Научный журнал

Scientific journal

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА. СЕРИЯ БИОЛОГИЯ

BULLETIN OF PERM UNIVERSITY. BIOLOGY

Основан в 1994 г.
Выходит 4 раза в год
ISSN 1994-9952

Founded in 1994
Published 4 times a year

2026
Том 17, выпуск 3

2026
Volume 17, issue 3

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

Founder and Publisher:
Perm State University

Журнал «Вестник Пермского университета. Серия Биология» является рецензируемым научным изданием и предназначен для публикаций результатов оригинальных фундаментальных и прикладных исследований в виде научных статей, докладов, информационных сообщений, библиографических обзоров и рецензий. Журнал принимает к публикации как теоретические обзоры, так и статьи, содержащие результаты конкретных исследований по ботанике, микробиологии, зоологии, генетике, экологии, почвоведению, микологии, иммунологии, клинической лабораторной диагностике, а также рецензии на публикации и персоналии.

Journal “Bulletin of Perm University. Biology" is a peer-reviewed scientific publication and is intended for publishing the results of original fundamental and applied research in the form of scientific articles, reports, information messages, bibliographic reviews and reviews. The journal accepts for publication both theoretical reviews and articles containing the results of specific studies in botany, microbiology, zoology, genetics, ecology, soil science, mycology, immunology, clinical laboratory diagnostics.

Журнал включен в Перечень ведущих рецензируемых научных журналов и изданий, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученой степени доктора и кандидата наук (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).

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

Распространяется бесплатно и по подписке. Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте «Урал-пресс» https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/. Подписной индекс 41000

© ПГНИУ, 2026

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

Артамонова Валентина Сергеевна, д.б.н., Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия
Баранов Олег Юрьевич, д.б.н., Институт леса НАН Беларуси, г. Гомель, Беларусь
Баранова Ольга Германовна, д.б.н., Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург, Россия
Винарский Максим Викторович, д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
Долгих Олег Владимирович, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
Заморина Светлана Анатольевна, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Зиновьев Евгений Витальевич, д.м.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
Календарь Руслан Николаевич, к.б.н., "National Laboratory Astana", Назарбаев Университет, г. Нур-Султан, Казахстан
Коркотян Эдуард, к.б.н., Научно-исследовательский институт им. Вейцмана, г. Реховот, Израиль
Литвиненко Александр Иванович, д.б.н., Государственный аграрный университет Северного Зауралья, г. Тюмень, Россия
Михеев Павел Борисович, PhD, доцент, Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Плотникова Елена Генриховна, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН; Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Политов Дмитрий Владиславович, д.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия
Пузанов Александр Васильевич, д.б.н. Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия
Раев Михаил Борисович, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН; Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Рахимова Елена Владимировна, д.б.н., Институт ботаники и фитоинтродукции Комитета лесного хозяйства и животного мира, г. Алматы, Казахстан
Черешнев Валерий Александрович, д.м.н., академик РАН, Институт иммунологии и физиологии УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
Ширяев Антон Григорьевич, д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Куюкина Мария Станиславовна, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия ***(главный редактор)***
Овеснов Сергей Александрович, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия ***(заместитель главного редактора)***
Еремченко Ольга Зиновьевна, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия ***(заместитель главного редактора)***
Ефимик Елена Герасимовна, к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия ***(секретарь редколлегии)***
Боронникова Светлана Витальевна, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Власов Дмитрий Юрьевич, д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
Гейн Сергей Владимирович, д.м.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН; Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Елькин Андрей Анатольевич, к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Есюнин Сергей Леонидович, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Зайцева Нина Владимировна, д.м.н., академик РАН, Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
Ившина Ирина Борисовна, д.б.н., академик РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН; Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Ишбирдин Айрат Римович, д.б.н., профессор, Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия
Устинова Ольга Юрьевна, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия

Адрес учредителя и издателя:
614068, Пермский край, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Адрес редакционной коллегии:
614068, Пермский край, г. Пермь, ул. Букирева, 15,
биологический факультет
Тел. +7(342)239-62-33
E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru
Сайт: https://press.psu.ru/index.php/bio/

Редактор*: А. С. Беляева*
Компьютерная вёрстка: *С. А. Овеснов*

Отпечатано в типографии ПГНИУ.
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15.
Тел. (342) 239-65-47
E-mail: tipograf@psu.ru
Подписано в печать 30.10.2026. Выход в свет 05.11.2026
Формат 60×84/8. Усл. печ. л. 12,1. Тираж 500 экз. Заказ 117

EDITORIAL COUNCIL

Valentina S. Artamonova, Dr. Biol. Sc., Institute of Soil Science and Agrochemistry of the SB RAS, Novosibirsk, Russia

Oleg Yu. Baranov, Dr. Biol. Sc., Institute of Forest of the NAS of Belarus, Gomel, Belarus

Olga G. Baranova, Dr. Biol. Sc., Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia

Maxim V. Vinarski, Dr. Biol. Sc., St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Oleg V. Dolgikh, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia

Svetlana A. Zamorina, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia

Evgeniy V. Zinoviev, Dr. Med. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Ruslan A. Kalendar, Cand. Biol. Sc. "National Laboratory Astana", Nazarbaev University, Nur-Sultan, Kazakhstan

Eduard A. Korkotyan, Cand. Biol. Sc. Weizmann Institute of Science, Rehovot, Izrael

Alexandr I. Litvinenko, Dr. Biol. Sc., State agrarian University of Northern TRANS-Urals, Tyumen, Russia

Pavel B. Mikheev, PhD, Perm State University, Perm, Russia

Elena G. Plotnikova, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS; Perm State University, Perm, Russia

Dmitry V. Politov, Dr. Biol. Sc., Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, Russia

Alexandr V. Puzanov, Dr. Biol. Sc., Institute for Water and Environmental Problems of the SB RAS, Barnaul, Russia

Michail B. Raev, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS; Perm State University, Perm, Russia

Elena V. Rachimova, Dr. Biol. Sc., Institute of Botany and Phytointroduction of the Committee for Forestry and Wildlife, Almaty, Kazakhstan

Valery A. Chereshnev, Dr. Med. Sc,, Full Member of the RAS, Institute of Immunology and Physiology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Anton G. Shiryaev, Dr. Biol. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Ekaterinburg, Russia

EDITORIAL BOARD

Maria S. Kuyukina, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia ***(Editor-in-Chief)***

Sergey A. Ovesnov Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia ***(Deputy Editor-in-Chief)***

Olga Z. Eremchenko, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia ***(Deputy Editor-in-Chief)***

Elena G. Efimik, Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia ***(secretary of the editorial board)***

Svetlana V. Boronnikova, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia

Dmitry Yu. Vlasov, Dr. Biol. Sc., St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Sergey V. Gein, Dr. Med. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS; Perm State University, Perm, Russia

Andrey A. Elkin, Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia

Sergey L. Esyunin, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia

Nina V. Zaitseva, Dr. Med. Sc., Full Member of the RAS, Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia

Irina B. Ivshina, Dr. Biol. Sc., Full Member of the RAS, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS; Perm State University, Perm, Russia

Airat R. Ishbirdin, Dr. Biol. Sc., Bashkir State University, Ufa, Russia

Olga Yu. Ustinova, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia

Address of the Founder and Publisher:
15, B ukireva st., Perm, 614068, Russia

Address of the Editorial Office:
15, Bukireva st., Perm, 614068, Russia
Perm State University, Faculty of Biology
Phone +7(342)239-62-33
E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru
Website: https://press.psu.ru/index.php/bio/

Editor: *A.S. Beljaeva*
Computer layout: *Sergey A. Ovesnov*

Print House PSU: 15, Bukireva st., Perm, 614068, Russia
Phone: (342) 239-65-47
E-mail: tipograf@psu.ru
Signed in print 30.10.2026. The publication 05.11.2026.
Printed Format: 60×84/8. Conventional Printed Sheet: 12,1.
Circulation: 500 copies. Order 117.

ВЕСТНИК ПЕРМСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

2026 БИОЛОГИЯ Том 17, выпуск 3

Содержание

Ботаника

Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Мониторинг состояния ценопопуляций *Cefhalanthera rubra* (L.) Rich. в заповедниках горно-лесной зоны Республики Башкортостан 242

Гусев А. В. Ретроспективный анализ коллекции представителей рода *Paeonia* L. в коллекционном фонде Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН 255

Мифтахова С. А. Антэкологические особенности *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. при интродукции на Севере 263

Свириденко Б. Ф. Морфологическая изменчивость и эколого-биологические особенности *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) на Западно-Сибирской равнине и Казахском мелкосопочнике 272

Эчишвили Э. Э., Портнягина Н. В., Пунегов В. В. Биоморфологические особенности растений и биохимическая оценка лекарственного сырья *Hypericum maculatum* Crantz в условиях культуры в среднетаежной подзоне Республики Коми 283

Зоология

Власов С. В., Тиунов А. В. Первая находка *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) на Урале 293

Ефимик В. Е. Современное распространение лугового клеща *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Пермском крае 299

Микробиология

Баяндина Е. А., Куюкина М. С., Ившина И. Б. Топография поверхности и механические свойства биопленок родококков при совместном воздействии этоксилированного нонилфенола и наночастиц оксида меди 308

Маляренко С. А., Ильина Л. А., Кривопуск Е. Ю., Попова П. В., Фомина Н. П., Чудотворова В. Н. Влияние биологических и химического консервантов на микробиом и процессы ферментации при силосовании кукурузы. 319

Ястребова О. В., Сухановская А. А., Назаров А. В. Характеристика галотолерантного штамма-деструктора фенантрена *Stutzerimonas* sp. 8G4 326

Иммунология

Орлова Е. Г., Горбунова О. Л., Логинова О. А. Регуляция гепсидином продукции цитокинов, фактора роста эндотелия сосудов, гранзима А $CD8^+$Т-лимфоцитами 333

BULLETIN OF PERM UNIVERSITY

2026 BIOLOGY Volume 17, issue 3

Contents

Botany

Barlybaeva M. Sh., Ishmuratova M. M., Ishbirdin A. R. Monitoring of the state of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the reserves of the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan 242

Gusev A. V. A retrospective analysis of the collection of representatives of the genus *Paeonia* L. in the collection fund of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences 255

Miftakhova S. A. Anthecological features of *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. during introduction in the North 263

Sviridenko B. F. Morphological variability and ecological and biological features of *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) in the West Siberian Plain and the Kazakh Uplands 272

Echishvili E. E., Portnyagina N. V., Punegov V. V. Biomorphological characteristics of plants and biochemical evaluation of medicinal raw materials of *Hypericum maculatum* Crantz under the conditions of cultivation in the middle taiga subzone of the Komi Republic 283

Zoology

Vlasov S. V., Tiunov A. V. First record of *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) in the Urals 293

Efimik V. E. Modern distribution of the meadow tick *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 in the Perm Krai 299

Microbiology

Bayandina E. A., Kuyukina M. S., Ivshina I. B. Surface topography and mechanical properties of *Rhodococcus ruber* biofilms under combined exposure to ethoxylated nonylphenol and copper oxide nanoparticles 308

Malyarenko S. A., Ilyina L. A., Krivopusk E. Yu., Popova P. V., Fomina N. P., Chudotvorova V. N. The influence of biological and chemical preservatives on the microbiome and fermentation processes during corn ensiling 319

Yastrebova O. V., Sukhanovskaya A. A., Nazarov A. V. Characterization of the halotolerant phenanthrene-degrading strain *Stutzerimonas* sp. 8G4 326

Immunology

Orlova E. G., Gorbunova O. L., Loginova O. A. Hepcidin regulation of the production of cytokines, vascular endothelial growth factor, and granzyme A by $CD8^+$T-lymphocytes 333

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 242–254.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 242–254.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 581.9
EDN: EWTPGH
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254

Мониторинг состояния ценопопуляций *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в заповедниках горно-лесной зоны Республики Башкортостан

Миляуша Шарифулловна Барлыбаева[1], **Майя Мунировна Ишмуратова**[2, 3], **Айрат Римович Ишбирдин**[2]

[1] Южно-Уральский государственный природный заповедник, Республика Башкортостан, Россия
[2] Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия
[3] Башкирский государственный природный заповедник, Республика Башкортостан, Россия
Автор, ответственный за переписку: Миляуша Шарифулловна Барлыбаева, mil.barlybaeva@yandex.ru

Аннотация. Приводятся итоги долгосрочного мониторинга ценопопуляций Cephalanthera rubra (L.) Rich. (сем. Orchidaceae) на территориях двух особо охраняемых природных территориях Республики Башкортостан: в Южно-Уральском государственном природном (2005–2023 гг.) и в Башкирском государственном природном (1986–2007 гг.) заповедниках. Изученные ценопопуляции малочисленны. Усредненный возрастной спектр вида в заповедниках правосторонний (в ЮУГПЗ j-3.1:im-6.3:v-38.9:g-50.9; в БГПЗ j-1:im-5:v-60:g-34), в большинстве лет с отсутствием ювенильных и имматурных особей. Флуктуациям подвержены популяционные характеристики – численность, плотность, соотношение возрастных групп, жизненность (виталитетный тип популяций). В онтогенетической стратегии вида наблюдается сочетание стрессовой (снижение уровня морфологической интеграции в развитии растений) и защитной (возрастание интеграции) составляющих, соответствующих стресс-толерантно-рудеральной эколого-ценотической стратегии (SR) вида, усиливающейся на краю географического ареала.

Ключевые слова: заповедник, мониторинг, охрана, популяции, Республика Башкортостан

Для цитирования: Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р. Мониторинг состояния ценопопуляций *Cefhalanthera rubra* (L.) Rich. в заповедниках горно-лесной зоны Республики Башкортостан // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 242–254. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254.

Финансирование: по теме «Изучение распространения и состояние ценопопуляций орхидных в Южно-Уральском государственном природном заповеднике»; по теме 1-22-7-1 «Изучение естественного хода природных процессов и явлений, изменений экосистем под воздействием природных и антропогенных факторов на территории Башкирского заповедника» на основе программы Летописи природы Башкирского государственного заповедника; а также в рамках тем научной школы «Разнообразие, популяционные и онтогенетические механизмы устойчивости, охрана, воспроизводство и рациональное использование растительных ресурсов» Уфимского университета науки и технологий.

BOTANY

Original article

Monitoring of the state of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the reserves of the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan

Milyausha Sh. Barlybaeva[1], **Maya M. Ishmuratova**[2, 3], **Airat R. Ishbirdin**[2]

[1] South Ural State Nature Reserve, Republic of Bashkortostan, Russia
[2] Ufa University of Science and Technology, Russia
[3] Bashkir State Nature Reserve, Republic of Bashkortostan, Russia
Corresponding author: Milyausha Sh. Barlybaeva, mil.barlybaeva@yandex.ru

Abstract. The article presents the results of long-term monitoring of cenopopulations of *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. (Orchidaceae) in the territories of two specially protected natural areas Republic of Bashkortostan - in the South Ural State Nature Reserve (2005-2023) and in the Bashkir State Nature Reserve (1986-2007). The

© Барлыбаева М. Ш., Ишмуратова М. М., Ишбирдин А. Р., 2026

studied cenopopulations are few in number. The average age spectrum of the species in the reserves is right-sided (in the Southern Federal District j-3.1:im-6.3:v-38.9:g-50.9; in the BGPZ j-1:im-5:v-60:g-34), in most years with the presence of juvenile and immature individuals. Population characteristics are subject to fluctuations – the number, density, ratio of age groups, vitality (vital type of populations). In the ontogenetic strategy of the species, there is a combination of stress (a decrease in the level of morphological integration in plant development) and protective (an increase in integration) components corresponding to the stress-tolerant-ruderal ecological-cenotic strategy (SR) of the species, which increases at the edge of the geographical range.

Keywords: nature reserve, monitoring;, protection, populations, Republic of Bashkortostan

For citation: Barlybaeva M. Sh., Ishmuratova M. M., Ishbirdin A. R. [Monitoring of the state of cenopopulations *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the reserves of the mountain forest zone of the Republic of Bashkortostan]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 242-254. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-242-254.

Financing: this work was carried out as part of the project “Study of the distribution and status of orchid coenopopulations in the South Ural State Nature Reserve” and project 1-22-7-1 “Study of the natural course of natural processes and phenomena and ecosystem changes driven by natural and anthropogenic factors within the Bashkir Nature Reserve”—based on the “Chronicle of Nature” program of the Bashkir State Nature Reserve—as well as within the framework of the research school “Diversity, population and ontogenetic mechanisms of resilience, conservation, reproduction, and rational use of plant resources” at the Ufa University of Science and Technology.

Введение

Cephalanthera rubra (L.) Rich. включен в Красный список МСОП сосудистых растений Европы [Bilz. et al., 2011] с категорией LC (Least Concern), т.е. «вызывающие наименьшие опасения» и внесен в Приложение II конвенции СИТЕС. Внесен в Перечень Красной книги Российской Федерации [2008] с категорией редкости 3, в Красную книгу Республики Башкортостан (РБ) [2021] и в Красную книгу Республики Татарстан [2016] с категорией редкости 2.

Крайне редкий вид Южного и Среднего Урала, встречается в основном рассеянно с невысокой численностью популяций, по склонам речных долин на западном макросклоне Среднего и Южного Урала [Мамаев и др., 2004].

В Республике Башкортостан *Cephalanthera rubra* охраняется на территории всех трех заповедников – Башкирского государственного природного заповедника (БГПЗ), Южно-Уральского государственного природного заповедника (ЮУГПЗ) и государственного природного биосферного заповедника «Шульган-Таш» [Красная книга РБ, 2021]. Практически все ценопопуляции *C. rubra* в заповедниках РБ представлены малым числом популяций [Ишмуратова и др, 2010, 2024; Барлыбаева, Ишмуратова, 2017].

На территории двух заповедников РБ в БГПЗ и ЮУГПЗ проводятся долгосрочные мониторинговые исследования ценопопуляций *C. rubra*. К настоящему времени «анализ жизнеспособности популяции» («*PVA- population viability analysis*» в англоязычной литературе) получил широкое распространение и базируется на изучении широкого спектра характеристик исследуемого вида [McCarthy et al., 2001; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Jacquemyn et al., 2007; Ишмуратова и др., 2020]. Долгосрочные мониторинговые исследования с редкими видами растений, проводимые нами в заповедниках РБ, позволяют провести анализ состояния ценопопуляций, выявить потенциал жизнеспособности, прогнозировать возможные пути развития ценопопуляций на фоне изменения факторов среды и разработать меры их охраны [Барлыбаева и др., 2018].

Цель исследования – изучить динамику возрастной структуры и демографических характеристик, онтогенетическую стратегию, влияние погодно-климатических условий на жизненность особей в ценопопуляциях при проведении мониторинговых исследований.

Объекты и методы исследования

Cephalanthera rubra (L.) Rich. – многолетнее травянистое растение, короткокорневищной жизненной формы, преимущественно размножается семенами [Татаренко, 1996]. Прорастание семян и подземное развитие протокорма осуществляется при наличии симбиотрофных грибов [Татаренко, 1996]. Первый надземный побег в виде ювенильного растения появляется через 3–4 года после прорастания семян [Summerhayes, 1951]. Зацветает через 15 лет после прорастания семени. Цветет в июне-июле (Красная книга РБ, 2021). Обладает способностью к длительному (до 20 лет) вторичному покою [Жирнова, 2003; Мамаев и др., 2004; Барлыбаева, 2016].

Долгосрочный мониторинг популяций *C. rubra* в Республике Башкортостан проводили в двух особо охраняемых природных территориях (ООПТ) федерального значения: Южно-Уральском государственном природном заповеднике и Башкирском государственном природном заповеднике (табл. 1).

На территории ЮУГПЗ мониторинговые исследования вели по единым методикам [Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Методика…, 2020] в течение 19 лет в ценопопуляциях 1 и 2 (далее – ЦП1 и

ЦП2). В БГПЗ с использованием различных методик мониторинговые исследования проводили с 1986 по 2007 гг. в одной ценопопуляции (далее ЦП3) [Жирнова, 1999; 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др. 2010].

Таблица 1

Характеристики местообитаний популяций *Cephalanthera rubra* на Южном Урале на ООПТ (Республика Башкортостан, Россия)

[Habitat characteristics of Cephalanthera rubra populations in the Southern Urals in protected areas (Republic of Bashkortostan, Russia)]

Параметр	Южно-Уральский государственный природный заповедник		Башкирский государственный природный заповедник
ЦП; годы; площадь популяции ($м^2$); координаты местонахождения	ЦП1; 2005-2023гг.; 225 $м^2$; (54.114531ºN 57.374127ºE)	ЦП2; 2005-2023 гг.; 100 $м^2$; (54.122435ºN 57.425863ºE)	ЦП3; 1994,1995,1997, 2000, 2001, 2003, 2004; на площади 20 $м^2$
Физико-географическая характеристика [Ишмуратова и др, 2010; Позднякова и др., 1989; Флора и растительность …, 2008]	Расположен в центральной и наиболее высокой зоне Южного Урала. Почти 90% территории заповедника покрыты лесами. Климат заповедника характеризуется как умеренно-континентальный. В схемах климатического районирования страны, заповедник находится на юго-восточной окраине атлантико-континентальной лесной климатической области. По термическим условиям климат заповедника в целом характеризуется как умеренно холодный. Среднемесячные температуры июля и января соответственно +17.0ºС и –15.8ºС. В год выпадает 667 мм осадков		Расположен в горно-лесной зоне Урал-Тауской провинции. Более 80 % площади занимают леса, также распространены послелесные луга и степи. Климат заповедника континентальный, здесь наблюдается довольно резкий температурный режим. Для территории заповедника свойственны поздневесенние и раннелетние заморозки, которые вновь начинаются с середины августа. Среднемесячные температуры июля и января соответственно +13.0ºС и –16.0ºС. В год выпадает 530 мм осадков
Сомкнутость крон, проективное покрытие.	сомкнутость древостоя: 0.3–0.4; проективное покрытие: 20–30%	сомкнутость древостоя: 0.3–0.4; проективное покрытие: 20–30%	сомкнутость древостоя: 0.7–0.8; проективное покрытие: 20–30%
Местообитание, воздействия	центральная, крутая, местами каменистая часть склона, юго-восточный экспозиции, крутизна склон 40–45%, горно-лесные серые почвы, Оптимальные условия; рекреационные воздействия отсутствуют	крутая нижняя часть склона, юго-восточный экспозиции, крутизна склон 45–50%, горно-лесные серые почвы, Наблюдается вымывание верхних слоев почвы, при сильных осадках, т.е. условия становится неблагоприятными	отвалы пород старого хромитового рудника, крутизна склона 40–45%, Маломощные примитивные почвы с отсутствием горизонта А

Учет динамики численности и возрастных спектров *C. rubra* в БГПЗ вели с 1986 по 2007 г. [Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005], в ЮУГПЗ с 2005 по 2024 г. Популяционные исследования проводили в соответствие с имеющимися методиками [Ценопопуляции…, 1988]. Счетной единицей при проведении ценопопуляционных исследований являлся надземный побег. Рассчитывали следующие популяционные индексы: индекс восстановления [Глотов, 1998], индекс популяционного оптимума [Работнов, 1950]. Оценка виталитета ЦП (*IVC*) проведена по размерному спектру особей [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б]. Для оценки виталитетного типа ценопопуляций, степени их процветания и депрессивности ценопопуляции использовали соотношение групп особей разной жизненности (*a, b, c*) и индекс I_Q [Злобин, 1989; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005].

Онтогенетические стратегии видов выявляли по характеру изменения морфологической целостности растений, оцениваемой по усредненному коэффициенту детерминации (R^2m) для всех пар признаков морфологической структуры [Ростова, 2002] в ряду ухудшения условий роста [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б]. Градиент ухудшения условий роста выстраивали по показателям индекса виталитета ЦП по размерному спектру особей (*IVC*).

Первичный материал обрабатывали вариационно-статистическими методами в программе Excel for Windows [Microsoft Office 2010] и с использованием пакета программ STATISTICA [10.0.228.2].

Результаты

Мониторинг демографических характеристик. Демографические характеристики в исследованных ценопопуляциях (ЦП1, ЦП2 и ЦП3) низкие, представлены флуктуациями, которые в основном связаны с изменениями погодных условий.

На территории ЮУГПЗ в исследованных ЦП особи *C. rubra* распределены случайно и с невысокой численностью от 1 до 140 надземных побегов (табл. 2). Плотность особей на учетных площадках по го-

дам варьирует в пределах от 1 до 13 надземных побегов на 1 м^2. В большинстве лет исследований выявлено отсутствие особей ювенильных и имматурных возрастных состояний в ценопопуляциях.

Таблица 2

Результаты мониторинга демографических характеристик ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в ЮУГПЗ (2005-2023 гг.)

[The results of monitoring the demographic characteristics of *Cephalanthera rubra* cenopopulations in the Southern Federal District (2005-2023)

Годы исследования	Всего, надземных побегов, шт.	Возрастные группы, %				Плотность, надземных побегов на 1м²	*I*в	*I*и.о.
		j	*im*	*v*	*g*			
ЦП 1								
2005	16	0	0	38.0	62.0	9	0.37	0.63
2006	12	0	0	66.0	34.0	7	0.6	0.40
2007	15	0	0	20.0	80.0	7	0.20	0.80
2008	22	0	9.0	27.2	63.6	4	0.40	0.60
2009	17	0	5.0	36.0	59.0	8	0.40	0.60
2010	9	0	0	33.3	66.6	4	0.30	0.70
2011	0	0	0	0	0	-	-	-
2012	0	0	0	0	0	-	-	-
2013	0	0	0	0	0	-	-	-
2014	48	0	6.2	18.8	75.0	7	0.20	0.80
2015	45	18.0	12.0	44.0	26.0	6	0.70	0.30
2016	9	0	0	56.0	44.0	2	0.60	0.40
2017	39	0	5.1	51.2	43.5	7	0.60	0.40
2018	32	0	9.3	31.2	59.3	3	0.40	0.60
2019	14	0	0	78.5	21.5	2	0.70	0.30
2020	33	3.0	18.1	18.1	60.6	9	0.30	0.70
2021	20	0	0	55.0	45.0	3	0.55	0.45
2022	28	0	0	67.9	32.1	3	0.60	0.40
2023	28	0	3.5	14.3	82.2	5	0.10	0.90
ЦП 2								
2005	62	0	0	40.3	59.6	9	0.40	0.60
2007	140	0	0.7	48.6	50.7	13	0.50	0.50
2008	73	0	1.3	56.2	42.4	12	0.60	0.40
2009	18	0	12.0	52.0	36.0	6	0.60	0.40
2010	19	0	5.2	10.2	84.2	8	0.10	0.90
2011	0	0	0	0	0	-	-	-
2012	0	0	0	0	0	-	-	-
2013	0	0	0	0	0	-	-	-
2014	53	0	3.7	35.8	60.4	6	0.40	0.60
2015	36	8.3	8.2	67.0	17.0	3	0.80	0.20
2016	17	0	0	41.2	58.8	3	0.40	0.60
2017	44	0	2.2	70.4	27.2	6	0.70	0.30
2018	12	0	16.6	75.0	8.3	2	0.90	0.10
2019	1	0	0	1	0	1	-	-
2020	5	0	0	60.0	40.0	2	0.60	0.40
2021	0	0	0	0	0	-	-	-
2022	11	0	36.3	63.6	0	1	1.00	0.00
2023	4	0	0	75.0	25.0	3		

Наибольшая численность и плотность особей отмечена в ЦП2 в 2007 г. – до 140 надземных побегов (табл. 2), где в период вегетации *C. rubra* были отмечены относительно теплые и влажные дни. С 2008-2009 гг., в период вегетации особей, отмечено уменьшение количества осадков и постепенное снижение численности и плотности надземных побегов в ценопопуляциях. Лето 2010 г. было аномально жарким и сухим, после чего растения ушли во вторичный покой, длившийся несколько лет с 2011 по 2013 гг. во всех изученных ЦП. Наблюдаемые 2011-2013 гг. характеризовались недостаточной влажностью почвы весной и летом, также холодными и малоснежными зимами. В последующие 2014–2015 гг. численность особей *C. rubra* сравнительно выросла, в этот период наблюдалось увеличение количества осадков, в 2016 г. количество осадков уменьшилось, соответственно отмечали снижение численности надземных побегов в ценопопуляциях. В последующие годы (2017–2023 гг.) также происходила флуктуация численности и плотности особей в зависимости от количества осадков в период вегетации. На сегодняшний день отмечается тенденция уменьшения численности и плотности надземных побегов в ценопопуляциях.

Индекс восстановления в изученных ценопопуляциях варьирует по годам от высокого (0.1) до низкого (1.0) (табл. 2). Значения индекса популяционного оптимума (*I* и.о.) на территории ЮУГПЗ изменяются в пределах от 0.1 до 0.9. Наименьшие значения отмечены для ЦП1в 2015 и 2019 г., доля генеративных особей составляла до 0.3. В ЦП2 в 2015, 2017–2019 гг. отмечены самые низкие показатели индекса популяционного оптимума (*I* и.о.) от 0.0 до 0.3. В остальные годы исследований в обеих ценопопулциях отмечены высокие показатели индекса популяционного оптимума – 0.4–0.9.

В БГПЗ численность ЦП *C. rubra* за годы наблюдений колебалась от 27 до 84 надземных побегов [Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др., 2010]. Динамика популяционных характеристик представлена в табл. 3.

Таблица 3

Динамика численности и возрастной структуры ценопопуляции *Cephalanthera rubra* в БГПЗ (1986–2007 гг.)

[Dynamics of the number and age structure of the cenopopulation of *Cephalanthera rubra* in the BGPP (1986-2007)

Год наблюдений	Общая численность, шт.	Число вегетативных побегов,		Число генеративных побегов,		Плотность, шт. /м²	
		шт.	%	шт.	%	средняя	максимальная
1986	41	33	80.5	8 (0)*	19.5	2.05	12
1989	69	40	58.0	29	42.0	3.45	15
1990	77	37	48.1	40 (13)	51.9	3.85	15
1991	37	18	48.6	19 (1)	51.4	1.85	9
1992	50	47	94.0	3 (0)	6.0	2.50	7
1993	66	56	84.8	10 (2)	15.2	3.30	9
1994	87	64	73.6	23 (0)	26.4	4.35	14
1995	61	33	54.1	28 (10)	45.9	3.05	9
1997	84	49	58.3	35 (7)	41.7	4.20	9
1998	27	13	48.1	14 (1)	51.9	1.35	6
2000	57	37	64.9	20 (6)	35.1	2.85	7
2001	53	33	62.3	20 (6)	37.7	2.65	7
2002	51	42	82.4	9 (2)	17.6	2.55	7
2003	57	-	-	-	38.6	-	-
2004	64	-	-	-	45.3	-	-
2005	53	43	81.0	14 (2)	19.0	2.30	7
2006	68	58	85.3	19 (4)	14.7	3.00	7
2007	83	60	72.3	27 (6)	27.7	4.20	12

Примечание: *в скобках указано число генеративных побегов с плодами. [Сведения по: Жирнова, 2003; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005; Ишмуратова и др., 2010].

В БГПЗ максимальная численность популяции *C. rubra* отмечена во влажный и теплый вегетационный сезон 1994 г., минимальная – в жаркое и засушливое лето 1998 г. Отрицательно сказался на численности популяции и аномально малоснежный период в начале зимы 1997–1998 гг. при сильных морозах до минус 30–32ºС. Из 84 растений *C. rubra*, зафиксированных в 1997 г., 28 экз. (33.3%) в 1998 г. перешли в состояние вторичного покоя, 34 экз. (40.5%) не появлялись над поверхностью почвы с 1998 по 2002 г. [Жирнова, 2003].

Усредненный возрастной спектр *C. rubra* на ООПТ РБ представлен на рис. 1. В целом наблюдается правосторонний возрастной спектр, где высокую долю составляют виргинильные и генеративные особи, в ЮУГПЗ (*j*-3.1:*im*-6.3:*v*-38.9:*g*-50.9) и БГПЗ (*j*-1:*im*-5:*v*-60:*g*-34). В большинстве лет исследований на охраняемых территориях РБ в ЦП *C. rubra* наблюдается неполночленный возрастной спектр с отсутствием ювенильных и имматурных особей.

Оценка жизненности и виталитетного типа ЦП. Характеристики жизненности и виталитетного типа ценопопуляций *C. rubra* в заповедниках РБ по годам наблюдений представлены в табл. 4. Оценку жизненности особей в ценопопуляциях проводили по индексу виталитета *(IVC),* рассчитанного для каждой ЦП в ряду лет наблюдений.

Анализ показал, что для ЦП *C. rubra* в ЮУГПЗ наиболее благоприятными для роста растений оказались 2005, 2007, 2017 гг. (*IVC* от 1.01 до 1.06), в эти же годы отмечается процветающий виталитетный тип ЦП. Неблагоприятные условия для роста растений *C. rubra* оказались 2014, 2015, 2018, 2021 и 2023 гг., где отмечена низкая жизненность особей в ЦП (*IVC* - 0.87 и 0.99), по виталитетному типу ЦП относятся к депрессивному. В 2008 г. *IVC* составляло – 1.0, по виталитетному типу ЦП относится к равновесному типу ЦП (табл. 4).

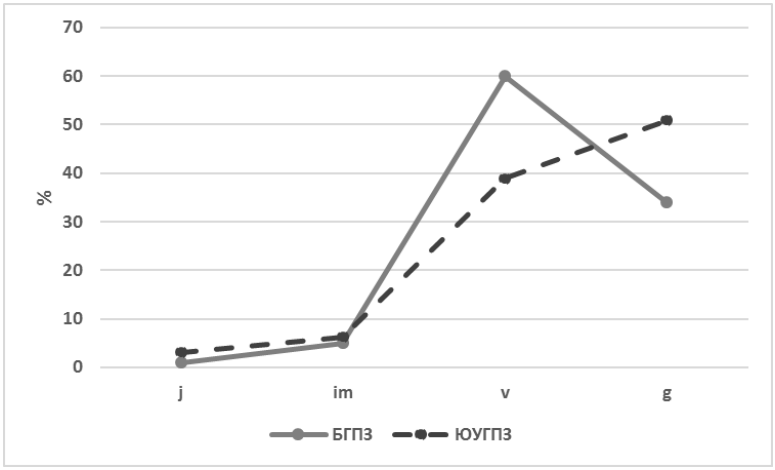


Рис. 1. Усредненные возрастные спектры ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в заповедниках Республики Башкортостан

[Average age spectra of *Cephalanthera rubra* cenopopulations in the reserves of the Republic of Bashkortostan]

Таблица 4

Жизненность и виталитетный тип ценопопуляций *Cephalanthera rubra* в ЮУГПЗ и БГПЗ

[Vitality and vitality type of *Cephalanthera rubra* co-populations in the South Ural State Nature Reserve and the Bashkir State Nature Reserve]

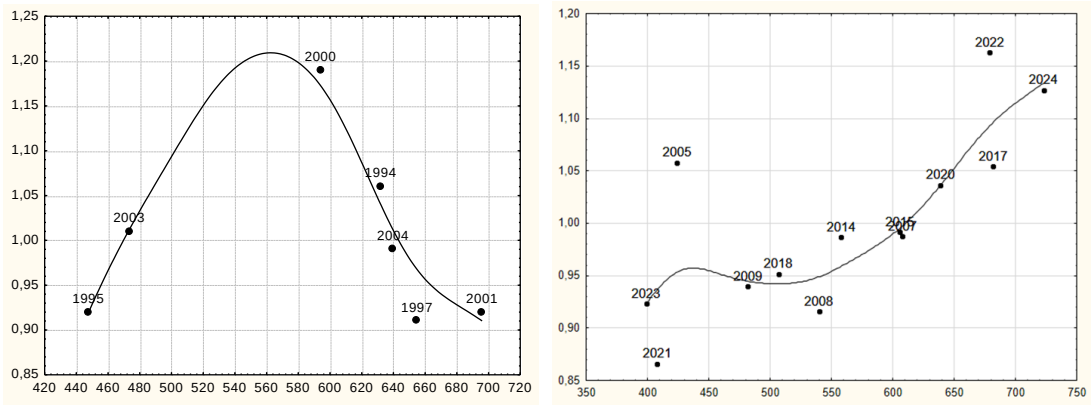
Год наблюдения	*IVC*	Доля генеративных особей по классам виталитета, %			*I*Q	Виталитетный тип ценопопуляции
		a	*в*	*c*		
ЮУГПЗ (ЦП1)						
2014	0.97	18.7	46.8	34.3	0.95	депрессивная
2015	0.99	25.0	37.5	37.5	0.83	депрессивная
2018	0.95	25.0	33.3	41.6	0.70	депрессивная
2021	0.87	71.4	14.2	14.2	0.19	депрессивная
2023	0.92	72.7	18.1	9.0	0.18	депрессивная
2008	1.0	16.6	58.3	25.0	1.0	равновесная
2005	1.06	30.0	40.0	30.0	1.1	процветающая
2007	1.01	50.0	25.0	25.0	1.5	процветающая
2017	1.05	37.2	31.2	31.2	1.04	процветающая
БГПЗ						
1997	0.91	12.5	53.1	34.4	0.83	депрессивная
2001	0.92	17.6	47.1	35.3	0.92	депрессивная
1995	0.92	13.0	52.2	34.8	0.78	депрессивная
2004	0.99	25.9	48.1	25.9	1.43	процветающая
2003	1.01	21.1	47.4	31.6	1.08	процветающая
1994	1.05	43.5	26.1	30.4	0.94	процветающая
2000	1.19	46.7	33.3	20.0	2.00	процветающая

Примечание: жизненность и виталитетный тип ЦП *C. rubra* на территории ЮУГПЗ даны на примере ЦП 1.

Расчеты *IVC* произведены для популяции *C. rubra* в БГПЗ по данным семи лет (1994, 1995, 1997, 2000, 2001, 2003, 2004 гг.), в которые получены наиболее полные биоморфологические характеристики особей (табл. 4). В БГПЗ наиболее благоприятным для роста растений оказался 2000 г. В этом году показатель *IVC* самый высокий (*IVC* – 1.19). Неблагоприятными были 1997, 1995 и 2001 г. (*IVC* – 0.91, 0.92 и 0.92 соответственно). Размерная пластичность для этого ряда лет составила 1.31, что укладывается в пределы размерной пластичности для многолетних травянистых растений [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004а].

Онтогенетическая стратегия. Установлена зависимость жизненности ценопопуляций (*IVC*) от среднегодового количества осадков (рис. 2а, табл. 4). Выявлено, что оптимальным для реализации ростовых потенций растений в БГПЗ был средневлажный 2000 г. Условия как крайне влажных, так и сухих лет неблагоприятно сказались на росте растений.

Для ЮУГПЗ оптимальными были достаточно влажные 2024 и 2022 г. (рис. 2b).



a) b)

Рис. 2. Зависимость виталитета (*IVC*) ценопопуляций *Cephalanthera rubra* от среднегодового количества осадков а) в Башкирском заповеднике, b) в Южно-Уральском заповеднике.

По оси ординат – *IVC*, по оси абсцисс – среднегодовое количество осадков, мм

[The dependence of the vitality (IVC) of *Cephalanthera rubra* cenopopulations on the average annual precipitation (a) in the Bashkir Nature Reserve, (b) in the South Ural Nature Reserve.

On the ordinate axis – IVC, on the abscissa axis – the average annual precipitation, mm]

Для ценопопуляций *C. rubra* обитающей на территории БГПЗ установлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия (рис. 3). Уровень детерминации морфологической структуры репродуктивного побега (R^2_m= 0.47) имеет максимальное значение в год наилучшего развития растений (2000), затем он снижается до минимальных значений в годы «среднего» развития растений (R^2_m= 0.26–0.31) и вновь возрастает в неблагоприятные для роста годы (R^2_m= 0.41–0.45). В крайне неблагоприятных условиях роста (1995 г. – стремительная, жаркая и ранняя весна со сдвигом феноритмов более, чем на месяц) исчерпываются возможности адаптивного морфогенеза, что приводит к морфологической дезинтеграции – и выражается в падении уровня детерминации (R^2_m= 0.24).

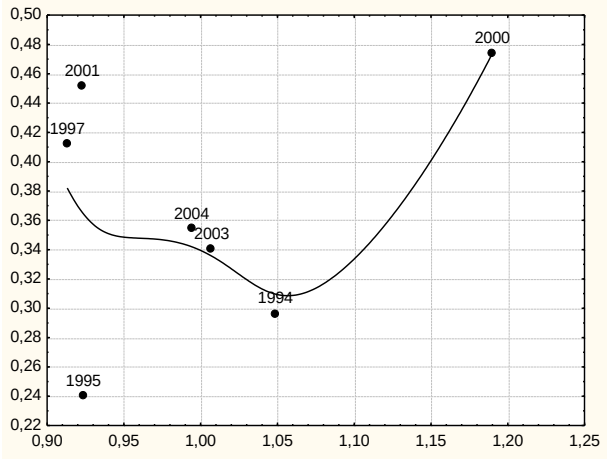


Рис. 3. Тренд онтогенетической стратегии *Cephalanthera rubra* на территории БГПЗ.

По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (*IVC*), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2m)

[The trend of the ontogenetic strategy of *Cephalanthera rubra* on the territory of the BGPZ.

On the abscissa axis is the index of cenopopulation vitality (IVC), on the ordinate axis is morphological integrity (coefficient of feature determination, R^2m)]

На территории ЮУГПЗ онтогенетическую стратегию у *C. rubra* изучили на примере ЦП1 (рис. 4). В изученной ценопопуляции также выявлена стрессово-защитная онтогенетическая стратегия, как и в БГПЗ.

