic histone modification regulates developmental lead exposure induced hyperactivity in rats // Toxicology Letters. 2014. Vol. 225, № 1. P. 78–85. DOI: 10.1016/j.toxlet.2013.11.025.

27. Ortolani A., Vernooij H., Coppinger R. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach // Applied Animal Behaviour Science. 2009. Vol. 119, № 3. P. 210–218.

28. Parsons K. et al. Skull morphology diverges between urban and rural populations of red foxes mirroring patterns of domestикаtion and macroevolution // Proc. Biol. Sci. 2020. Vol. 287, № 1928. Art. 20200763. DOI: 10.1098/rspb.2020.0763. EDN ZDBTSS.

29. Poletaeva I.I., Popova N.V., Romanova L.G. Genetic aspects of animal reasoning // Behavior Genetics. 1993. Vol. 23, № 5. P. 467–475. DOI: 10.1007/BF01067982. EDN: XOHQCQ.

30. Trut L.N. Early canid domestикаtion: the farm-fox experiment // American Scientist. 1999. Vol. 87. P. 160–169. DOI: 10.1511/1999.2.160. EDN: LFOQHV.

31. Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestикаtion: the domesticated fox as a model // Bioessays. 2009. Vol. 31, № 3. P. 349–360. DOI: 10.1002/bies.200800070. EDN: KHWPYG.

32. Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The «Domestикаtion Syndrome» in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics // Genetics. 2014. Vol. 197, № 3. P. 795–808. DOI: 10.1534/genetics.114.165423. EDN: UPVYOP.

References

1. Badridze Ya.K. *Volk. Voprosy ontogeneza povedenija, problemy i metod reintrodukcii* [The wolf: Issues of behavioral ontogeny, problems and reintroduction methods]. Moscow: GEOS Publ., 2003. 118 p. (In Russ.).
2. Badridze Ya.K. [Formation of hunting behavior in wolves (*Canis lupus*)]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 89, No. 7 (2010): pp. 862-870. (In Russ.). EDN: MSQRTR.
3. Batuev A.S. *Vysšaja nervnaja dejatel'nost'* [Higher nervous activity]. St-Peterburg, Lan' Publ., 2002. 416 p. (In Russ.).
4. Belyaev D.K. [Destabilizing selection as a variability factor in animal domestication]. *Priroda*. No. 2 (1979): pp. 36-45. (In Russ.).
5. Goncharenko A.A., Tikhonova T.V. [Behavioral component of domestication syndrome as a characteristic factor of ancient and modern dog breeds]. *Sbornik naučnyh trudov po kinologii*. V. 6 (2020): pp. 125–132. (In Russ.). EDN: ZJWONJ.
6. Dugatkin L.A., Trut L.N. *Kak priručit' lisu (i prevratit' v sobaku): sibirskij evolyucionnyj èksperiment* [How to tame a fox (and turn it into a dog): The Siberian evolution experiment]. Moscow, Al'pina non-fikshn Publ., 2019. 295 p. (In Russ.).
7. Kade A.Kh., Kravchenko S.V., Trofimenko A.I. et al. [Modern methods for assessing anxiety levels in rodents in behavioral tests based on models without prior conditioning]. *Kubanskij naučnyj medicinskij vestnik*. No. 6 (2018). Available at: <https://cyberleninka.ru/article/n/sovremennye-metody-otsenki-urovnja-trevozhnosti-gryzunov-v-povedencheskih-testah-osnovannyh-na-modelyah-bez-predvaritelnogo> (accessed 10.01.2025). (In Russ.). DOI: 10.25207/1608-6228-2018-25-6-171-176. EDN: YRNBUD.
8. Krivolapchuk N.D. *Prikladnaja psihologija sobaki* [Applied dog psychology]. Rostov-on-Don, Feniks Publ., 2008. 558 p. (In Russ.). EDN: QKZGLL.
9. Krushinskii L.V. *Evoljucionno-genetičeskie aspekty povedenija. Izbrannye trudy* [Evolutionary-genetic aspects of behavior: Selected works]. Moscow, Nauka Publ., 1991. 256 p. (In Russ.).
10. Makhyanova E.B., Andreuk D.S. [Empathy: neurophysiological mechanisms and evolutionary meaning]. *Čelovek*. No. 5 (2018): pp. 29-39. (In Russ.). DOI: 10.31857/S023620070000724-3. EDN: YNRGUP.
11. *Ministerstvo sel'skogo chozjajstva Rossijskoj Federacii. (2022). Gosudarstvennyj reestr selekcionnyh dostizhenij, dopuščennyh k ispol'zovaniju. T. 2: Porody životnyh* [State Register of Selection Achievements Approved for Use. V. 2: Animal Breeds]. Moscow, 2022. (In Russ.). Available at: <http://opendata.mcx.ru/opendata/7708075454-plemennyeregistr> (accessed 20.04.2024).
12. Mukhamedschina I.A., Besogonova K.A., Rumak A.E., Kostitsyna N.V. [Training results of silver-black domesticated foxes]. *Fundamental'nye i prikladnye issledovanija v biologii i èkologii: sb. st. po materialam region. nauč. konf.* [Fundamental and applied research in biology and ecology: a collection of articles based on the materials of the regional scientific conference]. Perm, 2024, pp. 243-252. (In Russ.). EDN: XRJZBC.
13. Mukhamedschina I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N. [Does selection of foxes for domestication and aggression change their ability to concentrate attention and form motor skills?]. *Žurnal vysšej nervnoj dejatel'nosti*. V. 64, No. 5 (2014): pp. 521-530. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0044467714050086 EDN: STHNON.
14. Mukhamedschina I.A., Kharlamova A.V., Trut L.N. [Some features of higher nervous activity in foxes and the influence of selection for social reactions to humans]. *Žurnal vysšej nervnoj dejatel'nosti*. V. 69, No. 1 (2019): pp. 88-97. (In Russ.). DOI: 10.1134/S0044467719010076. EDN: VQXVMA.
15. Oskina I.N., Gerbek Yu.E., Shikhevich S.G., Plusnina I.Z., Gulevich R.G. [Changes in the hypothalamic-pituitary-adrenal system during selection of animals for domestication behavior]. *Vestnik VOGiS*. V. 2, No 1/2 (2008): pp. 39-49. (In Russ.). EDN: KNWZAT.
16. Rozov N.S. [The formation of speech and consciousness in anthropogenesis: evolutionary drivers and socio-psychological mechanisms]. *Kul'turno-istoričeskaja psihologija*. V. 18, No. 4 (2022): pp. 111-118. (In Russ.). DOI: 10.17759/chp.2022180411. EDN: MFEBEU.
17. Trapezov O.V. [On the domestication of fur animals (to the 140th anniversary of Ch. Darwin's work "Domesticated Animals and Cultivated Plants" in Russia)]. *Vestnik VOGiS*. V. 5, No. 1 (2007): pp. 45-61. (In Russ.). EDN: IBVJNH.
18. Trapezov O.V., Trapezova L.I., Semenova L.A. [Domestication experience of the Eurasian otter (*Lutra lutra* Linnaeus, 1758)]. *Vavilovskij žurnal genetiki i selekcii*. V. 16, No. 2 (2012): pp. 375-390. (In Russ.). EDN: PBDBLN.
19. Trut L.N., Plyusnina I.Z., Oskina I.N. [The experiment on fox domestication and debatable issues of dog evolution]. *Genetika*. V. 40, No. 6 (2004): pp. 794-807. (In Russ.). EDN: OPWUCL.
20. Trut L.N., Oskina I.N., Kharlamova A.V., Gerbek Yu.E., Kuznetsova I.G. [On the selection of foxes for aggressiveness and its correlated consequences]. *Vavilovskij žurnal genetiki i selekcii*. V. 21, No. 4 (2017): pp. 392-401. (In Russ.). DOI: 10.18699/VJ17.257. EDN: YTZYBL.

21. Trut L.N., Kharlamova A.V., Pilipenko A.S., Gerbek Yu.E. [Fox domestication experiment and dog evolution from the perspective of modern molecular genetic and archaeological data]. *Genetika*. V. 57, No. 7 (2021): pp. 767-785. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0016675821070146. EDN: MFUUGX.
22. Boitani L., Ciucci P., Ortolani A. Behaviour and social ecology of free-ranging dogs. In: Jensen P. (ed). *The Behavioural Biology of Dogs*. Oxfordshire, CABI, 2007, pp. 147-165.
23. Hansen Wheat C., Fitzpatrick J.L., Rogell B. et al. Behavioural correlations of the domestication syndrome are decoupled in modern dog breeds. *Nature Communications*. V. 10, No. 1 (2019). Art. 2422. DOI: 10.1038/s41467-019-10426-3. EDN: TSIGRZ.
24. Krupenyu K., MacLean E.L., Hare B. Does the bonobo have (a chimpanzee-like) theory of mind? In: Hare B., Yamamoto Sh. (eds). *Bonobos: Unique in mind, brain, and behavior*. Oxford: Oxford University Press, 2016. Available at: https://www.researchgate.net/publication/326404403_Does_the_bonobo_have_a_chimpanzee-like_theory_of_mind (accessed 20.04.2025).
25. Lindqvist C., Jensen P. Domestication and stress effects on contrafreeloading and spatial learning performance in red jungle fowl (*Gallus gallus*) and White Leghorn layers. *Behavioural Processes*. V. 81 (2009): pp. 80-84.
26. Luo M., Xu Y., Cai R. et al. Epigenetic histone modification regulates developmental lead exposure induced hyperactivity in rats. *Toxicology Letters*. V. 225, No. 1 (2014): pp. 78-85. DOI: 10.1016/j.toxlet.2013.11.025.
27. Ortolani A., Vernooij H., Coppinger R. Ethiopian village dogs: Behavioural responses to a stranger's approach. *Applied Animal Behaviour Science*. V. 119, No. 3 (2009): pp. 210-218.
28. Parsons K., Rigg A., Conith A. et al. Skull morphology diverges between urban and rural populations of red foxes mirroring patterns of domestication and macroevolution. *Proc. Biol. Sci.* V. 287, No. 1928 (2020). Art. 20200763. DOI 10.1098/rspb.2020.0763. EDN ZDBTSS.
29. Poletaeva I.I., Popova N.V., Romanova L.G. Genetic aspects of animal reasoning. *Behavior Genetics*. V. 23, No. 5 (1993): pp. 467-475. DOI: 10.1007/BF01067982. EDN: XOHCQC.
30. Trut L.N. Early canid domestication: the farm-fox experiment. *American Scientist*. V. 87 (1999): pp. 160-169. DOI: 10.1511/1999.2.160. EDN: LFOQHV.
31. Trut L., Oskina I., Kharlamova A. Animal evolution during domestication: the domesticated fox as a model. *Bioessays*. V. 31, No. 3 (2009): pp. 349-360. DOI: 10.1002/bies.200800070. EDN: KHWPYG.
32. Wilkins A.S., Wrangham R.W., Fitch W.T. The "Domestication Syndrome" in Mammals: A Unified Explanation Based on Neural Crest Cell Behavior and Genetics. *Genetics*. V. 197, No. 3 (2014): pp. 795-808. DOI: 10.1534/genetics.114.165423. EDN: UPVYOP.

Статья поступила в редакцию 01.02.2026; одобрена после рецензирования 10.02.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 01.02.2026; approved after reviewing 10.02.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

К. А. Бесогонова – студент магистратуры, инженер кафедры зоологии позвоночных и экологии;
И. А. Мухамедшина – канд. биол. наук, инженер-исследователь лаборатории эволюционной генетики;
Н. В. Костицына – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии позвоночных и экологии.

Information about the authors

K. A. Besogonova – second-year master's student, engineer of the department of vertebrate zoology and ecology;
I. A. Mukhamedshina – candidate of biology, research engineer of the laboratory of evolutionary genetics;
N. V. Kostitsyna – candidate of biology, associate professor of the department of vertebrate zoology and ecology.

Вклад авторов:

Бесогонова К. А. – проведение эксперимента, написание текста, обсуждение результатов.
Мухамедшина И. А. – планирование и проведение эксперимента, обсуждение результатов, корректировка текста.
Костицына Н. В. – обсуждение и интерпретация результатов, корректировка текста.

Contribution of the authors:

Besogonova K. A. — conducting the experiment, writing the draft, discussing the results.
Mukhamedshina I. A. — planning and conducting the experiment, discussing the results, editing the text.
Kostitsyna N. V. — discussing and interpreting the results, editing the text.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья

УДК 599.742.13 + 636.043

EDN: GQAKQX

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-32-41



**Проверка поведения и развитие координационных способностей
служебных собак в условиях нестабильной поверхности**

Елена Александровна Корнилова^{1✉}, Татьяна Владимировна Тихонова²

^{1,2} Пермский военный институт войск национальной гвардии Российской Федерации, Пермь, Россия

^{1✉} vitka_2021@mail.ru

² tikhanovatv@yandex.ru

Аннотация. Описан метод развития координационных способностей служебных собак на тренажере «Подвесная координационная платформа». Основное внимание уделяется результатам экспериментального исследования влияния нахождения собаки на неустойчивой поверхности на чувство равновесия, координацию и способность сохранять баланс тела на примере немецких и бельгийских овчарок. Введен параметр «Показатель улучшения», который характеризует динамику результатов тестирования и позволяет сравнить обе группы независимо от их абсолютных значений. Выявлено, что у всех овчарок сокращается время прохождения «Лестницы». Однако особи опытной группы, регулярно занимающиеся на тренажере «Подвесная координационная платформа», достоверно ускорились при прохождении «Лестницы» на 39.9%, а особи контрольной группы – на 33.5%. Анализ результатов тестирования выборочной совокупности по времени прохождения «Бума» показал, что среднее время, затраченное на прохождение снаряда, при первичном тестировании осенью для опытной группы составило 7.89 ± 1.40 с, контрольной группы – 15.86 ± 2.39 с ($t_d=2.88$ при $p=0.05$). В ходе повторного тестирования весной у собак опытной группы время прохождения «Бума» составило 4.36 ± 0.45 с при большей стабильности результатов, а контрольной – 11.1 ± 1.12 с ($t_d=5.56$ при $p=0.001$). Отметим, что достоверная разница при последнем тестировании значима с вероятностью 0.999. У опытной группы скорость преодоления снаряда значительно возросла, «Показатель улучшения» составил 44.8%, у контрольной также есть улучшения, но всего на 30.2%, что доказывает положительное влияние дополнительных занятий на неустойчивой платформе тренажера на развитие координационных способностей собак. Таким образом, показана эффективность применения тренажера, приведены рекомендации по его применению в практике деятельности кинологовических подразделений.

Ключевые слова: служебная собака, немецкая овчарка, бельгийская овчарка (малинуа), тренажер, координационные способности, неустойчивая поверхность, эксперимент

Для цитирования: Корнилова Е. А., Тихонова Т. В. Проверка поведения и развитие координационных способностей служебных собак в условиях нестабильной поверхности // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 32–41. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-32-41>.

ZOOLOGY

Original article

**Assessment of behavior and development of coordination abilities
in working dogs under unstable surface conditions**

Elena A. Kornilova^{1✉}, Tatiana V. Tikhonova²

^{1,2} Perm military Institute of National Guard Troops, Perm, Russia

^{1✉} vitka_2021@mail.ru

² tikhanovatv@yandex.ru

Abstract. The article describes a method for developing coordination abilities in working dogs using the «Suspended Coordination Platform» training device. It focuses on the results of an experimental study examining the effect of unstable surface exposure on dogs' balance, coordination, and ability to maintain body balance, as observed in German and Belgian Shepherds as examples. The "Improvement Index" is introduced as a parameter to characterize dynamics of test results and facilitate comparison between the two groups regardless of their absolute values. It was found that stair climbing time decreased for all Shepherds. However, those dogs in the

experimental group that regularly exercised on the «Suspended Coordination Platform» significantly increased their stair climbing speed by 39.9%, while the control group showed a 33.5% increase. An analysis of the test results of the sample population for the dog walk passage time showed that the average time spent on passing the obstacle during the initial testing in autumn was 7.89 ± 1.40 s for the experimental group, versus 15.86 ± 2.39 s for the control group ($t_d = 2.88$, $p = 0.05$). During spring retesting, the dog walk completion time for those in the experimental group was 4.36 ± 0.45 s with greater stability, while for the control group it was 11.1 ± 1.12 s ($t_d = 5.56$, $p = 0.001$). It should be noted that a reliable difference at the final testing is significant at $p < 0.001$. The experimental group showed a significant increase in obstacle negotiation speed, with an "Improvement Index" of 44.8%. The control group also showed improvements, but only by 30.2%. This proves the positive effect of additional training on the unstable platform of the simulator on the development of coordination skills in dogs. Thus, the effectiveness of the simulator is demonstrated, and recommendations for its use in canine units are provided.

Keywords: working dog, German Shepherd, Belgian Shepherd (Malinois), training device, coordination skills, unstable surface, experiment

For citation: Kornilova E. A., Tikhonova T. V. [Assessment of behavior and development of coordination abilities in working dogs under unstable surface conditions]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 32-41. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-32-41>.

Введение

Выполнение задач по обеспечению общественной безопасности и охране общественного порядка определяет возможность применения военнослужащим (сотрудником) войск национальной гвардии специального средства – служебной собаки. В отличие от других специальных средств (резиновые палки, слезоточивый газ, светозвуковые средства отвлекающего воздействия, средства разрушения преград, средства принудительной остановки транспорта и др.), применение служебной собаки требует длительной подготовки и специалиста-кинолога, и животного – от этого зависит эффективность и успешность их совместных действий. В процессе дрессировки отрабатывается спокойное, уверенное, контролируемое поведение собаки и купируются беспокойство, агрессия, неподчинение командам, то есть факторы, способные вызвать срыв выполнения поставленной служебно-боевой задачи.

Для собаки, как и для человека, необходимо уметь контролировать свое тело, управлять им, быстро и целесообразно решать двигательные задачи. Эти навыки становятся жизненно важными при возникновении сложных и неожиданных ситуаций в служебно-боевой деятельности. Совершенствование у собаки способности контроля функций всех систем организма, их интеграция достигается сочетанием приемов в процессе комплексной подготовки, направленной на формирование физической выносливости, улучшение координации, чувства равновесия и баланса тела при выполнении разнообразных двигательных актов [Крушинский, 1994; Шарипов, Шалабот, 1999; Сидоренко, Пригода, 2019]. В целом процесс подготовки служебной собаки направлен на развитие ее координационных способностей.

Приведенные ниже определения позволяют сделать акцент на составляющих элементах координационных способностей [Пыжьянов, Керимова, 2017].

Равновесие – это умение удерживать и осуществлять контроль над статичным положением тела.

Баланс (от лат. *bilanx* – из двух чаш, весы) – способность контролировать тело в различных положениях, удерживая его на месте или в движении. Специалисты утверждают, что баланс требует внимания, силы и гибкости тела. При этом умение сохранять и удерживать баланс возможно выработать при помощи упражнений.

Под координацией подразумевают способность предельно целесообразно согласовывать все движения частей тела в процессе решения конкретной двигательной задачи, т. е. возможность управлять собственными движениями.

Собственно координационные способности осуществляют функцию согласования и упорядочивания отдельных элементов движения и разнообразных двигательных навыков организма, объединяя их в единый смысловой двигательный акт, совершаемый в соответствии с поставленной задачей [Коздов, 2016; Максимова и др., 2019].

Умение сохранять баланс и держать равновесие (сбалансированность) зависит от гармоничности экстерьера собаки, ее психических и физических качеств. Если первый параметр определяется племенным разведением и отбором для использования в различных видах службы, то психофизические качества формируются в процессе подготовки.

У сбалансированной собаки хорошо развита проприоцепция (от лат. *proprius* – собственный, особенный и *receptor* – принимающий), т. е. ощущение относительного положения частей тела и их движения, иными словами – ощущение своего тела. Развить проприоцепцию помогают специальные упражнения на баланс [Корнилова, Отинов, 2022]. Контроль положения тела в пространстве приводит к снижению травматизма: регулярные упражнения способствуют укреплению опорно-двигательного аппарата, тренируя при этом практически все группы мышц (такие упражнения укрепляют суставы и являются эффективным способом развития мышечного корсета). Систематические тренировки повышают работоспособ-

ность, оптимизируя многие двигательные действия собаки, связанные с выполнением служебных обязанностей (задержание нарушителя, поиск по запаховому следу, охрана, а также другие специфические задачи). Таким образом, сформированные координационные способности снижают вероятность травм и улучшают работоспособность животного.

Развитие координационных способностей – один из важных компонентов тренировочного процесса [Назаренко, 2003; Хорошева, Корнеев, 2018; Телешев, Борисевич, 2021; Бутрамеев, 2021, 2024]. Их формирование начинается с щенячьего возраста и затем продолжается при осуществлении систематического выполнения комплексов специальных статических и динамических упражнений, направленных на выработку точности и согласованности движений, совершенствование ощущений силовых, пространственных и временных параметров, развитие способности сохранения баланса и равновесия, быстроты и безошибочности реакций на внешние и внутренние стимулы организма. Традиционно это достигается упражнениями «Поворот», «Зайка», «Восьмерка», «Слалом», преодолением препятствий и барьеров, хождением по «Буму», «Лестнице», балансирующим планкам, играми с мячом и другими игрушками и т. д. (рис. 1, 2).

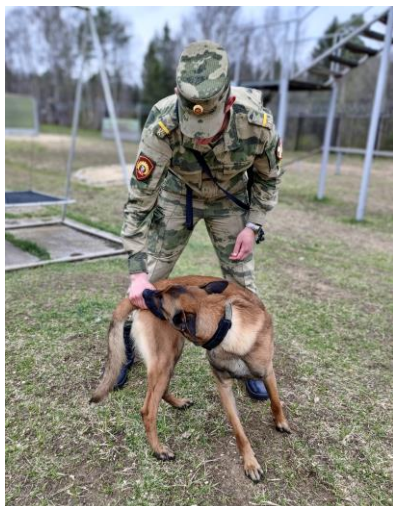


Рис. 1. Выполнение упражнения «Поворот»
[Performing the «Turn» exercise]



Рис. 2. Выполнение упражнения «Зайка»
[Performing the «Bunny» exercise]

Отметим, что координационные способности важны в управлении движениями собак, определяя согласование отдельных элементов в единое смысловое двигательное действие, совершаемое в соответствии с поставленной задачей.

Эффективность тренировок координации может быть увеличена при использовании специальных тренажеров, моделирующих, усиливающих и делающих упражнения целенаправленными.

Цель данного исследования – оценить поведение собаки в условиях ее нахождения на нестабильной поверхности, разработать метод развития координационных способностей служебных собак с применением тренажера.

Задачи исследования:

- изучить поведение собаки в условиях воздействия на нее нестандартного раздражителя (неустойчивая опора), что позволяет оценить потенциальные способности собаки для служебного использования;
- оценить возможности развития координационных способностей служебных собак с применением тренажера «Подвесная координационная платформа» в условиях войскового питомника.

Материал и методы исследования

Объектом исследования послужили собаки пород немецкая овчарка и бельгийская овчарка (малинуа). В эмпирическом исследовании были задействованы 40 собак разного возраста, по 20 особей каждой породы.

Исследование проводилось в период с апреля 2023 по апрель 2024 г. на территории двух воинских частей: одной из войсковых частей Уральского округа войск национальной гвардии РФ (n = 12 взрослых собак, из них 4 малинуа и 8 немецких овчарок) и учебного комплекса кинологического факультета Пермского военного института (n = 28 особей, из них 17 трехмесячных щенков (5 немецких овчарок и 12 малинуа) и 11 взрослых особей (7 немецких овчарок и 4 малинуа).

Предмет исследования – особенности поведения собак в условиях нахождения на нестабильной поверхности и координационные способности немецких и бельгийских овчарок (малинуа) поголовья войсковых питомников.

Методы исследования. Работа проводилась с применением тренажера «Подвесная координационная платформа». Конструкция тренажера позволяет сформировать неустойчивую поверхность, способную осуществлять горизонтальные колебательные движения опорной платформы по непредсказуемой амплитуде (рис. 3). Данный тренажер прошел апробацию в войсковых частях войск национальной гвардии РФ.



Рис. 3. Тренажер «Подвесная координационная платформа»
[The simulator «Suspended Coordination Platform»]

Применение тренажера «Подвесная координационная платформа» позволяет оценить устойчивость поведения (самообладание) служебных собак, приучить их к выполнению работы в условиях воздействия механических колебаний опорной поверхности, развить чувство равновесия, координацию и способность сохранять баланс тела на неустойчивой поверхности.

Этапы исследования:

1 этап. Оценивались поведенческие реакции и координационные способности служебных собак, проявляемые в условиях нахождения на нестабильной поверхности. Выявлялись индивидуальные поведенческие особенности, координационные способности особей и уровень их послушания при первичном нахождении на неустойчивой поверхности платформы тренажера (n = 40 особей).

2 этап. Анализировалось влияние упражнений по развитию баланса и координации служебных собак на тренажере на их поведенческие реакции, проявляемые в условиях нахождения на нестабильной поверхности. Оценивалось влияние регулярных тренировок на тренажере на координационные способности, определяющих скорость прохождения полосы препятствий (n = 11 особей: контрольная группа – 5, опытная – 6).

При оценке поведенческих реакций важно помнить, что размещение собаки на неустойчивой поверхности – ситуация нетипичная для животного, передвигающегося по плотному грунту. Даже мягкая или сыпучая поверхность не создают таких условий, которые возникают на качающейся опоре. Задача собаки – зайти на тренажер и выполнить посадку или укладку по команде кинолога, находясь на платформе, совершающей хаотичные возвратно-поступательные движения, что является для нее фактором психического и физического напряжения.

Результаты исследования

При проведении первого этапа исследования были обнаружены индивидуальные и межпородные различия реакций животных при размещении на неустойчивой опоре.

Нами отмечено, что более 30% взрослых собак испытывали затруднения с первым заходом на платформу тренажера, незначительная часть животных пытались обойти платформу, либо вовсе отказывались встать на нее. Находясь на платформе, 75% особей демонстрировали неуверенность, попытки спрыгнуть с нее, у них наблюдался тремор задних конечностей, отмечалось замедление реакций или игнорирование команд дрессировщика. Собаки стремились лечь, опуская центр тяжести тела и увеличивая свою стабильность (25.0% – немецкие овчарки, 37.5% – малинуа). Некоторым собакам требовалось дублирование команд, либо коррекция со стороны кинолога. К нахождению на тренажере хорошо приспособивались собаки обеих пород, имеющие признаки сангвинистического и холерического типа нервной деятельности.

Выявлено, что у бельгийских овчарок (малинуа) привыкание к неустойчивой поверхности наступало быстрее, чем у немецких овчарок. Это связано прежде всего с исторической спецификой формирования

породы, селекция которой закрепила способность к высококоординированному типу движения – прыжкам, что отмечалось еще М. Штефаницем [Stephanitz, 1921], и было усилено традиционными отборочными тестами KNPV¹ для полицейских собак.

В отличие от взрослых собак, трехмесячным щенкам требовалось просто пройти по платформе тренажера. Оценка поведения щенков показала наличие 3 вариантов их реакций, отличающихся по мотиву:

- активное преодоление платформы в стремлении бежать за предлагаемой игрушкой (n = 52.9%) (рис. 4);
- готовность преодолеть тренажер при активном эмоциональном поощрении человеком (n = 23.5%);
- затруднение в преодолении тренажера или попытки его избежать (n = 23,5%).



Рис. 4. Щенок преодолевает неустойчивую платформу ради внимания и поощрения человеком
[A puppy overcomes an unstable platform for human attention and reward]

Значительных межпородных различий поведения на тренажере у щенков нами не обнаружено.

Оценка уровня координационных способностей взрослых овчарок была получена путем сравнения продолжительности периода выполнения комплекса команд «Сидеть, лежать, стоять». В условиях нахождения на земле средний показатель составил 9.48 ± 0.69 с, а при первом заходе на неустойчивой платформе тренажера – 25.8 ± 2.06 с. Отметим, что продолжительность времени выполнения комплекса команд в непривычных условиях качающейся опоры достоверно увеличилась более чем в 2 раза.

Исследование проводилось следующим образом: первоначально кинолог подавал команды собаке, находящейся на земле. Затем повторял их, когда собака находилась на тренажере «Подвесная координационная платформа». Фиксировалась длительность выполнения комплекса команд.

Сравнение результатов у собак разных пород показало отсутствие достоверной разницы в длительности выполнения комплекса команд между малинуа (n = 8) и немецкими овчарками (n = 15) на стабильной опоре ($t_d = 1.43$ при $p = 0.05$) и во время тестирования на неустойчивой платформе ($t_d = 1.68$ при $p = 0.05$) (табл. 1).

Таблица 1

Длительность выполнения комплекса команд собак разных пород на стабильной и неустойчивой опорах (секунды)

[Duration of command sequence execution on stable and unstable supports by dogs of different breeds (seconds)]

Условия	Бельгийская овчарка (малинуа)		Немецкая овчарка	
	УрО ВНГ	ПВИ ВНГ	УрО ВНГ	ПВИ ВНГ
Стабильная опора	7.50 ± 1.44	8.75 ± 2.14	9.75 ± 0.62	10.71 ± 1.60
Неустойчивая платформа	28.75 ± 3.12	13.8 ± 1.84	34.50 ± 2.06	21.2 ± 2.87

Второй этап исследования включал ряд тестовых испытаний, в ходе которых хронометраж выполнения комплекса команд как на тренажере, так и на земле был дополнен оценкой скорости прохождения собакой кинологических снарядов «Бум» и «Лестница». Выбор снарядов обусловлен сложностью их преодоления – собака сталкивается с необходимостью удержания тела на снаряде и усложненным координированием движений. Это особенно ярко проявляется на «Буме», малая ширина которого требует от собаки максимальных усилий при высокой скорости прохождения.

¹ KNPV – Ассоциация Королевской Полицейской Службы Голландии (Koninklijke Nederlandse Politiehond Vereniging).

На этом этапе исследования участвовало 11 собак учебного комплекса кинологического факультета Пермского военного института: из них 7 немецких овчарок и 4 бельгийских овчарки. Возраст животных, участвовавших в эксперименте, – от 1 года до 6 лет.

Все особи выборочной совокупности, участвующие в эксперименте, были разделены на опытную и контрольную группы исходя из мотивационной составляющей курсантов-кинологов – желание дополнительно работать с собакой. Задача кинологов, занимавшихся с опытной группой, заключалась в проведении регулярных тренировок на подвесной координационной платформе тренажера и выработке у собак спокойного поведения при нахождении на ней. Исследование проводилось в течение 4-х месяцев.

Быстрота прохождения снаряда может выступать критерием оценки координационных способностей в виде скорости выполнения сложных в координационном отношении двигательных действий в условиях дефицита времени [Лях, 2006].

При начальном тестировании (25.11.2023) среднее время прохождения собаками кинологического снаряда «Лестница» составляло у опытной группы 10.55 ± 1.74 с, у контрольной – 21.3 ± 2.67 с ($t_d = 3.38$ при $p = 0.01$). Таким образом, по результатам первого тестирования нами была отмечена достоверная разница по времени прохождения «Бума» и «Лестницы» между особями контрольной и опытной групп. В ходе повторного тестирования (26.03.2024) среднее время прохождения составило у опытной группы 6.34 ± 0.45 с, а у контрольной – 14.2 ± 1.08 с, при более значительной достоверной разнице ($t_d = 6.70$ при $p = 0.001$). Необходимо отметить, что собаки опытной группы продемонстрировали более однородный результат (рис. 5).

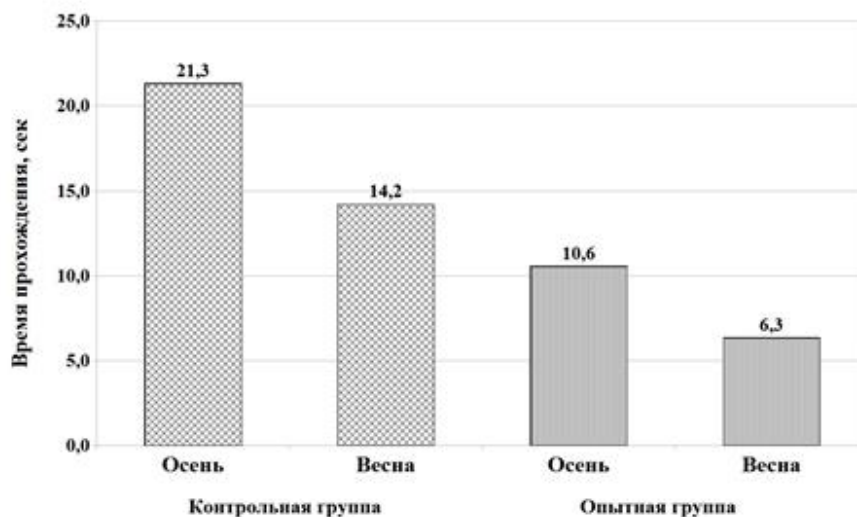


Рис. 5. Временные показатели прохождения «Лестницы»
[Time indicators for passing the «Stairs» obstacle]

Дополнительно введенный параметр, названный нами «Показатель улучшения», характеризует динамику результатов тестирования и позволяет сравнить обе группы независимо от их абсолютных значений. Выявлено, что у всех овчарок сокращается время прохождения «Лестницы». Однако особи опытной группы, регулярно занимающиеся на тренажере «Подвесная координационная платформа», достоверно ускорились при прохождении «Лестницы» на 39.9%, а особи контрольной группы – на 33.5%.

Далее мы проанализировали результаты тестирования выборочной совокупности по времени прохождения «Бума». Среднее время, затраченное на прохождение снаряда, при первичном тестировании осенью для опытной группы составило 7.89 ± 1.40 с, контрольной группы – 15.86 ± 2.39 с ($t_d = 2.88$ при $p = 0.05$). В ходе повторного тестирования весной результаты изменились следующим образом: у собак опытной группы время прохождения «Бума» составило 4.36 ± 0.45 с при большей стабильности результатов, а контрольной – 11.1 ± 1.12 с ($t_d = 5.56$ при $p = 0.001$). Отметим, что достоверная разница при последнем тестировании значима с вероятностью 0.999 (рис. 6).

Динамики временных показателей при прохождении «Бума» и «Лестницы» аналогичны. У опытной группы скорость преодоления снаряда значительно возросла, «Показатель улучшения» составил 44.8%, у контрольной также есть улучшения, но только на 30.2%, что доказывает положительное влияние дополнительных занятий на неустойчивой платформе тренажера на развитие координационных способностей собак. Следует отметить положительное влияние тренировочного процесса служебных собак на общую координационную составляющую обеих групп.

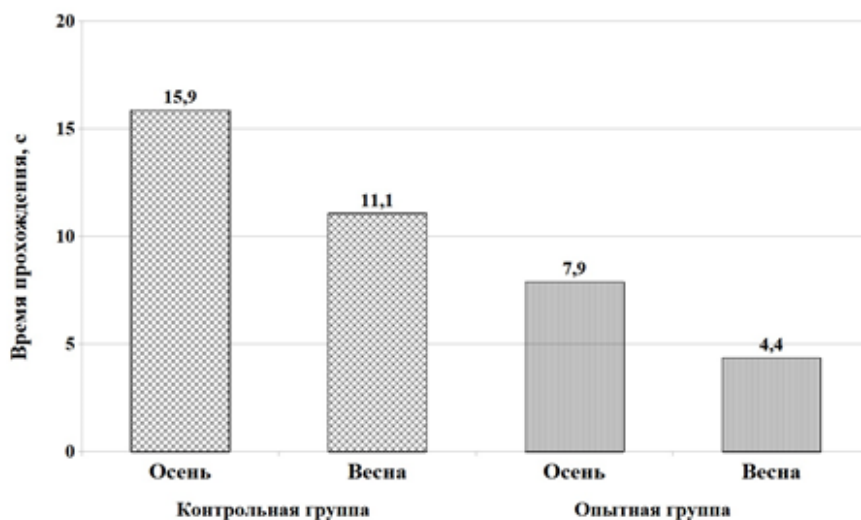


Рис. 6. Временные показатели прохождения «Бума»
[Time indicators for passing the «Dog walk» obstacle]

Увеличение скорости преодоления бума особенно показательно. Освоение этого снаряда сложно в силу его незначительной ширины и требует хорошей физической подготовки животного, в частности лучшего развития координации и баланса, чем при прохождении широкой лестницы, что позволяет его оставить единственным снарядом в тестировании на координационные способности.

Далее приведем результаты оценки длительности периода выполнения комплекса команд «Сидеть, лежать, стоять» как на неустойчивой платформе, так и на стабильной опоре (земле) для обеих групп (табл. 2).

Таблица 2

Длительность выполнения комплекса команд на стабильной и неустойчивой опорах собаками контрольной и опытной групп (секунды)

[Duration of command sequence execution on stable and unstable supports by dogs in the control and experimental groups (seconds)]

Условия	Контрольная группа		Опытная группа	
	Первичный тест (осень)	Вторичный тест (весна)	Первичный тест (осень)	Вторичный тест (весна)
Стабильная опора	13.80±0.66	7.80±0.41	6.83±1.01	4.17±0.49
Неустойчивая платформа	25.0±2.07	13.10±0.90	12.67±0.92	12.67±0.92

Для того, чтобы снизить вариабельность результатов, связанную с межпородной изменчивостью, мы проанализировали данные только немецких овчарок (n = 7). В ходе статистического анализа обнаружилось, что при первичном тестировании осенью между контрольной и опытной группами немецких овчарок достоверная разница по времени прохождения «Бума» отсутствовала. У опытной группы это время составило 8.43±2.89 с, у контрольной – 6.8±2.86 с ($t_d = 2.05$ при $p = 0.1$). При повторном тестировании, проведенном весной, была выявлена достоверная разница: у опытной группы время составило 4.76±0.89 с, у контрольной – 11.3±1.42 с ($t_d = 3.9$ при $p = 0.05$), что демонстрирует улучшение результатов и доказывает эффективность тренажера «Подвесная координационная платформа».

Похожая картина наблюдалась и при преодолении «Лестницы»: на первоначальном срезе достоверная разница также отсутствовала – у особей опытной группы 11.47±3.63 с, у контрольной – 23.0±2.65 с ($t_d = 2.6$ при $p = 0.05$). Хронометраж испытания весной продемонстрировал заметное улучшение результатов немецких овчарок опытной группы до 6.75±0.87 с, у контрольной – до 15.0±0.91 с ($t_d = 6.53$ при $p = 0.01$).

Важно отметить, что у собак опытной группы наблюдалось улучшение по поставке конечностей (может быть объяснено развитием сухожильно-связочного аппарата), развитие навыка удержания тела и проприоцепции, что также демонстрирует целесообразность тренировок на тренажере.

Следовательно, при сравнении результатов первичного и финального тестирования как опытной, так и контрольной групп выявлено их улучшение, особенно при преодолении кинологического снаряда «Бум», где непосредственно задействованы мышцы-стабилизаторы, выполняющие функции удержания тела в пространстве, сохранения устойчивости и баланса животного. Данный результат мы можем уверенно соотносить с тренировками служебных собак на тренажере «Подвесная координационная платформа».

Заключение

Кинологической службе войск национальной гвардии РФ необходимы служебные собаки, способные эффективно действовать при выполнении поставленных служебно-боевых задач в любых, даже непредсказуемых, условиях обстановки. Умение контролировать тело, четко управлять собственными движениями, а также быстро и целесообразно решать двигательные задачи – жизненно важно. Это отчетливо показывает нам необходимость совершенствования физической подготовки собаки, а именно развитие координационных способностей, баланса и устойчивости, формирование которых должно начинаться со щенячьего возраста. Кроме физического развития это приводит и к формированию устойчивой нервной системы.

Анализ особенностей поведения взрослых собак при нахождении на тренажере «Подвесная координационная платформа» выявил различные ответные реакции, демонстрирующие разную скорость адаптации к новым условиям среды, что способствует отбору собак с подходящим темпераментом.

Наблюдения за поведением щенка в новых сложных ситуациях поможет кинологу определить его доминирующую мотивацию, правильно подобрать наиболее значимые для животного раздражители и методы дрессировки, что обеспечит индивидуальный подход к дрессировке. Мы рекомендуем тестирование поведения щенков с помощью «Подвесной координационной платформы» и в дальнейшем включение тренажера в комплекс оборудования выгульной площадки молодняка для обогащения развивающей среды обитания, создания условий пассивной статической тренировки скелетной мускулатуры, тренировки координационных, двигательных и психических способностей собак.

Поведение служебных собак на платформе тренажера выявило, что животные, впервые встречающиеся с неустойчивой поверхностью, проявляют неуверенность, испытывают затруднения с первым заходом. Большинству требовались дополнительные команды для выполнения посадки и укладки, некоторые овчарки отказывались от выполнения команд.

Проведение регулярных тренировок на подвесной координационной платформе привело к достоверно более высоким абсолютным результатам особой опытной группы при прохождении двух снарядов полосы препятствий – «Бума» и «Лестницы». Овчарки, прошедшие тренировки, быстрее преодолевают препятствия, особенно «Бум» – сложный снаряд с точки зрения способности контроля и согласования движений частей тела. Животные продемонстрировали навыки решения конкретной двигательной задачи и умения более совершенно, быстро, целесообразно, экономно и точно совершать двигательный акт.

Дополнительные тренировочные занятия на тренажере «Подвесная координационная платформа» успешно влияют на развитие координационных способностей служебных собак, что повышает эффективность выполнения служебно-боевых задач подразделениями войск национальной гвардии, т. к. приобретенные в ходе занятий на тренажере навыки снижают травматизм, повышают стрессоустойчивость и работоспособность собаки.

Применение тренажера «Подвесная координационная платформа» позволяет:

- оценивать психическую устойчивость служебных собак разных возрастов;
- ускорять развитие двигательной адаптации в условиях вестибулярной нагрузки, задаваемой нахождением на неустойчивой поверхности;
- стимулировать развитие координационных способностей, формировать двигательный стереотип компенсации колебательных движений опоры, что является фактором статической тренировки скелетной мускулатуры;
- обеспечивать концентрацию внимания собаки на действиях кинолога, при дрессировке собаки в условиях, усложненных механическим раздражителем проприорецепторов (нестабильная опора), вследствие этого – наработку стабильных навыков выполнения команд;
- обогащать развивающую среду обитания животных в условиях питомника, развивать когнитивную активность собаки, закреплять навык быстрой оценки ситуации.

Список источников

1. Бутрамеев А.В. Воспитание двигательных-координационных способностей у легкоатлетов 9–11 лет методом сопряженного воздействия: автореф. дис. ... канд. педаг. наук. М., 2021. 22 с.
2. Бутрамеев А.В. Развитие и воспитание двигательных способностей у легкоатлетов // Проблемы совершенствования физической культуры, спорта и олимпизма. Омск, 2024. С. 383–387. EDN: TGQYMO.
3. Коздов Д.М. Развитие координационных способностей спортсмена // Спорт в школе и здоровье детей. 2016. [Электронный ресурс] URL: <https://urok.1sept.ru/articles/662126> (дата обращения: 28.09.2025).
4. Корнилова Е.А. Отинов И.В., Барабаш М.С. Некоторые принципы развития баланса и координации у служебных собак // Пенитенциарная система и общество: опыт взаимодействия: сб. материалов IX Междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2022. С. 34–37. EDN: LPEAOK.
5. Крушинский Л.В. Служебная собака: руководство по подготовке и содержанию служебных собак. Домодедово, 1994. 576 с.

6. Лях В.И. Координационные способности: диагностика и развитие М.: ТВТ Дивизион, 2006. 287 с. EDN: QXOQWD.
7. Максимова С.Ю. и др. Технология формирования вестибулярной устойчивости у детей с ограниченными возможностями здоровья. Волгоград, 2019. 80 с.
8. Назаренко Л.Д. Средства и методы развития двигательных координаций. М.: Теория и практика физической культуры, 2003. 259 с. EDN: QTAVDP.
9. Пыжьянов А.М., Керимова Н.С. Баланс, координация, подвижность // Junior Tennis. № 4 (64). 2017. [Электронный ресурс] URL: <http://stennis.ru/lessons/376-balans-koordinaciya-podvizhnost.html> (дата обращения: 03.11.2024)
10. Сидоренко А.С., Пригода Г.С. Повышение координационной устойчивости в скиджоринге на собаке // Ученые записки университета им. П.Ф. Лесгафта. 2019. № 9(175). С. 270–273. EDN: EZWZRH.
11. Телешев Д.О., Борисевич А.Р. Значение концепции координации движения в спортивной науке и практике // Перспективные направления в области физической культуры, спорта и туризма: инновационные технологии и здоровьесбережение личности: пед. чтения: сб. науч. ст. / Белорус. гос. пед. ун-т. Минск, 2021. С. 186–188. EDN: DOOHML.
12. Хорошева Т.А., Корнеев С.А. Развитие координационных способностей как направление повышения двигательной активности современного человека // Уральский научный вестник. 2018. Т. 4, № 2. С. 61–66. EDN: YWXWFQ.
13. Шарипов А.Н., Шалабот Н.Е. Отбор собак по здоровью и физической готовности // Кинологическое обеспечение деятельности органов и войск МВД РФ. Пермь: Стиль-МГ, 1999. С. 127–142. ISBN 5-8131-0008-3.
14. Stephanitz Max. Der deutsche Schäferhund in Wort und Bild von Rittmeister Max von Stephanitz Publisher: Verein für Deutsche Schäferhunde, 1921: Forgotten Books (August 24, 2018) 792 p. [Электронный ресурс] URL: <https://www.amazon.com/Deutsche-Schäferhund-Classic-Reprint-German/dp/0243452055> (дата обращения: 21.10.2024).

References

1. Butrameev A.V. *Vospitanie dvigatel'no-koordinacionny'ch sposobnostej u legkoatletov 9–11 let metodom soprjažennogo vozdejstviya. Avtoref. kand. diss.* [Development of motor-coordination abilities in 9-11-year-old track and field athletes using the conjugate impact method. Abstract Cand. Diss.]. Moscow, 2021. 22 p. (In Russ.). EDN: ROJFHX.
2. Butrameev A.V. [Development and development of motor abilities in track and field athletes]. *Problemy`soversensstvovaniya fizičeskoj kul'tury, sporta i olimpizma* [Problems of improving physical education, sports, and Olympism]. Omsk, 2024, pp. 383-387. (In Russ.). EDN: TGQYMO.
3. Kozdov D.M. [Development of athlete's coordination abilities]. *Sport v škole i zdorov'e detej.* 2016. [Electronic resource]. (In Russ.). Available at: <https://urok.1sept.ru/articles/662126> (accessed 09.28.2025).
4. Kornilova E.A., Otinov I.V., Barabash M.S. [Some principles of balance and coordination development in service dogs]. *Penitencijarnaja sistema i obščestvo: opy't vzaimodejstviya* [The penitentiary system and society: interaction experience. Collection of materials of the IX International scientific and practical conference]. Perm, 2022, pp. 34-37. (In Russ.). EDN: LPEAOK.
5. Krushinsky L.V. *Sluzhebnyy sobaka* [Service dog: Guide to the training and maintenance of service dogs]. Domodedovo, 1994. 576 p. (In Russ.).
6. Lyakh V.I. *Koordinacionnye sposobnosti: diagnostika i razvitie* [Coordination abilities: diagnostics and development]. Moscow, TVT Division Publ., 2006. 287 p. (In Russ.). EDN: QXOQWD.
7. Maksimova S.Yu. et al. *Texnologija formirovaniya vestibuljarnoj ustojčivosti u detej s ograničennymi vozmožnostjami zdorov'ja* [Technology for developing vestibular stability in children with disabilities]. Volgograd, 2019. 80 p.
8. Nazarenko L.D. *Sredstva i metody razvitija dvigatel'nych koordinacij* [Means and methods for developing motor coordination]. Moscow, Teorija i praktika fizičeskoj kul'tury Publ., 2003. 259 p. (In Russ.). EDN: QTAVDP.
9. Pyzh'yanov A.M., Kerimova N.S. [Balance, coordination, mobility]. *Junior Tennis.* No. 4 (64) (2017). [Electronic resource]. (In Russ.). Available at: <http://stennis.ru/lessons/376-balans-koordinaciya-podvizhnost.html> (accessed 03.11.2024).
10. Sidorenko A.S., Prigoda G.S. [Improving coordination stability in skijoring on a dog]. *Učenyje zapiski universiteta im. P.F. Lesgafta.* No. 9 (175) (2019): pp. 270-273. (In Russ.). EDN: EZWZRH.
11. Teleshov D.O., Borisevich A.R. [The Importance of the Concept of Movement Coordination in Sports Science and Practice]. *Perspektivnye napravlenija v oblasti fizičeskoj kul'tury, sporta i turizma: innovacionnye tehnologii i zdorov'esbereženie ličnosti* [Promising Directions in Physical Culture, Sports, and Tourism:

Innovative Technologies and Personal Health-Preservation: Pedagogical Readings: Coll. sci. Art.]. Minsk, 2021, pp. 186-188. (In Russ.). EDN: DOOHML.

12. Khorosheva T.A., Korneev S.A. [Development of coordination abilities as a direction for increasing the motor activity of modern humans]. *Ural'skij naučnyj vestnik*. V. 4. No. 2 (2018): pp. 61-66. (In Russ.). EDN: YWXWFQ.