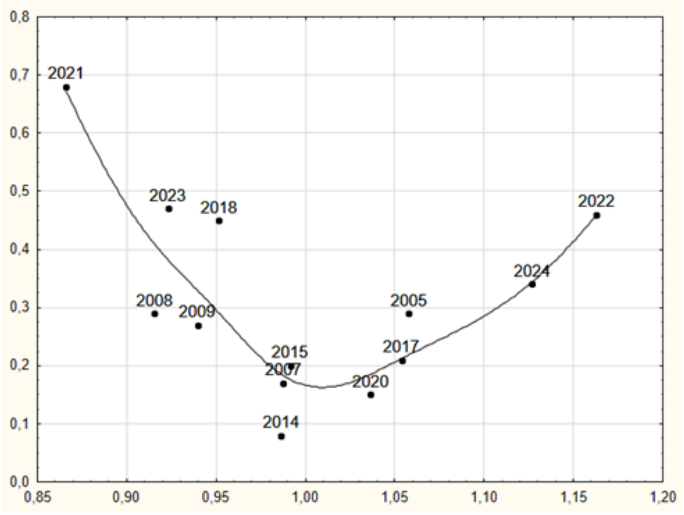


Рис. 4. Тренд онтогенетической стратегии *Cephalanthera rubra* на территории ЮУГПЗ.
По оси абсцисс – индекс виталитета ценопопуляции (*IVC*), по оси ординат – морфологическая целостность (коэффициент детерминации признаков, R^2m)

[The trend in the ontogenetic strategy of *Cephalanthera rubra* in the South Ural State Nature.
On the abscissa axis is the index of cenopopulation vitality (IVC), on the ordinate axis is morphological integrity (coefficient of feature determination, R2m)]

Обсуждение

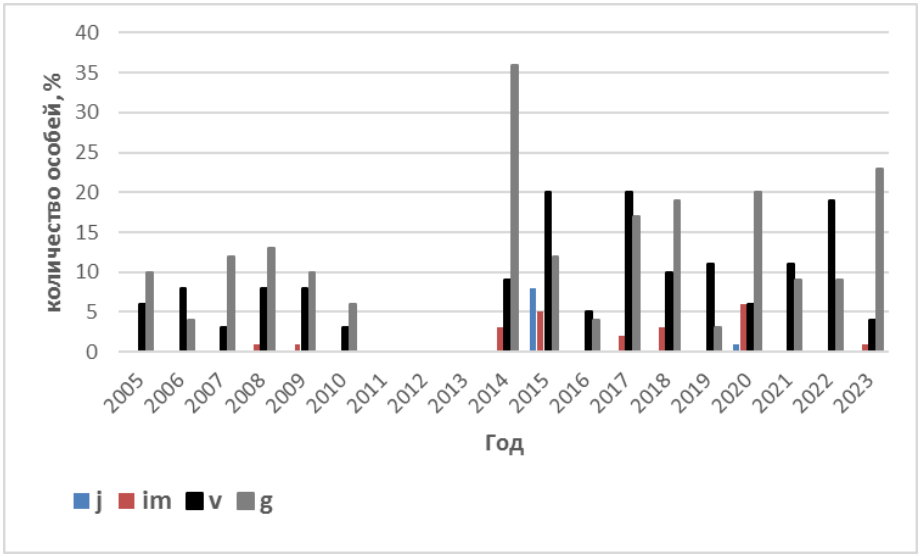
В результате исследования выявлено, что одним из определяющих факторов, который влияет на изменение численности надземных побегов всех возрастных состояний *C. rubra* в заповедниках РБ является погодно-климатические условия. Аналогичные результаты получили М.Б. Фардеева, Н.А. Чижикова [2023] на территории Республики Татарстан. Авторы отмечают, что уменьшение доли генеративных и ювенильных особей в динамике численности обусловлено общим трендом снижения количества осадков вегетационного периода, что влияет на успешность семенного размножения и прорастания семян.

Известно, что для прорастания семян оптимальными являются одни погодные условия, а для благополучного функционирования других возрастных групп, в т.ч. и для успешного цветения – иные [Ишмуратова и др., 2020]. Флуктуация всех возрастных групп по годам представлена на рис. 5. В наиболее благоприятные годы (когда показатели температуры и влажности имели среднее значение) происходит увеличение численности ювенильных особей, а при менее благоприятных погодных условиях (избыточная либо низкая влажность, высокая либо низкая температура воздуха) преобладают растения наиболее энергосберегающего виргинильного возрастного состояния. В экстремально сухой и жаркий год (2010) наблюдался переход в длительный вторичный покой (см. рис. 5).

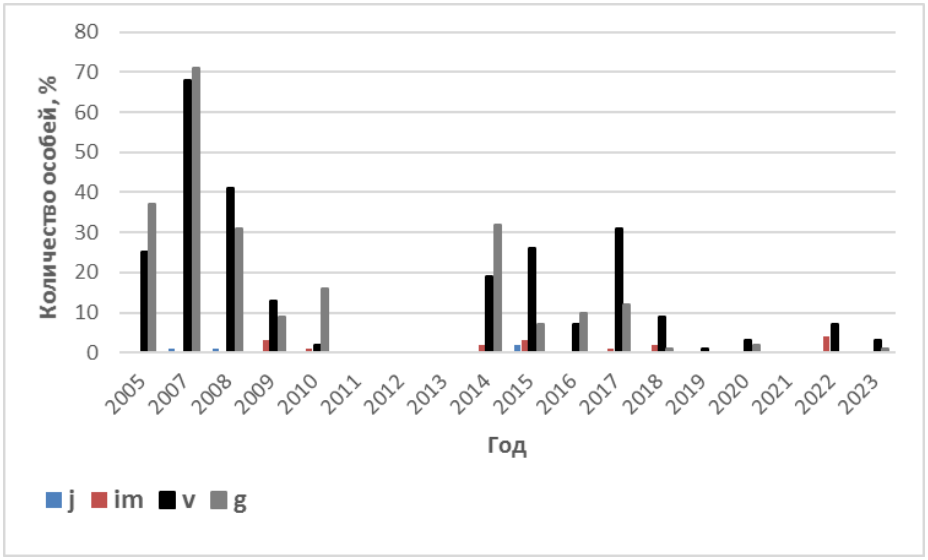
За 18 лет исследований (2005–2023 гг.) ювенильные особи были обнаружены лишь в 2015 и 2020 г. (рис. 5, табл. 5). В эти годы лето было теплым и достаточно влажным (см. табл. 2). В остальные годы исследований отмечены либо низкие температуры и высокая влажность, либо высокие температуры и низкая влажность, что, возможно, повлияло на численность надземных побегов. Вероятно, что для увеличения численности ювенильных особей необходимы близкие к среднемноголетним показателям осадков и температуры. При критически высоких либо низких показателях температуры и осадков наблюдается резкое сокращение численности или уход растений во вторичный покой.

Эколого-ценотическая стратегия *C. rubra,* обитающих на территории заповедников, оценена как стресс-толерантно-рудеральная (*SR*) по системе Раменского-Граймa. Причем стратегия пластична: в зависимости от условий роста и уровня стресса, преобладают *S* или *R* составляющие комбинированной стратегии.

В условиях сильного стресса *C. rubra* проявляет себя как *S*-стратег (патиент). Это проявляется в отмеченной миниатюризации растений со стабилизацией признаков вегетативной сферы и перераспределением усилий от развития генеративной сферы на поддержание вегетативной сферы. Экотопическая и фитоценотическая патиентность проявляется в экологической специализации (олиготроф, кальцефил) и в уходе от конкуренции через выбор местообитаний с разреженным растительным покровом. Ранее показано [Фардеева, 1997; Татаренко, Вахрамеева, 1999; Жирнова, 2003; Фардеева, Исламова, 2004; Ишбирдин, Ишмуратова, Жирнова, 2005], что при неблагоприятных условиях, в том числе при затенении, растения переходят в состояние вынужденного вторичного покоя, длительность которого может достигать 10 и более лет.



a)



b)

Рис. 5. Динамика численности всех возрастных особей *Cephalanthera rubra* по годам на территории Южно-Уральского заповедника. a) возрастной спектр ЦП1, b) возрастной спектр ЦП2

[The dynamics of the number of all aged individuals of *Cephalanthera rubra* by year in the territory of the South Ural Reserve. a) age spectrum of CP1, b) age spectrum of CP2]

В благоприятных условиях усиливается *R*-составляющая комбинированной стратегии, увеличиваются и стабилизируются параметры, интенсифицирующие семенное размножение. Растения могут заселять сильно эродированный или первичный субстрат. Факт произрастания *C. rubra* на вторичных местообитаниях отмечен в Жигулевском заповеднике [Саксонов, Терентьева, 1992; Чап, 1999]. В Европе вид входит в состав вторичных древесно-кустарниковых сообществ [Rothmaler, 1988].

Указываемая для *C. rubra* в Центральной Европе *C*-составляющая *CSR* эколого-ценотической стратегии [Frank, Klotz, 1990] нами на территории РБ не отмечена. По всей видимости, причиной этому является нахождение наблюдаемых популяций на краю географического ареала и, как результат, смещение как экологических, так и стратегических характеристик вида.

Таким образом, в онтогенетической стратегии *C. rubra* можно наблюдать сочетание стрессовой (снижение уровня морфологической интеграции в развитии растений) и защитной (возрастание интеграции) составляющих. Такой тип стрессово-защитной онтогенетической стратегии соответствует стресс-толерантной эколого-ценотической стратегии [Ишбирдин, Ишмуратова, 2004б; Ишмуратова и др., 2010].

В целом, оценивая состояние и перспективы сохранения ценопопуляции *C. rubra* на территории двух

заповедников можно заключить, что изученные ЦП находится в состоянии динамического равновесия. Флуктуациям подвержены популяционные характеристики – численность, плотность, соотношение возрастных групп. Для устойчивого существования в условиях флуктуаций условий среды (усиливающихся на краю географического ареала) вид выработал комбинированный стресс-толерантно-рудеральный тип стратегии.

Заключение

На территориях двух заповедников РБ на протяжении более 35 лет в разные годы проведены долгосрочные мониторинговые исследования состояния ценопопуляций *Cephalanthera rubra*: в Башкирском государственном природном заповеднике с 1986 по 2007 г., в Южно-Уральском государственном природном заповеднике с 2005 по 2023 г. Проанализированный период характеризуется изменением климата, связанным с его потеплением. Годы с относительно высокими температурами в летний период чаще повторяются в последние пятнадцать лет. Долгосрочные мониторинговые исследования состояния ценопопуляций *C. rubra,* выполненные по единым методикам, позволили выявить элементы устойчивости вида к изменяющимся условиям среды.

Исследованные ценопопуляции *Cephalanthera rubra* малочисленные. Каждая из них сформировалась в своем фитоценотическом окружении и экологических условиях, и является самостоятельной единицей, способной длительно существовать в пространстве и во времени, проявляя индивидуальные механизмы устойчивости к внешним (по отношению к ценопопуляции) факторам среды. Однако, несмотря на это, можно описать черты, присущие виду и позволяющие поддерживать гомеостаз на организменном и популяционном уровнях.

Cephalanthera rubra относится к корневищной жизненной форме, характеризуется микосимбиотрофизмом, стресс-толерантной эколого-ценотической жизненной стратегией. Это позволяет виду пластично, в зависимости от погодных условий, менять репродуктивную стратегию и стратегию вегетативного функционирования. В пессимальных условиях реализуется тактика растений, направленная на выживание в неблагоприятных условиях среды. На уровне особи это приводит к миниатюризации растений, уменьшению репродуктивной сферы в структуре побега. Крайняя степень этой тактики – отсутствие надземной вегетации для какой-то части особей в популяции или даже для всей популяции на протяжении нескольких лет и переход к подземному образу жизни. Для видов с такой биологией, и конкретно для *C. rubra,* вопрос определения «критического состояния ценопопуляции» и вычисление величины «критической численности особей» в ценопопуляции остается открытым, поскольку показатели численности (по надземным побегам) и соотношения возрастных групп в возрастных спектрах подвержены значительным флуктуациям. В оптимальных условиях стратегия жизни направлена на половое размножение. Успешная реализация такого способа размножения приходится на разные по погодным характеристикам годы. Эффективное цветение и плодоношение наблюдается в теплые и умеренно влажные годы, эффективное прорастание семян и увеличение прегенеративной фракции в возрастных спектрах – в умеренно теплые и влажные годы. Вид выносит нерегулярное экстенсивное воздействие, может встречаться на нарушенных местообитаниях в антропогенных производных естественных сообществ.

Список источников

1. Барлыбаева М.Ш. Биология, экология и мониторинг некоторых видов сем. Orchidaceae в Южно-Уральском государственном природном заповеднике: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2016. 23 с.
2. Барлыбаева М.Ш. и др. Оценка состояния популяций редких и исчезающих видов растений на территории Южно-Уральского государственного природного заповедника и рекомендации по их сохранению // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 1. С. 62–69. DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-62-69.
3. Барлыбаева М.Ш., Ишмуратова М.М. *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. в Южно-Уральском заповеднике // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил, 2017. С. 61–67.
4. Глотов В.Н. Об оценке параметров возрастной структуры популяций растений // Жизнь популяций в гетерогенной среде. Ч. 1. Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. С. 146–149.
5. Горичев Ю.П., Барлыбаева М.Ш., Ишмурзина М.Г. К оценке состояния ценопопуляций пыльцеголовника красного *Cephalanthera rubra* в Южно-Уральском заповеднике // Уралэкология. Природные ресурсы. Уфа; Москва, 2005. С. 159–160.
6. Жирнова Т.В. Орхидные Башкирского заповедника (Южный Урал) // Изучение природы в заповедниках Башкортостана: сб. науч. трудов. Миасс, 1999. Вып.1. С. 141–160.
7. Жирнова Т.В. *Cephalanthera rubra* (L) Rich. в Башкирском заповеднике // Охрана и культивирование орхидей. Харьков, 2003. С. 26–28.
8. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценотических популяций растений. Казань, 1989. 146 с.
9. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. Стратегии жизни ценопопуляции *Cephalanthera rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Сер. Биология. 2005. № 1. С. 85–98.

10. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии: сб. материалов VII Всерос. популяционного семинара. Сыктывкар, 2004а. Ч. 2. С. 113–120.

11. Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру // Ученые записки НТГСПА: материалы VI Всерос. популяционного семинара. Нижний Тагил, 2004б. С. 80–85.

12. Ишмуратова М.М. и др. Жизненные формы, места обитания, фитоценотические характеристики // Орхидеи Башкирского заповедника и сопредельных территорий. Уфа: Гилем, 2010. С. 30–40.

13. Ишмуратова М.М. и др. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.

14. Ишмурзина М.Г., Барлыбаева М.Ш. Демографические характеристики некоторых видов орхидных в Южно-Уральском заповеднике // Изучение заповедной природы Южного Урала. Уфа: Вилли Окслер, 2006. С. 122–124.

15. Кайгородов А.Н. Естественно-зональная классификация климатов земного шара. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 119 с.

16. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 885 с.

17. Красная книга Республики Башкортостан. Уфа: МедиаПринт, 2021. 384 с.

18. Красная книга Республики Татарстан. Казань: Идел-Пресс, 2016. 760 с.

19. Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург: Гео-тур, 2005. 537 с.

20. Мамаев С.А. и др. Орхидные Урала. Систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. С. 42–43.

21. Мартыненко В.Б. и др. Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа: Гилем, 2008. 528 с.

22. Методика изучения популяций редких и ресурсных видов растений на охраняемых природных территориях Республики Башкортостан. Уфа: Башкирская энциклопедия, 2020. 276 с.

23. Позднякова Э. П., Лоскутов А. В., Скокова Н. Н. Башкирский заповедник // Заповедники европейской части РСФСР. II. М.: Мысль, 1989. С. 234–263.

24. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Труды БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1950. Т. 3, вып. 6. С. 7–204.

25. Ростова Н.С. Корреляции: Структура и изменчивость. СПб.: Изд- во СПб. ун-та, 2002. 308 с.

26. Саксонов С.В., Терентьева М.Е. Орхидные Жигулевского заповедника // Охрана и изучение редких видов растений в заповедниках: сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. М., 1992. С. 81–91.

27. Татаренко И.В. Орхидные России: жизненные формы, биология, вопросы охраны. М.: Аргус, 1996. С. 127–131.

28. Татаренко И.В., Вахрамеева М.Г. Жизненные стратегии наземных евразиатских орхидных // Охорона і культивування орхідей: матеріали міжнародноі наукової конф. Київ: Наук. думка, 1999. С. 82–83.

29. Фардеева М.Б. Орхидные Республики Татарстан: биология, экология, вопросы охраны: автореф. дис. … канд. биол. наук. М., 1997. 27 с.

30. Фардеева М.Б., Исламова Г.Р. Онтогенез дремлика широколистного (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz) // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2004. Т. IV. С. 169–174.

31. Фардеева М.Б., Чижикова Н.А. Динамика пространственной и возрастной структуры популяций *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) на востоке Европейской России (среднее Поволжье) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2023. Т. 8(2). С. 52–71. DOI: 10.24189/ncr.2023.015.

32. Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). 1988. М.: Наука, 184 с.

33. Чап Т.Ф. Пыльцеголовник красный (*Cephalanthera rubra* (L.) Rich.) на Самарской Луке // Охорона і культивування орхідей: матеріали міжнародноі наукової конф. Київ: Наук. думка, 1999. С. 85–87.

34. Bilz M. et al. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. 150 p. DOI: 2779/8515.

35. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2. Aufl. Scripta Geobotanica 9. 1979. 122 p.

36. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle; Wittenberg: Martin-Luter-Universität, B. 1990. 32. 167 p.

37. Jacquemyn H. et al. Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered Spiranthes spiralis (Orchidaceae) in the Netherlands // Biol. Conserv. 2007. Vbl. 134. P. 14–21.

38. McCarthy M.A. et al. Testing the accuracy of population viability analysis // Conserv. Biol. 2001. Vbl. 15, № 4. P. 1030–1038.

39. Rothmaler W. Excursionsflora für die Hebiete der DDR und der BRD. Aufl. Berlin: Volk und Wissen, 1988. Bd. 4, 7. 811 s.

References

1. Barlybaeva M.Sh. *Biologiya, e`kologiya i monitoring nekotory`x vidov sem. Orchidaceae v Yuzhno-Ural`skom gosudarstvennom prirodnom zapovednike: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk* [Biology, ecology and monitoring of some family species. Orchidaceae in the South Ural State Nature Reserve. PhD Thesis Abstract]. Ufa. 2016. 23 p. (In Russ.).

2. Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M., Gorichev Yu.P., Ishmurzina M.G. [Assessment of the state of populations of rare and endangered plant species in the territory of the South Ural State Nature Reserve and recom-

mendations for their conservation]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija.* Iss. 1 (2018): pp. 62-69. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-1-62-69.

3. Barlybaeva M.Sh., Ishmuratova M.M. [*Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the South Ural Nature Reserve]. *Biologicheskie sistemy`: ustojchivost`, principy` i mexanizmy` funkcionirovaniya* [Biological systems: stability, principles and mechanisms of functioning]. Nizhny Tagil, 2017, pp. 61-67. (In Russ.).

4. Glotov V.N. [On the Assessment of Parameters of the Age Structure of Plant Populations]. *Zhizn` popu-lyacij v geterogennoj srede. Ch. 1* [Life of Populations in a Heterogeneous Environment. Part 1]. Yoshkar-Ola, Periodika Mariy El Publ., 1998, pp. 146-149. (In Russ.).

5. Gorichev Yu.P., Barlybaeva M.Sh., Ishmurzina M.G. [To assess the state of cenopopulations of the red pollenhead *Cephalanthera rubra* in the South Ural Nature Reserve]. *Urale`kologiya. Prirodny`e resursy`* [Uralecology. Natural resources]. Ufa-Moscow, 2005, pp. 159-160. (In Russ.).

6. Zhirnova T.V. [Orchids of the Bashkir Nature Reserve (Southern Urals)]. *Izuchenie prirody` v zapovedni-kax Bashkortostana* [Study of nature in the reserves of Bashkortostan: Collection of scientific papers]. Miass, 1999, Iss. 1, pp. 141-160. (In Russ.).

7. Zhirnova T.V. [*Cephalanthera rubra* (L.) Rich. in the Bashkir Nature Reserve]. *Oxrana i kul`tivirovanie orxidej* [Protection and cultivation of orchids]. Xar`kov. 2003, pp. 26-28. (In Russ.).

8. Zlobin Yu.A. *Principy` i metody` izucheniya cenoticheskix populyacij rastenij* [Principles and methods for studying coenotic plant populations]. Kazan, 1989. 146 p. (In Russ.).

9. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M., Zhirnova T.V. [Life strategies of the *Cephalanthera rubra* (L.) Rich coenopopulation. on the territory of the Bashkir State Reserve]. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N.I. Lobachevskogo. Ser. Biologiya.* No. 1(9) (2005): pp. 85-98. (In Russ.).

10. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [Adaptive morphogenesis and ecological-cenotic survival strategies of herbaceous plants]. *Metody` populyacionnoj biologii* [Methods of population biology. Collection of materials of the VII All-Russian. Population Seminar]. Syktyvkar, 2004a, Part 2, pp. 113-120. (In Russ.).

11. Ishbirdin A.R., Ishmuratova M.M. [On the assessment of the vitality of cenopopulations of *Rhodiola iremelica* Boriss. on the dimensional spectrum]. *Ucheny`e zapiski NTGSPA* [Scientific notes of the NTSPA. Materials of the VI All-Russian Population Seminar]. Nizhny Tagil, 2004b, pp. 80-85. (In Russ.).

12. Ishmuratova M.M., Nabiullin M.I., Suyundukov I.V., Ishbirdin A.R. [Life forms, habitats, phytocenotic characteristics]. *Orxidei Bashkirskogo zapovednika i sopredel`ny`x territorij* [Orchids of the Bashkir Nature Reserve and adjacent territories]. Ufa, Gilem Publ., 2010, pp. 30-40. (In Russ.).

13. Ishmuratova M.M., Barlybaeva M.Sh., Ishbirdin A.R., Suyundukov I.V., Sayfullina N.M., Nabiullin M.I., Gorichev Yu.P., Kildiyarova G.N. *Metodika izucheniya populyacij redkix i resursny`x vidov rastenij na oxran-yaemy`x prirodny`x territoriyax Respubliki Bashkortostan* [Methodology for studying populations of rare and resource plant species in protected natural areas of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkir Encyclopedia Publ., 2020. 276 p. (In Russ.).

14. Ishmurzina M.G., Barlybaeva M.Sh. [Demographic characteristics of some orchid species in the South Ural Nature Reserve]. *Izuchenie zapovednoj prirody` Yuzhnogo Urala* [Study of the protected nature of the South Urals]. Ufa, Willy Ochsler Publ., 2006, pp. 122-124. (In Russ.).

15. Kaygorodov A.N. *Estestvenno-zonal`naya klassifikaciya klimatov zemnogo shara* [Natural-zonal classifi-cation of climates of the globe]. Moscow, AN SSSR Publ., 1955. 119 p. (In Russ.).

16. *Krasnaya kniga Rossijskoj Federacii (rasteniya i griby`)* [Red Data Book of the Russian Federation]. Moscow, KMK Publ., 2008. 885 p. (In Russ.).

17. *Krasnaya kniga Respubliki Bashkortostan* [Red Data Book of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Me-diaPrint Publ., 2021. 384 p. (In Russ.).

18. *Krasnaya kniga Respubliki Tatarstan* [Red Data Book of the Republic of Tatarstan]. Kazan, Idel-Press Publ., 2016. 760 p. (In Russ.).

19. Kulikov P.V. *Konspekt flory` Chelyabinskoj oblasti* [Abstract of the flora of the Chelyabinsk region (vas-cular plants)]. Ekaterinburg, Geotour Publ., 2005. 537 p. (In Russ.).

20. Mamaev S.A., Knyazev M.S., Kulikov P.V., Filippov E.G. *Orxidny`e Urala* [Orchids of the Urals. Sys-tematics, biology, protection]. Ekaterinburg, 2004, pp. 42-43. (In Russ.).

21. Martynenko V.B., Alibaev F.Kh., Baisheva E.Z., Gorichev Yu.P., Davydychev A.N., Muldashev A.A., Shirokikh P.S., Yamalov S.M. *Flora i rastitel`nost` Yuzhno-Ural`skogo gosudarstvennogo prirodnogo zapoved-nika* [Flora and vegetation of the South Ural State Nature Reserve]. Ufa, Gilem Publ., 2008. 528 p. (In Russ.).

22. *Metodika izucheniya populyacij redkix i resursny`x vidov rastenij na oxranyaemy`x prirodny`x terri-toriyax Respubliki Bashkortostan* [Methodology for studying populations of rare and resource-based plant species in protected natural territories of the Republic of Bashkortostan]. Ufa, Bashkirskaya e`nciklopediya Publ., 2020. 276 p. (In Russ.).

23. Pozdnyakova E.P., Loskutov A.V., Skokova N.N. [Bashkir Nature Reserve]. *Zapovedniki evropejskoj chasti RSFSR. II* [Nature Reserves of the European Part of the RSFSR. II]. Moscow, My`sl` Publ., 1989, pp. 234-263. URL: https://oopt.info/index.php?oopt=758 (accessed: 12.03.2026).

24. Rabotnov T.A. [Life cycle of perennial herbaceous plants in meadow cenoses]. *Trudy` BIN AN SSSR. Ser. 3. Geobotanika*. V. 3, I ss. 6 (1950): pp. 7-204. (In Russ.)

25. Rostova N.S. *Korrelyacii: Struktura i izmenchivost`* [Correlations: Structure and Variability]. St. Peters-burg, 2002. 308 p. (In Russ.).

26. Saksonov S.V., Terentyeva M.E. [Orchids of the Zhigulevsky Nature Reserve]. *Oxrana i izuchenie redkix vidov rastenij v zapovednikax* [Protection and study of rare plant species in nature reserves: Collection of scientific tr. TSNIL Glavokhoty RSFSR]. Moscow, 1992, pp. 81-91. (In Russ.).

27. Tatarenko I.V. *Orxidny`e Rossii* [Orchids of Russia: life forms, biology, conservation issues]. Moscow, Argus Publ., 1996, pp. 127-131. (In Russ.).

28. Tatarenko I.V., Vakhrameeva M.G. [Life strategies of terrestrial Eurasian orchids]. *Oxorona i kul`tivuvannya orxidej* [Hunting and cultivation of orchids: Materials of the World Scientific Conference]. Kiiv, Nauk. dumka Publ., 1999, pp. 82-83. (In Russ.).

29. Fardeeva M.B. *Orxidny`e Respubliki Tatarstan: biologiya, e`kologiya, voprosy` oxrany`: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Orchids of the Republic of Tatarstan: biology, ecology, protection issues: Abstract. diss.... Candidate of. biol. sciences]. Moscow, 1997. 27 p. (In Russ.).

30. Fardeeva M.B., Islamova G.R. [Ontogenesis of broad-leaved helleborine (*Epipactis helleborine* (L.) Crantz).] *Ontogeneticheskij atlas lekarstvenny`x rastenij* [Ontogenetic Atlas of Medicinal Plants: Scientific Publication]. Yoshkar-Ola, 2004, V. IV, pp. 169-174. (In Russ.).

31. Fardeeva M.B., Chizhikova N.A. [Dynamics of the spatial and age structure of *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) populations in the east of European Russia (middle Volga region)]. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka*. V. 8(2), (2023): pp. 52-71. DOI: 10.24189/ncr.2023.015. (In Russ.).

32. *Cenopopulyacii rastenij* [Cenopopulations of plants (essays on population biology)]. Moscow, Nauka Publ., 1988. 184 p. (In Russ.).

33. Chap T.F. [Red spurge (C*ephalanthera rubra* (L.) Rich.) in the Samarskaya Luka]. *Oxorona i kul`tivuvannya orxidej* [Hunting and cultivation of orchids: Materials of the World Scientific Conference]. Kiiv, Nauk. dumka Publ., 1999, pp. 85-87. (In Russ.).

34. Bilz M., Kell S.P., Maxted N., Lansdown R.V. European Red List of Vascular Plants. Luxembourg, Publications Office of the European Union, 2011. 150 p. DOI: 2779/8515.

35. Ellenberg H. Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas. 2 Aufl. Scripta Geobotanica. 9 (1979): 100 p.

36. Frank D., Klotz S. Biologisch-ökologische Daten zur Flora der DDR. Halle-Wittenberg, Martin-Luter-Universität, B. 32 (1990): 167 p.

37. Jacquemyn H. Brys R., Hermy M., Willems J. H. Long-term dynamics and population viability in one of the last population of the endangered Spiranthes spiralis (Orchidaceae) in the Netherlands. *Biol. Conserv*. V. 134 (2007): pp. 14-21.

38. McCarthy M.A., Possingham H.P., Day J.R., Tyre A.J. Testing the accuracy of population viability analysis. *Biol. Conserv*. V. 15, No. 4 (2001): pp. 1030-1038. DOI: 10.1046/j.1523-1739.2001.0150041030.x

39. Rothmaler W. Excursionsflora für die Hebiete der DDR und der BRD. Aufl. Berlin, Volk und Wissen, 1988, Bd. 4, 7. 811 s.

Статья поступила в редакцию 16.09.2026; одобрена после рецензирования 26.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 16.09.2026; approved after reviewing 26.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
М. Ш. Барлыбаева – mil.barlybaeva@yandex.ru, канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник;
М. М. Ишмуратова – ishmuratova@mail.ru, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник;
А. Р. Ишбирдин – ishbirdin@mail.ru, д-р биол. наук, профессор.
Information about the authors
M. Sh. Barlybaeva – mil.barlybaeva@yandex.ru, Candidate of biology, leading research fellow;
M. M. Ishmuratova – ishmuratova@mail.ru, Doctor of biology, Professor, Chief Researcher;
A. R. Ishbirdin – ishbirdin@mail.ru, Doctor of biology, Professor.

Вклад авторов:
Барлыбаева М. Ш. – сбор фактического материала; написание первичного варианта; оформление и обсуждение статьи.
Ишмуратова М. М. – сбор фактического материала; написание окончательного варианта и обсуждение статьи.
Ишбирдин А. Р. – статистическая обработка материала; написание окончательного варианта и обсуждение статьи.
Contribution of the authors:
Barlybaeva M. Sh. – collection of factual material; writing of the primary version; design and discussion of the article.
Ishmuratova M. M. – collecting factual material; writing the final version and discussing the article.
Ishbirdin A. R. – statistical processing of the material; writing the final version and discussion of the article.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 255–262.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 255–262.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 58.006
EDN: DANQIM
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-255-262

Ретроспективный анализ коллекции представителей рода *Paeonia* L. в коллекционном фонде Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН

Андрей Викторович Гусев
Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН», Москва, Россия, gusev.gbsran@mail.ru

Аннотация. Коллекция представителей рода *Paeonia* L. является одной из старейших и крупнейших в лаборатории декоративных растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Всего за период с 1945 по 2025 г. было испытано 903 сорта. Выявлено, что в 1988 г. было зафиксировано максимальное количество сортов – 569 наименований. В настоящее время (по данным осенней инвентаризации 2025 г.) в коллекции числятся 532 сорта и 5 природных видов, представленных 1755 экземплярами. Кроме того, 49 сортов находится на первичном интродукционном испытании. В ходе проведенного исследования установлено 2 резких увеличения коллекционного фона представителями рода *Paeonia*: 1945–1949 и 1961–1990 гг. Выявлено, что с момента создания коллекции до настоящего времени сохранились 3 сорта – ‘François Ortegat’, ‘Madame Ducel’, ‘Madame Rosa Randotier’. Установлено, что в течение 60–70 лет сохранялись в коллекции 106 сортов, 50–60 лет – 75 сортов и 40–50 лет – 81 сорт. Больше всего сортов, испытанных в коллекции лаборатории декоративных растений, были родом из США – 536 наименований (59.4%). Сорта из СССР, Франции, а также российские сорта, зарегистрированные после 1991 г., были представлены в те или иные годы в коллекционном фонде в достаточном количестве.

Ключевые слова: *Paeonia* L., ботанический сад, лаборатория декоративных растений, коллекционный фонд, сорта, интродукция

Для цитирования: Гусев А. В. Ретроспективный анализ коллекции представителей рода *Paeonia* L. в коллекционном фонде Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 255–262. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-255-262.

Финансирование: работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие, ресурсный потенциал и сохранение природной и культурной флоры в условиях климатических и антропогенных изменений», № госрегистрации 126020916823-0.

BOTANY

Original article

A retrospective analysis of the collection of representatives of the genus *Paeonia* L. in the collection fund of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences

Andrey V. Gusev
N. V. Tsitin Main Botanical garden of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, gusev.gbsran@mail.ru

Abstract. Collection of representatives of the genus *Paeonia* L. is one of the oldest and largest in the laboratory of ornamental plants of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences. A total of 903 cultivars were tested between 1945 and 2025. It was revealed that in 1988 the maximum number of cultivars was recorded - 569 names. Currently (according to the autumn inventory of 2025), there are 483 cultivars and 5 natural species represented by 1,755 specimens. In addition, 49 cultivars are under initial introduction testing. In the course of the study, two sharp increases in the collection background were found by representatives of the genus *Paeonia*: 1945-1949 and 1961-1990. It has been revealed that since the creation of the collection, 3 cultivars have been preserved to date – ‘François Ortegat’, ‘Madame Ducel’, ‘Madame Rosa Randotier'. It was found that 106 cultivars were preserved in the collection for 60-70 years, 75 cultivars for 50-60 years, and 81 cultivars for 40-50 years. It was revealed that most of the cultivars tested in the collection of the laboratory of ornamental

© Гусев А. В., 2026

plants were from the USA – 536 names (59.4%). Cultivars from the USSR, France, as well as Russian cultivars registered after 1991, were represented in sufficient numbers in the collection fund in one year or another.

Keywords: *Paeonia* L., botanical garden, laboratory of ornamental plants, collection fund, cultivars, introduction

For citation: Gusev A. V. [A retrospective analysis of the collection of representatives of the genus *Paeonia* L. in the collection fund of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of Russian Academy of Sciences]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 255-262. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-255-262.

Financing: the work was carried out in accordance to Institutional research project № 126020916823-0.

Введение

Формирование коллекционного фонда лаборатории декоративных растений началось в первые годы создания Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук (ГБС РАН). Первые образцы декоративных растений поступили в 1945–1947 гг. из Германии. На их основе были заложены коллекции отдельных родовых комплексов – *Paeonia* L., *Rosa* L., *Iris* L., *Tulipa* L. и ряд других, многие из которых числятся в коллекционном фонде и в настоящее время [Bondorina et al, 2020].

Коллекция представителей рода *Paeonia* является одной из старейших и крупнейших в лаборатории декоративных растений ГБС РАН [Декоративные многолетники..., 1960; Цветочно-декоративные травянистые…, 1983; Травянистые декоративные многолетники..., 2009]. Всего за период с 1945 по 2025 г. было испытано 903 сорта. Согласно данным осенней инвентаризации 2025 г., в состав коллекции входят 532 сорта и 5 природных видов, представленных 1755 экземплярами. Кроме того, 49 сортов находятся на первичном интродукционном испытании.

Цель работы – провести ретроспективный анализ коллекционного фонда представителей рода *Paeonia* в лаборатории декоративных растений ГБС РАН.

Материалы и методы исследования

Работа выполнена на базе коллекции представителей рода *Paeonia* лаборатории (ранее – отдела) декоративных растений ГБС РАН в период с 1945 по 2026 гг. Объект исследования – сорта травянистых пионов и ИТО-гибриды.

За длительный период существования коллекционного фонда лаборатории декоративных растений (более 80 лет) при формировании, поддержании, а также расширении монокультурных коллекций использован классический метод родовых комплексов [Русанов, 1950]. Его суть заключается в собрании максимально возможной выборки природных видов и сортов, принадлежащих к одному ботаническому роду.

Принцип формирования монокультурных коллекций направлен в первую очередь на создание такого собрания растений, которое отражало бы все характерные особенности сортимента, присущие каждой конкретной культуре: формирование собрания, отражающего все садовые классификации данной культуры; создание выборки, представляющей основные селекционные центры культуры; наиболее значимые селекционные достижения [Help me find, 2026; The American Peony Society, 2026]; сбор исторических и ретро-сортов, а также сортов-шедевров [Rogers, 1995; Гайшун, 2003; Дубров, 2016; Bondorina et al., 2020].

За коллекционными образцами ежегодно ведутся наблюдения. Сезонный ритм и развитие изучаются в соответствии с общепринятыми методиками [Методика фенологических наблюдений…, 1975]. Оценка успешности интродукции проводится по методикам, разработанным В.Н. Быловым [1976] и В.В. Бакановой [1983].

Результаты и их обсуждение

Формирование коллекции представителей рода *Paeonia* в лаборатории декоративных растений началось с момента основания ГБС РАН [Декоративные многолетники..., 1960]. Первые сорта были привезены из Германии (‘Amabilis Superbissma’, ‘Andre Lauries’, ‘Atrosanguinea’, ‘Comte de Cussy’, ‘Comte de Nanteuil’, ‘Duc d’Aumale’, ‘Duc de Cazes’, ‘Edmond About’, ‘Francois Ortegat’, ‘Fulgida’, ‘Gloire de Chenonceaux’, ‘Jupiter’, ‘Lord Kitchener’, ‘Louis van Houtte’, ‘Madame Boulanger’, ‘Madame Ducel’, ‘Madame Haymy’, ‘Madame Loise Mere’, ‘Madame Patereau’, ‘Madame Rosa Randotier’, ‘Madame Schmidt’, ‘Monsieur Barral’, ‘Mrs. Barret’, ‘Nigricans’, ‘Triomphe de l'Exposition de Lille’, ‘Victor Hugo’). Это были в основном сорта французской селекции, единично – голландской и английской. С 1946 до 1959 г. коллекция увеличилась с 26 до 174 наименований. Начиная с 1960-х гг., стали поступать сорта из Америки. Директор ГБС АН СССР – Николай Васильевич Цицин – вел переписку с основателем фирмы пионов в Америке – Луи Смирновым, выходцем из России. Вскоре коллекция пионов стала пополняться новыми сортами из его питомника. Кроме этого, в отдел цветоводства ГБС АН СССР стали поступать пионы из других фирм США: Gilbert H. Wild, Charles Klehm & Son, а также из Франции Pivoines Riviere.

В 1963 г. коллекция пополнилась более чем 250 сортами американской селекции. Однако примерно 1/5 полученных образцов была отбракована в течение нескольких лет, т. к. эти сорта оказались мало устойчивыми к климатическим условиям средней полосы России (IV зоны морозостойкости по USDA [Зоны морозостойкости, 2026]).

Небольшая часть сортов, которые в процессе изучения показали низкие хозяйственные качества (полегание стеблей, плохое разрастание, слабая устойчивость к возбудителю *Botrytis cinerea* Pers.), также была отбракованы. Остальные были включены в состав коллекции.

Далее коллекция ежегодно постепенно пополнялась, но небольшим количеством сортов. В рамках работы был проанализирован количественный состав коллекции представителей рода *Paeonia* в период с 1945 по 2025 г. (рис. 1).

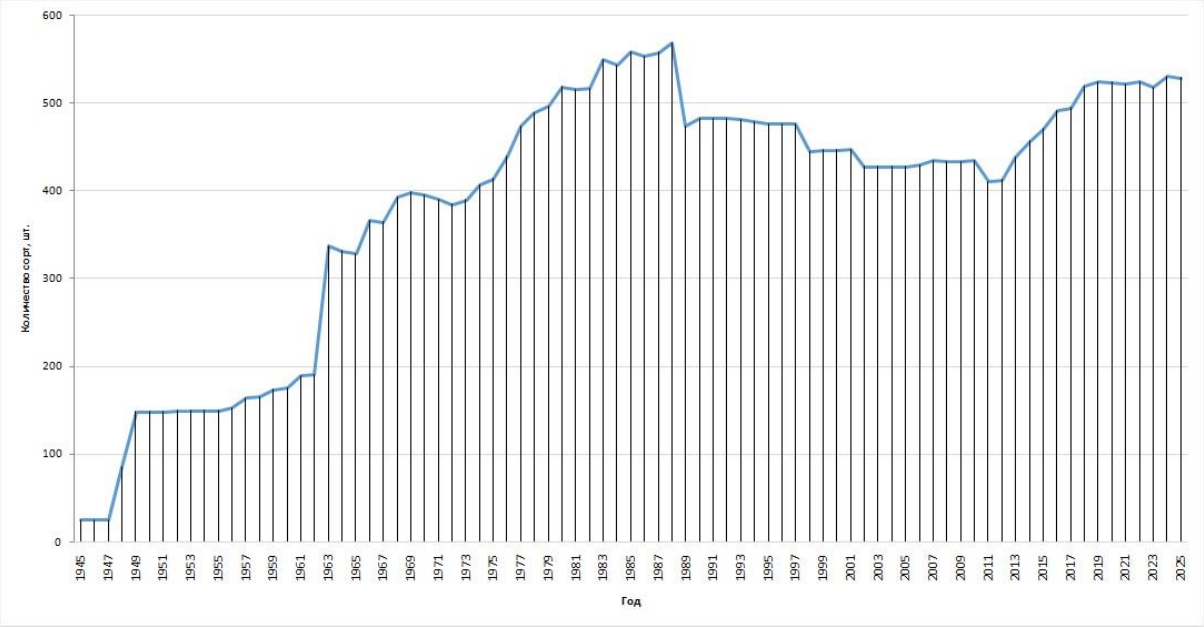


Рис. 1. Изменение коллекционного фонда представителей рода *Paeonia* в период с 1945 по 2025 г.
[Changes in the collection fund of representatives of the genus *Paeonia* in the period from 1945 to 2025]

На рис. 1 видно, что максимальное количество было зафиксировано 1988 г. и составляло 569 наименований. Минимальное количество было в самом начале сбора данной коллекции (1945–1947 гг. – 26 наименований). С 1949 по 1962 г. в коллекции числилось от 149 до 191 сорта. С 1963 по 1973 г. количество сортов варьировалось от 329 до 391 наименования. От 407 до 497 сортов было зафиксировано в период с 1974 по 1979 г. С 1980 по 1988 г. в коллекции числилось от 516 до 569 сортов. Довольно длительный период (с 1989 по 2017 г.) коллекция травянистых пионов была представлены 428–483 сортами. В последние 8 лет в коллекции было зафиксировано в разные годы от 520 до 531 сорта. Наибольший выпад сортов (95 наименований) был зафиксирован в 1989 г. вследствие пересадки коллекции на новый участок.

На рис. 1 зафиксировано 2 резких увеличения количества сортов: 1945–1949 и 1961–1990 гг. Первый рост связан с получением сортов травянистых пионов из Германии, второй – с получением сортов напрямую от американских селекционеров.

В рамках работы было выявлено, что бóльшая часть сортов – 873 наименования (96.7%) – были включены в коллекцию однократно, но 30 сортов (3.3%) были включены в коллекцию повторно:

- ‘Amalia Olson’ (1988–2001, 2002 – по настоящее время);
- ‘Auten’s Red’ (1963–1974, 1975–2001);
- ‘Ave Maria’ (1987–2010 и 2013 – по настоящее время);
- ‘Bunker Hill’ (1949–2011, 2015 – по настоящее время);
- ‘Baroness Schroeder’ (1949–2011, 2018 – по настоящее время);
- ‘Barrington Belle’ (1998–2003, 2004 – по настоящее время);
- ‘Bayadere’ (1949–1959, 1960–1965);
- ‘Bess Bockstoce’ (1977–2010, 2018 – по настоящее время);
- ‘Bill Krekler’ (1980–1992, 2017– по настоящее время);
- ‘Black Velvet’ (1989–1993, 2013–2022);
- ‘Do Tell’ (1998–2010, 2014 – по настоящее время);
- ‘Etched Salmon’ (1988–1998, 2016 – по настоящее время);
- ‘Eugene Verdier’ (1948–1962, 1963–1967);

- ‘Inspecteur Lavergne’ (1949–2010, 2016 – по настоящее время);
- ‘Mary Eddy Jones’ (1998–2001, 2013 – по настоящее время);
- ‘Mary Woodbury Shaylor’ (1948–1960, 1961–1988);
- ‘Madame Delache’ (1948–2010, 2015–2022);
- ‘Madame Marine’ (1948–2010, 2011–2020);
- ‘Mont Blanc’ (1949–2010, 2014–2020);
- ‘Prairie Moon’ (1979–2001, 2013 – по настоящее время);
- ‘Red Beauty’ (1980–2010, 2013 – по настоящее время);
- ‘Starlight’ (1983–2010, 2016 – по настоящее время);
- ‘Surugu’ (1974–1988, 2014 – по настоящее время);
- ‘Вальс’ (1957–2010, 2017 – по настоящее время);
- ‘Игрушка’ (1981–1988, 2017 – по настоящее время);
- ‘Казачок’ (1980–1993, 2007 – по настоящее время);
- ‘Летний полдень’ (1957–2001, 2017 – по настоящее время);
- ‘Мирный’ (1984–1989, 2015 – по настоящее время);
- ‘Хохлома’ (1989–2010, 2013 – по настоящее время);
- ‘Червонный Оксамит’ (1989–2005, 2006 – по настоящее время).