13. Sharipov A.N., Shalabot N.E. [Selection of dogs based on health and physical fitness]. *Kinologičeskoe obespečenie dejatel'nosti organov i vojsk MVD RF*. Perm, Stil-MG Publ., 1999, pp. 127-142. (In Russ.). ISBN 5-8131-0008-3.

14. Stephanitz M. Der deutsche Schaferhund in Wort und Bild von Rittmeister Max von Stephanitz Publisher: Verein für Deutsche Schäferhunde, 1921: Forgotten Books (August 24, 2018) 792 p. [Electronic resource]. Available at: <https://www.amazon.com/Deutsche-Schäferhund-Classic-Reprint-German/dp/0243452055> (accessed 21.10.2024).

Статья поступила в редакцию 22.01.2026; одобрена после рецензирования 12.02.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 22.01.2026; approved after reviewing 12.02.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

Е. А. Корнилова – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры биологии;

Т. В. Тихонова – доцент кафедры биологии.

Information about the authors

E. A. Kornilova – Candidate of Biological Sciences, associate professor, associate professor of the department of biology;

T. V. Tikhonova – associate professor of the department of biology.

Вклад авторов:

Корнилова Е. А. – концепция исследования; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.

Тихонова Т. В. – развитие методологии; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Kornilova E. A. – research concept; statistical processing of material; writing of the original text; final conclusions.

Tikhonova T. V. – methodology development; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 639.212: 575.17

EDN: LLOAGA

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-42-54



Характеристика аллелофонда сибирского осетра (*Acipenser baerii* B.), разводимого на территории России, с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов

А. К. Никипелова¹, А. В. Доцев¹, Н. В. Бардуков¹, В. И. Никипелов¹, А. А. Белоус^{1, 2}

¹ Федеральное исследовательское учреждение животноводства ВИЖ им. акад. Л.К. Эрнста, Московская обл., пос. Дубровицы, Россия

² ВНИИ интегрированного рыбоводства – филиал ФГБНУ «Федеральное исследовательское учреждение животноводства – ВИЖ им. акад. Л.К. Эрнста», Московская обл., Ногинский р-н, раб. пос. им. Воровского, Россия
Автор, ответственный за переписку: Амина Кумаровна Никипелова, nikipelova_aminavij@mail.ru

Аннотация. Представлены результаты комплексного исследования генетического разнообразия одомашненных стад сибирского осетра (*Acipenser baerii*) различного географического происхождения (ленского, обского, енисейского и байкальского), разводимых на восьми рыбоводных предприятиях России. С использованием усовершенствованной мультиплексной панели микросателлитных локусов выполнена генетическая паспортизация 228 особей. Установлено, что большинство стад сохраняют относительно высокий уровень генетического разнообразия (средняя ожидаемая гетерозиготность $H_E=0.701$, аллельное разнообразие $A_R=6.77$). Выявлена значительная дифференциация между хозяйствами: наибольшая генетическая дистанция по *Nei* (0.4646) отмечена между группами сибирского осетра ленского происхождения (Можайский производственно-экспериментальный рыбоводный завод и осетровое рыбоводное хозяйство в г. Удомле), а наименьшая (0.1136) – между группами Мансуровского рыбоводного хозяйства и осетрового хозяйства в г. Удомле, что указывает на их потенциальное родство или обмен племенным материалом. Показано, что генетическая структура исследуемых групп формируется преимущественно под влиянием истории конкретного хозяйства (эффект основателя, селекционная работа), а не исходного географического происхождения. Для устойчивого развития осетроводства рекомендованы система регулярного генетического мониторинга ремонтно-маточных стад и организация контролируемого обмена племенным материалом между предприятиями.

Ключевые слова: сибирский осетр, микросателлитные локусы, аквакультура, доза аллеля, генетическое разнообразие

Для цитирования: Характеристика аллелофонда сибирского осетра (*Acipenser baerii*), разводимого на территории России, с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов / А. К. Никипелова, А. В. Доцев, Н. В. Бардуков, В. И. Никипелов, А. А. Белоус // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 42–54. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-42-54>.

Благодарности: исследование выполнено при финансовой поддержке Министерства науки и образования, гос. задание FGGN-2025-0005.

GENETICS

Original article

Characterization of the allele pool of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii* B.) bred in Russia using an optimized multiplex panel of microsatellite loci

А. К. Nikipelova¹, А. V. Dotsev¹, N. V. Bardukov¹, V. I. Nikipelov¹, А. А. Belous^{1, 2}

¹ Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L. K. Ernst, Russia

² All-Russian Research Institute of Integrated Fish Farming branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Federal Research Center for Animal Husbandry - Academician L.K. Ernst", Russia
Corresponding author: Amina K. Nikipelova, nikipelova_aminavij@mail.ru

Abstract. This article presents the results of a comprehensive study on the genetic diversity of domesticated Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) stocks originating from the Lena, Ob, Yenisei river basins and Lake Baikal, reared at eight Russian fish farms. Genetic certification of 228 individuals was performed using an optimized multiplex panel of microsatellite loci. It was found that most stocks retain a relatively high level of genetic diversity (mean expected heterozygosity $H_E=0.701$, allelic richness $A_R=6.77$). Significant differentiation was observed between the farms: the largest Nei's genetic distance (0.4646) was recorded between groups of Lena origin (the Mozhaisk Production and Experimental Fish Hatchery and the sturgeon farm in Udomlya), while the smallest distance (0.1136) was found between the Mansurovsky Fish Farm and the sturgeon farm in Udomlya, indicating their potential relatedness or exchange of breeding material. It was demonstrated that the genetic structure of the studied groups is shaped primarily by the specific history of each farm (founder effect, selective breeding) rather than by their initial geographical origin. A system of regular genetic monitoring broodstock and a controlled exchange of breeding stock between farms are recommended for the sustainable development of sturgeon farming.

Keywords: Siberian sturgeon, microsatellite loci, aquaculture, allele dosage, genetic diversity

For citation: Nikipelova A. K., Dotsev A. V., Bardukov N. V., Nikipelov V. I., Belous A. A. [Characterization of the allele pool of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii* B.) bred in Russia using an optimized multiplex panel of microsatellite loci]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 42-54. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-42-54>.

Acknowledgments: the study was financially supported by the Ministry of Science and Education (State Assignment No. FGGN-2025-0005).

Введение

В условиях глобального снижения численности естественных популяций осетровых рыб все большее значение приобретает аквакультура, выступающая как альтернативный источник ценной пищевой продукции [Chandra, Forr-Bayat, 2021]. В этом контексте сибирский осетр (*Acipenser baerii*, Brandt 1867) представляет собой перспективный объект для товарного выращивания как в России, так и за рубежом, что обусловлено его высокими темпами роста и качеством продукции. Данный вид населяет обширные территории, включая крупные реки Сибири (Обь, Енисей, Лена) и озеро Байкал [Ruban, 2018]. Широкое распространение в различных условиях среды способствовало формированию у сибирского осетра высокой экологической пластичности и адаптационного потенциала [Рубан, 2019], и вид был отнесен Международным союзом охраны природы (МСОП) к категории Critically Endangered в соответствии с классификацией IUCN 3.1. Основными причинами критического состояния стали антропогенные факторы, в частности строительство гидроэлектростанций, нарушающих пути нерестовых миграций, загрязнение среды обитания и браконьерство. В связи с этим развитие отечественной аквакультуры представляется перспективным направлением для решения данной проблемы.

В 1981 г. на Конаковском осетровом заводе (г. Конаково, Тверская обл.) было впервые сформировано маточное стадо сибирского осетра ленской популяции [Малютин, Рубан 2009]. Это достижение позволило предприятию стать ведущим в России и за рубежом поставщиком племенного материала данного вида. На сегодняшний день ленский осетр составляет основу осетроводства во многих странах. В России рыбоводные предприятия также активно ведут селекционную работу с сибирским осетром. На данный момент в стране зарегистрированы лишь две породы ленского осетра: «Одомашненная форма» и «Лена-1», полученные на Конаковском заводе, при этом «Лена-1» является результатом целенаправленной селекции первой формы. Таким образом, весь одомашненный ленский осетр ведет свое происхождение от этого предприятия.

Исторически ремонтно-маточные стада формировались из неполовозрелых особей, отловленных в дикой природе и затем дорощенных на заводах. [Williot et al., 2018]. Однако в последние годы на заводах все чаще в качестве производителей используют рыбу, выращенную «из икры», что зачастую приводит к близкородственному скрещиванию. В связи с этим особую важность приобрела проблема сохранения и поддержания генетического разнообразия у производителей, предназначенных для восстановления естественных популяций осетровых. Применение генетических методов в этой области позволит повысить качество племенной работы.

Важную роль среди ДНК-маркеров, используемых в генетических исследованиях диких и аквакультурных стад осетровых рыб, играют микросателлитные локусы. Микросателлиты – тандемные повторы, состоящие из последовательностей длиной 1–6 нуклеотидов, которые широко распространены в ядерных геномах большинства организмов. Благодаря своей структуре они известны под разными названиями: простые повторы последовательностей (Simple Sequence Repeats, SSR), короткие тандемные повторы (Short Tandem Repeats, STR) [Kalia et al., 2011]. Длина микросателлитного локуса обычно составляет от 5 до 40 повторов, хотя встречаются и более длинные варианты. Наиболее часто в молекулярно-генетических исследованиях используются ди-, три- и тетра-нуклеотидные повторы. При этом динуклеотидные повторы преобладают у многих видов. Три- и гексануклеотидные повторы чаще встречаются в

кодирующих областях генома, поскольку их длина не приводит к сдвигу рамки считывания [Toth, Gaspari, Jurka, 2000].

В осетроводстве микросателлитные локусы нашли применение для решения таких задач, как идентификация гибридов [Yang et al., 2025], анализ популяционной структуры [Panagiotopoulou et al., 2014], а также достоверности происхождения особей [Liu et al., 2017; Wang et al., 2022].

Вместе с тем генетические исследования осетровых рыб осложняются их эволюционно сложившейся полиплоидностью [Rajkov, Shao, Berrebi, 2014]. Так, сибирский осетр является функциональным тетраплоидом (кариотип~ 240 хромосом), что подразумевает наличие у него четырех гомологичных хромосом и полисомный тип наследования микросателлитных локусов [Shivaramu, 2020]. Эта уникальность требует применения специализированных подходов как на этапе генотипирования, так и при последующем популяционно-генетическом анализе для корректной интерпретации данных.

Несмотря на растущие масштабы аквакультуры сибирского осетра в России, исследования аллелофонда ремонтно-маточных стад различных рыбоводных хозяйств остаются ограниченными. В этой связи мониторинг их генетического состояния необходим для грамотной селекционно-племенной работы, снижения инбридинга и сохранению генофонда вида.

Цель исследования: характеристика аллелофонда ремонтно-маточного сибирского осетра аквакультурного происхождения с использованием оптимизированной мультиплексной панели микросателлитных локусов.

Материалы и методы исследования

Исследование проводили в 2025 г. на базе оборудования центра коллективного пользования «Биоресурсы и биоинженерия сельскохозяйственных животных» ФГБНУ ФИЦ ВИЖ им. Л. К. Эрнста. Материалом для изучения послужили срезы участка плавников, отобранных у особей сибирского осетра из разных рыбоводных хозяйств. Основная характеристика выборки представлена в табл. 1.

Таблица 1

Характеристика исследуемой выборки сибирского осетра *Acipenser baerii*

[Characteristics of the studied sample of Siberian sturgeon *Acipenser baerii*

Вид	Обозначение	Число особей	Происхождение
Сибирский осетр. Ленское происхождение	AB_Di	55	Аквакультура. Экспериментальная популяция № 1 УЗВ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, ленское происхождение – ООО РТФ «Диана», Вологодская обл.
Сибирский осетр. Ленское происхождение	AB_MP	44	Аквакультура. Экспериментальная популяция № 2 УЗВ ВИЖ им. Л.К. Эрнста, ленское происхождение – МПЭРЗ, Московская обл., Можайский муниципальный округ, д. Горетово
Сибирский осетр. Ленское происхождение	AB_Ud	21	Аквакультура. Ленское происхождение. Осетровое рыбоводное хозяйство в г. Удомле, Тверская обл., г. Удомля
Сибирский осетр. Ленское происхождение	AB_Aq	18	Аквакультура. Ленское происхождение. Осетровое хозяйство «Акваферма», Ленинградская обл., Гатчинский муниципальный р-н, Войсковицкое сельское поселение
Сибирский осетр. Ленское происхождение	AB_Ma	39	Аквакультура. Мансуровское рыбоводное хозяйство МО, Истринский р-н, д. Алексеевка
Сибирский осетр. Енисейское происхождение	AB_Ep	33	Аквакультура. Рыбоводное хозяйство в селе Рыбное. Красноярский край, с. Рыбное
Сибирский осетр. Обское происхождение	AB_Ob	13	Аквакультура. ООО «Пышма-96», г. Тюмень
Сибирский осетр. Байкальское происхождение	AB_Va	5	Аквакультура. ФГБУ Главрыбвод «МПЭРЗ», Московская обл., Можайский муниципальный округ, д. Горетово

Выделение геномной ДНК проводили с использованием коммерческого набора «Экстран-2» (НПФ «Синтол»). Качество и целостность выделенной ДНК оценивали методом электрофореза в 1% агарозном геле.

На основе дополнительного тестирования микросателлитных маркеров была усовершенствована ранее разработанная мультиплексная панель для генетической паспортизации сибирского осетра, представленная в работе [Бардуков и др., 2023]. В состав панели было добавлено пять новых локусов (*As043*, *AcR13V*, *Ag18*, *Ag10*, *Afu39*), что повысило ее информативность и разрешающую способность.

В результате тестирования более 40 микросателлитных локусов, предназначенных для осетровых рыб, были отобраны 12 наиболее перспективных для генотипирования сибирского осетра [Georgescu et al., 2013; Kohlmann et al., 2017; Kohlmann et al., 2018; Hu et al., 2019] (табл.2).

Таблица 2

Характеристика выбранных микросателлитных маркеров для генетического анализа сибирского осетра

[Characterization of selected microsatellite markers for genetic analysis of Siberian sturgeon]

Название локусов	Диапазон аллелей по собственным данным, п.н.	Последовательность праймеров 5'– 3'
1 панель		
An20	135–190	F5'-AATAACAATCATTTACATGAGGCT-3'
		R5'-TGGTCAGTTGTTTTTTTATTGAT-3'
Aru18	130–145	F5'-CCTGGAACACGTCCAGTTTT -3'
		R5'-TGGGTGAATGTTTTTGGTGTG-3'
Agu38	100–120	F5'-ACTGGGGTTGAAGGACAGTG-3'
		R5'-TCCGTCTCATGTCCAAGGGTA-3'
As043	190–280	F5'-CGACCCTAGAAGGGTTCAGA-3'
		R5'-TCCTGCAACATGAAGTGAGC-3'
2 панель		
Ag49a	175–225	F5'-TGTTATCTGCTCTGATATTGATTCG-3'
		R5'-CGTTTTAAAGTTTGAACGGCA-3'
Agu37	120–140	F5'- ACATGGTAGCAAAATCCCAA-3'
		R5'- CAGCAAGCTTAGATGCATGG-3'
Ls19	120–160	F5'- CATCTTAGCCGTCTGGGTAC-3'
		R5'-CAGGTCCCTAATACAATGGC-3'
Agu41	170–230	F5'-AAGACAAACAGTGGCCCAAC-3'
		R5'-CAATGGCAGGTGCTACTGAA-3'
3 панель		
AcR13V	100–128	F5'-AGTAGTATTTTTAGTAGTCAGCGTA-3'
		R5'-CGCTGGTAAACCATGACATATG-3'
Ag18	220–250	F5'-CATCAAAGATTTTAGAAGGACATGTAG-3'
		R5'-TGTGCAATGCAATCAGAACA-3'
Ag10	225–290	F5'-AACAAGTTCTTACCTCGATTTTGG-3'
		R5'-GAGATTTGAACAAGACAGGAGGA-3'
Afu39	120–140	F5'-TTCTGAAGTTCACACATTG-3'
		R5'- ATGGAGCATTATTGGAAGG-3'

При разработке мультиплексной панели для сибирского осетра как тетраплоидного представителя осетровых использовали не более четырех локусов в 1 панели, каждый из которых имеет уникальную флуоресцентную метку (FAM, R6G, TAMRA, ROX). Использование большего числа локусов в панели затрудняет адекватную оценку дозы аллелей и тем самым повышает вероятность неверной интерпретации результатов генетического анализа. Данные STR-маркеры, а также пример их успешного комбинирования в мультиплексные ПЦР, представлены на рис. 1.

Оптимизация условий ПЦР включала подбор оптимальных соотношений компонентов ПЦР-смеси и проведение реакции с градиентом температур на этапе отжига праймеров. Качество амплификации визуализировали методом электрофореза в агарозном геле.

Были установлены оптимальные параметры реакционной смеси. Общий объем реакции составлял 14 мкл, в который входили: 1.5 мкл 10 × Turbo-буфера (ЗАО «Евроген», Россия); 1.5 мкл 2мМ смеси раствора dNTP; 0.3 мкл 10 мМ смеси праймеров; 1 ед. активности Smart Taq-полимеразы (ЗАО «Диалат Лтд.», Россия); 50–100 нг исследуемой геномной ДНК. Объем смеси доводили до 14 мкл деонизированной водой.

ПЦР проводили на амплификаторе Thermal Cycler SimpliAmp («Termo Fisher Scientific», Inc., США) по следующему протоколу:

1. Первичная денатурация: 10 минут при 94°C,

2. 38 циклов амплификации, каждый из которых включал:

- денатурация: 30 секунд при 95°C;
- отжиг праймеров: 40 секунд при 58°C;
- элонгация: 35 секунд при 72°C.

3. Финальная элонгация: 5 минут при 72°C.

Разработанный протокол позволяет эффективно и достоверно генотипировать особей сибирского осетра, что подтвердилось последующим успешным анализом всех исследуемых выборок.

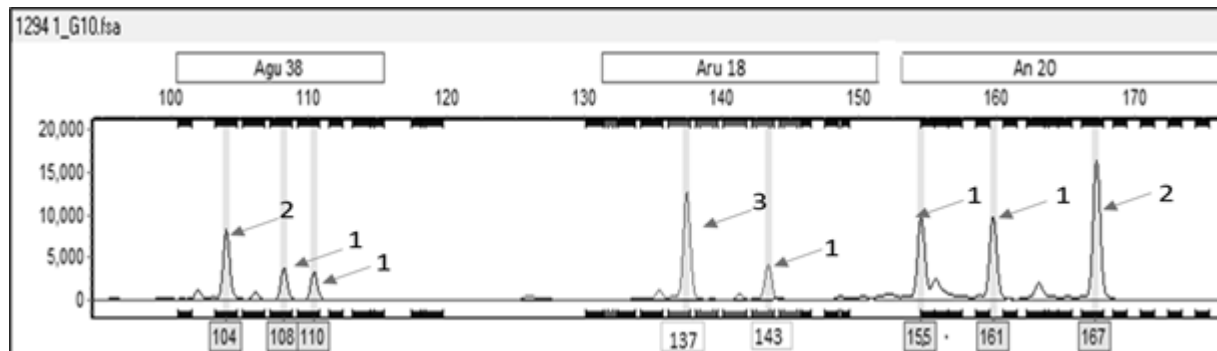


Рис. 1. Пример мультиплексирования микросателлитных локусов с сохранением дозы аллелей в панели № 1. Стрелками указана доза аллеля

[Example of multiplexing microsatellite loci with preservation of allele dosage in panel №1]

Фрагментный анализ выполняли на генетическом анализаторе «Нанофор 05» (НПФ «Синтол») с использованием встроенного программного обеспечения GeneMarker (Version 3.0.1).

Для тетраплоидных представителей осетровых рыб, в частности сибирского осетра, дозу каждого аллеля в микросателлитном локусе определяли в соответствии с методикой, ранее описанной в работе А.Е. Барминцевой [2018], а также в методических рекомендациях по проведению молекулярно-генетической экспертизы племенного материала сибирского осетра (*Acipenser baerii*), разводимого в товарной аквакультуре [Бардуков и др., 2024]. При стабильном прохождении ПЦР доза каждого аллеля определялась дискретно из расчета, что общее число аллелей на локус у каждого образца должно быть 4.

Расчет основных популяционно-генетических параметров: ожидаемой (H_E) и наблюдаемой (H_O) гетерозиготности, среднего числа аллелей на локус (N_A), среднего числа эффективных аллелей (N_{AE}), аллельного разнообразия (A_R), коэффициента инбридинга (F_{IS}), а также генетических дистанций по Нею (Nei , 1978) и индекса фиксации F_{ST} – проводили с использованием программы SPAGeDi 1.5d [Hardy, Vekemans, 2002].

График анализа главных координат (Principal Coordinate Analysis, PCoA) [Clark, Jasieniuk, 2011; Clark, 2019] построили на основе матрицы генетических дистанций, рассчитанных по методу [Bruvo et al., 2004].

Кластерный анализ для сибирского осетра из 5 рыбоводных хозяйств выполнили с помощью программного обеспечения STRUCTURE 2.3.4 [Pritchard, 2002].

Генетические сети, построенные по типу «сеть соседей» (Neighbor-Net) на основе матрицы попарных значений показателя F_{ST} визуализировали с использованием программы SplitsTree 4 (Версия 4.19.2) [SplitsTree6: эл. ресурс].

Результаты и их обсуждение

1. Характеристика генетического разнообразия ремонтно-маточных стад сибирского осетра ленской популяции

В результате микросателлитного анализа по 12 локусам были получены показатели генетического разнообразия для 5 исследуемых групп сибирского осетра. Сводные данные представлены в табл. 3.

Сводные данные по всем локусам демонстрируют сохранение высокого уровня генетического разнообразия в объединенной выборке: ожидаемая гетерозиготность $H_E = 0.701$, аллельное богатство $A_R = 6.77$. Однако сравнение отдельных хозяйств выявляет значительную дифференциацию. Наибольшее генетическое разнообразие сохранило стадо АВ_Ді, что подтверждается максимальными значениями числа аллелей ($N_A = 6.50$) и аллельного богатства ($A_R = 5.95$). Напротив, стадо АВ_МР характеризуется наименьшим генетическим разнообразием: $N_A = 5.00$, $A_R = 4.52$, $H_E = 0.593$. Коэффициент инбридинга F_{IS} варьирует между хозяйствами от -0.080 до 0.021 .

Проведенный анализ генетической изменчивости по 12 микросателлитным локусам предоставил детальную характеристику аллелофонда 5 ремонтно-маточных стад сибирского осетра ленской популяции заводского происхождения.

Таблица 3

Показатели генетического разнообразия в исследуемых группах сибирского осетра на основании полиморфизма 12 микросателлитных локусов
[Genetic diversity indices in the studied groups of Siberian sturgeon based on polymorphism of 12 microsatellite loci]

Группа	Показатель					
	N_A	N_{AE}	A_R	H_E	H_O	F_{IS}
Все	8.17±0.25	4.31±0.14	6.77±0.25	0.701±0.01	0.657±0.01	0.063±0.02
AB_Di	6.500	3.860	5.950	0.665	0.674	-0.014
AB_MP	5.000	3.080	4.520	0.593	0.640	-0.080
AB_Ud	5.580	3.670	5.500	0.679	0.674	0.008
AB_Aq	5.830	3.750	5.830	0.664	0.665	-0.002
AB_Ma	6.000	3.570	5.630	0.653	0.639	0.021

Примечания: N_A – среднее число аллелей на локус; N_{AE} – число эффективных аллелей на локус; A_R – аллельное разнообразие; H_E – ожидаемая гетерозиготность; H_O – наблюдаемая гетерозиготность; F_{IS} – коэффициент инбридинга.

Все исследуемые локусы оказались полиморфными, однако уровень их генетического разнообразия существенно варьировал. Наибольшим числом аллельных вариантов характеризовались локусы: *An20* (13 аллелей), *As043* (14 аллелей) и *Ag10* (12 аллелей), что делает их высокоинформативными для популяционно-генетических исследований. В противоположность этому локусы *AcR13V*, *Agu37*, *Ls19* и *Aru18* демонстрировали относительно низкий полиморфизм (4–5 аллелей), что может указывать на их консервативность.

Анализ распределения частот аллелей выявил генетические различия между рассматриваемыми хозяйствами. Наиболее часто встречаемые аллели по каждому микросателлитному локусу в различных рыбободных хозяйствах представлены в табл. 4.

Таблица 4

Аллели, обладающие высокой частотой по каждому локусу в рыбободных хозяйствах
[Alleles with high frequency at each locus in fish farms]

Локус	Группа				
	AB_Di	AB_MP	AB_Ud	AB_Aq	AB_Ma
<i>Agu38</i>	108 (0.586)	114 (0.347)	108 (0.464)	108 (0.639)	110 (0.256) 112 (0.199)
<i>An20</i>	157 (0.282)	151 (0.233)	164 (0.321)	164 (0.181)	157 (0.339)
	164 (0.209)	152 (0.392)		182 (0.111)	
<i>AcR13V</i>	123 (0.396)	127 (0.966)	123 (0.631)	127 (0.639)	127 (0.359)
<i>As043</i>	270 (0.191)	262 (0.494)	267 (0.238)	262 (0.347)	194 (0.122)
					274 (0.212)
<i>Ag49a</i>	202 (0.501)	202 (0.494)	202 (0.714)	202 (0.528)	202 (0.712)
		192 (0.341)		192 (0.347)	
<i>Agu37</i>	126 (0.755)	126 (0.659)	128 (0.429)	128 (0.514)	128 (0.558)
<i>Ls19</i>	138 (0.696)	135 (0.608)	142 (0.357)	142 (0.444)	138 (0.679)
<i>Agu41</i>	189 (0.359)	191 (0.364)	201 (0.298)	177 (0.389)	189 (0.353)
<i>Ag18</i>	228 (0.332)	236 (0.335)	236 (0.381)	228 (0.361)	228 (0.391)
					236 (0.339)
<i>Ag10</i>	262 (0.214)	238 (0.227)	250 (0.381)	238 (0.375)	254 (0.333)
		242 (0.210)		262 (0.361)	
		258 (0.233)			
<i>Afu39</i>	125 (0.377)	125 (0.273)	125 (0.393)	128 (0.306)	128 (0.455)
		128 (0.273)			
<i>Aru18</i>	137 (0.832)	137 (0.858)	137 (0.702)	137 (0.861)	137 (0.865)

Примечания: жирным шрифтом отмечены номера аллелей; в скобках указана частота встречаемости аллелей.

По локусу *AcR13V* в стаде AB_MP наблюдается практически фиксированный аллель 127 п.н. (частота 0.966), который в других хозяйствах присутствует со значительно более низкими частотами. Напротив, в стадах AB_Di и AB_Ud доминирует аллель 123 п.н. (частоты 0.396 и 0.631 соответственно).

Локус *Ls19* также демонстрирует выраженную межпопуляционную изменчивость. В стадах AB_Di и AB_Ma преобладает аллель 138 п.н. (0.696 и 0.679). В то же время для стад AB_Ud и AB_Aq характерна

высокая частота аллеля 142 п.н. (0.357 и 0.444 соответственно), указывающая на их потенциальную генетическую близость по этому маркеру.

Локус An20 позволяет идентифицировать стадо АВ_МР, для которого характерны высокие частоты аллелей 151 п.н. (0.233) и 152 п.н. (0.392) при крайне низкой частоте аллеля 157 п.н. (0.011). В свою очередь, в стаде АВ_Ма аллель 157 п.н. является одним из доминирующих (0.339). Редкий аллель 182 п.н. встречается с заметной частотой только в хозяйстве АВ_Аq (0.111).

Локус As043 показывает резкие различия в распределении аллеля 262 п.н.: его частота максимальна в АВ_МР (0.494), минимальна в АВ_Ди (0.032). Также высокая частота аллеля 274 п.н. наблюдается в стаде АВ_Ма (0.212) по сравнению с другими группами.

Для количественной оценки генетических различий между группами была рассчитана матрица генетических дистанций по *Nei* (1978) (табл. 5).

Таблица 5

Матрица генетических дистанций *Nei* (1978) между исследуемыми осетровыми хозяйствами
[Matrix of genetic distances *Nei* (1978) between the studied sturgeon farms]

Сравниваемая группа	АВ_Ди	АВ_МР	АВ_Уd	АВ_Аq	АВ_Ма
АВ_Ди		0.2765	0.1369	0.2154	0.1165
АВ_МР	0.2765		0.4646	0.2613	0.2665
АВ_Уd	0.1369	0.4646		0.1953	0.1136
АВ_Аq	0.2154	0.2613	0.1953		0.1984
АВ_Ма	0.1165	0.2665	0.1136	0.1984	

Наибольшая генетическая дистанция была обнаружена между группами АВ_МР и АВ_Уd (0.4646), при этом наименьшее генетическое расстояние отмечено между группами АВ_Уd и АВ_Ма (0.1136), что позволяет предположить их общее происхождение или активный обмен племенным материалом между рыбоводными хозяйствами. Для визуализации генетических дистанций между исследуемыми группами была построена филогенетическая сеть по методу «сеть соседей» (Neighbor-Net) на основе попарных генетических дистанций F_{ST} (рис. 2).

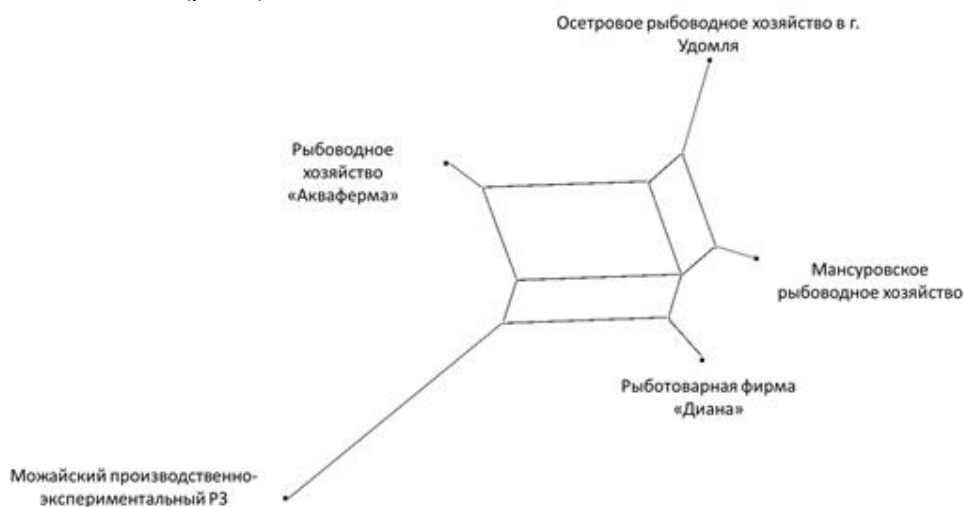


Рис. 2. Филогенетическое дерево, построенное методом «сеть соседей» (Neighbor-Net) на основе попарных генетических дистанций F_{ST}

[Phylogenetic tree constructed by the Neighbor-Net method based on pairwise genetic distances F_{ST}]

Для визуализации генетической дифференциации между исследуемыми группами был применен метод главных компонент (PCA). График построен на основании распределения аллелей микросателлитных локусов (рис. 3).

Филогенетическая сеть (Neighbor-Net), анализ главных компонент (PCA) показали четкое разделение выборки на два основных кластера. Первый кластер образован группой АВ_МР (Можайский производственно-экспериментальный рыбоводный завод), которая обособляется от всех остальных хозяйств на значительное генетическое расстояние. Такая выраженная генетическая изоляция может указывать на отсутствие пополнения маточного стада АВ_МР производителями извне на протяжении значительного времени. Второй кластер объединяют остальные четыре хозяйства. Внутри этого кластера наблюдается генетическая близость между группами АВ_Уd (Осетровое хозяйство в Удомле) и АВ_Ма (Мансуров-

ское рыбоводное хозяйство), что согласуется с наименьшим значением генетической дистанции Нея между ними.

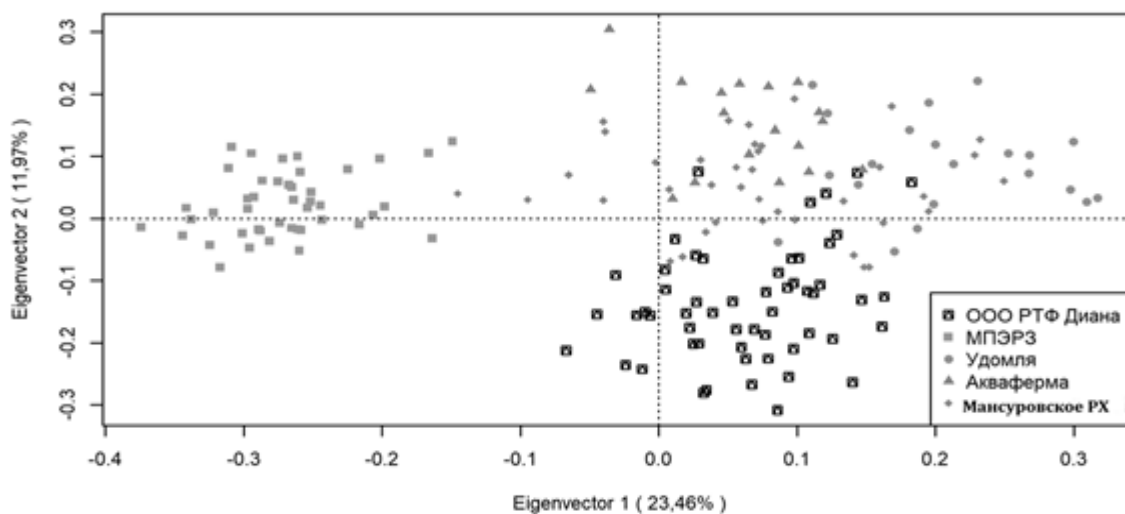


Рис. 3. Локализация особей сибирского осетра 5 рыбоводных предприятий в пространстве двух измерений на основании их генотипов по 12 микросателлитным локусам
[Localization of Siberian sturgeon individuals from 5 fish farms in a two-dimensional space based on their genotypes at 12 microsatellite loci]

Дополнительно был выполнен расчет формирования генетических кластеров в тестируемой выборке сибирского осетра из пяти различных рыбоводных хозяйств на основании коэффициента подобия Q (анализ выполнен в программе STRUCTURE) (рис. 4).

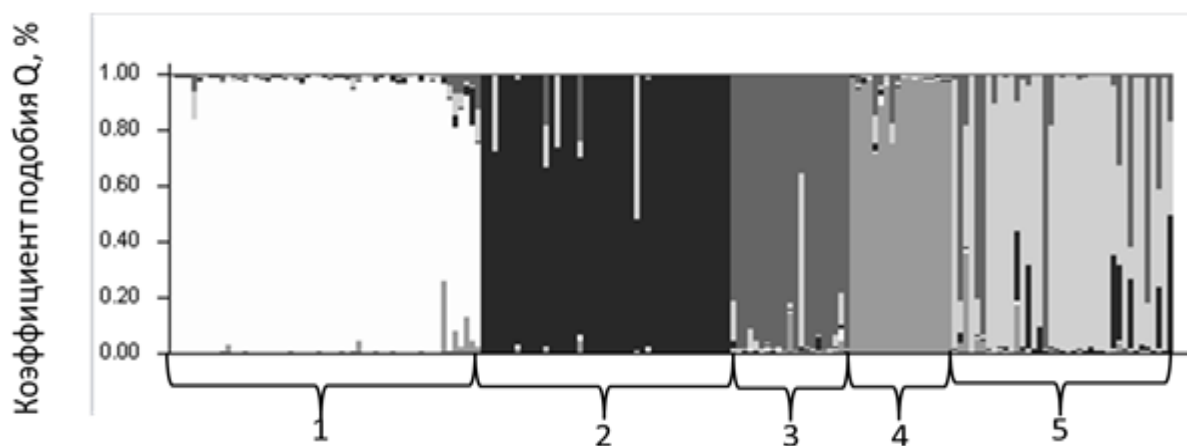


Рис. 4. Кластерный анализ особей сибирского осетра из 5-ти рыбоводных хозяйств, выполненный на основании частот аллелей 12-ти микросателлитных локусов в программе STRUCTURE для числа кластеров $K = 5$:

по оси X представлены особи исследованных групп (1 – ООО РТФ «Диана»; 2 – Можайский производственно-экспериментальный рыбоводный завод, 3 – Осетровое хозяйство в Удомле, 4 – Осетровое рыбоводное хозяйство «Акваферма», 5 – Мансуровское рыбоводное хозяйство); по оси Y – коэффициент подобия Q , %

[Cluster analysis of Siberian sturgeon individuals from 5 fish farms, performed based on the allele frequencies of 12 microsatellite loci in the STRUCTURE program for the number of clusters $K = 5$:

the X -axis represents individuals of the studied groups (1 - Diana RTF; 2 - Mozhaisk Production and Experimental Fish Hatchery; 3 - Udomlya Sturgeon Farm; 4 - Aquaferma Sturgeon Farm; 5 - Mansurovskoye Fish Farm); the Y -axis represents the similarity coefficient Q , %]

Кластеризация позволила корректно отнести каждую особь к своей генетической группе, соответствующей хозяйству происхождения. Это говорит о том, что данный тип расчетов имеет высокие перспективы для идентификации популяционной принадлежности.

2. Генетический анализ представителей domesticированного сибирского осетра, произошедшего из других географических популяций

Проведено сравнение особенностей полиморфизма микросателлитных локусов между представителями domesticированного сибирского осетра ленского, обского, байкальского и енисейского происхождения. Характеристики полиморфизма сравниваемых групп сибирского осетра представлены в табл. 6.

Таблица 6

Характеристики полиморфизма групп domesticированного сибирского осетра различного происхождения

[Characteristics of polymorphism of groups of domesticated Siberian sturgeon of different origins]

Сравниваемая группа	Показатели					
	N_A	N_{AE}	AR	H_E	H_O	F_i
По всем группам	13.64±0.52	5.36±0.39	6.36±0.37	0.746±0.02	0.681±0.01	0.088±0.03
AB_Di	7.45	4.19	5.24	0.701	0.706	-0.007
AB_MP	5.09	3.24	3.92	0.624	0.674	-0.082
AB_En	7.09	4.21	5.17	0.649	0.652	-0.005
AB_Ob	7.91	5.22	6.01	0.715	0.662	0.079
AB_Ba	5.91	5.40	5.91	0.733	0.703	0.047

Примечание: N_A – среднее число аллелей на локус. N_{AE} – число эффективных аллелей на локус; AR – аллельное разнообразие; H_O – наблюдаемая гетерозиготность. H_E – ожидаемая гетерозиготность, F_i – коэффициент инбридинга.

Анализ генетического разнообразия выявил значительные различия между группами различного происхождения. Стадо сибирского осетра обского происхождения (AB_Ob) продемонстрировало наибольшие значения среднего числа аллелей на локус ($N_A = 7.91$) и аллельного разнообразия ($AR = 6.01$) среди всех исследованных групп. При этом байкальское стадо (AB_Ba), несмотря на небольшую численность выборки, характеризовалось высокими показателями числа эффективных аллелей ($N_{AE} = 5.40$) и ожидаемой гетерозиготности ($H_E = 0.733$).

Между группами особой сибирского осетра различного происхождения были рассчитаны генетические дистанции, результаты представлены в табл. 7.

Таблица 7

Генетические дистанции, посчитанные с помощью индекса фиксации (F_{st}) между выборками сибирского осетра различного происхождения

[Genetic distances between samples of Siberian sturgeon of different origins calculated using the fixation index (F_{st})]

Сравниваемая группа	AB_Di	AB_MP	AB_En	AB_Ob	AB_Ba
AB_Di	-	0.1393	0.0954	0.1063	0.0614
AB_MP	0.1393	-	0.2100	0.1956	0.0966
AB_En	0.0954	0.2100	-	0.1043	0.1211
AB_Ob	0.1063	0.1956	0.1043	-	0.0800
AB_Ba	0.0614	0.0966	0.1211	0.0800	-

Проведенный микросателлитный анализ показал, что все сравниваемые группы сибирского осетра ленского, обского, енисейского и байкальского происхождения обладают генетической дифференциацией. В то же время сравнение значений генетических дистанций, приведенных в табл. 5 и 7 показывает влияние селекционной работы (или, возможно, эффекта основателя), проводимой в конкретном рыбноводном хозяйстве, на генетическую дифференциацию, связанную с распределением аллелей микросателлитных локусов, сопоставимо, а в некоторых случаях даже выше, чем влияние географической популяции, из которой происходит то или иное стадо сибирского осетра. Максимальные значения генетических дистанций между выборками сибирского осетра ленской аквакультуры значительно выше, чем большинство генетических дистанций, рассчитанных между выборками domesticированного сибирского осетра, произошедшего из разных географических популяций

Заключение

В России уже существуют и успешно применяются отечественные разработки для генетического анализа осетровых рыб. В частности, мультилокусная панель микросателлитных локусов (5 STR-локусов), разработанная учеными из ВНИРО [Барминцева, Мюге, 2013], которая широко используется в рыбноводной практике для решения таких задач, как подтверждение видовой и гибридной принадлежности особей осетровых рыб. Кроме того, тест-система «ГенЭксперт Осетр» (7 STR-локусов) (НПФ «Синтол») представляет собой готовое решение для генетической паспортизации.

Представленная в данной работе тест-система дополняет существующие методы генетического анализа. Ее использование позволяет не только проводить идентификацию, но и за счет расширенного состава STR-маркеров получать более детальную характеристику генетической структуры стад, что важно для селекционно-племенной работы.

Разработанная и оптимизированная мультиплексная панель микросателлитных маркеров доказала свою высокую эффективность для генетической паспортизации, идентификации популяционной принадлежности и оценки генетического разнообразия сибирского осетра в условиях аквакультуры. В целом, большинство проанализированных стад сохраняют относительно высокий уровень генетического разнообразия.

Внутривидовая генетическая дифференциация в аквакультуре сибирского осетра в значительной степени определяется не столько исходным географическим происхождением (Лена, Енисей, Обь, Байкал), сколько историей конкретного рыбоводного хозяйства. Эффект основателя, когда стадо создается из ограниченного числа производителей, и последующая селекционная работа без генетического мониторинга приводят к формированию уникальных генетических профилей, которые могут сильнее отличаться друг от друга, чем профили рыб из разных рек.

Сравнение доместигированных осетров разного происхождения подтвердило высокий генетический потенциал обской и байкальской групп. Однако, учитывая, что выборка для каждой группы (обская, енисейская, байкальская) была ограничена одним хозяйством, для формирования достоверной оценки генетического состояния аквакультурных стад в целом необходимо расширение выборки.

Для долгосрочного сохранения генетических ресурсов необходима организация системы регулярного генетического мониторинга ремонтно-маточных стад. Также в целях минимизации эффекта инбридинга и поддержания генетического разнообразия целесообразно наладить контролируемый обмен племенным материалом между рыбоводными хозяйствами.

Список источников

1. Бардуков Н.В. и др. Разработка мультиплексной панели микросателлитов для генетической паспортизации сибирского осетра (*Acipenser baerii*) // Сельскохозяйственная биология. 2023. Т. 58, № 6. С. 1057–1067. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.6.1057rus. EDN: OVCXZR.
2. Бардуков Н.В. и др. Методические рекомендации по проведению молекулярно-генетической экспертизы племенного материала сибирского осетра (*Acipenser baerii*), разводимого в товарной аквакультуре. Дубровицы, 2024. 32 с. EDN: AYMFAAS.
3. Барминцева А.Е. Филогеография и внутривидовой генетический полиморфизм сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 в природе и аквакультуре: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2018. 19 с. EDN: CBMUZY.
4. Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Использование микросателлитных локусов для установления видовой принадлежности осетровых (*Acipenseridae*) и выявления особой гибридного происхождения // Генетика. 2013. Т. 49, № 9. С. 1093–1105. DOI: 10.7868/S0016675813090038.
5. Малютин В.С., Рубан Г.И. К истории рыбоводного освоения сибирского осетра *Acipenser baerii* реки Лена для целей акклиматизации и товарного выращивания // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 3. С. 389–395. EDN: KFPGFX.
6. Рубан Г.И. Адаптивные эколого-морфологические особенности сибирского осетра (*Acipenser baerii* Brandt) // Биология внутренних вод. 2019. № 2-1. С. 71–78. DOI: 10.1134/S032096521902013X.
7. Синтол [Электронный ресурс]. URL: <https://www.syntol.ru/catalog/reagenty-dlya-geneticheskikh-analizatorov/genekspert-osyetr.html>
8. Bruvo R. et al. A simple method for the calculation of microsatellite genotype distances irrespective of ploidy level // Molecular Ecology. 2004. Vol. 13(7). P. 2101–2106. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02209.x. EDN: FPAHDJ.
9. Chandra G., Fopp-Bayat D. Trends in aquaculture and conservation of sturgeons: a review of molecular and cytogenetic tools // Reviews in Aquaculture. 2021. Vol. 13. P. 119–137. DOI: 10.1111/raq.12466.
10. Clark L.V., Jasieniuk M. Polysat: an R package for polyploid microsatellite analysis // Molecular Ecology Resources. 2011. Vol. 11. P. 562–566. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.02985.x.
11. Clark L.V. Polysat version 1.7 Tutorial Manual / University of Illinois at Urbana-Champaign, Department of Crop Sciences, 2019. URL: <https://github.com/lvclark/polysat/wiki> (дата обращения: 04.09.2025).
12. Georgescu S. et al. Characterization of five microsatellites in the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* from aquaculture // Journal of Animal Science and Biotechnology. 2013. Vol. 46. P. 95–98.
13. Hardy O., Vekemans X. SPAGeDI: A versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels // Molecular Ecology Notes. 2002. Vol. 2. P. 618–620. DOI: 10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x.

14. Hu Y. et al. Development and characterization of novel cross–species tetranucleotide microsatellite markers for sterlet (*Acipenser ruthenus*) from Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*) / Chinese Sturgeon Research Institute. Yichang, 2019. P. 3–10.
15. Kalia R.K. et al. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants // *Euphytica*. 2011. Vol. 177. P. 309–334. DOI: 10.1007/s10681-010-0286-9.
16. Kohlmann K. et al. New microsatellite multiplex PCR sets for genetic studies of the sterlet sturgeon, *Acipenser ruthenus* // *Environmental Biotechnology*. 2017. V. 13. P. 11–17.
17. Kohlmann K. et al. Validation of 12 species-specific, tetrasomic microsatellite loci from the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, for genetic broodstock management // *Aquaculture International*. 2018. Vol. 26. P. 1365–1376. DOI: 10.1007/s10499-018-0290-y.
18. Liu Y. et al. Paternity assignment in the polyploid *Acipenser dabryanus* based on a novel microsatellite marker system // *PLoS One*. 2017. Vol. 12(9). Art. e0185280. DOI: 10.1371/journal.pone.0185280.
19. Panagiotopoulou H. et al. Microsatellite multiplex assay for the analysis of Atlantic sturgeon populations // *Journal of Applied Genetics*. 2014. Vol. 55(4). P. 505–510. DOI: 10.1007/s13353-014-0216-y.
20. Pritchard J.K., Wen W. Documentation for structure software: Version 2. Department of Human Genetics, University of Chicago, 2002. URL: <http://pritch.bsd.uchicago.edu>.
21. Rajkov J., Shao Z., Berrebi P. Evolution of Polyploidy and Functional Diploidization in Sturgeons: Microsatellite Analysis in 10 Sturgeon Species // *Journal of Heredity*. 2014. Vol. 105, iss. 4. P. 521–531. DOI: 10.1093/jhered/esu027.
22. Ruban G.I. Geographical Distribution, Ecological and Biological Characteristics of the Siberian Sturgeon Species // *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*. Vol. 1. Biology / ed. by P. Williot, G. Nonnotte, D. Vizziano-Cantonnet, M. Chebanov. Springer, Cham, 2018. DOI: 10.1007/978-3-319-61664-3_1.
23. Shivaramu S. et al. Ploidy Levels and Fitness-Related Traits in Purebreds and Hybrids Originating from Sterlet (*Acipenser ruthenus*) and Unusual Ploidy Levels of Siberian Sturgeon (*A. baerii*) // *Genes*. 2020. Vol. 11(10). Art. 1164. DOI: 10.3390/genes11101164.
24. SplitsTree6. URL: <https://software-ab.cs.uni-tuebingen.de/download/splitstree6/welcome.html>.
25. Toth G., Gaspari Z., Jurka J. Microsatellites in different eukaryotic genomes: survey and analysis // *Genome Research*. 2000. Vol. 10(7). P. 967–981. DOI: 10.1101/gr.10.7.967.
26. Wang J. et al. Developing microsatellite duplex PCR reactions for sterlet (*Acipenser ruthenus*) and their application in parentage identification // *Scientific Reports*. 2022. Vol. 12. Art. 12036. DOI: 10.1038/s41598-022-16194-3
27. Williot P. et al. (eds.) *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*. Vol. 1. Biology / Springer International Publishing, 2018. 497 p. DOI: 10.1007/978-3-319-61664-3.
28. Yang S. et al. Identification of Hybrid Sturgeon (*Acipenser baerii* × *Acipenser schrenckii*) from Their Parents Using Germplasm // *Animals*. 2025. Vol. 15(7). Art. 907. DOI: 10.3390/ANI15070907.