Значительная часть повторно включенных в коллекционный фонд сортов была утрачена не вследствие их недостаточной устойчивости, а по ряду других причин, в первую очередь – при массовой пересадке коллекционных образцов.

В рамках исследования было проведено распределение всех испытанных сортов по месту их происхождения (рис. 2).

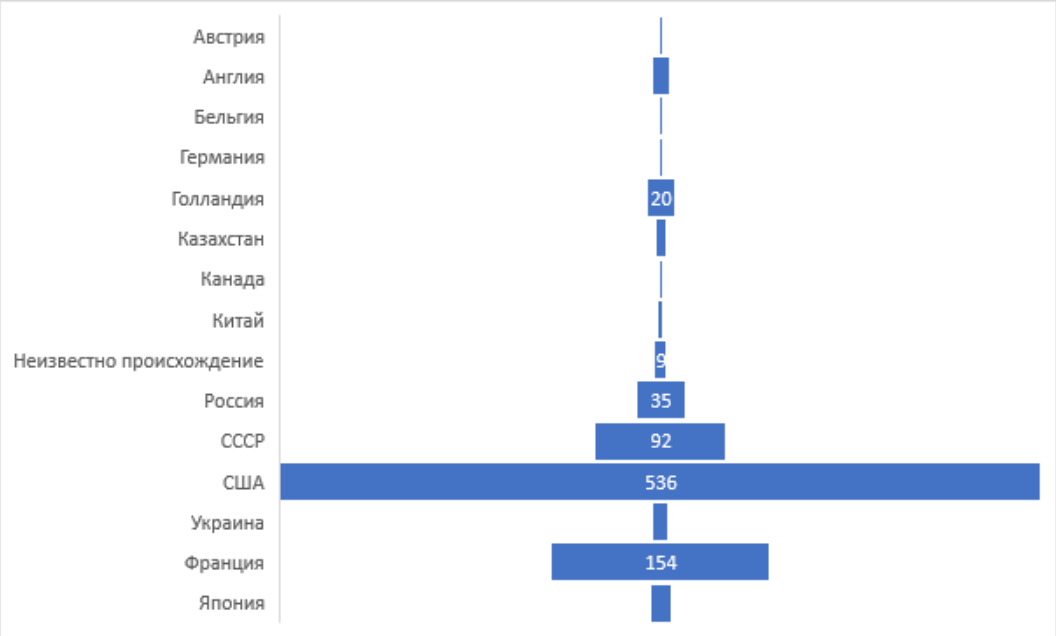


Рис. 2. Распределение испытанных в лаборатории декоративных растений ГБС РАН сортов рода *Paeonia* по стране происхождения

[Distribution of cultivars tested in the laboratory of ornamental plants of the MBG RAS of the genus *Paeonia* by country of origin]

На рис. 2 видно, что наибольшее количество испытанных в лаборатории декоративных растений – сорта американской селекции (536 наименований – 59.4%). Сорта из Австрии и Бельгии были представлены за весь период существования коллекции единично (‘Gillian’ – Австрия, ‘François Ortegat’ – Бельгия). В коллекции было зафиксировано 2 сорта (0.2%) канадской селекции – ‘Ann Cousins’ и ‘Coral'n Gold’, 3 сорта (0.3%) – немецкой селекции (‘Aviateur Bleriot’, ‘Lorch’, ‘Wiesbaden’), 7 сортов (0.8%) из Казахстана (‘Алатау’, ‘Владимир Дубров’, ‘Ирина Астафьева’, ‘Людмила Аскарова’, ‘Оригинал’, ‘Серенада’, ‘Солнечный день’). Достаточное количество сортов (154 наименования – 17.1%) французской селекции. Сорта селекции СССР были представлены 92 наименованиями (10.2%).

Кроме того, было проведено распределение по стране происхождения тех сортов, что входят в современный коллекционный фонд лаборатории декоративных растений (рис. 3).

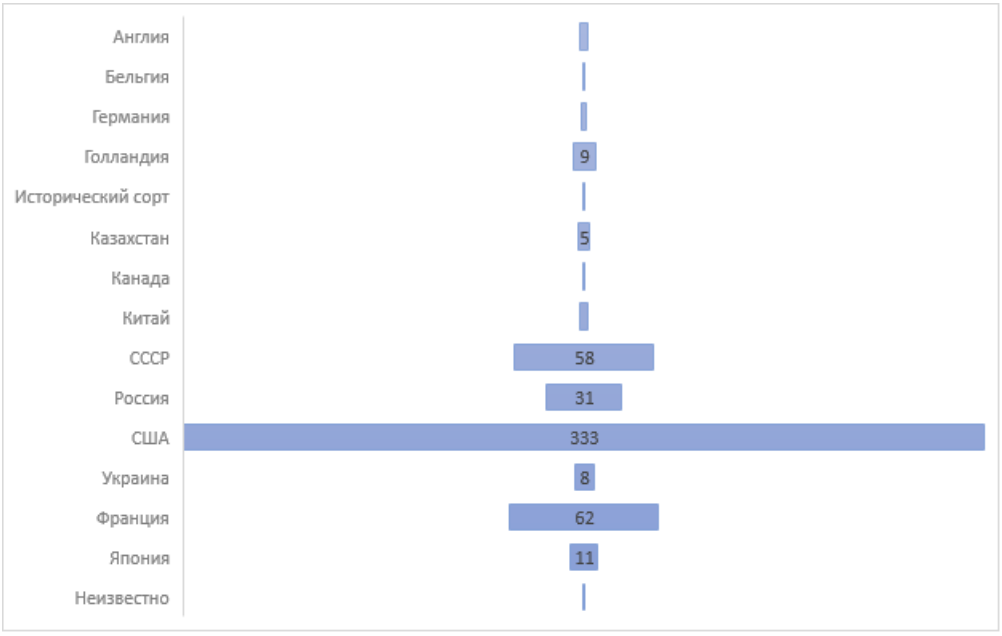


Рис. 3. Распределение сортов рода *Paeonia*, входящих в современный коллекционный фонд лаборатории декоративных растений ГБС РАН, по стране происхождения

[Distribution of cultivars of the genus *Paeonia* included in the modern collection fund of the laboratory of ornamental plants of the MBG RAS by country of origin]

Из данных рис. 3 видно, что тенденция сохраняется и в настоящее время: больше всего сортов (включая и те, что находятся на интродукционном испытании) родом из США – 63.1% (333 наименования). По данным осенней инвентаризации 2025 г., в коллекции сохранился только 1 сорт канадской селекции (‘Ann Cousins’) и 1 из Бельгии (‘Francois Ortegast’). В коллекции зафиксировано 2 сорта (‘Advance’ и ‘La Pionse’ – исторический сорт), страна происхождения которых неизвестна. Незначительно количество сортов родом из Германии (2 сорта), Англии (3 сорта), Китая (3 сорта). Сорта из СССР, Франции, а также российские сорта, зарегистрированные после 1991 г., представлены были в те или иные годы в коллекционном фонде в достаточном количестве (58, 62, 31 соответственно).

В рамках исследования было проанализировано, сколько лет сохраняются в коллекционном фонде те сорта, которые по данным инвентаризации 2025 г. числятся в коллекции лаборатории декоративных растений (рис. 4).

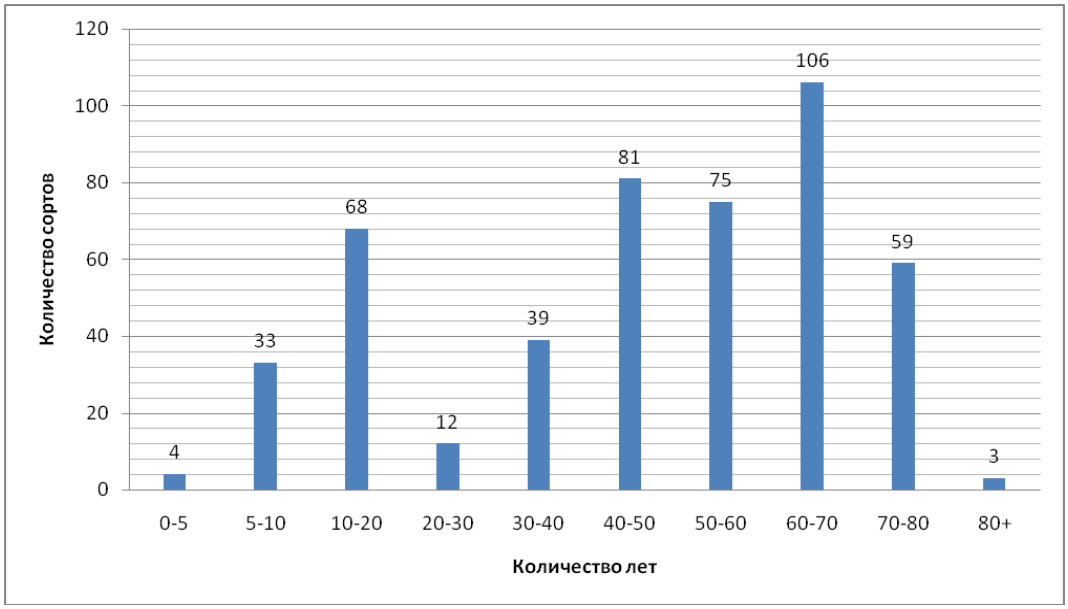


Рис. 4. Срок жизни сортов *Paeonia* в коллекции лаборатории декоративных растений ГБС РАН

[The life span of *Paeonia* cultivars in the collection of the laboratory of ornamental plants of the MBG RAS]

На рис. 4 показано, что больше всего сортов (106 наименований), прошедших через коллекционный фонд лаборатории декоративных растений, сохранялись в коллекции 60–70 лет. 81 и 75 наименований фиксировалось в коллекции 40–50 и 50–60 лет соответственно. 4 сорта фиксировались в коллекции до 5 лет (‘Yin Yang Shan, ‘Zi Xia Ying Xue’, ‘Horizon’, ‘Callie's Memory’). С момента создания коллекции (с 1945 г. по 2025 г.) из 26 сортов сохранились только 3 – ‘François Ortegat’, ‘Madame Ducel’, ‘Madame Rosa Randotier’ (рис. 5).



а) б) в)

Рис. 5. Сорта, сохранившиеся в коллекционном фонде лаборатории декоративных растений ГБС РАН с 1945 по 2025 г.: а) ‘Madame Rosa Randotier’, б) ‘Madame Ducel’, в) ‘François Ortegat’

[Cultivars preserved in the collection fund of the laboratory of ornamental plants of the MBG RAS from 1945 to 2025: a) ‘Madame Rosa Randotier’, b) ‘Madame Ducel’, c) ‘François Ortegat’]

В ходе работы были собраны и обобщены данные по количеству лет включения в коллекционный фонд тех сортов, которые по различным причинам выбыли из коллекции (рис. 6).

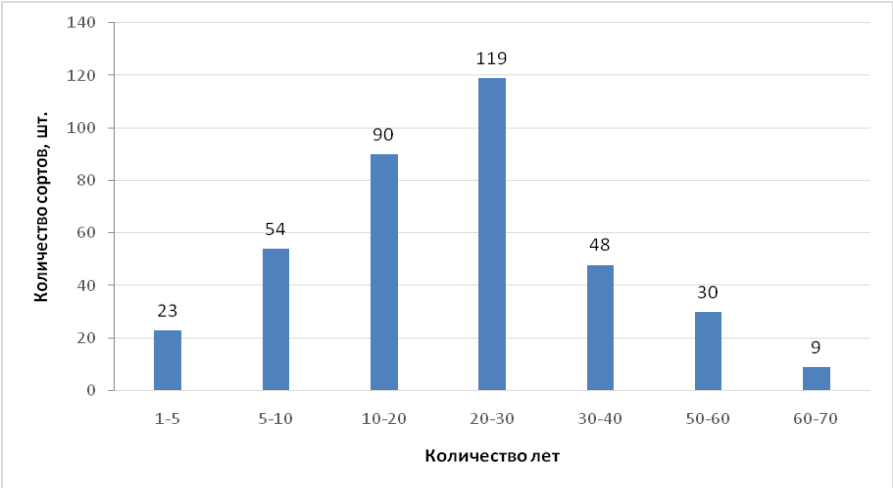


Рис. 6. Количество лет нахождения в коллекции выпавших сортов

[The number of years spent in the collection of dropped cultivars]

На рис. 6 показано, что бóльшая часть выбывших из коллекции сортов (119 наименований) числилась в коллекции длительное время – 20–30 лет. 23 сорта были включены в коллекцию всего 1–5 лет, но эта цифра может быть недостаточно точной, т. к. значительная часть из этих сортов была удалена из коллекции еще во времена СССР, а данные о них были получены из полевых журналов и отчетов.

Заключение

Коллекция представителей рода *Paeonia* – одна из старейших в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина РАН. Всего за период с 1945 по 2025 г. было испытано 903 сорта.

Выявлено, что в 1988 г. было зафиксирован максимальное количество сортов – 569 наименований.

За весь период исследований было отмечено 2 резких увеличения количества сортов: 1945–1949 гг. и 1961–1990 гг.

Установлено, что с момента создания коллекции до настоящего времени сохранились 3 сорта – ‘François Ortegat’, ‘Madame Ducel’, ‘Madame Rosa Randotier’.

Выявлено, что больше всего сортов, испытанных в коллекции лаборатории декоративных растений, были родом из США – 63.1% (333 наименования). Сорта из СССР, Франции, а также российские сорта, зарегистрированные после 1991 г., представлены были в те или иные годы в коллекционном фонде в достаточном количестве.

Установлено, что 60–70 лет сохранялись в коллекции 106 сортов, 50–60 лет – 75 сортов и 40–50 лет – 81 сорт.

Список источников

1. Баканова В.В. Цветочно-декоративные многолетники открытого грунта. Киев: Наукова думка, 1983. 156 с.
2. Былов В.Н. Основы сравнительной сортооценки декоративных растений при интродукции: автореф. дис. … докт. биол. наук: 06.01.05. М., 1976. 42 с.
3. Гайшун В.В. Пионы. М.: Издательский дом МСП, 2003. 32 с.
4. Декоративные многолетники: краткие итоги интродукции в Главном ботаническом саду. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 333 с.
5. Дубров В.М. Пионы. М.: Фитон XXI, 2016. 208 с.
6. Зоны морозостойкости. [Электронный ресурс] // Википедия UTL: https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%BE%D0%BD%D1%8B_%D0%BC%D0%BE%D1%80%D0%BE%D0%B7%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%BE%D0%B9%D0%BA%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B8?ysclid=mrov5bjav1595210992 (дата обращения: 10.06.2026).
7. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М., 1975. 28 с.
8. Русанов Ф.Н. Новые методы интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. 1950. Вып. 7. С. 27-36.
9. Травянистые декоративные многолетники Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН: 60 лет интродукции. М.: Наука, 2009. 396 с.
10. Цветочно-декоративные травянистые растения (краткие итоги интродукции). М.: Наука, 1983. 272 с.
11. Bondorina I.A. et al. Collection Fund of the Laboratory of Ornamental Plants of the Tsitsin Main Botanical Garden: Historical Overview and Current State // Moscow University Biological Sciences Bulletin. 2020. Vol. 75(2). P. 83–88. DOI: 10.3103/S0096392520020017. EDN: BTTMJT.
12. Help me find // Peonies. URL: https://helpmefind.com/gardening/peonies/ (дата обращения: 10.06.2026).
13. Rogers A. Peonies. Portland: Timber Press, 1995. 295 p.
14. The American Peony Society. URL: http://www.americanpeonysociety.org (дата обращения: 20.06.2026).

References

1. Bakanova V.V. *Czvetochno-dekorativny`e mnogoletniki otkry`togo grunta*. [Flower-decorative perennials of the open ground]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1983. 156 p. (In Russ.).
2. Bylov V.N. *Osnovy` sravnitel`noj sortoocenki dekorativny`x rastenij pri introdukcii*: *avtoref. diss. doct. biol. nauk* [Fundamentals of comparative variety assessment of ornamental plants during introduction. Abstract Doct. Diss.]. Moscow, 1976. 42 p. (In Russ.).
3. Gaishun V.V. *Piony* [Peonies]. Moscow, SME Publ. House, 2003. 32 p. (In Russ.).
4. *Dekorativny`e mnogoletniki: kratkie itogi introdukcii v Glavnom botanicheskom sadu* [Decorative perennials: brief results of the introduction in the Main Botanical Garden]. Moscow, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1960. 333 p. (In Russ.).
5. Dubrov V.M. *Piony* [Peonies]. Moscow, Phyton XXI Publ., 2016. 208 p. (In Russ.).
6. *Zony morozostojkosti. Vikipediya* [Hardiness zone. Wikipedia]. (In Russ.). Available at: https://ru.wikipedia.org/wiki/%D0%97%D0%BE%D0%BD%D1%8B_%D0%BC%D0%BE%D1%80%D0%BE%D0%B7%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%BE%D0%B9%D0%BA%D0%BE%D1%81%D1%82%D0%B8?ysclid=mrov5bjav1595210992 (accessed 10.06.2026)].
7. *Metodika fenologicheskix nablyudenij v botanicheskix sadax SSSR* [The methodology of phenological observations in the botanical gardens of the USSR]. Moscow, 1975. 28 p. (In Russ.).
8. Rusanov F.N. [New methods of plant introduction]. *Byulleten` GBS*. Iss. 7 (1950): 27-36. (In Russ.).
9. *Travyanisty`e dekorativny`e mnogoletniki Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Cicina RAN: 60 let introdukcii* [Herbaceous ornamental perennials of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences: 60 years of introduction]. Moscow, Nauka Publ., 2009. 396 p. (In Russ.).
10. *Czvetochno-dekorativny`e travyanisty`e rasteniya (kratkie itogi introdukcii)* [Floral and ornamental herbaceous plants (summary of the introduction)]. Moscow, Nauka Publ., 1983. 272 p. (In Russ.).
11. Bondorina I.A., Kabanov A.V., Mamaeva N.A., Khokhlacheva J.A. Collection Fund of the Laboratory of Ornamental Plants of the Tsitsin Main Botanical Garden: Historical Overview and Current State. *Moscow Uni-*

versity Biological Sciences Bulletin. V. 75, No. 2 (2020): pp. 83-88. DOI: 10.3103/S0096392520020017. EDN: BTTMJT.
12. Help me find. Peonies. Available at: https://helpmefind.com/gardening/peonies/ (accessed 10.06.2026).
13. Rogers Allan. Peonies. Portland, Timber Press, 1995. 295 p.
14. The American Peony Society. Available at: http://www.americanpeonysociety.org (accessed 20.06.2026).

Статья поступила в редакцию 17.09.2026; одобрена после рецензирования 24.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 17.09.2026; approved after reviewing 24.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторе
А. В. Гусев – младший научный сотрудник лаборатории декоративных растений.
Information about the author
A. V. Gusev – Junior Researcher of the Laboratory of Ornamental Plants.

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 263–271.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 263–271.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 582.688.4:581.145.1:581.5(470.13)
EDN: DZRWFI
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-263-271

Антэкологические особенности *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. при интродукции на Севере

Светлана Алексеевна Мифтахова
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Республика Коми, Россия, mifs@ib.komisc.ru

Аннотация. В северных регионах остро стоит вопрос с новыми полезными растениями, обладающими широким диапазоном использования. Одним из таких многофункциональных растений является *Actinidia kolomikta*. Изучены морфометрические особенности мужского и женского цветка, что дает представление о генеративных структурах данного растения в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми. Отмечено, что мужские цветки крупнее женских, в отличие от цветков в естественных условиях обитания. Выявлены аномалии в стерильных частях как женских, так и мужских цветков, в фертильных – только в женских. Описаны особенности цветения и опыления интродуцированного образца *A. kolomikta*. Установлена длительность цветения как мужских, так и женских растений. Растение двуполое, в связи с чем, для вида характерна ксеногамия при помощи энтомофилии. Специализация к энтомофилии выражена тремя видами аттракции: пищевой (пыльца), зрительной (пестрые листья и белый венчик) и обонятельной (приятный запах). Особенностью данного растения является то, что при зрительной аттракции помимо цветков участвуют пестрые листья, являясь навигатором для насекомых-опылителей. С середины сентября на женском растении наблюдается созревание плодов, обладающих прекрасными вкусовыми качествами.

Ключевые слова: *Actinidia kolomikta*, морфология цветка, интродукция, функциональная диэция, цветение, опыление, Республика Коми

Для цитирования: Мифтахова С. А. Антэкологические особенности *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. при интродукции на Севере // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 263–271. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-263-271.

Финансирование: работа проведена на экспериментальной базе УНУ «Научная коллекция живых растений Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН», регистрационный номер 507428. Исследования выполнены в рамках государственного задания по теме «Оценка влияния климатических условий Севера на процессы репродукции ресурсных растений». № в системе ЕГИСУ 1022041300181-3.

BOTANY

Original article

Anthecological features of *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. during introduction in the North

Svetlana A. Miftakhova
Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar, Komi Republic, Russia, mifs@ib.komisc.ru

Abstract. In the North, there is an urgent need for new useful plants with a wide range of applications. One such multifunctional plant is *Actinidia kolomikta*. The morphometric features of male and female flowers were studied, providing insight into the generative structures of this plant under the conditions of the middle taiga subzone of the Komi Republic. It was noted that male flowers are larger than female ones, unlike flowers in their natural habitat. Anomalies were revealed in the sterile parts of both female and male flowers, and in the fertile parts—only in female flowers. The flowering and pollination characteristics of the introduced *A. kolomikta* specimen are described. The duration of flowering for both male and female plants was determined. The plant is dioecious; therefore, xenogamy via entomophily is characteristic of this species. Specialization for entomophily is expressed through three types of attraction: food (pollen), visual (variegated leaves and white corolla), and olfactory (pleasant scent). A distinctive feature of this plant is that, in addition to flowers, variegated leaves partici-

© Мифтахова С. А., 2026

pate in visual attraction, serving as navigators for insect pollinators. From mid-September, fruit ripening is observed on female plants, with fruits possessing excellent taste qualities.

Keywords: *Actinidia kolomikta*, flower morphology, introduction, functional dioecy, flowering, pollination, Komi Republic

For citation: Miftakhova S. A. [Anthecological features of *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. during introduction in the North]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 263-271. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-263-271.

Financing: the work was carried out at the experimental base of the Unique Scientific Installation "Scientific Collection of Living Plants of the Botanical Garden of the Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences," registration number 507428. The research was performed within the framework of the state assignment on the topic "Assessment of the Impact of Northern Climatic Conditions on Reproductive Processes of Resource Plants." No. in the EGISU system: 1022041300181-3.

Введение

Представители рода *Actinidia* Lindl. являются ценными плодовыми культурами, издревле используемыми в Китае, на родине своего происхождения. Данный род насчитывает 54 вида и 21 разновидность [Hongwen, 2016]. Он имеет широкое географическое распространение в Восточной Азии, произрастая от экватора до умеренно холодных регионов на севере (до 50° широты) [Ferguson, 1990]. Такое распространение означает, что *Actinidia* является компонентом как голарктического, так и палеотропического флористических царств.

Растения рода *Actinidia* – деревянистые лианы с опадающими осенью листьями. Цветки собраны по 3 в пазухах листьев или располагаются одиночно. Гинецей состоит из многих плодолистиков, а на завязи лучевидно расходятся стилодии с расположеными сверху рыльцами, что нашло отражение в названии растения, которое произошло от греческого aktinos – луч, eidos – вид [Кожевников, 1981].

Представители рода *Actinidia* обладают широким спектром фармакологических свойств и применяются для лечения различных заболеваний. Наиболее известны и изучены *A. deliciosa* (A. Chev.) C.F. Liang & A.R. Ferguson и *A. chinensis* Planch., которые служат основой для промышленного производства киви – одного из самых продаваемых и популярных фруктов в мире [Nishiyama, 2007]. Эта культура обладает большой пищевой и лекарственной ценностью благодаря высокому содержанию необходимых организму человека веществ, таких как аскорбиновая кислота, полифенолы, флавоноиды, целлюлоза, различные аминокислоты и минералы [Guan et al., 2011].

На российском Дальнем Востоке произрастают четыре представителя рода *Actinidia*: *A. arguta* (Siebold et Zucc.) Planch. ex Miq. (а. острозубчатая), *A. kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim (а. коломикта), *A. polygama* (Siebold et Zucc.) Maxim. (а. полигамная) и *A. giraldii* Diels (а. Джиральда) [Денисов, 2003][1].

В России значительная работа по сохранению разнообразия рода *Actinidia* ведется в Центре сохранения, поддержания и изучения генофонда ГНУ ВСТИСП Россельхозакадемии (бывшем Московском отделении ВИР им. Н.И. Вавилова). Под руководством Э.И. Колбасиной была собрана большая коллекция редких ягодных культур, включающая около 200 образцов рода *Actinidia* [Козак, Имамкулова, Медведев, 2017]. Особый интерес в условиях Севера представляет *Actinidia kolomikta* (актинидия коломикта), как наиболее зимостойкий вид актинидий. Это летнезеленая, листопадная, теневыносливая двудомная древовидная лиана. На Дальнем Востоке она является реликтом тургайской флоры [Денисов, 2003] и имеет японо-китайский тип ареала, заходя на север дальше других видов этого рода [Атлас ареалов…, 1983]. В природе актинидия коломикта распространена в южной части Хабаровского края, в Приморском крае, на Сахалине и Курильских островах, в Корее, Японии и Китае, где встречается в смешанных и хвойных лесах, предпочитая полутенистые места [Семейство Актинидиевые, 1966]. Это многофункциональное растение. Используется в зеленом строительстве для вертикального озеленения, в пищу и в качестве лекарственного сырья, а также служит исходным материалом для селекционных целей. Ее плоды богаты различными биологически активными веществами [Растительные …, 1985]. Еще Мичурин И.В. [1948] писал, что актинидия коломикта в будущем займет одно из ведущих мест в средней и северной России в числе плодовых растений, даже вытеснив виноград благодаря лучшим качеством своих плодов. В качестве достоинств он отмечал устойчивость актинидии к различным болезням и вредителям, а также позднее цветение, помогающее избегать повреждений от поздних весенних заморозков. Однако широкого распространения данный вид ни в озеленении, ни как плодово-ягодная культура до настоящего времени ни получил. Возможно, это связано с его малой изученностью. В северных условиях остро стоит вопрос о расширении ассортимента полезных культур. Введение в культуру Республики Коми такого растения

[1] Т.Г. Буч [1991] вслед за В.Н. Ворошиловым, [1982], считает, что это не самостоятельный вид, а разновидность *A. argute* (*A. arguta* var. *giraldii* (Diels) Worosch.). *Прим. отв. ред.*

позволило бы повысить продовольственную безопасность региона и увеличить ассортимент декоративных растений.

A. kolomikta относится к диэцичным видам. Однако сведения по морфологии цветков разных половых форм и биологии цветения единичны и очень отрывочны. При изучении *A. kolomikta* внимание в основном сосредоточено на селекции сортов [Chesoniene, Daubaras, 2009], биохимическом составе плодов [Guan et al, 2011; Chesoniene et al, 2022; Latocha et al, 2025], молекулярных маркерах пола [Hale, Melo, Gustafson, 2018] и микроклональном размножении [Молканова и др., 2014; Крахмалева, Молканова, Малаева, 2019]. В литературе практически отсутствует описание цветения *A. kolomikta*, так как большинство исследований касаются в основном коммерчески ценных видов (*A. deliciosa* и *A. chinensis*). В связи с этим, представляет большой научный и практический интерес изучение особенностей генеративных структур, биологии цветения и опыления *A. kolomikta*, интродуцируемой в северном регионе. Изучение этих вопросов необходимо для установления возможности возобновляться семенным путем за пределами естественного ареала в сложных северных климатических условиях.

Объект и методы исследования

Дендрарий Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН находится в подзоне средней тайги, расположен в 8 км от г. Сыктывкара (61.6° с.ш., 50.8° в.д.). Климат умеренно континентальный со сравнительно суровой зимой и коротким и прохладным летом. За вегетационный период (150 дней), начинающийся в третьей декаде апреля при среднесуточной температуре воздуха выше +5°С, сумма суточных температур достигает 1800°С; за период активной вегетации (90–110 дней) со среднесуточными температурами +10°С и выше – 1450°С. Район интродукции достаточно увлажненный со среднегодовой суммой осадков 500–600 мм, основная масса которых выпадает в теплый период года [Атлас Республики Коми …, 1997].

Объектом исследования служили растения *Actinidia kolomikta* (Maxim. et Rupr.) Maxim. – актинидии коломикта, выращенные из семян, полученных из Главного ботанического сада РАН им. Н.В. Цицина (г. Москва), в 1997 г. Исследования проводились в 2023–2025 гг. в дендрарии Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН. При описании генеративной сферы руководствовались Атласом по описательной морфологии [Федоров, Артюшенко, 1975]. Использовали бинокуляр МБС-1. Изучение цветения и опыления проводили согласно общепринятым методикам [Пономарев, 1960; Демьянова, 2011]. Для отдельного цветка отмечали кратность его раскрывания и продолжительность жизни. Сравнение средних арифметических проводили с помощью t–критерия Стьюдента. Уровень изменчивости морфологических признаков оценивался по эмпирической шкале уровней изменчивости С.А. Мамаева [1973]. Полученные результаты обработаны статистически с использованием программы MS Excel.

Для установления периода восприимчивости рыльца к пыльце применяли методику [Robinsohn, 1924]. Для этого выбирали рыльца на разных стадиях развития цветка. Помещали в 1–2%-ный раствор $KMnO^4$ на 1–2 мин., после чего промывали проточной водой. Рыльца, восприимчивые к пыльце, окрашивались, не восприимчивые – не окрашивались.

Названия таксонов приведены согласно базе данных World Flora Online [Электронный ресурс]. режим доступа [https://www.worldfloraonline.org].

Результаты и их обсуждение

Ежегодное отрастание начинается достаточно поздно, со второй половины мая. Фаза цветения приходится на вторую декаду июня (13.06.2023, 14.06.2024, 15.06.2025).

A. kolomikta – растение диэцичное. Мужские и женские цветки располагаются на разных растениях. Соцветия цимозные, в виде кисти. Формируются в пазухах листьев, ближе к основанию побега, внутри кроны. Женские цветки чаще располагаются одиночно, реже – по 3, тогда как мужские цветки в соцветии по 3 штуки.

Строение цветка

Цветок симметричный. актиноморфный. Цветоножка боковая, тонкая, голая, по длине почти равна цветку (около 2 см). Покров цветка представлен чашечкой и венчиком. Чашечка подпестичная, несросшаяся, у женских цветков сохраняется при плодах. Чашелистики прижаты к венчику. Поверхность чашелистиков мелкобугорчатая. Венчик состоит из пяти белых свободных отклоненных лепестков яйцевидной или обратнояйцевидной формы, с цельным, иногда волнистым краем.

Мужской цветок

Цветок многотычинковый. Тычинки свободные, подпестичные, расположены в одном круге, прикреплены к основанию венчика. Цветок открывается однократно. В центре расположен рудиментарный пестик без се-

мязачатков. В цветке от 15 до 21 тычинки. Пыльники желтые голые свободные, линейной или ланцетовидной формы, вскрываются продольно по бокам. Тычиночная нить тонкая, голая, гладкая, длиннее пыльника. Андроцей свободный полимерный гаплостемонный. Морфометрические данные мужского цветка отражены в таблице.

Женский цветок

Функционально пестичный, хотя морфологически выглядит как обоеполый. В центре расположен сложный пестик, состоящий из многогнездной завязи, терминальных свободных простых стилодиев, на которых сверху расположены рыльца. Завязь верхняя, шаровидная, гладкая, голая. Плацентация свободно-центральная. Стилодии цилиндрические, отклоненные и изогнутые на верхушке. Рыльца маленькие, простые, овальные с сосочками. Гинецей полимерный синкарпный. Вокруг пестика расположены многочисленные короткие тычинки в числе от 15 до 25. Тычиночные нити прямые или слегка отклоненные, цилиндрические, тонкие, голые, гладкие, равные пыльнику. Связник сердцевидной формы. Пыльники желтые голые, свободные, вскрываются продольно по бокам, по форме линейные или ланцетовидные, ниже пестика. Пыльца стерильная. Таким образом, функционально цветок женский. Морфометрические данные женского цветка отражены в таблице.

Морфометрические показатели мужских и женских цветков *Actinidia kolomikta*
[Morphometric parameters of male and female flowers of *Actinidia kolomikta*]

№	Параметры цветка	Тип цветка	Min–max	M±m	Cv, %	t	P
1	Диаметр цветка, см	мужской	1.4–2.6	2.05 ± 0.087	16.4	**6.06**	0.000
		женский	1.0–1.8	1.41 ± 0.060	18.1		
2	Длина чашелистика, мм	мужской	3.2–4.3	3.91 ± 0.060	8.4	**4.77**	0.001
		женский	3.8–5.3	4.55 ± 0.120	10.6		
3	Ширина чашелистика, мм	мужской	1.7–2.9	2.32 ± 0.052	12.5	**3.60**	0.0013
		женский	2.2–4.3	3.05 ± 0.196	25.7		
4	Длина лепестка, мм	мужской	5.8–11.5	8.38 ± 0.330	20.6	**2.43**	0.022
		женский	6.3–8.6	7.48 ± 0.167	8.25		
5	Ширина лепестка, мм	мужской	5.5–8.9	6.90 ± 0.201	17.5	1.37	0.18
		женский	5.6–8.2	6.51 ± 0.202	11.6		
6	Длина пыльника, мм	мужской	1.5–2.1	1.84 ± 0.030	10.4	1.68	0.10
		женский	1.7–2.3	1.92 ± 0.037	7.4		
7	Ширина пыльника, мм	мужской	0.6–0.9	0.78 ± 0.030	12.6	**3.98**	0.0004
		женский	0.6–0.7	0.65 ± 0.013	7.7		
8	Длина тычиночной нити, мм	мужской	2.0–4.0	3.07 ± 0.135	24.9	**4.62**	0.000
		женский	1.5 - 3.0	2.32 ± 0.090	17.6		
9	Длина завязи, мм	мужской	–	–	-	-	-
		женский	2.8–3.3	3.04 ± 0.043	5.53		
10	Ширина завязи, мм	мужской	–	–	-	-	-
		женский	2.3–2.8	2.55 ± 0.041	6.26		
11	Длина стилодиев, мм	мужской	–	–	-	-	-
		женский	2.7–3.8	3.21 ± 0.077	9.7		

Примечание. Условные обозначения: Min–max – минимальные и максимальные значения признака; M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка; Cv – коэффициент вариации; t – критерий Стьюдента, P – достоверность различий, полужирным шрифтом выделены достоверные отличия.

Данные в таблице указывают на выраженную морфологическую дифференциацию мужских и женских цветков *A. kolomikta*. Мужские цветки в условиях интродукции оказались крупнее женских, имеют рудиментарный пестик, более длинные тычиночные нити и фертильную пыльцу. Женские цветки характеризуются меньшим размером, наличием полимерного гинецея и стерильных коротких тычинок. Преобладание размеров мужских цветков над женскими противоположно данным для естественных условий произрастания и не согласуется с литературными источниками [Денисов, 2003]. Вероятно, это является экологической адаптацией к сложным условиям Севера.

У мужских цветков наблюдается больший по сравнению с женскими разброс по длине лепестка, что может указывать на большую фенотипическую пластичность. У женских цветков чашелистики достоверно длиннее и шире, что вероятно, связано с защитной функцией развивающейся завязи. В женских цветках также присутствуют тычинки, но они стерильны. У мужских цветков тычиночные нити значительно длиннее, чем у женских, что необходимо для выноса фертильных пыльников для эффективного

переноса пыльцы. Размер пыльников в мужских и женских цветках мало отличается, что указывает на их важную аттрактивную функцию, что было показано на растениях A. polygama [Kawagoe, Suzuki, 2004].

Параметры как мужского, так и женского цветков изменяются от очень низкого до повышенного уровня изменчивости. Наиболее стабильны параметры завязи в женском цветке. Более всего вариабельны ширина чашелистика женского цветка (коэффициент варьирования признака 25.7%), длина тычиночной нити (24.9%) и длина лепестка в мужских цветках (20.6%). Средний уровень изменчивости отмечался е мужских цветков для диаметра (16.4 и 18.1% соответственно), ширины лепестка в мужском цветке (17.5%) и длины тычиночной нити в женском (17.6%). В целом все это может указывать на умеренную пластичность данного вида.

Одновременно с нормально сформированными цветками отмечены и аномальные. У мужских цветков они затрагивали только стерильные части (наличие 3 или 4 чашелистиков, 3 или 4 лепестков). У женских растений тераты отмечены как в стерильных (3 или 4 чашелистика, 6 лепестков) так и фертильных частях (срастание стилодиев). Вероятно, недоразвитие чашелистиков и лепестков является проявлением модификационной изменчивости, возникшей под влиянием внешней среды. Аналогичные изменения наблюдали и на других видах [Мифтахова, 2025].

Функциональный диэцизм является репродуктивным признаком растений рода *Actinidia* [Ferguson, 1990]. Растения демонстрируют скрытую двудомность, при которой мужские цветки имеют фертильные пыльники и рудиментарные плодолистики, а женские – фертильные плодолистики и функционально стерильные пыльники. Исследования на растениях *A. deliciosa* показали, что нефункциональность пыльцевых зерен в женских цветках обусловлена деградацией среднего слоя и тапетума [Falasca et al., 2013]. Несмотря на то, что у функционально женских цветков значительно более высокие затраты ресурсов на один цветок по сравнению с мужским, но в то же время в функционально женских цветках наблюдаются относительно низкие затраты ресурсов на поддержание стерильных тычинок, сокращение которых может поставить под угрозу функциональность женской репродуктивной системы и снизить привлекательность для опылителей [He et al., 2026]**.**

Экология цветения и опыления

При подготовке к цветению растения проходят поэтапно качественные изменения. В фазе плотного бутона у женского цветка тычинки согнуты вдвое. Основной объем занимает завязь. Стилодии отогнуты в разные стороны и сверху накрывают верхушку завязи. Снизу пыльников щель, через которую видна пыльца. У мужского цветка тычинки согнуты и плотно закрывают собой рудиментарный пестик. В фазе белого рыхлого бутона у женского цветка частично вскрываются пыльники со стерильной пыльцой. Белые стилодии куполообразно накрывают тычинки, которые ниже пестика. В это время рыльца уже готовы к восприятию пыльцы. У мужского цветка тычинки начинают приподниматься, но все еще закрывают собой рудиментарный пестик. В фазе цветения лепестки отгибаются. В женских цветках стилодии и стерильные тычинки выпрямляются. К началу цветения рыльца становятся влажными. В мужских цветках тычиночные нити выпрямляются, пыльники вскрываются. В фазе отцветания в женских цветках разрастается завязь и опадают лепестки. Мужские цветки полностью опадают. Мужские цветки цветут от 5 до 8 дней, женские от 3 до 7 дней.

Поскольку цветки и соцветия скрыты внутри кроны, то ветроопыление маловероятно. Основную роль в опылении играют насекомые. Изучение цветка *A. kolomikta* показало, что он привлекает многочисленные виды насекомых, использующих его аттрактанты, и не имеет строгой специализации для опыления каким-либо одним видом. Цветок *A. kolomikta* не образует нектара, что снижает энергозатраты растения. Пыльцевая аттракция есть как в тычиночном, так и в пестичном (стерильная пыльца) цветках. Пыльца хорошо представлена и легко доступна. В мужском цветке пыльца выполняет две функции: первичную – в качестве микроспор и вторичную – в качестве аттрактанта, в женском – только в качестве аттрактанта. На растениях *A. polygama* было показано, что стерильные тычинки в функционально женском цветке увеличивали частоту посещения насекомыми-опылителями и последующее завязывание плодов [Kawagoe, Suzuki, 2004].

Особенностью растений *A. kolomikta* является побеление листьев на концах репродуктивных побегов на верхушке кроны во время цветения. Лист белеет, начиная с верхушки, целиком, либо частично, приобретая пестрый окрас. В условиях густого полога кроны, создающего физическое препятствие для обнаружения цветков издалека, белые листья функционируют как направляющие для опылителей. Насекомые благодаря демонстрации белых листьев могут точно определять местоположение цветков. Опылители сначала замечают белые листья, а затем перемещаются к цветкам во внутренней части кроны. Белые листья, работая на контрасте с окружающей зеленью, выступают в качестве аттрактанта дальнего действия, а белые цветки под пологом – ближнего, создавая кумулятивный эффект. По мнению Zhen-Xing et al. [2020], растения *A. kolomikta* использовали два механизма для избегания более высоких затрат на размножение: минимальные репродуктивные вложения и максимальная компенсация. Белые листья поддерживали 75–85% скорости фотосинтеза по сравнению с зелеными во время цветения благодаря структурным изменениям. Количество белых листьев у мужских растений больше, чем у женских. Поскольку репродуктивные затраты у женских растений более высокие, так как включают производство семян и плодов, то уменьшение количества белых листьев у жен-

ских растений является адаптацией, направленной на увеличение общей скорости фотосинтеза и компенсации затрат [Zhen-Xing et al., 2020].

Основным органом зрительной аттракции в цветке является белый венчик и желтые пыльники. Белый цвет является предпочтительным для большинства опылителей. Известно, что высокоорганизованные насекомые воспринимают контрасты как между цветком и окружающей средой, так и внутри цветка. Ночные насекомые сильнее реагируют на контрасты между цветком и фоном, а дневные опылители больше реагируют на контрасты внутри цветка [Феги, Ван дер Пейл, 1982], которыми в данном случае являются желтые пыльники. Вероятно, цветок *A. kolomikta* приспособлен для опыления как дневными, так и ночными насекомыми.

Обонятельная аттракция также играет важную роль. На образование пахучих веществ тратится огромное количество химической энергии. В мужских цветках *A. kolomikta* обнаружено около 16, а в женских около 17 летучих соединений [Stasiak, Latocha, 2020]. Для обоих полов характерно высокое разнообразие терпенов и схожий состав летучих веществ, но различается относительное содержание основного монотерпена β-мирцена (75% в мужских цветках и 67% в женских), а также бета-цитронеллола, транс-гераниола и нерола [Stasiak, Latocha, 2020].

Цветок *A. kolomikta* энтомофильный, но не обладает четкой специализацией для определенного вида опылителей. В естественных условиях существования его посещают представители четырех отрядов: перепончатокрылые, двукрылые, жесткокрылые и чешуекрылые [Zhen-Xing et al., 2020]. Такие признаки, как простой и неглубокий цветок светлой окраски с отчетливо выступающими наружу репродуктивными органами, указывают на миофилию. Двукрылые играют важную роль в опылении маленьких цветков в неблагоприятных северных районах, компенсируя ограниченные транспортные возможности своей многочисленностью [MacLean, Jr., Pitelka, 1971; Inouye et al., 2015].

После успешного опыления женского цветка стилодии подсыхают, опадают лепестки, и начинается рост завязи. Плодоношение отмечается с конца первой декады июля (7.07.2023, 8.07.2024, 9.07.2025). Полное созревание плодов происходит неравномерно, начиная с середины сентября. Плод – ягода. Плоды небольшие, цилиндрической формы, около 1.6 см в длину и 1.1 см в ширину. Обладают прекрасными вкусовыми качествами, но после полного созревания быстро осыпаются. Вполне может стать альтернативой киви на Севере.

Выращивание *A. kolomikta* в дендрарии Ботанического сада Института биологии показало, что данный образец можно использовать как ягодную культуру, так и как декоративную даже без селекционной доработки.