References

1. Bardukov N.V., Nikipelova A.K., Belous A.A., Zinovieva N.A. [Development of a multiplex panel of microsatellites for genetic studies of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*)]. *Sel'skhozjajstvennaja biologija*. V. 58, No. 6 (2023): pp. 1057-1067. (In Russ.). DOI 10.15389/agrobiol.2023.6.1057rus. EDN: OVCXZR.
2. Bardukov N.V., Nikipelova A.K., Nikipelov V.I. et al. *Metodičeskie rekomendacii po provedeniju molekularno-genetičeskoj ekspertizy` plemennogo materiala sibirskogo osetra (Acipenser baerii), razvodimogo v tovarnoj akvakul'ture* [Guidelines for conducting molecular genetic examination of Siberian sturgeon (*Acipenser baerii*) breeding material used in commercial aquaculture]. Dubrovicy, 2024. 32 p. (In Russ.). EDN: AYMFAS.
3. Barmintseva A.E. *Filogeografiya i vnutrividovoj geneticheskij polimorfizm sibirskogo osetra Acipenser baerii Brandt, 1869 v prirode i akvakul'ture: Avtoryf. diss. kand. boil. nauk* [Phylogeography and intraspecific genetic polymorphism of the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* Brandt, 1869 in nature and aquaculture: diss. Cand. of Biological Sciences]. Moscow, 2018. 19 p. (In Russ.). EDN: CBMUZY.
4. Barmintseva A.E., Muge N.S. The use of microsatellite loci for identification of sturgeon species (*Acipenseridae*) and hybrid forms]. *Russian Journal of Genetics*. V. 49, No. 9 (2013): pp. 950-961. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0016675813090038.
5. Malyutin V.S., Ruban G.I. [On the history of fish husbandry of Siberian sturgeon *Acipenser baerii* from the Lena River for acclimatization and commercial cultivation]. *Voprosy ichtiologii*. V. 49, No. 3 (2009): pp. 389-395. (In Russ.). EDN: KFPGFX.
6. Ruban G.I. [Adaptive ecological and morphological features of the Siberian sturgeon (*Acipenser Baerii* Brandt)]. *Biologija vnutrennich vod*. No. 2-1. (2019): pp. 71-78. (In Russ.). DOI: 10.1134/S032096521902013X.
7. Synthol [Electronic resource]. Available at: <https://www.syntol.ru/catalog/reagenty-dlya-geneticheskikh-analizatorov/genespert-osyetr.html>.

8. Bruvo R., Michiels N.K., D'souza T.G. et al. A simple method for the calculation of microsatellite genotype distances irrespective of ploidy level, *Molecular Ecology*. V. 13(7) (2004): pp. 2101-2106. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2004.02209.x.
9. Chandra G., Fopp-Bayat D. Trends in aquaculture and conservation of sturgeons: a review of molecular and cytogenetic tools. *Reviews in Aquaculture*. V. 13 (2021): pp. 119-137. DOI: 10.1111/raq.12466.
10. Clark L.V., Jasieniuk M. Polysat: an R package for polyploid microsatellite analysis. *Molecular Ecology Resources*. V. 11 (2011): pp. 562–566. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2011.02985.x.
11. Clark L.V. Polysat version 1.7 Tutorial Manual. University of Illinois at Urbana-Champaign, Department of Crop Sciences, 2019. Available at: <https://github.com/lvclark/polysat/wiki> (accessed 04.09.2025).
12. Georgescu S., Sergiu E., Canareica O., Popa G., Dudu A., Costache M. Characterization of five microsatellites in the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* from aquaculture. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. V. 46 (2013): pp. 95-98.
13. Hardy O., Vekemans X. SPAGeDI: A versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*. V. 2 (2002): pp. 618-620. DOI: 10.1046/j.1471-8286.2002.00305.x.
14. Hu Y. et al. Development and characterization of novel cross–species tetranucleotide microsatellite markers for sterlet (*Acipenser ruthenus*) from Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*). *Chinese Sturgeon Research Institute. Yichang*, (2019): pp. 3-10.
15. Kalia R.K., Rai M.K., Kalia S. et al. Microsatellite markers: an overview of the recent progress in plants. *Euphytica*. V. 177 (2011): pp. 309-334. DOI: 10.1007/s10681-010-0286-9.
16. Kohlmann K., Kersten P., Gessner J. et al. New microsatellite multiplex PCR sets for genetic studies of the sterlet sturgeon, *Acipenser ruthenus*. *Environmental Biotechnology*. V. 13 (2017): pp. 11-17.
17. Kohlmann K., Kersten P., Geßner J. et al. Validation of 12 species-specific, tetrasomic microsatellite loci from the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, for genetic broodstock management. *Aquaculture International*. V. 26 (2018): pp. 1365-1376. DOI: 10.1007/s10499-018-0290-y.
18. Liu Y., Chen Y., Gong Q. et al. Paternity assignment in the polyploid *Acipenser dabryanus* based on a novel microsatellite marker system. *PLoS One*. V. 12(9) (2017). Art. e0185280. DOI: 10.1371/journal.pone.0185280.
19. Panagiotopoulou H., Popovic D., Zalewska K. et al. Microsatellite multiplex assay for the analysis of Atlantic sturgeon populations. *Journal of Applied Genetics*. V. 55(4) (2014): pp. 505-510. DOI: 10.1007/s13353-014-0216-y.
20. Pritchard J.K., Wen W. Documentation for structure software: Version 2. Department of Human Genetics, University of Chicago, 2002. Available at: <http://pritch.bsd.uchicago.edu>.
21. Rajkov J., Shao Z., Berrebi P. Evolution of Polyploidy and Functional Diploidization in Sturgeons: Microsatellite Analysis in 10 Sturgeon Species. *Journal of Heredity*. V. 105, iss. 4 (2014): pp. 521-531. DOI: 10.1093/jhered/esu027.
22. Ruban G.I. Geographical Distribution, Ecological and Biological Characteristics of the Siberian Sturgeon Species. In: Williot P., Nonnotte G., Vizziano-Cantonnet D., Chebanov M. (eds.). *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*, V. 1. Biology. Springer, Cham, 2018. DOI: 10.1007/978-3-319-61664-3_1.
23. Shivaramu S., Lebeda I., Vuong D.T. et al. Ploidy Levels and Fitness-Related Traits in Purebreds and Hybrids Originating from Sterlet (*Acipenser ruthenus*) and Unusual Ploidy Levels of Siberian Sturgeon (*A. baerii*). *Genes*. V. 11(10) (2020). Art. 1164. DOI: 10.3390/genes11101164.
24. Splitstree6. Available at: <https://software-ab.cs.uni-tuebingen.de/download/splitstree6/welcome.html>.
25. Toth G., Gaspari Z., Jurka J. Microsatellites in different eukaryotic genomes: survey and analysis. *Genome Research*. V. 10(7) (2000): pp. 967-981. DOI: 10.1101/gr.10.7.967.
26. Wang J., Sun Z., Jiang L. et al. Developing microsatellite duplex PCR reactions for sterlet (*Acipenser ruthenus*) and their application in parentage identification. *Scientific Reports*. V. 12 (2022). Art. 12036. DOI: 10.1038/s41598-022-16194-3.
27. Williot P., Nonnotte G., Vizziano D., Chebanov M. (eds.) *The Siberian Sturgeon (Acipenser baerii, Brandt, 1869)*. V. 1. Biology. Springer International Publishing, 2018. DOI: 10.1007/978-3-319-61664-3.
28. Yang S., Zhao Z., Xu Z. et al. Identification of Hybrid Sturgeon (*Acipenser baerii* × *Acipenser schrenckii*) from Their Parents Using Germplasm. *Animals*. V. 15(7) (2025). Art. 907. DOI: 10.3390/ANI15070907.

Статья поступила в редакцию 11.12.2025; одобрена после рецензирования 19.12.2025; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 11.12.2025; approved after reviewing 19.12.2025; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

Амина Кумаровна Никипелова – nikipelova_aminavij@mail.ru, аспирант, младший научный сотрудник;
Арсен Владимирович Доцев – asnd@mail.ru, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник;
Николай Владимирович Бардуков – bardukv-nikolajj@mail.ru, научный сотрудник;
Владислав Игоревич Никипелов – vladnikipelovvij@mail.ru, младший научный сотрудник;
Анна Александровна Белоус – belousa663@gmail.com, заведующая лабораторией, старший научный сотрудник.

Information about the authors

Amina K. Nikipelova – nikipelova_aminavij@mail.ru, Postgraduate Student, Junior Researcher;
Arsen V. Dotsev – asnd@mail.ru, PhD (Biology), Leading Researcher;
Nikolay V. Bardukov – bardukv-nikolajj@mail.ru, Researcher;
Vladislav I. Nikipelov – vladnikipelovvij@mail.ru, Junior Researcher;
Anna A. Belous – belousa663@gmail.com, Senior Researcher.

Вклад авторов:

Никипелова А. К. – концепция исследования; сбор данных; написание исходного текста.
Доцев А. В. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста.
Бардуков Н. В. – концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.
Никипелов В. И. – выполнение лабораторных исследований; статистическая обработка данных.
Белоус А. А. – концепция исследования; оформление статьи.

Contribution of the authors:

Nikipelova A. K. – research concept; data collection; writing the draft.
Dotsev A. V. – research supervision; research concept; text revision.
Bardukov N. V. – research concept; text revision; final conclusions.
Nikipelov V. I. – performing laboratory tests; statistical processing of results.
Belous A. A. – research concept; article formatting.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interests.

Научная статья

УДК 504.05+574.47+592+631.4

EDN: MSBPEV

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-55-72



Оценка состояния экосистем в зоне воздействия горнодобывающих предприятий Среднего Прикамья

Виктор Евгеньевич Ефимик^{1✉}, Наталья Васильевна Митракова²,
Елена Герасимовна Ефимик³, Гюлли Шамсаддин кызы Фарзалиева⁴

^{1–4}Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

¹✉ efimik.viktor@mail.ru

²mitrakovanatalya@mail.ru

³efimik.elena@mail.ru

⁴fgsh@psu.ru

Аннотация. Настоящее исследование является продолжением работ, начатых авторами в 2021 г., как комплексное изучение почв, растительности и подстильно-почвенной мезофауны на территории эксплуатации Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей. Целью данной работы стала сравнительная оценка состояния биотических компонентов природных и антропогенно-измененных экосистем на изучаемой территории. Для этого на 10 учетных площадках проводились описания растительности, отбор почвенных проб, морфологический и физико-химический анализ почв, оценивалось таксономическое разнообразие и структура населения почвенно-подстильных беспозвоночных, проведен корреляционный анализ количественных показателей почвенной мезофауны с химическими свойствами почв исследуемых участков в болотных, луговых и лесных экосистемах в пределах зоны добычи и складирования отходов калийно-магниевых солей. Среди изученных верховые болота, суходольный луг и все лесные биогеоценозы не испытывают нагрузки засолением, что нельзя сказать о пойменных лугах, которые подвержены воздействию высокоминерализованных вод. Аллювиальные солончаковые почвы долин малых рек характеризуются засолением средней и высокой степени, сумма токсичных солей в верхних горизонтах варьирует от 0.3 и 0.9%, снижаясь до 0.26 и 0.1% в нижних слоях; доминирующими ионами являются Cl^- , Ca^{2+} и Mg^{2+} . В условиях таких почв происходит частичная трансформация видового состава растительных сообществ. Местные виды частично исчезают, а их место занимают устойчивые к засолению прибрежно-водные и влаголюбивые растения, нередко в том числе факультативно-галофитные и сорно-луговые. Мезофауна пойменных лугов имеет низкое таксономическое разнообразие и бедное население беспозвоночных за счет отсутствия типичных почвенных обитателей (*Enchytraeida*, *Lumbricidae*, *Elateridae*, *Chilopoda* и др.), при этом специализированных, устойчивых к засолению (галофильных) видов беспозвоночных не обнаружено. Результаты корреляционного анализа количественных характеристик почвенной мезофауны с химическими свойствами почв показали, что беспозвоночные, особенно насекомые, снижают свою численность при увеличении кислотности и концентрации токсичных солей в почвах.

Ключевые слова: почвенно-подстильная мезофауна, болотные, луговые и лесные экосистемы, техногенное засоление, Среднее Прикамье

Для цитирования: Оценка состояния экосистем в зоне воздействия горнодобывающих предприятий Среднего Прикамья / В. Е. Ефимик, Н. В. Митракова, Е. Г. Ефимик, Г. Ш. Фарзалиева // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 55–72. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-55-72>.

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки РФ проект FSNF-2025-0011; авторы выражают благодарность профессору кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии Пермского государственного национального исследовательского университета С. Л. Есюнину за помощь в определении пауков и студенту той же кафедры Н. С. Половникову за помощь в сборе материала по беспозвоночным.

Assessing ecosystem state in the impact zone of mining enterprises in the Middle Kama region

Viktor E. Efimik^{1✉}, Natalya V. Mitrakova², Elena G. Efimik³, Gyulli Sh. Farzalieva⁴

¹⁻⁴ Perm State University, Perm, Russia

^{1✉} efimik.viktor@mail.ru

² mitrakovanatalya@mail.ru

³ efimik.elena@mail.ru

⁴ fgsh@psu.ru

Abstract. This research continues the comprehensive study of soils, vegetation, and soil-and-litter mesofauna in typical biotopes initiated in 2021 within the Verkhnekamskoye Potash-Magnesium Deposit. The objective of this study is to comparatively assess biotopes located near industrial facilities and waste disposal areas, as well as in regions experiencing severe soil salinity. To characterize the vegetation and fauna at the survey locations, we conducted geobotanical field descriptions, collected invertebrates through soil sampling, and employed conventional methods to investigate soil properties. The taxonomic diversity and population dynamics of soil-litter invertebrates were examined at ten survey locations. Simultaneously, vegetation descriptions were recorded, and both morphological and physicochemical soil analyses were conducted. Additionally, a correlation analysis was carried out to relate the quantitative parameters of soil mesofauna to the chemical properties of the study site soils, and to relate the quantitative parameters of litter-dwelling invertebrates to those of litter or sod. The floodplain meadows along small rivers, exposed to waters with high mineral content, differed from typical biotopes. The alluvial solonchak soils found in small river valleys exhibit moderate to high levels of salinity. The total concentration of toxic salts in the upper soil horizons ranges from 0.3% to 0.9%, decreasing to a range of 0.26% to 0.1% in the deeper layers. The dominant ions are Cl⁻, Ca²⁺, and Mg²⁺. On such soils, the floristic diversity of plant communities undergoes notable changes. This is manifested in a partial loss of native species and the invasion by salt-tolerant local coastal-aquatic and moisture-loving plants, including facultative halophytes and sometimes ruderal meadow species. The mesofauna present in floodplain meadows exhibits low taxonomic diversity and a sparse population of invertebrates, primarily due to the lack of typical soil-dwelling organisms (such as Enchytraeida, Lumbricidae, Elateridae, Chilopoda, etc.). No obligate salt-tolerant (halophilic) invertebrates were identified. Correlation analysis between the quantitative characteristics of soil mesofauna and soil chemical properties revealed that invertebrates, particularly insects, generally experience a decline in abundance as soil acidity and toxic salt concentrations increase.

Keywords: soil-litter mesofauna, bog, meadow, and forest ecosystems, technogenic salinisation, Middle Pri-kamye Region

For citation: Efimik V. E., Mitrakova N. V., Efimik E. G., Farzalieva G. Sh. [Assessing ecosystem state in the impact zone of mining enterprises in the Middle Kama region]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 55-72. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-55-72>.

Acknowledgments: the work was supported by the Ministry of Education and Science of the Russian Federation, Project № FSNF-2025-0011; the authors would like to thank S. L. Esyunin, professor of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology at Perm State University, for his help in identifying spiders and N. S. Polovnikov, a student of the same department, for his help in collecting material on invertebrates.

Введение

Антропогенное и промышленное воздействие на природу изучается давно и активно как за рубежом, так и в нашей стране [Bengtsson, Rundgren, 1984; Воробейчик, Садыков, Фарафонов, 1994; Блинова, Редькина, 2005; Демаков и др., 2013; Gurov, Gurova, Pet'ko, 2014; Zhang, Van Gestel, Li, 2022 и др.]. Исследования, проведенные в ряде промышленных регионов России, показали, что при загрязнении воздушной среды выбросами металлургических комбинатов, химических предприятий и тепловых электростанций происходит изменение основных структурных параметров почвенной фауны: численности, биомассы, таксономического и трофического составов [Воробейчик, Садыков, Фарафонов, 1994; Блинова, Редькина, 2005; Автаева, 2008; Танасевич, Рыбалов, Камаев, 2009; Воробейчик и др., 2012; Демаков и др., 2013].

Растительные сообщества на территориях, подвергающихся воздействию промышленных предприятий, также претерпевают определенные изменения (в некоторых случаях – очень существенные). Это

отмечается как в других регионах [Zvereva, Kozlov, 2012; Rahmonov et al., 2023; Соколова и др., 2025], так и в Пермском крае [Москвина, Молганова, Овеснов, 2023; Ефимик, 2025].

Для каждой конкретной территории набор поллютантов и виды загрязнений зависят главным образом от специализации работающих здесь промышленных предприятий. На территории Пермского края расположены крупнейшие в России предприятия по добыче калийно-магниевых солей, при функционировании которых одной из основных экологических проблем является техногенное засоление [Хайрулина, 2014; Baklanov et al., 2019; Еремченко, Пахоруков, Шестаков, 2020]. Наиболее подвержены воздействию высокоминерализованных хлоридно-натриевых вод поймы малых рек на территории Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей [Еремченко, Пахоруков, Шестаков, 2020; Khayrulina et al., 2021].

Техногенное засоление оказывает непосредственное влияние на почвы, растительные сообщества и связанные с ними комплексы почвенных беспозвоночных. Но влияние этого фактора, как и степень его проявления, на указанные группы живых организмов детально не изучено. Непонятно, насколько серьезными могут быть последствия длительного засоления, в каких условиях это влияние выражено сильнее, снижается ли биоразнообразие и, соответственно, устойчивость экосистем. В связи с этим становится актуальным изучение влияния техногенного засоления на растительность и почвенную мезофауну в Прикамье.

В последнее время в литературе чаще встречаются работы по изучению влияния солености почвы на отдельные модельные группы беспозвоночных, такие как коллемболы, энхитреиды, клещи [Pereira et al., 2015; Bicho, Scott-Fordsmand, Amorim, 2024] дождевые черви [Fang et al., 2025], а также на отдельные виды растений [Inelova, 2024]. Публикации, посвященные комплексному изучению последствий засоления бореальных экосистем, только появляются [Ефимик, Фарзалиева, Есюнин, 2022; Efimik et al., 2024].

Данное исследование является продолжением работ, начатых нами в 2021 г. как комплексное изучение почв, растительности и мезофауны типичных биотопов на территории эксплуатации Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей, которое в Пермском крае проводилось впервые [Ефимик, Фарзалиева, Есюнин, 2022; Efimik et al., 2024]. Целью настоящей работы стала сравнительная оценка состояния биотических компонентов природных и антропогенно-измененных экосистем на изучаемой территории.

Материалы и методика

Краткую характеристику Верхнекамского месторождения калийных солей мы давали ранее [Efimik et al., 2024]. В июле – августе 2024 г. на территории месторождения нами было обследовано 10 биотопов: два типа болот (пл. 1, 2), три типа лугов (пл. 3–5) и пять типов лесов (пл. 6–10) (рис. 1). Материал собирался на 10 учетных площадках в пределах указанных биотопов. На учетных площадках проведены геоботанические описания, взяты пробы беспозвоночных верхнего почвенного и подстилочного ярусов, составлены описания почв с отбором проб для морфологического и физико-химического анализа.

На основе полевых геоботанических описаний была составлена характеристика растительности учетных площадок [Методы изучения ..., 2002; Ипатов, Мирин, 2008]. Видовая принадлежность растений определялась непосредственно на местности, а также в камеральных условиях по собранному гербарному материалу с использованием преимущественно региональных определителей.

Мезофауна подстилки и верхнего почвенного слоя (0–15 см) собиралась по стандартной методике почвенных проб [Гиляров, 1975]. На всех 10 учетных площадках было взято по 10 проб размером 25×25 см каждая. Выемка беспозвоночных из проб производилась на месте. Их идентификация осуществлялась в камеральных условиях, где они определялись до отряда и/или семейства, подсчитывались и взвешивались. Модельные группы беспозвоночных животных – пауки, сенокосцы и многоножки – определялись до вида.

Отбор проб почв проведен на каждом исследованном участке в двух горизонтах. В почвенных пробах определены следующие показатели: органическое вещество методом мокрого сжигания по И.В. Тюрину [Теория и практика ..., 2006]; актуальная и обменная кислотность (pHвод, pHсол) потенциметрическим методом; содержание подвижных соединений калия методом пламенной фотометрии в солянокислой вытяжке; емкость катионного обмена (ЕКО) по методу Бобко – Аскинази – Алешина¹; гидролитическая кислотность – методом Капшена (в вытяжке 1М CH₃COONa), основанном на титровании 1 н щелочью в присутствии фенолфталеина [Теория и практика..., 2006]. Количество и качество растворимых солей

¹ ГОСТ 17.4.4.01–84. Охрана природы. Почвы. Методы определения емкости катионного обмена. Межгосударственный стандарт. М.: Стандартинформ, 2008. 6 с.

определяли в водной вытяжке: Na^+ и K^+ – методом пламенной фотометрии; Cl^- – титрованием с азотно-кислым серебром; Ca^{2+} , Mg^{2+} – трилометрическим методом²; SO_4^{2-} – турбидиметрическим методом³.

Сумму токсичных солей определяли расчетным методом по Н.И. Базилевич и Е.И. Панкова [1968].

Статистическая обработка данных проводилась алгоритмами программ MS Excel 2013. Корреляционный анализ (Пирсона) количественных показателей почвенной мезофауны с химическими свойствами почв и подстилочных беспозвоночных с параметрами подстилки или дернины реализован в программе Past 4.13 [Hammer, Harper, Ryan, 2001].

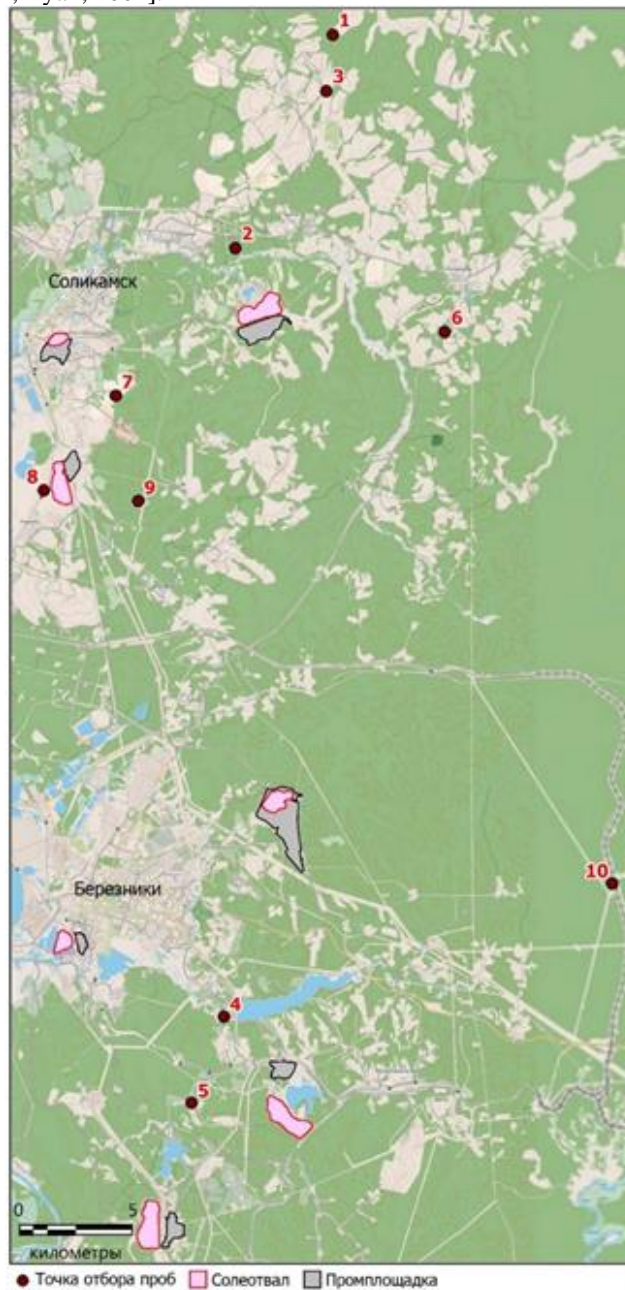


Рис. 1. Места отбора проб на территории Верхнекамского месторождения калийных солей.

Обозначения: 1–10 – номера площадок как в тексте

[Sampling sites on the Verkhnekamskoye potash salt deposit territory.

Designations: 1-10 – site numbers as in the text]

² ГОСТ 26428-85. Почвы. Методы определения кальция и магния в водной вытяжке. Сб. ГОСТов. М.: Изд-во стандартов, 1985. С. 32–39.

³ ГОСТ 26426-85. Почвы. Методы определения иона сульфата в водной вытяжке. Сб. ГОСТов. М.: Изд-во стандартов, 1985. С. 21–27.

Результаты и их обсуждение

Ниже представлен анализ результатов по группам биогеоценозов: болота (верховое пушицево-сфагновое (пл. 1) и верховое осоково-сфагновое осушаемое (пл. 2)), луга (суходольный разнотравно-злаковый луг (пл. 3), пойменные луга (пл. 4–5) и леса. Среди последних были изучены: вырубка на месте елово-соснового леса (пл. 6), ельник черничный (пл. 7), елово-березовый заболоченный лес (пл. 8), березово-пихтово-еловый лес (пл. 9) и липово-елово-березовый лес (пл. 10).

В соответствии с ботанико-географическим районированием Пермского края [Овеснов, 2000], учетные площадки расположены в районе среднетаежных Камско-Печорско-Западноуральских пихтово-еловых лесов в подрайоне с преобладанием пихтово-еловых лесов (пл. 1–3, 6–9) и в районе южнотаежных Камско-Печорско-Западноуральских пихтово-еловых лесов с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте темнохвойных (пл. 4, 5, 10).

Болота (пл. 1–2)

Болота на территории исследования широко распространены. Обследованы два болота верхового типа с характерным флористическим комплексом.

Верховое олиготрофное пушицево-сфагновое болото (пл. 1) имеет типичный флористический состав. Доминантами мохового яруса являются виды рода *Sphagnum*. Из трав наиболее обильны представители семейства *Cyperaceae* (*Eriophorum vaginatum* L., *Carex globularis* L., *C. disperma* Dew.) и полукустарнички из семейства *Ericaceae* (*Vaccinium myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *Oxycoccus palustris* Pers., *Andromeda polifolia* L., *Ledum palustre* L.) и др. Болото окружено зарастающей вырубкой. Зарастание вырубки происходит сосной обыкновенной, березой повислой (*Betula pendula* Roth) и б. пушистой (*B. pubescens* Ehrh.), единично встречается ель сибирская (*Picea obovata* Ledeb.). На границе собственно болота и вырубки расположено чернично-осоково-сфагновое сосновое редколесье с разреженным древостоем из *Pinus sylvestris* L. Разнообразие сосудистых растений болота низкое, что характерно для всех олиготрофных верховых болот данного ботанико-географического района.

Профиль почвы данного болота состоит из торфяного горизонта мощностью около 15 см и глеевой подстилающей песчаной породы. Верхняя часть торфяного горизонта состоит из сфагнового очеса, представляющего собой вертикально расположенные стебельки сфагновых мхов соломенно-желтого или буровато-желтого цвета, обычно сильно насыщенного влагой. Торфяно-глеезем характеризуется резко кислой реакцией среды ($pH_{\text{водн.}} = 3.8-4.2$; $pH_{\text{сол.}} = 2.9-3.4$). Содержание каждого из катионов и анионов не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы. Содержание органического вещества в торфяном горизонте более 98.5%, в глеевой породе – 1.8%. Емкость катионного обмена выше средней (20–50 мг-экв/100 г почвы); содержание в почве обменного калия по профилю резко убывающее – от очень высокого (>100 мг/100 г почвы) на глубине 0–15 см до очень низкого на глубине 15–30 см (1 мг/100 г почвы).

Верховое осоково-сфагновое осушаемое болото (пл. 2). Большая часть болотного массива осушена в связи с мелиоративными мероприятиями. Дренажная система на болоте привела к зарастанию ранее заболоченных биотопов густым подростом из березы пушистой, некоторые участки более активно зарастают сосной обыкновенной. В травяно-кустарничковом ярусе верховых болотных биотопов обильны вересковые кустарники и кустарнички: *Ledum palustre*, *Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus palustris*, *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, также обильны *Eriophorum vaginatum*, осоки (*Carex disperma*, *C. limosa* L.), встречаются *Drosera rotundifolia* L., отдельные особи *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs., по краю болота – *Chamaenerion angustifolium* (L.) Scop., *Vaccinium vitis-idaea* L., *Lycopodium annotinum* L. Из мхов преобладают виды сфагнума и кукушкин лен обыкновенный (*Polytrichum commune* Hedw.). Разнообразие сосудистых растений данного болота довольно низкое, что может быть связано с осушением и постепенным выпадением типичных болотных видов и пока слабым развитием типичных лесных растений.

На территории осушаемого болота диагностирован торфяно-подзол глеевый. Почва характеризуется сильнокислой реакцией среды ($pH_{\text{водн.}} = 4.7-4.8$; $pH_{\text{сол.}} = 3.5$); содержание органического вещества в подстилке 88.6%, в слое 5–20 см 5.42%, на глубине 20–30 см содержание органического вещества 5.25%; емкость катионного обмена средняя (22–24 мг-экв/100 г почвы), содержание в почве обменного калия очень низкое (2.5–2.8 мг/100 г почвы). Содержание водорастворимых ионов также не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы, что свидетельствует об отсутствии засоления.

Видовое разнообразие беспозвоночных на верховом болоте (пл. 1) богаче, чем на осушаемом (пл. 2) – 29 против 21 вида соответственно, и складывается оно главным образом из многообразия пауков (12 видов из 5 семейств) и жуков (10 видов из 3 семейств). На осушаемом болоте (пл. 2) пауков было найдено значительно меньше (3 вида из 3 семейств), а разнообразие жуков оказалось таким же (10 видов из 3 семейств).

Пауки и жуки были не только разнообразными, но и многочисленными (104.0 экз./м² или 50% и 68.8 экз./м² или 33% от общей численности соответственно), составив основу населения верхового болота. На осушаемом верховом болоте ядро мезофауны оказалось несколько иным – его составили многоножки-

костянки (52.8 экз./м² или 35%), жуки (43.2 экз./м² или 28%) и пауки (41.6 экз./м² или 27%) (рис. 2А, 3А). Среди жуков наиболее многочисленными оказались на верховом болоте жуки Staphylinidae (40.0 экз./м²) и Carabidae (27.2 экз./м²), а на верховом осушаемом болоте – жуки Staphylinidae (25.0 экз./м²) (табл. 1).

Для обоих болот характерно полное отсутствие червей энхитреид (Enchytraeida) и незначительное присутствие дождевых червей (Lumbricidae – 6.4 экз./м²), но только на осушаемом болоте (табл. 1)

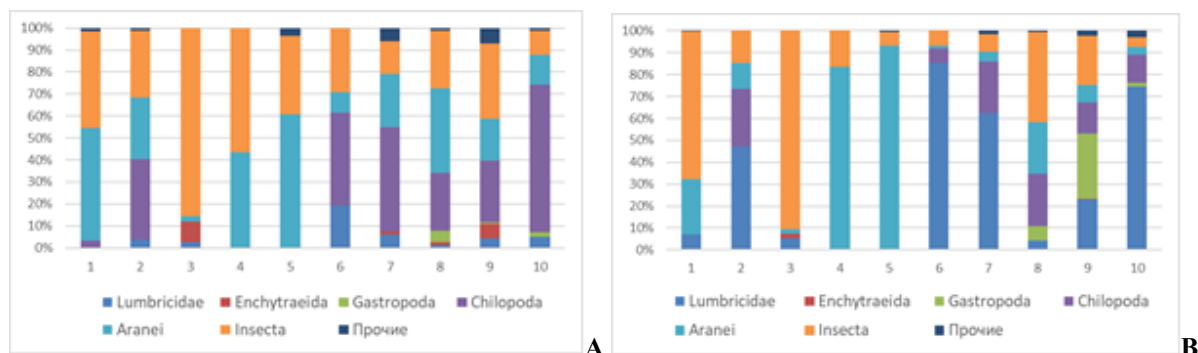


Рис. 2. Соотношение плотности (А) и биомассы (В) основных групп мезофауны подстилки на исследованных учетных площадках. Прочие группы: Diplopoda, Acariformes, Opiliones
[The ratio of density (A) and biomass (B) of the main groups of mesofauna litter at the studied accounting sites. Other groups: Diplopoda, Acariformes, Opiliones]

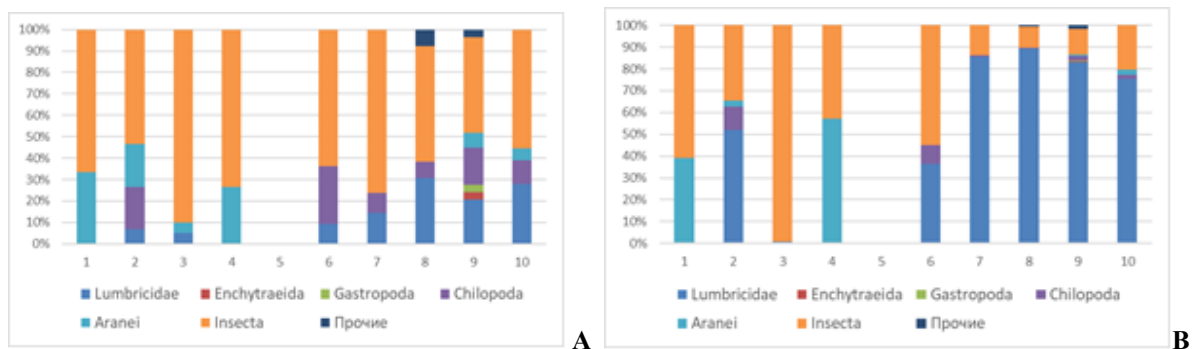


Рис. 3. Соотношение плотности (А) и биомассы (В) основных групп почвенной мезофауны на исследованных учетных площадках. Прочие группы: Diplopoda, Acariformes, Opiliones, Gastropoda
[The ratio of density (A) and biomass (B) of the main groups of soil mesofauna at the studied accounting sites. Other groups: Diplopoda, Acariformes, Opiliones, Gastropoda]

Таблица 1

Таксономический состав, плотность (экз./м² ± SE) и биомасса (г/м²) почвенно-подстилочной мезофауны на болотах (площадки 1 и 2) и на лугах (площадки 3–5)

[Taxonomic composition, density (specimens/m² ± SE), and biomass (g/m²) of the soil-bedding mesofauna in swamps (sites 1 and 2) and meadows (sites 3-5)]

Таксон	Учетные площадки				
	1	2	3	4	5
Lumbricidae	–	4.8 ± 0.5 1.6 ± 0.2	6.4 ± 0.8 1.6 ± 0.2	–	–
Enchytraeida	–	–	24.0 ± 2.4 0.0	–	–
Chilopoda	6.4 ± 0.7 0.0	48.0 ± 4.2 4.8 ± 0.5	–	–	–
Acariformes: Trombidiiidae	3.2 ± 0.3 0.0	1.6 ± 0.2 0.0	–	–	1.6 ± 0.2 0.0
Aranei	99.2 ± 8.4 4.8 ± 0.5	36.8 ± 3.3 4.8 ± 0.5	6.4 ± 0.6 1.6 ± 0.2	20.8 ± 1.9 6.4 ± 0.6	27.2 ± 2.6 0.0
Hemiptera: Heteroptera	8.0 ± 0.8 0.0	–	17.6 ± 1.6 0.0	0.0 11.2 ± 1.3	1.6 ± 0.2 0.0

Таксон	Учетные площадки				
	1	2	3	4	5
Hemiptera: Homoptera	$\frac{6.4 \pm 0.6}{0.0}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–	–
Coleoptera sp.	–	–	$\frac{1.6 \pm 0.2}{3.2 \pm 0.4}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$
Cantharidae, imago	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–	–	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–
Staphylinidae sp., imago	$\frac{19.2 \pm 1.7}{6.4 \pm 0.7}$	$\frac{17.6 \pm 1.6}{1.6 \pm 0.2}$	$\frac{8.0 \pm 0.7}{0.0}$	$\frac{4.8 \pm 0.5}{1.6 \pm 0.2}$	$\frac{3.2 \pm 0.3}{0.0}$
Staphylinidae sp., larva	$\frac{14.4 \pm 1.3}{0.0}$	$\frac{6.4 \pm 0.6}{0.0}$	$\frac{8.0 \pm 0.8}{0.0}$	–	–
Carabidae, imago	$\frac{16.0 \pm 1.4}{3.2 \pm 0.3}$	$\frac{4.8 \pm 0.5}{1.6 \pm 0.2}$	$\frac{8.0 \pm 0.8}{3.2 \pm 0.4}$	$\frac{19.2 \pm 1.9}{4.8 \pm 0.5}$	–
Carabidae, larva	$\frac{8.0 \pm 0.8}{0.0}$	–	–	–	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$
Elateridae, larva	–	$\frac{1.6 \pm 0.2}{9.6 \pm 0.8}$	$\frac{1.6 \pm 0.2}{6.4 \pm 0.6}$	–	–
Lepidoptera, larva	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–	–
Diptera, длинноусые, imago	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	$\frac{4.8 \pm 0.5}{1.6 \pm 0.2}$	–	–	$\frac{4.8 \pm 0.6}{0.0}$
Diptera, pupa	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	$\frac{4.8 \pm 0.5}{1.6 \pm 0.2}$	–	–	–
Rhagionidae, larva	$\frac{1.6 \pm 0.2}{0.0}$	–	$\frac{3.2 \pm 0.4}{1.6 \pm 0.2}$	–	–
Bibionidae, larvae	–	–	$\frac{158.4 \pm 19.3}{0.0}$	–	–
Прочие группы	$\frac{4.8 \pm 0.5}{0.0}$	$\frac{4.8 \pm 0.5}{0.0}$	$\frac{6.4 \pm 0.7}{14.4 \pm 1.3}$	–	$\frac{3.2 \pm 0.3}{0.0}$
Плотность по всем группам	$\frac{193.6 \pm 16.1}{14.4 \pm 1.4}$	$\frac{131.2 \pm 11.0}{24.0 \pm 2.0}$	$\frac{252.8 \pm 27.1}{32.0 \pm 2.9}$	$\frac{48.0 \pm 4.3}{24.0 \pm 2.2}$	$\frac{44.8 \pm 3.9}{0.0}$
Суммарная плотность по двум слоям	208.0 ± 17.3	153.6 ± 12.8	284.8 ± 28.9	72.0 ± 6.2	44.8 ± 3.9
Биомасса по всем группам	0.21/0.03	0.47/0.16	0.37/1.99	0.15/0.04	0.07/0.0
Суммарная биомасса по двум слоям	0.24	0.63	2.36	0.19	0.07

Примечание: в числителе – плотность в подстилке, в знаменателе – плотность в почвенном слое; прочерк – отсутствие таксона. Прочие группы: Curculionidae, Scarabaeidae, Hymenoptera: Parasitica, Tipulidae, Psocoptera, Blattodea.

Луга (пл. 3–5)

Луга на территории обследования (за исключением пойменных) сформированы на залежах и на прочих участках, лишенных древесной растительности в результате деятельности человека.

Суходольный разнотравно-злаковый луг (пл. 3) характеризуется наличием широко распространенных луговых и сорно-рудеральных видов и достаточно богатым флористическим составом. Довольно обычны различные виды клеверов (*Trifolium* Tourn. ex L.), *Leucanthemum vulgare* Lam., *Hypericum perforatum* L., *Gnaphalium sylvaticum* L., *Rumex acetosella* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Achillea millefolium* L., *Hieracium caespitosum* Dumort., *Hieracium umbellatum* L., *Vicia cracca* L., *Agrostis tenuis* Sibth. и *A. gigantea* Roth, *Stellaria graminea* L. и др.

На суходольном разнотравно-злаковом лугу (пл. 3) диагностирована серогумусовая (дерновая) почва. Почва характеризуется сильнокислой реакцией среды ($pH_{\text{водн}} = 4.9–5.5$; $pH_{\text{сол}} = 3.6–4.1$), содержание органического вещества в подстилке 63.8%, в серогумусовом горизонте – 1.12%, снижается с глубиной до 0.58%. Емкость катионного обмена низкая (14–16 мг-экв/100 г почвы), содержание в почве обменного калия очень низкое (1.5–1.8 мг/100 г почвы). Засоление отсутствует, сумма ионов не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы.

Пойменные луга малых рек (пл. 4, 5), подверженные воздействию высокоминерализованных сточных вод Верхнекамского месторождения калийно-магниевых солей, резко выделяются среди изученных биотопов. Именно в таких условиях техногенное засоление проявляется особенно сильно и непосредственно влияет на все живые организмы сообществ. Что касается растительных группировок, здесь наблюдается частичное выпадение аборигенных видов и зарастание устойчивыми к засолению местными прибрежно-водными и влаголюбивыми видами растений, в том числе факультативно-галофитными. На молодых техногенно-засоленных почвах наиболее распространенными видами, устойчивыми к засолению, являются: *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., *Typha latifolia* L., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Lactuca tatarica* (L.) C.A. Mey., *Juncus compressus* Jacq., *Triglochin palustris* L., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Elytrigia repens* (L.) Nevski и некоторые другие. Большинство из них – типичные прибрежно-водные и влаголюбивые солеустойчивые виды с широкими (или даже космополитными) ареалами, а также сорно-луговые. Наряду с вышеотмеченными видами встречаются факультативно-галофитные виды, в естественном ареале часто встречающиеся по морским побережьям или в условиях природного засоления: *Spergularia marina* (L.) Griseb. (*S. salina* J. Presl & C. Presl), *Atriplex patens* (Litv.) Pjin, *Triglochin maritima* L., *Puccinellia hauptiana* V.I. Krecz. Наиболее засоленные участки часто полностью лишены какой-либо растительности.

Почва в пойме р. Зырянки (пл. 4) диагностирована как аллювиальная перегнойно-глеявая глинистая солончаковатая. С глубины 35 см сочится вода, отмечается заметный запах сероводорода, почва бесструктурная, в профиле отмечаются пятна ржавой и сизой окраски, что свидетельствует о наличии подвижного железа в окисной и закисной формах. Почва нейтральная $pH_{вод} = 6.9$ и 7.3 в верхнем и нижнем слоях соответственно, гидролитическая кислотность низкая $1.74–1.18$ ммоль/100 г.

Отмечено, что долговременное влияние высокоминерализованных вод на аллювиальные почвы приводит к изменению кислой реакции на нейтральную [Пахоруков, Еремченко, 2021; Khayrulina et al., 2021].

В слое 0–10 см содержание органического вещества 28.3%, что обусловлено перегнойным горизонтом, количество органического вещества резко снижается с глубиной до 2.68%. Емкость катионного обмена очень высокая в верхнем слое – 99 мг-экв/100 г почвы, что связано с высоким содержанием органического вещества и глинистым гранулометрическим составом, с глубиной ЕКО снижается почти в 2.5 раза. Количество обменного калия уменьшается с 15.3 мг/100 г до 6.8, что свидетельствует о среднем и низком уровне обеспеченности по градации [Вальков и др., 2004]. Количество хлорид ионов в верхнем слое почвы 5.51 ммоль/100 г, в слое 10–20 – 1.27; содержание ионов кальция, магния и натрия в слое 0–10 см составило 2.63, 1.25 и 2.18 ммоль/100 г соответственно, с глубиной содержание ионов уменьшается в 3–5 раз. Сумма токсичных солей для слоя 0–10 см составила 0.31%, что характеризует верхний слой почвы как средnezасоленный; для слоя 10–20 см сумма токсичных солей составила 0.1%, что свидетельствует о слабом засолении.

Почва на заболоченном пойменном лугу (пл. 5) – аллювиальная перегнойно-глеявая глинистая солончаковатая. Почва бесструктурная, плотная, пластичная, отмечены пятна ржавого и сизого цветов, что свидетельствует о наличии подвижного железа в формах Fe^{3+} и Fe^{2+} и протекающих процессах оглеения. Почва кислая, pH водное варьирует с 3.6 до 5.1 с поверхности до глубины 35 см, гидролитическая кислотность в верхнем слое 4–10 см составила 44.9 ммоль/100 г, с глубиной снижается до 6.69 и 3.48 ммоль/100 г. Содержание органического вещества в верхнем слое очень высокое – 35%, что связано с наличием слабо разложившегося органического вещества, с глубиной его количество резко снижается более чем в 10 раз. Засоление и обводненность снижают скорость минерализации. ЕКО свидетельствует о высокой емкости катионного обмена. Уровень содержания обменного калия низкий – 7.6–3.0 мг/100 г. По всему исследованному профилю (до 35 см) отмечается высокое количество ионов Cl^- , Ca^{2+} и Mg^{2+} . Так, в слое 4–10 см количество хлорид ионов составляет 17.9 ммоль/100 г, ионов кальция и магния 11.75 и 5.0 ммоль/100 г соответственно. Содержание гидрокарбонат ионов по профилю не превышает 0.2 ммоль/100 г, натрия – 0.4 ммоль/100 г, калия – 0.1 ммоль/100 г. В слое 15–25 количество ионов Cl^- , Ca^{2+} и Mg^{2+} составило 5.04; 3.25 и 2.0 соответственно; а в слое 25–35 – 4.82, 3.13 и 1.88 ммоль/100 г. Сумма токсичных солей по горизонтам сверху вниз составляет 0.9, 0.26 и 0.25%. Количество токсичных солей в размере 0.9% свидетельствует об очень сильном засолении, 0.25–0.25% – о среднем засолении.

Почвенно-подстилочная мезофауна изученных лугов демонстрирует яркие различия между фаунами суходольного и пойменных засоленных лугов. На суходольном лугу выше видовое и таксономическое разнообразие (25 видов из 7 отрядов и 3 классов беспозвоночных). На пойменном засоленном лугу (пл. 4) обнаружено 18 видов из 3 отрядов и 2 классов, а на пойменном засоленном лугу (пл. 5) – 12 видов из 7 отрядов и 2 классов. Также на пойменных лугах не были найдены земляные черви (*Enchytraeida* и *Lumbricidae*) и личинки жуков-щелкунов (*Elateridae*), отмеченные на суходольном лугу; заметно низкое разнообразие жуков (особенно на пойменном лугу (пл. 5)).

Оригинальность фауны беспозвоночных на пойменном засоленном лугу (пл. 5) составила 16.7%, на засоленном лугу (пл. 4) – 22.2%. При этом никаких специфических, тем более галофильных, видов беспозвоночных обнаружено не было.

Особенно показательна бедность населения беспозвоночных на обоих засоленных пойменных лугах (72 экз./м² на первом и всего 44.8 экз./м² на втором) и полное отсутствие почвенных беспозвоночных на засоленном лугу (пл. 5) (табл. 1). Примечательно, что численность беспозвоночных на разнотравном суходольном лугу в 4–6 раз больше, чем на засоленных лугах. Высокий показатель плотности населения на этом лугу (284.8 экз./м²) объясняется тем, что в одной из 10 проб попала кладка личинок комаров-толстоножек (*Bibionidae*) с показателем в 158.4 экз./м². Но, даже несмотря на это, численность беспозвоночных на суходольном лугу будет в 3 раза выше таковой обоих пойменных засоленных лугов.

Леса (пл. 6–10)

Все изученные лесные биогеоценозы – вторичны и сформированы на бывших вырубках и на зарастающих лугах.

Вырубка на месте **сосново-елового леса (пл. 6)** находится на кустарниковой стадии сукцессии. Из кустарников доминируют *Sorbus aucuparia* L. и *Rubus idaeus* L. Отмечен подрост мелколиственных пород. В травяном ярусе преобладает *Chamaenerion angustifolium*, также отмечены *Stellaria holostea* L., *Rumex acetosella* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *C. arundinacea* (L.) Roth, *Solidago virgaurea* L., *Melica nutans* L., *Urtica dioica* L. и др. Среди единичных особей хвойных пород, уцелевших при вырубке, встречаются угнетенные повышенным освещением *Trientalis europaea* L., *Dryopteris carthusiana* (Vill.) Н.Р. Fuchs, *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt, *Luzula pilosa* (L.) Willd.

Почва на вырубке относится к подзолу грубогумусированному песчаному. Подстилочно-торфяной горизонт мощностью около 3–4 см, в нижней части которого обнаружен грубогумусовый материал. Подзолистый горизонт маломощный, перетекает в альфегумусовый. Подзолистый горизонт характеризуется сильнокислой реакцией среды ($pH_{\text{водн}} = 4.8–5.2$; $pH_{\text{сол}} = 3.7–4.1$). Содержание органического вещества низкое, с глубиной снижается, что обусловлено природой и гранулометрическим составом подзола. Так, подзолистый горизонт содержит 1.02% органического вещества в слое 3–10 см; альфегумусовый – 0.66%. Емкость катионного обмена низкая (12–16 мг-экв/100 г) по критериям Валькова [Вальков и др., 2004], содержание в почве обменного калия очень низкое (1.1–1.2 мг/100 г). Количество водорастворимых катионов (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) и анионов (HCO_3^{2-} , Cl^- , SO_4^{2-}) не превышает 0.5 ммоль/100 г., что свидетельствует об отсутствии засоления.