Заключение

В ходе исследований изучены генеративные структуры интродуцированного в условия Севера многофункционального растения *Actinidia kolomikta*. Строение цветков в целом соответствует видовым признакам. Растение диэцичное, что определяет ксеногамный тип опыления. Из-за расположения цветков и соцветий в глубине кроны агентами опыления выступают исключительно насекомые. Для вида характерно побеление листьев во время цветения, которые выполняют двойную функцию (зрительная аттракция и поддержание фотосинтеза). Условия Севера наложили отпечаток на морфологию как мужских, так и женских цветков. Мужские цветки оказались крупнее женских в отличие от цветков в естественных условиях обитания. Отмечены аномалии как в мужских, так и в женских цветках. Несмотря на это, данный образец ежегодно плодоносит, что позволяет рекомендовать его для дальнейшего использования даже без селекционной доработки, как пищевое растение, так и как декоративное.

Список источников

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР / под ред. П.С. Чикова. М.: Картография, 1983. С. 340.

2. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии / отв. ред. А.И. Таскаев. М.: Дрофа, 1997. 115 с.

3. Буч Т.Г. Род 1. Актинидия – Actinidia // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 5. СПб.: Наука, 1991. С. 117–119.

4. Ворошилов В.Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с.

5. Демьянова Е.И. О постановке антэкологических наблюдений в условиях интродукции // Ботанический журнал. 2011. Т. 98, № 8. С. 1127–1134.

6. Денисов Н.И. Деревянистые лианы российского Дальнего Востока. Владивосток. 2003. 348 с.

7. Кожевников В.П. Семейство актинидиевые // Жизнь растений. Т. 5(2), М.: Просвещение, 1981, С. 86–87.

8. Козак Н.В., Имамкулова З.А., Медведев С.М. *Actinidia arguta* в коллекции редких ягодных культур ФГБНУ ВСТИСП // Сборник научных трудов ГНБС. 2017. Т. 144, ч. 1. С. 24–28.

9. Крахмалева И.Л., Молканова О.И., Малаева Е.В. Особенности клонального микроразмножения разных форм перспективных сортов *Actinidia kolomikta* (Rupr. et Maxim.) Maxim. // Бюллетень ГНБС. 2019. Вып. 133. С. 80–86.

10. Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных пород. М.: Наука, 1973. 283 с.

11. Мифтахова С.А. Биология цветения *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. ex Spach при интродукции на Севере // Вестник Пермского университета. Биология. 2025. Вып. 4. С. 361–368.

12. Мичурин И.В. Сочинения. Т. II. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948. 620 с.

13. Молканова О.И. и др. Биологические особенности дальневосточных видов рода *Actinidia* Lindl. // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2014. Вып. 1. С. 42–48.

14. Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. Т. 2. М.; Л., 1960. С. 9–19.

15. Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; Семейства Paeoniaceae – Thymelaeaceae. Л.: Наука, 1985. С. 134–135.

16. Семейство Актинидиевые // Бородина Н.А. и др. Деревья и кустарники СССР / под ред. П.И. Лапина. М.: Мысль, 1966. С. 488–491.

17. Фегри К., Ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М.: Мир, 1982. 384 с.

18. Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л.: Наука, 1975. 352 с.

19. Chesoniene L., Daubaras R. Cultivars and clones of *Actinidia kolomikta* for floriculture in Lithuania // Acta Horticulturae. 2009. Vol. 813(43). P. 335–342. DOI: 10.17660/ActaHortic.2009.813.43

20. Chesoniene L. et al. Berries and Leaves of *Actinidia kolomikta* (Rupr. & Maxim.) Maxim. A Source of Phenolic Compounds // Plants (Basel). 2022. Vol. 11(2). Art. 147. DOI: 10.3390/plants11020147.

21. Falasca G. et al. Tapetum and middle layer control male fertility in Actinidia deliciosa // Annals of Botany. 2013. Vol. 112(6). P. 1045–1055. DOI: 10.1093/aob/mct173.

22. Ferguson A.R. Kiwifruit (Actinidia) // Acta horticulturae. 1990. Iss. 290. P. 601–653.

23. Guan D. et al. Antioxidant and antitumor activities of water extracts from the root of *Actinidia kolomikta* // Experimental and Therapeutic Medicine. 2011. Vol. 2(1). P. 33–39.

24. Hale I., Melo A.T.O., Gustafson H. Sex-linked molecular markers for two cold-hardy kiwifruit species, *Actinidia arguta* and *A. kolomikta* // European Journal of Horticultural Science. 2018. Vol. 83(4). P. 236–246.

25. He H. et al. Covariation in reproductive investment between sterile and fertile sex organs contributes to sterile stamens persistence in cryptically dioecious *Actinidia* // BMC Plant Biology. 2026. Vol. 26, № 244. DOI: 10.1186/s12870-025-08035-y.

26. Hongwen H. Kiwifruit: The Genus *Actinidia*. Beijing: Science Press, 2016. P. 45–167.

27. Inouye et al. Flies and Flowers III: Ecology of foraging and pollination // Journal of Pollination Ecology. 2015. Vol. 16. P. 115–133.

28. Kawagoe T, Suzuki N. Cryptic dioecy in Actinidia polygama: A test of the pollinator attraction hypothesis // Canadian Journal of Botany. 2004. Vol. 82(2). P. 214–218.

29. Latocha P. et al. Biological and Health-Promoting Potential of Fruits from Three Cold-Hardy Actinidia Species // Molecules. 2025. Vol. 30(2). Art. 246. DOI: 10.3390/molecules30020246.

30. MacLean S.F., Jr., Pitelka F.A. Seasonal Patterns of Abundance of Tundra Arthropods near Barrow // Arctic. 1971. Vol. 24, № 1. P. 19–40.

31. Nishiyama I. Fruits of the Actinidia Genus, Advances in Food and Nutrition Research // Academic Press. 2007. Vol. 52. P. 293–324.

32. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blutenuntersuchungenmethod // Sitsungsber. Akad. Wiss. 1924. Bd. 133, H. 6. S. 181–211.

33. Stasiak A., Latocha P. Comparative analysis of volatile compounds in flowers of different *Actinidia* species // Plants. 2020. Vol. 9(12). Art. 1675. DOI: 10.3390/plants9121675.

34. Zhen-Xing W. et al. Extravagant leaves display in *Actinidia kolomikta* attracting pollinators and maintaining photosynthetic capacity // bioRxiv preprint, 2020. March 5. DOI: 10.1101/2020.03.05.979500.

35. The World Flora Online [Электронный ресурс]. URL: https://www.worldfloraonline.org (дата обращения: 1.04.2026).

References

1. Chikov P.S., ed. *Atlas arealov i resursov lekarstvenny`x rastenij SSSR* [Atlas of ranges and resources of medicinal plants of the USSR]. Moscow, Kartografiya Publ., 1983, p. 340. (In Russ.).

2. Taskaev A.I., ed. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology] Moscow, Drofa Publ., 1997. 115 p. (In Russ.).

3. Buch T.G. [*Rod 1. Aktinidiya – Actinidia*]. Sosudisty`e rasteniya sovetskogo Dal`nego Vostoka [Vascular plants of the Soviet Far East]. St-Peterburg, Nauka Publ. 1991, V. 5, pp. 117-119. (In Russ.).

4. Voroshilov V.N. *Opredelitel` rastenij sovetskogo Dal`nego Vostoka* [Determinant of plants of the Soviet Far East].Moscow, Nauka Publ., 1982. 672 p. (In Russ.).

5. Demyanova E.I. [On setting up antecological observations in the conditions of introduction]. *Botanicheskij zhurnal*. V. 98, No. 8 (2011): pp. 1127-1134. (In Russ.).

6. Denisov N.I. *Derevyanisty`e liany` rossijskogo Dal`nego Vostoka* [Woody creepers of the Russian Far East].Vladivostok, 2003. 348 p. (In Russ.).

7. Kozhevnikov V.P. [The Actinidiaceae family]. *Zhizn' rasteniy* [Plant life]. Moscow, Prosveshhenie Publ., 1981, V. 5(2), pp. 86-87. (In Russ.).

8. Kozak N.V., Imamkulova Z.A., Medvedev S.M. [*Actinidia arguta* in the collection of rare berry crops of the Federal State Budgetary Budgetary Institution VSTISP]. *Sbornik nauchny`x trudov GNBS*. V. 144, p. 1 (2017): pp. 24-28. (In Russ.).

9. Kraxmaleva I.L., Molkanova O.I., Malaeva E.V. [Features of clonal micropropagation of different forms of promising Actinidia kolomikta (Rupr. et Maxim.) Maxim varieties]. *Byulleten` GNBS*. Iss. 133 (2019): pp. 80-86. (In Russ.).

10. Mamaev S.A. *Formy` vnutrividovoj izmenchivosti drevesny`x porod* [Forms of intraspecific variability of tree species]. Moscow, Nauka Publ., 1973 283 p. (In Russ.).

11. Miftakhova S.A. [Biology of *Chaenomeles japonica* flowering during introduction in the North]. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 4 (2025): pp. 361-368. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2025-4-361-368.

12. Michurin I.V. *Sochineniya* [Works]. Moscow, Leningrad, Selchozgiz Publ,, 1948, V. II. 620 p. (In Russ.).

13. Molkanova O.I., N.V. Kozak, L.N. Konovalova, E.V. Malaeva [Biological features of the Far Eastern species of the genus *Actinidia* Lindl.]. *Vestnik Udmurdskogo universiteta. Biologiya. Nauki o zemle*, Iss. 1 (2014): pp. 42-48. (In Russ.).

14. Ponomarev A.N. [Study of flowering and pollination of plants]. *Polevaja geobotanika* [Field geobotany]. Moscow, Leningrad, AN SSSR Publ., 1960, V. 2, pp. 9-19. (In Russ.).

15. *Rastitel`ny`e resursy` SSSR: Czvetkovy`e rasteniya, ix ximicheskij sostav, ispol`zovanie* [Plant resources of the USSR: Flowering plants, their chemical composition, use; Family Paeoniaceae – Thymelaeaceae]. Leningrad, Nauka Publ., 1985, pp. 134-135. (In Russ.).

16. Borodina N.A. et al. [The Actinidiaceae family]. In: Lapin P.I., ed. *Derev'ya i kustarniki SSSR*. [Trees and shrubs of the USSR]. Moscow, My`sl` Publ., 1966, pp. 488-489. (In Russ.).

17. Fegri K., Van der Pale L. *Osnovy` e`kologii opy`leniya* [Fundamentals of pollination ecology]. Moscow, Mir Publ., 1982. 384 p. (In Russ.).

18. Fedorov A.A., Artyushenko Z.T. *Atlas po opisatel`noj morfologii vy`sshix rastenij. Czvetok* [Atlas of descriptive morphology of higher plants. Flower]. Leningrad, Nauka Publ., 1975. 352 p. (In Russ.).

19. Chesoniene L., Daubaras R. Cultivars and clones of *Actinidia kolomikta for* floriculture in Lithuania. *Acta Horticulturae*. V. 813(43) (2009): pp. 335-342. DOI: 10.17660/ActaHortic.2009.813.43.

20. Chesoniene L., Štreimikytė P., Liaudanskas M., Žvikas V., Viškelis P., Viškelis J., Daubaras R. Berries and Leaves of *Actinidia kolomikta* (Rupr. & Maxim.) Maxim. A Source of Phenolic Compounds. *Plants* (Basel). V. 11 (2022). Art. 147. DOI: 10.3390/plants11020147.

21. Falasca G., DAngeli S., Biasi R., Fattorini L., Matteucci M., Canini A., Altamura M.M. Tapetum and middle layer control male fertility in *Actinidia deliciosa*. *Annals of Botany*. V. 112 (2013): pp. 1045-1055. DOI: 10.1093/aob/mct173.

22. Ferguson A.R. Kiwifruit (Actinidia). *Acta horticulturae*. Iss. 290 (1990): pp. 601-653.

23. Guan D., Zhang Z., Yang Y., Sugiura N., Hu H., Xing G., Liu J., Zu X., Zhang Y.. Antioxidant and antitumor activities of water extracts from the root of *Actinidia kolomikta*. *Experimental and Therapeutic Medicine*. V. 2(1) (2011): pp. 33-39.

24. Hale I., Melo A.T.O., Gustafson H. Sex-linked molecular markers for two cold-hardy kiwifruit species, *Actinidia arguta* and *A. kolomikta*. *European Journal of Horticultural Science*. V. 83(4) (2018): pp. 236-246.

25. He H., Yan H., Zhang J., Zhang L., Yang X., Tan D. Covariation in reproductive investment between sterile and fertile sex organs contributes to sterile stamens persistence in cryptically dioecious *Actinidia*. *BMC Plant Biology*. V. 26, No. 244 (2026). DOI: 10.1186/s12870-025-08035-y.

26. Hongwen H. Kiwifruit: The Genus *Actinidia*. Beijing, Science Press, 2016, pp. 45-167.

27. Inouye D.W., Larson B.M.H., Ssymank A. & Kevan P. G. Flies and Flowers III: Ecology of foraging and pollination. *Journal of Pollination Ecology*. V. 16 (2015): pp. 115-133.

28. Kawagoe T., Suzuki N. Cryptic dioecy in *Actinidia polygama*: A test of the pollinator attraction hypothesis. *Canadian Journal of Botany*. V. 82(2) (2004): pp. 214-218.

29. Latocha P., Silva A.M., Moreira M.M., Delerue-Matos C., Rodrigues F. Biological and Health-Promoting Potential of Fruits from Three Cold-Hardy Actinidia Species. *Molecules*. V. 30(2) (2025). Art. 246. DOI: 10.3390/molecules30020246.

30. MacLean S.F., Jr., Pitelka F.A. Seasonal Patterns of Abundance of Tundra Arthropods near Barrow. *Arctic*. V. 24, No. 1 (1971): pp. 19-40.

31. Nishiyama I. Fruits of the Actinidia Genus, Advances in Food and Nutrition Research. *Academic Press*. V. 52 (2007): pp. 293-324.

32. Robinsohn I. Die Farbungsreaction der Narben, Stigmatochromie, als morphologische Blutenuntersuchungenmethod. *Sitsungsber. Akad. Wiss*. Bd. 133. H. 6. (1924): S. 181-211.

33. Stasiak A., Latocha P. Comparative analysis of volatile compounds in flowers of different *Actinidia* species. *Plants*. V. 9(12). (2020). Art. 1675. DOI: 10.3390/plants9121675.

34. Zhen-Xing Wang, Zi-Shan Zhang, Dan Sun, Li Chen, Chuang-Dao Jiang, Jun Ai. Extravagant leaves display in *Actinidia kolomikta* attracting pollinators and maintaining photosynthetic capacity. *bioRxiv preprint*, March 5, (2020). DOI: 10.1101/2020.03.05.979500.

35. The World Flora Online. Available at: http://www. worldfloraonline.org (accessed 1.04.2026).

Статья поступила в редакцию 20.07.2026; одобрена после рецензирования 22.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.

The article was submitted 20.07.2026; approved after reviewing 22.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторе

С. А. Мифтахова – канд. биол. наук, научный сотрудник отдела Ботанический сад.

Information about the author

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 272–282.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 272–282.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 58.04
EDN: FMAZVK
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-272-282

Морфологическая изменчивость и эколого-биологические особенности *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) на Западно-Сибирской равнине и Казахском мелкосопочнике

Борис Федорович Свириденко
Омский государственный педагогический университет, Омск, Россия, bosviri@mail.ru

Аннотация. Представлены новые данные о морфологической изменчивости и эколого-биологических особенностях *Stuckenia pectinata* (L.) Börner. Материал получен на севере Казахстана и в западносибирских регионах России в 1982–2025 гг. Выполнен анализ 125 гербарных образцов *S. pectinata* из 57 водных объектов. Отмечено, что максимальная длина побегов *S. pectinata* достигает 4.5 м. Длина листьев составляет 1.4–9.1 см, при этом популяции с листьями длиной 1.4–2.2 см отмечены впервые. Ширина листьев *S. pectinata* варьирует в пределах от 0.2 мм до 5 мм. Отмечена отрицательная зависимость ширины листьев *S. pectinata* от прозрачности воды. Длина плодиков *S. pectinata* в разных популяциях варьирует от 2.1 мм до 5.8 мм, представляя непрерывный ряд (континуум). Узколистные мелкоплодные формы с длиной плодиков 2.1–3.0 мм распространены на мелководьях до 0.1–0.7 м при прозрачности воды до дна. Крупноплодная форма с плодиками 4.5–5.0 мм длиной, известная как таксон *S. macrocarpa* (Dobrochot.) Tzvelev, является синонимом *S. pectinata*. Наиболее продуктивные популяции вида, занимающие иногда акватории до десятков квадратных километров, отмечены в хлоридно-натриевых водах с минерализацией 0.67–4.96 г/дм^3, жесткостью 4.91–28.53 мг-экв/дм^3, pH = 7.6–8.8 (9.2). Важная биологическая особенность *S. pectinata* проявляется в конце вегетационного периода. В сентябре-октябре побеги образуют в основании особый отделительный слой длиной 2–3 см, поэтому основная часть фитомассы выносится ветровыми течениями на берег, формируя береговые валы высотой до 0.5–1.0 м и протяженностью от сотен метров до нескольких километров. В итоге деструкция органического вещества и стратификация семян *S. pectinata* происходит в основном не в воде, а на суше.

Ключевые слова: *Potamogetonaceae*, *Stuckenia pectinata,* вариабельность, диагностические признаки, количественные экологические факторы, аридная и субаридная зоны, Северная Азия

Для цитирования: Свириденко Б. Ф. Морфологическая изменчивость и эколого-биологические особенности *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) на Западно-Сибирской равнине и Казахском мелкосопочнике // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 272–282. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-272-282.

BOTANY

Original article

Morphological variability and ecological and biological features of *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) in the West Siberian Plain and the Kazakh Uplands

Boris F. Sviridenko
Omsk State Pedagogical University, Omsk, Russia; bosviri@mail.ru

Abstract. Morphological variability and ecological-biological features of *Stuckenia pectinata* (L.) Börner are discussed. The material was obtained in Northern Kazakhstan and in the West Siberian regions of Russia in 1982–2025. 125 herbarium samples of *S. pectinata* from 57 water bodies were analyzed. The maximum length of shoots of *S. pectinata* is 4.5 m. The length of the leaves is 1.4–9.1 cm, and populations with 1.4–2.2 cm long leaves are reported for the first time. The width of the leaves of *S. pectinata* varies between 0.2 mm to 5 mm. The width of the leaves of *S. pectinata* was found to have a negative correlation with water transparency. The length of the fruits of *S. pectinata* in various populations continuously varies between 2.1 mm to 5.8 mm. Narrow-leaved small-fruit forms with 2.1–3 mm long fruits are common in shallow waters up to 0.1–0.7 m deep

© Свириденко Б. Ф., 2026

provided water is transparent down to the bottom. A large-fruit form with 4.5–5 mm long fruits known as taxon *S. macrocarpa* (Dobrochot.) Tzvelev is a synonym of *S. pectinata*. The most productive populations of the species, sometimes occupying water areas up to tens of square kilometers, were found in sodium chloride waters with total dissolved solids 0.67–4.96 g/dm^3, hardness 4.91–28.53 meq/dm^3, pH = 7.6–8.8 (9.2). The underground shoot system of *S. pectinata* has annual apical wintering tubers. An important biological peculiarity of *S. pectinata* is observed in the end of vegetation period. In September and October, the basal parts of the submersed shoots form a detachable layer 2–3 cm long. As a result, the submersed shoots easily detach from the underground part to be brought by wind-drift currents to the bank forming bank levees up to 0.5–1 m high and up to several kilometers long. Thus, destruction of the organic substance and stratification of *S. pectinata* seeds mostly take place not in water, but on land.

Keywords: *Potamogetonaceae*, *Stuckenia pectinata*, variability, diagnostic features, quantitative environmental factors, arid and subarid zones, North Asia

For citation: Sviridenko B. F. [Morphological variability and ecological and biological features of *Stuckenia pectinata* (*Potamogetonaceae*) in the West Siberian Plain and the Kazakh Uplands]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 272-282. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-272-282.

Введение

Stuckenia pectinata (штукения гребенчатая) – космополитный представитель семейства рдестовых (*Potamogetonaceae* Bercht. et J. Presl.), имеющий большое экологическое значение в природных и техногенных водных объектах. Вид распространен в континентальноводных и морских экосистемах. Особенно большое ценозообразующее значение *S. pectinata* имеет в лесостепной, степной и пустынной природно-климатических зонах Земли с суммой активных температур свыше 1700°С. Известны примеры массового развития *S. pectinata* в больших озерах, где одновидовые или маловидовые фитоценозы с доминированием этого вида занимают акваторию до 20–30 км^2 при проективном покрытии 80–100% (рис. 1).



Рис. 1. Фитоценоз *Stuckenia pectinata* + *Cladophora glomerata* (L.) Kütz.
в оз. Лебяжьем (Оконешниковский р-н, Омская обл.)
[Phytocenosis of *Stuckenia pectinata* + *Cladophora glomerata* (L.) Kütz. in the Lake Lebyazhy
(Okoneshnikovsky district, Omsk region)]

При этом продуктивность абсолютно-сухой массы вида в разных гидроэкотопах достигает 33–759 г/м^2 (в среднем 401 г/м^2) [Свириденко, 2000]. Клубеньки *S. pectinata*, формирующиеся в конце летнего сезона на апексах подземных столонов и достигающие в длину 1–2 см, богаты крахмалом, поэтому они обеспечивают ценным кормовым ресурсом многие виды водоплавающих птиц во время массовых сезонных перелетов и на зимовках [Формозов, 1934; Гаевская, 1966]. Костянковидные односемянные плодики, известные у всех видов семейства рдестовых [Тахтаджян,1987], также имеют кормовое значе-

ние. Костянки *S. pectinata* могут составлять от 3 до 30% объема пищевого комка желудков разных видов уток, выполняя дополнительно роль гастролитов, способствующих перетиранию створок моллюсков и других твердых кормовых объектов [Шибаев, Литвиненко, 2024].

В связи с очень обширным ареалом и высокой экологической толерантностью к ведущим факторам водной и грунтовой сред *S. pectinata* отличается значительной морфологической изменчивостью [Юзепчук, 1934; Доброхотова, 1956; Kaplan, 2002, 2008]. Морфология этого вида зависит от условий окружающей среды и значительной генетической дифференциации разных популяций [Patten, Boyer, 2023]. Широко распространенный вид *S. pectinata* демонстрирует внутривидовую генетическую изменчивость, которая структурирована географически [Fehrer et al., 2022]. Этот важный ценозообразователь и продуцент остается еще недостаточно изученным как в морфологическом, так и в экологическом отношении, поэтому дальнейшие всесторонние исследования биологии этого растения остаются актуальными.

Цель работы заключается в обобщении полевых материалов о морфологической изменчивости и эколого-биологических особенностях *Stuckenia pectinata* (L.) Börner (*Potamogeton pectinatus* L. – рдест гребенчатый), полученных в северных областях Казахстана и некоторых западносибирских регионах России.

Материалы и методы исследования

Материал получен в период 1982–2025 гг. Полевые исследования охватывали северные области Казахстана (Северо-Казахстанская, Кокчетавская, Кустанайская, Павлодарская обл.) и западносибирские регионы России (Омская, Курганская, Новосибирская, Тюменская обл., Ханты-Мансийский и Ямало-Ненецкий автономные округа). В геоморфологическом отношении район исследований расположен на Западно-Сибирской равнине и частично на Казахском мелкосопочнике. В широтном направлении район простирается от 51°22′ с.ш. на юге (оз. Кемель в Кустанайской обл) до 66°35′ с.ш. на севере (р. Таз в Ямало-Ненецком автономном округе). Была собрана гербарная коллекция *S. pectinata* в количестве 125 гербарных образцов из 57 водных объектов. Основной материал получен в озерных популяциях (до 85% образцов), остальные образцы собраны в Каратомарском, Верхнетобольском, Сергеевском водохранилищах, водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2, в водохранилищах канала Иртыш – Караганда им. К.И. Сатпаева, в реках Иртыш, Ишим, Тобол, Убаган, Таз, в некоторых малых реках и иных водных объектах.

Для оценки экологических условий обитания *S. pectinata* пробы воды из экотопов вида анализировались в гидрохимических лабораториях. В 1982–1994 гг. сбор данных выполнялся в казахстанской части района исследования. Изучалась концентрация основных ионов (Cl^-, SO_4^{2-}, HCO_3^-, K^+, Na^+, Mg^{2+}, Ca^{2+}), общая минерализация, общая жесткость, активная реакция воды. В начале работы исследования параметров воды выполнялись Т.В. Свириденко в Северо-Казахстанской комплексной гидробиологической лаборатории Казахского НИИ рыбного хозяйства. Минерализация воды определялась как сумма основных ионов, количественно определяемых в трехкратной повторности с точностью до 5% на основе общепринятых методик [Алекин, Семенов, Скопинцев, 1973]. В 1995–2025 гг. эти исследования были продолжены на территории России. Анализ проб воды выполнен Ю.А. Мурашко в гидрохимической лаборатории НИИ экологии Севера и Центре коллективного пользования Сургутского государственного университета на основе современного аналитического оборудования по соответствующим методикам[1]. В полевых условиях проведено визуальное описание донных грунтов [Бахман, Овсянникова, Вадковская, 1965; Даувальтер, 2006]. Глубина воды в экотопах определялась лотом с мерным шнуром, прозрачность воды оценивалась по белому диску Секки[2].

Длина листовых пластинок и влагалищ, ширина листьев *S. pectinata* определялись из средних частей гербарных образцов на влажном материале. Для *S. pectinata* характерен акротонный тип ветвления, поэтому основное число боковых побегов располагается в верхних слоях водной среды. В результате именно эти части растений попадают в гербарные сборы. Длина сухих зрелых плодиков (вместе с носиком) определялась у гербарных образцов, собранных в разные годы. Измерения длины плодиков и листовых пластинок (без влагалищ) выполнены с помощью электронного штангенциркуля с разрешением 0.1 мм. Определение ширины листьев, длины листовых влагалищ, а также фотосъемка верхушек листьев выпол-

[1] ГОСТ Р 52963-2008. Вода. Методы определения щелочности и массовой концентрации карбонатов и гидрокарбонатов. // Национальный стандарт Российской Федерации. М., 2009. С. 362–392; ГОСТ 4245-72. Вода питьевая. Методы определения содержания хлоридов // Межгосударственный стандарт. М.: Национальные стандарты, 2007. С. 487–492; Методика выполнения измерений массовой концентрации катионов аммония, калия, натрия, магния, кальция и стронция в пробах питьевой, минеральной, столовой, лечебно-столовой, природной и сточной воды методом ионной хроматографии. ФР.1.31.2005.01738 // Сборник методик выполнения измерений. М.: ЗАО Аквилон, 2012. 539 с.; Сборник методик выполнения измерений. М.: Аквилон, 2012. 539 с.

[2] Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 239 с.

нены с использованием оптического микроскопа Levenhuk и цифрового видеоокуляра DCM35E. Для сравнения полученных результатов измерений с диагностическими признаками *S. pectinata* использованы данные из работы Z. Kaplan [2008], в которой обобщены материалы ведущих мировых коллекций рода *Stuckenia*. Также учтены некоторые ранние публикации [Юзепчук, 1934; Доброхотова, 1956; Мяэметс, 1979; Кашина, 1988]. Написание таксонов и фамилии их авторов приведены с учетом IPNI[1].

Результаты и их обсуждение

Выполненные измерения диагностических признаков образцов, идентифицированных как *Stuckenia pectinata,* дополняют опубликованные данные по некоторым морфометрическим параметрам (табл. 1).

Таблица 1

Количественные признаки генеративных побегов *Stuckenia pectinata* по данным разных авторов
[Quantitative signs of generative shoots of *Stuckenia pectinata* according to various authors]

Признак	Автор, год				
	Собственные данные	Юзепчук, 1934	Доброхотова, 1966	Кашина, 1988	Kaplan, 2008
Длина побегов, см	25–350 (450)	100 и более	50–200	50–150	-
Длина листьев, см	1.4–9.1	5–15	5–15	5–15	2.8–12.5
Ширина листьев, мм	0.2–5.0	1.0–2.5	1.0–2.5	0.3–3.0	0.3–4.0
Длина влагалищ, мм	3–23	2–5	-	2–5	7–28
Длина язычков, мм	0.4–7.0	до 10	до 10	до10	1–14
Длина колосков, см	1.1–5.5	3–6	3–6	до 3	1.9–6.3
Количество мутовок в колоске	2–7	5	4–5	5	3–8
Длина цветоносов, см	2.2–20.3	5–10	5–20	3.5–20.0	1.8–35.0
Длина плодиков, мм	2.1–5.8	3.5–4.5	3.5–4.5	2.5–3.0 (4)	3.4–4.2

Примечание: в цитируемых работах [Юзепчук, 1934; Кашина, 1988] длина листовых влагалищ была ошибочно указана в сантиметрах (2–5 см). В таблице исправлено на миллиметры (2–5 мм).

В публикациях, цитируемых в табл. 1, указаны максимальные размеры генеративных побегов вида до 100–200 см, также для европейских популяций известны побеги длиной до 300 см [Patten, Boyer, 2023]. Поскольку *S. pectinata* является подводноцветущим растением, его побеги обычно дорастают до верхнего слоя воды, размещая соцветия у водной поверхности. При малых глубинах (0.2–3.5 м) генеративные побеги вместе с соцветиями имеют длину, равную глубине. Побеги длиной от 0.2 м до 3.5 м обычны в озерах Малый Тарангул, Большой Тарангул, Сасыккколь, Бараншулы, в водохранилище-охладителе Экибастузской ГРЭС-2. Максимальная отмеченная длина побегов *S. pectinata* на изученной территории составила 4.5 м в Верхнетобольском водохранилище при прозрачности воды по диску Секки 3.5–5.8 м.

Длина листьев варьирует в широких пределах, но общий диапазон этого показателя на рассматриваемой территории смещен в меньшую сторону в сравнении с опубликованными данными. Отмечены листья длиной всего 1.4–2.2 см (озера Большой Тарангул, Алаколь, Стеклянное, Бараншулы, Жаркуль и другие), максимальная выявленная длина составила 9.1 см (оз. Баталы). Ширина листьев *S. pectinata* варьирует также очень значительно. Общий диапазон по данным измерений составил от 0.2 мм до 5.0 мм (рис. 2). Близкое максимальное значение ширины листьев *S. pectinata* (4 мм) приводят для европейской части ареала вида [Мяэметс, 1979; Patten, Boyer, 2023]. Мелкие узколистные формы *S. pectinata* в различных коллекциях из равнинных территорий Евразии нередко ошибочно определены как *S. filiformis* (Pers.) Börner [Мяэметс, 1979]. Такие узколистные формы *S. pectinata* обычны на мелководьях с глубиной до 0.2–0.7 м и прозрачностью воды до дна. Эти же формы имеют и минимальные размеры плодиков.

Отметим, что вид *S. filiformis* отличается влагалищами листьев, сросшимися в нижней части, а также базитонным ветвлением от *S. pectinata.* Последний имеет несросшиеся края влагалищ и акротонное ветвление. В изученном регионе вид *S. filiformis* (*Potamogeton filiformis* Pers.) за весь период наблюдений был отмечен только в двух горных озерах Казахского мелкосопочника [Свириденко, 2000, 2025а, б].

В ходе наблюдений установлено, что ширина листьев и форма их верхушек не являются стабильными для популяций *S. pectinata.* Эти признаки сильно варьируют в одной и той же популяции в разные вегетационные периоды, что является нормой реакции вида на условия прозрачности воды (рис. 3, 4).

Многолетние наблюдения на оз. Райнфельд показали, что прозрачность воды выступает основным фактором, влияющим на ширину листьев этого вида. Водосборный бассейн озера занят пашнями, с которых в ходе ветровой и водной эрозии в акваторию поступают почвенные частицы. Разные вегетационные

[1] IPIN. International Plant Names Index. Published on the Internet. The Royal Botanic Gardens, Kew, Harvard University Herbaria et Libraries and Australian National Botanic Gardens. 2025. URL: http:www.ipni.org (accessed 03.05.2026).

периоды отличаются по степени ветровой деятельности, определяющей взмучивание донных грунтов и показатель прозрачности воды. Хотя прозрачность воды очень динамичный показатель, в итоге ширина листьев *S. pectinata* интегрированно отражает его режим в водном объекте за вегетационный период. При прозрачности воды в оз. Райнфельд до 0.6 м (на дату полевых исследований) ширина листьев составляла 0.8–1.3 мм, при прозрачности 0.3–0.5 м ширина была равна 2.1–5.0 мм, при прозрачности 0.8–1.0 м ширина не превышала 0.5–0.6 мм. При сравнении эмпирических данных о прозрачности воды с шириной листьев *S. pectinata* в разных водных объектах установлена умеренная отрицательная зависимость, коэффициент корреляции составил 0.4. Отмечено также, что в разных популяциях в начале вегетации нижние листья *S. pectinata*, развивающиеся при меньшей освещенности, значительно шире верхних листьев.



Рис. 2. Примеры изменчивости ширины листьев *Stuckenia pectinata*. *а* – до 5 мм, оз. Райнфельд, 05.08.2005; *б* – до 0.3 мм, оз. Большой Аксуат, 08.08.1982

[Examples of variability in the width of the leaves of *Stuckenia pectinata*. *а* – up to 5 mm, Lake Reinfeld, 05.08.2005; *б* – up to 0.3 mm, Lake Big Aksuat, 08.08.1982]

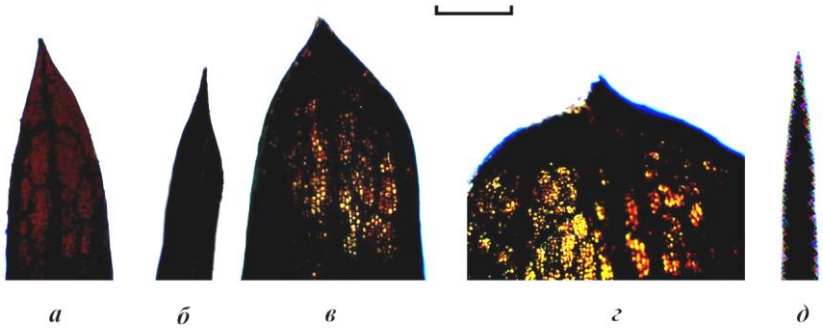


Рис. 3. Форма и ширина верхушек листьев *Stuckenia pectinata* в популяции из оз. Райнфельд (Марьяновский р-н, Омская обл.) в разные годы: *а*, *б* – 30.07.2002 г.; *в*, *г* – 05.08.2005 г.; *д* – 20.06.2011 г. Масштабная линейка 1 мм

[The shape and width of the leaf tips of *Stuckenia pectinata* in a population from Lake Reinfeld (Maryanovsky district, Omsk region) in different years: *а*, *б* – 30.07.2002; *в*, *г* – 05.08.2005; *д* – 20.06.2011. Graduated scale 1 mm]

Все рассмотренные образцы *S. pectinata* имели несросшиеся края листовых влагалищ. Длина влагалищ варьировала в пределах 3–23 мм, что в целом совпадает с данными, приведенными Z. Kaplan [2008], но максимальные значения выше указанных в цитируемых работах для регионов бывшего СССР. В большинстве популяций влагалища были узкоцилиндрическими (плотно охватывали стебель). В некоторых озерах листовые влагалища *S. pectinata* были вздутыми, т. е. расширенными в основании или по всей

длине (озера Райнфельд, Бараншулы, Сарымоин, Многосопочное, Тобол-Кушлы, Жасыбай). Длина язычка составляла от 0.4 до 7 мм. Минимальная длина язычка (0.4 мм) была отмечена у образцов из оз. Стеклянного (Калачинский р-н, Омская обл.).



а *б* *в*

Рис. 4. Гербарные образцы *Stuckenia pectinata* из оз. Райнфельд в разные вегетационные периоды: *а* – 2002 г., *б* – 2005 г., *в* – 2011 г.

[Herbarium specimens of *Stuckenia pectinata* from Lake Reinfeld in different vegetation periods: *а* – 2002, *б* – 2005, *в* – 2011]

Цветение *S. pectinata* начинается в начале июня и продолжается до конца августа. Колоски длиной 1.1–5.5 см расположены на цветоносах длиной от 2.2 до 20.3 см. Количество мутовок в колосках составляет от 2 до 7. Зрелые плодики отмечены с середины июня до конца вегетации.

По нашим материалам, длина плодиков *S. pectinata* в разных популяциях варьирует от 2.1 до 5.8 мм, представляя непрерывный ряд (континуум). В разных условиях и в разные годы отмечены следующие размерные диапазоны длин плодиков: 2.1–2.3 мм (оз. Жасыбай), 2.5–3.0 мм (оз. Баталы), 2.3–3.5 мм (оз. Сабындыколь), 3.2–3.5 мм (оз. Кривое), 3.0–4.1 мм (оз. Большой Тарангул), 3.8–4.0 мм (оз. Райнфельд), 3.0–4.8 мм (оз. Горькое), 4.2–4.5 мм (оз. Сорбалык), 4.2–4.7 мм (оз. Стеклянное), 4.0–5.1 мм (оз. Сосновое), 4.5–5.1 мм (оз. Большой Тарангул), 4.9–5.3 мм (оз. Большой Тарангул), 4.1–5.0 мм (оз. Сарымоин), 4.1–5.6 мм (оз. Жаркуль), 4.5–5.1 мм (оз. Бараншулы), 4.7–5.0 мм (оз. Аксуат-Мокрое), 4.9–5.1 мм (оз. Половинное), 5.0–5.1 мм (Верхнетобольское водохранилище), 5.0–5.2 мм (водохранилище на р. Тлеусай), 4.5–5.8 мм (оз. Большой Аксуат).

Узколистные мелкоплодные формы с длиной плодиков 2.1–3.5 мм распространены на мелководьях до 0.1–0.7 м с прозрачностью воды до дна. Крупноплодная форма с плодиками 4.5–5.0 мм длиной, листьями до 1.5–3.0 см длиной и язычком до 2–3 мм длиной была описана К.В. Доброхотовой [1951] как новый вид *S. macrocarpa* (Dobrochot.) Tzvelev (*Potamogeton macrocarpus* Dobrochot.). В протологе таксона *Potamogeton macrocarpus* Dobrochot. [там же] указан размер плодиков (4.5–5 мм) как главный диагностический признак, что впоследствии было принято многими авторами. Отметим, что все размерные диапазоны признаков *S. macrocarpa*, приведенные в обобщающей работе [Kaplan, 2008], за исключением размеров плодиков, полностью входят в диапазоны, указанные для *S. pectinata*. В данной работе также показано перекрывание диапазонов длин плодиков у *S. pectinata* (3.4–4.2 мм) и *S. macrocarpa* (4.1–5.8 мм) [там же]. Для европейской части СССР приведен диапазон длины плодиков *P. pectinatus* (*S. pectinata*) от (3.5) 4 мм до 5 мм [Мяэметс, 1979], что не согласуется с распространенным представлением о таксономической значимости более крупных плодиков для выделения отдельного вида *S. macrocarpa*. В этой связи обратим внимание на замечание К. Линнея [1989: с. 181], который еще в 1751 г. сделал вывод: «Величина не различает виды. Величина меняется в зависимости от места произрастания. Величина, поскольку она варьирует, не изменяя при этом вид, не может служить существенным отличием для видового названия. Ошибочны видовые названия, основанные на величине растения, корня, побега, плодоношения».

Собственный фактический материал, собранный в ходе экспедиционных исследований в северных районах Казахстана и знакомство с изотипами таксона *Potamogeton macrocarpus* Dobrochot. в Гербарии Института ботаники Казахстана (AA) позволили считать данный таксон синонимом *P. pectinatus* L. [Свириденко, 2000]. Позже на основе молекулярно-генетического анализа таксон *S. macrocarpa* был также отнесен к широко распространенному виду *S. pectinata* из-за слабой генетической дифференциации этих таксонов [Volkova et al., 2017]. Следующая попытка обнаружить отличие *S. macrocarpa* от *S. pectinata* на молекулярно-генетическим уровне тоже не была успешной: отдельные образцы *S. pectinata* показали между собой более значимые различия, чем образцы, идентифицированные по размерам плодиков как *S. macrocarpa* и *S. pectinata* [Mglinets, Kosterin, 2023].

Распространение крупноплодной формы *S. pectinata* связано с особыми гидрологическими, гидрохимическими, климатическими условиями, определяющими экологический оптимум вида. Крупноплодную форму *S. pectinata* обнаруживают в больших солоноватых периодически пересыхающих (во внутривековом масштабе) озерах в районах Западно-центрального и Северного Казахстана и прилегающих районов Западной Сибири. На рассматриваемой территории такая форма встречена в озерах Большой Тарангул, Половинное, Сосновое, Бараншулы, Жаркуль, Сарымоин, Большой Аксуат, в Верхнетобольском водохранилище и в водохранилище на р. Тлеусай. В целом ареал крупноплодной формы расположен в окружении евразиатской части ареала *S. pectinata.* В оптимальной по условиям части ареала крупноплодная форма встречается чаще, за ее пределами распространены более мелкоплодные формы, на границе ареала (р. Таз, 08.08.2009 г.) отмечена стерильная популяция. Особый габитус, указанный для таксона *S. macrocarpa* (листья 1.5–3.0 см длиной, язычок 2–3 мм длиной, обильное акротонное ветвление), широко встречается и у мелкоплодных форм *S. pectinata* (см. рис. 4*в*).

Вид *S. pectinata* связан преимущественно с тонкодетритными серыми, темно-серыми и, реже, черными илистыми грунтами и озерными глинами, в которых сохраняются зимующие клубеньки с почками возобновления. На песчаных грунтах прибрежных мелководий отмечены преимущественно узколистные мелкоплодные формы вида. В горных озерах Казахского мелкосопочника встречаются популяции вида на гравийных и галечниковых грунтах.

Вид отмечен в водах гидрокарбонатно-кальциевого, гидрокарбонатно-натриевого, хлоридно-натриевого и сульфатно-натриевого состава. Общая минерализация воды в экотопах *S. pectinata* находилась в пределах от 0.03 до 19.35 г/дм^3, общая жесткость – от 2.25 до 107.07 мг-экв/дм^3, т. е. вид распространен от ультрапресных мягких вод до сильносолоноватых очень жестких вод. Он входит в немногочисленную экологическую группу сильносолоновато-пресноводных видов, к которой относятся, например, *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Phragmites australis* (Cav.) Steud. Диапазон активной реакции воды в экотопах *S. pectinata* расположен в пределах значений pH = 6.5–9.8 [Свириденко, 2000, 2025 в; Свириденко и др., 2016]. Наиболее продуктивные популяции вида, занимающие акватории до десятков квадратных километров, отмечены в хлоридно-натриевых водах с общей минерализацией 0.67–4.96 г/дм^3, общей жесткостью 4.91–28.53 мг-экв/дм^3, при pH = 7.6–8.8 (9.2).

Виды рода *Stuckenia* отличаются от многих видов семейства *Potamogetonaceae* столонно-клубневой биоморфой. У *S. pectinata* подземная побеговая система также представлена однолетними столонами (не корневищами), формирующими к осени мелкие зимующие клубеньки с апикальными почками возобновления. Согласно классификации биоморф цветковых гидрофитов, это многолетний поликарпический столонно-клубневый длиннопобеговый высокий подводноцветущий гидатофит (рис. 5) [Свириденко, 1991, 2000, 2025а].



Рис. 5. Схема биоморфы *Stuckenia pectinata*. Горизонтальной сплошной линией показан уровень грунта, шриховой линией – уровень воды. *кл* – зимующий клубенек, *ст* – столон

[A scheme of the biomorph of *Stuckenia pectinata*. The horizontal solid line shows the ground level, and the dashed line shows the water level. *кл* – overwintering tuber, *ст* – stolon]

Отмечена важная биологическая особенность *S. pectinata,* которая проявляется в конце вегетационных периодов (в сентябре-октябре). В это время в основании подводных побегов на границе раздела грунтовой и водной сред формируется особый отделительный слой длиной до 2–3 (5) см. В результате фитомасса вида вместе с плодиками выносится осенними ветровыми течениями на берега степных озер, образуя валы высотой до 0.5–1.0 м и протяженностью от десятков и сотен метров до нескольких километров в зависимости от величины водоема и плотности популяции. В итоге деструкция органического вещества этого вида и стратификация семян в основном происходят не в водной среде, а на суше и, отча-

сти, на прибрежном мелководье. Кроме того, отделение массивных подводных побегов, обладающих высокой парусностью, позволяет сохраниться клубенькам с почками возобновления в илистых грунтах.

Для степных озер юга Западно-Сибирской равнины была отмечена двулетняя цикличность вегетации *S. pectinata*, при которой год массового развития сменяется почти полным отсутствием ассимилирующих подводных побегов этого вида [Доброхотова, 1956; Березина, 1966; Катанская, 1970]. В период исследований данная цикличность наблюдалась в озерах Большой Тарангул, Малый Тарангул, Половинное, Питное, Большой Аксуат, Верхнее, Нижнее, Щучье. В один вегетационный период особи популяции *S. pectinata* образуют многочисленные ассимилирующие подводные побеги, массово цветут и плодоносят. На другой год данная популяция находится в состоянии покоя в виде зимующих клубеньков, залегающих в грунте.

В 1982–1985 гг. наблюдения за этим явлением были выполнены в оз. Большой Тарангул (Московский р-н, Северо-Казахстанская обл.), акватория которого составляла 40 км^2. Эдификаторами фитоценозов в озере, наряду с *Stuckenia pectinata*, были *Phragmites australis* (Cav.) Steud. и харовые водоросли *Nitella hyalina* (DC.) Agardh и *Chara globularis* Thuill. В 1982 и 1984 г. популяция *S. pectinata* находилась в состоянии покоя. В открытой части акватории на площади в 30 км^2 отсутствовали даже единичные ассимилирующие побеги вида. В 1983 и 1985 г. особи популяции массово вегетировали, цвели и плодоносили. Проективное покрытие вида на разных участках акватории достигало 80–100%. Выполненные ресурсоведческие работы на этом озере показали, что популяция *S. pectinata* в годы активной вегетации продуцировала до 85–90% общей фитомассы гидромакрофитов (табл. 2).

Таблица 2

Абсолютно-сухая фитомасса эдификаторов фитоценозов в оз. Большой Тарангул в 1982–1985 гг. (тысяч тонн)

[Absolutely dry phytomass of the phytocenosis edificator plants in Lake Great Tarangul in 1982–1985 (thousands of tons)]

Вид	Год			
	1982	1983	1984	1985
Stuckenia pectinata	-	10.68	-	7.95
Phragmites australis	2.50	1.07	1.18	1.02
Nitella hyalina	-	0.23	-	-
Chara globularis	-	-	-	0.34
Всего	2.50	11.98	1.18	9.31

По нашим данным, двулетняя цикличность проявляется тем отчетливее, чем большее продукционное значение имеет вид в конкретном водном объекте. В настоящее время существует необходимость более детального изучения причин цикличности продуцирования *S. pectinata* в целях управления этим процессом. По замечанию В.М. Катанской [1970], озера с доминированием *S. pectinata* (гребенчатордестовые озера) являются наиболее широко распространенным типом озер в северных районах Казахстана и сопредельных районах России. Многие из них имеют важное рыбохозяйственное значение. Планирование и проведение рыбоводных мероприятий в таких озерах возможно только с учетом ритма вегетации *S. pectinata*. На основе прогноза вегетации этого вида целесообразно проводить зарыбление личинками ценных видов сиговых рыб для однолетнего выращивания только в те годы, когда акватория остается не заросшей, что обеспечит высокий коэффициент облова этих озер в осенний сезон.

Заключение

Представитель семейства рдестовых *Stuckenia pectinata* (*Potamogeton pectinatus* – рдест гребенчатый) отличается значительной морфологический изменчивостью. В литературе неоднозначно трактуются разные формы этого вида, в результате чего описаны разные таксоны внутривидового и даже видового уровня. Морфологическое разнообразие вида связывают как с его широкой экологической амплитудой в пределах обширного ареала, так и с генетической неоднородностью разных форм. Наиболее широкие диапазоны изменчивости вида отмечены нами для таких показателей, как длина генеративных побегов (25–450 см), ширина листьев (0.2–5.0 мм), длина плодиков (2.1–5.8 мм). Материалы, полученные при обработке образцов с территории Западно-Сибирской равнины и Казахского мелкосопочника, существенно дополняют диагноз вида, приведенный в литературе.

Установлено, что *S. pectinata* обитает в диапазоне от ультрапресных мягких до сильносолоноватых очень жестких вод с нейтральной и щелочной активными реакциями и различным составом растворенных солей. Наиболее продуктивные популяции вида, занимающие акватории до десятков квадратных километров, отмечены в хлоридно-натриевых водах с общей минерализацией 0.67–4.96 г/дм^3, общей жесткостью 4.91–28.53 мг-экв/дм^3 и pH = 7.6–8.8 (9.2).

Биоморфа *S. pectinata* относится к столонно-клубневому типу. Подземная побеговая система у *S. pectinata* представлена однолетними столонами, формирующими к осени мелкие зимующие клубеньки с апикальными почками возобновления. В ходе полевых наблюдений была установлена важная биологическая особенность вида – формирование в основании подводных побегов отделительного слоя длиной до 2–3 (5) см. В результате фитомасса вида вместе с плодиками выносится осенними ветровыми течениями из акватории на берег, где происходит деструкция органического вещества и стратификация семян. Такой механизм отделения массивных подводных побегов, обладающих высокой парусностью, обеспечивает сохранность клубеньков в илистых грунтах.

Важная ценозообразующая роль и широкое распространение *S. pectinata* в водных объектах района исследований, особенно в пустынных, степных и лесостепных частях ареала, определяет большое экологическое и хозяйственное значение этого вида. В связи с этим дальнейшее исследование биологии вида является актуальной задачей. Причины известной двулетней цикличности вегетации вида, наиболее отчетливо проявляющиеся в особом типе гребенчатордестовых озер, в настоящее время остаются еще невыясненными. В то же время именно данный тип озер обеспечивает кормовую базу для выращивания ценных видов сиговых рыб, поэтому планирование и проведение рыбоводных мероприятий в таких озерах возможно только с учетом ритма вегетации *S. pectinata*.

Список источников

1. Алекин А.О., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 268 с.
2. Бахман В.И., Овсянникова К.А., Вадковская А.Д. Методика анализа лечебных грязей (пелоидов). М.: Центральный институт курортологии и физиотерапии, 1965. 142 с.
3. Березина Л.В. Некоторые особенности высшей водной растительности в лесостепной зоне Омской области // Материалы к 3 совещанию географов Сибири и Дальнего Востока. Омск, 1966. Вып. 1. С. 63–70.
4. Гаевская Н.С. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 1966. 328 с.
5. Даувальтер В.А. Исследование физического и химического состава донных отложений при оценке экологического состояния водоемов. Мурманск: Изд-во МГТУ, 2006. 84 с. EDN: QKGKRZ.
6. Доброхотова К.В. Новый вид рдеста из Средней Азии // Ботанические материалы Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова Академии Наук СССР. Т. XIV. М.; Л., 1951. С. 70–71.
7. Доброхотова К.В. Сем. XII. Рдестовые – *Potamogetonaceae* // Флора Казахстана. АлмаАта: Изд-во АН КазССР, 1956. Т. 1. С. 87–100.
8. Катанская В.М. Растительность степных озер Северного Казахстана и сопредельных с ним территорий // Озера семиаридной зоны СССР. Л.: Наука, 1970. С. 92–135.
9. Кашина Л.И. Семейство 23. *Potamogetonaceae* – Рдестовые // Флора Сибири. Новосибирск: Наука, 1988. Т. 1. С. 93–105.
10. Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
11. Мяэметс А.А. Род 2. Рдест – *Potamogeton* L. // Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1979. Т. 4. С. 176–192.
12. Свириденко Б.Ф. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Ботанический журнал. 1991. Т. 76, № 5. С. 687–696. EDN: SHJEXD.
13. Свириденко Б.Ф. Флора и растительность водоемов Северного Казахстана. Омск: Изд-во ОмГПУ, 2000. 196 с. EDN: SDEMMF.
14. Свириденко Б.Ф. Экобиоморфа рдеста нитевидного *Potamogeton filiformis* из Казахстана // Материалы Междунар. науч. конф., посвящённой 100-летию основания естественно-научного исследовательского института при Воронежском государственном университете. Воронеж: Цифровая полиграфия, 2025а. С. 149–153. EDN: ANVTYY.
15. Свириденко Б.Ф. Новая форма *Stuckenia filiformis* из Казахстана // Систематические заметки по материалам Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета. 2025б. № 131. С. 3–10. EDN: HKZHQX.
16. Свириденко Б.Ф. Общая минерализация и химический состав воды как важные факторы для изучения экобиоморф и экологических ниш гидромакрофитов // Вестник Нижневартовского государственного университета. Биологические науки. 2025в. № 4. С. 29–42. EDN: LCQTKC.
17. Свириденко Б.Ф. и др. Толерантность гидромакрофитов к активной реакции, минерализации и жесткости воды в природных и техногенных водных объектах Западно-Сибирской равнины // Вестник НВГУ. Экология. 2016. № 2. С. 8–17. EDN: WBWLEJ.
18. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с.
19. Формозов А.Н. Озерная лесостепь и степь Западной Сибири как область массового обитания водяной птицы // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологии. 1934. Т. 13 (2). С. 256–286.

20. Шибаев Ю.В., Литвиненко Н.М. Особенности питания пролетных уток на водоемах Хасанского района (Южное Приморье) // Русский орнитологический журнал. 2024. Т. 33(2397). С. 962–983. EDN: WLNNQB.

21. Юзепчук С.В. Сем. XVII. Рдестовые – *Potamogetonaceae* Engl. // Флора СССР. М: Изд-во АН СССР, 1934. Т. 1. С. 229–265.

22. Fehrer Ju., Nejedla M., Hellquist B., Bobrov A.A., Kaplan Z. Evolutionary history and patterns of geographical variation, fertility, and hybridization in *Stuckenia* (*Potamogetonaceae*) // Frontiers in Plant Science. 2022. Vol. 13. Art. 1042517. DOI: 10.3389/fpls.2022.1042517. EDN: XLNAFI.

23. Kaplan Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (*Potamogetonaceae*) // Folia Geobotanica. 2002. Vol. 37. P. 141–170. DOI: 10.1007/bf02804229. EDN: XTYGAU.

24. Kaplan Z. A taxonomic revision of *Stuckenia* (*Potamogetonaceae*) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale // Folia Geobotanica. 2008. Vol. 43. P.159–234. DOI: 10.1007/s12224-008-9010-0. EDN: GIFBRG.

25. Mglinets A.V., Kosterin O.E. The use of the primary structure of the ITS1-ITS2 region for species identification in some submerged aquatic macrophytes of the genus *Stuckenia* // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2023. Vol. 27(2). С. 153–161. DOI: 10.18699/VJGB-23-21. EDN: AVYMEP.

26. Patten M.V., Boyer K.E. Investigating causes and implications of morphological variation in a native pondweed (*Stuckenia pectinata*) of San Francisco Estuary // Aquatic Botany. 2023. Vol. 185. Art. 103608. DOI: 10.1016/j.aquabot.2022.103608. EDN: MNYCUR.

27. Volkova P.A., Kipriyanova L.M., Maltseva S.Yu., Bobrov A.A. In search of speciation: diversification of *Stuckenia pectinata* s.l. (*Potamogetonaceae*) in southern Siberia (Asian Russia) // Aquatic Botany. 2017. Vol. 143. P. 25–32. DOI: 10.1016/j.aquabot.2017.07.003. EDN: PSCDTR.

References

1. Alekin A.O., Semenov A.D., Skopincev B.A. *Rukovodstvo po ximicheskomu analizu vod sushi* [Guidelines for the chemical analysis of land waters]. Leningrad, Gidrometeoizdat Publ., 1973. 268 p. (In Russ.).

2. Baxman V.I., Ovsyannikova K.A., Vadkovskaya A.D. *Metodika analiza lechebny`x gryazej (peloidov)* [The method of analysis of therapeutic mud (peloids)]. Moscow, 1965. 142 p. (In Russ.).

3. Berezina L.V. [Some features of higher aquatic vegetation in the forest-steppe zone of the Omsk region]. *Materialy` k 3 soveshhaniyu geografov Sibiri i Dal`nego Vostoka* [Materials for the 3rd meeting of Geographers of Siberia and the Far East]. Omsk, 1966, Iss. 1, pp. 63-70. (In Russ.).

4. Gaevskaya N.S. *Rol` vy`sshix vodny`x rastenij v pitanii zhivotny`x presny`x vodoemov* [The role of higher aquatic plants in the nutrition of freshwater animals]. Moscow, Nauka Publ., 1966. 328 p. (In Russ.).

5. Dauval`ter V.A. *Issledovanie fizicheskogo i ximicheskogo sostava donny`x otlozhenij pri ocenke e`kologicheskogo sostoyaniya vodoemov* [Investigation of the physical and chemical composition of bottom sediments in assessing the ecological condition of reservoirs]. Murmansk, 2006. 84 p. (In Russ.). EDN: QKGKRZ.

6. Dobroxotova K.V. [A new type of rdest from Central Asia]. *Botanicheskie materialy` Gerbariya Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova Akademii Nauk SSSR.* V. 14 (1951): pp. 70-71. (In Russ.).

7. Dobroxotova K.V. [Fam. XII. *Potamogetonacea*e]. *Flora Kazaxstana* [Flora of Kazakhstan]. Alma-Ata, AN KazSSR Publ., 1956, V. 1, pp. 87-100. (In Russ.).

8. Katanskaya V.M. [Vegetation of steppe lakes of Northern Kazakhstan and adjacent territories]. *Ozera semiaridnoj zony` SSSR* [Lakes of the semiarid zone of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1970, pp. 92-135. (In Russ.).

9. Kashina L.I. [Family 23. *Potamogetonaceae*]. *Flora Sibiri* [Flora of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1988, V. 1, pp. 93-105. (In Russ.).

10. Linnaei C. *Filosofiya botaniki* [Philosophy of botany]. Moscow, Nauka P, 1989. 456 p. (In Russ.).

11. Myae`mets A.A. [Genus 2. Potamogeton L.]. *Flora evropejskoj chasti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1979, V. 4, pp.176-192. (In Russ.).

12. Sviridenko B.F. [Life forms of flower hydrophytes of Northern Kazakhstan]. *Botanicheskij zhurnal*. V. 76, No. 5 (1991): pp. 687-696. (In Russ.). EDN: SHJEXD.

13. Sviridenko B.F. *Flora i rastitel`nost` vodoemov Severnogo Kazaxstana* [Flora and vegetation of reservoirs in Northern Kazakhstan]. Omsk, 2000. 196 p. (In Russ.). EDN: SDEMMF.

14. Sviridenko B.F. [Ecobiomorph of the *Potamogeton filiformis* from Kazakhstan]. *Materialy` Mezhdunar. nauch. konf., posvyashhyonnoj 100-letiyu osnovaniya estestvenno-nauchnogo issledovatel`skogo instituta pri Voronezhskom gosudarstvennom universitete* [Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to the 100th anniversary of the founding of the Natural Science Research Institute at Voronezh State University]. Voronezh, Cifrovaya poligrafiya Publ., 2025a, pp. 149-153. (In Russ.). EDN: ANVTYY.

15. Sviridenko B.F. [A new form of *Stuckenia filiformis* from Kazakhstan]. *Sistematicheskie zametki po materialam Gerbariya im. P.N. Kry`lova Tomskogo gosudarstvennogo universiteta.* No. 131 (2025б): pp. 3-10. (In Russ.). EDN: HKZHQX.

16. Sviridenko B.F. [Total water salt content and chemical composition of water as important factors for studying ecobiomorphs and ecological niches of hydromacrophytes]. *Vestnik Nizhnevartovskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologicheskie nauki*. No. 4 (2025в): pp. 29-42. (In Russ.). EDN: LCQTKC.

17. Sviridenko B.F., Murashko Yu.A., Sviridenko T.V., Efremov A.N. [Tolerance of hydromacrophytes to pH, mineralization and hardness of water in natural and man-made water bodies of the West Siberian Plain]. *Vestnik NVGU. E`kologiya*. No. 2 (2016): pp. 8-17. (In Russ.). EDN: WBWLEJ.

18. Taxtadzhyan A.L. *Sistema magnoliofitov* [The magnoliophyte system]. Leningrad, Nauka Publ., 1987. 439 p. (In Russ.).

19. Formozov A.N. [Lake forest-steppe and steppe of Western Siberia as a mass habitat area for water birds]. *Byulleten` Moskovskogo obshhestva ispy`tatelej prirody`. Otdel biologii.* V. 13, No. 2 (1934): pp. 256-286. (In Russ.).

20. Shibaev Yu.V., Litvinenko N.M. [Feeding features of transient ducks in the reservoirs of the Khasansky district (Southern Primorye)]. *Russkij ornitologicheskij zhurnal*. V. 33, No. 2397 (2024): pp. 962-983. (In Russ.). EDN: WLNNQB.

21. Yuzepchuk S.V. [Sem. XVII. Pedigrees – Potamogetonaceae Engl.]. *Flora SSSR* [Flora of the USSR]. Moscow, AN SSSR Publ., 1934, V. 1, pp. 229-265. (In Russ.).

22. Fehrer Ju., Nejedla M., Hellquist B., Bobrov A.A., Kaplan Z. Evolutionary history and patterns of geographical variation, fertility, and hybridization in *Stuckenia* (*Potamogetonaceae*). *Frontiers in Plant Science*. V. 13 (2022). Art. 1042517. DOI: 10.3389/fpls.2022.1042517. EDN: XLNAFI.

23. Kaplan Z. Phenotypic plasticity in *Potamogeton* (*Potamogetonacea*e). *Folia Geobotanica*. V. 37 (2002): pp. 141-170. DOI: 10.1007/bf02804229. EDN: XTYGAU.

24. Kaplan Z. A taxonomic revision of *Stuckenia* (*Potamogetonaceae*) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale. *Folia Geobotanica*. V. 43 (2008): pp. 159-234. DOI: 10.1007/s12224-008-9010-0. EDN: GIFBRG.

25. Mglinets A.V., Kosterin O.E. The use of the primary structure of the ITS1-ITS2 region for species identification in some submerged aquatic macrophytes of the genus *Stuckenia*. *Vavilovskij zhurnal genetiki i selekcii*. V. 27, No. 2 (2023): pp. 153-161. DOI: 10.18699/VJGB-23-21. EDN: AVYMEP.

26. Patten M.V., Boyer K.E. Investigating causes and implications of morphological variation in a native pondweed (*Stuckenia pectinata*) of San Francisco Estuary. *Aquatic Botany*. V. 185 (2023). Art. 103608. DOI: 10.1016/j.aquabot.2022.103608. EDN: MNYCUR.

27. Volkova P.A., Kipriyanova L.M., Maltseva S.Yu., Bobrov A.A. In search of speciation: diversification of *Stuckenia pectinata* s.l. (*Potamogetonaceae*) in southern Siberia (Asian Russia). *Aquatic Botany*. V. 143 (2017): pp. 25-32. DOI: 10.1016/j.aquabot.2017.07.003. EDN: PSCDTR.

Статья поступила в редакцию 15.06.2026; одобрена после рецензирования 14.08.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 15.06.2026; approved after reviewing 14.08.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторе
Б. Ф. Свириденко – д-р биол. наук, профессор кафедры биологии и биологического образования.
Information about the author
B. F. Sviridenko – Doctor of Biology, Professor of the Department of Biology and Biological Education.

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 283–292.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 283–292.

БОТАНИКА

Научная статья
УДК 582.684.1:581.19(470.13-924.82)
EDN: MGOALW
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-283-292

Биоморфологические особенности растений и биохимическая оценка лекарственного сырья *Hypericum maculatum* Crantz в условиях культуры в среднетаежной подзоне Республики Коми

Эльмира Элизбаровна Эчишвили[1], **Надежда Васильевна Портнягина**[1], **Василий Витальевич Пунегов**[1]
[1] Институт биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар, Россия
Автор, ответственный за переписку: Эльмира Элизбаровна Эчишвили, elmira@ib.komisc.ru

Аннотация. Зверобой пятнистый (*Hypericum maculatum* Crantz) – фармакопейное лекарственное растение, произрастающее в Республике Коми в лесной зоне. Проведено сравнительное изучение 5 образцов з. пятнистого разного географического происхождения в культуре и дикорастущего образца. Установлено, что при рассадном способе выращивания растения з. пятнистого первого года жизни к концу вегетационного сезона находятся в имматурном онтогенетическом состоянии прегенеративного периода, а со второго года жизни цветут и плодоносят. Определена зимостойкость растений в условиях культуры и выделены наиболее зимостойкие образцы: Визинга, Троицко-Печорск и Чебоксары. Выявлено, что в условиях культуры з. пятнистый сохраняет фенологические ритмы развития, свойственные данному виду в природе. В фазу цветения растения вступали в конце июня – начале июля. Период цветения длится 21–24 дня независимо от метеоусловий сезона. Семена созревают в конце августа. Вегетационный период составляет 102–108 дней. Установлено, что все культивируемые образцы з. пятнистого на второй год жизни формировали 4–5 генеративных побегов на особь. На третий год жизни число побегов увеличивалось в 4–6 раз и достигало максимальных значений – 16–30 шт./особь. У дикорастущего образца из природной популяции Сыктывдинского р-на Республики Коми число генеративных побегов варьировало по годам от 3 до 6 на особь. Показано, что под влиянием аномально теплой погоды молодые генеративные растения в условиях культуры способны формировать крупные разветвленные соцветия. На третий и четвертый годы жизни отмечено снижение показателей, характеризующих флоральную зону побега. При биохимической оценке лекарственного сырья выявлено высокое содержание суммы флавоноидов в надземной сырьевой фитомассе образцов разного географического происхождения (2.65–6.82%), что значительно превышает требования, предъявляемые к лекарственному сырью зверобоя (не менее 1.5%). Выделены четыре образца – Архангельск, Петрозаводск, Троицко-Печорск и Чебоксары, которые синтезировали высокое содержание суммы нафтодиантроновых пигментов (0.05–0.08%).

Ключевые слова: *Hypericum maculatum*, лекарственное растение, интродукция, зимостойкость, сезонное развитие, морфология генеративного побега, флавоноиды, нафтодиантроновые пигменты

Для цитирования: Эчишвили Э. Э., Портнягина Н. В., Пунегов В. В. Биоморфологические особенности растений и биохимическая оценка лекарственного сырья *Hypericum maculatum* Crantz в условиях культуры в среднетаежной подзоне Республики Коми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 283–292. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-283-292.

Финансирование: исследования выполнены на базе УНУ «Научная коллекция живых растений Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН», регистрационный номер 507428 и в рамках государственного задания по теме «Оценка влияния климатических условий Севера на процессы репродукции ресурсных растений», номер гос. регистрации 125021302139-3.

BOTANY

Original article

Biomorphological characteristics of plants and biochemical evaluation of medicinal raw materials of *Hypericum maculatum* Crantz under the conditions of cultivation in the middle taiga subzone of the Komi Republic

Elmira E. Echishvili[1], **Nadezhda V. Portnyagina**[1], **Vasiliy V. Punegov**[1]
[1] Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the RAS, Syktyvkar, Russia
Corresponding author: Elmira E. Echishvili, elmira@ib.komisc.ru

© Эчишвили Э. Э., Портнягина Н. В., Пунегов В. В., 2026

Abstract. St. John's wort (*Hypericum maculatum* Crantz) is a pharmacopoeial medicinal plant that grows in the forest zone of the Komi Republic. A comparative study of five cultivated accessions of St. John's wort of different geographical origin and a wild-growing accession was conducted. It was found that, when grown from seedlings, St. John's wort plants of the first year of life are in the immature ontogenetic state of the pregenerative period by the end of the growing season, and bloom and bear fruit from the second year of life. The winter hardiness of plants under cultivated conditions was determined, and the most winter-hardy accessions were identified: Vizinga, Troitsko-Pechorsk, and Cheboksary. It was found that under cultivated conditions, St. John's wort maintains the phenological development rhythms characteristic of this species in the wild. Plants entered the flowering phase in late June – early July. The flowering period lasts 21-24 days, regardless of the seasonal weather conditions. Seeds ripen in late August. The growing season lasts 102-108 days. All cultivated St. John's wort accessions were found to produce 4-5 generative shoots per plant in their second year of life. In their third year, the number of shoots increased 4-6 fold, reaching a maximum of 16-30 shoots per plant. In a wild-growing accession from a natural population in the Syktyvdinsky District of the Komi Republic, the number of generative shoots varied from 3 to 6 per plant. It was shown that, under the influence of abnormally warm weather, young generative plants in cultivation are capable of forming large, branched inflorescences. A decrease in parameters characterizing the shoot's floral zone was noted in the third and fourth years of life. A biochemical evaluation of the medicinal raw material of St. John's wort was conducted. High levels of total flavonoids (2.65-6.82%) were detected in the aboveground raw material phytomass of St. John's wort specimens from different geographical origins, significantly exceeding the requirements for medicinal St. John's wort (at least 1.5%). Four specimens – Arkhangelsk, Petrozavodsk, Troitsko-Pechorsk, and Cheboksary – were identified as having high levels of total naphthodianthrone pigments (0.05-0.08%).

Keywords: *Hypericum maculatum*, medicinal plant, specimens from different geographical origins, introduction, winter hardiness, seasonal development, generative shoot morphology, flavonoids, napfthoanthrone pigments

For citation: Echishvili E. E., Portnyagina N. V., Punegov V. V. [Biomorphological characteristics of plants and biochemical evaluation of medicinal raw materials of *Hypericum maculatum* Crantz under the conditions of cultivation in the middle taiga subzone of the Komi Republic]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 283-292. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-283-292.

Financing: the research was carried out at the Scientific Collection of Live Plants of the Botanical Garden of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, registration number 507428, and within the framework of the state assignment on the topic of "Assessing the Impact of Climatic Conditions of the North on the Reproduction Processes of Resource Plants", state registration number 125021302139-3.

Введение

Нерациональное использование природных ресурсов представляет определенную угрозу генофонду дикорастущих полезных растений, который является таким же естественным богатством, как и запасы нефти и газа. В связи с этим выявление, сохранение и введение в культуру ценных лекарственных растений является первостепенной задачей. *Hypericum maculatum* Crantz (*H. quadrangulum* auct.) – зверобой пятнистый (з. четырехгранный) – многолетнее травянистое растение семейства *Hypericaceae* (зверобойные). Бореальный евразиатский вид. Мезофит. В окрестностях г. Сыктывкара встречается на суходольных лугах, опушках и лесных полянах, растет рассеянно, больших зарослей не образует [Флора …, 1976; Атлас ареалов …, 1983; Мартыненко, Груздев, 2005; Мартыненко и др., 2008].

Зверобой пятнистый – травянистый многолетник с прямыми, гладкими, ветвящимися в верхней части четырехгранными стеблями высотой 25–60 см. Листья супротивные, 1–4 см длиной и 0.5–1.5 см шириной, тупые, сидячие, яйцевидно-эллиптические с редкими просвечивающими точками, по краю ровные, с редкими черными точечными железками. Соцветие метельчатое, рыхлое, с множеством цветков с тупыми чашелистиками и золотисто-желтыми лепестками, по краю которых заметны черные точечные железки. Плод – яйцевидная трехгнездная многосемянная коробочка. [Травянистые растения СССР, 1971; Скворцов, 2004]. Зверобой пятнистый, наряду со зверобоем продырявленным, включен в государственные фармакопеи России и других стран [Государственная Фармакопея СССР, 1990; Лекарственное растительное сырье…, 1991]. Надземная часть (трава) зверобоя используется в качестве лекарственного средства в народной и научной медицине как вяжущее, противовоспалительное, бактерицидное, кровоостанавливающее, обезболивающее, тонизирующее, антидепрессантное, мочегонное и желчегонное средство. Такой широкий спектр применения зверобоя возможен благодаря его сложному химическому составу: флавоноиды (кверцетин, кверцитрин, гиперин), нафтодиантроновые пигменты (гиперицин, псевдогиперицин), дубильные вещества, эфирное масло, смолы, никотиновая и аскорбиновая кислоты, витамины Р и РР, холин, антоцианы, сапонины, спирты, следы алкалоидов и другие [Минаева, 1991; Растения для нас, 1996].

Целью данной работы было выяснение адаптивной приспособленности к условиям культуры и оценке качества лекарственного сырья зверобоя пятнистого разного географического происхождения при интродукции в среднетаежную подзону Республики Коми.

Объект и методы исследования

Работа была проведена в 2020–2024 гг. на опытном поле Ботанического сада Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Республика Коми (РК), г. Сыктывкар, среднетаежная подзона). Климат РК умеренно-континентальный, с достаточным увлажнением. Длительность вегетационного периода в районе иссле-

дований – в среднем 150 дней, среднегодовая сумма температур выше +10°С за летний период составляет 1350–1500°С, а сумма осадков, выпадающих за год, – около 600 мм, 400 мм которых приходится на теплый период года [Атлас Республики Коми …, 1997]. Почва участка – дерново-подзолистая глееватая, среднеокультуренная, суглинистая, хорошо обеспеченная фосфором и калием. Объектами исследований стали пять образцов з. пятнистого разного географического происхождения, выращенных из семян сыктывкарской репродукции. Исходный материал был получен по делектусам из ботанических садов России следующих городов: Чебоксары, Петрозаводск, Архангельск, а также два образца собраны в местах естественного произрастания в Сысольском (Визинга) и Троицко-Печорском (Троицко-Печорск) р-нах Республики Коми. Шестой образец для сравнительного изучения морфологических признаков растений отбирали в фазе цветения 2021–2023 гг. из природной популяции з. пятнистого Сыктывдинского р-на Республики Коми (злаково-разнотравный луг в урочище Соколовка, в 11 км от Сыктывкара) (далее – дикорастущий образец). В достаточно разреженном травостое, где из злаков чаще встречались овсяница луговая, ежа сборная, полевица гигантская, кострец безостый, щучка дернистая и лисохвост луговой, а из разнотравья – тысячелистник обыкновенный, звездчатка злаковая, василек луговой, подмаренник цепкий, чина луговая, герань луговая, купальница европейская, проективное покрытие з. пятнистого составляло около 30%. Почва данного участка – дерново-подзолистая суглинистая, достаточно увлажненная.

Интродукционные исследования проводили на однородном выровненном агрофоне, без внесения удобрений, по общепринятой методике [Майсурадзе и др.,1984]. 10 июня 2020 г. семена пяти образцов зверобоя без предварительной подготовки были высеяны в посевные ящики в полевых условиях, где находились под пологом сосны кедровой. Ящики с посевами были укрыты полиэтиленовой пленкой до появления массовых проростков, по мере необходимости проводили их полив и проветривание. В первой декаде августа (6.08.2020) растения з. пятнистого были высажены на гребни в двух повторностях по 30 штук в каждой с расстоянием между растениями 20 см и междурядьем 70 см. Уход за растениями заключался в ежегодной уборке побегов прошлого года, междурядной обработке участка трактором и ручной прополке от сорняков в течение вегетационного сезона. Зимостойкость образцов отмечали ежегодно сразу после массового отрастания растений. Регулярно проводились фенологические наблюдения. Рост побегов в высоту учитывали по фенодатам. Морфологические описания генеративного -побега проводили в течение 3-х вегетационных сезонов на 10 модельных растениях каждого образца. Экспериментальные данные статистически обработаны в соответствии с [Зайцев, 1973].

Отбор лекарственного сырья для биохимических исследований осуществляли в фазу массового цветения (июль) растений з. пятнистого в сухую солнечную погоду с 10 до 11 часов, срезая верхушечную облиственную генеративную часть побега длиной 25 см с цветками и бутонами. Растительные пробы сушили в хорошо проветриваемых помещениях без попадания прямого солнечного света и хранили до проведения биохимического анализа в бумажных пакетах при комнатной температуре 2 месяца. Количественное определение содержания суммы флавоноидов в экстрактах из надземной части растений з. пятнистого определяли методом спектрофотометрии с использованием спектрофотометра UV1700 ShimadzuInd. Ink. (Япония) по методике, приведенной в фармакопейной статье [ФС.2.5.0015.15, 2018] с нашей модификацией [Михович и др., 2018]. Полученные данные статистически обработаны в соответствии с общей фармакопейной статьей – ОФС.1.1.0013 «Статистическая обработка результатов физических, физико-химических и химических испытаний» [Фармакопея РФ, 2023]. Для калибровки спектрофотометра UV1700 Shmadzu использовали стандартные образцы растительного происхождения РСО Рутин 98% (Сычуаньская Юанда Шуян Фармацевтическая компания, КНР) и гиперицин 99.6%, полученный нами по способу, приведенному в патенте [Патент 2623084 РФ…, 2015].

Определение суммарного содержания нафтодиантроновых пигментов в экстрактах из надземной части з. пятнистого проводили методом спектрофотометрии с использованием спектрофотометра UV1700 ShimadzuInd. Ink. (Япония). В работе, из-за недоступности Федерального стандартного образца нафтодиантроновых пигментов, в качестве рабочих стандартных образцов (РСО) применяли гиперицин, выделенный нами методом двукратной препаративной обращенно-фазовой флеш-хроматографии бутанольного экстракта з. пятнистого. С этой целью использовали стеклянную хроматографическую колонку длиной 300 и диаметром 35 мм, заполненную сорбентом «Диасорб-130С16Т» (ЗАО «БиоХимМакСТ). Целевое соединение было получено в результате элюирования компонентов из колонки этанолом различной концентрации. Идентификация химической структуры полученного соединения выполнена методами УФ-, ИК-, ПМР- и ^{13}С–ЯМР спектрометрии, а также ВЭЖХ. Массовая доля основного вещества в полученном препаративном образце составляла 99,6 % (гиперицин). Способ одновременного получения указанных пигментов отражен в нашем патенте [Патент 2623084 РФ, 2015].

Результаты и их обсуждение

Температура воздуха и осадки в годы проведения исследований по данным Центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды РК представлены в табл. 1.

Для создания устойчивых плантаций з. пятнистый, как и з. продырявленный, размножается только семенами. Проростки зверобоя очень мелкие и долго укореняются, поэтому для ускорения роста и разви-

тия растений в первый год жизни в своей работе мы использовали рассадный способ выращивания. Через 12 дней после посева были отмечены первые проростки растений з. пятнистого, массовые – через 16 дней. В открытый грунт растения были высажены в начале августа, их приживаемость составила 100%. На 28 сентября растения з. пятнистого разного географического происхождения находились в имматурном онтогенетическом состоянии прегенеративного периода и достигали высоты 3–6 см. Главный побег диаметром 0.5–0.7 мм формировал от 3 до 5 пар настоящих листьев со средней длиной 1.3 и шириной 0.7 см. В нижних междоузлиях отмечалось 3–5 побегов возобновления длиной до 2 см. В этот период рост главного и боковых корней значительно опережает рост и развитие надземных органов. Главный корень с многочисленными боковыми корнями второго и третьего порядков проникал в почву до 8 см.

Таблица 1

Метеорологические условия за вегетационный период, 2021–2024 гг.

[Meteorological conditions fort hegrowing season, 2021–2024]

Год	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Среднее
Средняя температура воздуха, °С						
Норма	7.6	14.1	16.6	14.0	7.8	12.0
2021	12.2	18.0	17.4	15.9	6.2	13.9
2022	7.7	14.8	19.8	18.2	7.3	13.6
2023	11.9	12.7	18.5	16.1	12.4	14.3
2024	4.7	17.1	18.6	14.9	13.1	13.7
Сумма осадков, мм						
норма	44	53	74	69	59	299
2021	63	62	66	37	61	289
2022	58	67	32	79	54	291
2023	94	41	126	24	40	325
2024	61	62	85	582	24	284

Для создания устойчивых плантаций з. пятнистый, как и з. продырявленный, размножают только семенами. Проростки зверобоя очень мелкие и долго укореняются, поэтому для ускорения роста и развития растений в первый год жизни в своей работе мы использовали рассадный способ выращивания. Через 12 дней после посева были отмечены первые проростки растений з. пятнистого, массовые – через 16 дней. В открытый грунт растения были высажены в начале августа, их приживаемость составила 100%. На 28 сентября растения з. пятнистого разного географического происхождения находились в имматурном онтогенетическом состоянии прегенеративного периода и достигали высоты 3–6 см. Главный побег диаметром 0.5–0.7 мм формировал от 3 до 5 пар настоящих листьев со средней длиной 1.3 и шириной 0.7 см. В нижних междоузлиях отмечалось 3–5 побегов возобновления длиной до 2 см. В этот период рост главного и боковых корней значительно опережает рост и развитие надземных органов. Главный корень с многочисленными боковыми корнями второго и третьего порядков проникал в почву до 8 см.

Зимостойкость растений з. пятнистого первого и второго годов жизни была высокой (87–100%), за исключением образца из Визинги (58%) (табл. 2). На третий год жизни отмечалось снижение зимостойкости растений у двух образцов з. пятнистого (Петрозаводск и Троицко-Печорск) до 53 и 46% соответственно. Максимальные выпады растений у образцов з. пятнистого наблюдались на четвертом году жизни. Зимостойкость трех образцов – Чебоксары, Троицко-Печорск и Визинга – составила 29–43%, растений из Архангельска – 10%, полностью выпал образец из Петрозаводска. Снижение зимостойкости растений з. пятнистого, а также з. продырявленного на третьем – пятом году перезимовки, возможно, связано с особенностями биологии данных видов при выращивании в культуре [Тюрина и др., 1983; Портнягина и др., 2009; Эчишвили и др., 2024]. Полученные данные по зимостойкости растений з. пятнистого разного географического происхождения позволили выделить три наиболее зимостойких образца: Визинга, Троицко-Печорск и Чебоксары (табл. 2).

Таблица 2

Зимостойкость растений *Hypericum maculatum* второго – четвертого года жизни, %

[Winter hardiness of *Hypericum maculatum* plants of the second to fourth year of life, %]

Происхождение образца	2020/21	2021/22	2022/23	2023/24
Архангельск	100	100	70	10
Визинга	58	100	100	43
Петрозаводск	100	100	53	0
Троицко-Печорск	87	100	46	33
Чебоксары	100	100	93	29

Установлено, что при рассадном способе выращивания з. пятнистый разного географического происхождения со второго года жизни регулярно цвел и плодоносил. Начало отрастания многолетних растений з. пятнистого было отмечено 10–12 мая (табл. 3). Вегетативная фаза длилась 34–38 дней. В фазу бутонизации образцы з. пятнистого вступали во второй декаде июня, в фазу цветения – в третьей декаде июня – первой декаде июля. Массовое цветение растений з. пятнистого наступало в первой декаде июля, на 53–57 день от начала отрастания. Независимо от метеоусловий летнего сезона период цветения длился 21–24 дня (табл. 3). Аналогичные результаты по длительности периода цветения (22–25 дней) были получены нами при исследовании морфобиологии семян данного вида в 2011–2013 гг. [Эчишвили и др., 2014]. Период плодоношения у всех изучаемых образцов з. пятнистого приходится на июль–август. Сбор семян проводили во второй половине августа. Семена з. пятнистого необходимо собрать вовремя, т. к. они созревают почти одновременно и быстро осыпаются.

Таблица 3

Фенология растений *H. maculatum* разного географического происхождения, 2021–2023 гг.

[Phenology of *H. maculatum* plants of different geographical origins, 2021–2023]

№ образца	Год жизни	Начало отрастания	Начало бутонизации	Цветение		Плодоношение	
				начало	массовое	начало	массовое
1	2	10.05	15.06	26.06	2.07	16.07	24.08
	3	12.05	16.06	30.06	6.07	22.07	22.08
	4	12.05	15.06	2.07	7.07	23.07	27.08
2	2	10.05	15.06	26.06	3.07	16.07	24.08
	3	12.05	16.06	30.06	7.07	22.07	22.08
	4	12.05	15.06	1.07	6.07	23.07	27.08
3	2	10.05	15.06	26.06	1.07	16.07	24.08
	3	12.05	16.06	29.06	6.07	22.07	22.08
	4	12.05	15.06	1.07	7.07	23.07	27.08
4	2	10.05	15.06	26.06	2.07	16.07	24.08
	3	12.05	16.06	30.06	7.07	22.07	22.08
	4	12.05	15.06	2.07	6.07	23.07	27.08
5	2	10.05	15.06	26.06	2.07	16.07	24.08
	3	13.05	20.06	30.06	6.07	22.07	22.08
	4	12.05	15.06	2.07	7.07	23.07	27.08

Примечание: 1 – Архангельск, 2 – Визинга, 3 – Петрозаводск, 4 – Троицко-Печорск, 5 – Чебоксары.

В табл. 4 представлены биоморфологические показатели генеративного побега интродуцируемых растений з. пятнистого разного географического происхождения, а также дикорастущего образца. Основными показателями, характеризующими сырьевую фитомассу зверобоя в культуре, являются число генеративных побегов на особь и масса соцветия. Первый показатель в большей степени зависит от возраста растений, в меньшей – от биопотенциала образцов. Установлено, что растения з. пятнистого в культуре формировали на второй год жизни 4–5 генеративных побегов на особь. На третий год жизни число побегов увеличивалось в 4–6 раз и достигало максимальных значений – 16–30 шт./особь. У дикорастущего образца число генеративных побегов варьировало по годам от 3 до 6 шт./особь (табл. 4). Масса соцветия зависела от интенсивности ветвления и мощности побега. На формирование соцветия, особенно молодых растений, большое влияние оказывали метеоусловия летнего сезона (см. табл. 1). Так, на второй год жизни растения з. пятнистого перешли в генеративный период и сформировали невысокие крепкие побеги высотой 34–39 см. На генеративном побеге диаметром у основания 0.4–0.5 см отмечалось 15–18 пар стеблевых листьев 2.6–2.8 см длиной и 1.3–1.6 см шириной. С пазух 4–7 стеблевого листа развивались 9–14 пар генеративных побегов второго порядка (паракладиев) длиной 12–16 см (табл. 4). Таким образом, аномально теплая погода с достаточным количеством осадков в мае–июне 2021 г. способствовала формированию крупных разветвленных соцветий длиной 27–32 см с многочисленными цветками. Наибольшее число цветков отмечалось у образца из Архангельска (269 шт.), наименьшее – у образца из Троицко-Печорска (129 шт./побег). Сырая масса соцветия по образцам варьировала от 18.7 до 26.3 г. Следует отметить, что при описании биоморфологии генеративного побега у дикорастущих растений з. пятнистого, собранных в природе Сыктывдинского района РК в июне 2021 г., мы не наблюдали значительного увеличения параметров флоральной зоны побега из-за высокой среднесуточной температуры, не характерной для этого периода (табл. 4). На третий год жизни растений морфологические признаки, характеризующие надземную часть побега, стабилизировались: в 1.5–2 раза снизилось число пар паракладиев на побег и их длина (табл. 4). В результате отмечено снижение длины соцветия до 18–23 см и сырьевой фитомассы до 2.9–4.6 г соответственно (табл. 4). Четырехлетние растения з. пятнистого

разного географического происхождения по показателям, характеризующим генеративный побег, в основном соответствовали растениям третьего года жизни.