Древесный ярус **ельника черничного (пл. 7)** образован елью сибирской, береза повислая единична. Под пологом хорошо развит разновозрастный подрост ели, пихты немногочисленны. Из кустарников отмечены *Sorbus aucuparia* и *Amelanchier spicata* (Lam.) С. Koch. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium myrtillus*, обычны папоротники (*Dryopteris carthusiana*, *Gymnocarpium dryopteris*), с ними соседствуют *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella* L., *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis* L., *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense* L. и др. Зеленые мхи формируют выраженный ярус.

Серогумусовая легкосуглинистая почва ельника черничного состоит из подстилки, мощностью 3 см, серогумусового горизонта мощностью 9 см, который постепенно переходит в материнскую породу облегченного гранулометрического состава. Почва резко кислая ($pH_{\text{водн.}} = 4.3–4.9$; $pH_{\text{сол.}} = 3.3–3.8$). Содержание органического вещества в серогумусовом горизонте 3.71%, снижается с глубиной до 1.73%; в подстилочном горизонте составило 26.2%. Емкость катионного обмена средняя (17–26 мг-экв/100 г почвы), обеспеченность почвы подвижным калием по критериям [Вальков и др., 2004] средняя (9.5–12.7 мг/100 г почвы). Содержание каждого из катионов и анионов не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы.

Смешанный заболоченный елово-березовый лес (пл. 8) в древесном ярусе образован елью сибирской, березой пушистой и б. повислой. В кустарниковом ярусе отмечена *Frangula alnus* Mill., *Padus avium* Mill. В травяно-кустарничковом ярусе представлены *Geum rivale* L., *Calla palustris* L., *Equisetum fluviatile* L., *Lycopus europaeus* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv., *Viola epipsila* Ledeb., *Cirsium palustre* (L.) Scop. и ряд других. Из мхов преобладают виды рода *Sphagnum*.

На исследованном участке заболоченного леса диагностирована торфяная почва. Почва сильнокислая ($pH_{\text{водн.}} = 4.8–6.1$; $pH_{\text{сол.}} = 5.0–5.3$); содержание органического вещества в слое 0–20 см 80.1%, в слое 20–40 см – 85.9%, что в целом характерно для торфяных почв; емкость катионного обмена очень высокая – >50 мг-экв/100 г почвы, содержание в почве обменного калия среднее 32.0–56.3 мг/100 г почвы, Наличие каждого из катионов и анионов не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы, что свидетельствует об отсутствии засоления.

Березово-пихтово-еловый крупнопоротниковый лес (пл. 9) характеризуется хорошо выраженной ярусностью. В древесном ярусе преобладают *Picea obovata*, *Abies sibirica* Ledeb. и *Betula pendula*. В подлеске представлены немногочисленные кустарники: *Padus avium*, *Rubus idaeus*, *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* L. и др. В травяном ярусе доминируют крупнолиственные виды папоротников: *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott., *D. carthusiana*, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth. Также отмечены *Aegopodium podagraria* L., *Lathyrus vernus* (L.) Bernh., *Stellaria holostea* L., *Pulmonaria obscura* Dumort., *Asarum europaeum* L., *Milium effusum* L. и др. Моховой ярус развит слабо. Хорошо развита подстилка из хвойно-лиственного опада.

В березово-пихтово-еловом лесу диагностирована серогумусовая супесчаная почва. Профиль характеризуется наличием подстилки мощностью около 3 см, серогумусовым горизонтом, переходящим в песчаную породу. Почва резко кислая ($pH_{\text{водн.}} = 4.2-5.1$; $pH_{\text{сол.}} = 3.3-3.8$). Содержание органического вещества в серогумусовом горизонте варьирует от 3 до 5%, снижается с глубиной до 1.5–2%; в подстилочном горизонте около 30%. Емкость катионного обмена средняя (17–28 мг-экв/100 г почвы), обеспеченность почвы подвижным калием средняя (9.5–17 мг/100 г почвы). Содержание водорастворимых ионов менее 0.5 ммоль/100 г почвы.

Липово-елово-березовый крупнопоротниковый лес (пл. 10) характеризуется древесным ярусом из хвойных и лиственных пород – *Tilia cordata* Mill., *Picea obovata*, *Betula pendula*. Подрост представлен активным возобновлением ели сибирской и липы сердцелистной, пихта в подросте немногочисленна. В подлеске малина, рябина и черемуха обыкновенная. В травяном ярусе преобладают крупные папоротники – *Dryopteris filix-mas*, *D. expansa* (C. Presl) Fraser-Jenk. & Jermy, *Athyrium filix-femina*, встречается *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Совместно с ними отмечаются преимущественно неморальные виды трав – *Stellaria holostea*, *Pulmonaria obscura* Dumort, *Aegopodium podagraria*, *Equisetum sylvaticum*, *Asperula odorata* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *Asarum europaeum*, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth и др. Моховой ярус не выражен. Хорошо развита подстилка.

В липово-елово-березовом лесу диагностирована серогумусовая суглинистая почва. Профиль почвы включает подстилку мощностью 2 см, серогумусовый горизонт, залегающий на суглинистой породе. Мощность гумусового горизонта 12 см, ниже гумусового горизонта залегают суглинистая материнская порода. Почва сильнокислая ($pH_{\text{водн.}} = 5.0-5.1$; $pH_{\text{сол.}} = 3.8$). Содержание органического вещества в гумусовом горизонте 5.08%, с глубиной снижается до 1.53%. Емкость катионного обмена средняя (21–28 мг-экв/100 г почвы), содержание в почве обменного калия среднее (7.7–17 мг/100 г почвы). Содержание каждого из катионов и анионов в водной вытяжке почвы не превышает 0.5 ммоль/100 г почвы.

Мезофауна лесных биотопов демонстрирует широкий спектр качественных и количественных параметров. Наибольшим таксономическим разнообразием беспозвоночных выделяются елово-березовый заболоченный лес (43 вида из 10 отрядов и 6 классов животных) и березово-пихтово-еловый лес (31 вид из 11 отрядов и 6 классов). При этом более высокое разнообразие видов в этих лесах показали отряды Aranei (11 и 8 видов соответственно) и Coleoptera (9 и 14 видов соответственно). Низкое таксономическое разнообразие беспозвоночных было отмечено на вырубке елово-соснового леса – 14 видов из 7 отрядов и 4 классов (табл. 2).

Таблица 2

Таксономический состав, плотность (экз./м² ± SE) и биомасса (г/м²) почвенно-подстилочной мезофауны лесов

[Taxonomic composition, density (specimens/m² ± SE) and biomass (g/m²) of the soil-litter mesofauna of forests]

Таксон	Учетная площадка				
	6	7	8	9	10
Lumbricidae	19.2 ± 1.7 1.6 ± 0.2	8.0 ± 0.8 4.8 ± 0.5	1.6 ± 0.2 6.4 ± 0.6	8.0 ± 0.7 9.6 ± 0.9	8.0 ± 0.7 8.0 ± 0.7
Enchytraeida	–	1.6 ± 0.2 0.0	1.6 ± 0.2 0.0	11.2 ± 1.2 1.6 ± 0.2	–
Gastropoda	–	–	6.4 ± 0.6 0.0	1.6 ± 0.2 1.6 ± 0.2	3.2 ± 0.4 0.0
Diplopoda	–	–	0.0 1.6 ± 0.2	1.6 ± 0.2 1.6 ± 0.2	–
Chilopoda	41.6 ± 3.6 4.8 ± 0.5	62.4 ± 5.4 3.2 ± 0.3	32.0 ± 2.9 1.6 ± 0.2	46.4 ± 4.0 8.0 ± 0.7	104.4 ± 8.8 3.2 ± 0.4
Trombidiformes	–	1.6 ± 0.2 0.0	1.6 ± 0.2 0.0	–	–
Opiliones	–	6.4 ± 0.6 0.0	–	8.0 ± 0.7 0.0	1.6 ± 0.2 0.0
Aranei	9.6 ± 0.8 0.0	32.0 ± 2.8 0.0	46.4 ± 3.9 0.0	33.6 ± 2.9 0.0	20.8 ± 2.2 1.6 ± 0.2
Hemiptera: Heteroptera	3.2 ± 0.3 0.0	1.6 ± 0.2 0.0	–	8.8 ± 0.8 3.2 ± 0.3	0.0 3.2 ± 0.4
Hemiptera: Auchenorrhyncha	1.6 ± 0.2 0.0	–	–	1.6 ± 0.2 0.0	–
Coleoptera sp.	0.0 4.8 ± 0.6	0.0 3.2 ± 0.3	4.8 ± 0.5 0.0	1.6 ± 0.2 0.0	–

Таксон	Учетная площадка				
	6	7	8	9	10
Chrysomelidae	–	0.0	1.6±0.2	1.6±0.2	–
		3.2±0.4	3.2±0.3	1.6±0.2	
Staphylinidae	3.2±0.3	8.0±0.8	4.8±0.5	19.2±1.6	12.8±1.1
	0.0	3.2±0.3	1.6±0.2	3.2±0.35	0.0
Carabidae	–	3.2 ± 0.3	14.4±1.3	12.8±1.2	3.2±0.3
		0.0	1.6±0.2	1.6±0.2	0.0
Elateridae. larva	–	3.2±0.3	1.6±0.2	14.4±0.9	1.6±0.2
		14.4±1.3	3.2±0.3	6.4±0.6	8.0±0.7
Lepidoptera. larva & pupa	3.2 ± 0.4	–	–	4.8±0.5	–
	0.0			0.0	
Diptera . короткоусые. larva	14.4±1.6	1.6±0.2	1.6±0.2	1.6±0.2	–
	0.0	0.0	0.0	1.6±0.2	
Diptera . Bibionidae. larva	3.2±0.4	–	–	–	–
	0.0				
Tabanidae. pupa & larva	–	0.0	–	–	0.0
		1.6±0.2			1.6±0.2
Rhagionidae. larva	–	–	3.2±0.3	1.6±0.2	–
			0.0	3.2±0.4	
Hymenoptera (Parasitica). imago	–	1.6±0.2	–	–	0.0
		0.0			1.6±0.2
Прочие группы	0.0	–	0.0	3.2±0.4	–
	6.4±0.8		1.6±0.2	0.0	
Плотность по всем группам	99.2±8.4	131.2±10.9	121.2±10.3	171.2±14.3	155.2±13.3
	17.6±1.8	33.6±2.9	20.8±1.8	46.4±3.9	28.8±2.4
Суммарная плотность по двум слоям	116.8±9.8	164.8±13.7	142.4±12.1	217.6±18.0	184.0±15.5
Биомасса по всем группам	0.68/0.14	0.61/1.44	0.26/0.97	0.91/0.71	0.80/0.57
Суммарная биомасса по двум слоям	0.82	2.05	1.23	1.62	1.37

Примечание: в числителе – плотность в подстилке, в знаменателе – плотность в почвенном слое; прочерк – отсутствие таксона. Прочие группы: Cantharidae, Curculionidae, Hymenoptera: Symphyta.

В отличие от открытых биотопов, во всех типах лесов встречались дождевые черви. Несмотря на то, что они не были многочисленными (табл. 2), по биомассе составляли основу населения – от 71% от общей биомассы в елово-березовом заболоченном лесу до 78.6% в ельнике черничном (табл. 2, рис. 2Б, 3Б). Черви из отряда Enchytraeida были отмечены только в 3-х типах лесов и были малочисленны. Даже в березово-пихтово-еловом лесу их было меньше, чем на суходольном лугу, – 12.8 экз./м² против 24.0 экз./м² (табл. 1–2).

Многоножек можно отнести к обычному и самому многочисленному среди других беспозвоночных компоненту мезофауны подстилки изученных лесов (табл. 2). Во всех лесных ценозах доминировал обычный на Урале *Lithobius curtipes* C.L.K. (от 32 экз./м² в елово-березовом заболоченном лесу до 99.2 экз./м² в липово-елово-березовом лесу). Самая богатая фауна многоножек (5 видов из 4 отрядов и 2 классов) была обнаружена в березово-елово-пихтовом крупнопоротниковом лесу. По численности многоножки вместе с насекомыми и пауками составили ядро населения беспозвоночных лесной подстилки (рис. 2А).

4 вида сенокосцев были отмечены только в 3-х лесных биотопах (табл. 2). Это *Lacinius ephippiatus* (Koch), *Nemastoma lugubre* (Müll.), *Oligolophus tridens* (C. L. K.) и *Phalangium opilio* L. Все они обычны для таежной зоны Урала [Есюнин и др., 2001].

Пауки также относятся к обязательному и довольно многочисленному компоненту мезофауны подстилки рассматриваемых лесов (табл. 2). Здесь встречается 23 вида из 9 семейств. Самыми многочисленными в лесах, кроме вырубке, стали пауки сем. Linyphiidae (от 14.4 экз./м² в елово-березовом заболоченном лесу до 25.6 экз./м² в березово-елово-пихтовом лесу).

Насекомые в лесах были представлены видами из 15 семейств и 5 отрядов. Наибольшее разнообразие продемонстрировали жуки (25 видов из 7 семейств), а среди них жужелицы (Carabidae, 7 видов) и коротконадкрылые жуки (Staphylinidae, 11 видов). Плотность насекомых в лесных подстилках была невысокой, соответственно и их доля в составе мезофауны была такой же и составляла от 11.3% в липово-елово-

березовом лесу до 34.2% – в березово-пихтово-еловом лесу (рис. 2 А–Б). В почвенном слое доля насекомых оказалась значительной и составила от 63.6% на вырубке до 76.2% в ельнике (рис. 2 А–Б). Наиболее многочисленными насекомыми стали жуки коротконадкрылые (Staphilinidae), жужелицы (Carabidae) и жуки-щелкуны (Elateridae) (табл. 2).

Обсуждение

Нами были изучены почвы, растительность и почвенно-подстилочная мезофауна типичных для бореальной зоны болотных, луговых и лесных экосистем в пределах зоны добычи и складирования отходов калийно-магниевых солей. Среди изученных болотные сообщества, суходольный луг и все лесные биогеоценозы не испытывают нагрузки засолением, чего нельзя сказать о пойменных лугах. Необходимо подчеркнуть, что засоление почв выражено в долинах малых рек, а источниками засоления являются места складирования твердых и жидких отходов калийных предприятий.

Пойменные луга, подверженные техногенному засолению, выделяются среди изученных сообществ и отличаются от пойменных лугов Пермского края, не испытывающих такого воздействия. Прежде всего, пойменные засоленные луга зарастают устойчивыми к засолению местными прибрежно-водными и влаголюбивыми видами растений, в том числе факультативно-галофитными. В то же время здесь нередки обычные сорно-луговые виды. Суходольные луга не подвержены засолению.

Мезофауны пойменных лугов, имеющих ту или иную степень засоления (пл. 4–5), в отличие от мезофауны суходольного разнотравного луга (пл. 3) и от остальных изученных стадий, демонстрируют низкое таксономическое разнообразие и наименьшие показатели плотности населения и биомассы беспозвоночных. Структура мезофауны данных лугов оказалась крайне упрощена. В ней отсутствуют почвенные черви Enchytraeida и Lumbricidae, личинки жуков-щелкунов (Elateridae), многоножки (Chilopoda) и мн. др. беспозвоночные (см. табл. 1). Особенно обращает на себя внимание отсутствие каких-либо представителей мезофауны в почвенном слое пойменного засоленного луга (пл. 5), что говорит о наличии здесь неподходящих условий для почвенных обитателей (см. табл. 1).

Похожие результаты были получены при изучении влияния естественного засоления на почвенную фауну в степной зоне Центральной Азии [Брагина, 2004], Южного Зауралья [Нагуманова, 2007] и Забайкалья [Хобракова и др., 2015], которые показали, что засоленные почвы отличаются значительным обеднением видового состава и сокращением численности обитающих в них беспозвоночных животных.

Как мы отмечали ранее [Efimik et al., 2024], изученные верховые болота типичны для региона по своему флористическому составу и почвенно-подстилочной мезофауне. При этом осушаемое верховое болото находится на стадии трансформации растительности, что выражается в зарастании подростом березы и в меньшей выраженности моховой подстилки (0.85 ± 0.1 см по сравнению с 10.3 ± 0.8 см на верховом осоково-пушицево-сфагновом болоте). Мезофауна осушаемого болота беднее таковой верхового болота в целом, а население малочисленнее. На изученных болотах также отличается структура населения беспозвоночных подстилки и верхнего почвенного слоя (рис. 2–3). Засоление в данных типах болот не выявлено.

Все обследованные леса типичны для нашей зоны и на территории исследования вторичны. Различия во флористическом составе связаны с возрастом древостоя, составом древесного яруса, типом почвы и характером увлажнения. Учетные площадки в лесах выбирались на разном удалении от мест добычи и хранения солевых отходов, тем не менее, в связи с промывным водным режимом бореальной зоны, засоление почв в лесных экосистемах отсутствует.

По структуре мезофауна лесов отличается от луговой и болотной более сложной структурой, в которой ядром являются в подстилке многоножки-костянки, пауки и насекомые, в почвенном слое – дождевые черви, многоножки-костянки и насекомые. При этом численность лесных беспозвоночных не очень высокая и даже уступает таковой на верховом болоте (пл. 1) и на суходольном лугу (пл. 3).

Корреляционный анализ количественных показателей почвенной мезофауны с химическими свойствами почв показал следующее. Высокая отрицательная корреляция по шкале Р.Е. Чеддока [Котеров и др., 2019] между значениями Cl^- , Ca^{2+} , Mg^{2+} почв и значениями плотности (численности) всех беспозвоночных, и заметная отрицательная корреляция между значениями тех же ионов и плотности насекомых верхнего почвенного слоя (табл. 3) свидетельствует о чувствительности почвенных беспозвоночных и, особенно, насекомых к увеличению концентрации токсичных солей, формирующих хлоридное и магниво-кальциевое засоление почвы.

Также была отмечена заметная отрицательная корреляция между плотностью (численностью) всех беспозвоночных с такими почвенными показателями, как гидролитическая кислотность (ГК), количество органического вещества, ЕКО (табл. 3), что свидетельствует о чувствительности беспозвоночных к увеличению кислотности почвы и содержанию органического вещества. Такую же чувствительность к почвенной органике демонстрируют многоножки (Chilopoda) (табл. 3).

Коэффициенты корреляции плотности (N) и биомассы (B) почвенной мезофауны с химическими свойствами почв

[Correlation coefficients of density (N) and biomass (B) of soil mesofauna with chemical properties of soils]

Таксон	pH-вод	pH сол	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	ГК*	Органическое вещество	ЕКО
Lumbricidae (N)	0.03	-0.13	0.33	-0.43	-0.38	-0.46	-0.29	0.14	-0.23	-0.22	-0.44
Lumbricidae (B)	0.03	-0.06	0.16	-0.34	-0.28	-0.36	-0.17	0.37	-0.11	-0.05	-0.26
Enchytraeida (N)	-0.23	-0.22	0.42	-0.14	-0.15	-0.15	-0.16	-0.18	-0.11	-0.22	-0.23
Enchytraeida (B)	-0.23	-0.22	0.42	-0.14	-0.15	-0.15	-0.16	-0.18	-0.11	-0.22	-0.23
Gastropoda (N)	-0.23	-0.22	0.42	-0.14	-0.15	-0.15	-0.16	-0.18	-0.11	-0.22	-0.23
Gastropoda (B)	-0.23	-0.22	0.42	-0.14	-0.15	-0.15	-0.16	-0.18	-0.11	-0.22	-0.23
Chilopoda (N)	-0.19	-0.36	0.15	-0.43	-0.42	-0.45	-0.41	-0.32	-0.41	-0.52	-0.62
Chilopoda (B)	-0.14	-0.36	0.04	-0.46	-0.45	-0.48	-0.43	-0.34	-0.44	-0.54	-0.66
Diplopoda (N)	0.16	0.14	0.35	-0.25	-0.19	-0.26	-0.03	0.52	0.01	0.21	-0.10
Diplopoda (B)	-0.03	-0.03	0.43	-0.20	-0.17	-0.21	-0.08	0.21	-0.03	0.02	-0.14
Aranei (N)	0.28	0.24	0.31	-0.13	-0.23	-0.13	0.46	-0.17	0.07	0.14	0.48
Aranei (B)	0.54	0.53	0.58	0.00	-0.09	-0.02	0.69	-0.09	-0.03	0.12	0.54
Insecta (N)	0.22	-0.07	0.04	-0.62	-0.65	-0.66	-0.07	-0.29	-0.53	-0.49	-0.42
Insecta (B)	0.02	-0.15	-0.39	-0.20	-0.20	-0.21	-0.22	-0.23	-0.27	-0.29	-0.36
Общее количество	0.16	-0.14	0.24	-0.71	-0.74	-0.75	-0.17	-0.28	-0.54	-0.53	-0.52
Общая биомасса	0.04	-0.16	-0.23	-0.40	-0.37	-0.42	-0.30	0.03	-0.32	-0.29	-0.48

Примечание: 0.5–0.7 – заметное значение, 0.7–0.9 – высокое значение корреляции по шкале Чеддока [Котеров и др., 2019].

Есть данные китайских ученых [Wu et al., 2015], которые также показали, что плодородие почвы положительно влияет на почвенные организмы как в засоленных, так и в незасоленных почвах, но стоит отметить, что они изучали засоление морскими солеными водами на морском побережье.

С изменением значений биомассы пауков была отмечена заметная положительная корреляция со многими почвенными показателями – pH_{вод}, pH_{сол}, ионами HCO₃⁻, Na⁺, а также ЕКО (табл. 3), что трудно-объяснимо, т. к. пауки не относятся к почвенным обитателям, попадание в почвенные пробы чаще всего происходит при сборе подстилки.

Заключение

Большинство изученных нами экосистем не испытывают нагрузки техногенным засолением в связи с промывным водным режимом бореальной зоны. Засоление выражено лишь в поймах малых рек, где формируются техногенные солончаковые почвы, которые оказывают непосредственное влияние как на флористический состав, так и на состав и структуру почвенной мезофауны.

В настоящее время солеотвалы и шламохранилища на территории Верхнекамского месторождения солей занимают более 1 000 га, а с учетом перспективного развития калийного производства их площади могут достигнуть 2–3 тыс. га [Бобошко, Бачурин, 2004]. Следовательно, при сохранении современных технологий солевая нагрузка на экосистемы Прикамья возрастет.

Пойменные луга малых рек подвержены воздействию высокоминерализованных сточных вод калийно-магниевых предприятий, они резко выделяются по типу почв, флористическому составу, а также по структуре фауны и населения беспозвоночных подстилки и верхнего слоя почвы. Формирование солончаковых почв в данных биотопах обусловлено близким расположением мест хранения отходов и площадной разгрузкой засоленных подземных вод.

Именно в таких условиях техногенное засоление проявляется особенно сильно и непосредственно влияет на все живые организмы сообществ. В условиях таких почв заметно изменяется видовой состав фитоценозов – наблюдается сокращение количества видов, типичных для пойменных лугов бореальной зоны. Их замещают растения, толерантные к засолению: прибрежно-водные, влаголюбивые (в том числе факультативно-галофитные) и сорно-луговые.

Мезофауна пойменных лугов имеет низкое таксономическое разнообразие и бедное население беспозвоночных. Мезофауна солончаковых почв пойменных лугов упрощена и обеднена за счет отсутствия типичных почвенных обитателей (Enchytraeida, Lumbricidae, Elateridae, Chilopoda и др.). Следует отме-

тить, что специализированных, устойчивых к засолению (галофильных) видов беспозвоночных не обнаружено.

Результаты корреляционного анализа количественных характеристик почвенной мезофауны с химическими свойствами почв показали, что беспозвоночные, особенно насекомые, снижают свою численность при увеличении концентрации токсичных солей и кислотности в почвах.

Список источников

1. Автаева Т.А. Формирование карабидокомплексов (Coleoptera, Carabidae) урболандшафтов г. Грозного в условиях загрязнения почв. Назрань: Пилигрим, 2008. 161 с. EDN: QKZIHN.
2. Базилевич Н.И., Панкова Е.И. Опыт классификации почв по засолению // Почвоведение. 1968. № 11. С. 3–16. EDN: ХМКФVB.
3. Блинова С.В., Редькина Е.Ю. Влияние цементного завода на мирмекофауну разнотравных лугов // Труды Кемеровского отделения РЭО. Кемерово: компания ЮНИТИ, 2005. Вып. 3. С. 4–8.
4. Бобашко, А.Ю., Бачурин Б.А. Экологические проблемы верхнекамского калия // Горное эхо. 2004. № 4. С. 26–30.
5. Брагина Т.М. Закономерности изменений животного населения почв при опустынивании (на примере сухостепной зоны Центральной Азии): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 46 с. EDN: ZMWTDX.
6. Вальков В.Ф. и др. Справочник по оценке почв. Майкоп: Адыгея, 2004. 236 с. EDN: QKWTON.
7. Воробейчик, Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г. Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем. Екатеринбург: Наука, 1994. 280 с. EDN: QZAOCH.
8. Воробейчик Е.Л. и др. Изменения разнообразия почвенной мезофауны в градиенте промышленного загрязнения // Российский энтомологический журнал. 2012. Т. 21, № 2. С. 203–218.
9. Гиляров М.С. Учет крупных беспозвоночных (мезофауны) // Методы почвенно-зоологических исследований. М.: Наука, 1975. С. 12–29.
10. Демаков Ю.П. и др. Воздействие завода силикатного кирпича на состояние и структуру соснового биогеоценоза. Йошкар-Ола, 2013. 192 с.
11. Еремченко О.З., Пахоруков И.В., Шестаков И.Е. Развитие солончакового процесса в почвах долин малых рек таежно-лесной зоны в связи с производством калийных солей // Почвоведение. 2020. № 4. С. 483–494. DOI: 10.31857/S0032180X2004005X. EDN: FCWUUY.
12. Есюнин С.Л. и др. Динамика изменения структуры и разнообразия герпетобионтных беспозвоночных на травяной стадии развития гарей пихто-ельников Висимского заповедника // Исследования эталонных природных комплексов Урала: материалы науч. конф., посвященной 30-летию Висимского заповедника. Кировград-Невьянск: Екатеринбург, 2001. С. 284–294.
13. Ефимик Е.Г. Специфичные растительные группировки на техногенно-засоленных почвах в зоне воздействия соледобывающих предприятий Верхнего Прикамья // Бассейн Камы: природа и человек [Электронный ресурс]: сб. тр. междунар. междисциплинарного семинара. Пермь, 2025. С. 12–14. URL: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/sborniki/Bassejn-Kamy-priroda-i-chelovek.pdf>.
14. Ефимик В.Е., Фарзалиева Г.Ш., Есюнин С.Л. Характеристика почвенно-подстилочной мезофауны некоторых биотопов в районе воздействия соледобывающего предприятия Пермского края // Биота, генезис и продуктивность почв: материалы XIX Всерос. совещ. по почвенной зоологии. Улан-Удэ, 2022. С. 72–74.
15. Ипатов В.С., Мирин Д.М. Описание фитоценоза: метод. рекомендации. СПб., 2008. 71 с.
16. Котеров А.Н. и др. Сила связи. Сообщение 2. Градации величины корреляции // Медицинская радиология и радиационная безопасность. 2019. Т. 64, № 6. С. 12–24. DOI: 10.12737/1024-6177-2019-64-6-12-24. EDN: DAEYNG.
17. Методы изучения лесных сообществ. СПб.: НИИХимии СПбГУ, 2002. 240 с.
18. Москвина Н.В., Молганова Н.А., Овеснов С.А. Почвенный и растительный покров в долинах рек Толыч и Зырянка в условиях техногенного засоления // Экология и промышленность России. 2023. Т. 27, № 7. С. 53–59. DOI: 10.18412/1816-0395-2023-7-53-59. EDN: NBRZAZ.
19. Нагуманова Н.Г. Пространственная дифференциация почвенных беспозвоночных степного Зауралья // Зоологический журнал. 2007. Т. 86, № 8. С. 912–920. EDN: IASDBT.
20. Овеснов С.А. Ботанико-географическое районирование Пермской области // Вестник Пермского университета. 2000. Вып. 2. Биология. С. 13–21. EDN: YNBQRY.
21. Пахоруков И.В., Еремченко О.З. Свойства вторично засоленных аллювиальных почв в таежно-лесной зоне Прикамья // Сибирский лесной журнал. 2021. № 3. С. 76–86. DOI: 10.15372/SJFS20210307. EDN: IZFYTQ.

22. Соколова Н.А. и др. Влияние предприятий Норильского промышленного района на растительность и почвы (на примере трех экологических трансект) // Сибирский экологический журнал. 2025. Т. 32, № 3. С. 308–325. DOI: 10.15372/SEJ20250302. EDN: ММКQFW.
23. Танасевич А.В., Рыбалов Л.Б., Камаев И.О. Динамика почвенной мезофауны в зоне техногенного воздействия // Лесоведение. 2009. № 6. С. 63–72. EDN: LJLFHV.
24. Теория и практика химического анализа почв / под ред. Л.А. Воробьевой. М: ГЕОС, 2006. 400 с.
25. Хайрулина Е.А. Формирование окислительных геохимических барьеров в местах выхода высокоминерализованных подземных вод // Геология и полезные ископаемые Западного Урала. 2014. № 14. С. 93–96. EDN: SGNPOD.
26. Хобракова Л.Ц. и др. Беспозвоночные животные чиевой степи на солонцах Забайкалья: пространственно-временная структура // Сибирский экологический журнал. 2015. № 1. С. 89–101. EDN: THEGJT.
27. Baklanov M.A. et al. Assessment of Anthropogenic Salinisation Impact on the Benthic Invertebrates and Fish in a Small River – a Tributary of the Kama Reservoir // IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. 2019. Vol. 321. Art. 012060. DOI: 10.1088/1755-1315/321/1/012060. EDN: DRKPPQ.
28. Bengtsson G., Rundgren S. Ground-living invertebrates in metal-polluted forest soils // Ambio. 1984. Vol. 13. P. 29–33.
29. Bicho R.C., Scott-Fordsmand J.J., Amorim M.J.B. Climate change in edaphic systems – Impact of salinity intrusions in terrestrial invertebrates // Pedobiologia - Journal of Soil Ecology. 2024. Vol. 105, № 6. Art. 150976.
30. Efimik V.E. et al. The Influence of the Chemical Composition of Soil and Vegetation on the Soil Mesofauna in the Potash Mining Impact Zone in the Middle Prikamye Region // Contemporary Problems of Ecology. 2024. Vol. 17, № 2. P. 290–302. DOI: 10.1134/S1995425524020033. EDN: XRSCRS.
31. Fang Zh. et al. Combined toxicity of polyethylene microplastics and soil salinization to earthworms is generally antagonistic or additive // Journal of Hazardous Materials. 2025. Vol. 495. Art. 138843. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2025.138843. EDN: LPYVOO.
32. Gurov A.V., Gurova N.N. & Pet'ko V.M. Assemblages of terrestrial arthropods under the technogenic impact of Norilsk industrial complex // Contemp. Probl. Ecol. 2014. № 7. P. 701–707. DOI: 10.1134/S1995425514060043. EDN: UFUGGR.
33. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4, № 1. Art. 4.
34. Inelova Z. et al. Large-scale assessment of characteristic plant species on Eurasian saline // Ecological Indicators. 2024. Vol. 166(884). Art. 112431. DOI: 10.1016/j.ecolind.2024.112431. EDN: BWXRCO.
35. Khayrulina E. et al. Properties of alluvial soils of taiga forest under anthropogenic salinisation // Forests. 2021. Vol. 12, № 3. Art. 321. DOI: 10.3390/f12030321. EDN: WKEEIZ.
36. Pereira C.S. et al. Effects of NaCl and seawater induced salinity on survival and reproduction of three soil invertebrate species // Chemosphere. 2015. Vol. 135. P. 116–122. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2015.03.094. EDN: UPMKQV.
37. Rahmonov O. et al. Long-Term Vegetation Changes and Socioeconomic Effects of River Engineering in Industrialized Areas (Southern Poland) // International Journal of Environmental Research and Public Health. 2023. Vol. 20(3). Art. 2255. DOI: 10.3390/ijerph20032255. EDN: NPKEMW.
38. Zhang L., Van Gestel C.A.M., Li Zh. Toxicokinetics of metals in the soil invertebrate Enchytraeus crypticus exposed to field-contaminated soils from a mining area // Environmental Pollution. 2022. Vol. 300. Art. 118874. DOI: 10.1016/j.envpol.2022.118874.
39. Zvereva Elena L. & Kozlov Mikhail V. Changes in the Abundance of Vascular Plants under the Impact of Industrial Air Pollution: A Meta-analysis // Water, Air, and Soil Pollution. 2012. Vol. 223. P. 2589–2599. DOI: 10.1007/s11270-011-1050-z.
40. Wu Y.-P. et al. Biodiversity in Saline and Non-Saline Soils Along the Bohai Sea Coast, China // Pedosphere. 2015. Vol. 25, Iss. 2. P. 307–315. DOI: 10.1016/S1002-0160(15)60015-7. EDN: YDOCRN.

References

1. Avtaeva T.A. *Formirovanie karabidokompleksov (Coleoptera, Carabidae) urbolandšaftov g. Groznogo v uslovijach zagriznjenija počv* [Formation of carabidocomplexes (Coleoptera, Carabidae) of urban landscapes in Grozny under conditions of soil pollution]. Nazran, Pilgrim Publ., 2008. 161 p. (In Russ.). EDN: QKZIHN.
2. Bazilevich N.I., Pankova E.I. [Experience in classifying soils by salinity]. *Pochvovedenie*. No. 11 (1968): pp. 3-16. (In Russ.). EDN: XMKFVB.

3. Blinova S.V., Redkina E.Yu. *Vlijanie cementnogo zavoda na mirmekofaunu raznotravnykh lugov* [The influence of the cement plant on the myrmecofauna of grasslands]. *Trudy Kemerovskogo otdelenia REO*. Kemerovo, Kompanija YuNITI Publ., Iss.3 (2005): pp. 4-8. (In Russ.).
4. Boboshko A.Yu., Bachurin B.A. [Environmental problems of Verkhnekamsk potash]. *Gornoe echo*. No. 4 (2004): pp. 26-30. (In Russ.).
5. Bragina T.M. *Zakonomernosti izmenenij životnogo naselenija počv pri opustynivanii (na primere suchostepnoi zony Central'noi Azii)* [Patterns of changes in the animal population of soils during desertification (on the example of the dry steppe zone of Central Asia): Dr. biol. sci. diss.]. Moscow, 2004. 46 p. (In Russ.). EDN: ZMWTDX.
6. Val'kov V.F., Ekiseeva N.V., Imgrunt I.I., Kazeev K.Sh., Kolesnikov C.I. *Spravočnik po ocenke počv* [Handbook on soil assessment]. Maikop. Adygea Publ., 2004. 236 p. (In Russ.). EDN: QKWTON.
7. Vorobeichik E.L., Sadykov O.F., Farafontov M.G. *Ėkologičeskoe normirovanie tehnogennykh zagryznenij nazemnykh ėkosistem* [Environmental regulation of anthropogenic pollution of terrestrial ecosystems]. Yekaterinburg, Nauka Publ., 1994. 280 p. (In Russ.). EDN: QZAOCH.
8. Vorobeychik E.L., Ermakov A.I., Zolotarev M.P., Tuneva T.K. Changes in the diversity of soil mesofauna in the gradient of industrial pollution. *Russian Entomol. J.* V. 21, No. 2 (2012): pp. 203-218. (In Russ.).
9. Gilyarov M.S. [Census of large invertebrates (mesofauna)]. *Metody počvenno-zoologičeskikh issledovanij* [Methods of soil-zoological research]. Moscow, Nauka Publ., 1975, pp. 12-29. (In Russ.).
10. Demakov Yu.P., Maishanova M.I., Goncharov E.A., Bogdanov G.A., Krasnobaev Yu.P., Shvetsov S.M., Chemeris A.N. *Vozdeistvie zavoda silikatnogo kirpiča na sostojanie i strukturu sosnovogo biogeocenoza* [The impact of a sand-lime brick plant on the state and structure of a pine biogeocenosis]. Yoshkar-Ola, 2013. 192 p. (In Russ.). EDN: TZYKOH.
11. Eremchenko O.Z., Pakhorukov I.V., Shestakov I.E. [Development of the solonchak process in the soils of small river valleys in the taiga-forest zone in connection with the production of potassium salts]. *Počvovedenie*. No. 4 (2020): pp. 483-494. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0032180X2004005X. EDN: FCWUUY.
12. Esyunin S.L., Kozminykh V.O., Farzalieva G.Sh., Shumilovskikh L.S., Ukhova N.L. [Dynamics of changes in the structure and diversity of herpetobiont invertebrates at the grass stage of development of burnt-out fir-spruce forests of the Visimsky Nature Reserve]. *Issledovanija ėtalonnykh prirodnykh kompleksov Urala* [Research of reference natural complexes of the Urals. Conference Proceedings]. Kirovgrad-Nev'yansk, Yekaterinburg Publ., 2001, pp. 284-294. (In Russ.).
13. Efimik E.G. [Specific plant communities on technogenically saline soils in the zone of influence of salt-mining enterprises of the Upper Kama region]. *Bassejn Kamy: priroda i čelovek* [The Kama River basin: nature and people]. Perm, 2025, pp. 12-14. Available at: <http://www.psu.ru/files/docs/science/books/sborniki/Bassejn-Kamy-priroda-i-chelovek.pdf>. (In Russ.).
14. Efimik V.E., Farzalieva G.Sh., Yesyunin S.L. [Characteristics of the soil-litter mesofauna of some biotopes in the area of influence of the salt mining enterprise of the Perm region]. *Biota, genezis i produktivnost' počv. Materialy XIX Vserossijskogo soveščanija po počvennoj zoologii* [Biota, genesis and productivity of soils: Proceedings of the XIX All-Russian Conference on Soil Zoology]. Ulan-Ude, 2022, pp. 72-74. (In Russ.).
15. Ipatov V.S., Mirin D.M. *Opisanie fitocenoza: metod. rekomendacii* [Description of phytocenosis: methodological recommendations]. St-Peterburg, 2008. 71 p. (In Russ.).
16. Koterov A.N., Ushenkova L.N., Zubenkova E.S., Kalinina M.V., Biryukov A.P., Lastochkina E.M., Molidtsova D.V., Vainson A.A. [Strength of Correlation. Message 2. Gradations of Correlation Magnitude]. *Medicinskaja radiologija i radiacionnaja bezopasnost'*. V. 64, No. 6 (2019): pp. 12-24. (In Russ.). EDN: DAEYNG.
17. *Metody izučenija lesnykh soobshchestv* [Methods of studying forest communities]. St-Peterburg, NIChimii SPbGU Publ., 2002. 240 p. (In Russ.).
18. Moskvina N.V., Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Soil and vegetation cover in the valleys of the Tolych and Zyryanka rivers under conditions of technogenic salinization]. *Ėkologija i promyšlennost' Rossii*. V. 27, No. 7 (2023): pp. 53-59. (In Russ.). DOI: 10.18412/1816-0395-2023-7-53-59. EDN: NBRZAZ.
19. Nagumanova N.G. [Spatial differentiation of soil invertebrates in the steppe Trans-Urals]. *Zoologičeskij žurnal*. V. 86, No. 8 (2007): pp. 912-920. (In Russ.). EDN: IASDBT.
20. Ovesnov S.A. [Botanical and geographical zoning of the Perm region]. *Vestnik Permskogo universiteta*. Iss. 2. Biologija (2000): pp. 13-21. (In Russ.). EDN: YNBQRY.
21. Pakhorukov I.V., Eremchenko O.Z. [Properties of secondary saline alluvial soils in the taiga-forest zone of the Kama region]. *Sibirskij lesnoj žurnal*. No. 3 (2021): pp. 76-86. (In Russ.). DOI: 10.15372/SJFS20210307. EDN: IZFYTQ.

22. Sokolova N.A., Telyatnikov M.Yu., Syso A.I., Bespalov A.N., Sokolov D.A. [The impact of enterprises in the Norilsk industrial region on vegetation and soils (based on three ecological transects)]. *Sibirskij èkologičeskij žurnal*. V. 32, No. 3 (2025): pp. 308-325. (In Russ.). DOI: 10.15372/SEJ20250302. EDN: MMKQFW.
23. Tanasevich A.V., Rybalov L.B., Kamaev I.O. [Dynamics of soil mesofauna in the zone of technogenic impact]. *Lesovedenie*. No. 6 (2009): pp. 63-72. (In Russ.). EDN: LJLFHV.
24. Vorobyova L.A., ed. *Teorija i praktika chimičeskogo analiza počv* [Theory and practice of chemical analysis of soils]. Moscow, GEOS Publ., 2006. 400 p. (In Russ.).
25. Khairulina E.A. [Formirovaniye okislitel'nykh geokhimicheskikh bar'yerov v mestakh vykhoda vysokomineralizovannykh podzemnykh vod]. *Geologija i poleznye iskopaemye Zapadnogo Urala*. No. 14 (2014): pp. 93-96. (In Russ.). EDN: SGNPOD.
26. Khobrakova L.Ts., Lavrentieva I.N., Danilov S.N., Ubugunov L.L., Ubugunova V.I., Zaitseva S.V. [Invertebrates of the Cheegrass Steppe in Solonchic Soils of Transbaikalia: Spacetime Structure]. *Sibirskij èkologičeskij žurnal*. No. 1 (2015): pp. 89-101. EDN: THEGJT.
27. Baklanov M.A., Pozdeev I.V., Kotelnikova V.S., Ogorodov S.P., Bezmaternykh V.V. Assessment of Anthropogenic Salinisation Impact on the Benthic Invertebrates and Fish in a Small River – a Tributary of the Kama Reservoir. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. V. 321 (2019). Art. 012060. DOI: 10.1088/1755-1315/321/1/012060. EDN: DRKPPQ.
28. Bengtsson, G. Rundgren S. Ground-living invertebrates in metal-polluted forest soils. *Ambio*. V. 13 (1984): pp. 29-33.
29. Bicho R.C., Scott-Fordsmand J.J., Amorim M.J.B. Climate change in edaphic systems – Impact of salinity intrusions in terrestrial invertebrates. *Pedobiologia - Journal of Soil Ecology*. V. 105, No. 6 (2024): Art. 150976.
30. Efimik V.E., Mitrakova N.V., Efimik E.G., Esyunin S.L., Farzalieva G.Sh. The Influence of the Chemical Composition of Soil and Vegetation on the Soil Mesofauna in the Potash Mining Impact Zone in the Middle Prikamye Region. *Contemporary Problems of Ecology*. V. 17, No. 2 (2024): pp. 290-302. DOI: 10.1134/S1995425524020033. EDN: XRSCRS.
31. Fang Zh., Hodson M. E., Hu Ch.-J., Li W.-J., Li J., Monroy A. B., Tong L., Xiao X. Combined toxicity of polyethylene microplastics and soil salinization to earthworms is generally antagonistic or additive. *Journal of Hazardous Materials*. V. 495 (2025). Art. 138843. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2025.138843. EDN: LPYVOO.
32. Gurov, A.V., Gurova, N.N. & Pet'ko, V.M. Assemblages of terrestrial arthropods under the technogenic impact of Norilsk industrial complex. *Contemp. Probl. Ecol.* No. 7 (2014): pp. 701-707. doi: 10.1134/S1995425514060043. EDN: UFUGGR.
33. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. V.4, No. 1 (2001). Art. 4.
34. Inelova Z., Zaparina Y., Mile O., Boros E. Large-scale assessment of characteristic plant species on Eurasian saline. *Ecological Indicators*. Vol. 166(884) (2024). Art. 112431. DOI: 10.1016/j.ecolind.2024.112431. EDN: BWXRCO.
35. Khayrulina E., Novoselova L., Mitrakova N., Bogush A. Properties of alluvial soils of taiga forest under anthropogenic salinisation. *Forests*. V. 12, No. 3 (2021). Art. 321. DOI: 10.3390/f12030321. EDN: WKEEIZ.
36. Pereira C.S., Lopes I., Sousa J.P., Chelinho S. Effects of NaCl and seawater induced salinity on survival and reproduction of three soil invertebrate species. *Chemosphere*. V. 135 (2015): pp. 116-122. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2015.03.094. EDN: UPMKQV.
37. Rahmonov O., Dragan W., Cabała J., Krzysztofik R., Long-Term Vegetation Changes and Socioeconomic Effects of River Engineering in Industrialized Areas (Southern Poland). *International Journal of Environmental Research and Public Health*. V. 20(3) (2023). Art. 2255. DOI: 10.3390/IJERPH20032255. EDN: NPKEMW.
38. Zhang L., Van Gestel C.A.M., Li Zh. Toxicokinetics of metals in the soil invertebrate *Enchytraeus crypticus* exposed to field-contaminated soils from a mining area. *Environmental Pollution*. V. 300 (2022). Art. 118874. DOI: 10.1016/J.ENVPOL.2022.118874. EDN: QONIDC.
39. Zvereva Elena L. & Kozlov Mikhail V. Changes in the Abundance of Vascular Plants under the Impact of Industrial Air Pollution: A Meta-analysis. *Water, Air, and Soil Pollution*. V. 223 (2012): pp. 2589-2599. doi: 10.1007/s11270-011-1050-z.
40. Wu Y.-P., Zhang Y., Bi Y.-M., Sun Zh.-J. Biodiversity in Saline and Non-Saline Soils Along the Bohai Sea Coast, China. *Pedosphere*. V. 25, iss. 2 (2015): pp. 307-315. DOI: 10.1016/S1002-0160(15)60015-7. EDN: YDOCRN.

Статья поступила в редакцию 12.01.2026; одобрена после рецензирования 27.01.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 12.01.2026; approved after reviewing 27.01.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

В. Е. Ефимик – канд. биол. наук, доцент, заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных и водной экологии;

Н. В. Митракова – канд. биол. наук, доцент кафедры физиологии растений и экологии почв;

Е. Г. Ефимик – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и генетики растений;

Г. Ш. к. Фарзалиева – канд. биол. наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии.

Information about the authors

V. E. Efimik – candidate of biology, Associate Professor, Head of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology;

N. V. Mitrakova – candidate of biology, Associate Professor of the Department of Plant Physiology and Soil Ecology;

E. G. Efimik – candidate of biology, Associate Professor of the Department of Botany and Plant Genetics;

G. Sh. Farzalieva – candidate of biology, Associate Professor of the Department of Invertebrate Zoology and Aquatic Ecology.

Вклад авторов:

Ефимик В. Е. – сбор материала и определение беспозвоночных; анализ литературы; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.

Митракова Н. В. – отбор и анализ почвенных проб; анализ литературы; написание исходного текста; итоговые выводы.

Ефимик Е. Г. – проведение геоботанических описаний; определение растений; анализ литературы; написание исходного текста; итоговые выводы.

Фарзалиева Г. Ш. – сбор материала и определение беспозвоночных; написание исходного текста.

Contribution of the authors:

Efimik V. E. – field research; identification of invertebrates; literature analysis; statistical processing of the material; manuscript writing; final conclusions.

Mitrakova N. V. – field research; laboratory analysis of soil samples; literature analysis; statistical processing of the material; manuscript writing; final conclusions.

Efimik E. G. – field research; sample collection; manuscript writing; final conclusions.

Farzalieva G. Sh. – field research; identification of invertebrates; manuscript writing.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ЭКОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 574.58

EDN: OOBALF

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-73-81



Мониторинг и современное состояние планктофауны и бентофауны олиготрофного водоема (Урозера, Южная Карелия)

**Евгений Сергеевич Савосин^{1✉}, Ярослав Александрович Кучко²,
Денис Сергеевич Савосин³**

¹⁻³ Институт биологии – обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,
Петрозаводск, Россия

^{1✉} szhenya@list.ru

² y-kuchko@mail.ru

³ sadenser@inbox.ru

Аннотация. Приводятся материалы исследований современного состояния сообществ зоопланктона и зообентоса оз. Урозера (Прионежский р-н, республика Карелия). Исследована фауна гидробионтов водоема, слабо подверженного влиянию антропогенных факторов и имеющего статус государственного гидрологического памятника природы регионального значения. Проведены анализ качественного и количественного состава, оценка видового разнообразия зоопланктона и зообентоса, структура видов-доминантов, их процентное соотношение в составе проб в литоральных и профундальных зонах. Анализ полученных данных показал, что по уровню развития зоопланктона и макрозообентоса, низким показателям содержания в воде биогенных элементов можно охарактеризовать Урозера как водоем олиготрофного типа с благоприятными условиями обитания для гидробионтов. Величина индекса сапробности (по Пантле и Букку) по зоопланктону варьировала от 1.20 до 1.36, индекс Шеннона 2.68–2.96 бит/экз., что свойственно олигосапробным водным объектам. Биотические индексы, рассчитанные с использованием показателей макрозообентоса, подтверждают уровень сапробности Урозера. Специализированные индексы (Гуднайта-Уитлея, Майера, Балушкиной) характеризуют водоем как умеренно-загрязненный. Оценка особенностей формирования сообщества планктоценоза и бентоценоза в водоемах в условиях возрастающих воздействий антропогенного характера, представляется актуальной задачей научно-исследовательских работ, направленных на краткосрочный и долгосрочный мониторинг водных объектов, особенно имеющих статус приближенных к ООПТ территорий. Полученные результаты могут быть использованы для проведения комплексных работ по экологическому мониторингу подобных водных объектов.

Ключевые слова: пресноводная экосистема, зоопланктон, зообентос, численность, биомасса, трофический статус, экология, Урозера

Для цитирования: Савосин Е. С., Кучко Я. А., Савосин Д. С. Мониторинг и современное состояние планктофауны и бентофауны олиготрофного водоема (Урозера, Южная Карелия) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 73–81. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-73-81>.

Благодарности: финансовая поддержка работы осуществлялась в рамках государственного задания № FMEN-2022-0007.

ECOLOGY

Original article

Monitoring and current state of plankton and benthic fauna of an oligotrophic reservoir (Urozera, Southern Karelia)

Evgenii S. Savosin^{1✉}, Yaroslav A. Kuchko², Denis S. Savosin³

¹⁻³ Institute of Biology of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^{1✉} , szhenya@list.ru

² y-kuchko@mail.ru

³ sadenser@inbox.ru

Abstract. This article presents research findings on the current state of zooplankton and zoobenthos communities in Urozero (Prionezhsky District, Republic of Karelia). The study examined the aquatic fauna of the reservoir, which is weakly affected by anthropogenic factors and has the status of a state hydrological natural monument of regional significance. The study conducted an analysis of the qualitative and quantitative composition, assessed the species diversity of zooplankton and zoobenthos, and examined the structure of dominant species and their percentage ratio in samples from the littoral and profundal zones. The analysis of the studies showed that, in terms of the development of zooplankton and macrozoobenthos and low nutrient levels in the water, Urozero can be characterized as an oligotrophic reservoir with favorable habitat conditions for aquatic organisms. The saprobity index (Pantle and Buck) for zooplankton ranged from 1.20 to 1.36, while the Shannon index ranged from 2.68 to 2.96 bit/ind., which is typical of oligosaprobic water bodies. Biotic indices calculated using macrozoobenthos indicators confirm the saprobity level of the Urozero reservoir. Specialized indices (Goodnight-Whitley, Mayer, and Balushkina) characterize the reservoir as moderately polluted. Assessing the characteristics of planktocenosis and benthocenoses in reservoirs under conditions of increasing anthropogenic impacts is a relevant task for research aimed at short- and long-term monitoring of water bodies, especially those in areas close to protected areas. The results obtained can be used for comprehensive environmental monitoring of such water bodies.

Keywords: freshwater ecosystem, zooplankton, zoobenthos, abundance, biomass, trophic status, ecology, Urozero

For citation: Savosin E. S., Kuchko Ya. A., Savosin D. S. [Monitoring and current state of plankton and benthic fauna of an oligotrophic reservoir (Urozero, Southern Karelia)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 73-81. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-73-81>.

Acknowledgments the study was financially supported by the state assignment No. FMEN-2022-0007.

Введение

Озеро Урозера, расположенное в Республике Карелия, обладает статусом охраняемого гидрологического объекта регионального значения. Уникальность этого озера заключается в необычайно светлой и кристально чистой воде с голубовато-зеленым отливом. Вода отличается высокой прозрачностью и качеством, состояние экосистемы озера до середины 2000-х гг. по гидрохимическим показателям оценивалось как ультраолиготрофное [Теканова, 2019]. Материалом для написания настоящей работы послужили результаты комплексных исследований в 2005, 2007 и 2022 гг. [Ильмаст, Кучко, Иешко, 2008; Ильмаст, Кучко, Милянчук, 2015].

Гидробиоценоз – важнейший компонент биосферы, испытывающий существенное влияние антропогенного фактора на всех трофических уровнях. Изучение особенностей сообществ гидробионтов в разнотипных водных экосистемах является одной из фундаментальных задач гидробиологии [Закономерности гидробиологического режима ..., 2004; Алимов, Бульон, Голубков, 2005; Китаев, 2007]. Проблема сохранения биологических ресурсов в пресноводных экосистемах России тесно связана с проблемой сохранения естественной динамики их структурно-функциональной организации. Деградация биотопов и экосистем в современный период, приводящая к сокращению или полному исчезновению многих видов гидробионтов, непосредственно связана с различными формами антропогенного влияния. В условиях наметившихся тенденций ускоренной трансформации водоемов Карелии под влиянием естественных и антропогенных факторов изучение структуры и функционирования озерных экосистем с особым природоохранным статусом имеет важное значение. При этом контроль состояния водных экосистем является неотъемлемым элементом фонового мониторинга.

Цель исследования – оценка современного гидробиологического состояния оз. Урозера и сравнение с данными, полученными ранее.

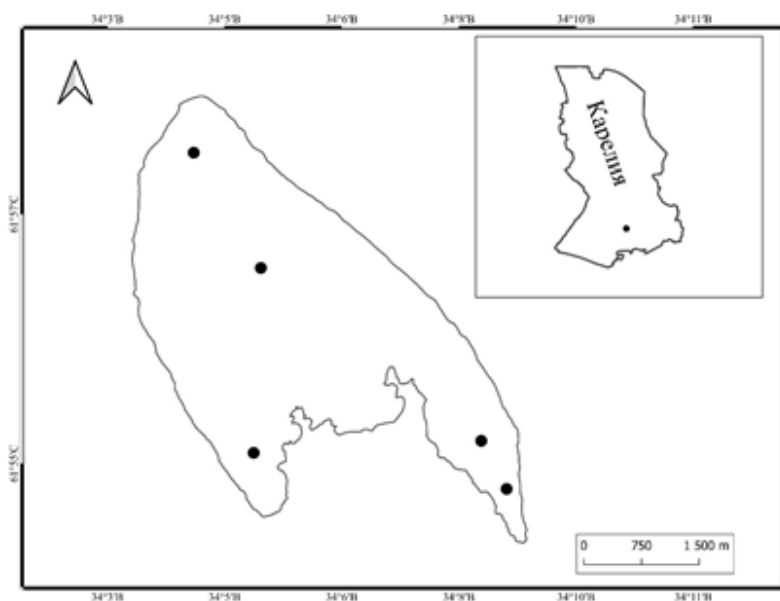
Материал и методы исследования

Озеро Урозера расположено в южной части Карелии, оно относится к бассейну Онежского озера (рис. 1). Озеро ледниково-тектонического происхождения, его длина – 7.0 км, ширина – 3.3 км, площадь – 13.4 км². Притоки отсутствуют, из водоема вытекает один ручей, соединяющий его с р. Шуйей. Озеро сравнительно глубокое, с максимальной глубиной 35 м, средней – 12 м. Воды озера характеризуются нейтральной реакцией (рН – 7.0), общая минерализация составляет 27 мг/л, содержание СО₂ колеблется в среднем около 1.7 мг/л, насыщение кислородом достигает 100%. Прозрачность воды Урозера в начале XX в. составляла 15 м, в настоящее время – 6–9 м (табл. 1). По величине содержания биогенных элементов оно относится к олиготрофному типу [Лозовик, Ефременко, 2017].

Изучение гидробиологии озер Кончезерской группы было положено в 30-х годах прошлого столетия сотрудниками Бородинской биологической станции [Смирнов, 1933; Гордеев, 1950, 1959]. Наши исследования проводились в летне-осенний период 2005, 2007 и 2022 гг., карта-схема расположения гидробиологических станций приводится на рисунке.

Основные лимнологические показатели оз. Урозера
[Main limnological indicators of Lake Urozero]

Показатель	Величина
Географические координаты	61° 56' с.ш.; 34° 06' в.д.
Высота над уровнем моря, м	42.6
Площадь водосбора, км ²	12.1
Площадь водной поверхности, км ²	13.4
Максимальная глубина, м	35.0
Средняя глубина, м	12.0
Цветность, град.	3.0 – 4.0
Прозрачность, м	9.0
рН	7.0
Перманганатная окисляемость, мгО ₂ /л	1.8 – 2.7
Содержанное О ₂ , % насыщения поверхность	97 – 105
Фосфор (мин.), мг/л	0.001
Фосфор (общ.), мг/л	0.005
N-NH ₄ мг/л	0.02
N-NO ₃ мг/л	0.01
N (орг.), мг/л	0.27
Азот (общ.), мг/л	0.35



Карта-схема объекта исследования
 [Schematic map of the study site]

Для отбора проб зоопланктона использовался 2-литровый батометр Рутнера. Облавливались все слои воды с интервалом 1 м с 3-кратной повторностью. Интегральные пробы (поверхность-дно) фильтровались через газ № 70, концентрировались до 100 мм³ и фиксировались 4% формалином. Пробы обрабатывались в соответствии со стандартными методами¹. Биомасса определялась расчетным методом, рассчитывались индексы видового разнообразия Шеннона и сапробности Пантле-Букк². Трофический статус оценивался по шкале С.П. Китаева [2007]. Таксономия коловраток и низших ракообразных приводится согласно Определителю зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России [2010].

¹ Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях. Л., 1984. 19 с.; Кучко Я. А., Ильмаст Н. В., Кучко Т. Ю. Методы сбора и обработки проб зоопланктона на пресноводных водоемах: учеб. пособие. Петрозаводск, 2016. 28 с.

² Макрушин А. В. Биологический анализ качества вод. Л.: Наука, 1974. 60 с.; Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.

Для отбора количественных проб зообентоса использовали дночерпатель Экмана – Берджа (площадь захвата 0.025 м²), по два подъема на пробу. Грунт промывали с помощью сита (размер ячеек 0.5 мм), полученный материал фиксировали 8% раствором формалина. Камеральную обработку проводили в лаборатории с помощью бинокулярного микроскопа, беспозвоночных сортировали по таксономическим группам и взвешивали с точностью 0.1 мг. Виды определяли с использованием современных руководств [Timm, 2009; Определитель зоопланктона и зообентоса ..., 2010; Определитель зоопланктона и зообентоса ..., 2016]. Названия видов приведены на основе базы данных Global Biodiversity Information Facility (GBIF.org) и Fauna Europea [De Jong et al., 2014].

Для оценки видового разнообразия на станциях рассчитывали индекс Шеннона (H) [Мэгарран, 1992] по формуле:

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i,$$

где p_i – доля особей i -го вида. Расчеты проведены в программе PAST3.18 [Hammer, Harper, Ryan, 2001].

Анализ уровня сапробности озер с использованием выявленных видов-индикаторов зообентоса проводили по методу Пантле – Букка [Sládeček, 1973; Мэгарран, 1992], учитывая региональные особенности водоемов Карелии. Уровень трофности оценивали по шкале С.П. Китаева [2007].

В качестве дополнительного показателя качества вод служил хирономидный индекс (K) [Балушкина, 1997], рассчитанный по формуле:

$$K = \frac{\alpha_t + 0.5\alpha_{ch}}{\alpha_o},$$

где α_{ch} – α Chironominae, α_o – α Ortocladiinae и Diamesinae, α_t – α Tanipodinae. $\alpha = N + 10$, где N – относительная численность особей всех видов данного подсемейства в процентах от общей численности особей всех хирономид. Значение индекса K от 0.14 до 1.08 характеризует чистые воды, 1.08–6.05 – умеренно загрязненные, 6.5–9.0 – загрязненные, 9.0–11.5 – грязные. Кроме этого, для исследованного водоема рассчитывали специализированные индексы, основанные на учете макрозообентоса, – Гуднайта – Уитлея (олигохетный), Майера [Вшивкова и др., 2019].

Результаты и их обсуждение

Зоопланктон

По результатам наших исследований было отмечено 40 видов планктонных ракообразных и коловраток (табл. 2). Из них Rotifera – 16 видов, Сороподы–10 (Calaniformes – 4, Cyclopiformes – 6), Cladocera–10. По числу видов разнообразие планктонной фауны Урозера достигается за счет примерно равного соотношения представителей трех основных групп. Основными формами летнего планктонного комплекса ракообразных являются эвритопные виды – *Bosmina longirostris* (O.F.Müller, 1776), *Daphnia cristata* Sars, 1862, *Thermocyclops oithonoides* (Sars G.O., 1863), *Eudiaptomus gracilis* (Sars G.O., 1863), а также представители северной фауны – *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857, *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855. В связи со слабым развитием высшей водной растительности прибрежные и зарослевые формы представлены ограниченным числом видов: *Sida crystallina* (O.F.Müller, 1776), *Scapholeberis mucronata* (O.F.Müller, 1776), а также ряд хидорид и хищные *Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1761) и *Megacyclops viridis* (Jurine, 1820). На глубинах свыше 10 м отмечаются реликтовые веслоногие ракообразные *Limnocalanus macrurus* Sars G.O., 1863 и *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887). Из коловраток наибольшей численности достигают типичные представители северного ротаторного комплекса – *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) и *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892. Повсеместно, но в небольших количествах встречаются *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) и *Bipalpus hudsoni* (Imhof, 1891). Количественные показатели планктофауны представлены в табл. 3.

Таблица 2

Видовой состав зоопланктона Урозера
[Species composition of zooplankton in Urozero]

Таксон	2005	2007	2022
Тип Rotifera Коловратки			
<i>Cephalodella</i> sp.	+	-	-
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schrank, 1802)	-	-	+
<i>Gastropus stylifer</i> Imhof, 1891	+	-	+
<i>Synchaeta stylata</i> Wierzejski, 1893	+	-	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	-	+
<i>Polyarthra euryptera</i> Wierzejski, 1891	+	+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+

Таксон	2005	2007	2022
<i>Euchlanis</i> sp.	+	-	-
<i>Euchlanis triquetra</i> Ehrenberg, 1838	-	-	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	-	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	+	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+
<i>Keratella cochlearis micracantha</i> (Lauterborn, 1898)	+	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	+	+	+
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	-	+	-
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	+	+	+
Тип <i>Arthropoda</i> Ракообразные			
Подкласс <i>Copepoda</i> Веслоногие ракообразные			
<i>Limnocalanus macrurus</i> Sars G.O., 1863	-	+	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars G.O., 1863)	+	+	+
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	-	+	+
<i>Hetercope appendiculata</i> Sars G.O., 1863	-	+	+
<i>Cyclops strenuus strenuus</i> Fisher, 1851	+	-	+
<i>Cyclops scutifer scutifer</i> Sars G.O., 1863	-	-	+
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	-	-	+
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+	+	+
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)	+	+	+
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisher)	-	+	+
Надотряд <i>Cladocera</i> Ветвистоусые ракообразные			
<i>Sida crystallina</i> (O.F.Müller, 1776)	-	-	+
<i>Holopedium gibberum</i> Zaddach, 1855	+	+	+
<i>Daphnia longispina</i> (O.F.Müller, 1776)	+	-	+
<i>Daphnia cristata</i> Sars, 1862	-	+	+
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F.Müller, 1776)	-	-	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F.Müller, 1776)	+	+	+
<i>Alona costata</i> Sars, 1862	-	+	+
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F.Müller, 1776)	-	+	+
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F.Müller, 1776)	-	+	+
<i>B. (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	+	-	+
<i>B. (Eubosmina) crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	+	-	-
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	-	+	+
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig, 1860	-	-	+
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	-	+	+
Всего видов	22	22	34

Таблица 3

Количественные показатели зоопланктона Урозера
[Quantitative indicators of zooplankton in Urozero]

Группа	2005 г.*		2005 г.*		2007 г.*		2022 г.**	
	май		август		июль		июнь	
	$\frac{N}{B}$	$\frac{\%}{\%}$	$\frac{N}{B}$	$\frac{\%}{\%}$	$\frac{N}{B}$	$\frac{\%}{\%}$	$\frac{N}{B}$	$\frac{\%}{\%}$
Rotifera	7.27 0.004	63 2	1.1 0.001	10 <1	8.61 0.005	38 1	0.33 0.0002	4 <1
Cladocera	1.32 0.191	11 80	6.42 0.316	58 83	8.95 0.494	40 85	2.20 0.100	26 42
Cyclopiformes	1.46 0.014	13 6	3.16 0.042	28 11	4.44 0.060	20 10	4.30 0.067	51 28

Группа	2005 г.*		2005 г.*		2007 г.*		2022 г.**	
	май		август		июль		июнь	
	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%	$\frac{N}{B}$	%
Calaniformes	$\frac{1.48}{0.030}$	$\frac{13}{12}$	$\frac{0.42}{0.020}$	$\frac{4}{6}$	$\frac{0.38}{0.022}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1.62}{0.070}$	$\frac{19}{30}$
Всего	$\frac{11.53}{0.239}$	$\frac{100}{100}$	$\frac{11.1}{0.379}$	$\frac{100}{100}$	$\frac{22.38}{0.581}$	$\frac{100}{100}$	$\frac{8.45}{0.237}$	$\frac{100}{100}$

Примечание: * – Ильмаст, Кучко, Иешко [2008]; ** – наши данные; в числителе – численность, тыс.экз./м³; в знаменателе – биомасса, г/м³.

Основа биомассы в летний период (72% в среднем по годам) создается ветвистоусыми ракообразными, главным образом видами родов *Bosmina* и *Daphnia*. На долю калянид (в основном *E. gracilis*) и циклопид (*Th. oithonoides*, *C. strenuus*, *C. scutifer*) приходится 13 и 14% соответственно. Коловратки играют незначительную роль в образовании биомассы зоопланктона, в мае-августе их средний удельный вес составляет около 1%. По численности преобладают Copepoda (38% в среднем по годам), Cladocera и Rotifera формируют 34% и 28% соответственно.

Таким образом, по уровню количественного развития зоопланктона со среднелетней биомассой 0.359 г/м³ и численностью 13.4 тыс.экз./м³, оз. Урозеро можно отнести к разряду ультраолиготрофных – олиготрофных водоемов [Китаев, 2007]. Величина индекса сапробности по Пантле и Букку изменялась от 1.20 до 1.36, что соответствует олигосапробному классу водных объектов. Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный по биомассе, колеблется в пределах 2.68–2.96.

Макрозообентос

Донная фауна озера была представлена 10 таксономическими группами. Доминирующими организмами, как по численности, так и по биомассе, были реликтовые ракообразные *Monoporeia affinis* (Lindström, 1855) и хирономиды (табл. 4). Также из реликтовых ракообразных в водоеме отмечен рачок *Pallasiola quadrispinosa* (G.O.Sars, 1867). Средняя биомасса макрозообентоса в осенний период в озере составила 2.66 г/м², при средней численности 1335 экз./м².

Таблица 4

Макрозообентос оз. Урозеро за многолетний период
[Macrozoobenthos of Lake Urozero over a long-term period]

Таксон	2005*		f%	2022**		f%
	N	B		N	B	
Oligochaeta	160	0.20	100	110	0.12	60
Bivalvia	40	0.03	50	20	0.01	20
Chironomidae	660	0.81	100	320	0.59	100
Gastropoda	15	0.03	50	40	0.19	60
Ephemeroptera	5	0.01	25	20	0.53	40
Trichoptera	5	0.01	25	-	-	-
Nematoda	145	0.02	75	100	0.03	40
Odonata	10	0.37	25	-	-	-
Amphipoda	295	1.18	75	24	1.52	40
Всего	1335	2.66	100	634	2.99	100

Примечание: * – Ильмаст, Кучко, Милянчук [2015]; ** – наши данные; где N – численность, экз./м², B – биомасса, г/м², f % – частота встречаемости в пробах.

В составе макрозообентоса были обнаружены 8 видов-индикаторов органического загрязнения, сапробность составила 1.43, что соответствует олигосапробной зоне (чистые воды). Индекс Майера равен 11, что характеризует водоем как умеренно–загрязненный (3 класс качества). Индекс Гуднайта–Уитлея (олигохетный индекс) равен 42% (незначительное загрязнение), 2–3 класс качества вод. Согласно полученному значению хирономидного индекса Балушкиной (3.74), оз. Урозеро умеренно-загрязненное. Средняя биомасса макрозообентоса за период исследования в 2022 г. составляла 2.99 г/м² при численности 634 экз./м².

Водоем обладает незначительным таксономическим разнообразием, результаты исследований приведены в табл. 5.

Структурно-функциональные характеристики бентоценоза Урозера
[Structural and functional characteristics of the Urozera benthocenosis]

Таксон	Вид (род)
Nematoda	<i>Nematoda</i> sp.
Oligochaeta	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede, 1862 <i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879 <i>Tubifex tubifex</i> (Müller, 1774)
Gastropoda	<i>Gyraulus</i> sp. <i>Limnaea</i> sp.
Bivalvia	<i>Pisidium</i> sp.
Amphipoda	<i>Monoporeia affinis</i> (Lindström, 1855)
Ephemeroptera	<i>Ephemera vulgata</i> Linnaeus, 1758
Chironomidae	<i>Chironomus plumosus</i> (Linnaeus, 1758) <i>Pseudochironomus prasinatus</i> (Staeger, 1839) <i>Procladius</i> sp. <i>Psectrocladius sordidellus</i> (Zetterstedt, 1838) <i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918) <i>Tanytarsus excavatus</i> Edwards, 1929 <i>Tanytarsus usmaensis</i> Pagast, 1931 <i>Micropsectra</i> sp.
Количественные показатели	
Средняя численность, экз/м ²	300±45
Средняя биомасса, г/м ²	1.65±0.24
Индекс Майера	11
Индекс Балушкиной (К)	3.74
Индекс Гуднайта–Уитлея	0.42
Индекс сапробности (S)	1.43
Индекс Шеннона, бит/экз.	2.911
Индекс Симпсона	0.11

В рамках настоящей работы проведена оценка современного состояния зоопланктонного и бентосного сообществ Урозера и сопоставление полученных данных с результатами исследований более чем полувекковой давности [Гордеев, 1950, 1959]. В озере выявлено 40 таксонов зоопланктона рангом ниже рода, среди которых 10 видов веслоногих ракообразных, 14 ветвистоусых и 16 коловраток. Летние значения численности и биомассы зоопланктона соответствуют олиготрофному статусу планктонной системы. Бентосное сообщество представлено 17 таксонами беспозвоночных, среди которых преобладают личинки хирономид (Chironomidae), олигохеты (Oligochaeta) и моллюски (Mollusca). Плотность и биомасса бентоса в Урозере относительно невысоки, что соответствует олиготрофному типу водоема. Сравнение современных данных о бентосе с результатами исследований прошлых лет выявило незначительные изменения в видовом составе и структуре доминирования. Это свидетельствует об относительной стабильности донных сообществ Урозера и отсутствии значительного антропогенного воздействия на озеро. Устойчивость видового состава и структуры зоопланктона и бентоса, наблюдаемая на протяжении десятилетий, свидетельствует о благоприятном экологическом состоянии озера.

Заключение

Таким образом, результаты исследований показали, что оз. Урозеро по уровню развития зоопланктона и макрозообентоса и низким показателям содержания в воде биогенных элементов можно охарактеризовать как водоем олиготрофного типа с благоприятными условиями обитания для гидробионтов. Динамика структурных индексов сообществ соответствует водоемам, не испытывающим дополнительного эвтрофирующего воздействия. Отмеченные различия в показателях численности и биомассы не выходят за рамки естественных межгодовых колебаний.

По химическому составу воды озера отвечают всем требованиям, предъявляемых к качеству чистых природных вод, и пригодны как для питьевых, так и хозяйственных целей. Некоторое уменьшение прозрачности воды можно рассматривать в аспекте естественного процесса старения озера, глобального потепления климата и, несмотря на природоохранный статус водоема, постепенно увеличивающегося притока биогенов в результате строительства СНТ в береговой зоне.

Список источников

1. Алимов А.Ф., Бульон В.В., Голубков С.М. Динамика структурно-функциональной организации экосистем континентальных водоемов // *Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами: сб. науч. статей*. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. С. 241–253.
2. Балущкина Е.В. Применение интегрального показателя для оценки качества вод по структурным характеристикам донных сообществ // *Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий*. СПб., 1997. С. 266–292.
3. Вшивкова Т.С. и др. Введение в биомониторинг пресных вод: учебное пособие. Владивосток, 2019. 240 с. DOI: 10.13140/RG.2.2.31070.89927. EDN: UZAAIX.
4. Гордеев О.Н. Урозера – тип олиготрофного водоема Средней Карелии // *Учен. зап. Карело-Финского ун-та*. 1950. Т. 111, вып. 3. С. 110–125.
5. Гордеев О.Н. Оз. Урозера // *Озера Карелии: природа, рыбы и рыбное хозяйство*. Петрозаводск: Гос. изд-во Карельской АССР, 1959. С. 276–278.
6. Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа / ред. А.Ф. Алимов, М.Б. Иванова. М.: Научный мир, 2004. 296 с.
7. Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Иешко Т.А. Гидробиоценозы Урозера (Южная Карелия) // *Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы Междунар. науч. конф.* Пенза, 2008. Ч. II. С. 327–329.
8. Ильмаст Н.В., Кучко Я.А., Милянчук Н.П. Водные экосистемы особо охраняемых природных территорий Карелии // *Известия Самарского научного центра РАН*. 2015. Т. 17, № 6. С. 299–303. EDN: VMFNLR.
9. Китаев С.П. Основы общей лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.
10. Лозовик П.А., Ефременко Н.А. Аналитические, кинетические и расчетные методы в гидрохимической практике. СПб.: Нестор-История, 2017. 272 с. EDN: UWYDUJ.
11. Мэгаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
12. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1: Зоопланктон. — М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.
13. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2: Зообентос. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 457 с.
14. Смирнов С.С. Материалы к познанию озер Карелии. Зоопланктон Кончезерской группы озер // *Тр. Бородинской биол. ст.* 1933. Т. VII, вып. 1. С. 27–56.
15. Теканова Е.В. Современное состояние экосистемы озера Урозера (Карелия) по продукционно-деструкционным показателям // *Труды Карельского научного центра Российской академии наук*. 2019. № 5. С. 83–89. DOI: 10.17076/eco980. EDN: XKMWXC.
16. De Jong Y. et al. Fauna Europea – all European animal species on the web // *J. Biodiversity*. 2014. Vol. 2. P. 35–48.
17. Hammer Ø., Harper D.A., Ryan P.D. Palaeontological statistics software package for education and data analysis // *J. Palaeontologia Electronica*. 2001. Vol. 4. P. 1–9.
18. Sládeček V. System of water quality from biological point of view // *Arch. Hydrobiol.* 1973. № 7. 218 p.
19. Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. 2009. Vol. 66. P. 1–2.

References

1. Alimov A.F., Bul'on V.V., Golubkov S.M. [Dynamics of the structural and functional organization of continental water body ecosystems]. *Fundamental'nye osnovy upravlenija biologičeskimi resursami* [Fundamental principles of biological resources management: collection of scientific articles]. Moscow, KMK Publ., 2005, pp. 241-253. (In Russ.).
2. Balushkina E.V. [Application of an integral indicator for assessing water quality based on structural characteristics of bottom communities]. *Reakcija ozernych ekosistem na izmenenie biotičeskich i abiotičeskich uslovij* [The reaction of lake ecosystems to changes in biotic and abiotic conditions]. St-Peterburg, 1997, pp. 266-292. (In Russ.).
3. Vshivkova T.S., Ivanenko N., Yakimenko L.V., Drozdov K.A. *Vvedenie v biomonitoring presnyh vod*: [Introduction to freshwater biomonitoring: textbook]. Vladivostok, 2019. 240 p. (In Russ.). DOI: 10.13140/RG.2.2.31070.89927. EDN: UZAAIX.
4. Gordeev O.N. [Urozero as a type of oligotrophic water body in Central Karelia]. *Učenyje zapiski Karelo-Finskogo universiteta*. V. 111, iss. 3 (1950): pp. 110-125. (In Russ.).
5. Gordeev O.N. [Lake Urozero]. *Ozera Karelii: priroda, ryby i rybnoye chozjajstvo* [Karelian lakes: nature, fish and fisheries]. Petrozavodsk, Izdatel'stvo Karel'skoj ASSR Publ., 1959, pp. 276-278. (In Russ.).

6. Alimov A.F., Ivanova M.B. (eds.). *Zakonomernosti gidrobiologičeskogo režima vodojmov raznogo tipa* [Patterns of the hydrobiological regime of different types of water bodies]. Moscow, Nauchnyj mir Publ., 2004. 296 p. (In Russ.).
7. Il'mast N.V., Kuchko Ya.A., Ieshko T.A. [Hydrobiocenoses of Urozero (Southern Karelia)]. *Bioraznoobrazie: problemy i perspektivy sochranenija* [Biodiversity: problems and prospects of conservation: proceedings of the International Scientific Conference]. Penza, 2008, Part 2, pp. 327-329. (In Russ.).
8. Il'mast N.V., Kuchko Ya.A., Milyanchuk N.P. [Aquatic ecosystems of specially protected natural areas in Karelia]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. V. 17, No. 6 (2015): pp. 299-303. (In Russ.). EDN: VMFNLR.
9. Kitayev S.P. *Osnovy obščej limnologii dlja gidrobiologov i ichtiologov* [Fundamentals of general limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, Karel'skij nauchnyj centr RAN Publ., 2007. 395 p. (In Russ.).
10. Lozovik P.A., Efremenko N.A. *Analitičeskie, kinetičeskie i rasčetnye metody v gidrochimičeskoj praktike* [Analytical, kinetic, and computational methods in hydrochemical practice]. St-Peterburg, Nestor-Istorija Publ., 2017. 272 p. (In Russ.). EDN: UWYDUJ.
11. Megarran E. *Ekologičeskoe raznoobrazie i ego izmerenie* [Ecological diversity and its measurement]. Moscow, Mir Publ., 1992. 184 p. (In Russ.).
12. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnych vod Evropejskoj Rossii. V. 1: Zooplankton* [Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in European Russia. V. 1: Zooplankton]. Moscow, KMK Publ., 2010. 495 p. (In Russ.).
13. *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnych vod Evropejskoj Rossii. V. 2: Zoobentos* [Key to zooplankton and zoobenthos of fresh waters in European Russia. V. 2: Zoobenthos]. Moscow, KMK Publ., 2016. 457 p. (In Russ.).
14. Smirnov S.S. [Materials for understanding Karelian lakes. Zooplankton of the Konchezero lake group]. *Trudy Borodinskoj biologičeskoj stancii*. V. 7, iss. 1 (1933): pp. 27-56. (In Russ.).
15. Tekanova E.V. [Current state of the Urozero lake ecosystem (Karelia) based on production-destruction indicators]. *Trudy Karel'skogo naučnogo centra RAN*. No. 5 (2019): pp. 83-89. (In Russ.). DOI: 10.17076/eco980. EDN: XKMWXC.
16. De Jong Y., Verbeek M., Michelsen V. et al. Fauna Europea - all European animal species on the web. *J. Biodiversity*. V. 2 (2014): pp. 35-48.
17. Hammer Ø., Harper D. A., Ryan P. D. Palaeontological statistics software package for education and data analysis. *J. Palaeontologia Electronica*. V. 4 (2001): pp. 1-9.
18. Sládeček V. System of water quality from biological point of view. *Arch. Hydrobiol.* No. 7 (1973): 218 p.
19. Timm T. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. V. 66 (2009): pp. 1-2.

Статья поступила в редакцию 13.11.2025; одобрена после рецензирования 01.12.2025; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 13.11.2025; approved after reviewing 01.12.2025; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

Е. С. Савосин – канд. биол. наук, научный сотрудник;
 Я. А. Кучко – канд. биол. наук, старший научный сотрудник;
 Д. С. Савосин – канд. биол. наук, научный сотрудник.

Information about the authors

E. S. Savosin – candidate of biology, researcher;
 Ya. A. Kuchko – candidate of biology, senior researcher;
 D. S. Savosin – candidate of biology, researcher.

Вклад авторов:

Савосин Е. С. – обработка полевого материала; написание исходного текста; итоговые выводы.
 Кучко Я. А. – обработка полевого материала; доработка текста; итоговые выводы.
 Савосин Д. С. – обработка полевого материала; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Savosin E. S. – processing of field material; writing the draft; final conclusions.
 Kuchko Ya.A. – identification of species; text revision; final conclusions.
 Savosin D. S. – identification of species; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
 The authors declare no conflicts of interests.

Обзорная статья

УДК 618.19

EDN: SETMGG

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-82-101



Молекулярные детерминанты тройного негативного рака молочной железы

Владислав Юрьевич Буслаев^{1✉}, Наталья Сергеевна Маниковская²,
Варвара Ивановна Минина³

^{1✉} Федеральный исследовательский центр угля и углехимии СО РАН, Кемерово, Россия, vladislasbus2358@yandex.ru

^{2,3} Кемеровский государственный университет, Кемерово, Россия

² manikovskaya_ns@mail.ru

³ vminina@mail.ru

Аннотация. Рак молочной железы занимает второе место по распространенности среди онкологических заболеваний. В последнее время отмечается рост случаев заболеваемости и смертности раком молочной железы среди населения России. Наиболее агрессивной формой рака молочной железы является тройной негативный (трижды негативный) тип. Выполняемые исследования сфокусированы на попытках объяснить генетические и иммунологические механизмы его возникновения, прогрессии и устойчивости к терапии. Нами был выполнен систематический анализ современных данных литературы, касающихся различных факторов развития трижды негативного рака молочной железы. Поиск научных публикаций был выполнен в следующих базах данных: PubMed, Scopus, Web of Science, Embase, Cochrane CENTRAL, Google Scholar, e-library. Поиск источников осуществлялся с использованием ключевых слов: рак молочной железы, тройной негативный тип, онкогены, наследственные формы, иммунологические факторы, генетические факторы, генетический полиморфизм. Производился поиск статей на английском и русском языках. В результате в обзор было включено 83 статьи, опубликованных за последние 10 лет, включающих обсуждение различных аспектов генетической предрасположенности к формированию тройного негативного типа рака молочной железы. Сведения о генетической составляющей расширяют возможности для проведения будущих фундаментальных исследований.

Ключевые слова: трижды негативный рак молочной железы, молекулярные детерминанты, TP53, PTEN, BRCA1, PIK3CA, EGFR, иммунное микроокружение, PD1, PD-L1, CTLA4, цитокины

Для цитирования: Буслаев В. Ю., Маниковская Н. С., Минина В. И. Молекулярные детерминанты тройного негативного рака молочной железы // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 82–101. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-82-101>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке государственного задания ФИЦ УУХ СО РАН по проекту «Иммунно-гормональные взаимодействия при раке молочной железы». 2024–2025 гг. (№ гос. регистрации 1240411100077-1).

IMMUNOLOGY

Review article

Molecular determinants of triple-negative breast cancer

Vladislav Yu. Buslaev^{1✉}, Natalia S. Manikovskaya², Varvara I. Minina³

^{1✉} The Federal Research Center of Coal and Coal-Chemistry of SB RAS, Kemerovo, Russia, vladislasbus2358@yandex.ru

^{2,3} Kemerovo State University, Kemerovo, Russia

² manikovskaya_ns@mail.ru

³ vminina@mail.ru

Abstract. Breast cancer is the second most common cancer. Recently, there has been an increase in deaths and morbidity among the population in the Russian Federation. Triple-negative breast cancer (TNBC) is the most aggressive subtype of breast cancer. The current research is focused on elucidating the genetic and immunological mechanisms underlying its development, progression, and therapy resistance. We performed a systematic analysis of current literature data concerning the different factors involved in the pathogenesis of triple-negative breast cancer. A literature search was conducted in the following databases: PubMed, Scopus, Web of Science, Embase,

Cochrane CENTRAL, Google Scholar, and e-library. The search utilized keywords such as "breast cancer", "triple-negative type", "oncogenes", "hereditary forms", "immunological factors", "genetic factors", and "genetic polymorphism". The search included articles published in English and Russian. As a result, 83 articles published within the last 10 years, which discuss various aspects of genetic susceptibility to triple-negative breast cancer, were included in this review. The growing body of evidence on the genetic component of TNBC expands opportunities for future fundamental research and the development of targeted therapeutic strategies.

Keywords: Triple-negative breast cancer, molecular determinants, *TP53*, *PTEN*, *BRCA1*, *PIK3CA*, *EGFR*, immune microenvironment, *PDI*, *PD-L1*, *CTLA4*, cytokines

For citation: Buslaev V. Yu., Manikovskaya N. S., Minina V. I. [Molecular determinants of triple-negative breast cancer]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 82-101. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-82-101>.

Acknowledgments: the study was supported by the state assignment of FRC CCC SB RAS, project "Immune-Hormonal Interactions in Breast Cancer", 2024–2025 (State Registration No. 1240411100077-1).

Введение

Рак молочной железы (РМЖ) является самым распространенным онкологическим заболеванием среди женщин. По данным медицинской статистики за 2022 г. в мире зарегистрировано 2.3 млн. новых случаев и около 685 тыс. летальных исходов от этого вида рака [Arnold et al., 2022]. Молекулярная классификация РМЖ основана на экспрессии рецепторов эстрогена (ER), прогестерона (PR) и рецептора эпидермального фактора роста 2 типа (HER2). Выделяют: люминальный А-подтип (рецепторный статус: ER+, PR+, HER2-, Ki-67: низкий уровень (<20%)), люминальный В-подтип (рецепторный статус: ER+, PR± (положительные или слабоположительные), HER2±, Ki-67: высокий уровень (>20%)), HER2-позитивный (рецепторный статус: ER-, PR-, HER2+) и тройной негативный (рецепторный статус: ER-, PR-, HER2-). Среди них наиболее агрессивным течением и неблагоприятным прогнозом характеризуется тройной негативный рак молочной железы (ТНРМЖ), на долю которого приходится 10–15% всех диагнозов.

Актуальность изучения ТНРМЖ обусловлена его высокой агрессивностью, склонностью к раннему рецидивированию, формированием метастазов и ограниченным арсеналом таргетных терапевтических средств ввиду отсутствия классических молекулярных мишеней (ER, PR, HER2) [Zagami, Carey, 2022]. Его биологическая уникальность также заключается в иммунологическом ландшафте [Liu et al., 2018]. По сравнению с другими молекулярными подтипами, ТНРМЖ чаще характеризуется высоким уровнем лимфоцитарной инфильтрации, повышенной экспрессией иммунных чекпойнтов (таких как PD-L1) и наличием провоспалительного цитокинового профиля [Yi et al., 2021]. Эта особенность, с одной стороны, обуславливает повышенную агрессивность и склонность к метастазированию, а с другой – открывает уникальные возможности для иммунотерапевтических вмешательств [Badve et al., 2022]. Ключевой проблемой при этом остается гетерогенность иммунного микроокружения ТНРМЖ, которая определяет вариабельность течения заболевания и ответа на лечение [Liu et al., 2018]. Существует тесная взаимосвязь между генетическими драйверами ТНРМЖ (такими как мутации в *TP53*, *BRCA1*) и формированием иммуносупрессивного микроокружения [Chen et al., 2018; Liu et al., 2022].

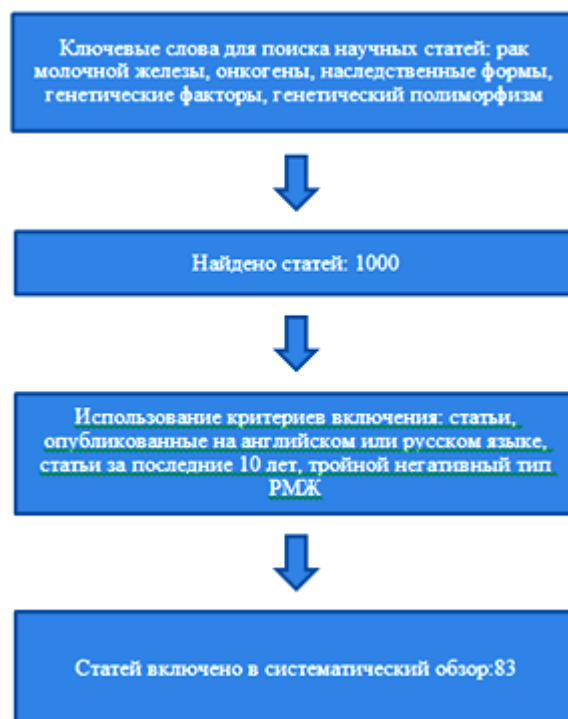
Проблема заключается в том, что, несмотря на значительный объем накопленных данных, целостное понимание сложной взаимосвязи между иммунологическими и генетическими факторами риска остается неполным. Требуется систематизация сведений о вкладе не только высокопенетрантных генов (таких как, например, *BRCA1*), но и умеренно-пенетрантных генетических вариантов, соматических мутаций в онкогенах и генах-супрессорах, а также полиморфизмов генов, контролирующих иммунный ответ и репарацию ДНК. Степень изученности иммунологических аспектов ТНРМЖ характеризуется наличием многочисленных, но зачастую разрозненных исследований, посвященных роли отдельных иммунных факторов: от экспрессии PD-L1 и CTLA-4 до провоспалительных цитокинов (IL-6, IL-8, TNF-α) и состава опухоль-инфильтрирующих лимфоцитов. Однако разрозненность этих данных и использование различных методологических подходов затрудняют формирование единой иммуно-патогенетической модели, пригодной для использования в клинической практике для совершенствования диагностики, оценки прогноза и разработки персонализированных стратегий иммунотерапии.

Цель данного систематического обзора – провести анализ современных научных данных о ключевых молекулярных детерминантах, определяющих возникновение, прогрессирование и терапевтические перспективы ТНРМЖ.

Материал и методы исследования

Настоящий систематический обзор выполнен на основе рекомендаций PRISMA (Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses). На схеме представлена стратегия поиска научных статей для обзора (см. рисунок). В поиске использовали следующие ключевые слова: рак молочной железы, онкогены, наследственные формы, иммунологические, генетические факторы, генетический полимор-

физм; breast cancer, oncogenes, hereditary forms, immunological, genetic factors, genetic polymorphism. В результате первичного поиска на момент августа 2025 г. было обнаружено 1000 статей. Критерии включения: рандомизированные клинические исследования; когорты; исследования случаев и серии случаев, в которых оценивалась генетическая предрасположенность к формированию тройного негативного типа РМЖ; исследования, опубликованные на русском или английском языке за последние 10 лет. Критерии исключения работ: РМЖ других типов; работы, опубликованные ранее 2015 г.; статьи, не прошедшие рецензирование. Большинство представленных работ касались различных аспектов лечения, разработки вакцин и изучения механизмов прогрессии данного типа РМЖ. После удаления дублирующихся, нерелевантных и несоответствующих критериям результатов скрининг полных текстов проводился, по меньшей мере, двумя независимыми рецензентами. На каждом этапе любые возможные расхождения разрешались путем обсуждения или достижения консенсуса с третьим экспертом.



Поиск научных публикаций для систематического обзора
[Literature search for systematic review]

В результате в обзор было включено 83 научные статьи, опубликованных за последние 10 лет (в период с 2015 по 2025 гг.). В результате первичного анализа данных оказалось возможным выделить несколько основных направлений исследований в выбранной области: анализ генетических аспектов наследственных форм ТНРМЖ, изучение роли онкогенов, оценка значимости факторов иммунного ответа и генов, которые их контролируют, исследования ассоциаций герминальных вариантов различных генов в развитии ТНРМЖ с применением как GWAS, так и ген-кандидатных подходов.

Результаты и их обсуждение

Наследственные формы тройного негативного рака молочной железы

Примерно 20% пациентов характеризуются формированием наследственных форм, из них около 5–10% имеют мутации в генах *TP53*, *PTEN*, *BRCA1* и *BRCA2* [Economidou et al., 2015]. Особенно важную роль в предопределении риска развития РМЖ, а также рака яичников играют гены *BRCA1* (17q21.31) и *BRCA2* (13q13.1). Белки BRCA1 (Breast Cancer Type 1 Susceptibility Protein) и BRCA2 (Breast Cancer Type 2 Susceptibility Protein) являются ключевыми эффекторами пути гомологичной рекомбинации (Homologous Recombination, HR) – наиболее точного механизма репарации двуниевых разрывов ДНК. BRCA1 – это белок, функционирующий как многофункциональный адаптер и платформа для сборки белковых комплексов. Его роль можно назвать «стратегической»: он распознает тип повреждения, рекрутирует необходимые факторы и контролирует выбор пути репарации. BRCA2 непосредственно обеспечивает ключевой этап рекомбинации. Его основная и наиболее изученная функция – регуляция работы рекомбиназы RAD51. Нарушение работы этих белков приводит к тому, что клетка вынуждена

использовать альтернативные, склонные к ошибкам, пути репарации (в первую очередь, негомологичное соединение концов – NHEJ). Это обуславливает состояние геномной нестабильности и накопление хромосомных перестроек (транслокаций, делеций) и точечных мутаций. При наследовании специфических инактивирующих мутаций в генах *BRCA1* и *BRCA2* повышается риск развития не только РМЖ, но и других видов онкологических заболеваний. Наиболее распространенные «мажорные» мутации в *BRCA1*: 5382 insC, 185 delAG, 3819 del GTAAA, 3875 del GTCT, 4154 delA, 300 T>G, 2080 del A, c.2080insA, c5251 C>T, c.4675 G>A, c.5177_5180delGAAA. Помимо этих, описано появление множества других патогенных вариантов:

- нонсенс-мутации: например, c.4035A>T (p.Lys1345Ter) – образование стоп-кодона;
- сплайсинг-мутации: мутации в сайтах сплайсинга, нарушающие правильное «сшивание» экзонов в мРНК (например, в интронах 5, 7, 12, 18, 20, 22, 23);
- крупные геномные перестройки: делеции или дупликации целых экзонов (например, делеция экзонов 1–2, 1–3, 5, 13, 14–20, 17–19, 20, 21–24 и др.). Их частота может достигать 10–20% от всех мутаций в *BRCA1* в некоторых популяциях, и они не обнаруживаются стандартными методами секвенирования нового поколения (NGS), требуя применения MLPA или подобных методов.

У женщин с наличием мутаций в гене *BRCA1* к 70–80 годам риск развития РМЖ возрастает на 55–72%, в случае *BRCA2* – на 45–69%. Кроме того, следует отметить, что у носителей мутаций в области *BRCA1* и *BRCA2* РМЖ развивается в более молодом возрасте, по сравнению с теми, у кого нет мутаций. Во всей структуре РМЖ примерно 73% мутантных копий *BRCA1* и *BRCA2* являются ассоциированными с наследственной формой тройного негативного рака, в то время как остальные 27% случаев не несут мутаций [Domagala et al., 2017]. Генетическое тестирование *BRCA1* и *BRCA2* имеет большое значение для разработки стратегий терапии тройного негативного типа на ранней стадии [Gupta et al., 2025]. В этом случае также следует учитывать некоторые особенности, связанные с этнической и расовой принадлежностью. Мета-анализ высокого уровня доказательности подготовил Н. Chen с коллегами [Chen et al., 2018]. На основе обобщения результатов 537 научных публикаций авторы выявили наибольшую распространенность мутаций в *BRCA1^{mut}* (OR: 3.292; 95% CI: 2.773–3.909) у женщин с тройным негативным типом [Chen et al., 2018]. *BRCA2* характеризовался наличием генетических вариаций в области третьего экзона c.262_263delCT, p.Leu88AlafsTer12, что приводит к сдвигу рамки считывания и образованию нефункционального белка. Важно отметить, что распространенность мутаций в *BRCA* варьируется в зависимости от популяции и возраста. В то время как в общей структуре ТНРМЖ на долю носителей мутаций приходится до 20%, исследование Narahar et al. [2025] не выявило патогенных вариантов *BRCA1* у женщин в постменопаузе. Это подчеркивает, что *BRCA1*-ассоциированный ТНРМЖ – это преимущественно заболевание молодого возраста, поэтому требуется дифференцированный подход для генетического тестирования. Хотя мутации в *BRCA1* и *BRCA2* приводят к сходным результатам (дефекты в репарации ДНК), их вклад в развитие ТНРМЖ неодинаков. Мета-анализ Chen et al. [2018] демонстрирует, что ассоциация *BRCA1* с ТНРМЖ значительно сильнее, чем у *BRCA2*. Это может быть связано с дополнительными, нерепарационными функциями белка *BRCA1* в клеточном цикле и транскрипционной регуляции, которые делают его утрату особенно критичной для базально-подобного фенотипа ТНРМЖ.