Таблица 4

Биоморфологическая характеристика генеративного побега *H. maculatum* в культуре и природе, 2021–2023 гг.

[Biomorphological characteristics of the generative shoot of *H. maculatum* in culture and nature, 2021–2023]

Показатели	№ образца					
	1	2	3	4	5	6
Число генеративных побегов, шт./особь	4±0.5[1] 16±2.8[2] 15±0.7[3]	5±0.7 25±2.7 16±0.8	4±1.3 19±2.8 13±0.6	5±1.4 30±2.8 20±0.9	5±0.6 26±3.0 15±0.8	4±0.5 3±0.5 6±0.8
Длина побега, см	39±1.1 46±1.5 49±1.4	34±0.6 42±1.2 44±0.8	37±1.2 53±1.1 42±2.0	39±0.8 44±1.8 49±0.8	38±0.6 53±1.0 52±1.4	36±1.0 59±3.0 66±2.2
Диаметр побега, см	0.5±0.03 0.4±0.01 0.3±0.02	0.4±0.05 0.3±0.02 0.3±0.02	0.4±0.04 0.4±0.02 0.3±0.02	0.4±0.03 0.4±0.01 0.3±0.01	0.4±0.03 0.4±0.01 0.3±0.02	0.4±0.03 0.3±0.02 0.4±0.02
Число пар стеблевых листьев	18±0.7 14±0.4 16±1.0	17±0.8 16±0.3 16±0.6	17±0.6 16±0.3 16±0.9	15±0.5 15±0.3 16±0.8	16±0.8 14±0.4 17±1.1	16±0.8 16±0.8 16±1.2
Длина срединного листа, см	2.7±0.08 3.3±0.07 3.4±0.10	2.8±0.07 3.3±0.05 3.5±0.09	2.6±0.06 3.8±0.1 3.9±0.07	2.6±0.1 3.8±0.1 3.1±0.1	2.8±0.2 3.8±0.1 3.3±0.1	2.8±0.2 3.5±0.1 3.8±0.1
Ширина срединного листа, см	1.6±0.03 2.2±0.03 1.8±0.03	1.5±0.03 1.8±0.04 1.7±0.05	1.3±0.07 2.1±0.06 2.0±0.08	1.5±0.04 2.2±0.05 1.8±0.05	1.6±0.08 2.1±0.06 1.6±0.06	1.5±0.1 1.9±0.1 2.2±0.1
Длина соцветия, см	32±1.5 18±1.0 15±0.7	29±0.9 20±0.4 13±0.3	30±2.0 23±1.3 15±0.9	31±0.7 19±0.9 16±1.7	27±0.6 23±0.9 16±0.7	24±1.0 23±1.3 22±1.2
Лист, с пазухи которого идут паракладии	4±0.6 9±0.6 10±0.3	5±0.3 11±0.3 11±0.3	4±0.8 8±0.6 9±0.4	5±0.4 10±0.9 11±0.4	7±0.4 9±0.5 11±0.5	10±0.4 10±0.6 10±0.5
Число пар паракладиев	14±0.8 6±0.6 6±0.3	12±0.2 6±0.2 6±0.3	13±0.9 7±0.4 7±0.4	10±0.8 6±0.7 5±0.2	9±0.5 6±0.4 6±0.2	6±0.5 6±0.4 6±0.2
Длина паракладиев, см	16±1.2 7±0.7 4±0.3	12±1.0 4±0.3 3±0.2	13±1.0 6±0.6 4±0.2	16±1.3 4±0.4 4±0.2	12±1.1 7±0.5 5±0.3	8±0.6 6±0.5 8±0.6
Число цветков, шт./побег	269±33 67±6 22±2	164±26 44±2 22±4	168±26 88±6 23±3	129±15 33±4 24±1	188±16 83±9 20±2	72±12 50±6 42±3
Диаметр цветка, см	2.5±0.08 2.6±0.06 2.6±0.07	2.2±0.06 2.4±0.03 2.4±0.04	2.6±0.04 2.6±0.05 2.7±0.07	2.3±0.03 2.6±0.07 2.6±0.06	2.3±0.03 2.6±0.05 2.5±0.06	2.3±0.03 2.5±0.06 2.8±0.05
Сырая фитомасса соцветия, г	26.3±3.6 3.8±0.5 2.2±0.3	20±2.7 2.9±0.2 1.8±0.2	18.7±3.1 4.6±0.4 2.2±0.2	26±4,8 3.2±0.2 2.8±0.6	19.4±2.0 4.4±0.4 2.9±0.2	5.2±1.2 3.3±0.4 6.1±1.0

Примечание: № 1, 2 … 5 – происхождение образцов смотри в примечании к табл. 3; № 6 – дикорастущий образец; 1, 2, 3 в степени – второй, третий и четвертый годы жизни растений.

Многолетние растения дикорастущего образца з. пятнистого формировали генеративные побеги диаметром 0.3–0.4 см и высотой 59–66 см (табл. 4). На прямом четырехгранном стебле насчитывалось 16 пар листьев длиной 3.5–3.8 см и шириной 1.9–2.2 см. С 10-го стеблевого листа формировалось 6 пар паракладиев длиной 6–8 см, из которых образовывалось редкое метельчатое соцветие длиной 22–24 см с 42–50 цветками. Средняя сырая фитомасса соцветия составляла 3.3–6.1 г. В базальной части растений нарастали побеги возобновления от 4 до 11 штук со средней длиной 4,9 см. Установлено, что растения з. пятнистого природного образца по показателям, характеризующим генеративный побег, соответствовали растениям третьего года жизни в культуре.

Для установления соответствия качества лекарственного сырья з. пятнистого общепринятым требованиям мы провели анализ надземной фитомассы образцов разного географического происхождения на содержание одних из основных действующих веществ – флавоноидов и нафтодиантроновых пигментов (гиперицин и псевдогиперицин). Биохимическая оценка сырьевой фитомассы з. пятнистого выявила, что

суммарное содержание флавоноидов в образцах разного географического происхождения и разного возраста варьировала в пределах 2.65–6.82% (табл. 5), что соответствует требованиям ФС. 2.5.0015.15 Государственной Фармакопеи РФ (сумма флавоноидов в пересчете на рутин не менее 1.5%) [Государственная Фармакопея РФ, 2018]. Спектрофотометрический анализ содержания гиперицина и псевдогиперицина в надземной сырьевой фитомассе з. пятнистого разного географического происхождения показал, что сумма нафтодиантроновых пигментов четырех культивируемых образцов второго – четвертого годов жизни в среднем составляла 0.05–0.08% (табл. 5). Выявлено, что культивируемый образец природного происхождения из Визинги Сысольского р-на РК и дикорастущий образец, собираемый ежегодно непосредственно в природе Сыктывдинского р-на РК отличались невысоким содержанием гиперицина и псевдогиперицина – 0.030–0.045% (табл. 5). Максимальное содержание нафтодиантроновых пигментов обнаружено в растениях второго и четвертого годов жизни из Чебоксар (0.068–0.08) и Архангельска (0.05–0.08%).

Таблица 5

Содержание основных действующих веществ в надземной фитомассе *H. maculatum* разного географического происхождения (в % от массы воздушно-сухого сырья), 2021–2023 гг.

[Content of the main active substances in the aboveground phytomass of *H. maculatum* of different geographical origins (in % of the mass of air-dried raw materials), 2021–2023]

Происхождение образца	Год жизни	Сумма флавоноидов в пересчете на рутин, %	*Сумма нафтодиантроновых пигментов, %
Архангельск	2	5.21±0.35	-
	3	4.84±0.38	0.084±0.005
	4	6.82±0.04	0.050±0.004
Визинга	2	3.43±0.39	-
	3	4.42±0.48	0.031±0.001
	4	6.34±0.01	0.045±0.007
Петрозаводск	2	4.35±0.15	-
	3	3.71±0.01	0.051±0.001
	4	6.08±0.19	0.046±0.002
Троицко-Печорск	2	2.65±0.27	-
	3	5.14±0.30	0.055±0.002
	4	5.32±0.13	0.047±0.001
Чебоксары	2	4.11±0.08	-
	3	3.99±0.04	0.068±0.001
	4	5.52±0.13	0.080±0.002
Дикорастущий образец	2021	3.78±0.12	0.040±0.002
	2022	3.56±0.12	0.030±0.002
	2023	5.55±0.01	0.044±0.001

Примечание: прочерк означает, что в этот период содержание гиперицина и псевдогиперицина не определяли; * – в пересчете на гиперицин без учета содержания сопутствующих нафтодиантроновых пигментов (прото-псевдогиперицин и прото-гиперицин).

Заключение

Проведенное изучение биоморфологических особенностей и биохимической характеристики растений з. пятнистого разного географического происхождения, выращиваемых в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми в течение 4 вегетационных сезонов, позволяет отметить следующее.

Зимостойкость растений з. пятнистого первого и второго годов жизни была высокой у большинства образцов и составляла 87–100%, третьего года жизни – 46–100% и зависела в первую очередь от биологических особенностей вида. Максимальные выпады у образцов з. пятнистого наблюдались у четырехлетних растений, которые перезимовали на 10–43%, образец Петрозаводск выпал полностью. Выделены три наиболее зимостойких образца: Визинга, Троицко-Печорск и Чебоксары.

Установлено, что при рассадном способе выращивания растения з. пятнистого первого года жизни в конце вегетационного сезона находились в имматурном онтогенетическом состоянии прегенеративного периода, а со второго года жизни регулярно цвели и плодоносили. У растений з. пятнистого всех образцов сохранялись фенологические ритмы, свойственные данному виду в природе. Период цветения длился 21–24 дня, плодоношения – 31–39 дней, семена созревали во второй половине августа. Вегетационный период у растений з. пятнистого разного географического происхождения в изучаемые годы составлял 102–108 дней. Установлено, что растения з. пятнистого в культуре формировали на второй год жизни 4–5 генеративных побегов на особь. На третий год жизни число побегов увеличивалось в 4–6 раз и достигало

максимальных значений – 16–30 шт./особь. У дикорастущего образца число генеративных побегов варьировало по годам от 3 до 6 шт./особь.

Выявлено, что молодые генеративные растения з. пятнистого под влиянием аномально теплой погоды в мае – июне способны достигать максимального своего развития и формировать крупные разветвленные соцветия длиной 27–32 см и массой 18.7–26.3 г с многочисленными цветками в количестве 129–269 шт./побег. На третий год жизни растений отмечено снижение показателей, характеризующих флоральную зону побега, таких как длина и масса соцветия. Влияние погодных условий на показатели, характеризующие генеративный побег растений дикорастущего образца, не выявлено.

При оценке качества лекарственного сырья з. пятнистого разного географического происхождения выявлено, что массовая доля суммарного содержания флавоноидов в растениях составляла 2.65–6.82%, что значительно превышало требования фармакопеи к данному виду сырья (не менее 1.5 %). Максимальные значения флавоноидов были зафиксированы на четвертый год жизни (5.32–6.82%), что, вероятно, связано с возрастом растений и благоприятными погодными условиями данного сезона. Установлено, что сумма гиперицина и псевдогиперицина у четырех образцов растений з. пятнистого третьего – четвертого годов жизни (Архангельск, Петрозаводск, Троицко-Печорск и Чебоксары) в среднем составляла 0.05–0.08%, зависела от биопотенциала. Следует отметить, что культивируемый образец природного происхождения из Визинги и дикорастущий образец, собираемый ежегодно в природе, характеризовались низким содержанием нафтодиантроновых пигментов.

Учитывая высокую адаптивную приспособленность к условиям культуры, показатели продуктивности надземной фитомассы и высокое содержание в ней флавоноидов и нафтодиантроновых пигментов з. пятнистый может успешно возделываться в условиях среднетаежной подзоны Республики Коми.

Список источников

1. Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. М.: ГУГК, 1983. 340 с.
2. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М.: Дрофа; ДиК, 1997. 116 с.
3. Государственная Фармакопея СССР. XI изд. Вып. 2. М.: Медицина, 1990. 400 с.
4. Государственная Фармакопея РФ, XIV изд., Т. IV. Биологические лекарственные препараты. Растительные средства. Лекарственное растительное сырье. ФС.2.5.0015.15. Зверобоя трава. М.: Минздрав РФ, 2018. С. 6081.
5. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
6. Лекарственное растительное сырье, применяемое в медицинской практике в СССР: указатель / сост. Л.В. Селюнина. Л.: ЛХФИ, 1991. 53 с.
7. Майсурадзе Н.И. и др. Методика исследований при интродукции лекарственных растений // Лекарственное растениеводство. Вып. 3. М., 1984. С. 1–33.
8. Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Определитель сосудистых растений окрестностей Сыктывкара. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 262 с. ISBN: 5-7691-1607-2. EDN: QKOFKT.
9. Мартыненко В.А. и др. Локальные флоры таежной зоны Республики Коми. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2008. 75 с. ISBN: 978-5-89606-354-4. EDN: QKRQYV.
10. Минаева В.Г. Лекарственные растения Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. 272 с.
11. Михович Ж.Э. и др. Распределение пула флавонолов в надземной массе свербиги восточной (*Bunias orientalis* L.) при выращивании на Севере // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7, № 2(23). С. 87–90. EDN: URNBAF.
12. Патент 2623084 РФ Способ одновременного получения гиперицина и псевдогиперицина / Пунегов В.В., Чуча К.В., Эчишвили Э.Э., Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН. Заявлено 23.06.2015, опубл. 21.06.2017, бюл. 18.
13. Портнягина Н.В. и др. Ресурсная характеристика *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae) в условиях интродукции (Республика Коми) // Растительные ресурсы. 2009. Т. 45, вып. 2. С. 48–57. EDN: OIJFNZ.
14. Растения для нас. Справочное издание. СПб.: Учебная книга, 1996. 654 с.
15. Скворцов В.Э. Иллюстрированное руководство для ботанических практик и экскурсий в Средней России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 505 с. ISBN: 5-87317-170-X. EDN: QKNMPN.
16. Травянистые растения СССР. М.: Мысль, 1971. Т. 2. 309 с.
17. Тюрина Е.В. и др. Опыт возделывания *Hypericum perforatum* L. в Новосибирской области // Растительные ресурсы. 1983. Т. 19, вып. 4. С. 507–512.
18. Фармакопея РФ. Издание XV. М., 2023. Т. 1. С. 236–240.
19. Флора северо-востока европейской части СССР. Т. 3. Л.: Наука, 1976. 293 с.
20. ФС.2.5.0015.15. Зверобоя трава. Фармакопея. Изд. XIV. Т. IV. Биологические лекарственные препараты. Растительные средства и препараты. Гомеопатические фармацевтические субстанции. М., 2018, С. 6074-6083.

21. Эчишвили Э. Э. и др. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum* L.) в культуре на европейском Северо-Востоке / отв. ред. Г. Н. Табаленкова. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2014. 120 с.

22. Эчишвили Э.Э. и др. Сравнительная морфобиологическая характеристика интродуцируемых на Севере образцов *Hypericum perforatum* разного географического происхождения // Самарский научный вестник. 2024. Т. 13, № 3. С. 72–80. DOI: 10.55355/snv2024133111. EDN: DOALWY.

References

1. *Atlas arealov i resursov lekarstvenny`x rastenij SSSR* [Atlas of Ranges and Resources of Medicinal Plants of the USSR]. Moscow, GUGK Publ., 1983. 340 p. (In Russ.).

2. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on Climate and Hydrology]. Moscow, Drofa-DiK Publ., 1997. 116 p. (In Russ.).

3. *Gosudarstvennaya Farmakopeya SSSR* [State Pharmacopoeia of the USSR]. 11th ed. Iss. 2. Moscow, Medicina Publ., 1990. 400 p. (In Russ.).

4. *Gosudarstvennaya Farmakopeya RF, XIV izd., T. IV. Biologicheskie lekarstvenny`e preparaty`. Rastitel`ny`e sredstva. Lekarstvennoe rastitel`noe sy`r`e. FS.2.5.0015.15. Zveroboya trava* [State Pharmacopoeia of the Russian Federation, 14th ed., V. IV. Biological Medicinal Products. Herbal Remedies. Medicinal Plant Raw Materials.FS.2.5.0015.15]. Moscow, Ministry of Health of the Russian Federation, 2018, p. 6081. (In Russ.).

5. Zaitsev G.N. *Metodika biometricheskix raschetov* [Methodology of biometric calculations]. Moscow, Nauka Publ., 1973. 256 p. (In Russ.).

6. Selyunina L.V., comp. *Lekarstvennoe rastitel`noe sy`r`e, primenyaemoe v medicinskoj praktike v SSSR* [Medicinal plant materials used in medical practice in the USSR: index]. Leningrad, 1991. 53 p. (In Russ.).

7. Maisuradze, N.I. et al. [Research methods for the introduction of medicinal plants]. *Lekarstvennoe rastenievodstvo* [Medicinal plant growing]. Moscow, 1984, iss. 3, pp. 1-33. (In Russ.).

8. Martynenko, V.A., Gruzdev, B.I. *Opredelitel` sosudisty`x rastenij okrestnostej Sy`kty`vkara* [Guide to vascular plants in the vicinity of Syktyvkar]. Ekaterinburg, 2005. 262 p. (In Russ.). ISBN: 5-7691-1607-2. EDN: QKOFKT.

9. Martynenko V.A. et al. *Lokal`ny`e flory` taezhnoj zony` Respubliki Komi* [Local floras of the taiga zone of the Komi Republic]. Syktyvkar, 2008. 75 p. (In Russ.). ISBN: 978-5-89606-354-4. EDN: QKRQYV.

10. Minaeva V.G. *Lekarstvenny`e rasteniya Sibiri* [Medicinal plants of Siberia]. Novosibirsk, Nauka Publ., 1991. 272 p. (In Russ.).

11. Mikhovich J.E., Punegov V.V., Zainullina K.S., Ruban G.A. [Distribution of flavonol pool in the aboveground mass of eastern swerbig (*Bunias orientalis* L.) during cultivation in the North]. *Samarskij nauchny`j vestnik*. V. 7, No.2 (2018): pp. 87-90. (In Russ.). EDN: URNBAF.

12. Patent 2623084 RF. Method for the simultaneous production of hypericin and pseudohypericin / Punegov V.V., Chucha K.V., Echishvili E.E., Institute of Biology, Komi Federal Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Stated 23.06.2015, publ. 21.06.2017, Bull. 18. (In Russ.).

13. Portnyagina N.V. et al. [Resource characteristics of *Hypericum perforatum* L. (Hypericaceae) under introduction conditions (Komi Republic)]. *Rastitel`ny`e resursy`*. V. 45, iss. 2 (2009): pp. 48-57. (In Russ.). EDN: OIJFNZ.

14. *Rasteniya dlya nas* [Plants for us. Reference publication]. St-Peterburg, Uchebnaya kniga Publ., 1996. 654 p. (In Russ.).

15. Skvortsov V.E. *Illyustrirovannoe rukovodstvo dlya botanicheskix praktik i e`kskursij v Srednej Rossii* [Illustrated Guide for Botanical Practices and Excursions in Central Russia]. Moscow, KMK Publ., 2004. 505 p. (In Russ.). ISBN: 5-87317-170-X. EDN: QKNMPN.

16. *Travyanisty`e rasteniya SSSR* [Herbaceous Plants of the USSR]. Moscow, My`sl` Publ., 1971. V. 2. 309 p. (In Russ.).

17. Tyurina E.V. et al. [Experience in Cultivating *Hypericum perforatum* L. in the Novosibirsk Region]. *Rastitel`ny`e resursy`*. V. 19, iss. 4 (1983): pp. 507-512. (In Russ.).

18. *Farmakopeya Rossijskoj Federacii. Izdanie XV* [Pharmacopoeia of the Russian Federation. Edition XV]. Moscow, 2023. V. 1. P.236-240. (In Russ.).

19. *Flora severo-vostoka evropejskoj chasti SSSR* [Flora of the North-East of the European Part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1976. V. 3. 293 p. (In Russ.).

20. *FS.2.5.0015.15. Zveroboya trava. Farmakopeya. Izd. XIV. T. IV. Biologicheskie lekarstvenny`e preparaty`. Rastitel`ny`e sredstva i preparaty`. Gomeopaticheskie farmacevticheskie substancii* [FS.2.5.0015.15. St. John's wort grass. Pharmacopoeia. Ed. XIV, V. IV. Biological medicinal products. Herbal remedies and preparations. Homeopathic pharmaceutical substances]. M: 2018, pp. 6074-6083. (In Russ.).

21. Echishvili E.E. et al. *Zveroboj prody`ryavlenny`j (Hypericum perforatum L.) v kul`ture na evropejskom Severo-Vostoke* [*Hypericum perforatum* L. cultivated in the European North-East]. Syktyvkar, 2014. 120 p. (In Russ.).

22. Echishvili E.E. et al. [Comparative morphobiological characteristics of *Hypericumperforatum* accessions of different geographical origins introduced in the North]. *Samarskij nauchny`j vestnik*. V. 13, No. 3 (2024): pp. 72-80. (In Russ.). DOI: 10.55355/snv2024133111. EDN: DOALWY.

Статья поступила в редакцию 15.06.2026; одобрена после рецензирования 15.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 15.06.2026; approved after reviewing 15.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
Э. Э. Эчишвили – elmira@ib.komisc.ru, канд. биол. наук, научный сотрудник отдела Ботанический сад;
Н. В. Портнягина – portniagina@ib.komisc.ru, канд. с.-х. наук, доцент, старший научный сотрудник отдела Ботанический сад;
В. В. Пунегов – punegov@ib.komisc.ru, канд. хим. наук, старший научный сотрудник отдела Ботанический сад.
Information about the authors
E. E. Echishvili – elmira@ib.komisc.ru, candidate of biological sciences, researcher of Botanical Garden;
N. V. Portnyagina – portniagina@ib.komisc.ru, candidate of agricultural sciences, associate professor, senior researcher of Botanical Garden;
V. V. Punegov – punegov@ib.komisc.ru, candidate of chemical sciences, senior researcher of Botanical Garden.

Вклад авторов:
Эчишвили Э. Э. – написание исходного текста; статистическая обработка материала; итоговые выводы.
Портнягина Н. В. – доработка текста; итоговые выводы.
Пунегов В. В. – определение основных действующих веществ в надземной сырьевой фитомассе.
Contribution of the authors:
Echishvili E. E. – original text writing; statistical analysis of the material; final conclusions.
Portnyagina N. V. – text revision; final conclusions.
Punegov V. V. – determination of the main active substances in the aboveground raw phytomass.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 293–298.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 293–298.

ЗООЛОГИЯ

Краткое сообщение
УДК 595.44(470.5)
EDN: MODLTD
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-293-298

Первая находка *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) на Урале

Семён Викторович Власов[1], **Артём Васильевич Тиунов**[1]
[1] Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия
Автор, ответственный за переписку: Семён Викторович Власов, probel15@yandex.ru

Аннотация. Впервые для Урала отмечается вид *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) и род *Psilochorus* Simon, 1893. Паук обнаружен в жилом доме в г. Перми. Приведены фотографии внешнего вида паука и морфологических структур пальпы, подтверждающие правильность идентификации вида.

Ключевые слова: Aranei, Pholcidae, *Psilochorus simoni*, первая находка, Пермский край, биологическая инвазия

Для цитирования: Власов С. В., Тиунов А. В. Первая находка *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) на Урале // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 293–298. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-293-298.

Благодарности: авторы благодарны заведующему музеем зоологии беспозвоночных ПГНИУ А.В. Грищенко за помощь в работе со сканирующим электронным микроскопом.

ZOOLOGY

Short message

First record of *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) in the Urals

Semen V. Vlasov[1], **Artyom V. Tiunov**[1]
[1] Perm State University, Perm, Russia
Corresponding author: Semen V. Vlasov, probel15@yandex.ru

Abstract. The species *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) and the genus *Psilochorus* Simon, 1893 were first discovered in the Urals. The record was made in an apartment building (Perm). Photographs of the spider's appearance and morphological structures are provided, confirming the correct species identification.

Keywords: Aranei, Pholcidae, *Psilochorus simoni*, new record, Perm Krai, biological invasion

For citation: Vlasov S. V., Tiunov A. V. [First record of *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae: Pholcidae) in the Urals]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 293-298. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-293-298.

Acknowledgments: the authors are grateful to Andrey V. Grischenko (Perm, Russia) for the help with producing SEM micrographs.

Введение

Род пауков *Psilochorus* Simon, 1893 в мировой фауне насчитывает 41 вид, большинство из которых приурочено к Неарктической и Неотропической областям [World Spider Catalog, 2026].

Один вид из этого рода, эусинантропный *Psilochorus simoni* (Berland, 1911), широко расселился за пределами своего исходного ареала и, судя по всему, произошло это достаточно давно. Согласно свежим данным *P. rotundus* O. Pickard-Cambridge, 1898, описанный из Центральной Америки в конце XIX в., является синонимом *P. simoni* [Huber et al., 2026]. В Европу паук попал в начале XX в. через Францию, где он был обнаружен в подвале лаборатории сравнительной анатомии университета Сорбонны в Париже [Berland, 1911]. В последующие десятилетия вид распространился по всему евразийскому континенту, а также проник в Океанию и Северную Африку. Весьма вероятно, что в Африку к югу от Сахары паук попал примерно в то же время, что и в Европу [Huber et al., 2026]. Примечательно, что в Европе

© Власов С. В., Тиунов А. В., 2026

P. simoni встречается не только в постройках человека, но и в естественных условиях, например, в пещерах [Brignoli, 1979; Kostanjšek, Ramšak, 2005; Svatoň et al., 2009], а в Иране его находили в оливковых рощах [Ghavami et al., 2004]. При этом на своей родине, в Северной Америке, этот паук довольно редок. Помимо западных штатов США (Орегон и Калифорния), где вид был первоначально описан под младшим синонимом *P. simplicior* Chamberlin & Ivie, 1942 [Slowik, 2009], он был найден только в провинции Британская Колумбия в Канаде [Darren, Claudia, 2008].

В России до настоящего времени паук отмечался в г. Тольятти Самарской обл. [Дунин, 1998] и в г. Ставрополе [Харченко, 2000]. По мнению К.Г. Михайлова [Mikhailov, 2024], указания вида для Сибири сомнительны. На сайте iNaturalist имеется указание этого вида для г. Москвы [Fetisov, 2025], но оно базируется на фотографии внешнего вида, хотя для достоверной идентификации визуальной оценки недостаточно – необходимо детальное изучение морфологии половых органов с использованием оптического увеличения.

Цель данной публикации: зафиксировать новую находку нового для Пермского края и Урала в целом вида *P. simoni*.

Материал и методы

Материал был собран в жилом многоквартирном доме (г. Пермь) ручным способом. Материал передан для хранения в Зоологический музей Московского государственного университета, г. Москва, Россия (куратор К.Г. Михайлов).

Фотографии получены при помощи фотокамеры Panasonic GH5II с объективом M. Zuiko Digital ED 60 mm f/2.8 в ведущей лаборатории микробных и клеточных технологий биологического факультета ПГНИУ (Пермь). Сканирующие микрофотографии получены с помощью микроскопа Hitachi TM3000 в режиме обратно рассеянных электронов (BSE) с ускоряющим напряжением 15 кВ. Карта составлена с использованием программы Google Earth Pro [Google Earth Pro…: эл. ресурс].

Результаты

Семейство Pholcidae C.L. Koch, 1850
Psilochorus simoni (Berland, 1911)
Рис. 1−2

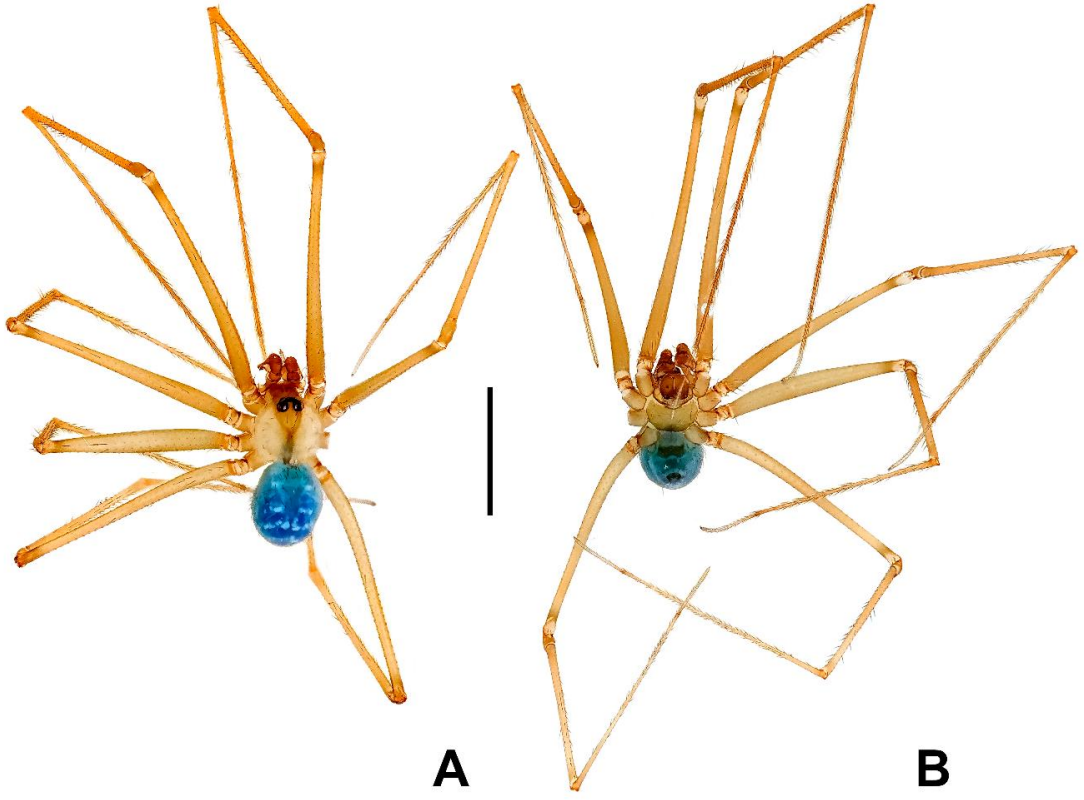


Рис. 1. Внешний вид самца *Psilochorus simoni.* A – дорсально, B – вентрально. Масштабная линейка 2 мм
[Male habitus of *Psilochorus simoni*. A – dorsal view, B – ventral view. Scale bar 2 mm]

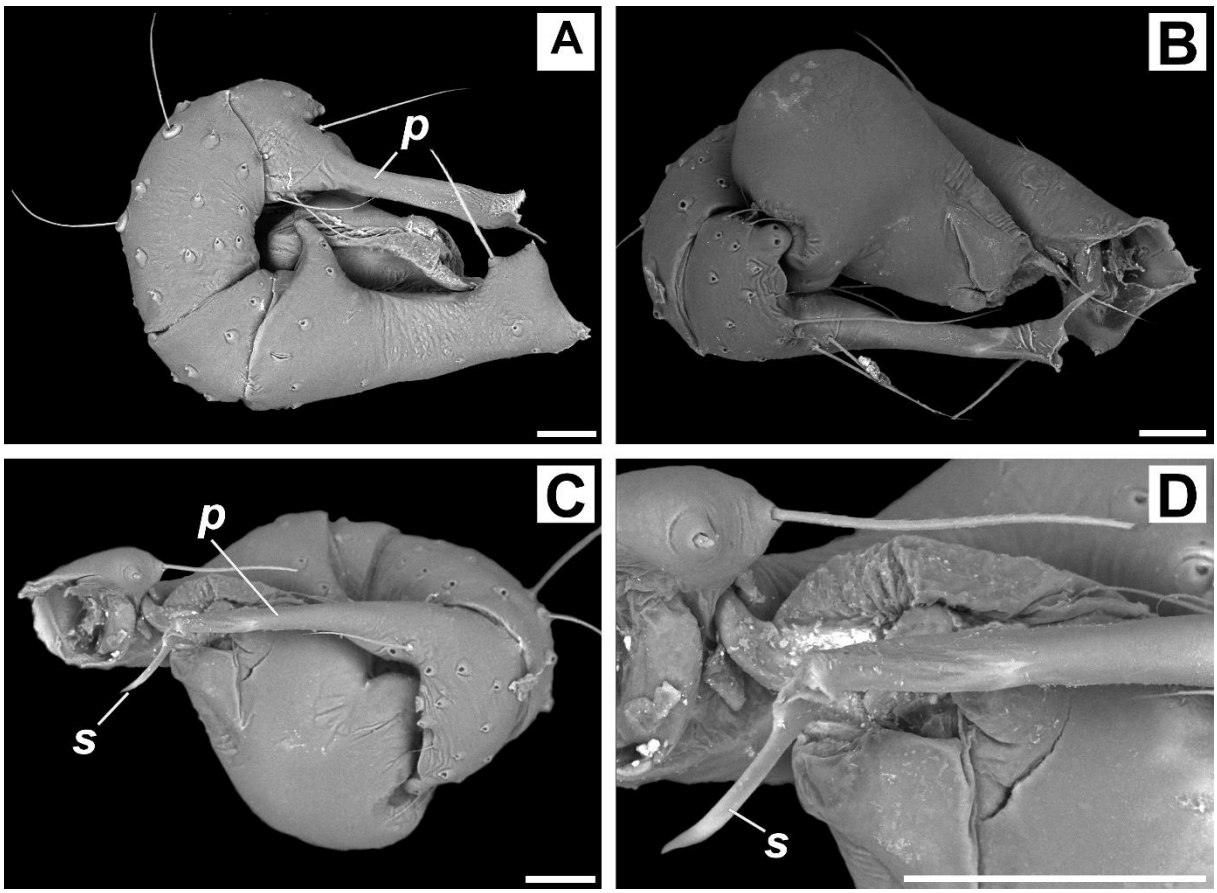


Рис. 2. Сканирующие микрофотографии пальпа самца *Psilochorus simoni*. A – латерально, B – медиально, C, D – вентрально. Масштабная линейка 100 мкм. Сокращения: *p* – прокурсус, *s* – шпоровидный отросток прокурсуса

[SEM micrographs of *Psilochorus simoni* copulatory organs. A — lateral view, B — median view, C, D — ventral view. Scale bar — 100 μm. Abbreviations: p — procursus, s — spur on procursus]

Материал: 1 ♂, Россия, Пермский край, г. Пермь, жилой дом, 58°00'11.7"N, 56°17'30.9"E (WGS 84), декабрь 2025, С.В. Власов.

Замечания. На территории России помимо псилохоруса встречаются еще 3 рода из семейства Pholcidae: *Pholcus* Walckenaer, 1805, *Hoplopholcus* Kulczyński, 1908 и *Spermophora* Hentz, 1841. Представители рода *Psilochorus* отличаются от пауков родов *Pholcus* и *Hoplopholcus* (в России отмечен только *H. longipes*) округлой формой брюшка (при виде сбоку высота брюшка превышает его длину) (рис. 1), у последних брюшко удлинено [Almquist, 2006; Huber, 2020]. От представителей рода *Spermophora* они отличаются количеством глаз: у *Psilochorus* их 8, тогда как у *Spermophora* – 6 [Nentwig et al., 2026]. Как и у всех самцов рода *Psilochorus* бедра педипальп с двумя апофизами каждое: один с двумя длинными щетинками находится у основания, второй, расположенный дистально, заострен и направлен вверх (рис. 2A). Прокурсус, представляющий собой отросток цимбиума, узкий, с крепкой шпорой на конце (рис. 2) [Huber, 1994; Slowik, 2009].

Распространение: вид встречается в западных штатах США [Slowik, 2009]. Интродуцирован в Гватемалу, Колумбию, Эквадор, Европу, Марокко, Кению, Турцию, Новую Зеландию [World Spider Catalog 2026], Иран [Ghavami et al., 2004], Канаду [Darren, Claudia, 2008]. В России отмечен в Самарской обл. [Дунин, 1998], Ставропольском [Харченко, 2000] и Пермском краях (наши данные) (рис. 3). Таким образом, ареал вида можно охарактеризовать как космополитный.

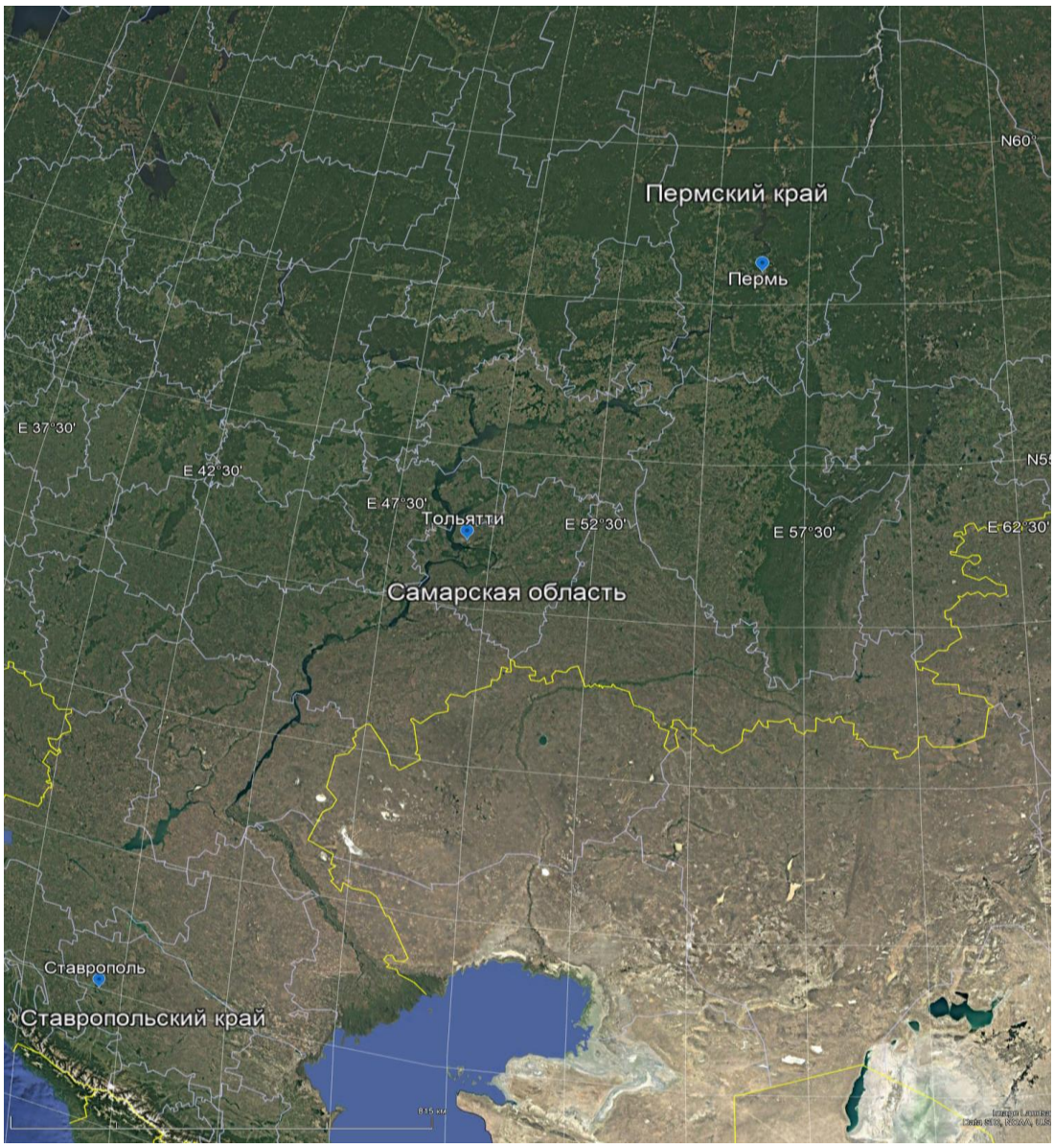


Рис. 3. Карта находок *Psilochorus simoni* в России
[Occurrences map of *Psilochorus simoni* in Russia]

Заключение

Вид *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) и род *Psilochorus* Simon, 1893 впервые указываются для фауны Пермского края и Урала в целом. Эта находка существенно (на 650 км) отодвигает северо-восточную границу ареала вида. Полученные данные подтверждают гипотезу об активном антропогенном расселении *P. simoni* в восточном направлении, высказанную Фюрстом и Бланденером [Fürst, Blandenier, 1993], и указывают на высокую вероятность новых находок в сибирских регионах в обозримом будущем.

Список источников

1. Дунин П.М. Обзор пауков семейства Pholcidae C.L. Koch, 1851 (Arachnida, Aranei, Haplogynae) Восточной Европы // Проблемы энтомологии Европейской части России и сопредельных территорий: тез. докл. 1-го международного совещания. Самара, 1998. С. 139–141.

2. Харченко В.И. Современная арахнофауна Ставропольской городской агломерации // Фауна Ставрополья. 2000. Вып. 10. С. 114–118.

3. Almquist S. Swedish Araneae, part 1 – families Atypidae to Hahniidae (Linyphiidae excluded) // Insect Systematics & Evolution. 2006. Supplement № 62. P. 1–284.

4. Berland L. Sur deux araignées recueillies à la Sorbonne: *Physocyclus simony* n. sp. Et *Macrargus dentichelis* E. Simon // Archives de Zoologie Expérimentale et Générale. 1911. Vol. 6, № 3. P. 110–115.

5. Brignoli P.M. Ragni d'Italia. Specie cavernicole nuove o interessanti (Araneae) // Quaderni del Museo di Speleologia «V. Rivera». 1979. Vol. 5, № 10. P. 3–48.

6. Darren Claudia. *Psilochorus simony* (observation). iNaturalist Canada. 2008. URL: https://www.inaturalist.org/observations/187928885 (дата обращения: 16.06.2026).

7. Fetisov D. *Psilochorus simony* (observation). iNaturalist. 2025. URL: https://www.inaturalist.org/observations/256022723 (дата обращения: 16.06.2026).

8. Fürst P.A., Blandenier G. *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae, Pholcidae): Découvertes de nouvelles stations Suisses et discussion de son écologie // Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles. 1993. Vol. 116. P. 75–85.

9. Ghavami S. et al. Investigation spider fauna in olive orchards in northern part of Iran // Proceedings of the 16th Congress on Iranian Plant Protection, Tabriz, 2004. P. 463–464.

10. Google Earth Pro: program. Google Earth. URL: http://earth.google.com/ (дата обращения: 16.06.2026).

11. Huber B.A. Genital morphology, copulatory mechanism and reproductive biology in *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Pholcidae; Araneae) // Netherlands Journal of Zoology. 1994. Vol. 44. P. 85–99.

12. Huber B.A. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): A revision at generic level // Bulletin of the American Museum of Natural History. 2000. Vol. 254. P. 1–348. DOI: 10.1206/0003 0090(2000)254<0001:NWPSAP>2.0.CO;2.