Ключевые аспекты патогенеза спорадического ТНРМЖ

Генетические аспекты ТНРМЖ. Патогенетически центральным элементом в развитии и прогрессии ТНРМЖ является возникновение мутаций в гене-супрессоре опухолей *TP53* (Tumor Protein p53). Ген *TP53* (17p13.1) кодирует транскрипционный фактор p53 – "страж генома". Роль *TP53* в патогенезе ТНРМЖ первоначально подчеркивается его исключительной частотой мутирования. Если в общей структуре РМЖ мутации *TP53* встречаются в 30–40% случаев [Liu et al., 2022], то при ТНРМЖ этот показатель увеличивается до 80% и выше [Yadav et al., 2015; Jin et al., 2016]. Для сравнения, частота мутаций в другом ключевом супрессоре, *PTEN*, значительно ниже, а мутации в онкогене, таких как *PIK3CA*, встречаются примерно в 14% случаев ТНРМЖ [Chen et al., 2022]. Это делает инактивацию *TP53* самым распространенным единичным генетическим событием при данном подтипе, указывая на его фундаментальную роль в биологии этих опухолей. Значимость мутаций *TP53* определяется не только частотой, но и их функциональными последствиями. В ответ на повреждение ДНК, гипоксию или онкогенный стресс p53 активирует каскад транскрипционных программ, ведущих к остановке клеточного цикла (через p21), репарации ДНК, сенесценции или апоптозу. В отличие от многих других генов, мутации в *TP53* при ТНРМЖ – это преимущественно миссенс-мутации (например, R175H, R248Q, R273H) в ДНК-связывающем домене. Такие мутации приводят не просто к потере функции супрессора опухоли ("loss-of-function"), но и часто наделяют мутантный белок p53 новыми, онкогенными свойствами ("gain-of-function"). Мутантный p53 не только теряет способность активировать апоптоз и останавливать клеточный цикл в ответ на повреждение ДНК, но и активно способствует инвазии, метастазированию и химио-резистентности, взаимодействуя с другими сигнальными путями. Мутации *TP53* – это маркер с ясными клиническими последствиями. Значимость мутаций *TP53* подтверждается их устойчивой ассоциацией с агрессивным течением болезни [Liu et al., 2022; Yadav et al., 2015]. Опухоли с мутациями *TP53* часто ха-

рактеризуются более высоким пролиферативным индексом (Ki-67), склонностью к раннему рецидивированию и формированию метастазов [Liu et al., 2022]. Таким образом, статус *TP53* служит не только патогенетическим маркером, но и важным прогностическим фактором, позволяя стратифицировать пациентов с ТНРМЖ в группу наивысшего риска. Важно отметить, что дисфункция пути p53 является универсальным механизмом для ТНРМЖ. В случае наследственных форм (например, при синдроме Ли – Фраумени) это происходит из-за герминальных мутаций в *TP53*, а в спорадических случаях – из-за соматических мутаций [Liu et al., 2022]. Это подчеркивает, что инактивация этого гена является не опциональным, а, по-видимому, обязательным этапом в развитии данного агрессивного подтипа.

Анализ современных исследований позволяет утверждать, что патогенез ТНРМЖ в значительной степени определяется синергическим взаимодействием двух основных типов генетических нарушений: инактивации гена-супрессора *TP53* и нарушения репарации ДНК через путь генов *BRCA1/2* [Domagala et al., 2017; Chen et al., 2018]. Их совместное действие формирует уникальный биологический ландшафт этой агрессивной опухоли. Мутации *TP53* и *BRCA1/2* не являются независимыми событиями в патогенезе ТНРМЖ. Их можно рассматривать как элементы единой патогенетической оси: *TP53* создает общий фон геномного хаоса и выживаемости поврежденных клеток, а *BRCA1/2* придает этому хаосу специфическую, клинически значимую форму, определяя как крайне неблагоприятный прогноз, так и уникальные возможности для таргетного терапевтического вмешательства [Chen et al., 2018; Gupta et al., 2025]. Ключевым драйвером онкогенеза при ТНРМЖ является гиперактивация сигнального пути PI3K/AKT/mTOR, определяющего выживаемость опухолевых клеток, их устойчивость к терапии и неблагоприятный прогноз пациентов. При ТНРМЖ конститутивная активация этого пути заставляет клетку бесконтрольно расти и выживать в условиях, где нормальная клетка погибла бы. Уникальность этого пути при ТНРМЖ заключается в том, что его можно активировать двумя взаимодополняющими способами:

- потеря супрессора: инактивация гена *PTEN* (Phosphatase and TENsin homolog);
- активация онкогена: мутации в гене *PIK3CA* (Phosphatidylinositol-3-Kinase).

Ген *PTEN* (10q23.31) кодирует липидную фосфолипазу, катализирующую дефосфорилирование фосфатидилинозитол-3,4,5-трифосфата (PIP3) до PIP2. Ген *PTEN* не является распространённым наследственным предиктором РМЖ. Однако его инактивация (мутации, делеции, эпигенетическое сайленсирование) приводит к аккумуляции PIP3 и конститутивной активации AKT и mTOR, что стимулирует пролиферацию, выживаемость клеток и ангиогенез, одновременно ингибируя апоптоз. Данные Derkyi-Kwarteng et al. [2024], Prvanović et al. [2021] и Chen et al. [2023] последовательно описывают *PTEN* как опухолевый супрессор, чье выключение ведет к гиперактивации пути PI3K/AKT/mTOR и ассоциирован с синдромом Коудена. Примерно 25–50% пациентов с наличием данного синдрома могут иметь высокий риск развития РМЖ. Так как продукты гена *PTEN* выступают в качестве супрессоров опухолеобразований, регулируя клеточный рост, пролиферацию и выживаемость, мутации в нем нарушают эти процессы [Derkyi-Kwarteng et al., 2024]. Мутации в составе гена *PTEN* характеризуются аутосомно-доминантным механизмом наследования, что указывает на 50% вероятность передачи поврежденной копии гена потомкам. Утрата функций *PTEN* приводит к повышению экспрессии белков mTOR и PIK3 и способствуют негативному прогнозу для пациентов [Prvanović et al., 2021]. Доклинические исследования на клеточных линиях указывают на потенциальную терапевтическую мишень – ген *WDHD1*, ингибирование которого может подавлять выживаемость *PTEN*-дефицитных клеток ТНРМЖ [Ertay et al., 2020]. Однако для подтверждения клинической значимости этого открытия требуются дальнейшие исследования. У женщин с синдромом Коудена мутации в *PTEN* обуславливают 25–30% риск образования ТНРМЖ [Chen et al., 2023]. *PTEN* относится к онкосупрессорам, нарушение функций которого могут наблюдаться не только при наследственных, но и спорадических формах ТНРМЖ. Они ассоциированы с агрессивным течением болезни, солидными опухолями и плохим прогнозом выживаемости [Chai et al., 2022]. В норме *PTEN* участвует в регуляции клеточного роста и выживаемости через подавление сигнального пути PI3K/AKT. Дефицит его активности также связан с образованием метастазов в лимфатических узлах, что способствует образованию более агрессивного фенотипа опухоли. Совокупный эффект дефицита активности белков *P53* и *PTEN* приводит к повышению экспрессии фактора MEOX1, что негативно влияет на эффективность терапии ТНРМЖ [Gasparyan et al., 2020]. Статус фактора *PTEN* также влияет на экспрессию определенных мРНК: hsa-miR-4324, hsa-miR-125b, hsa-miR-381, hsa-miR-145 и has-miR136 [Wang et al., 2019].

Эффект, идентичный потере *PTEN*, – это гиперактивация PI3K/AKT/mTOR. Ключевой ген этой оси *PIK3CA* (3q26.32) кодирует каталитическую субъединицу p110 α фосфоинозитид-3-киназы (PI3K). Активирующие миссенс-мутации в «горячих» точках (например, E545K в спиральном домене, H1047R в киназном домене) приводят к конститутивной активации киназной активности PI3K независимо от сигналов с рецепторов. Это создает эффект, аналогичный потере *PTEN*, – гиперактивация пути PI3K/AKT/mTOR. Поскольку мутации в гене *PIK3CA* могут способствовать росту опухоли, метастазированию и резистентности к химиотерапии, они также активно изучаются в контексте ТНРМЖ [Mallick, Duttaroy, Dutta, 2024]. Распространенность этих явлений для этого гистологического типа примерно равна 14% [(Chen et al., 2022)]. Разработка терапии связана с применением ингибиторов, блокирующих сигнальный путь PI3K/AKT/mTOR [Hu et al., 2021]. Возможность резистентности к терапии ТНРМЖ обу-

словлена мутациями, усиливающими активность PI3K/AKT/mTOR, который, в свою очередь, ингибирует апоптоз. Известно, что гиперактивация пути PI3K/AKT/mTOR смещает клеточный метаболизм в сторону аэробного гликолиза, обеспечивая быстрый приток энергии и строительных блоков для растущей опухоли (эффект Варбурга), обеспечивая ее метаболическую адаптацию. Таким образом, ось PI3K/AKT/mTOR представляет собой не просто один из многих нарушенных путей при ТНПМЖ, а своего рода «сигнальный хаб», интеграцию которого можно считать критическим событием в патогенезе данного подтипа рака. Ее гиперактивация непосредственно диктует фундаментальные свойства клеток ТНПМЖ: их выживаемость, устойчивость к лечению и метаболическую адаптацию. Ось PI3K/AKT/mTOR тесно перекрещивается с другими сигнальными каскадами, нарушенными при ТНПМЖ (например, с RAS/MAPK), создавая мощную сеть, поддерживающую опухолевый рост.

Ген *KRAS* (Kirsten Rat Sarcoma Viral Oncogene Homolog) является центральным молекулярным переключателем (GTP-азой) в пути RAS/MAPK, который регулирует пролиферацию и выживание клеток. В контексте ТНПМЖ его мутации, хоть и относительно редкие, вносят значительный вклад в онкогенез, влияя на агрессивность опухоли и ее микроокружение, а также создавая потенциальную уязвимость для таргетной терапии. Ген *KRAS* (12p12.1) кодирует белок K-Ras, который передает сигналы от рецепторов на клеточной мембране к ядру, регулируя такие процессы, как пролиферация, выживание и дифференцировка клетки. Мутации гена *KRAS* при ТНПМЖ редки, но значимы. Утверждение Tokumaru et al. [2020] о том, что активация пути *KRAS* может ассоциироваться с благоприятным иммунным микроокружением, выглядит парадоксально на фоне общепринятой роли этого онкогена в стимуляции прогрессии. Это противоречие может объясняться гетерогенностью ТНПМЖ и требует дальнейших исследований с обязательной стратификацией опухолей по иммунным подтипам.

Мутации в онкогене *KRAS* могут влиять на эффективность терапии и выживаемость пациентов. Самой хорошо изученной в данном контексте мутацией *KRAS* является G12D [Teufelsbauer et al., 2024]. Отмечено, что она может способствовать изменению микроокружения опухоли, что приводит к иммунологическим патологиям. Несмотря на тот факт, что мутации *KRAS* способствуют ухудшению прогноза развития заболевания, отмечается, что повышение активности сигнального пути, ассоциированного с данным онкогеном, может увеличивать шансы выживаемости пациентов, а также стабилизирует иммунологические реакции [Tokumaru et al., 2020]. Ингибиторы сигнального пути *KRAS* и *MEK* могут также рассматриваться в качестве терапевтических средств для ТНПМЖ [Mustachio et al., 2021]. Мутантный *KRAS* может напрямую активировать каталитическую субъединицу p110 α фермента PI3K, усиливая сигналы выживания и метаболического перепрограммирования опухоли. Это создает «сигнальный дубликат», повышающий устойчивость клетки. В то же время отмечается, что только 5% опухолей молочных желез несут мутации *KRAS* и до 60% характеризуются мутантным *EGFR* [Vodithala, Bhake., 2024].

Ген *EGFR* (7p11.2) кодирует рецептор эпидермального фактора роста (Epidermal Growth Factor Receptor), контролирующий передачу сигналов роста с поверхности клетки в ядро. При ТНПМЖ онкоген *EGFR*, как правило, характеризуется повышенной экспрессией. В отличие от рака легких, где часты активирующие мутации, при ТНПМЖ основными механизмами онкогенной активации *EGFR* являются:

- амплификация гена: это наиболее характерный для ТНПМЖ механизм. Повышение числа копий гена приводит к избытку рецепторов на мембране опухолевых клеток [Vodithala, Bhake, 2024]. Это создает условия для постоянного, лиганд-независимого сигналинга;
- сверхэкспрессия белка без генетических мутаций;
- аутокринная стимуляция: опухолевые клетки сами производят лиганды для *EGFR*, создавая петлю положительной обратной связи для собственного роста.

В литературе существуют заметные противоречия относительно прогностической значимости мутаций *EGFR* при ТНПМЖ. Ряд исследований связывают сверхэкспрессию или амплификацию *EGFR* с более агрессивным фенотипом, устойчивостью к терапии и плохой выживаемостью [Nakai, Hung, Yamaguchi, 2016]. Это объясняется тем, что *EGFR* активирует несколько ключевых путей выживания клеток, включая RAS/MAPK и PI3K/AKT [Song et al., 2020]. Некоторые работы парадоксальным образом предполагают, что высокая экспрессия *EGFR* может ассоциироваться с лучшим ответом на химиотерапию или быть маркером определенного молекулярного подтипа (например, базально-подобного), который сам по себе имеет уникальные биологические особенности [Nakai, Hung, Yamaguchi, 2016; Kim et al., 2017]. Это объясняется тем, что базально-подобные опухоли, часто экспрессирующие *EGFR*, могут обладать унаследованной чувствительностью к ДНК-повреждающим агентам из-за сопутствующих дефектов в системах репарации ДНК. Отмечается также диссонанс между выраженной биологической ролью *EGFR* *in vitro* и скромными результатами клинических испытаний моно-таргетных препаратов. В обзоре «A perspective on anti-EGFR therapies targeting triple-negative breast cancer» авторы разбирают причины неэффективности монотерапии против *EGFR* и обсуждают перспективы комбинированных подходов [Nakai, Hung, Yamaguchi, 2016]. Они указывают на необходимость сочетания ингибиторов *EGFR* с другими агентами для преодоления резистентности. Использование ингибиторов тирозин-киназ, моноклональных антител представляет собой перспективное направление терапии ТНПМЖ [Nakai, Hung, Yamaguchi, 2016]. Могут применяться ингибиторы mTOR *EGFR*, а также может быть активирован сигнальный путь JAK/STAT3, который способствует повышению выживаемости клеток и пролиферативной

активности [Song et al., 2020]. Таким образом, ген *EGFR* является значимым онкогенным фактором при ТНРМЖ, чья роль реализуется преимущественно через амплификацию и сверхэкспрессию белка, а не через точечные мутации. Его гиперактивация служит мощным драйвером пролиферации, выживания и метастатического потенциала опухолевых клеток, обуславливая неблагоприятный прогноз. Стратегии, направленные на одновременное блокирование EGFR и компенсаторных сигнальных путей или усиление иммунного ответа, остаются активной и перспективной областью исследований для преодоления резистентности и улучшения исходов при этом агрессивном подтипе рака.

Ген *BRAF* (7q34) (B-Raf Proto-Oncogene, Serine/Threonine Kinase) кодирует серин-треониновую киназу, которая и занимает ключевое положение в одном из самых важных сигнальных путей клетки – пути MAPK/ERK (Mitogen-Activated Protein Kinase / Extracellular Signal-Regulated Kinase). В раковых клетках в гене *BRAF* происходят активирующие миссенс-мутации, которые приводят к конститутивной (постоянной) киназной активности белка независимо от сигнала с RAS. V600E (замена валина на глутаминовую кислоту в позиции 600) является самой изучаемой мутацией в гене *BRAF*, которая обуславливает повышенную активность данного белка, что способствует бесконтрольному клеточному делению [Wang et al., 2021]. Мутации *BRAF* не считаются независимыми прогностическими индикаторами при ТНРМЖ. Их вклад затмевается более частыми нарушениями (например, в генах PI3K/AKT/mTOR или *EGFR*). Некоторые исследования предполагают, что активация пути MAPK/BRAF может парадоксально ассоциироваться с благоприятными иммунными особенностями опухоли [Tokumaru et al., 2020], но это требует дальнейших подтверждений.

Мутации в гене *KMT2C* (7q36.1) (K-Methyltransferases 2C), кодирующем гистоновую метилтрансферазу (Lysine Methyltransferase 2C), также часто ассоциированы с ТНРМЖ по причине его вовлеченности в супрессию опухолей и метастазирование. *KMT2C*, также обозначаемый в научной литературе как *MLL3* (Mixed-Lineage Leukemia), является метилтрансферазой, мутации в которой могут изменять активность фермента и модификацию гистонов, что может способствовать развитию метастазирования, как правило, в мозге [Seehawer et al., 2024]. *KMT2C* через модификацию гистонов участвует в эпигенетической регуляции экспрессии генов, вовлеченных в рост опухоли, выживаемость клеток. Мутации *KMT2C* часто ассоциированы с ТНРМЖ. Однако не ясно, являются ли они:

- драйверными событиями, непосредственно определяющими агрессивное поведение подмножества ТНРМЖ;

- «пассажирскими» мутациями, которые накапливаются на фоне общей геномной нестабильности, но сами по себе вносят ограниченный вклад;

- модификаторами, которые усиливают эффекты других, более сильных драйверных мутаций (например, в *TP53*). Многие выводы о роли *KMT2C* сделаны на основе исследований на клеточных линиях и модельных животных. Их перенос в клиническую практику требует валидации на крупных когортах пациентов.

Унаследованные варианты определенных низкопенетрантных генов также могут быть связаны с риском развития РМЖ, в том числе трижды негативного типа. Полногеномные исследования ассоциаций являются наиболее перспективными для выявления новых ранее неизвестных генов, которые вносят значимый вклад в развитие ТНРМЖ [Jurj et al., 2020]. Так, был обнаружен вариант rs57141087 гена *TRIM37*, оказывающий влияние на последствия, связанные с ТНРМЖ [Tihagam et al., 2025]. Изучение подробного геномного и транскриптомного ландшафта ТНРМЖ позволяет разрабатывать новые стратегии терапии заболевания [Jiang et al., 2019]. Пространственная транскриптомика дала возможность установить определенную степень гетерогенности ТНРМЖ [Wang et al., 2024]. Мета-анализ полнотранскриптомных данных позволяет оценить эффективность ответа на неoadьювантную терапию ТНРМЖ [Zhang, Zhang, Li, 2023]. Перспективным направлением также является протеомика опухолей при развитии ТНРМЖ. Так, например, исследование количественной протеомики позволило исследовать 6306 белков в нескольких опухолях ТНРМЖ [Mariano et al., 2025].

Ген-кандидатный подход к анализу ассоциаций, реализованный в ряде исследований, также дал несколько интересных результатов. Такой подход фокусируется на генах с известной функцией (например, гены репарации ДНК, биотрансформации ксенобиотиков и др.). Исследования [Заварыкина и др., 2022; Титов и др., 2025] качественно показывают, как полиморфизмы в генах *XPG* (*Xeroderma Pigmentosum, complementation group G*), *XPB* (*Xeroderma Pigmentosum, complementation group D*), *XRCC1* (*X-ray Repair Cross-Complementing protein 1*) и др. влияют на риск и выживаемость, причем их эффекты часто зависят от взаимодействия друг с другом и с факторами среды. При этом чрезвычайно важен этнический и популяционный контекст [Kim et al., 2017; Wang et al., 2022]. Так, в корейской популяции были найдены ассоциации с риском развития ТНРМЖ вариантов гена *EGFR* в 19 (L747_P753>Q) и 21 (L858R и L861Q) экзонах [Kim et al., 2017]. На примере тайваньской популяции четыре полиморфизма гена *EZH2* (*Enhancer of Zeste Homolog 2*) (rs6950683, rs2302427, rs3757441 и rs41277434) были изучены для оценки риска ТНРМЖ, определены варианты генотипов, обуславливающих наивысший риск [Liu et al, 2022]. В Кемеровской обл. Российской Федерации были обследованы 682 женщины русской национальности, в том числе 213 больные тройным негативным раком молочной железы и 465 женщин близкого возраста, не имеющих признаков онкологических заболеваний [Титов и др., 2025]. Генетические варианты рас-

считаются для оценки эффективности терапии ТНРМЖ. Была изучена связь генов *XRCC1* (rs25487), *XPG* (rs17655), *TP53* (rs1042522), *CDKN1A1* (*Cyclin-Dependent Kinase Inhibitor 1A*) (rs1801270) с показателями безрецидивной и общей выживаемостью пациентов [Заварыкина и др., 2022]. Показано влияние *XRCC1*, *XPG*, *TP53*, *CDKN1A1* на выживаемость пациентов с ТНРМЖ, принимающих терапию на основе платины [Kolyadina et al., 2023]. Полиморфные варианты генов биотрансформации ксенобиотиков также активно исследовались для получения сведений об эффективных диагностических маркерах ТНРМЖ. Отмечен вклад полиморфизмов 34 G>A и 421 C>A транспортного белка ABCG2 (ATP-Binding Cassette, Sub-family G, Member 2) в развитие риска рака. Вариант 421 C>A ассоциирован с метапластической и медулярной гистологией ТНРМЖ. Вариант *CYP1B1* (*Cytochrome P450 Family 1 Subfamily B Polypeptide 1*) 4326 C>G может использоваться для оценки выживаемости пациентов с ТНРМЖ при прохождении химиотерапии [Aziz et al., 2021]. Изучение полиморфных вариантов генов белка PXR может быть целесообразным для оценки риска ТНРМЖ [Rao, Tang, Wen, 2023].

Роль иммунных факторов в развитии ТНРМЖ. Иммунный ландшафт ТНРМЖ представляет собой динамическую и гетерогенную экосистему, где взаимодействуют многочисленные популяции иммунных клеток, определяя как агрессивность течения заболевания, так и потенциальный ответ на терапию. Ключевыми отличительными особенностями иммунного микроокружения ТНРМЖ являются: высокий уровень лимфоцитарной инфильтрации, активация иммунных чекпойнтов, дисбаланс в составе иммунных клеток, преобладание миелоидных супрессорных клеток, уникальный цитокиновый профиль, нарушение сигналинга интерферона I типа.

Важным прогностическим фактором и потенциальным предиктором ответа на иммунотерапию при ТНРМЖ является состав и плотность опухоль-инфильтрирующих лимфоцитов (TILs). К ним относятся:

- цитотоксические Т-лимфоциты (CD8⁺): высокий уровень инфильтрации CD8⁺ Т-клеток ассоциирован с улучшенной выживаемостью и ответом на иммунотерапию [Liu et al., 2018; Badve et al., 2022]. Однако их функция при ТНРМЖ часто подавлена через механизмы иммунного чекпойнта;
- Т-хелперы (CD4⁺) и Т-регуляторные клетки (Treg): роль CD4⁺ Т-клеток неоднозначна: Th1-ответ способствует активации CD8⁺ Т-клеток, в то время как популяция Treg (FoxP3⁺), напротив, играет критическую роль в подавлении противоопухолевого иммунитета [Navarrete-Bernal et al., 2020]. Высокое соотношение CD8⁺/Treg является благоприятным прогностическим признаком;
- В-лимфоциты: помимо роли в гуморальном иммунитете, В-клетки выполняют функции антиген-презентирующих клеток. Формирование третичных лимфоидных структур (TLS), содержащих В-клетки, ассоциировано с улучшенным ответом на иммунотерапию при ТНРМЖ [Conte et al., 2024]. Примечательно, что В-клетки могут усиливать IL-1β-зависимую инвазивность опухоли [Toney et al., 2025].

При развитии ТНРМЖ в организме отмечается дисбаланс в составе иммунных клеток. Цитотоксические CD8⁺ Т-клетки часто находятся в состоянии «истощения». Регистрируется повышенное количество FoxP3⁺ Tregs, которые активно подавляют противоопухолевый иммунный ответ [Navarrete-Bernal et al., 2020]. В-клетки могут играть противоречивую роль: с одной стороны, участвуют в презентации антигена, с другой – могут усиливать инвазивность опухоли через продукцию IL-1β [Toney et al., 2025].

Популяция клеток миелоидного ряда играет ключевую роль в формировании иммуносупрессивной ниши. К ним относятся:

- опухоль-ассоциированные макрофаги (TAMs): при ТНРМЖ часто доминирует альтернативно активированный M2-фенотип, способствующий ангиогенезу и подавлению Т-клеточного ответа [Liu et al., 2018];
- миелоидные супрессорные клетки (MDSCs): эти незрелые миелоидные клетки активно рекрутируются в опухоль под действием IL-8 [Dominguez et al., 2017] и обладают мощной супрессорной активностью в отношении Т-лимфоцитов.

Работа иммунной системы связана с активацией таких иммунологических факторов, как PD-L1 (Programmed Death-Ligand 1), CTLA4 (Cytotoxic T-Lymphocyte-Associated Protein 4), PD1 (Programmed Cell Death Protein 1). Герминальные варианты генов иммунного ответа рассматриваются в качестве важных предикторов развития РМЖ. В ряде работ обсуждаются ассоциации иммунных чекпойнтов с ТНРМЖ (PD-L1, PD-1, CTLA-4) [Navarrete-Bernal et al., 2020; Peng et al., 2020; Badve et al., 2022; Izadi et al., 2024; Li et al., 2025]. Единодушно признается, что ось PD-1/PD-L1 является главным механизмом ускользания ТНРМЖ от иммунного надзора. Иммунотерапия, нацеленная на чекпойнты, стала прорывом в лечении ТНРМЖ.

Значительную роль при ТНРМЖ играют и другие ингибиторные рецепторы, формирующие «синдром истощения» Т-клеток. Это:

- CTLA-4: его роль выходит за рамки простого маркера. CTLA-4, экспрессируемый преимущественно Treg, конкурирует с CD28 за лиганды B7 на APC, что приводит к подавлению ранних этапов активации Т-клеток [Navarrete-Bernal et al., 2020; Peng et al., 2020];

- LAG-3 (Lymphocyte-Activation Gene 3): его экспрессия часто ко-индуцируется с PD-1, а двойное ингибирование LAG-3 и PD-1 рассматривается как перспективная стратегия преодоления резистентности к монотерапии [Yi et al., 2021; Li et al., 2025];
- TIM-3 (T-cell Immunoglobulin and Mucin-domain containing-3): TIM-3 часто ко-экспрессируется с PD-1 на самых дисфункциональных клонах Т-лимфоцитов, и его блокада может восстанавливать противоопухолевый иммунитет [Yi et al., 2021].

Наряду с основными иммунологическими факторами, вносящими наиболее весомый вклад в развитие ТНРМЖ (PD-L1, CTLA4, PD1), активно рассматривается роль провоспалительных цитокинов. Среди них отмечен клинический потенциал ИЛ-1В, ИЛ-6, ИЛ-8, TGF-β и фактора некроза опухоли – TNF-α. Они играют важную роль в прогрессировании ТНРМЖ и развитии метастазирования. ИЛ-6, ИЛ-8, в особенности TNF-α, участвуют в обеспечении клеточной выживаемости.

Цитокиновый коктейль, продуцируемый при ТНРМЖ, является мощным драйвером злокачественной прогрессии. IL-8 (интерлекин -8), по данным Deng et al. [2020] и Abdulkarim et al. [2024], выступает ключевым фактором ангиогенеза и эпителиально-мезенхимального перехода. Важна также его роль как мощного хемоаттрактанта для нейтрофилов, что является одним из ключевых механизмов формирования иммуносупрессивного микроокружения при ТНРМЖ. Высокие показатели экспрессии гена *ИЛ-1В* (2q14.1) связаны с усиленной инвазивностью, метастазированием и наихудшим прогнозом ТНРМЖ [Toney et al., 2025]. Ингибирование продукции данного фактора или предотвращение возможности его связывания с рецепторами может служить одним из направлений терапии ТНРМЖ. В случае развития данного заболевания, ИЛ-1В продуцируется с участием самих раковых клеток в составе микроокружения опухоли. Он участвует в ангиогенезе, росте опухоли и метастазировании [Wilson et al., 2023; Zhou et al., 2024]. Главным образом, активность ИЛ-1В при РМЖ состоит в образовании метастазов в области костей. Продолжаются клинические испытания по использованию ингибиторов ИЛ-1В в случае развития солидных опухолей. TNF-α [Narasimhan et al., 2022] напрямую стимулирует стволовые клетки рака, способствуя рецидивам и метастазам. В контексте ТНРМЖ крайне важна иммуносупрессивная функция TGF-β. TGF-β подавляет цитотоксическую активность CD8+ Т-клеток и NK-клеток, ингибирует дифференцировку Th1-клеток и способствует дифференцировке Treg. Также он является мощным индуктором эпителиально-мезенхимального перехода (Epithelial-Mesenchymal Transition –EMT).

Цитокиновый профиль при ТНРМЖ не просто сопровождает воспаление, а активно формирует иммуносупрессивное и про-опухолевое микроокружение [Liu et al., 2018; Vecchi et al., 2022]. Их эффекты при ТНРМЖ можно систематизировать (см. табл. 1).

Таблица 1

Эффекты цитокинов при ТНРМЖ
[Cytokine effects in triple negative breast cancer]

Цитокин / Хемокин	Основные источники в опухоли	Ключевые клетки-мишени и эффекты
IL-8 (CXCL8)	Опухолевые клетки, макрофаги	Нейтрофилы/MDSC: мощный хемоаттрактант, усиливает их супрессорную активность [Dominguez et al., 2017]. Опухоль: индукция EMT и васкулогенной мимикрии через ось IL-8/CXCR2 [Deng et al., 2020; Abdulkarim et al., 2024].
TNF-α	Макрофаги, Т-клетки	Опухоль: активация NF-κB → выживаемость, пролиферация, индукция стволовости [Narasimhan et al., 2022; Zafari et al., 2024; Qodir et al., 2025].
IL-6	Опухолевые клетки, стромальные клетки	Опухоль: активация JAK/STAT3 → пролиферация, выживаемость, хеморезистентность [Vecchi et al., 2022; Vasiyani et al., 2025]. Иммунные клетки: поляризация макрофагов в M2-фенотип.
IL-1β	В-клетки, макрофаги	Опухоль: усиление инвазивности [Toney et al., 2025]. Системно: участие в костном метастазировании [Zhou et al., 2024].
TGF-β	Treg, опухолевые клетки	Иммунные клетки: мощное подавление функции эффекторных Т-клеток. Опухоль: индукция EMT и метастазирования [Liu et al., 2018].

Также стоит отметить, что в активации противоопухолевого иммунитета критическую роль играет сигналинг интерферона I типа (IFN-I). Этот путь активируется в ответ на неопантигены и повреждение ДНК через cGAS-STING путь [Liu et al., 2018; Vasiyani et al., 2025] и необходим для эффективного праймирования Т-клеток и их инфильтрации в опухоль [Chen et al., 2018; Jiang et al., 2019]. Нарушение сигналинга IFN-I является одним из ключевых механизмов развития резистентности к иммунотерапии при ТНРМЖ [Liu et al., 2018; Deng et al., 2020].

Взаимосвязь генетических событий, иммунного ответа и других факторов риска ТНРМЖ

Драйверные генетические события непосредственно диктуют правила формирования иммунного ландшафта. Мутации *TP53* не только приводят к геномной нестабильности, но и могут изменять секреторный профиль опухолевой клетки, способствуя повышенной экспрессии провоспалительных цитокинов и хемокинов, которые рекрутируют супрессорные популяции [Liu et al., 2022]. Дефекты пути гомологичной рекомбинации (HRD), включая *BRCA*-мутации, ведут к накоплению большого количества соматических мутаций и, как следствие, неоантигенов. Это делает такие опухоли «иммунологически горячими» с высоким уровнем инфильтрующих лимфоцитов, что объясняет их повышенную чувствительность к ингибиторам иммунных чекпойнтов и ингибиторам PARP [Domagala et al., 2017; Chen et al., 2018]. Активация онкогенных путей (PI3K/АКТ, RAS/MAPK) напрямую модулирует экспрессию PD-L1 на опухолевых клетках [Tokumaru et al., 2020; Hu et al., 2021]. Кроме того, эти пути контролируют продукцию VEGF и IL-8, создавая иммуносупрессивное и про-ангиогенное микроокружение [Deng et al., 2020; Prvanović et al., 2021].

Генетические вариации в генах чекпойнтов (например, полиморфизмы *PD-L1*) [Makrantonakis et al., 2022] изучаются как прогностические биомаркеры. Vlajnić T. et al. [2022] и Wang et al. [2022] указывают на техническую сложность определения статуса PD-L1 из-за гетерогенности его экспрессии, что является важным практическим ограничением. Ген *PDI* (2q37.3) вовлечен в регуляторные процессы иммунной системы, которые предотвращают распознавание клеток опухоли. Он является одним из компонентов сигнального пути PD1/PD-L1, который способствует выживаемости злокачественных новообразований. Перспективным направлением является разработка и применение ингибиторов данного пути (например, пембролизумаба), в основном для терапии более агрессивных форм ТНРМЖ [Li et al., 2025]. Как правило, применение блокаторов в данном случае происходит в комбинации с химиотерапией для предотвращения развития метастазирования [Jin et al., 2024]. Необходимы дополнительные исследования для выявления большего числа маркеров, ассоциированных с PD1/PD-L1. Роль гена *CTLA-4* кажется более сложной, и его высокая экспрессия может, по некоторым данным [Peng et al., 2020], ассоциироваться с лучшей выживаемостью. Ген *CTLA4* (2q33.2) экспрессируется как в опухолевых клетках, так и в клетках иммунитета внутри микроокружения опухоли [Navarrete-Bernal et al., 2020]. Его основная функция заключается в активации Т-клеток, он выступает в качестве посредника между микроокружением опухоли и иммунной системой [Yi et al., 2021]. *CTLA4* обычно конкурирует с молекулой CD28 за связывание с CD80 и CD86, которые отвечают за активацию Т-клеток. Было исследовано, что уровни экспрессии *CTLA4* в составе трансформированных клеток ТНРМЖ коррелируют с параметрами выживаемости и сохраняемости опухоли. Высокая экспрессия данного фактора ассоциирована с более стабильной выживаемостью пациентов и снижением возможности рецидивирования [Peng et al., 2020]. Инфильтрирующие в опухоль лимфоциты под контролем *CTLA4* могут влиять на системный статус воспаления у пациентов, тем самым потенциально оказывая влияние на эффективность противоопухолевой терапии. Наряду с другими активаторами клеток иммунитета, *CTLA4* является маркером для разработки более эффективных способов терапии ТНРМЖ. Воздействие на него с помощью ингибиторов контрольных точек является наиболее целесообразным. В настоящее время также обсуждается применение блокаторов *CTLA4* с нановакцинами на основе мРНК [Lin et al., 2022].

Поскольку большое количество исследований указывают на важную роль цитокинов в развитии ТНРМЖ, исследуется прогностический и клинический потенциал полиморфных вариантов их генов. Для ИЛ-1b был изучен потенциал полиморфизмов IL-1β rs1143627, rs1799916, и rs16944 в связи с изменением риска к развитию ТНРМЖ [Sghaier et al., 2024]. Минорные аллели rs16944 показали значимую ассоциацию с патологией. Для ИЛ-8 наиболее значимым и известным полиморфным вариантом является rs4073. Он располагается в промоторном регионе гена. Отмечена роль аллеля А в формировании риска развития ТНРМЖ на примере тайваньской популяции [Wang et al., 2022].

РМЖ возникает и развивается в результате действия как внутренних, так и внешних факторов. Было показано, что от 20 до 30% случаев РМЖ связаны с неправильным образом жизни (употребление алкоголя и табака, лишний вес и ожирение, физическая инертность), с факторами окружающей среды и профессиональной деятельности. Большой интерес представляют собой исследования предрасположенности к РМЖ в условиях промышленно-развитых регионов. В частности, было показано, что повышенные концентрации полициклических ароматических углеводородов в атмосфере многократно увеличивают риск развития РМЖ [Shen et al., 2017]. Влияние поллютантов на организм женщин может выражаться на индивидуальных показателях гормонального фона. Был отмечен синергический эффект стероидных гормонов и аутоантител в прогрессировании РМЖ [Глушков и др., 2023]. Наряду с иммунологическими предикторами РМЖ в генетическом анализе могут использоваться компоненты биотрансформации ксенобиотиков [Глушков и др., 2018]. Был описан предиктивный потенциал генов репарации ДНК и клеточного цикла [Торгунакова и др., 2022]. Гены антиоксидантной защиты могут участвовать в формировании предрасположенности к определенным субтипам РМЖ (люминальный А субтип) [Тимофеева и др., 2023]. Таким образом, существует значительный интерес к роли низкопенетрантных генетических вариантов в формировании полигенного риска развития ТНРМЖ. Их эффект индивидуален и зависит от гене-

тического фона и внешних факторов. Комбинация GWAS и исследований кандидатных генов максимально полно раскрывает генетическую архитектуру предрасположенности к данному виду рака.

Подводя итог выполненного аналитического обзора, можно отметить, что уровень статей, опубликованных за последние 10 лет в данной области, заметно варьировался (табл. 2).

Таблица 2

Классификация цитируемых статей в обзоре
[Classification of cited articles in review]

Уровень доказательности	Тип исследования	Описание	Авторы
1а. Наивысшая надежность	Мета-анализ и рандомизированные контролируемые испытания (РКИ)	Систематические обзоры РКИ или крупные РКИ, предоставляющие наиболее надежные доказательства	Chen et al., 2018; Badve et al., 2022
2б. Высокая надежность (для наблюдательных исследований)	Когортные исследования и Пул-анализ	Проспективные или ретроспективные наблюдения за группой пациентов (когортой) или объединенный анализ нескольких когорт	Economopoulou et al., 2015; Liu et al., 2022; Conte et al., 2024; Yadav et al., 2015; Jin et al., 2016; Derkyi-Kwarteng et al., 2024; Prvanovic et al., 2021; Chen et al., 2023; Dominguez et al., 2017; Jiang et al., 2019; Wang et al., 2024; Zhang, Zang, Li, 2023; Mariano et al., 2025; Kolyadina et al., 2023; Jurj et al., 2020; Tihagam et al., 2024; Harahap et al., 2025; Arnold et al., 2022; Domagala et al., 2017; Gupta et al., 2024; Chai et al., 2022; Mallick et al., 2024; Hu et al., 2021; Mustachio et al., 2021; Vodithala and Bhake., 2024; Nakai et al., 2016; Kim et al., 2017; Wang et al., 2021; Seehawer et al., 2024; Liu et al., 2022; Yeoh et al., 2023; Aziz et al., 2021; Rao, Tang, Wen, 2023; Izadi et al., 2024; Li et al., 2025; Bernal et al., 2020; Peng et al., 2020; Sghaier et al., 2024; Wang et al., 2022; Shen et al., 2017; Baranova et al., 2022; Obidiro, Battogtokh, Akala, 2023; Jin et al., 2024; Chakravarty et al., 2025; Tiwari et al., 2023; Zagami, Carey., 2022
3б. Средняя надежность (склонны к систематическим ошибкам)	Исследования «случай – контроль»	Сравнение группы больных с группой здоровых лиц; полезны для выявления ассоциаций, но подвержены систематическим ошибкам.	Kim et al., 2017; Makrantonakis et al., 2022; Boguszevska-Byczkiewicz et al., 2023; Sghaier et al., 2024; Титов и др., 2025; Заварыкина и др., 2022; Liu et al., 2022; Глушков и др., 2018; Глушков и др., 2023; Тимофеева и др., 2023; Торгунакова и др., 2022
4. Низкая надежность (предварительные данные)	Серии случаев и Описания случая	Описания нескольких пациентов (серия) или одного пациента (case report); позволяют выдвигать гипотезы, но не доказывают их	Harahap et al., 2025; Wang et al., 2019; Tokumaru et al., 2020; Teufelsbauer et al., 2024
5. Фундаментальные исследования (требуют клинического подтверждения)	Доклинические исследования (in vitro / in vivo) и теоретические обзоры	Исследования на клеточных линиях и модельных животных, фундаментальные механизмы, обзоры перспективных технологий.	Ertay et al., 2020; Gasparyan et al., 2020; Hu et al., 2021; Deng et al., 2020; Song et al., 2020; Seehawer et al., 2024; Chakravarty et al., 2025; Tiwari et al., 2023; Vander Heiden, Cantley, Thompson, 2009; Qiao et al., 2016; Lin et al., 2022; Wilson et al., 2023; Zhou et al., 2024; Narasimhan et al., 2022; Qodir et al., 2025; Zafari et al., 2024; Vasiyani et al., 2025; Vecchi et al., 2022; Toney et al., 2025; Abdulkarim et al., 2024; Rajaram et al., 2024; Andreopoulou et al., 2015; Du, Li, 2022; Li et al., 2015; Kim et al., 2021; Vlajnic et al., 2022; Wang et al., 2019

В таблице 2 приведена классификация статей согласно Оксфордской системе классификации уровней доказательности (Oxford Centre for Evidence-Based Medicine (CEBM) Levels of Evidence). В этих работах использовались различные методологические подходы: мета-анализы и рандомизированные контролируемые испытания, когортные исследования, «случай – контроль», серии случаев эксперименты in vitro/in

vivo). Можно отметить преобладание когортных исследований и мета-анализов (66.3% от всех работ), дополненных фундаментальными работами (14.5%) для объяснения механизмов. В совокупности эти работы демонстрируют переход от изучения изолированных генетических дефектов к комплексной, интегрированной парадигме, в которой ядро геномной нестабильности (*TP53*, *BRCA*) неразрывно связано с активацией онкогенных сигнальных путей (*PI3K*, *EGFR*) и, что наиболее важно, с формированием специфического иммунного микроокружения.

Заключение

Систематический обзор данных литературы позволил охарактеризовать вклад разных групп генов в предрасположенность к развитию данного заболевания. Ядро составляют высокопенетрантные мутации в генах-супрессорах (*BRCA1*, *TP53*, *PEN*), ведущие к дефектам репарации ДНК и неконтролируемому росту. Драйверы прогрессии – это соматические мутации и дисрегуляция онкогенных путей (*PI3K/AKT/mTOR*, *KRAS*, *EGFR*). Эти генетические и сигнальные аномалии напрямую диктуют архитектуру иммунного микроокружения, модулируя экспрессию чекпойнтов, секрецию цитокинов и хемокинов, а также рекрутинг и функциональное состояние иммунных клеток. Микроокружение формируется под влиянием иммунных чекпойнтов (*PD-L1*) и провоспалительных цитокинов (*IL-8*, *TNF- α*), которые подавляют иммунитет и стимулируют метастазирование. Индивидуальный риск модулируется множеством низкопенетрантных полиморфизмов в генах, отвечающих за репарацию ДНК, метаболизм и иммунный ответ. Остальные группы генетических факторов могут его модифицировать (в меньшей степени). Безусловно, важно учитывать вклад факторов среды, специфику изученной популяции, репродуктивную историю женщины и другие конфаундеры, способные значимо модифицировать индивидуальный риск. Перспективы лечения лежат в комбинации химиотерапии, таргетной терапии (ингибиторы *PARP*, *PI3K*, *AKT*, *mTOR*) и иммунотерапии (ингибиторы чекпойнтов). Будущее – за прецизионными подходами, включающими:

- комбинации иммунотерапевтических агентов, направленные на одновременное таргетирование нескольких механизмов иммунного ускользания (например, *PD-1* + *LAG-3*);
- таргетинг на иммуносупрессорные клетки в микроокружении (например, ингибиторы *CSF-1R* для истощения *TAM*, блокада рецепторов хемокинов для предотвращения рекрутинга *MDSC*);
- использование технологий генетического редактирования (*CRISPR/Cas9*) не только для коррекции онкогенных дефектов, но и для усиления противоопухолевого иммунитета (например, редактирование *T*-клеток для создания более эффективных *CAR-T*);
- создание комплексных генетических и иммунных профилей для истинно персонализированного подхода к каждому пациенту с *ТНРМЖ*, учитывающего как драйверные мутации опухоли, так и особенности ее иммунного контекста.

Список источников

1. Глушков А.Н. и др. Иммунологический дисбаланс при раке молочной железы и раке легкого у женщин в постменопаузе // Медицинская иммунология. 2018. Т. 20, № 6. С. 927–934. DOI: 10.15789/1563-0625-2018-6-927-934. EDN: YOOZQT.
2. Глушков А.Н. и др. Кооперативное участие стероидных гормонов и гормон-специфических аутоантител в прогрессии рака молочной железы // Фундаментальная и клиническая медицина. 2023. Т. 8. С. 19–32. DOI: 10.23946/2500-0764-2023-8-2-19-32. EDN: EIEPMV.
3. Заварыкина Т.М. и др. Связь полиморфных маркеров генов *XRCC1*, *ERCC5*, *TP53*, *CDKN1A1* с выживаемостью больных после платиносодержащей химиотерапии при трижды негативном раке молочной железы // Опухоли женской репродуктивной системы. 2022. Т. 18. С. 69–80. DOI: 10.17650/1994-4098-2022-18-4-69-80. EDN: WZLBAD.
4. Тимофеева А.А. и др. Рак молочной железы люминального а подтипа у женщин и гены антиоксидантной системы // Вестник новых медицинских технологий. 2023. Т. 30. С. 92–95. DOI: 10.24412/1609-2163-2023-4-92-95. EDN: RVNUNY.
5. Титов Р.А. и др. Изучение роли полиморфизма генов репарации ДНК в формировании предрасположенности к развитию тройного негативного рака молочной железы у женщин // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 4. С. 440–450. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-4-440-450. EDN: THLYAU.
6. Торгунакова А.В. и др. Изучение полиморфизма генов репарации ДНК и клеточного цикла в формировании предрасположенности к развитию рака молочной железы // Вестник новых медицинских технологий. 2022. Т. 29. С. 83–90. DOI: 10.24412/1609-2163-2022-3-83-90. EDN: NEZJKD.
7. Abdulkarim S. et al. Role of the *IL-8/CXCR2* axis in promoting vasculogenic mimicry in triple-negative breast cancer through epithelial-mesenchymal transition // Cancer Plus. 2024. Vol. 8. Art. 3356. DOI: 10.36922/cp.3356. EDN: YGUUV.

8. Andreopoulou E. et al. Therapies for triple negative breast cancer // *Expert Opin Pharmacother.* 2015. Vol. 16. P. 983–998. DOI: 10.1517/14656566.2015.1032246. EDN: UOPYNX.
9. Arnold M. et al. Current and future burden of breast cancer: Global statistics for 2020 and 2040 // *Breast.* 2022. Vol. 66. P. 15–23. DOI: 10.1016/j.breast.2022.08.010. EDN: TFCNLV.
10. Aziz A. et al. Genetic Association of CYP1B1 4326 C>G Polymorphism with Disease-Free Survival in TNBC Patients Undergoing TAC Chemotherapy Regimen // *Asian Pac. J. Cancer Prev.* 2021. Vol. 22. P. 1319–1324. DOI: 10.31557/APJCP.2021.22.4.1319. EDN: XUUPCD.
11. Badve S.S. et al. Determining PD-L1 Status in Patients With Triple-Negative Breast Cancer: Lessons Learned From IMpassion130 // *J. Natl. Cancer Inst.* 2022. Vol. 114. P. 664–675. DOI: 10.1093/jnci/djab121. EDN: MECXZH.
12. Baranova A. et al. Triple-negative breast cancer: current treatment strategies and factors of negative prognosis // *J. Med. Life.* 2022. Vol. 15. P. 153–161. DOI: 10.25122/jml-2021-0108. EDN: RVJIBT.
13. Boguszewska-Byczkiewicz K. et al. The PD-1 single-nucleotide polymorphism rs11568821 and rs2227981 as a novel prognosis model in a triple-negative breast cancer patient // *Mol. Biol. Rep.* 2023. Vol. 50. P. 6279–6285. DOI: 10.1007/s11033-023-08423-3. EDN: FCARPH.
14. Chai C. et al. Regulation of the tumor suppressor PTEN in triple-negative breast cancer // *Cancer Lett.* 2022. Vol. 527. P. 41–48. DOI: 10.1016/j.canlet.2021.12.003. EDN: JITDNW.
15. Chakravarty L. et al. Exploring the potential of CRISPR in triple-negative breast cancer treatment // *Innovative Practice in Breast Cancer.* 2025. Vol. 7. Art. 100028. DOI: 10.1016/j.ibreh.2024.100028. EDN: GZUDKI.
16. Chen H. et al. Association Between BRCA Status and Triple-Negative Breast Cancer: A Meta-Analysis // *Front Pharmacol.* 2018. Vol. 9. Art. 909. DOI: 10.3389/fphar.2018.00909.
17. Chen H. et al. PTEN in triple-negative breast carcinoma: protein expression and genomic alteration in pretreatment and posttreatment specimens // *Ther. Adv. Med. Oncol.* 2023. Vol. 15. Art. 17588359231189422. DOI: 10.1177/17588359231189422. EDN: KEDONV.
18. Chen J.W. et al. Comparison of PIK3CA Mutation Prevalence in Breast Cancer Across Predicted Ancestry Populations // *JCO Precis. Oncol.* 2022. Vol. 6. Art. e2200341. DOI: 10.1200/PO.22.00341. EDN: GTHOKQ.
19. Conte B. et al. A 14-gene B-cell immune signature in early-stage triple-negative breast cancer (TNBC): a pooled analysis of seven studies // *EBioMedicine.* 2024 Vol. 102. Art. 105043. DOI: 10.1016/j.ebiom.2024.105043. EDN: WROGMA.
20. Deng F. et al. Overexpression of IL-8 promotes cell migration via PI3K-Akt signaling pathway and EMT in triple-negative breast cancer // *Pathol. Res. Pract.* 2020. Vol. 216. Art. 152902. DOI: 10.1016/j.prp.2020.152902. EDN: RTTRDD.
21. Derkyi-Kwarteng L. et al. A retrospective analysis suggests PTEN expression is associated with favorable clinicopathological features of breast cancer // *Sci. Rep.* 2024. Vol. 14. Art. 21645. DOI: 10.1038/s41598-024-69252-3. EDN: WAOKZU.
22. Domagala P. et al. BRCA1/2-negative hereditary triple-negative breast cancers exhibit BRCAness // *Int. J. Cancer.* 2017. Vol. 140. P. 1545–1550. DOI: 10.1002/ijc.30570. EDN: YXLFVP.
23. Dominguez C. et al. Neutralization of IL-8 decreases tumor PMN-MDSCs and reduces mesenchymalization of claudin-low triple-negative breast cancer // *JCI Insight.* 2017. Vol. 21. Art. e94296. DOI: 10.1172/jci.insight.94296. EDN: CXGQNF.
24. Du X.L., Li Z. Incidence trends in triple-negative breast cancer among women in the United States from 2010 to 2019 by race/ethnicity, age and tumor stage // *Am. J. Cancer Res.* 2022. Vol. 13. P. 678–691.
25. Ertay A. et al. WDHD1 is essential for the survival of PTEN-inactive triple-negative breast cancer // *Cell Death Dis.* 2020. Vol. 11. Art. 1001. DOI: 10.1038/s41419-020-03210-5. EDN: DUGFLL.
26. Gasparyan M. et al. Combined p53- and PTEN-deficiency activates expression of mesenchyme homeobox 1 (MEOX1) required for growth of triple-negative breast cancer // *J. Biol. Chem.* 2020. Vol. 295. P. 12188–12202. DOI: 10.1074/jbc.RA119.010710. EDN: FFYJGK.
27. Gupta S., Jones J.E., Smith-Graziani D. Disparities in Hereditary Genetic Testing in Patients with Triple Negative Breast Cancer // *Cli. Breast. Cancer.* 2025. Vol. 25. P. 12–18. DOI: 10.1016/j.clbc.2024.09.018. EDN: OYIFGI.
28. Harahap W.A. et al. Mutation of BRCA1/2 Gene in Premenopausal Triple-Negative Breast Cancer Patients in West Sumatera // *Indonesian Journal of Cancer.* 2025. Vol. 19. P. 72–79. EDN: KURFND.
29. Hu H. et al. PIK3CA mutation confers resistance to chemotherapy in triple-negative breast cancer by inhibiting apoptosis and activating the PI3K/AKT/mTOR signaling pathway // *Ann. Transl. Med.* 2021. Vol. 9. Art. 410. DOI: 10.21037/atm-21-698. EDN: IIEASX.
30. Ing Y.H. et al. Association of ABCG2 Polymorphisms on Triple Negative Breast Cancer (TNBC) Susceptibility Risk // *Asian Pac. J. Cancer Prev.* 2023. Vol. 24. P. 3891–3897. DOI: 10.31557/APJCP.2023.24.11.3891. EDN: VAEEPJ.

31. Izadi A. et al. The Prevalence of PD-L1 Expression in Triple-Negative Breast Cancer Patients and Its Correlation with Survival Rates and Other Prognostic Factors: A Survival Analysis // *Adv. Biomed. Res.* 2024. Vol. 13. Art. 86. DOI: 10.4103/abr.abr_2_24. EDN: CUVLFX.
32. Jeong Y. et al. Inhibition of Interleukin-8/C-X-C Chemokine Receptor 2 Signaling Axis Prevents Tumor Growth and Metastasis in Triple-Negative Breast Cancer Cells // *Pharmacology.* 2025. Vol. 110. P. 178–190. DOI: 10.1159/000545659. EDN: WWJMIY.
33. Jiang Y-Z., Ma D., Suo C. Genomic and Transcriptomic Landscape of Triple-Negative Breast Cancers: Subtypes and Treatment Strategies // *Cancer Cell.* 2019. Vol. 35. P. 428–440. DOI: 10.1016/j.ccell.2019.02.001. EDN: PFMWCR.
34. Jin M. et al. PD-1/PD-L1 immune checkpoint blockade in breast cancer: research insights and sensitization strategies // *Mol. Cancer.* 2024. Vol. 23(1). Art. 266. DOI: 10.1186/s12943-024-02176-8. EDN: EUXAWR.
35. Jurj M-A. et al. Critical Analysis of Genome-Wide Association Studies: Triple Negative Breast Cancer Quae Exempli Causa // *Int. J. Mol. Sci.* 2020. Vol. 21. Art. 5835. DOI: 10.3390/ijms21165835. EDN: SATTMM.
36. Kim A. et al. Mutations of the Epidermal Growth Factor Receptor Gene in Triple-Negative Breast Cancer // *J. Breast. Cancer.* 2017. Vol. 20. P. 150–159. DOI: 10.4048/jbc.2017.20.2.150.
37. Kim S. et al. Inhibition of platelet-derived growth factor C and their receptors additionally increases doxorubicin effects in triple-negative breast cancer cells // *Eur. J. Pharmacol.* 2021. Vol. 895. Art. 173868. DOI: 10.1016/j.ejphar.2021.173868. EDN: QPYGNA.
38. Kolyadina I.V. et al. Polymorphic markers of the XRCC1, ERCC5, TP53, CDKN1A1 genes and the survival of triple negative breast cancer patients after platinum-based chemotherapy // *Journal of Clinical Oncology.* 2022. Vol. 41. Art. e12556-e12556. DOI: 10.1200/JCO.2023.41.16_suppl.e12556. EDN: LNXIID.
39. Li H-H. et al. Tumour Necrosis Factor- α Gene Polymorphism Is Associated with Metastasis in Patients with Triple Negative Breast Cancer // *Sci. Rep.* 2015. Vol. 5. Art. 10244. DOI: 10.1038/srep10244.
40. Li H. et al. Progress of PD-1/PD-L1 immune checkpoint inhibitors in the treatment of triple-negative breast cancer // *Cancer Cell Int.* 2025. Vol. 25. Art. 139. DOI: 10.1186/s12935-025-03769-z. EDN: CIXGW.
41. Lin X. et al. Combination of CTLA-4 blockade with MUC1 mRNA nanovaccine induces enhanced anti-tumor CTL activity by modulating tumor microenvironment of triple negative breast cancer // *Transl. Oncol.* 2022. Vol. 15. Art. 101298. DOI: 10.1016/j.tranon.2021.101298. EDN: NRLUPX.
42. Liu B. et al. Molecular landscape of TP53 mutations in breast cancer and their utility for predicting the response to HER-targeted therapy in HER2 amplification-positive and HER2 mutation-positive amplification-negative patients // *Cancer Med.* 2022. Vol. 14. P. 2767–2778. DOI: 10.1002/cam4.4652. EDN: VBLQZ.
43. Liu J. et al. Effective suppression of triple negative breast cancer by paclitaxel nanoparticles conjugated with transmembrane TNF- α monoclonal antibody // *Int. J. Pharm.* 2021. Vol. 624. Art. 121969.
44. Liu L-C. et al. Analysis of EZH2 Genetic Variants on Triple-Negative Breast Cancer Susceptibility and Pathology // *Int. J. Med. Sci.* 2022. Vol. 19. P. 1023–1028. DOI: 10.7150/ijms.71931. EDN: OFQTBQ.
45. Liu Z. et al. A Comprehensive Immunologic Portrait of Triple-Negative Breast Cancer // *Transl. Oncol.* 2018. Vol. 11. P. 311–329. DOI: 10.1016/j.tranon.2018.01.011. EDN: YHRNKX.
46. Makrantonakis A-E. et al. PD-L1 Gene Polymorphisms rs822336 G>C and rs822337 T>A: Promising Prognostic Markers in Triple Negative Breast Cancer Patients // *Medicina (Kaunas).* 2022. Vol. 58. Art. 1399. DOI: 10.3390/medicina58101399. EDN: LCJPUI.
47. Mallick S., Duttaroy A.K., Dutta S. The PIK3CA gene and its pivotal role in tumor tropism of triple-negative breast cancer // *Transl. Oncol.* 2024. Vol. 50. Art. 102140. DOI: 10.1016/j.tranon.2024.102140. EDN: CYWAMU.
48. Mariano N.C. et al. Quantitative proteomics analysis of triple-negative breast cancers // *NPJ Precis. Oncol.* 2025. Vol. 9. Art. 117. DOI: 10.1038/s41698-025-00907-8. EDN: MZOPSK.
49. Mustachio L.M. et al. Targeting KRAS in Cancer: Promising Therapeutic Strategies // *Cancers (Basel).* 2021. Vol. 13. Art. 1204. DOI: 10.3390/cancers13061204. EDN: PGVQUM.
50. Nakai K., Hung M-C., Yamaguchi H. A perspective on anti-EGFR therapies targeting triple-negative breast cancer // *Am. J. Cancer Res.* 2016. Vol. 6. P. 1609–1623.
51. Narasimhan H. et al. Tumor Necrosis Factor- α (TNF α) Stimulate Triple-Negative Breast Cancer Stem Cells to Promote Intratumoral Invasion and Neovasclogenesis in the Liver of a Xenograft Model // *Biology (Basel).* 2022. Vol. 11. Art. 1481. DOI: 10.3390/biology11101481. EDN: EXZARO.
52. Navarrete-Bernal M. et al. Biological Landscape of Triple Negative Breast Cancers Expressing CTLA-4 // *Front Oncol.* 2020. Vol. 10. Art. 1206. DOI: 10.3389/fonc.2020.01206eCollection2020. EDN: PSRLLH.
53. Obidiro O., Battogtokh G., Akala E.O. Triple Negative Breast Cancer Treatment Options and Limitations: Future Outlook // *Pharmaceutics.* 2023. Vol. 15. Art. 1796. DOI: 10.3390/pharmaceutics15071796. EDN: JFVFGO.

54. Peng Z. et al. Identification of CTLA-4 associated with tumor microenvironment and competing interactions in triple negative breast cancer by co-expression network analysis // *J. Cancer*. 2020. Vol. 11. P. 6365–6375. DOI: 10.7150/jca.46301. EDN: VTUNFZ.
55. Prvanović M. et al. Role of PTEN, PI3K, and mTOR in Triple-Negative Breast Cancer // *Life (Basel)*. 2021. Vol. 11. Art. 1247. DOI: 10.3390/life11111247. EDN: PHVVAN.
56. Qiao Y. et al. AP-1 Is a Key Regulator of Proinflammatory Cytokine TNF α -mediated Triple-negative Breast Cancer Progression // *J. Biol. Chem.* 2016. Vol. 291. P. 5068–5079. DOI: 10.1074/jbc.M115.702571.
57. Qodir N. et al. Tumor Necrosis Factor-Alpha and Its Association With Breast Cancer: A Systematic Review // *World J. Oncol.* 2025. Vol. 16. P. 143–151. DOI: 10.14740/wjon2532. EDN: KMOAWI.
58. Rajaram S. et al. Targeting mutant p53 with arsenic trioxide: A preclinical study focusing on triple negative breast cancer // *Transl. Oncol.* 2024. Vol. 46. Art. 102025. DOI: 10.1016/j.tranon.2024.102025. EDN: SEUWRU.
59. Rao Z-Z., Tang Z-Q., Wen J. Advances in drug resistance of triple negative breast cancer caused by pregnane X receptor // *World J. Clin. Oncol.* 2023. Vol. 14. P. 335–342. DOI: 10.5306/wjco.v14.i9.335. EDN: KQVZZB.
60. Seehawer M. et al. Loss of Kmt2c or Kmt2d drives brain metastasis via KDM6A-dependent upregulation of MMP3 // *Nat. Cell Biol.* 2024. Vol. 26. P. 1165–1175. DOI: 10.1038/s41556-024-01446-3. EDN: EDZTDY.
61. Sghaier I. et al. Association of IL-1 β gene polymorphisms rs1143627, rs1799916, and rs16944 with altered risk of triple-negative breast cancer // *Cytokine*. 2024. Vol. 180. Art. 156659. DOI: 10.1016/j.cyto.2024.156659. EDN: GXQRCL.
62. Shen J. et al. Dependence of cancer risk from environmental exposures on underlying genetic susceptibility: an illustration with polycyclic aromatic hydrocarbons and breast cancer // *Br. J. Cancer*. 2017. Vol. 116. P. 1229–1233. DOI: 10.1038/bjc.2017.81.
63. Song X., Liu Z., Yu Z. EGFR Promotes the Development of Triple Negative Breast Cancer Through JAK/STAT3 Signaling // *Cancer Manag Res.* 2020. Vol. 12. P.703–717. DOI: 10.2147/CMAR.S225376.
64. Teufelsbauer M. et al. BET-directed PROTACs in triple negative breast cancer cell lines MDA-MB-231 and MDA-MB-436 // *Breast Cancer Res. Treat.* 2024. Vol. 208. P. 89–101. DOI: 10.1007/s10549-024-07403-w. EDN: QWJQWR.
65. Tihagam R.D. et al. The TRIM37 variant rs57141087 contributes to triple-negative breast cancer outcomes in Black women // *EMBO Rep.* 2025. Vol. 26. P. 245–272. DOI: 10.1038/s44319-024-00331-2. EDN: QYWNOI.
66. Tokumaru Y. et al. KRAS signaling enriched triple negative breast cancer is associated with favorable tumor immune microenvironment and better survival // *Am. J. Cancer Res.* 2020. Vol. 10. P. 897–907.
67. Toney N.J. et al. B cells enhance IL-1 beta driven invasiveness in triple negative breast cancer // *Sci. Rep.* 2025. Vol. 15. Art. 2211. DOI: 10.1038/s41598-025-86064-1. EDN: DARPRH.
68. Vander Heiden M.G., Cantley L.C., Thompson C.B. Understanding the Warburg Effect: The Metabolic Requirements of Cell Proliferation // *Science*. 2009. Vol. 324. P.1029–1033. DOI: 10.1126/science.1160809. EDN: MNFWHZ.
69. Vasiyani H. et al. DNA damage induces STING mediated IL-6-STAT3 survival pathway in triple-negative breast cancer cells and decreased survival of breast cancer patients // *Cell Signal*. 2025. Vol. 130. Art. 111679. DOI: 10.1016/j.cellsig.2025.111679. EDN: UVXUWO.
70. Vecchi L. et al. Interleukin-6 Signaling in Triple Negative Breast Cancer Cells Elicits the Annexin A1/Formyl Peptide Receptor 1 Axis and Affects the Tumor Microenvironment // *Cells*. 2022 Vol. 11. Art. 1705. DOI: 10.3390/cells11101705. EDN: GLOXOR.
71. Vljajnic T. et al. PD-L1 Expression in Triple-negative Breast Cancer—a Comparative Study of 3 Different Antibodies // *Appl Immunohistochem Mol. Morphol.* 2022. Vol. 30. P. 726–730. DOI: 10.1097/PAI.0000000000001062. EDN: PZKRLM.
72. Vodithala S., Bhake A. Detection of KRAS Mutations in Triple-negative Breast Cancers by Polymerase Chain Reaction // *Journal of Datta Meghe Institute of Medical Sciences University*. 2024. Vol. 19. P. 71–76. DOI: 10.4103/jdmimsu.jdmimsu_703_2. EDN: XCZXT.
73. Wang D-Y. et al. A subgroup of microRNAs defines PTEN-deficient, triple-negative breast cancer patients with poorest prognosis and alterations in RB1, MYC, and Wnt signaling // *Breast Cancer Res.* 2019. Vol. 21. Art. 18. DOI: 10.1186/s13058-019-1098-z. EDN: CMXVZJ.
74. Wang L. et al. BRAF V600E Mutation in Triple-Negative Breast Cancer: A Case Report and Literature Review // *Oncol. Res. Treat.* 2022. Vol. 45. P. 54–61. DOI: 10.1159/000520453. EDN: LTBIOD.
75. Wang X., Venet D., Lifrange F. et al. Spatial transcriptomics reveals substantial heterogeneity in triple-negative breast cancer with potential clinical implications // *Nat. Commun.* 2024. Vol. 15. Art. 10232. DOI: 10.1038/s41467-024-54145-w. EDN: NZSYAA.

76. Wang Y-C. et al. The Contribution of Interleukin-8 Rs4073 Genotypes to Triple Negative Breast Cancer Risk in Taiwan // *Anticancer Research*. 2022. Vol. 42. P. 3799–3806; DOI: 10.21873/anticancer.15870. EDN: DKWPEX.

77. Wilson B.E. et al. Exploring immune interactions in triple negative breast cancer: IL-1 β inhibition and its therapeutic potential // *Front Genet*. 2023. Vol. 14. Art. 1086163. DOI: 10.3389/fgene.2023.1086163. EDN: AFRSUN.

78. Xiang S., Zhaoyun L., Zhiyong Y. EGFR Promotes the Development of Triple Negative Breast Cancer Through JAK/STAT3 Signaling // *Cancer Manag Res*. 2020. Jan 30; 12. P. 703–717. DOI: 10.2147/CMAR.S225376. eCollection 2020.

79. Yadav B.S., Chanana P., Jhamb S. Biomarkers in triple negative breast cancer: A review // *World J. Clin. Oncol*. 2015. Vol. 6. P. 252–263. DOI: 10.5306/wjco.v6.i6.252.

80. Yi H. et al. Immune Checkpoint Inhibition for Triple-Negative Breast Cancer: Current Landscape and Future Perspectives // *Front Oncol*. 2021. Vol. 11. Art. 648139. DOI: 10.3389/fonc.2021.648139. EDN: JBPSCK.

81. Zafari Y., Homaei A., Bahadoran E. High Concentration of TNF- α Can Involved in Malignancy Promotion of Triple-Negative Breast Cancer Patients // *Journal of Inflammatory Diseases*. 2024. Vol. 28. Art. e159095.

82. Zagami P., Carey L.M. Triple negative breast cancer: Pitfalls and progress // *NPJ Breast Cancer*. 2022. Vol. 8. Art. 95. DOI: 10.1038/s41523-022-00468-0. EDN: VQYKBB.

83. Zhang Z., Zhang R., Li D. Molecular Biology Mechanisms and Emerging Therapeutics of Triple-Negative Breast Cancer // *Biologics*. 2023. Vol. 17. P. 113–128. DOI: 10.2147/BTT.S426392.

84. Zhou J., Ottewill P.D. The role of IL-1B in breast cancer bone metastasis // *J. Bone. Oncol*. 2024. Vol. 46. Art. 100608. DOI:10.1016/j.jbo.2024.100608. EDN: VQGAXT.

References

1. Glushkov A.N., Polenok E.G., Gordeeva L.A., Mun S.A., Kostyanko M.V., Antonov A.V. et al. [Immunological imbalance in breast cancer and lung cancer in postmenopausal women]. *Medicinskaia immunologija*. V. 20, No. 6 (2018): pp. 927-934. (In Russ.). DOI: 10.15789/1563-0625-2018-6-927-934. EDN: YOOZQT.

2. Glushkov A.N., Polenok E.G., Mun S.A., Gordeeva L.A., Kostyanko M.V., Antonov A.V. et al. [Synergistic action of steroid hormones and hormone-specific autoantibodies in breast cancer progression]. *Fundamental'naja i kliničeskaja medicina*. V. 8 (2023): pp. 19-32. (In Russ.). DOI: 10.23946/2500-0764-2023-8-2-19-32. EDN: EIEPMV.

3. Zavarykina T.M., Lomskova P.K., Kapralova M.A., Gordeeva O.O., Ganshina I.P., Khodyrev D.S. et al. [Association of polymorphic markers of the XRCC1, ERCC5, TP53, CDKN1A1 genes with the survival of patients after platinum-based chemotherapy for triple negative breast cancer]. *Opucholi ženskoj reproductivnoj systemy*. V. 18 (2022): pp. 69-80. (In Russ.). DOI: 10.17650/1994-4098-2022-18-4-69-80. EDN: WZLBAD.

4. Timofeeva A.A., Minina V.I., Torgunakova A.V., Soboleva O.A., Titov R.A., Savchenko Ya.A. et al. [Breast cancer of luminal A subtype in women and genes of the antioxidant defense system]. *Vestnik novych medicinskih tehnologij*. V. 30 (2023): pp. 92-95. (In Russ.). DOI: 10.24412/1609-2163-2023-4-92-95. EDN: RVNUNY.

5. Titov R.A., Glushkov A.N., Torgunakova A.V., Zakharova Y.A., Maruschak A.V., Minina V.I. [Study of polymorphism of DNA repair genes in the formation of predisposition to the development of triple negative breast cancer in women]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 4 (2024): pp. 440-450. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2024-4-440-450. EDN: THLYAU.

6. Torgunakova A.V., Minina V.I., Glushkov A.N., Soboleva O.A., Astafieva E.A., Yakovleva A.A. et al. [Studying the role of DNA repair gene polymorphism and the cell cycle in formation of predisposition to the development of breast cancer]. *Vestnik novych medicinskih tehnologij*. V. 29 (2022): pp. 83-90. (In Russ.). DOI: 10.24412/1609-2163-2022-3-83-90. EDN: NEZJKD.

7. Abdulkarim S., Quarshie J.T., Birokorang P.A., Mawuli M.A., Baffoe S.M., Abrahams A. et al. Role of the IL-8/CXCR2 axis in promoting vasculogenic mimicry in triple-negative breast cancer through epithelial-mesenchymal transition. *Cancer Plus*. V. 8 (2024). Art. 3356. DOI: 10.36922/cp.3356. EDN: GYGUUV.

8. Andreopoulou E., Schweber S.J., Sparano J.A., McDavid H.M. Therapies for triple negative breast cancer. *Expert Opin Pharmacother*. V. 16 (2015): pp. 983-998. DOI: 10.1517/14656566.2015.1032246. EDN: UOPYNX.

9. Arnold M., Morgan E., Rungay H., Mafra A., Singh D., Laversanne M. et al. Current and future burden of breast cancer: Global statistics for 2020 and 2040. *Breast*. V. 66 (2022): pp. 15-23. DOI: 10.1016/j.breast.2022.08.010. EDN: TFCNLV.

10. Aziz A., Salleh S., Yahya M.M., Zakaria A.D., Ankathil R. Genetic Association of CYP1B1 4326 C>G Polymorphism with Disease-Free Survival in TNBC Patients Undergoing TAC Chemotherapy Regimen. *Asian Pac. J. Cancer Prev*. V. 22 (2021): pp. 1319–1324. DOI: 10.31557/APJCP.2021.22.4.1319.

11. Badve S.S., Penault-Llorca F., Reis-Filho J.S., Deurloo R., Siziopikou K.P., D'Arrigo C. et al. Determining PD-L1 Status in Patients With Triple-Negative Breast Cancer: Lessons Learned From IMpassion130. *J. Natl. Cancer Inst.* V. 114 (2022): pp. 664-675. DOI: 10.1093/jnci/djab121.
12. Baranova A., Krasnoselskyi M., Starikov V., Kartashov S., Zhulkevych I., Vlasenko V. et al. Triple-negative breast cancer: current treatment strategies and factors of negative prognosis. *J. Med. Life.* V. 15 (2022): pp. 153-161. DOI: 10.25122/jml-2021-0108. EDN: RVJIBT.
13. Boguszewska-Byczkiewicz K., Wow T., Szymańska B., Kosny M., Kolacinska-Wow A. The PD-1 single-nucleotide polymorphism rs11568821 and rs2227981 as a novel prognosis model in a triple-negative breast cancer patient. *Mol. Biol. Rep.* V. 50 (2023): pp. 6279-6285. DOI: 10.1007/s11033-023-08423-3.
14. Chai C., Wu H.H., Abuetabh Y., Sergi C., Leng R. Regulation of the tumor suppressor PTEN in triple-negative breast cancer. *Cancer Lett.* V. 527 (2022): pp. 41-48. DOI: 10.1016/j.canlet.2021.12.003.
15. Chakravarty L., Ahmad S.I., Khatun A., Khan S.A. Exploring the potential of CRISPR in triple-negative breast cancer treatment. *Innovative Practice in Breast Cancer.* V. 7 (2025). Art. 100028. DOI: 10.1016/j.ibreh.2024.100028.
16. Chen H., Wu J., Zhang Z., Tang Y., Li X., Liu S. et al. Association Between BRCA Status and Triple-Negative Breast Cancer: A Meta-Analysis. *Front Pharmacol.* V. 9 (2018). Art. 909. DOI: 10.3389/fphar.2018.00909.
17. Chen H., Ding Q., Khazai L., Zhao L., Damodaran S., Litton J.K. et al. PTEN in triple-negative breast carcinoma: protein expression and genomic alteration in pretreatment and posttreatment specimens. *Ther. Adv. Med. Oncol.* V. 15 (2023): Art. 17588359231189422. DOI: 10.1177/17588359231189422.
18. Chen J.W., Murugesan K., Newberg J.Y., Sokol E.S., Savage H.M., Stout T.J. et al. Comparison of PIK3CA Mutation Prevalence in Breast Cancer Across Predicted Ancestry Populations. *JCO Precis. Oncol.* V. 6 (2022). Art. e2200341. doi: 10.1200/PO.22.00341. EDN: GTHOKQ.
19. Conte B., Brasó-Maristany F., Rodríguez Hernández A., Pascual T., Villacampa G., Schettini F. et al. A 14-gene B-cell immune signature in early-stage triple-negative breast cancer (TNBC): a pooled analysis of seven studies. *EBioMedicine.* V. 102 (2024). Art. 105043. DOI: 10.1016/j.ebiom.2024.105043.
20. Deng F., Weng Y., Li X., Wang T., Fan M., Shi Q. Overexpression of IL-8 promotes cell migration via PI3K-Akt signaling pathway and EMT in triple-negative breast cancer. *Pathol. Res. Pract.* V. 216 (2020). Art. 152902. DOI: 10.1016/j.prp.2020.152902.
21. Derkyi-Kwarteng L., Ghartey F.N., Aidoo E., Addae E., Imbeah E.G., Brown A.A. et al. A retrospective analysis suggests PTEN expression is associated with favorable clinicopathological features of breast cancer. *Sci. Rep.* V. 14 (2024). Art. 21645. DOI: 10.1038/s41598-024-69252-3.
22. Domagala P., Hybiak J., Cybulski C., Lubinski J. BRCA1/2-negative hereditary triple-negative breast cancers exhibit BRCAness. *Int. J. Cancer.* V. 140 (2017): pp. 1545-1550. DOI: 10.1002/ijc.30570.
23. Dominguez C., McCampbell K.K., David J.M., Palena C. Neutralization of IL-8 decreases tumor PMN-MDSCs and reduces mesenchymalization of claudin-low triple-negative breast cancer. *JCI Insight.* V. 21 (2017). Art. e94296. DOI: 10.1172/jci.insight.94296.
24. Du X.L., Li Z. Incidence trends in triple-negative breast cancer among women in the United States from 2010 to 2019 by race/ethnicity, age and tumor stage. *Am. J. Cancer Res.* V. 13 (2022): pp. 678-691.
25. Ertay A., Liu H., Liu D., Peng P., Hill C., Xiong H. et al. WDHD1 is essential for the survival of PTEN-inactive triple-negative breast cancer. *Cell Death Dis.* V. 11 (2020). Art. 1001. DOI: 10.1038/s41419-020-03210-5.
26. Gasparyan M., Lo M-C., Jiang H., Lin C-C., Sun D. Combined p53- and PTEN-deficiency activates expression of mesenchyme homeobox 1 (MEOX1) required for growth of triple-negative breast cancer. *J. Biol. Chem.* V. 295 (2020): pp. 12188-12202. DOI: 10.1074/jbc.RA119.010710.
27. Gupta S., Jones J.E., Smith-Graziani D. Disparities in Hereditary Genetic Testing in Patients with Triple Negative Breast Cancer. *Clin. Breast. Cancer.* V. 25 (2025): pp. 12-18. DOI: 10.1016/j.clbc.2024.09.018.
28. Harahap W.A., Khambri D., Panigoro S.S., Hafiz M.Z.A. Mutation of BRCA1/2 Gene in Premenopausal Triple-Negative Breast Cancer Patients in West Sumatera. *Indonesian Journal of Cancer.* V. 19 (2025): pp. 72-79.
29. Hu H., Zhu J., Zhong Y., Geng R., Ji Y., Guan Q. et al. PIK3CA mutation confers resistance to chemotherapy in triple-negative breast cancer by inhibiting apoptosis and activating the PI3K/AKT/mTOR signaling pathway. *Ann. Transl. Med.* V. 9 (2021). Art. 410. DOI: 10.21037/atm-21-698.
30. Ing Y.H., Salleh S., Yahya M.M., Ankathil R., Aziz A. Association of ABCG2 Polymorphisms on Triple Negative Breast Cancer (TNBC) Susceptibility Risk. *Asian Pac. J. Cancer Prev.* V. 24 (2023): pp. 3891-3897. DOI: 10.31557/APJCP.2023.24.11.3891.
31. Izadi A., Naimi A., Amjadi E., Beheshtiparvar D., Soltan M. The Prevalence of PD-L1 Expression in Triple-Negative Breast Cancer Patients and Its Correlation with Survival Rates and Other Prognostic Factors: A Survival Analysis. *Adv. Biomed. Res.* V. 13 (2024). Art. 86. DOI: 10.4103/abr.abr_2_24.

32. Jeong Y., Yoon S.Y., Jung S.P., Nam S.J., Lee J.E., Kim S. Inhibition of Interleukin-8/C-X-C Chemokine Receptor 2 Signaling Axis Prevents Tumor Growth and Metastasis in Triple-Negative Breast Cancer. *Pharmacology*. V. 110 (2025): pp. 178-190. DOI: 10.1159/000545659.
33. Jiang Y-Z., Ma D., Suo C., Shi J., Xue M., Hu X. et al. Genomic and Transcriptomic Landscape of Triple-Negative Breast Cancers: Subtypes and Treatment Strategies. *Cancer Cell*. V. 35 (2019): pp. 428-440. DOI: 10.1016/j.ccell.2019.02.001.
34. Jin M., Fang J., Peng J., Wang X., Xing P., Jia K. et al. PD-1/PD-L1 immune checkpoint blockade in breast cancer: research insights and sensitization strategies. *Mol. Cancer*. V. 23(1) (2024). Art. 266. DOI: 10.1186/s12943-024-02176-8.
35. Jurj M-A., Buse M., Zimta A-A., Paradiso A., Korban S.S., Pop L-A. et al. Critical Analysis of Genome-Wide Association Studies: Triple Negative Breast Cancer Quae Exempli Causa. *Int. J. Mol. Sci*. V. 21 (2020). Art. 5835. DOI: 10.3390/ijms21165835.
36. Kim A., Jang M.H., Lee S.J., Bae Y.K. Mutations of the Epidermal Growth Factor Receptor Gene in Triple-Negative Breast Cancer. *J. Breast. Cancer*. V. 20 (2017): pp. 150-159. DOI: 10.4048/jbc.2017.20.2.150.
37. Kim S., You D., Jeong Y., Yoon S.Y., Kim S.A., Lee J.A. Inhibition of platelet-derived growth factor C and their receptors additionally increases doxorubicin effects in triple-negative breast cancer cells. *Eur. J. Pharmacol*. V. 895 (2021). Art. 173868. DOI: 10.1016/j.ejphar.2021.173868.
38. Kolyadina I.V., Zavarykina T.M., Lomskova P.K., Gordeeva O.O., Kapralova M.A., Ganshina I.P. et al. The polymorphic markers of the XRCC1, ERCC5, TP53, CDKN1A1 genes and the survival of triple negative breast cancer patients after platinum-based chemotherapy. *Journal of Clinical Oncology*. V. 41(16_suppl) (2022). Art. e12556. DOI: 10.1200/JCO.2023.41.16_suppl.e12556.
39. Li H-H., Zhu H., Liu L-S., Huang Y., Guo J., Li J., Sun X-P. et al. Tumour Necrosis Factor- α Gene Polymorphism Is Associated with Metastasis in Patients with Triple Negative Breast Cancer. *Sci. Rep*. V. 5 (2015). Art. 10244. DOI: 10.1038/srep10244.
40. Li H., Chang Y., Jin T., Zhang M. Progress of PD-1/PD-L1 immune checkpoint inhibitors in the treatment of triple-negative breast cancer. *Cancer Cell Int*. V. 25 (2025): Art. 139. DOI: 10.1186/s12935-025-03769-z.
41. Lin X., Chen H., Xie Y., Zhou X., Wang Y., Zhou J. et al. Combination of CTLA-4 blockade with MUC1 mRNA nanovaccine induces enhanced anti-tumor CTL activity by modulating tumor microenvironment of triple negative breast cancer. *Transl. Oncol*. V. 15 (2022). Art. 101298. DOI: 10.1016/j.tranon.2021.101298.
42. Liu B., Yi Z., Guan Y., Ouyang Q., Li C., Guan X. et al. Molecular landscape of TP53 mutations in breast cancer and their utility for predicting the response to HER-targeted therapy in HER2 amplification-positive and HER2 mutation-positive amplification-negative patients. *Cancer Med*. V. 14 (2022): pp. 2767-2778. DOI: 10.1002/cam4.4652.
43. Liu J., Wang P., Huang B., Cheng Q., Duan Y., Chen L. et al. Effective suppression of triple negative breast cancer by paclitaxel nanoparticles conjugated with transmembrane TNF- α monoclonal antibody. *Int. J. Pharm*. V. 624 (2021). Art. 121969.
44. Liu L-C., Chien Y-C., Wu G-W., Hua C-H., Tsai I-C., Hung C-C. et al. Analysis of EZH2 Genetic Variants on Triple-Negative Breast Cancer Susceptibility and Pathology. *Int. J. Med. Sci*. V. 19 (2022): pp. 1023-1028. DOI: 10.7150/ijms.71931.
45. Liu Z., Li M., Jiang Z., Wang X. A Comprehensive Immunologic Portrait of Triple-Negative Breast Cancer. *Transl. Oncol*. V. 11 (2018): pp. 311-329. DOI: 10.1016/j.tranon.2018.01.011.
46. Makrantonakis A-E., Zografos E., Gazouli M., Dimitrakakis K., Toutouzas K.G., Zografos C. et al. PD-L1 Gene Polymorphisms rs822336 G>C and rs822337 T>A: Promising Prognostic Markers in Triple Negative Breast Cancer Patients. *Medicina (Kaunas)*. V. 58 (2022). Art. 1399. DOI: 10.3390/medicina58101399.
47. Mallick S., Duttaroy A.K., Dutta S. The PIK3CA gene and its pivotal role in tumor tropism of triple-negative breast cancer. *Transl. Oncol*. V. 50 (2024). Art. 102140. DOI: 10.1016/j.tranon.2024.102140.
48. Mariano N.C., Marotti J.D., Chen Y., Karakyriakou B., Salgado R., Christensen B.C. et al. Quantitative proteomics analysis of triple-negative breast cancers. *NPJ Precis. Oncol*. V. 9 (2025). Art. 117. DOI: 10.1038/s41698-025-00907-8.
49. Mustachio L.M., Chelariu-Raicu A., Szekvolgyi L., Roszik J. Targeting KRAS in Cancer: Promising Therapeutic Strategies. *Cancers (Basel)*. V. 13 (2021). Art. 1204. DOI: 10.3390/cancers13061204.
50. Nakai K., Hung M-C., Yamaguchi H. A perspective on anti-EGFR therapies targeting triple-negative breast cancer. *Am. J. Cancer Res*. V. 6 (2016): pp. 1609-1623.
51. Narasimhan H., Ferraro F., Bleilevens A., Weiskirchen R., Stickeler E., Maurer J. Tumor Necrosis Factor- α (TNF α) Stimulate Triple-Negative Breast Cancer Stem Cells to Promote Intratumoral Invasion and Neovasculogenesis in the Liver of a Xenograft Model. *Biology (Basel)*. V. 11 (2022). Art. 1481. DOI: 10.3390/biology11101481.
52. Navarrete-Bernal M., Cervantes-Badillo M., Martínez-Herrera J.M., Lara-Torres C.O., Gerson-Cwilich R., Zentella-Dehesa A. et al. Biological Landscape of Triple Negative Breast Cancers Expressing CTLA-4. *Front Oncol*. V. 10 (2020). Art. 1206. DOI: 10.3389/fonc.2020.01206.

53. Obidiro O., Battogtokh G., Akala E.O. Triple Negative Breast Cancer Treatment Options and Limitations: Future Outlook. *Pharmaceutics*. V. 15 (2023). Art. 1796. DOI: 10.3390/pharmaceutics15071796.
54. Peng Z., Su P., Yang Y., Yao X., Zhang Y., Jin F. et al. Identification of CTLA-4 associated with tumor microenvironment and competing interactions in triple negative breast cancer by co-expression network analysis. *J. Cancer*. V. 11 (2020): pp. 6365-6375. DOI: 10.7150/jca.46301.
55. Prvanović M., Nedeljković M., Tanić N., Tomić T., Terzić T., Milovanović Z. et al. Role of PTEN, PI3K, and mTOR in Triple-Negative Breast Cancer. *Life (Basel)*. V. 11 (2021). Art. 1247. DOI: 10.3390/life11111247.
56. Qiao Y., He H., Jonsson P., Sinha I., Zhao C., Dahlman-Wright K. AP-1 Is a Key Regulator of Proinflammatory Cytokine TNF α -mediated Triple-negative Breast Cancer Progression. *J. Biol. Chem.* V. 291 (2016): pp. 5068-5079. DOI: 10.1074/jbc.M115.702571.
57. Qodir N., Pramudhito D., Legiran, Hafy Z., Iman M.B., Syafira F. et al. Tumor Necrosis Factor-Alpha and Its Association With Breast Cancer: A Systematic Review. *World J. Oncol.* V. 16 (2025): pp. 143-151. DOI: 10.14740/wjon2532.
58. Rajaram S., Synnott N.C., Crown J., Madden S.F., Duffy M.J. Targeting mutant p53 with arsenic trioxide: A preclinical study focusing on triple negative breast cancer. *Transl. Oncol.* V. 46 (2024). Art. 102025. DOI: 10.1016/j.tranon.2024.102025.
59. Rao Z-Z., Tang Z-W., Wen J. Advances in drug resistance of triple negative breast cancer caused by pregnane X receptor. *World J. Clin. Oncol.* V. 14 (2023): pp. 335-342. DOI: 10.5306/wjco.v14.i9.335.
60. Seehawer M., Li Z., Nishida J., Foidart P., Reiter A.H., Rojas-Jimenez E. et al. Loss of Kmt2c or Kmt2d drives brain metastasis via KDM6A-dependent upregulation of MMP3. *Nat. Cell Biol.* V. 26 (2024): pp. 1165-1175. DOI: 10.1038/s41556-024-01446-3.
61. Sghaier I., Sheridan J.M., Daldoul A., El-Ghali R.M., Al-Awadi A.M., Habel A.F. et al. Association of IL-1 β gene polymorphisms rs1143627, rs1799916, and rs16944 with altered risk of triple-negative breast cancer. *Cytokine*. V. 180 (2024). Art. 156659. DOI: 10.1016/j.cyto.2024.156659.
62. Shen J., Liao Y., Hopper J.L., Goldberg M., Santella R.M., Terry M.B. Dependence of cancer risk from environmental exposures on underlying genetic susceptibility: an illustration with polycyclic aromatic hydrocarbons and breast cancer. *Br. J. Cancer*. V. 116 (2017): pp. 1229-1233. DOI: 10.1038/bjc.2017.81.
63. Song X., Liu Z., Yu Z. EGFR Promotes the Development of Triple Negative Breast Cancer Through JAK/STAT3 Signaling. *Cancer Manag. Res.* V. 12 (2020): pp. 703-717. DOI: 10.2147/CMAR.S225376.
64. Teufelsbauer M., Stickler S., Eggerstorfer M-T., Hammond D.C., Hamilton G. BET-directed PROTACs in triple negative breast cancer cell lines MDA-MB-231 and MDA-MB-436. *Breast Cancer Res Treat.* V. 208 (2024): pp. 89-101. DOI: 10.1007/s10549-024-07403-w.
65. Tihagam R.D., Lou S., Zhao Y., Liu K., Singh A-T., Koo B.I. et al. The TRIM37 variant rs57141087 contributes to triple-negative breast cancer outcomes in Black women. *EMBO Rep.* V. 26 (2025): pp. 245-272. DOI: 10.1038/s44319-024-00331-2.
66. Tokumaru Y., Oshi M., Katsuta E., Yan L., Satyananda V., Matsuhashi N. et al. KRAS signaling enriched triple negative breast cancer is associated with favorable tumor immune microenvironment and better survival. *Am. J. Cancer Res.* V. 10 (2020): pp. 897-907.
67. Toney N.J., Opendaker L.M., Frerichs L., Modarai S.R., Ma A., Archinal H. et al. B cells enhance IL-1 beta driven invasiveness in triple negative breast cancer. *Sci. Rep.* V. 15 (2025). Art. 2211. DOI: 10.1038/s41598-025-86064-1.
68. Vander Heiden M.G., Cantley L.C., Thompson C.B. Understanding the Warburg Effect: The Metabolic Requirements of Cell Proliferation. *Science*. V. 324 (2009): pp. 1029-1033. DOI: 10.1126/science.1160809.
69. Vasiyani H., Mane M., Rana K., Shinde A., Roy M., Singh J. et al. DNA damage induces STING mediated IL-6-STAT3 survival pathway in triple-negative breast cancer cells and decreased survival of breast cancer patients. *Cell Signal*. V. 130 (2025). Art. 111679. DOI: 10.1016/j.cellsig.2025.111679.
70. Vecchi L., Mota S., Zóia M., Martins I.C., de Souza J.B., Santos T.G. et al. Interleukin-6 Signaling in Triple Negative Breast Cancer Cells Elicits the Annexin A1/Formyl Peptide Receptor 1 Axis and Affects the Tumor Microenvironment. *Cells*. V. 11 (2022). Art. 1705. DOI: 10.3390/cells11101705.
71. Vlajnic T., Baur F., Soysal S.D., Weber W.P., Piscuoglio S., Muenst S. PD-L1 Expression in Triple-negative Breast Cancer—a Comparative Study of 3 Different Antibodies, *Appl. Immunohistochem Mol. Morphol.* V. 30 (2022): pp. 726-730. DOI: 10.1097/PAI.0000000000001062.
72. Vodithala S., Bhake A. Detection of KRAS Mutations in Triple-negative Breast Cancers by Polymerase Chain Reaction. *Journal of Datta Meghe Institute of Medical Sciences University*. V. 19 (2024): pp. 71-76. DOI: 10.4103/jdmimsu.jdmimsu_703_2. EDN: XCZXOT.
73. Wang D-Y., Gendoo D., Ben-David Y., Woodgett J.R., Zacksenhaus E. A subgroup of microRNAs defines PTEN-deficient, triple-negative breast cancer patients with poorest prognosis and alterations in RB1, MYC, and Wnt signaling. *Breast Cancer Res.* V. 21 (2019). Art. 18. DOI: 10.1186/s13058-019-1098-z.

74. Wang L., Lu Q., Jiang K., Hong R., Wang S., Xu F. BRAF V600E Mutation in Triple-Negative Breast Cancer: A Case Report and Literature Review. *Oncol Res Treat.* V. 45 (2022): pp. 54-61. DOI: 10.1159/000520453.
75. Wang X., Venet D., Lifrange F., Larsimont D., Rediti M., Stenbeck L. et al. Spatial transcriptomics reveals substantial heterogeneity in triple-negative breast cancer with potential clinical implications. *Nat. Commun.* V. 15 (2024). Art. 10232. DOI: 10.1038/s41467-024-54145-w.
76. Wang Y-C., Wang Z-H., Yen J.H., Shen Y-C., Shen T-C., Chang W-S. et al. The Contribution of Interleukin-8 Rs4073 Genotypes to Triple Negative Breast Cancer Risk in Taiwan. *Anticancer Research.* V. 42 (2022): pp. 3799-3806. DOI: <https://doi.org/10.21873/anticancer.15870>
77. Wilson B.E., Shen Q., Cescon D.W., Reedijk M. Exploring immune interactions in triple negative breast cancer: IL-1 β inhibition and its therapeutic potential. *Front Genet.* V. 14 (2023). Art. 1086163. DOI: 10.3389/fgene.2023.1086163.
78. Xiang S., Zhaoyun L., Zhiyong Y. EGFR Promotes the Development of Triple Negative Breast Cancer Through JAK/STAT3 Signaling. *Cancer Manag. Res.* Jan 30; 12 (2020): pp. 703-717. DOI: 10.2147/CMAR.S225376. eCollection 2020.
79. Yadav B.S., Chanana P., Jhamb S. Biomarkers in triple negative breast cancer: A review. *World J. Clin. Oncol.* V. 6 (2015): pp. 252-263. DOI: 10.5306/wjco.v6.i6.252.
80. Yi H., Li Y., Tan Y., Fu S., Tang F., Deng X. Immune Checkpoint Inhibition for Triple-Negative Breast Cancer: Current Landscape and Future Perspectives. *Front Oncol.* V. 11 (2021). Art. 648139. DOI: 10.3389/fonc.2021.648139.
81. Zafari Y., Homaei A., Bahadoran E. High Concentration of TNF- α Can Involved in Malignancy Promotion of Triple-Negative Breast Cancer Patients. *Journal of Inflammatory Diseases.* V. 28 (2024). Art. e159095.
82. Zagami P., Carey L.A. Triple negative breast cancer: Pitfalls and progress. *NPJ Breast Cancer.* V. 8 (2022). Art. 95. DOI: 10.1038/s41523-022-00468-0.
83. Zhang Z., Zhang R., Li D. Molecular Biology Mechanisms and Emerging Therapeutics of Triple-Negative Breast Cancer. *Biologics.* V. 17 (2023): pp. 113-128. DOI: 10.2147/BTT.S426392.
84. Zhou J., Ottewill P.O. The role of IL-1B in breast cancer bone metastasis. *J. Bone. Oncol.* V. 46 (2024). Art. 100608. DOI: 10.1016/j.jbo.2024.100608.

Статья поступила в редакцию 28.09.2025; одобрена после рецензирования 18.12.2025; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 28.09.2025; approved after reviewing 18.12.2025; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

В. Ю. Буслаев – ведущий инженер-технолог лаборатории цитогенетики;

Н. С. Маниковская – канд. биол. наук, доцент кафедры генетики и фундаментальной медицины;

В. И. Минина – д-р биол. наук, доцент, заведующий кафедрой генетики и фундаментальной медицины.

Information about the authors

V. Yu. Buslaev – leading process engineer of the cytogenetics laboratory;

N. S. Manikovskaya – candidate of biology, associate professor of the Department of genetics and fundamental medicine;

V. I. Minina – doctor of biology, the head of the Department of genetics and fundamental medicine.

Вклад авторов:

Буслаев В. Ю. – развитие методологии; написание исходного текста.

Маниковская Н. С. – доработка текста; итоговые выводы.

Минина В. И. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста.

Contribution of the authors:

Buslaev V. Yu. – methodology development; writing the draft; final conclusions.

Manikovskaya N. S. – followon revision of the text; final conclusions.

Minina V. I. – research supervision; research concept.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ИММУНОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 615.32:582.739:615.375

EDN: WJNIPS

doi: 10.17072/1994-9952-2026-1-102-111



Исследование сухих экстрактов клевера и цикория с оценкой их влияния на фенотип спленоцитов мышей при метотрексат-индуцированной иммуносупрессии

А. А. Синеговец¹, И. В. Михайлова¹, А. И. Смолягин¹, А. А. Черникова¹,
Н. В. Винокурова¹

¹ Оренбургский государственный медицинский университет, Оренбург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ангелина Анатольевна Синеговец, a.a.sinegovets@yandex.ru

Аннотация. Исследование количественного содержания фенольных соединений и выраженности общей антиоксидантной активности изучаемых сухих экстрактов показало, что уровень фенольных соединений в экстракте клевера в пересчете на рутин составил $6.50 \pm 0.01\%$, выраженность антиоксидантной активности – $47.64 \pm 2.15\%$, в экстракте цикория накопление фенольных соединений в пересчете на цикориевую кислоту составило $8.24 \pm 0.01\%$, а выраженность антиоксидантной активности – $62.67 \pm 1.85\%$. Было определено, что сухие экстракты клевера и цикория не обладают выраженной токсичностью, являются веществами 5 класса в соответствии с ГОСТом 32644-2014 и могут применяться в дальнейших исследованиях. Изучение влияния сухих экстрактов на массу мышей и селезенки, число спленоцитов, селезеночный индекс, отношение количества спленоцитов к массе животного и массе селезенки, а также на фенотип спленоцитов показало, что введение экстрактов не вызывало статистически значимых отклонений от показателей интактной группы и группы мышей, получавших препарат сравнения «Имунал». В то же время метотрексат оказывал выраженное иммуносупрессивное влияние, снижая общую массу мышей и массу селезенки в частности, а также число спленоцитов совместно с отношением количества спленоцитов к массе животного и массе селезенки, уровень CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺ лимфоцитов селезенки по сравнению с интактными животными. При применении сухих экстрактов и «Иммунала» на фоне влияния метотрексата наблюдалось восстановление исследуемых показателей до значений, сопоставимых с интактной группой, что указывает на иммунокорректирующий эффект сухих экстрактов. Полученные данные позволяют рассматривать сухие экстракты клевера и цикория как перспективные растительные средства с иммуномодулирующим потенциалом, поскольку обладают антиоксидантными и иммуностропными свойствами, что подтверждается нормализацией показателей, характеризующих состав лимфоцитов селезенки животных, при воздействии иммуносупрессивного препарата. Действие экстрактов, сопоставимое с известным препаратом «Имунал», указывает на возможность использования экстрактов в поддерживающей терапии при состояниях с нарушением иммунного ответа.

Ключевые слова: цикорий обыкновенный, клевер луговой, метотрексат, спленоциты, иммунная система, фенольные соединения, острая токсичность, Т- и В-лимфоциты

Для цитирования: Исследование сухих экстрактов клевера и цикория с оценкой их влияния на фенотип спленоцитов мышей при метотрексат-индуцированной иммуносупрессии / А. А. Синеговец, И. В. Михайлова, А. И. Смолягин, А. А. Черникова, Н. В. Винокурова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 1. С. 102–111. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-102-111>.