13. Huber B.A. Revision of the spider genus *Hoplopholcus* Kulczyński (Araneae, Pholcidae) // Zootaxa. 2020. Vol. 4726. P. 1–94. DOI: 10.11646/zootaxa.4726.1.1. EDN: XWRYUO.

14. Huber B.A., Meng G.L., Cabra-García J. On South American spiders previously misplaced in *Psilochorus* Simon (Araneae: Pholcidae), with the description of a new genus with a remarkable disjunct distribution // Zootaxa. 2026. Vol. 5828, № 1. P. 1–37. DOI: 10.11646/zootaxa.5828.1.1.

15. Kostanjšek R., Ramšak L. *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae, Pholcidae), a new record for Slovenian fauna from Postojna Cave // Natura Sloveniae. 2005. Vol. 7, № 1. P. 37–40.

16. Mikhailov K.G. Checklist of spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and neighbouring countries (as of 2022) // Arthropoda Selecta. Suppl. 2024. № 7. Art. 311. ISBN 978-5-907747-74-6.

17. Nentwig W. et al. Spiders of Europe. Version 07.2026. 2026. Online version at: https://www.araneae.nmbe.ch. (дата обращения: 04.07.2026).

18. Slowik J. A review of the cellar spider genus *Psilochorus* Simon 1893 in America north of Mexico (Araneae: Pholcidae) // Zootaxa. 2009. Vol. 2144. P. 1–53. DOI: 10.11646/zootaxa.2144.1.1.

19. Svatoň J. et al. Pavúky – Araneae // Pavúkovce Cerovej Vrchoviny. Arachnids of the Cerová Vrchovina Highland (Arachnida: Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Acari). 2009. P. 21–123.

20. World Spider Catalog. Version 26. Natural History Museum Bern, 2026. Online version at: http://wsc.nmbe.ch (дата обращения: 16.06.2026).

References

1. Dunin P.M. [A review of spiders of the family Pholcidae C.L. Koch, 1851 (Arachnida, Aranei, Haplogynae) of Eastern Europe]. *Problemy` e`ntomologii Evropejskoj chasti Rossii i sopredel`ny`x territorij: tez. dokl. 1-go mezhdunarodnogo soveshhaniya* [Problems of entomology of the European part of Russia and adjacent territories. Abstracts of the 1st international meeting]. Samara, 1988, pp. 139-141. (In Russ.).

2. Harchenko V.I. [Modern arachnofauna of the Stavropol urban agglomeration]. *Fauna Stavropol'ya*. V. 10 (2000): pp. 114-118. (In Russ.).

3. Almquist S. Swedish Araneae, part 1 – families Atypidae to Hahniidae (Linyphiidae excluded). *Insect Systematics & Evolution*. Supplement No. 62 (2006): pp. 1-284.

4. Berland L. Sur deux araignées recueillies à la Sorbonne: *Physocyclus simony* n. sp. Et *Macrargus dentichelis* E. Simon. *Archives de Zoologie Expérimentale et Générale*. V. 6, No. 3 (1911): pp. 110-115.

5. Brignoli P.M. Ragni d'Italia. Specie cavernicole nuove o interessanti (Araneae). *Quaderni del Museo di Speleologia «V. Rivera»*. V. 5, No. 10 (1979): pp. 3-48.

6. Darren and Claudia (2008). *Psilochorus simony* (observation). iNaturalist Canada. Available at: https://www.inaturalist.org/observations/187928885 (accessed 16.06.2026).

7. Dmitriy Fetisov (2025). *Psilochorus simony* (observation). iNaturalist. Available at: https://www.inaturalist.org/observations/256022723 (accessed 16.06.2026).

8. Fürst P.A. & Blandenier G. *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae, Pholcidae): Découvertes de nouvelles stations Suisses et discussion de son écologie. *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles.* V. 116 (1993): pp. 75-85.

9. Ghavami S., Ahmadi Damghan M., Ghannad Amooz S., Soodi S. & Javadi S. Investigation spider fauna in olive orchards in northern part of Iran. Proceedings of the 16th Congress on Iranian Plant Protection, Tabriz. 2004, pp. 463-464.

10. Google Earth Pro: program. Google Earth. Available at: http://earth.google.com/ (accessed 16.06.2026).

11. Huber B.A. Genital morphology, copulatory mechanism and reproductive biology in *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Pholcidae; Araneae). *Netherlands Journal of Zoology*. V. 44 (1994): pp. 85-99.

12. Huber B.A. New World pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): A revision at generic level. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. V. 254 (2000): pp. 1-348. DOI: 10.1206/0003 0090(2000)254<0001:NWPSAP>2.0.CO;2.

13. Huber B.A. Revision of the spider genus *Hoplopholcus* Kulczyński (Araneae, Pholcidae). *Zootaxa*. V. 4726 (2020): pp. 1-94. DOI: 10.11646/zootaxa.4726.1.1. EDN: XWRYUO.

14. Huber B.A., Meng G.L. & Cabra-García J. On South American spiders previously misplaced in Psilochorus Simon (Araneae: Pholcidae), with the description of a new genus with a remarkable disjunct distribution. *Zootaxa*. V. 5828, No. 1 (2026): pp. 1-37. DOI: 10.11646/zootaxa.5828.1.1.

15. Kostanjšek R. & Ramšak L. *Psilochorus simoni* (Berland, 1911) (Araneae, Pholcidae), a new record for Slovenian fauna from Postojna Cave. *Natura Sloveniae*. V. 7, No. 1 (2005): pp. 37-40.

16. Mikhailov K.G. Checklist of spiders (Arachnida: Aranei) of Russia and neighbouring countries (as of 2022). *Arthropoda Selecta*. Suppl. V. 7 (2024): 311 p. ISBN 978-5-907747-74-6.

17. Nentwig W., Blick T., Bosmans R., Kropf C., Stäubli A. Spiders of Europe. Version 07.2026. (2026). Available at: https://www.araneae.nmbe.ch. (accessed on 04.07.2026).

18. Slowik J. A review of the cellar spider genus *Psilochorus* Simon 1893 in America north of Mexico (Araneae: Pholcidae). *Zootaxa*. V. 2144 (2009): pp. 1-53. DOI: 10.11646/zootaxa.2144.1.1.

19. Svatoň J., Gajdoš P., Černecká L., Franc V., Korenko S., Kovalčík R., Krumpálová Z. Pavúky – Araneae. Pavúkovce Cerovej Vrchoviny. Arachnids of the Cerová Vrchovina Highland (Arachnida: Araneae, Pseudoscorpiones, Opiliones, Acari). 2009, pp. 21-123.

20. World Spider Catalog. Version 26. Natural History Museum Bern, 2026. Available at: http://wsc.nmbe.ch (accessed 16.06.2026).

Статья поступила в редакцию 18.06.2026; одобрена после рецензирования 06.07.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 18.06.2026; approved after reviewing 06.07.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
С. В. Власов – probel15@yandex.ru, старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии;
А. В. Тиунов – tiunov@psu.ru, старший преподаватель кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии.
Information about the authors
S. V. Vlasov – probel15@yandex.ru, senior lecturer at the Department of invertebrate's zoology and water ecology;
A. V. Tiunov – tiunov@psu.ru, senior lecturer at the Department of invertebrate's zoology and water ecology.

Вклад авторов:
Власов С. В. – концепция исследования; написание исходного текста; итоговые выводы.
Тиунов А. В. – доработка текста; создание фотографий; итоговые выводы.
Contribution of the authors:
Vlasov S. V. – research concept; writing the draft; final conclusions.
Tiunov A.V. – follow on revision of the text; creating photographs; final conclusions.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 299–307.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 299–307.

ЗООЛОГИЯ

Научная статья
УДК 595.421
EDN: OGMMDQ
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-299-307

Современное распространение лугового клеща *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Пермском крае

Виктор Евгеньевич Ефимик
Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия,
efimik.viktor@mail.ru

Аннотация. Представлен список местообитаний и нахождений иксодового клеща *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 по материалам, собранным в Пермском крае с 2021 по 2025 гг. На основе собственных и литературных данных составлена карта современного распространения данного вида. За последние 7 лет заметен тренд на продвижение *D. reticulatus* с юго-запада на северо-восток Пермского края. Его ареал совпадает с изотермами 3…3.5ºС и проходит вдоль крупных рек в южной половине края. Сделано предположение, что в Среднем Прикамье наиболее важными причинами, способствующими продвижению лугового клеща на новые территории, является глобальное изменение климата, которое постепенно приводит к повышению среднегодовой температуры в сочетании со смягчающим действием крупных речных долин. Предпочтения открытых прогреваемых участков, опушек, лугов, зарослей кустарников, обочин дорог также способствует его экспансии.

Ключевые слова: иксодовые клещи, *Dermacentor reticulatus*, распространение, Пермский край

Для цитирования: Ефимик В. Е. Современное распространение лугового клеща *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Пермском крае // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 299–307. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-299-307.

Благодарности: автор выражает искреннюю благодарность профессору биологического факультета ПГНИУ С.Л. Есюнину за ценные советы, полученные от него в ходе написания данной статьи, а также всем сборщикам использованного материала, среди которых хотелось бы выделить В.В. Береснева и А.А. Телегину, предоставивших наибольшую ее часть.

ZOOLOGY

Original article

Modern distribution of the meadow tick *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 in the Perm Krai

Viktor E. Efimik
Perm State University, Perm, Russia, efimik.viktor@mail.ru

Abstract. A list of habitats and locations where the ixodid tick *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 has been found is presented, based on materials collected in the Perm Krai from 2021 to 2025. Based on our own and published data, a map of the current distribution of this species has been compiled. Over the past 7 years, a trend has been observed towards the spread of D. reticulatus from the southwest to the northeast of the Perm Krai. Its area coincides with the isotherm 3…3.5°C and runs along large rivers in the southern half of the region. It has been suggested that in the Middle Kama region, the most important factors contributing to the spread of the meadow tick to new territories are global climate change, which gradually leads to an increase in average annual temperature, combined with the mitigating effect of large river valleys. Its preference for open, well-warmed areas, forest edges, meadows, shrub thickets, and roadside areas also contributes to its expansion.

Keywords: ixodid ticks, *Dermacentor reticulatus*, distribution, Perm Krai

For citation: Efimik V. E. [Modern distribution of the meadow tick *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 in the Perm Krai]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 299-307. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-299-307.

Acknowledgments: the author expresses his sincere gratitude to S.L. Yesyunin, Professor of the Faculty of Biology at PSU (Perm, Russia), for the valuable advice received from him during the writing of this article, as

© Ефимик В. Е., 2026

well as to all the collectors of the material used, among whom I would like to single out V.V. Beresnev and A.A. Telegina, who provided the largest part of it.

Введение

Иксодовые клещи – неотъемлемый и достаточно многочисленный компонент акарологической фауны Пермского края, насчитывающий в сезоны своей высокой активности до 126 экз. на 1 км маршрута [Лыков, Митрофанова, 1971], а иногда даже и до 300 экз. на флаго-км [Ефимик, Телегина, 2024]. Такая численность клещей приводит к их частым нападениям на людей. По данным Роспотребнадзора по Пермскому краю ежегодно не менее 20 тыс. человек обращаются в специализированные лаборатории по поводу укусов клещей [В Пермском крае…: эл. ресурс]. При этом иксодовые клещи в Пермском крае являются переносчиками природно-очаговых заболеваний, таких как клещевой энцефалит, иксодовые клещевые боррелиозы, моноцитарный эрлихиоз, гранулоцитарный анаплазмоз человека, бабезиоз [Коренберг, 1999; Воробьева, Григорян, Коренберг, 2000; Афанасьева и др., 2006; Самаров, 2009; Нефедова и др., 2012; Тетерин и др., 2013; Николенко и др., 2020].

Примерно с 2010-х гг. эпидемиологическая обстановка в крае стала осложняться в связи с тем, что в фауне иксодовых клещей Пермского края появился новый достаточно активный переносчик клещевых инфекций человека и животных – луговой клещ *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794. В то время, как главным виновником трансмиссивных клещевых заболеваний в Пермском крае до этого был и остается таежный клещ *Ixodes persulcatus* (Schulze, 1930), *D. reticulatus* все чаще напоминает о себе, демонстрируя высокую активность не только весной, но и осенью [Ефимик, Телегина, 2024]. Несмотря на то, что взрослые клещи данного вида предпочитают нападать на диких и домашних животных, к человеку они также присасываются. При этом по нашим данным [Телегина, Ефимик, Славнова, 2024] и сведениям от коллег из соседней Кировской области, клещи вида *D. reticulatus* переносят все те же инфекции, что и таежный клещ [Волков и др., 2016] в данных регионах.

Луговой клещ довольно обычен в Европе, встречается и на Британских островах, южная граница его ареала в Азии проходит по восточному Казахстану, Киргизии и Узбекистану, а восточная и северная границы – по Среднему Уралу, Тюменской обл. [Глазунов, Домацкий, Глазунова, 2019] и далее на восток до Иркутской обл. [Померанцев, 1950; Кулик, Винокурова,1983; Колонин, 1984].

Еще с конца 1940-х годов были сделаны ошибочные попытки указать Пермский край (в то время – Пермскую обл.) как зону возможного обитания *D. reticulatus* [Кулик, Винокурова, 1983], но только после 2012 г. стали появляться достоверные, но тогда еще не опубликованные данные по обнаружению данного вида на юге края. Позже, опираясь на собственные исследования и на данные Роспотребнадзора по Пермскому краю, мы дали оценку распространения лугового клеща по территории края на тот момент [Береснев, Ефимик, 2021], где указали некоторые западные и южные районы Прикамья и часть г. Перми.

С момента публикации нашей статьи о распространении *D. reticulatus* по территории Пермского края накопилось много нового материала, требующего анализа, чему и посвящена данная статья.

Материал и методика

Материал собирался разными людьми и различными способами: по стандартной методике с помощью флага [Эпидемиология, профилактика инфекционных..., 2012], а также с собак и с человека. Весь материал хранится в зафиксированном состоянии (в 70%-м спирте) на кафедре зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ.

Идентификация клещей проводилась камерально с использованием как классических [Померанцев, 1950], так и современных определителей [Якименко, Малькова, Шпынов, 2013].

Весь собранный материал, начиная с 2021 г., представлен ниже в виде списка местообитаний и нахождений.

***Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794**

Материал

2♀ (ПГНИУ), Пермский край, г. Пермь, ул. Калинина, д. 116, обочина дороги, 03.05.2021, В.В. Береснев; 1♀ (ПГНИУ), там же, м/р-н Комсомольский, с собаки, 22.04.2023, А.А. Телегина; 1♀ (ПГНИУ), там же, с собаки, 07.05.2023, А.А. Телегина; 1♂ (ПГНИУ), там же, с человека, 03.X.2023, А.А. Телегина; 1♂, 2♀ (ПГНИУ), Пермский край, г. Пермь, Дзержинский р-н, опушка смешенного леса, с человека, 11.09.2023, А.А. Телегина; 4♂, 4♀ (ПГНИУ), там же, Индустриальный район, Андроновский лес, опушка смешанного леса, 13.09.2023, П.А. Стольников; 1♀ (ПГНИУ), там же, Дзержинский район, правый берег р. Кама, экотропа «Пролетарская», 28.09.2023; 5♂, 14♀ (ПГНИУ), там же, Индустриальный район, Андроновский лес, пойменный луг, 13.05.2025, А.С. Моисеева, Д.С. Докшина; 1♂, 1♀ (ПГНИУ), там же, Андроновский лес, ельник, 23.05.2025, А.С. Моисеева, Д.С. Докшина;16♂, 11♀ (ПГНИУ), там же, Андроновский лес, пойменный луг, на флаг, 15.09.2025, А.С. Моисеева, Д.С. Докшина; 2♂, 3♀ (ПГНИУ),

Пермский край, г. Пермь, Ленинский район, комплекс ПНИПУ, просека под ЛЭП, на флаг, 16.09.2025, А.С. Моисеева, Д.С. Докшина.

1♀ (ПГНИУ), Пермский край, Пермский муниципальный округ, с. Хмели, с человека, май 2023, В.В. Береснев; 1♂, 2♀ (ПГНИУ) окр. с. Бершеть, с человека, 10.09.2023, В.В. Береснев; 3♀ (ПГНИУ), там же, Кукуштанское сельское поселение, просека под ЛЭП у СНТ «Геофизик», с человека, 09.09.2023, В.В. Береснев; 1♂, 1♀ (ПГНИУ), там же, с. Лобаново, в доме, 11.04.2024, А.В. Тюленев; 1♂ (ПГНИУ), там же, с. Лобаново, во дворе дома, 19.10.2025, А.В. Тюленев; 1♂ (ПГНИУ), там же, д. Заосиновка, берег озера, 15.05.2026, Е.В. Плакхина.

1♂ (ПГНИУ), Пермский край, Краснокамскй округ, 12.10.2022, В.В. Береснев; 2♂, 5♀, 1 нимфа (ПГНИУ), там же, окр. д. Брагино, с собаки 16.09.2023, В.В. Береснев; 8♂, 6♀ (ПГНИУ), там же, окр. д. Черная, с собаки, 16.09.2023, В.В. Береснев.

1♂ (ПГНИУ), Пермский край, Нытвенский округ, 14.10.2023, А.А. Елькин.

1♀ (ПГНИУ), Пермский край, Карагайский округ, 9 км севернее с. Карагай, дорога в смешанном лесу, с человека, 16.10.2022, В.Е. Ефимик.

1♀ (Устное сообщение), Пермский край, Чусовской округ, окр. д. Кучино, с собаки, сентябрь 2024, П.В. Родимов.

1♂ (ПГНИУ), Пермский край, Суксунский округ, г. Суксун, с человека, май 2022, А.Б. Крашенинников; 1♂, 1♀ (ПГНИУ), там же, окр. д. Чекарда, пойменный луг, с флага, 24.09.2023, В В. Береснев.

1♀ (ПГНИУ), Пермский край, Частинский р-н, окр. д. Ерзовка, с флага, 04.05.2023, В.В. Береснев;

3♀ (ПГНИУ), Пермский край, Больше-Сосновский округ, окр. с. Тойкино, с собаки, 10.09.2023, А.А. Телегина; 9♂, 17♀ (ПГНИУ), там же, с флага, 29.04.2023, А.А. Телегина; 1♂, 1♀ (ПГНИУ), там же, с флага, 30.04.2023, А.А. Телегина; 8♂, 13♀ (ПГНИУ), там же, с флага, 09.09.2023, А.А. Телегина; 1♂, 4♀ (ПГНИУ), там же, с человека, 09.05.2023, А.А. Телегина; 2♂, 2♀ (ПГНИУ), там же, с человека, 08.05.2023, А.А. Телегина; 1 нимфа (ПГНИУ), там же, с флага, 08.08.2023, А.А. Телегина.

1♂ (ПГНИУ), Пермский край, Кишертский округ, УНБ «Предуралье», дендросад, с человека, 08.10.2022, Т.И. Гридина; 1♂, 2♀ (ПГНИУ), там же, берег реки, с человека, 09.09.2023, В.В. Береснев; 2♀ (ПГНИУ), там же, зарастающее хвойным лесом поляна, с флага, 15.05.2026, В.Е. Ефимик.

2♀ (ПГНИУ), Пермский край, Осинский округ, окр. п. Рейд, опушка сосняка, 10.05.2021, В.Е. Ефимик.

Результаты и их обсуждение

Проанализировав данные списка местообитаний и нахождений и ранее опубликованные сведения [Береснев, Ефимик, 2021; Козьминых, 2021; Телегина, Ефимик, Славнова, 2024; Ефимик, Телегина, 2024], мы составили карту распространения *D. reticulatus* в Пермском крае (рисунок, А). Цветом на карте обозначены те округа, где был обнаружен луговой клещ в разные годы.

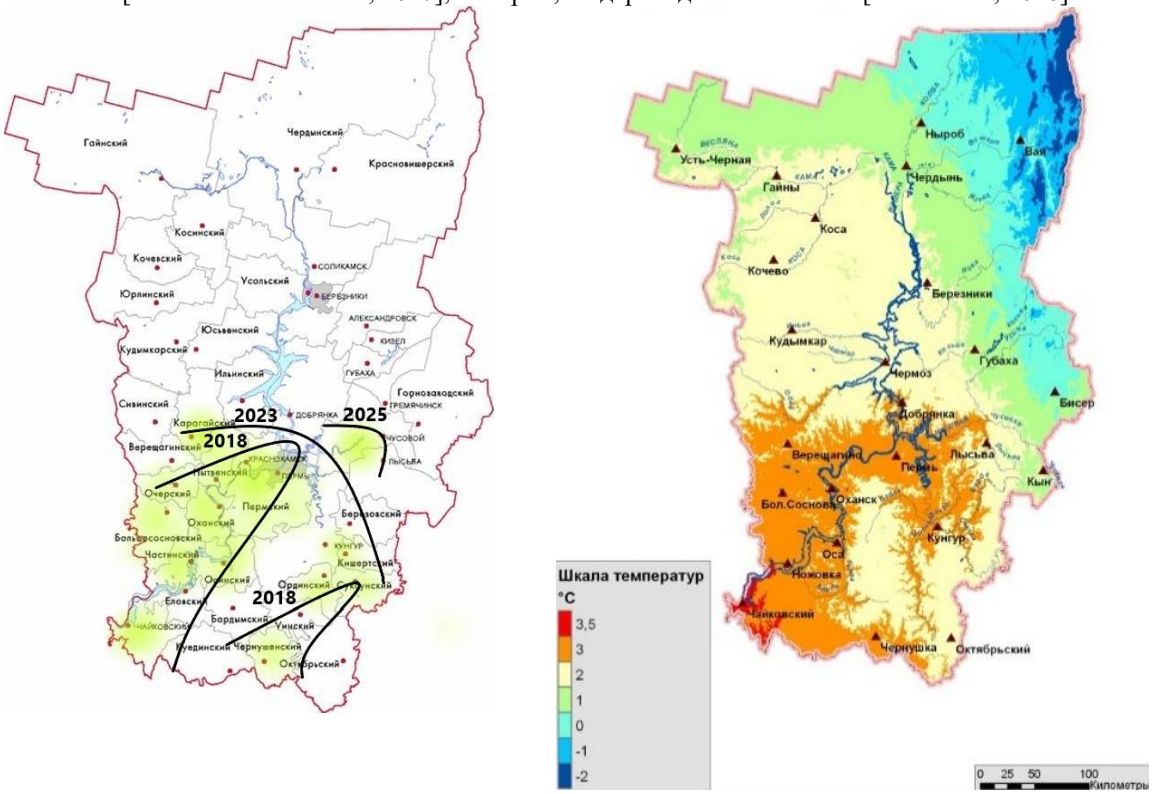
Все находки клещей были разбиты на 3 хронологические группы (волны). В первую группу (волну) вошли ранее опубликованные данные, датированные с 2012 по 2018 г. из таких муниципальных округов, как Чайковский, Осинский, Нытвенский, Очерский, Оханский, Чернушенский и Суксунский, а также из правобережной части (Кировский район) г. Перми. Во вторую (2022–2023) вошли данные В.О. Козьминых [2021], наши сведения о нахождении клещей в муниципальных округах Карагайский, Частинский, Больше-Сосновский, Кишертский, Краснокамский и Пермский, а также на территории городского природного ландшафта «Андроновский лес» (г. Пермь). В третью (2024–2025) – из Ординского муниципального округа, юго-запада Чусовского муниципального округа (п. Чусовские городки) и правобережной части Ленинского района (комплекс политехнического университета (ПНИПУ) г. Перми). Перечисленные хронологические волны мы отметили линиями на карте (рисунок, А).

Допускаем, что полученная хронология имеет неточности, т/ к/ мы можем не сразу находить клещей на данной территории, а они при этом уже какое-то время здесь существуют. Тем не менее, четко проявляется следующая тенденция. За последние 7 лет заметен тренд на продвижение *D. reticulatus* с юго-запада на северо-восток Пермского края (рисунок, А).

В соседних регионах также замечено изменение границ ареала лугового клеща. Так, на западе от Пермского края, в Кировской обл., впервые стали находить *D. reticulatus* только в 2010-х гг. [Волков и др., 2016]. Восточнее, в Свердловской обл., укусы человека клещом рода *Dermacentor* были зарегистрированы уже в г. Серове в 2023 г. [Еремина, 2023], а это широта прикамского г. Березники, т.е. примерно 160 км севернее г. Перми. В Тюменской обл. и на Южном Урале (Башкирия, Челябинская и Оренбурская обл.) луговой клещ довольно обычен [Козьминых, 2021].

В Европе еще раньше стали отмечать значительное расширение ареала *D. reticulatus* – начиная с 2000-х гг. На обширных территориях северо-западной и центральной Европы, которые раньше считались слишком

холодными для выживания и завершения жизненного цикла этих клещей, наблюдается их активное распространение в Германии [Dautel et al., 2006; Drehmann et al., 2020], Польше [Mierzejewska et al., 2016], Словении [Gracner Jadresic et al., 2017], Венгрии, Нидерландах и в Бельгии [Rubel et al., 2016].



A – распространение *D. reticulatus* в Пермском крае.
Цветом обозначены округа, где были обнаружены клещи в разные годы, линиями – пределы распространения по временным периодам; B – распределение среднегодовой температуры воздуха на территории Пермского края [Климат Пермского края: эл. ресурс]; C – ботанико-географическое районирование в пределах Пермского края [Овеснов, 1997]

[A – Distribution of *D. reticulatus* in the Perm Krai.
The color indicates the districts where ticks were found in dif-ferent years, the lines indicate the boundaries of distribution over time period; B – distribution of the average annual air temperature in the Perm Krai [Климат Пермского края: эл. ресурс]; C – botanical and geographical zoning within the Perm Krai [Овеснов, 1997]

Одной из причин, объясняющий данный феномен, называется глобальное потепление [Кербабаев, 2010; Karbowiak G., 2014; Foldvari, 2016], к другим причинам относят лесовосстановление и другие изменения ландшавтов [Karbowiak, 2014], а также неуклонный рост популяций диких животных в результате их охраны, которые являются естественными хозяевами для этого вида и их расселения [Данилькин, 1999, 2002, 2005; Кербабаев, 2010; Karbowiak, 2014]. Есть авторы, которые подчеркивают роль речных долин как важных экологических коридоров для дикой природы, в том числе и для иксодовых клещей [Лыков, Митрофанова, 1971; Karbowiak, 2014; Mierzejewska et al., 2016]. Есть и такие объяснения, как сокращение использования человеком пестицидов и других химикатов, занос клещей в новые регионы в результате путешествия людей с собаками и развития транспортной инфраструктуры [Karbowiak, 2014; Foldvari, 2016].

Изучая распространение лугового клеща в пределах Пермского края, мы констатируем смещение его северной границы в северо-восточном направлении, обращая внимание на некоторые особенности его расселения. Сравнивая карту округов края, где был обнаружен луговой клещ (рисунок, А) с распределением среднегодовой температуры (рисунок, В) и с картой ботанико-географических районов (рисунок, С), становится очевидным, что ареал *D. reticulatus* больше совпадает с изортермами 3…3.5ºС, чем с районами, выделенными ботаниками. Следовательно, распространение *D. reticulatus* в большей степени связано не с фитогеографической зональностью территории, а зависит от температурного фактора, а именно от среднегодовой температуры воздуха, которая должна быть не менее 3ºС.

Помимо этого, обращает на себя внимание локализация данного вида клещей вдоль крупных рек в южной половине края: вдоль р. Камы (от г. Чайковского до г. Перми), р. Ирени и Сылвы, вдоль нижнего течения р. Чусовой (рисунок, А). По всей видимости, долины крупных рек сглаживают действие климатических факторов и, таким образом, способствуют продвижению *D. reticulatus* на северо-восток Пермского края. Влияние мезоклиматических условий речных пойм как смягчающего фактора ранее было описано для таежного клеща (*I. persulcatus*) [Лыков, Митрофанова, 1971] и для лугового клеща как важного фактора, способствующего его миграции [Karbowiak, 2014; Mierzejewska et al., 2016].

Что касается причин, мы поддерживаем мнение тех специалистов, которые объясняют расширение распространения *D. reticulatus* совместным действием нескольких благоприятных факторов [Karbowiak, 2014; Rubel et al., 2016]. При этом, на наш взгляд, в различных географических регионах такого большого ареала, какой мы наблюдаем у лугового клеща, сочетание этих фактров может быть разным. Представляется, что в Среднем Прикамье наиболее выжными являются глобальное изменение климата, которое постепенно приводит к повышению среднегодовой температуры в сочетании со смягчающим действием крупных речных долин. Надо иметь в виду, что клещи *D. reticulatus* достаточно теплолюбивы и влаголюбивы [Романенко, 2007], но при этом они способны переносить значительные суточные и сезонные колебания температуры [Hubalek et al., 2003; Foldvari et al., 2016], что позволяет им осваивать нашу достаточно суровую в климатическом плане территорию, но вблизи водотоков и водоемов [Nosek, 1972; Zygner et al., 2009; Mierzejewska et al., 2016].

Такие биотопичесие преференции лугового клеща в лесной зоне, как предпочтение открытых прогреваемых участков, опушек, лугов, зарослей кустарников, обочины дорог [Балашов, 1996; Романенко, 2007; Береснев, Ефимик, 2022 и др.] также могут способствовать его экспансии.

Заключение

Согласно представленному в данной статье списку местообитаний и нахождений и литературным данным, луговой клещ *D. reticulatus* отмечен в 15 муниципальных округах Пермского края и в некоторых районах краевого центра.

За последние 7 лет заметен тренд на продвижение *D. reticulatus* с юго-запада на северо-восток Пермского края. Его ареал совпадает с изотермами 3…3.5ºС и проходит вдоль крупных рек в южной половине края.

В Среднем Прикамье, на наш взгляд, наиболее существенными причинами, способствующими продвижению лугового клеща на новые территории, являются глобальное изменение климата, которое постепенно приводит к повышению среднегодовой температуры, в сочетании со смягчающим действием крупных речных долин.

Список источников

1. Афанасьева М.В. и др. Гранулоцитарный анаплазмоз человека: особенности клинических проявлений в России // Инфекционные болезни. 2006, Т. 4, № 2. С. 24–28. EDN: HVMKO.

2. Балашов Ю.С. Место иксодовых клещей (Ixodidae) в лесных экосистемах // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 3. С. 193–203. DOI: 10.17072/1994-9952-2021-3-185-190. EDN: VCTOUU.

3. Береснев В.В., Ефимик В.Е. Новые данные о распространении *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Пермском крае // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2021. Вып. 3. С. 185–190. DOI: 10.17072/1994-9952-2022-3-246-250. EDN: RMQKST.

4. Береснев В.В., Ефимик В.Е. Особенности экологии клещей *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Пермском крае // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2022. Вып. 3. С. 204–211. DOI: 10.17072/1994-9952-2022-3-246-250.

5. В Пермском крае продолжает расти число укушенных клещами [Электронный ресурс] // 04.07.2025. URL: https://ura.news/news/1052958800 (дата обращения: 19.02.2026).

6. Волков С.А. и др. Анализ инфицированности клещей видов *Ixodes persulcatus* и *Dermacentor reticulatus* возбудителями трансмиссивных заболеваний на территории Кировской области // Инфекция и иммунитет. 2016. Т. 6, № 2. С. 173–178. EDN: WBEKLV.

7. Воробьева Н.Н., Григорян Е.В., Коренберг Э.И. Эрлихиоз в России // Инфекционные болезни. Диагностика, лечение, профилактика: тез. докл. VI Российско-итальянской науч. конф. СПб., 2000. С. 55.

8. Глазунов Ю.В., Домацкий В.Н., Глазунова Л.А. Эколого-географическая характеристика иксодового клеща *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 в Северном Зауралье. Тюмень, 2019. 142 с. EDN: MIRSBO.

9. Данилькин А.А. Млекопитающие России и сопредельных стран: Оленьи (Cervidae). М., 1999. 551 с.

10. Данилькин А.А. Млекопитающие России и сопредельных стран: Свиньи (Suidae). М., 2002. 309 с.

11. Данилькин А.А. Млекопитающие России и сопредельных стран: Полорогие (Bovidae). М., 2005. 555 с.

12. Еремина Т.Г. Опасность увеличилась вдвое! [Электронный ресурс] // URL: https://adm-verhotury.ru/social/helth/media/2023/4/17/opasnostuvelichilasvdvoe/?ysclid=mmrm3cri88576960388 (дата обращения: 15.03.2026).

13. Ефимик Е.В., Телегина А.А. К изучению иксодовых клещей Большесосновского муниципального округа Пермского края // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 3. С. 269–277. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-3-269-277. EDN: IOOPXN.

14. Кербабаев Э.Б. Мониторинг клещей *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 и *D. reticulatus* Fabricius, 1794 в Европейской части Российской Федерации (анализ литературы за последние 100 лет) // Российский паразитологический журнал. 2010. № 1. С. 56–62. EDN: MVPUZL.

15. Климат Пермского края [Электронный ресурс]. URL: https://1zoom.club/1256-klimat-permskogo-kraja.html (дата обращения: 09.03.2026).

16. Козьминых В.О. Заметки по уральским видам иксодовых клещей рода *Dermacentor* Koch, 1844 и новые находки *D. reticulatus* (Fabricius, 1794) (Acari: Ixodidae) в Камском Предуралье, на северо-восточной границе европейской части ареала // Материалы по флоре и фауне Республики Башкортостан. 2021. № 37. С. 64–72.

17. Колонин Г.В. Распространение иксодовых клещей: роды *Dermacentor, Anocentor, Cosmiomma, Dermacentonomma, Nosomma, Rhipicintor, Rhipicephalus, Boophilus, Margaropus, Anomalohimalaya*. М.: Наука, 1984. 96 с.

18. Коренберг Э.И. Эрлихиозы – новая для России проблема инфекционной патологии // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. 1999. № 4. С. 10–16.

19. Кулик И.Л., Винокурова Н.С. Ареал лугового клеща *Dermacentor pictus* в СССР (Ixodidae) // Паразитология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 207–213.

20. Лыков В.А., Митрофанова Ю.Г. Материалы по распространению и экологии *Ixodes persulcatus* P. Sch в Пермской области // Вопросы арахноэнтомологии. Пермь, 1971. С. 10–38.

21. Эпидемиология, профилактика инфекционных болезней. Методические указания 3.1.3012-12. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней. М., 2012. 36 с.

22. Нефедова В.В. и др. Роль личинок клеща *Ixodes trianguliceps* в поддержании циркуляции *Babesia microti* на Среднем Урале // Зоологический журнал, 2012. Т. 91, № 9. С. 1034–1042. EDN: PBLXFJ.

23. Николенко В.В. и др. Иксодовый клещевой боррелиоз: клинико-эпидемиологические особенности течения на территории крупного промышленного центра Западного Урала. // Пермский медицинский журнал, 2020. Т. 37, № 4. С. 46–53. DOI: 10.17816/pmj37446-53. EDN: QVRHXM.

24. Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с. EDN: OPPCGO.

25. Померанцев Б.И. Иксодовые клещи (Ixodidae) // Фауна СССР. Паукообразные. Т. 4, вып. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 224 с.

26. Романенко Н.В. Экологические основы этологии пастбищных иксодовых клещей (Parasitiformes, Ixodidae) при поиске и нападении на прокормителей // Вестник Томского государственного университета. 2007. № 289. С. 224–228.

27. Самаров М.Н. Новые инфекции, передающиеся иксодовыми клещами, у детей Пермского края // Пермский медицинский журнал. 2009. Т. 26, № 1. С. 22–28. EDN: NCJEVP.

28. Телегина А.А., Ефимик В.Е., Славнова Е.А. Оценка видового состава и зараженности иксодовых клещей в Большесосновском муниципальном округе Пермского края // Фундаментальные и прикладные аспекты биологии: сб. статей Международной конференции ученых-биологов. Пермь, 2024. С. 290–294. EDN: JLGRGD.

29. Тетерин В.Ю. и др. Клинико-лабораторная диагностика инфекций, передающихся иксодовыми клещами, в Пермском крае // Эпидемиология и инфекционные болезни. 2013. № 4. С. 11–15. EDN: RNMFTN.

30. Якименко В.В., Малькова М.Г., Шпынов С.Н. Иксодовые клещи Западной Сибири: фауна, экология, основные методы исследования. Омск: Омский научный вестник, 2013. 240 с. EDN: SHALRV.

31. Dautel H. et al. Evidence for an increased geographical distribution of *Dermacentor reticulatus* in Germany and detection of Rickettsia sp. RpA4 // International Journal of Medical Microbiology. 2006 Vol. 296. P. 149–156. DOI: 10.1016/j.ijmm.2006.01.013. EDN: LVVZQZ.

32. Drehmann M. et al. The Spatial Distribution of *Dermacentor* Ticks (Ixodidae) in Germany – Evidence of a Continuing Spread of *Dermacentor reticulatus* // Frontiers in Veterinary Science. 2020. Vol. 7. DOI: 10.3389/fvets.2020.578220. EDN: UJAVZL.

33. Gracner Jadresic M., Lustrik R., Trilar T. The occurrence of *Dermacentor reticulatus* tick (Acari: Amblyommidae) in North-East Slovenia: One more evidence for its increased distribution range eitschrift // Acta Entomologica Slovenica. 2017. Vol. 25 (1). P. 75–88.

34. Foldvari G. et al. *Dermacentor reticulatus*: a vektor on the rise // Parasites & Vectors. 2016. Vol. 9(314). Art. 27251148. DOI: 10.1186/s13071-016-1599-x. EDN: WEEEUF.

35. Hubalek Z., Halouzka J., Juricova Z. Host-seeking activity of ixodid ticks in relation to weather variables // Journal of Vector Ecology, 2003. Vol. 28(2). P. 159–165. EDN: LYROTT.

36. Karbowiak G. The occurrence of the Dermacentor reticulatus tick – its expansion to new areas and possible causes // Annals of Parasitology. 2014. Vol. 60. P. 37–47.

37. Mierzejewska E.J. et al. Mapping of Dermacentor reticulatus expansion in Poland in 2012-2014 // Ticks Tick Borne Dis. 2016. Vol. 7. P. 94–106. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2015.09.003. EDN: XPVMHB.

38. Nosek J. The ecology and public health importance of Dermacentor marginatus and D. reticulatus ticks in Central Europe // Praha: Folia Parasitologica. 1972. Vol. 19(1). P. 93–102.

39. Rubel F. et al. Geographical distribution of Dermacentor marginatus and Dermacentor reticulatus in Europe // Ticks Tick Borne Dis. 2016. Vol. 7. P. 224–233. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2015.10.015. EDN: VFBHOB.

40. Zygner W., Górski P., Wedrychowicz H. New localities of Dermacentor reticulatus tick (vector of Babesia canis canis) in central and eastern Poland // Polish Journal Veterinary Sciences. 2009. Vol. 12(4). P. 549–555.

References

1. Afanas'eva M.V., Vorob'eva N.N., Korenberg Eh.I., Frizen V.I., Manokina T.E. [Human granulocytic anaplasmosis: features of clinical manifestations in Russia]. *Infektsionnye bolezni*. V. 4, No. 2 (2006): pp. 24-28. (In Russ.). EDN: HVMKO.

2. Balashov Yu.S. [The place of Ixodid ticks (Ixodidae) in forest ecosystems]. *Parazitologija*, V. 30, iss. 3 (1996): pp. 193-203 (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2021-3-185-190. EDN: VCTOUU.

3. Beresnev V.V., Efimik V.E. [New data on the distribution of *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794] *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 3 (2021): pp. 185-190. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2022-3-246-250. EDN: RMQKST.

4. Beresnev V.V., Efimik V.E. [Features of the ecology of ticks *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 in the Perm Krai]. *Vestnik Permskogo universiteta*. Biologija. Iss. 3 (2022): pp. 204-211. (In Russ.).

5. Ura.ru: The number of people bitten by ticks continues to grow in the Perm Krai. 04.07.2025 [Electronic resource] (In Russ.) Available at: //https://ura.news/news/1052958800 (accessed 19.02.2026).

6. Volkov S.A., Bezsolitsina E.A., Stolbova F.S., Dramov I.V. [Analysis of infection of Ixodes persulcatus and Dermacentor reticulatus ticks with vector-borne diseases in the Kirov region] // *Infektsiya i immunitet*. V. 6, iss. 2 (2016): pp. 173-178. (In Russ.). EDN: WBEKLV.

7. Vorob'eva N.N., Grigoryan E.V., Korenberg Eh.I. [Ehrlichiosis in Russia]. *Infektsionnye bolezni. Diagnostika, lechenie, profilaktika* [Infectious diseases. Diagnosis, treatment, and prevention: abstracts of the VI Russian-Italian Scientific Conference]. St-Peterburg, 2000, pp. 55. (In Russ.).

8. Glazunov Yu.V., Domatskii V.N., Glazunova L.A. *Ecologo-geograficeskaja charakteristika iksodovogo klesca Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 [Ecological and geographical characteristics of the ixodes tick *Dermacentor reticulatus* Fabricius, 1794 in the Northern Trans-Urals: Monograph]. Tyumen', 2019. 142 p. (In Russ.). EDN: MIRSBO.

9. Danil'kin A.A. *Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh stran: Olen'i (Cervidae)* [Mammals of Russia and neighboring countries: Deer (Cervidae)]. Moscow, 1999. 551 p. (In Russ.).

10. Danil'kin A.A. *Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh stran: Svin'i (Suidae)* [Mammals of Russia and neighboring countries: Pigs (Suidae)]. Moscow, 2002. 309 p. (In Russ.).

11. Danil'kin A.A. *Mlekopitayushchie Rossii i sopredel'nykh stran: Polorogie (Bovidae)* [Mammals of Russia and other countries: Bovidae]. Moscow, 2005. 555 p. (In Russ.).

12. Eremina T.G. [The danger has doubled!] [Electronic resource] (In Russ.) Available at: https://admverhotury.ru/social/ helth/media/2023/ 4/17/opasnost-uvelichilas-vdvoe/?ysclid=mmrm3cri88576960388 (accessed 15.03.2026).

13. Efimik E.V., Telegina A.A. [Towards the study of ixodic ticks of the Bolshesosnovsky municipal District of the Perm Kray]. *Vestnik Permskogo universiteta*. Biologija. Iss. 3 (2024): pp. 267-277. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2024-3-269-277. EDN: IOOPXN.

14. Kerbabaev E.B. [Monitoring of ticks *Dermacentor marginatus* Sulzer, 1776 and *D. reticulatus* Fab-ricius, 1794 in the European part of the Russian Federation (literature analysis for the last 100 years)]. *Rossiyskiy parazitologicheskiy zhurnal*, No. 1 (2010): pp. 56-62. (In Russ.). EDN: MVPUZL.

15. *Klimat Permskogo kraya* [Climate of the Perm Kray] [Electronic resource] (In Russ.) Available at: https://1zoom.club/1256-klimat-permskogo-kraja.html (accessed 09.03.2026).

16. Koz'minykh V.O. [Notes on Ural species of ixodid mites of the genus Dermacentor Koch, 1844 and new finds of D. reticulatus (Fabricius, 1794) (Acari: Ixodidae) in the Kama Pre-Urals, on the northeastern border of the European part of the range]. *Materialy po flore I faune Respubliki Bashkortostan*. No. 37 (2021): pp. 64-72. (In Russ).

17. Kolonin G.V. *Rasprostranenie iksodovych kleshcey: rody* Dermacentor, Anocentor, Cosmiomma, Dermacentonomma, Nosomma, Rhipicintor, Rhipicephalus, Boophilus, Margaropus, Anomalohimalaya [The spread of ixodes ticks: genera Dermacentor, Anocentor, Cosmiomma, Dermacentonomma, Nosomma, Rhipicintor, Rhipicephalus, Boophilus, Margaropus, Anomalohimalaya]. Moscow, Nauka Publ., 1984. 96 p. (In Russ.).