IMMUNOLOGY

Original article

Study of dry clover and chicory extracts with their effect on mouse splenocyte phenotype under methotrexate-induced immunosuppression

А. А. Sinegovets¹, I. V. Mikhailova¹, A. I. Smolyagin¹, A. A. Chernikova¹,
N. V. Vinokurova¹

¹ Orenburg state medical university of the Ministry of Health, Orenburg, Russia

Corresponding author: Angelina A. Sinegovets, a.a.sinegovets@yandex.ru

Abstract. The study of the quantitative content of phenolic compounds and the expression of antioxidant activity of the studied dry extracts showed that the level of phenolic compounds in the clover extract in terms of rutin was $6.50 \pm 0.01\%$, the expression of antioxidant activity was $47.64 \pm 2.15\%$, in the chicory extract the accumulation of phenolic compounds in terms of chicoric acid was $8.24 \pm 0.01\%$, and the expression of antioxidant activity was $62.67 \pm 1.85\%$. It was determined that dry extracts of clover and chicory do not have pronounced toxicity and are class 5 substances in accordance with GOST 32644-2014, and can be used in further research. A study of the effect of dry extracts on mouse and spleen weight, splenocyte count, splenic index, splenocyte-to-weight/spleen ratio, and splenocyte phenotype demonstrated that administration of the extracts did not cause statistically significant deviations from the intact group and the group of mice receiving the reference drug Immunal. Methotrexate, however, exerted a significant immunosuppressive effect, reducing mouse and spleen weight, splenocyte count, splenocyte-to-weight/spleen ratio, and splenic CD3+, CD4+, CD8+, and CD20+ lymphocyte levels compared to intact animals. Administration of dry extracts and Immunal, combined with methotrexate, resulted in a restoration of the studied parameters to values comparable to those in the intact group, indicating the immunocorrective effect of the dry extracts. The obtained data allow dry extracts of clover and chicory to be considered promising herbal remedies with immunomodulatory potential, as they possess antioxidant and immunotropic properties, as evidenced by the normalization of parameters characterizing the composition of splenic lymphocytes in animals exposed to an immunosuppressant. The effects of the extracts, comparable to those of the well-known drug «Immunal», suggest their potential use in supportive therapy for conditions with impaired immune response.

Keywords: common chicory, meadow clover, methotrexate, splenocytes, immune system, phenolic compounds, acute toxicity, T- and B-lymphocytes

For citation: Sinegovets A. A., Mikhailova I. V., Smolyagin A. I., Chernikova A. A., Vinokurova N. V. [Study of dry clover and chicory extracts with their effect on mouse splenocyte phenotype under methotrexate-induced immunosuppression]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 1 (2026): pp. 102-111. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-1-102-111>.

Введение

Современная биомедицина уделяет особое внимание изучению механизмов регуляции иммунной системы и поиску средств, способных поддерживать ее функциональную активность, нарушаемую как при хронических заболеваниях, так и в результате воздействия фармакологических агентов с цитостатическим эффектом. Метотрексат (МТХ), широко применяемый в терапии онкологических и аутоиммунных заболеваний, несмотря на высокую клиническую эффективность, вызывает выраженное угнетение иммунного ответа [Cronstein, 2005]. Иммуносупрессивное действие МТХ проявляется снижением пролиферативной активности лимфоцитов, нарушением дифференцировки Т- и В-клеток, уменьшением числа зрелых В-клеток в селезенке и лимфоидных органах, а также нарушением продукции антител, что делает необходимым поиск средств, способных компенсировать эти неблагоприятные эффекты и поддерживать гомеостаз иммунной системы [Железнова, 2010]. Иммунный статус организма определяется функциональной интеграцией Т- и В-лимфоцитарных популяций, экспрессия специфических мембранных маркеров которых позволяет количественно и качественно оценивать состояние иммунной системы. Маркеры Т-клеточного звена CD3⁺, CD4⁺ и CD8⁺ отражают общий пул Т-лимфоцитов, субпопуляции Т-хелперов и цитотоксических Т-клеток соответственно, участвуя в регуляции клеточного иммунного ответа и координации взаимодействия с другими компонентами иммунной системы. Мембранный белок CD20⁺, локализованный на зрелых В-лимфоцитах, играет ключевую роль в регуляции их активации, пролиферации и дифференцировки, а также обеспечивает эффективность формирования антительного ответа в В-клеточных зонах селезенки и лимфоузлов [Menees et al., 2021]. Изучение факторов, способных модулировать экспрессию CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺, является важной задачей как фундаментальной, так и прикладной иммунофармакологии. Среди исследуемых подходов особое внимание уделяется биологически активным веществам (БАВ) растительного происхождения. В частности, фенольные соединения, обладающие антиоксидантной (АОА) и противовоспалительной активностью, могут оказывать влияние на популяционный состав лимфоцитов и стимулировать продукцию антител [Middleton et al., 2000]. Также было показано, что на фоне иммуносупрессии сухие экстракты цикория и клевера способствовали восстановлению параметров врожденного (фагоцитарная активность перитонеальных макрофагов) и адаптивного иммунитета (реакции антителообразования, гемагглютинации и гиперчувствительности замедленного типа), активации антиоксидантных ферментов и снижению уровня продуктов перекисного окисления липидов [Сайбель и др., 2020, Синеговец др., 2025].

Цель исследования – определение количественного содержания фенольных соединений, антиоксидантной активности, острой токсичности сухих экстрактов клевера и цикория с оценкой их влияния на фенотип спленоцитов при иммуносупрессии, вызванной метотрексатом.

Объекты и методы исследования

Объектами исследования являлись сухие экстракты травы клевера лугового (СЭКТ) [Патент РФ №2803502] и травы цикория обыкновенного (СЭЦТ) [Патент РФ №2828665], полученные методом перколяции с использованием этилового спирта.

Определение количественного содержания фенольных соединений в СЭКТ в пересчете на рутин и в СЭЦТ в пересчете на цикориевую кислоту осуществляли методом дифференциальной УФ-спектрофотометрии на спектрофотометре УФ-1200 («Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd», Китай) [ГФ РФ XV]. Об АОА экстрактов судили по способности ингибировать аутоокисление адреналина *in vitro* и тем самым предотвращать образование активных форм кислорода. Измерение проводили на спектрофотометре УФ-1200 («Shanghai Mapada Instruments Co., Ltd», Китай) по отношению к раствору адреналина гидрохлорида с расчетом АОА в процентах. Величина более 10% свидетельствует о наличии АОА [Рябинина и др., 2011].

Определение острой пероральной токсичности проводили на 15 крысах-самках линии Wistar массой 180–220 г [ГОСТ 32644-2014; OECD Test No. 423:2001]. Животные получали перорально через желудочный зонд однократно водные растворы сухих экстрактов из расчета 5, 50, 300, 2000 мг/кг. При изучении острой пероральной токсичности клиническое наблюдение за каждым животным проводили после введения препарата ежедневно в течение последующих 14 дней. Фиксировали и отражали в первичной документации массу и выживаемость животных [ГОСТ 32644-2014; OECD Test No. 423:2001; Бибик и др., 2019].

Оценку влияние сухих экстрактов на иммунологические показатели проводили на беспородных мышках-самках массой 18–22 г. Экспериментальная апробация и протокол исследования одобрен Локальным Этическим Комитетом ФГБОУ ВО ОрГМУ Минздрава России (протокол № 342 от 20.09.2024). Иммуносупрессию вызывали препаратом «Метотрексат» («Эбеве-Фарма», Австрия, лекарственная форма – раствор для внутривенного и внутримышечного введения во флаконах) путем однократного внутривенного введения в дозе 10 мг/кг [Железнова, 2010]. Полученные сухие экстракты вводили животным в виде водного раствора. По результатам экспериментальных исследований зависимости «доза – эффект» с использованием доз от 50 до 400 мг/кг была установлена экспериментально-терапевтическая доза 50 мг/кг путем перорального введения 1 раз в сутки на протяжении 3 дней [Михайлова и др., 2023, 2024]. Для сравнения был выбран препарат «Иммунал» (на основе экстракта эхинацеи пурпурной, «Sandoz», Словения), который вводили животным перорально 1 раз в сутки в виде водного раствора в дозе 240 мг/кг в течение 3 дней. Выбор референтного препарата обоснован его клинически подтвержденной эффективностью, широким применением в медицинской практике и особенностями фармакологического действия, реализующегося за счет содержания фенольных соединений, как и в исследуемых экстрактах [Морозов, 2009, Сайбель и др., 2020]. В интактную группу были включены мыши того же возраста, массы и пола, которые получали воду очищенную в соответствующем объеме по аналогичной схеме. Экспериментальные животные были разделены в соответствии с получаемыми веществами на следующие группы: 1-интактная (ИИТ), 2-иммунал 240 мг/кг (ИММ), 3- СЭЦТ 50 мг/кг, 4- СЭКТ 50 мг/кг, 5-МТХ 10 мг/кг, 6-МТХ 10 мг/кг+ ИММ 240 мг/кг, 7-МТХ 10 мг/кг +СЭЦТ 50 мг/кг, 8-МТХ 10 мг/кг +СЭКТ 50 мг/кг.

Массу животных и селезенки определяли на лабораторных весах («Масса-К» ВК-3000, Россия), после гомогенизации селезенки в камере Горяева определяли общее количество спленоцитов в органе. Селезеночный индекс рассчитывали как отношение массы селезенки (мг) к массе животного (г), также определяли отношения количества спленоцитов к массе животного и числа спленоцитов к массе селезенки [Волчегорский и др., 2000].

Для определения влияния на иммунофенотипирование спленоцитов выделенные селезенки фиксировали в 10% нейтральном забуференном формалине в течение 24 ч. После проведения стандартной проводки и заливки в парафин были изготовлены срезы на ротационном микротоме «Leica» RM2125 RTS («Leica Biosystems Melbourne Pty Ltd», Австралия). Для оценки иммунного статуса животных были применены моноклональные антитела к антигенным маркерам CD3 (клон G4,18, «Elabscience» Китай), CD4 (клон ОХ-38, «Elabscience» Китай), CD8 (клон ОХ-8, «Elabscience» Китай) и поликлональное CD20 («Elabscience» Китай) в разведении 1:500. Процедура окрашивания проводилась согласно протоколу производителя с помощью системы окрашивания «BOND-MAX» («Leica Biosystems Melbourne Pty Ltd», Австралия). Система визуализации включала DAB с гематоксилином. Для отрицательного контроля первичные антитела были заменены фосфатно-солевым буфером. Окрашенные гистологические срезы оцифровывали с помощью цельнопредметного сканера слайдов «Aperio CS2» («Leica Biosystems Melbourne Pty Ltd», Австралия) с использованием объектива 20x. Количественный анализ оцифрованных изображений проводили с использованием программного обеспечения для цифровой патологии QuPath (версия 0.3.2). Вручную размечали регионы интереса для последовательного анализа: периартериоллярные лимфоидные муфты (ПАЛМ), В-клеточные фолликулы. Для каждого маркера запускали встроенный алгоритм «Positive Cell Detection». Параметры детекции калибровали вручную для каждого антитела с учетом специфики окрашивания (ядерное, цитоплазматическое, мембранное). Результаты автоматической детекции в обязательном порядке верифицировали визуально. Были экспортированы следующие количественные параметры: площадь фолликулов, площадь ПАЛМ, плотность положительных клеток (на мм²) для каждого маркера.

Статистическую обработку результатов проводили в соответствии с ГФ XV издания ОФС.1.1.0013 «Статистическая обработка результатов физических, физико-химических и химических испытаний». Нормальность распределения признака определяли с помощью W-теста Шапиро – Уилка. При нормальном распределении для оценки различий показателей использовали критерий Стьюдента, для ненормально распределенных параметров использовали тест Манна – Уитни с расчетом медианы и квартилей (Me [Q₁; Q₃]). Критический уровень значимости (p) при проверке статистических гипотез в исследовании принимался равным 0.05.

Результаты и их обсуждение

Исследование количественного содержания фенольных соединений и выраженности АОА изучаемых сухих экстрактов показало, что уровень фенольных соединений в сухом экстракте клевера лугового в пересчете на рутин составил 6.50±0.01%, выраженность АОА – 47.64±2.15%, в сухом экстракте цикория обыкновенного накопление фенольных соединений в пересчете на цикориевую кислоту составила 8.24±0.01%, а выраженность АОА – 62.67±1.85%, что свидетельствует о значительном проявлении антиоксидантных свойств исследуемых экстрактов [Рябинина и др., 2011].

О токсическом действии экстрактов судили по изменению массы животных и их выживаемости. За 14-дневный период наблюдения после перорального введения сухих экстрактов травы клевера лугового и травы цикория обыкновенного не было зафиксировано ни одного случая гибели мышей ни на одной из указанных дозировок, а также не отмечено статистически значимого изменения массы тела, в связи с чем полученные результаты позволяют констатировать, что сухие экстракты цикория обыкновенного и клевера лугового относятся к малотоксичным веществам, что соответствует 5 классу токсичности (LD50≥5000 мг/кг) [ГОСТ 32644-2014; OECD Test No. 423:2001], и могут применяться в дальнейших исследованиях.

Анализ полученных результатов влияния исследуемых сухих экстрактов на показатели массы мышей и количество спленоцитов установил, что по сравнению с интактной группой мышей сухие экстракты клевера и цикория, а также «Иммунал» в подавляющем большинстве результатов не изменяли массу мышей и селезенки, число спленоцитов, а также селезеночный индекс и отношение количества спленоцитов к массе животного и массе селезенки (табл. 1).

Таблица 1

Влияние сухих экстрактов на показатели массы мышей и количество спленоцитов при метотрексат-индуцированной иммуносупрессии (Me [Q₁; Q₃])

[Effect of dry extracts on mouse weight and splenocyte count in methotrexate-induced immunosuppression]

Группа	Масса мыши, г	Масса селезенки, мг	Число спленоцитов, x10 ⁶ /орган	Селезеночный индекс, мг/г	Число спленоцитов/масса тела, x10 ⁶ /г	Число спленоцитов/масса селезенки, x10 ⁶ /мг
ИНТ n=8	26 [26; 28]	135 [124; 141]	155 [150; 159]	4.75 [4.49; 5.21]	5.77 [5.17; 6.08]	1.12 [1.09; 1.17]
ИММ n=8	28 [27; 30]	132 [123; 138]	145 [131; 154]	4.62 [4.35; 5.09]	5.13 [4.82; 5.43]	1.11 [1.08; 1.13]
СЭЦГ n=8	28 [28; 29]	130 [122; 134]	163# [154; 172]	4.64 [4.32; 4.84]	5.76# [5.50; 6.19]	1.27# [1.19; 1.40]
СЭКГ n=8	25 [23; 34]	137 [135; 138]	146 [142; 151]	5.53 [4.08; 5.82]	5.91 [4.25; 6.31]	1.14 [1.12; 1.16]
МТХ n=8	24*# [23; 24]	111*# [98; 112]	112*# [107; 114]	4.53 [4.35; 4.64]	4.71* [4.58; 4.84]	1.03*# [1.02; 1.06]
МТХ+ИММ n=8	27▲ [26; 27]	128▲ [125; 131]	150▲ [145; 156]	4.83 [4.38; 5.28]	5.74▲ [5.42; 6.43]	1.19▲ [1.15; 1.23]
МТХ+СЭЦГ n=8	29▲ [26; 31]	135▲ [125; 138]	143▲ [140; 156]	4.68 [4.42; 4.90]	5.02 [4.75; 5.48]	1.04 [1.03; 1.25]
МТХ+СЭКГ n=8	27▲ [26; 28]	130▲ [119; 140]	151▲ [144; 171]	4.61 [4.25; 5.18]	5.71▲ [5.09; 6.73]	1.23▲ [1.16; 1.35]

Примечание: здесь и далее различия параметров статистически значимы при p ≤ 0.05: * – по сравнению с животными 1 группы; # – по сравнению с животными 2 группы; ▲ – по сравнению с животными 5 группы.

Результаты, полученные при введении животным МТХ, напротив, указывали на статистически значимое снижение массы мышей и селезенки, числа спленоцитов, совместно с отношением количества спленоцитов к массе животного и массе селезенки. В случае введения сухих экстрактов клевера, цикория, а также препарата сравнения на фоне влияния цитостатика, отмечалось статистически значимое изменение параметров, заключающееся в восстановлении до уровня интактных животных: массы мышей и

массы селезенки, числа спленоцитов, отношения количества спленоцитов к массе животного и массе селезенки, что говорит о наличии иммуотропных свойств, изучаемых фитосубстанций (табл. 1).

Исследование фенотипа спленоцитов установило, что в интактной группе животных показатели морфофункционального состояния селезенки соответствовали норме [Кузнецов и др., 2002]. Т-клеточная зона (ПАЛМ) имела сохраненную архитектуру и достаточную плотность CD3⁺ лимфоцитов. Также отмечалось сбалансированное распределение субпопуляций CD4⁺ и CD8⁺ клеток. В-клеточные зоны характеризовались хорошо выраженными фолликулами с четкой структурной организацией и высокой клеточностью (табл. 2). Эти данные послужили ориентиром для последующего анализа изменений под воздействием исследуемых препаратов.

Таблица 2

Влияние сухих экстрактов на фенотип спленоцитов мышей при метотрексат-индуцированной иммуносупрессии (Me [Q₁; Q₃])

[Effect of dry extracts on the phenotype of mouse splenocytes in methotrexate-induced immunosuppression]

Группа	CD3 ⁺ , ед./1мм ²	CD4 ⁺ , ед./1мм ²	CD8 ⁺ , ед./1мм ²	Площадь ПАЛМ, мкм ²	CD20 ⁺ , ед./1мм ²	Площадь фолликула, мкм ²
ИНТ n=8	4482 [4194; 4789]	3834 [3300; 4942]	3782 [3519; 4478]	128930 [97921; 135552]	160300 [15613; 16474]	80835 [75948; 83855]
ИММ n=8	4077 [3905; 4381]	3777 [3345; 4386]	4000 [3820; 4496]	100260 [92438; 101663]	16400 [15949; 16791]	71550 [67187; 82862]
СЭЦТ n=8	4355 [4025; 4682]	4029 [3901; 4428]	3512 [3265; 4049]	74067 [73332; 81404]	15959 [15508; 16373]	79756 [72012; 87526]
СЭКТ n=8	4589 [4435; 4697]	4162 [3954; 4397]	3329# [3107; 3478]	85044# [78117; 91852]	15732 [15396; 15828]	82655 [77359; 89324]
МТХ n=8	3218*# [2456; 3375]	2832*# [2548; 3291]	1962*# [1926; 2117]	50051# [45040; 54296]	13675*# [13408; 14009]	71901* [69385; 73847]
МТХ+ ИММ n=8	4403▲ [4312; 4558]	3806▲ [3572; 4050]	3833▲ [3714; 3900]	79199▲ [59526; 84101]	15346▲ [15254; 15668]	75017 [72215; 76698]
МТХ+ СЭЦТ n=8	4155▲ [3924; 4417]	3772▲ [3532; 3952]	3446▲# [3066; 3773]	66944▲ [65140; 69588]	15584▲ [15169; 15979]	75381 [74521; 76703]
МТХ+ СЭКТ n=8	4400▲ [4238; 4730]	4048▲ [3848; 4188]	3221▲# [3101; 3651]	75016▲ [72824; 76607]	15351▲ [15313; 15646]	74687 [73790; 76664]

В группах животных, получавших ИММ, СЭЦТ и СЭКТ показатели, характеризующие Т-зону (экспрессия CD3⁺, а также распределение субпопуляций CD4⁺ и CD8⁺ клеток), находились в пределах значений интактной группы, что указывает на отсутствие иммуносупрессивного эффекта данных экстрактов (рис. 1–3). Экспрессия CD20⁺ в В-клеточной зоне сохранялась на уровне интактной группы, площадь В-фолликулов также не демонстрировала выраженных отклонений, подтверждающая стабильность структурной организации селезенки (рис. 4). На рисунках 1–4 цифрами обозначены: 1 – центральная артериола, 2 – белая пульпа, 3 – красная пульпа, 4 – фолликул, 5 – ПАЛМ, 6 – CD-клетки.

В группе животных, получавших МТХ, наблюдалось статистически значимое снижение количества CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ клеток, а также экспрессии CD20⁺ и площади фолликулов, что свидетельствует об иммуносупрессивном действии данного препарата. В группе животных, получавших «Иммунал» на фоне МТХ, показатели количества CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺, CD20⁺ оказались статистически значимо выше, чем у животных, получавших МТХ, что свидетельствует об иммунокорректирующем действии препарата. У животных, получавших СЭЦТ на фоне МТХ, отмечалось заметное улучшение иммунологических показателей по сравнению с группой МТХ, что выражалось в увеличении количества CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺, а также площади ПАЛМ. Введение СЭКТ в условиях метотрексат-индуцированной иммуносупрессии также сопровождалось положительной динамикой большинства показателей: количество клеток CD3⁺, CD4⁺ и CD8⁺, CD20⁺, площадь ПАЛМ по сравнению с МТХ, при этом значения приближались к уровню интактных животных (табл. 2).

Необходимо отметить, что МТХ оказывал выраженное угнетающее действие на экспрессию CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺, что согласуется с литературными данными о его способности индуцировать супрессию иммунного ответа за счет нарушения пролиферации и дифференцировки лимфоцитов [Saeed et al., 2024].

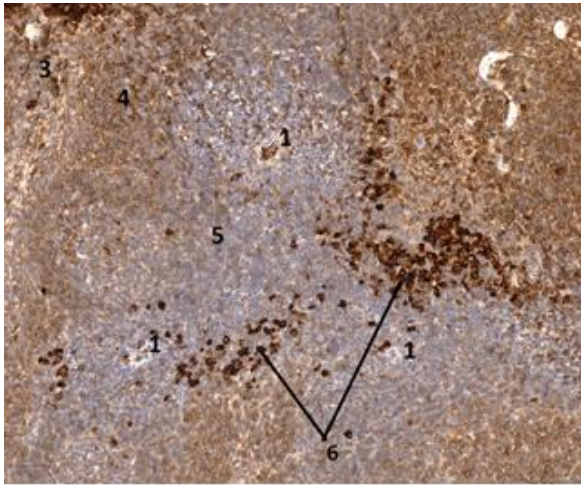


Рис. 1. Селезенка мыши, группа ИММ. ИГХ окрашивание на маркер CD3.
Масштабная линейка: 100 мкм
[Mouse spleen, IMM group. IHC staining for the CD3 marker. Scale bar, 100 μ m]

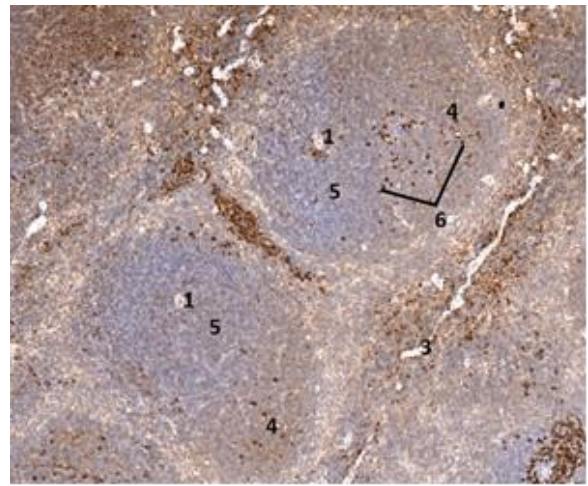


Рис. 2. Селезенка мыши, группа СЭКТ. ИГХ окрашивание на маркер CD8.
Масштабная линейка: 100 мкм
[Mouse spleen, SECT group. IHC staining for the CD8 marker. Scale bar: 100 μ m]

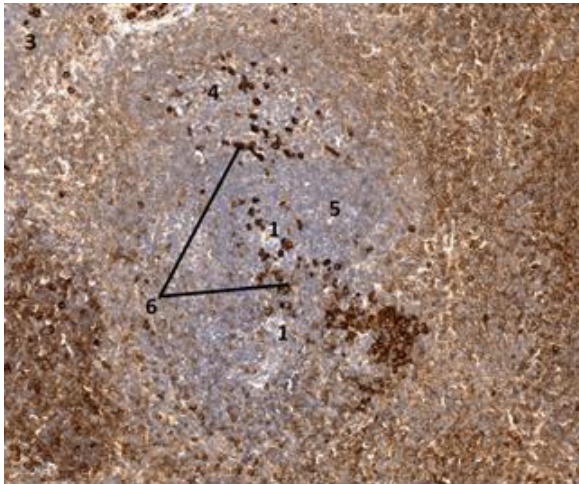


Рис. 3. Селезенка мыши, группа СЭКТ. ИГХ окрашивание на маркер CD4.
Масштабная линейка: 100 мкм
[Mouse spleen, SECT group. IHC staining for the CD4 marker. Scale bar, 100 μ m]

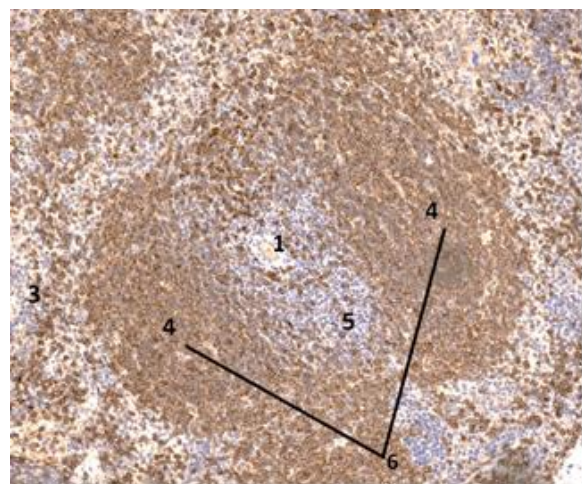


Рис. 4. Селезенка мыши, группа ИММ. ИГХ окрашивание на маркер CD20.
Масштабная линейка: 100 мкм
[Mouse spleen, IMM group. IHC staining for the CD20 marker. Scale bar, 100 μ m]

Полученные результаты свидетельствовали о снижении количества клеток в Т- и В-зависимых зонах селезенки и уменьшении их морфометрических характеристик, что отражает структурно-функциональные изменения в иммунной системе при цитостатической терапии. В то же время введение сухих экстрактов клевера и цикория также, как и «Иммунала», способствовало нормализации исследуемых показателей, что может быть объяснено наличием в их составе фенольных соединений, обладающих антиоксидантными и иммуномодулирующими свойствами [Ferreira et al., 2024]. Выраженность антиоксидантных свойств исследуемых экстрактов, вероятно, объясняется высоким содержанием фенольных соединений, механизм действия которых основан на способности предотвращать повреждающее действие свободных радикалов путем нейтрализации активных форм кислорода и обрыва цепных свободно-радикальных реакций, тем самым снижая уровень оксидативного стресса и повреждения иммунных клеток [Ноорег et al., 2008].

Полученные данные показывают, что растительные экстракты при совместном введении с МТХ способствуют нормализации иммунологических параметров, что свидетельствует об их иммунокорректирующем действии. Наблюдаемое восстановление численности Т- и В-лимфоцитов согласуется с современными представлениями о механизмах действия фенольных соединений, которые способны оказывать

антиоксидантное и противовоспалительное воздействие, регулируя баланс цитокинов и снижая уровень оксидативного стресса [Pavlasova, Mraz, 2020].

Фенольные соединения, содержащиеся в исследуемых экстрактах, оказывают прямое влияние на внутриклеточные сигнальные пути, такие как NF- κ B и MAPK, что способствует активации Т-хелперов и цитотоксических Т-клеток, а также поддерживает функциональную активность В-лимфоцитов [Yahfoufi et al., 2018]. Кроме того, показано, что полифенолы способны усиливать антигенпрезентирующую функцию дендритных клеток, что косвенно приводит к увеличению экспрессии CD3⁺ и CD4⁺ клеток, а также стимулирует продукцию антител за счет активации CD20⁺ В-лимфоцитов [Wang et al., 2022].

Таким образом, сопоставление полученных результатов с данными литературы указывает на то, что фитопрепараты, богатые фенольными соединениями, способны нивелировать последствия цитостатически индуцированной иммуносупрессии, что позволяет рассматривать сухие экстракты клевера и цикория как перспективные кандидаты для дальнейших доклинических и клинических исследований в целях разработки средств вспомогательной терапии при иммуносупрессивных состояниях.

Заключение

Современные исследования подтверждают значимость цитостатически индуцированной иммуносупрессии как одной из ключевых проблем клинической фармакологии, ограничивающей терапевтический потенциал использования метотрексата. Известно, что фенольные соединения растительного происхождения рассматриваются как перспективные иммуномодуляторы, обладающие антиоксидантными, противовоспалительными и иммунотропными свойствами. Тем не менее, остаётся нерешенным вопрос их влияния на состав лимфоцитов селезенки, в частности на субпопуляции клеток CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺ в условиях лекарственно индуцированной супрессии.

Результаты проведенного исследования показали, что сухие экстракты травы клевера и цикория, обладающие высоким содержанием фенольных соединений и антиоксидантной активностью, при введении на фоне метотрексата способствуют восстановлению массы животных и селезенки, количества спленоцитов, количества клеток Т- и В-зон селезенки, нормализации площади лимфоидных фолликулов и ПАЛМ, а также повышению плотности CD3⁺, CD4⁺, CD8⁺ и CD20⁺ клеток до уровня интактных животных и группы сравнения, получавших «Иммунал». Полученные данные свидетельствуют о наличии иммунокорректирующего потенциала у исследуемых экстрактов, проявляющемся в коррекции нарушений исследуемых показателей иммунитета. Такой эффект может быть обусловлен комплексным действием фенольных соединений, которые участвуют в регуляции пролиферации и дифференцировки лимфоцитов, а также в восстановлении баланса между субпопуляциями иммунных клеток.

Научная значимость результатов заключается в расширении представлений о механизмах иммунотропного действия фенольных соединений, а практическая – в возможности использования сухих экстрактов клевера лугового и цикория обыкновенного в качестве потенциальных адьювантных средств для коррекции иммунодефицитных состояний, возникающих на фоне цитостатической терапии.

Список источников

1. Бибик И.В. и др. Определение острой пероральной токсичности отдельных производных тетрагидропиридонов и гексагидрохинолинов, производных α -цианотиоацетамида // Человек и его здоровье. 2019. № 4. С. 96–103. DOI: 10.21626/vestnik/2019-4/12. EDN: ZORXZM.
2. Волчегорский И.А. и др. Экспериментальное моделирование и лабораторная оценка адаптивных реакций организма. Челябинск: Изд-во ЧГПУ, 2000. 167 с. EDN: MLPRZJ.
3. ГОСТ 32644-2014. Методы испытания по воздействию химической продукции на организм человека. Острая пероральная токсичность – метод определения класса острой токсичности. М.: Стандартинформ, 2014. 15 с. URL: <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293767/4293767037.pdf> (дата обращения: 10.10.2025).
4. ГФ РФ XV – Государственная фармакопея Российской Федерации XV изд. Федеральная электронная медицинская библиотека, 2024. URL: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/> (дата обращения: 10.10.2025).
5. Железнова А.Д. Экспериментальное обоснование применения милиацина для коррекции иммуносупрессии, индуцированной метотрексатом: автореф. дис. ... канд. мед. наук. Пермь, 2010. 22 с. URL: <https://www.dissercat.com/content/eksperimentalnoe-obosnovanie-primeneniya-miliatsina-dlya-korreksii-immunosupressiiindutsiro> (дата обращения: 10.10.2025). EDN: UNINYL.
6. Михайлова И.В. и др. Оценка иммунорегуляторных свойств сухого экстракта травы *Cichorium intybus* L. в системах *in vitro* и *in vivo* // Цитокины и воспаление. 2023 Т. 20, № 1 С. 25–31. DOI: 10.17816/CJ2023231-4. EDN: HXJSZM. URL: <https://cijournal.ru/1684-7849/article/view/623749> (дата обращения: 21.12.2025).

7. Михайлова И.В. и др. Оценка иммуномодулирующего действия сухого экстракта травы *Trifolium pratense* L. // Вестник Биомедицина и Социология. 2024. Т. 9, № 2 С. 44–51. DOI: 10.26787/nydha-2618-8783-2024-9-2-44-51. EDN: ONVPRG.
8. Морозов С.Ю. О применении препарата «Иммунал» в терапевтической практике // Русский медицинский журнал. 2009. № 14. С. 928–930. EDN: PCEJUI.
9. Патент № 2828665 Российская Федерация, МПК А61К 36/48 А61Р 37/02 А61Р 39/06 В01Д 11/02. Способ получения средства, обладающего антиоксидантной и иммуномодулирующей активностью, на основе травы *Trifolium pratense* L.: № 2023131553 : заявл. 28.11.2023 : опубл. 15.10.2024 / Михайлова И.В., Иванова Е.В., Синеговец А.А., Смолягин А.И., Кузьмичева Н.А.; заявитель ФГБОУ ВО «ОрГМУ» Минздрава РФ. 9 с.: ил. EDN: WXOJFJ.
10. Патент № 2803502 Российская Федерация, МПК А61К 36/28, А61Р 37/02, А61Р 39/06, В01Д 11/02. Способ получения средства, обладающего антиоксидантной и иммуномодулирующей активностью. № 2022131332; заявл. 29.11.2022 : опубл. 14.09.2023 / Михайлова И.В., Иванова Е.В., Смолягин А.И., Бондаренко А.А., Синеговец А.А., Кузьмичева Н.А., Филиппова Ю.В., Воронкова И.П., Винокурова Н.В.; заявитель ФГБОУ ВО «ОрГМУ» Минздрава РФ. 10 с. : ил. EDN: JUCAXW.
11. Рябинина Е.И. и др. Новый подход к оценке антиоксидантной активности растительного сырья при изучении процесса автоокисления адреналина // Химия растительного сырья. 2011. № 3. С. 117–121. EDN: OHSUOV.
12. Сайбель О.Л. и др. Фенольные соединения и фармакологический скрининг экстракта травы цикория обыкновенного // Разработка и регистрация лекарственных средств. 2021. Т. 10, № 4. С. 36–45. DOI: 10.33380/2305-2066-2021-10-4-36-45. EDN: VQONFS.
13. Синеговец А.А. и др. Исследование иммуностропных свойств сухих экстрактов клевера и цикория на фоне иммуносупрессии // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 3. С. 313–321. DOI: 10.17072/1994-9952-2025-3-313-321. EDN: QIIGXJ.
14. Cronstein B.N. Low-dose methotrexate: a mainstay in the treatment of rheumatoid arthritis // *Pharmacological Reviews*. 2005. Vol. 57, № 2. P. 163–172. DOI: 10.1124/pr.57.2.3.
15. Ferreira C. et al. Polyphenols: immunonutrients tipping the balance of immunometabolism in chronic diseases // *Frontiers in Immunology*. 2024. Vol. 15. Art. 1360065. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/10.3389/fimmu.2024.1360065> (дата обращения 10.10.2025). DOI: 10.3389/fimmu.2024.1360065. EDN: RACGDH.
16. Hooper L. et al. Flavonoids, flavonoid-rich foods, and cardiovascular risk: a meta-analysis of randomized controlled trials // *Am. J. Clin. Nutr.* 2008. Vol. 88. P. 38–50. URL: <https://www.sci-hub.ru/10.1093/ajcn/88.1.38> (дата обращения: 10.10.2025).
17. Menees K.B. et al. Sex- and age-dependent alterations of splenic immune cell profile and NK cell phenotypes and function in C57BL/6J mice // *Immun Ageing*. 2021. Vol. 18, № 1. Art. 3. DOI: 10.1186/S12979-021-00214-3. EDN: UBSFCN.
18. Middleton E., Kandaswami C., Theoharides T.C. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: implications for inflammation, heart disease, and cancer // *Pharmacological Reviews*. 2000. Vol. 52, № 4. P. 673–751.
19. OECD Test No. 423:2001. Methods of testing the effects of chemical products on the human body. Acute oral toxicity — method for determining the class of acute toxicity / Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). Paris: OECD Publ., 2002. 14 p. URL: <https://www.oecd.org/chemicalsafety/testing/423-acute-oral-toxicity-acute-toxic-class-method.pdf> (дата обращения: 10.10.2025).
20. Pavlasova G., Mraz M. The regulation and function of CD20: an «enigma» of B-cell biology and targeted therapy // *Haematologica*. 2020. Vol. 105, № 6. P. 1494–1506. DOI: 10.3324/haematol.2019.243543. EDN: FTMEUR.
21. Saeed M. et al. Polyphenols as immunomodulators and epigenetic modulators in health and disease // *Nutrients*. 2024. Vol. 16(23). Art. 4143. DOI: 10.3390/nu16234143. EDN: AAQZON.
22. Wang Q. et al. Tumor immunomodulatory effects of polyphenols // *Frontiers in Immunology*. 2022. Vol. 13. Art. 1041138. URL: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/> (дата обращения: 10.10.2025). DOI: 10.3389/fimmu.2022.1041138. EDN: JIIBJZ.
23. Yahfoufi N. et al. The immunomodulatory and anti-inflammatory role of polyphenols // *Nutrients*. 2018. Vol. 10, № 11. Art. 1618. URL: <https://www.mdpi.com/2072-6643/10/11/1618> (дата обращения: 10.10.2025).

References

1. Bibik I.V., Korokin M.V., Krivokolysko S.G., Bibik E.Y., Frolov K.A., Dotsenko V.V. [Determination of acute oral toxicity of individual derivatives of tetrahydropyridones and hexahydroquinolines, derivatives of α -cyanothioacetamide]. *Čelovek i ego zdorov'e*. No. 4 (2019): pp. 96–103. (In Russ.). DOI: 10.21626/vestnik/2019-4/12. EDN: ZORXZM.

2. Volchegorskiy I.A., Dolgushin I.I., Kolesnikov O.L., Tseylikman V.E. *Èksperimental'noe modelirovanie i laboratornaja ocenka adaptivnykh reakcij organizma* [Experimental modeling and laboratory evaluation of adaptive reactions of the organism]. Chelyabinsk, ChGPU Publ., 2000. 167 p. (In Russ.). EDN: MLPRZJ.
3. GOST 32644-2014. *Metody ispytaniya po vozdejstvu chimičeskoj produkcii na organizm čeloveka. Ostraja peroral'naja toksičnost' - metod opredelenija klassa ostroj toksičnosti* [GOST 32644-2014. Methods for testing the effects of chemical products on the human body. Acute oral toxicity - method for determining the class of acute toxicity]. Moscow, Standartinform Publ., 2014. 15 p. (In Russ.). Available at: <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293767/4293767037.pdf> (accessed 10.10.2025).
4. *GF RF XV - Gosudarstvennaja farmakopeja Rossijskoj Federacii XV izd.* [State Pharmacopoeia of the Russian Federation, XV edition]. Federal Electronic Medical Library, 2024. (In Russ.). Available at: <https://pharmacopoeia.regmed.ru/pharmacopoeia/izdanie-15/> (accessed 10.10.2025).
5. Zheleznova A.D. *Èksperimental'noe obosnovanie primeneniya miliacina dlja korekcii immunosupressii, inducirovannoj metotreksatom. Avtoref. dis. kand. med. nauk* [Experimental substantiation of the use of miliacin for the correction of methotrexate-induced immunosuppression. Avtoref. Kand. dis.]. Perm, 2010. 22 p. (In Russ.). Available at: <https://www.dissercat.com/content/eksperimentalnoe-obosnovanie-primeneniya-miliatsina-dlya-korrekcii-immunosupressii-indutsiro> (accessed 10.10.2025).
6. Mikhaylova I.V., Ivanova E.V., Smolyagin A.I., Bondarenko A.I., Sinegovets A.A., Bondarenko T.A., Bekpergenova A.V. [Evaluation of immunoregulatory properties of dry extract of Cichorium intybus L. herb in vitro and in vivo systems]. *Citokiny i vospalenie*. V. 20, No. 1 (2023): pp. 25-31. (In Russ.). DOI: 10.17816/CI2023231-4. EDN: HXJSZM. Available at: <https://cijournal.ru/1684-7849/article/view/623749> (accessed 21.12.2025).
7. Mikhaylova I.V., Sinegovets A.A., Smolyagin A.I., Kuzmicheva N.A., Pavlenko M.A. [Evaluation of immunomodulatory effect of dry extract of Trifolium pratense L. herb]. *Vestnik Biomedicina i Sociologija*. V. 9, No. 2 (2024): pp. 44-51. (In Russ.). DOI: 10.26787/nydha-2618-8783-2024-9-2-44-51. EDN: ONVPRG.
8. Morozov S.Yu. [On the Use of "Immunal" in Therapeutic Practice]. *Russkij medicinskij žurnal*. No. 14 (2009): pp. 928-930. (In Russ.). EDN: PCEJUI.
9. *Patent RU № 2828665. Sposob polučeniya sredstva, obladajuščego antioksidantnoj i immunomodulirujuščej aktivnost'ju, na osnove travy Trifolium pratense L.* [Method for obtaining a remedy with antioxidant and immunomodulatory activity based on Trifolium pratense L. herb]. No. 2023131553; appl. 28.11.2023; publ. 15.10.2024 / Mikhaylova I.V., Ivanova E.V., Sinegovets A.A., Smolyagin A.I., Kuzmicheva N.A.; applicant FSBEI HE "OrSMU" Ministry of Health of the Russian Federation. 9 p.: ill. (In Russ.). EDN: WXOJFJ.
10. *Patent RU № 2803502. Sposob polučeniya sredstva, obladajuščego antioksidantnoj i immunomodulirujuščej aktivnost'ju* [Method for obtaining a remedy with antioxidant and immunomodulatory activity]. No. 2022131332; appl. 29.11.2022; publ. 14.09.2023 / Mikhaylova I.V., Ivanova E.V., Smolyagin A.I., Bondarenko A.A., Sinegovets A.A., Kuzmicheva N.A., Filippova Yu.V., Voronkova I.P., Vinokurova N.V.; applicant FSBEI HE "OrSMU" Ministry of Health of the Russian Federation. 10 p.: ill. (In Russ.). EDN: JUCAXW.
11. Ryabinina E.I., Zotova E.E., Vetrova E.N., Ponomareva N.A., Ilyushina T.N. [A new approach to assessing the antioxidant activity of plant raw materials in the study of adrenaline autooxidation]. *Chimija rastitel'nogo syr'ja*. No. 3 (2011): pp.117-121. (In Russ.). EDN: OHSUOV.
12. Saybel' O.L., Radimich A.I., Dargaeva T.D., Lupanova I.A., Ferubko E.V., Kurmanova E.N., Martynchik I.A. [Phenolic compounds and pharmacological screening of the extract of Cichorium intybus L. herb]. *Razrabotka i registracija lekarstvennykh sredstv*. V. 10, No. 4 (2021): pp. 36-45. (In Russ.). DOI: 10.33380/2305-2066-2021-10-4-36-45. EDN: VQONFS.
13. Sinegovets A.A., Mikhailova I.V., Smolyagin A.I., Filippova Yu.V., Kuzmicheva N.A. [Study of immunotropic properties of dry extracts of clover and chicory against the background of immunosuppression]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 3 (2025): pp. 313-321. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2025-3-313-321. EDN: QIIGXJ.
14. Cronstein B.N. Low-dose methotrexate: a mainstay in the treatment of rheumatoid arthritis. *Pharmacological Reviews*. V. 57, No. 2 (2005): pp. 163-172. DOI: 10.1124/pr.57.2.3.
15. Ferreira C., Vieira P., Sa H., Malva J., Castelo-Branco M., Reis F., Viana S. Polyphenols: immunonutrients tipping the balance of immunometabolism in chronic diseases. *Frontiers in Immunology*. V. 15 (2024). Art. 1360065. Available at: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles/10.3389/fimmu.2024.1360065> (accessed 10.10.2025).
16. Hooper L., Kroon P.A., Rimm E.B., Cohn J.S., Harvey I., Le Cornu K.A. et al. Flavonoids, flavonoid-rich foods, and cardiovascular risk: a meta-analysis of randomized controlled trials. *Am. J. Clin. Nutr.* V. 88 (2008): pp. 38-50. Available at: <https://www.sci-hub.ru/10.1093/ajcn/88.1.38> (accessed 10.10.2025).
17. Menees K.B. et al. Sex- and age-dependent alterations of splenic immune cell profile and NK cell phenotypes and function in C57BL/6J mice. *Immun Ageing*. V. 18, No. 1. (2021). Art. 3. DOI: 10.1186/S12979-021-00214-3. EDN: UBSFCN.

18. Middleton E., Kandaswami C., Theoharides T.C. The effects of plant flavonoids on mammalian cells: implications for inflammation, heart disease, and cancer. *Pharmacological Reviews*. V. 52, No. 4 (2000): pp. 673-751.

19. OECD Test No. 423:2001. Methods of testing the effects of chemical products on the human body. Acute oral toxicity — method for determining the class of acute toxicity / Organisation for Economic Co-operation and Development (OECD). Paris: OECD Publishing, 2002. 14 p. URL: <https://www.oecd.org/chemicalsafety/testing/423-acute-oral-toxicity-acute-toxic-class-method.pdf> (дата обращения: 10.10.2025).

20. Pavlasova G., Mraz M. The regulation and function of CD20: an «enigma» of B-cell biology and targeted therapy. *Haematologica*. 2020. V. 105, No. 6 (2020): pp. 1494-1506. DOI: 10.3324/haematol.2019.243543. EDN: FTMEUR.

21. Saeed M., Naveed M., Arif M., Kamboh A.A. Polyphenols as immunomodulators and epigenetic modulators in health and disease. *Nutrients*. V. 16(23) (2024). Art. 4143. DOI: 10.3390/nu16234143. EDN: AAQZON.

22. Wang Q., Yang B., Wang N., Gu J. Tumor immunomodulatory effects of polyphenols. *Frontiers in Immunology*. V. 13 (2022). Art. 1041138. Available at: <https://www.frontiersin.org/journals/immunology/articles> (accessed 10.10.2025). DOI: 10.3389/fimmu.2022.1041138. EDN: JIIBJZ.

23. Yahfoufi N., Alsadi N., Jambi M., Matar C. The immunomodulatory and anti-inflammatory role of polyphenols. *Nutrients*. V. 10, No. 11 (2018). Art. 1618. Available at: <https://www.mdpi.com/2072-6643/10/11/1618> (accessed 10.10.2025).

Статья поступила в редакцию 27.10.2025; одобрена после рецензирования 16.01.2026; принята к публикации 03.03.2026.

The article was submitted 27.10.2025; approved after reviewing 16.01.2026; accepted for publication 03.03.2026.

Информация об авторах

Ангелина Анатольевна Синеговец – a.a.sinegovets@yandex.ru, ассистент кафедры фармацевтической химии;
Ирина Валерьевна Михайлова – michaylova74@yandex.ru, д-р биол. наук, доцент, зав. кафедрой фармацевтической химии;
Александр Иванович Смолягин – a.i.smolyagin@mail.ru, д-р мед. наук, профессор, профессор кафедры клинической лабораторной и функциональной диагностики;
Анастасия Анатольевна Черникова – ishtokkina@gmail.com, аспирант кафедры патологической анатомии;
Наталья Викторовна Винокурова – nschustova@mail.ru, канд. биол. наук, доцент кафедры фармацевтической химии.

Information about the authors

Angelina A. Sinegovets – a.a.sinegovets@yandex.ru, Assistant of the Department of Pharmaceutical Chemistry;
Irina V. Mikhailova – michaylova74@yandex.ru, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Head of the Department of Pharmaceutical Chemistry;
Alexandr I. Smolyagin – a.i.smolyagin@mail.ru, Doctor of Medical Sciences, Professor, Professor of the Department of Clinical Laboratory and Functional Diagnostics;
Anastasia A. Chernikova – ishtokkina@gmail.com, Postgraduate student of the Department of Pathological Anatomy;
Natalia V. Vinokurova – nschustova@mail.ru, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Department of Pharmaceutical Chemistry.

Вклад авторов:

Синеговец А. А. – развитие методологии; получение и обработка результатов, написание исходного текста.
Михайлова И. В. – научное руководство; концепция исследования.
Смолягин А. И. – итоговые выводы.
Черникова А. А. – доработка текста.
Винокурова Н. В. – статистическая обработка материала.

Contribution of the authors:

Sinegovets A. A. – development of methodology; writing the original text.
Mikhailova I. V. – research supervision; research concept.
Smolyagin A. I. – final conclusions.
Chernikova A. A. – text revision.
Vinokurova N. V. – statistical processing of the material.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interests.

**Вестник Пермского университета.
Серия БИОЛОГИЯ =
2026. Том 17, выпуск 1**

**Bulletin of Perm University.
BIOLOGY
2026. Vol. 17, issue 1**

Научное издание

Редактор *А. С. Беляева*

Корректор *Е. Г. Ефимик*

Компьютерная верстка: *С. А. Овеснов*

Подписано в печать 03.03.2026. Выход в свет 06.04.2026.
Формат 60×84/8. Усл. печ. л. 13,02. Тираж 500 экз. Заказ 40
Распространяется бесплатно и по подписке.

Издательский центр Пермского государственного
национального исследовательского университета
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии
Пермского государственного национального исследовательского университета
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства «Урал-Пресс»
<https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>
Подписной индекс 41000