18. Korenberg E.I. [Ehrlichiosis is a new problem of infectious pathology in Russia] // *Meditsinskaya parazitologiya I parazitarnye bolezni*. No. 4 (1999): pp. 10-16. (In Russ).

19. Kulik I.L., Vinokurova N.S. [Area of the meadow tick *Dermacentor pictus* in the USSR (*Ixodidae*)]. *Parazitologiya*. V. 17, iss. 3 (1983): pp. 207-213. (In Russ.).

20. Lykov V.A., Mitrofanova Yu.G. [Materials on the distribution and ecology of *Ixodes persulcatus* P. Sch in the Perm region]. *Voprosy arachnoentomologii* [Questions of arachnoentomology]. Perm, 1971, pp. 10-38. (In Russ.).

21. *Epidemiologija, profilaktika infekcionnuch boleznej. Metodiceskie ukazanija* 3.1.3012-12. *Sbor, uchet I podgotovka k laboratornomu issledovaniyu krovososusich chlenistonogich v prirodnych ochagach opasnysh infekcionnuch boleznej* [Epidemiology, prevention of infectious diseases. Collection, registration and preparation for laboratory research of blood-sucking arthropods in natural foci of dangerous infectious diseases]. Moscow, 2012. 36 p. (In Russ.).

22. Nefedova V.V., Korenberg E.I., KovalevskiyYu.V., Samochvalov M.V., Gorelova M.B. [The role of Ixodes trianguliceps mite larvae in maintaining the circulation of Babesia microti in the Middle Urals]. *Zoologicheskiy zhurnal*. V. 91, No. 9 (2012): pp. 1034-1042. (In Russ). EDN: PBLXFJ.

23. Nikolenko V.V., Vorob'eva N.N., Merkur'eva E.V., Nikolenko A.V., Suslina O.A. [Ixodic tick-borne borreliosis: clinical and epidemiological features of the current situation in the territory of a large industrial center in the Western Urals]. *Permskiy meditsinskiy zhurnal*. V. 37, No. 4 (2020): pp. 46-53. (In Russ). DOI: 10.17816/pmj37446-53. EDN: QVRHXM.

24. Ovesnov S.A. *Konspekt flory Permskoj oblasti* [Summary of the flora of the Perm region]. Perm, PSU Publ., 1997. 252 p. (In Russ.). EDN: OPPCGO.

25. Pomerantsev B.I. [Ixodid ticks (Ixodidae)]. *Fauna SSSR. Paukoobrazny`e* [Fauna of the USSR. Arachnids]. V. 4, Iss. 2. Moscow-Leningrad, AN SSSR Publ., 1950. 224 p. (In Russ).

26. Romanenko N.V. [Ecological foundations of the ethology of grazing ixodid clades (Parasitiformes, Ixodidae) in the search for and attack of feeders]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. No. 289 (2007): pp. 224-228. (In Russ).

27. Samarov M.N. [New infections transmitted by ixodic ticks in children of the Perm Krai]. *Permskiy meditsinskiy zhurnal*. V. 26, No. 1 (2009): pp. 22-28. (In Russ). EDN: NCJEVP.

28. Telegina A. A., Efimik E. V., Slavnova E.A. [Assessment of the species composition and infestation of ixodes ticks in the Bolshesosnovsky municipal District of the Perm Krai]. *Fundamental'nye I prikladnye aspect biologii*. [Fundamental and applied aspects of biology: collection of articles of the International Conference of Scientists-biologists]. Perm, PSU, 2024, pp. 290-294. (In Russ). EDN: JLGRGD.

29. Teterin V.Yu., Korenberg E.I., Nefedova V.V., Vorob'eva N.N., Frizen V.I., Pomelova V.G., Kuznetsova T.I. [Clinical and laboratory diagnostics of infections transmitted by ixodic ticks in the Perm Krai]. *Epidemiologija i infekcionnye bolezni*. No. 4 (2013): pp. 11-15. (In Russ). EDN: RNMFTN.

30. Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Shpynov S.N. *Iksodovue klesi Zapadnoj Sibiri: fauna, ekologiya, osnovnye metody issledovanija* [Ixodid ticks of Western Siberia: fauna, ecology, basic research methods]. Omsk, Omskij nauchny`j vestnik Publ., 2013. 240 p. (In Russ). EDN: SHALRV.

31. Dautel H., Dippel C., Oehme R., Hartelt K., Schettler E. Evidence for an increased geographical distribution of Dermacentor reticulatus in Germany and detection of Rickettsia sp. RpA4. *International Journal of Medical Microbiology*. V. 296 (2006): pp. 149-156. DOI: 10.1016/j.ijmm.2006.01.013. EDN: LVVZQZ.

32. Drehmann M., Springer A., Lindau A., Fachet K., Mai S., Thoma D., Schneider C. R., Chitimia-Dobler L., Broker M., Dobler G., Mackenstedt U., Strube C. The Spatial Distribution of *Dermacentor* Ticks (Ixodidae) in Germany – Evidence of a Continuing Spread of *Dermacentor reticulatus*. *Frontiers in Veterinary Science*. V. 7 (2020). DOI: 10.3389/fvets.2020.578220. EDN: UJAVZL.

33. Gracner Jadresic M., Lustrik R., Trilar T. The occurrence of *Dermacentor reticulatus* tick (Acari: Amblyommidae) in North-East Slovenia: One more evidence for its increased distribution range eitschrift. *Acta Entomologica Slovenica*. V. 25, No. 1 (2017): pp. 75-88.

34. Foldvari G., Siroky P., Szekeres S., Majoros G., Sprong H. *Dermacentor reticulatus*: a vektor on the rise. *Parasites & Vectors.* V. 9, No. 314 (2016). Art. 27251148. DOI: 10.1186/s13071-016-1599-x. EDN: WEEEUF.

35. Hubalek Z., Halouzka J., Juricova Z. Host-seeking activity of ixodid ticks in relation to weather variables. *Journal of Vector Ecology* V. 28, No. 2 (2003): pp.159-165. EDN: LYROTT.

36. Karbowiak G. The occurrence of the Dermacentor reticulatus tick – its expansion to new areas and possible causes. *Annals of Parasitology.* V. 60 (2014): pp. 37-47.

37. Mierzejewska E.J., Estrada-Peña A., Alsarraf M., Kowalec M., Bajer A. Mapping of Dermacentor reticulatus expansion in Poland in 2012-2014. *Ticks Tick Borne Dis*. V. 7 (2016): pp. 94-106. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2015.09.003. EDN: XPVMHB.

38. Nosek J. The ecology and public health importance of Dermacentor marginatus and D. reticulatus ticks in Central Europe. *Praha: Folia Parasitologica*. V. 19, No. 1. (1972): pp. 93-102.

39. Rubel F., Brugger K., Pfeffer M., Chitimia-Dobler L., Didyk Y.M., Leverenz S. et al. Geographical distribution of Dermacentor marginatus and Dermacentor reticulatus in Europe. *Ticks Tick Borne Dis.* V. 7 (2016): pp. 224-33. DOI: 10.1016/j.ttbdis.2015.10.015. EDN: VFBHOB.

40. Zygner W., Górski P., Wedrychowicz H. New localities of Dermacentor reticulatus tick (vector of Babesia canis canis) in central and eastern Poland. *Polish Journal Veterinary Sciences*. V. 12, No. 4 (2009): pp. 549-555.

Статья поступила в редакцию 15.06.2026; одобрена после рецензирования 01.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.

The article was submitted 15.06.2026; approved after reviewing 01.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах

В. Е. Ефимик – канд. биол. наук, доцент, заведующий кафедрой 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.

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 308–318.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 308–318.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 579:873:579.222.2
EDN: OQBDWR
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-308-318

Топография поверхности и механические свойства биопленок родококков при совместном воздействии этоксилированного нонилфенола и наночастиц оксида меди

Елена Александровна Баяндина[1, 2], **Мария Станиславовна Куюкина**[1, 2], **Ирина Борисовна Ившина**[1, 2]

[1] Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия
[2] Институт экологии и генетики микроорганизмов Пермского федерального исследовательского центра РАН, Пермь, Россия
Автор, ответственный за переписку: Елена Александровна Баяндина, elenabaiandinapsu@gmail.com

Аннотация. В последние годы повысился интерес исследователей к возможным синергическим эффектам, оказываемым наноразмерными материалами и токсичными органическими веществами на микробные биопленки, а также к механизмам устойчивости биопленок к данному комбинированному стрессу. При этом большое внимание уделяется воздействию низких (сублетальных) концентраций наночастиц, способных как усиливать антимикробное действие органических токсикантов, так и индуцировать защитные реакции микроорганизмов, приводя к развитию резистентности. С использованием атомно-силовой микроскопии (АСМ) изучены топографические (поверхностный нанорельеф и шероховатость) и упруго-механические изменения клеток в биопленках *Rhodococcus ruber* ИЭГМ 1263 под воздействием гормоноподобного ксенобиотика – этоксилированного нонилфенола (ЭНФ) и наночастиц оксида меди (НЧ CuO). Установлено, что в присутствии ЭНФ показатель среднеквадратичной шероховатости клеток родококков практически не отличался от контроля, но увеличивался вдвое при совместном воздействии 1.0 г/л ЭНФ и 0.001 г/л НЧ CuO. В режиме силовой спектроскопии обнаружено более чем двукратное повышение силы адгезии между поверхностью биопленки и зондом кантилевера (от 5.3 ± 1.9 до 14.1 ± 5.2 нН) в присутствии ЭНФ и НЧ CuO, при этом адгезивные свойства биопленки определялись в большей степени наличием экзополимерного матрикса. При комплексном химическом стрессе выявлено статистически значимое (в 3.2 раза) увеличение модуля упругости Юнга клеток, свидетельствующее о повышении жесткости клеточной стенки. Полученные результаты отражают адаптационные перестройки биопленок родококков как основы формирования биокаталитических систем, функционально стабильных в условиях комбинированного стресса, вызванного органическим и минеральным ксенобиотиками.

Ключевые слова: биопленки, *Rhodococcus*, этоксилированный нонилфенол, наночастицы оксида меди, атомно-силовая микроскопия, силы адгезии, экзополимерный матрикс

Для цитирования: Баяндина Е. А., Куюкина М. С., Ившина И. Б. Топография поверхности и механические свойства биопленок родококков при совместном воздействии этоксилированного нонилфенола и наночастиц оксида меди // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 308–318. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-308-318.

Финансирование: работа выполнена в рамках госзаданий FSNF-2025-0013 и 124020500028-4.

Благодарности: в работе использовано оборудование ЦКП «Специализированный кабинет атомно-силовой и конфокальной микроскопии» ПГНИУ и ЦКП «Региональная профилированная коллекция алканотрофных микроорганизмов» ПФИЦ УрО РАН.

MICROBIOLOGY

Original article

Surface topography and mechanical properties of *Rhodococcus ruber* biofilms under combined exposure to ethoxylated nonylphenol and copper oxide nanoparticles

Elena A. Bayandina[1, 2], **Maria S. Kuyukina**[1, 2], **Irina B. Ivshina**[1, 2]

[1] Perm State University, Perm, Russia
[2] Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Perm, Russia
Corresponding author: Elena A. Bayandina, elenabaiandinapsu@gmail.com

© Баяндина Е. А., Куюкина М. С., Ившина И. Б., 2026

Abstract. In recent years, there has been growing interest in the potential synergistic effects of nanomaterials and toxic organic compounds on microbial biofilms, as well as in the mechanisms underlying biofilm resistance to such combined stress. Particular attention has been paid to the effects of low (sublethal) concentrations of nanoparticles, which may enhance the antimicrobial activity of organic toxicants while also inducing protective responses in microorganisms, leading to the development of resistance. Atomic force microscopy (AFM) was used to investigate topographical and viscoelastic changes in cells within *Rhodococcus ruber* IEGM 1263 biofilms under exposure to a hormone-like xenobiotic, ethoxylated nonylphenol (ENP), and copper oxide nanoparticles (CuO NPs). It was found that, in the presence of ENP, the root mean square (RMS) roughness of rhodococcal cells did not differ significantly from the control but increased twofold under combined exposure to 1.0 g/L ENP and 0.001 g/L CuO NPs. Force spectroscopy measurements revealed more than a twofold increase in adhesion force between the biofilm surface and the cantilever probe (from 5.3 ± 1.9 to 14.1 ± 5.2 nN) in the presence of ENP and CuO NPs. At the same time, the adhesive properties of the biofilm were largely determined by the presence of the extracellular polymeric matrix. Under complex chemical stress, a statistically significant (3.2-fold) increase in the Young's modulus of the cells was observed, indicating an increase in the rigidity of the cell wall. The obtained results indicate adaptive restructuring of rhodococcal biofilms, which may serve as a basis for the formation of biocatalytic systems with enhanced functional stability under combined stress induced by organic and mineral xenobiotics.

Keywords: biofilms, *Rhodococcus ruber*, ethoxylated nonylphenol, copper oxide nanoparticles, exopolymer matrix, atomic force microscopy, adhesion force, nanobioremediation

For citation: Bayandina E. A., Kuyukina M. S., Ivshina I. B. [Surface topography and mechanical properties of *Rhodococcus ruber* biofilms under combined exposure to ethoxylated nonylphenol and copper oxide nanoparticles]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 308-318. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-308-318.

Financing: the work was carried out within the framework of the state tasks FSNF-2025-0013 and 124020500028-4.

Acknowledgments: the research work was carried out using the equipment of the Core Facilities Centers "Specialized cabinet of atomic force and confocal microscopy" (PSU) and "Regional Specialised Collection of Alkanotrophic Microorganisms" (IEGM PFRC UB RAS).

Введение

Этоксилированный нонилфенол (ЭНФ) относится к числу наиболее распространенных неионогенных поверхностно-активных веществ (ПАВ), широко используемых в промышленности, сельском хозяйстве и в составе бытовых моющих средств [Xu et al., 2026]. Вследствие масштабного применения ЭНФ регулярно поступает в водные экосистемы со стоками промышленных и коммунальных предприятий [Zhang et al., 2008]. В традиционных системах очистки сточных вод данное соединение подвергается лишь частичной биотрансформации с образованием более устойчивых промежуточных метаболитов, включая нонилфенол и его короткоцепочечные этоксилаты [Lu et al., 2021], обладающие выраженной эндокринно-разрушающей активностью и способностью к биоаккумуляции в пищевых цепях [Servos, 1999; Zhang et al., 2008]. Высокая устойчивость ЭНФ к минерализации и токсическое воздействие на микроорганизмы позволяют рассматривать данное соединение как приоритетный органический загрязнитель, удаление которого требует разработки эффективных биотехнологических подходов [Corvini, Schäffer, Schlosser, 2006; Lu et al., 2008]. Одним из таких подходов является использование биопленочных микробных систем, обладающих повышенной устойчивостью к химическому стрессу, улучшенным удержанием субстрата и долговременной метаболической стабильностью, что делает их перспективными для удаления стойких органических загрязнителей [Mishra et al., 2022]. Сочетание микробных биопленок с функциональными наноматериалами лежит в основе нанобиоремедиации – междисциплинарного подхода, объединяющего микробиологические и нанотехнологические методы для повышения эффективности процессов биодеструкции стойких экотоксикантов [Ikuma, Decho, Lau, 2015; Kuyukina, Bayandina, Ivshina, 2026].

Среди микроорганизмов-деструкторов ксенобиотиков ведущее место занимают бактерии рода *Rhodococcus* благодаря высокой катаболической активности, способности к деградации широкого спектра органических загрязнителей и специфической организации клеточной стенки с высоким содержанием липидов, которые способствуют эффективному взаимодействию клеток с гидрофобными субстратами [Ившина и др., 2025]. Экзополимерный матрикс (ЭПМ) биопленок родококков богат полисахаридами, белками и липидами [Krivoruchko, Nurieva, Ivshina, 2026], что обеспечивает механическую стабильность, сорбционные свойства и защиту клеток от воздействия токсикантов.

Ранее нами было показано, что наночастицы меди (НЧ CuO) в сублетальных концентрациях способны усиливать адгезивные свойства клеток родококков и стимулировать биопленкообразование в присутствии гидрофобных субстратов [Bayandina et al., 2022]. Однако влияние НЧ CuO на структурную организацию и упруго-механические свойства биопленок родококков в условиях воздействия органического загрязнителя, в частности ЭНФ, изучено недостаточно. Атомно-силовая микроскопия (АСМ), как разновидность сканирующей зондовой микроскопии высокого разрешения, является эффективным методом изучения ультраструктуры поверхности и наномеханических свойств микроорганизмов в физиологиче-

ских условиях без необходимости фиксации образца, создания вакуума или напыления металлами [Dorobantu, Goss, Burrell, 2012]. Поскольку нанометаллы и органические вещества воздействуют в первую очередь на клеточную оболочку бактерий, этот метод в сочетании с силовой спектроскопией можно эффективно использовать для оценки изменений поверхностных свойств клеток, подвергшихся воздействию комплексного химического стресса.

Цель настоящего исследования – изучение топографических и упруго-механических свойств клеток в биопленках *Rhodococcus ruber* при совместном воздействии на них наночастиц оксида меди в сублетальной концентрации и этоксилированного нонилфенола.

Материалы и методы

В работе использовали штамм *R. ruber* ИЭГМ 1263 из Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов (официальный акроним ИЭГМ, www.iegmcol.ru). Формирование биопленок осуществляли на стерильных покровных стеклах, помещенных в колбы Эрленмейера объемом 150 мл, содержащие 50 мл бактериальной суспензии ($ОП_{600}$ = 1.0). Культивирование проводили в жидкой минеральной среде К [Каталог штаммов…, 1994], содержащей 1.0 об.% *н*-гексадекана в качестве единственного источника углерода. Инкубацию осуществляли при 28°С и 120 об/мин в течение 72 ч. Динамические условия перемешивания обеспечивали равномерную адгезию клеток к поверхности носителя и формирование стабильных биопленочных структур [Bayandina et al., 2022].

После 72 ч культивирования биопленки трижды промывали стерильным физиологическим раствором (0.9% NaCl) для удаления остатков питательной среды и *н*-гексадекана. Далее к биопленкам добавляли свежую минеральную среду К и вносили ЭНФ (рис. 1) марки Berol 09 (Akzo Nobel, Швеция) в концентрации 1.0 г/л. Выбор данной концентрации определялся ранее установленной устойчивостью коллекционных штаммов *Rhodococcus* spp. к ЭНФ [Баяндина и др., 2023], что позволило оценивать адаптационные реакции биопленок к экотоксиканту.

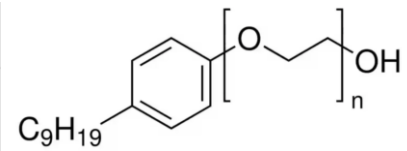


Рис. 1. Структурная формула этоксилированного нонилфенола (n = 9)
[Structural formula of ethoxylated nonylphenol (n = 9)]

Нанопорошок оксида меди (CuO) производства ООО «Эквилибриум» (Саранск, Россия) (средний размер частиц – 60–70 нм) диспергировали в фосфатном буферном растворе (PBS, pH 7.4) с последующей ультразвуковой обработкой в течение 10 мин. с использованием гомогенизатора Soniprep 150 (MSE, Великобритания). Данная процедура обеспечивала дезагрегацию частиц и получение стабильной суспензии. Эту суспензию НЧ CuO в концентрации 0.001 г/л добавляли к предварительно выращенным 72-часовым биопленкам родококков совместно с внесением ЭНФ. После внесения НЧ CuO и ЭНФ культивирование продолжали в динамических условиях при 28°С и 120 об/мин, отбор проб осуществляли на 3 сутки инкубации. Выбранная концентрация НЧ CuO (0.001 г/л) соответствовала сублетальному диапазону, не оказывающему выраженного негативного влияния на жизнеспособность клеток, как было установлено ранее [Bayandina et al., 2022; Kuyukina et al., 2025].

Морфологию поверхности и адгезивные свойства родококков в биопленках изучали с использованием атомно-силового микроскопа MFP-3D-BIO™ (Asylum Research, США), оснащенного программным обеспечением IgorPro 6.38B01 (WaveMetrics, США). Перед измерениями покровные стекла с выращенными биопленками промывали стерильным физиологическим раствором (0.9% NaCl) для удаления несвязанных (планктонных) клеток. Для удаления ЭПМ образцы дополнительно промывали сильным направленным потоком физраствора, повторяя процедуру 5–6 раз. АСМ-сканирование проводили в полуконтактном режиме на воздухе (AC Mode) с использованием кремниевого кантилевера AC240TS (Olympus, Япония) с резонансной частотой 50−90 кГц, константой жесткости 0.5−4.4 Н/м и радиусом кривизны зонда 9 нм. Скорость сканирования образцов составляла 0.5 линии/с. Анализ параметров нанорельефа биопленок проводили как на общих 3D-сканах (20×20 мкм), так и на локальных участках поверхности, соответствующих бактериальным клеткам, избегая участки ЭПМ, с использованием двумерных АСМ-изображений (на каналах высоты и амплитуды). Использовали не менее 3-х сканов одного варианта опыта. Предварительную обработку АСМ-изображений выполняли в программе Gwyddion (http://gwyddion.net). Обработку морфометрических показателей клеток и расчет параметров нанорельефа поверхности, включая среднеквадратичную шероховатость (Rq) клеточной стенки, осуществляли в программе IGOR Pro 6.37 (WaveMetrics, США).

В режиме силовой АСМ-спектроскопии оценивали силу адгезии как биопленок, так и отдельных клеток, по максимальному значению силы взаимодействия между зондом кантилевера и поверхностью об-

разца сканирования, рассчитанному на основании кривых «сила–расстояние» и выраженному в наноньютонах (нН). Использовали кремниевые кантилеверы OMCL-AC24OTS-R3 (Olympus, Япония) с константой жесткостью 2.0 Н/м и резонансной частотой 70 кГц. Измерения проводили в контактном режиме при следующих параметрах сканирования: расстояние силы – 2 мкм, скорость сканирования – 2 Гц, триггерная точка = 1 В. На основе полученных кривых «сила–расстояние» проводили расчет модуля упругости Юнга с использованием коэффициента Пуассона 0.5. Для каждого варианта опыта получали не менее 50 силовых кривых в 3-х повторностях, по которым рассчитывали средние значения силы адгезии и модуля Юнга с использованием программы IGOR Pro 6.37 (WaveMetrics, США).

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили с использованием программ PAST, Microsoft Excel 2016. Результаты представлены в виде среднего значения ± стандартного отклонения (M ± SD). Достоверность различий между экспериментальными группами оценивали с помощью непарного t-критерия Стьюдента при нормальном распределении данных и U-критерия Манна–Уитни. Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$.

Результаты и их обсуждение

По данным АСМ-сканирования, нативные биопленки *R. ruber* ИЭГМ 1263 характеризовались развитой пространственной организацией и выраженной неоднородностью поверхностного рельефа (рис. 2). На АСМ-изображениях клетки сохраняли типичную палочковидную морфологию и формировали плотные многоклеточные агрегаты, объединенные ЭПМ. Трехмерные изображения (рис. 2А) выявили наличие в биопленке участков с различной высотой, характерных для клеточных агрегатов размером ~10 мкм. На двумерных изображениях отчетливо видны как индивидуальные клетки, так и элементы экзополимерного матрикса, окружающего клеточные агрегаты. Следует отметить, что воздействие ЭНФ и НЧ CuO в подобранных концентрациях не приводило к изменению интегральных топографических свойств биопленок, что подтверждает выявленную нами ранее устойчивость биопленок родококков к химическим стрессам [Баяндина и др., 2023; Kuyukina et al., 2025].

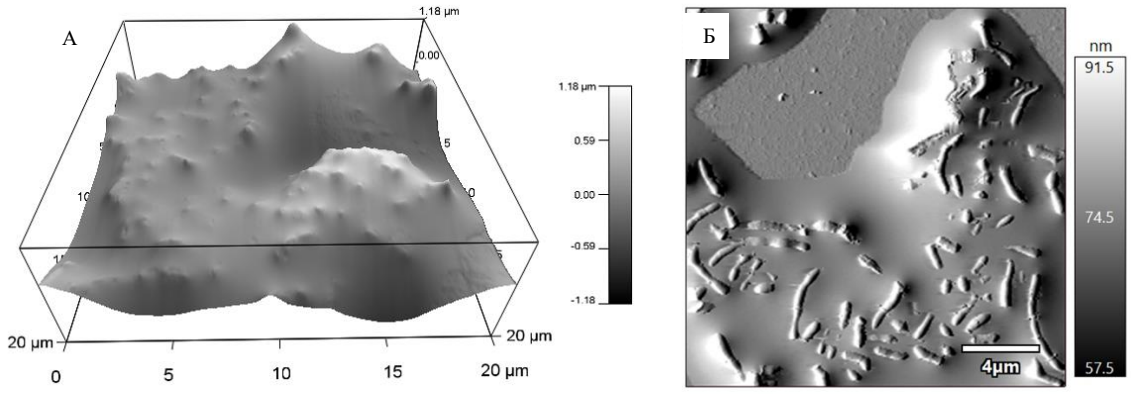


Рис. 2. АСМ-изображение биопленки *R. ruber* ИЭГМ 1263, сформированной на поверхности покровного стекла: 3D- изображение поверхности биопленки (А); 2D-изображение индивидуальных клеток на поверхности клеточных агрегатов, заключенных в ЭПМ (Б)

[AFM visualization of *R. ruber* IEGM 1263 biofilm formed on a glass coverslip: 3D-image of the biofilm surface (A); 2D-image showing cell aggregates and extracellular polymeric matrix components (Б)]

Силовое АСМ-картирование биопленки *R. ruber* ИЭГМ 1263 (рис. 3) выявило выраженную пространственную гетерогенность адгезионных свойств. Области, соответствующие ЭПМ, характеризовались высокими значениями силы адгезии (50–70 нН) и визуализировались как светлые участки на силовых картах, тогда как зоны, ассоциированные с клеточными структурами, демонстрировали существенно более низкие (10–25 нН) значения силы адгезии.

Полученные результаты согласуются с современными представлениями о ключевой роли экзополимерного матрикса в формировании поверхностных и адгезионных свойств биопленок [Flemming, Wingender, 2010]. Заметно более высокие значения силы взаимодействия в матриксных областях указывают на то, что именно ЭПМ вносит основной вклад в связывание биопленки с поверхностями и внешними объектами, тогда как вклад индивидуальных клеток является менее выраженным.

Более выраженная адгезия матриксных участков, вероятно, обусловлена присутствием гидратированных полисахаридов, белков и других макромолекулярных компонентов ЭПМ, содержащих многочисленные функциональные группы, способные участвовать в неспецифических межмолекулярных взаимодействиях. При контакте с зондом АСМ такие полимерные структуры могут формировать множественные

точки связывания и протяженные контакты, что приводит к увеличению регистрируемых адгезионных сил. Аналогичные закономерности ранее были показаны для *Rhodococcus* sp. RC291 с помощью силовой АСМ-спектроскопии [Pen et al., 2015].

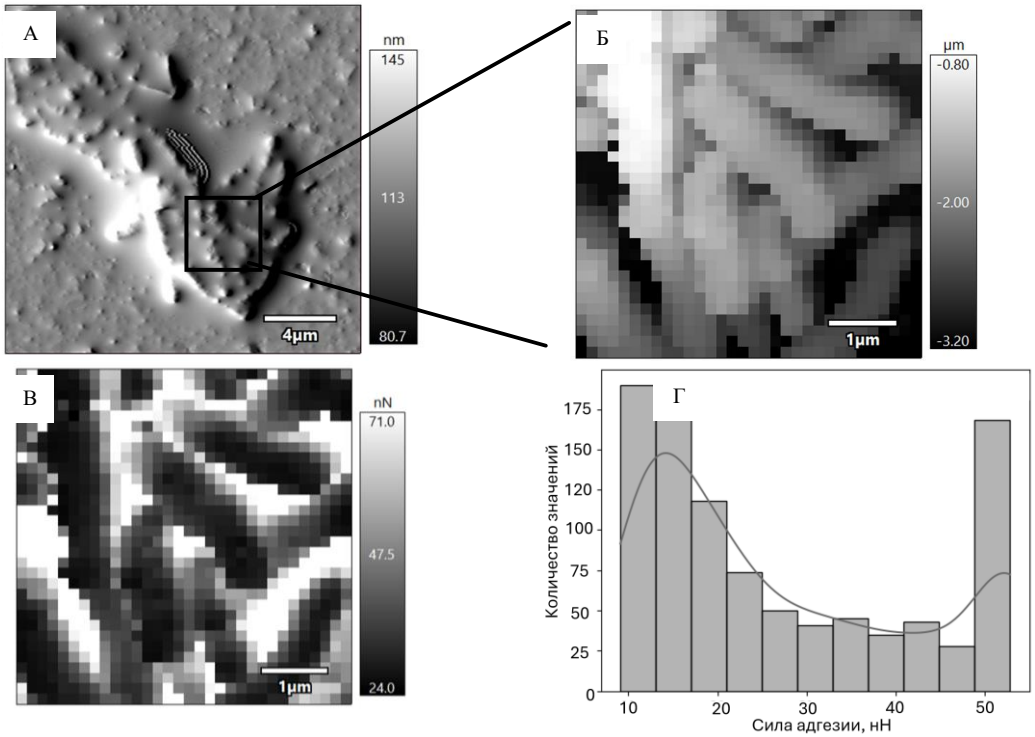


Рис. 3. Адгезионные свойства биопленки *R. ruber* ИЭГМ 1263: двумерное АСМ-изображение биопленки с выделенным участком для силового картирования (А); топографическая карта анализируемого участка поверхности на канале высоты (Б); карта распределения адгезионных сил (В); гистограмма распределения значений силы адгезии (Г): (■) – экспериментальные значения силы адгезии; (—) – сглаженные (выравненные) значения

[Adhesion properties of *R. ruber* IEGM 1263 biofilm: two-dimensional AFM image of the biofilm with a selected area for force mapping (A); AFM image of the analyzed surface area in the height channel (Б); map of the distribution of adhesive forces (B); histogram of adhesion force distribution (Г): bars (■) represent experimental adhesion force values; the dashed line (—) represents smoothed (fitted) values]

Следующей задачей было изучение топографических и упруго-механических свойств индивидуальных клеток родококков в составе биопленки при комбинированном воздействии ЭНФ и НЧ CuO. Анализ топографии поверхности клеток *R. ruber* ИЭГМ 1263 после удаления ЭПМ выявил изменения морфологии клеточной поверхности под воздействием ЭНФ (1.0 г/л) и НЧ CuO (0.001 г/л) (таблица, рис. 4). Так, в контрольных условиях клетки характеризовались относительно однородной поверхностью (рис. 4А1–А3) с невысокими средними значениями шероховатости (Rq = 2.5 ± 0.53 нм). Воздействие ЭНФ не приводило к существенному изменению данного показателя (Rq = 2.4 ± 0.87 нм), однако на АСМ-изображениях наблюдалось появление более выраженной неоднородности клеточного рельефа (рис. 4Б1–Б3).

Топографические, адгезионные и упруго-механические свойства клеток *R. ruber* ИЭГМ 1263 в составе биопленки при комплексном воздействии экотоксикантов

[Topographic, adhesive and viscoelastic properties of *R. ruber* IEGM 1263 cells in the biofilm under the combined effect of ecotoxicants]

Вариант опыта	Среднеквадратичная шероховатость, Rq, нм	Сила адгезии, нН	Модуль Юнга, МПа
Контроль	2.5 ± 0.53	5.3 ± 1.9	139 ± 79
ЭНФ (1.0 г/л)	2.4 ± 0.87	12.4 ± 4.1*	144 ± 78
ЭНФ (1.0 г/л) + НЧ CuO (0.001 г/л)	4.8 ± 0.67*	14.1 ± 5.2*	443 ± 183*

Примечание: *$p < 0,05$ по сравнению с контролем (U-критерий Манна–Уитни).

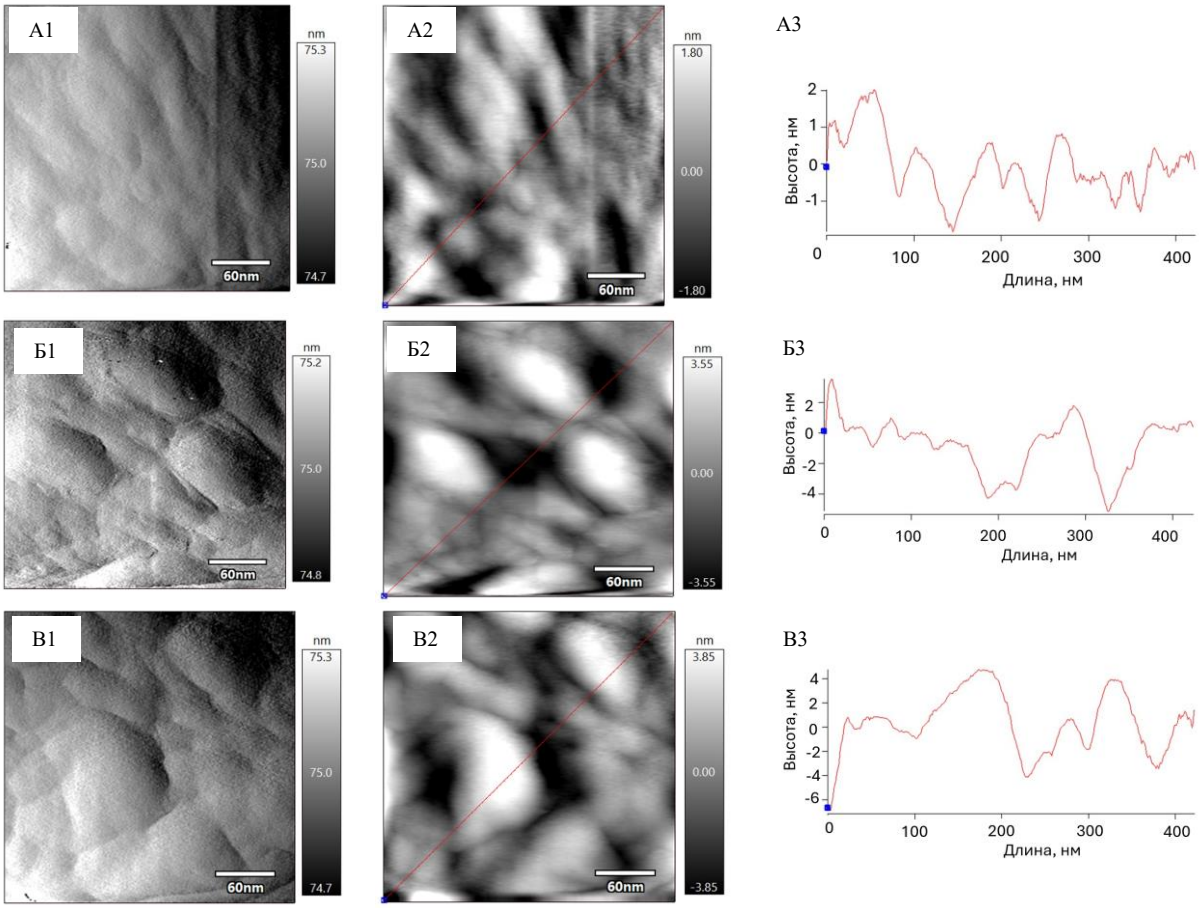


Рис. 4. Топография поверхности клеток *R. ruber* ИЭГМ 1263 в контроле (А1–А3), при воздействии 1.0 г/л ЭНФ (Б1–Б3) и при совместном воздействии 1.0 г/л ЭНФ и 0.001 г/л НЧ CuO (В1–В3). Приведены АСМ-изображения поверхности клеток на канале амплитуды (А1–В1); АСМ-изображения поверхности клеток на канале высоты (nm) с обозначенной линией профилометрии (А2–В2) и профили нанорельефа (nm) клеточной поверхности вдоль выделенной линии сканирования (А3–В3)

[Surface topography of R. *ruber* IEGM 1263 cells in the control (A1-A3), after exposure to 1.0 g/L of ENP (Б1-Б3), and after combined exposure to ENP (1.0 g/L) and CuO nanoparticles (0.001 g/L) (B1-B3). Amplitude AFM images (A1-B1), height AFM images (nm) with a marked profilometry line (A2-B2) and surface nanorelief profiles (nm) obtained along the selected scan line (A3-B3) are shown]

Наиболее заметные изменения топографии клеток были выявлены при совместном воздействии ЭНФ и НЧ CuO. В этом варианте шероховатость поверхности нанорельефа клеток возрастала почти в 2 раза по сравнению с контролем и достигала 4.8 ± 0.67 нм. Увеличение амплитуды высотных колебаний на профилях нанорельефа и появление крупных контрастных ультраструктур на картах высоты (рис. 4В1–В3) свидетельствуют о перестройке поверхностных слоев клеточной стенки под действием комбинированного стресса, вызванного органическим ксенобиотиком и наночастицами металла. Изменение шероховатости поверхности сопровождалось ростом адгезионной способности клеток: в присутствии ЭНФ сила адгезии увеличивалась от 5.3 ± 1.9 до 12.4 ± 4.1 нН, а при добавлении НЧ CuO достигала 14.1 ± 5.2 нН (таблица).

Рассчитанные по данным силовой спектроскопии значения модуля упругости Юнга, характеризующего жесткость клеточной стенки, практически не отличались для контрольных и растущих в присутствии ЭНФ клеток (139 ± 79 МПа и 144 ± 78 МПа соответственно). Однако при совместном воздействии ЭНФ и НЧ CuO наблюдалось его статистически значимое увеличение в 3.2 раза по сравнению с контролем (таблица). Ранее нами было показано, что модуль упругости клеток *R. ruber* ИЭГМ 231 снижался пропорционально концентрации воздействующих наночастиц никеля при 0.01–0.1 г/л и затем удваивался при максимальной концентрации 1.0 г/л параллельно с увеличением силы адгезии [Kuyukina, Glebov, Ivshina, 2022]. Однако в другом исследовании [Zhang et al., 2012] обработка клеток *Escherichia coli* наночастицами гематита повышала жесткость клеток и способствовала появлению множества адгезивных участков на поверхности.

С целью детального изучения адаптационных изменений адгезионных характеристик родококков под воздействием комплексного химического стресса выполнено силовое картирование локальных участков поверхности индивидуальной клетки (рис. 5). На полученных картах адгезии визуализировались участки с повышенными значениями силы взаимодействия (светлые области), чередующиеся с зонами пониженной адгезии (темные области). В контрольных условиях поверхность клетки характеризовалась относительно низкими (5–6 нН) и равномерно распределенными значениями силы адгезии (рис. 5А1–А3), что соответствовало гладкому рельефу клеточной стенки (рис. 4А1–В1).

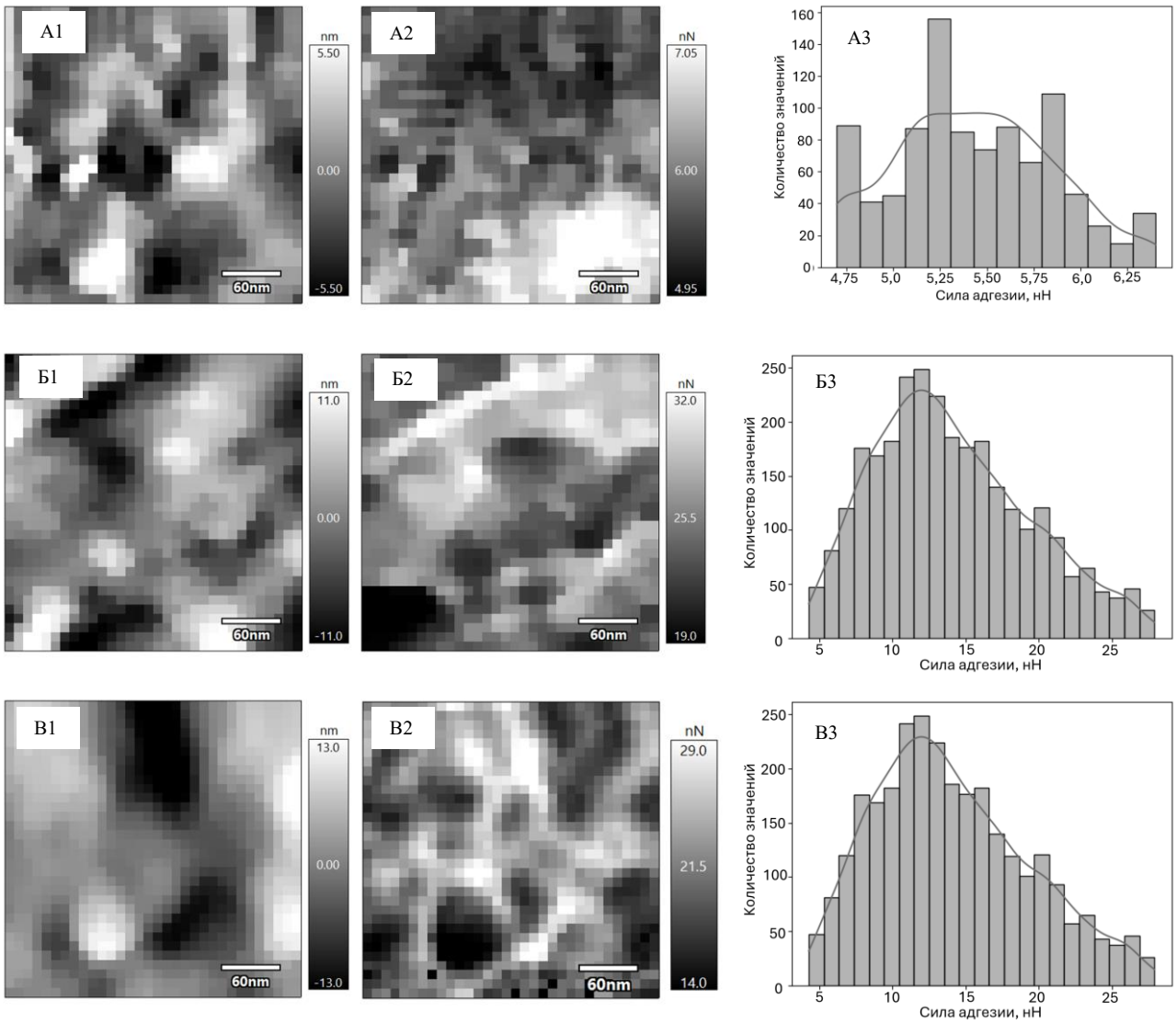


Рис. 5. Распределение адгезионных сил на выбранном участке поверхности клетки *R. ruber* ИЭГМ 1263, отмытой от экзополимерного матрикса, в контроле (А1–А3); при воздействии 1.0 г/л ЭНФ (Б1–Б3); при совместном воздействии 1.0 г/л ЭНФ и 0.001 г/л НЧ CuO (В1–В3). Приведены топографические карты анализируемого участка поверхности на канале высоты (А1–В1); карты адгезии данного участка (А2–В2) и гистограммы распределения значений силы адгезии (А3–В3): (■) – экспериментальные значения силы адгезии; (—) – сглаженные (выравненные) значения

[Distribution of adhesion forces on the selected surface area of a *Rhodococcus ruber* IEGM 1263 cell washed from the extracellular polymeric matrix, in control (A1–A3), after exposure to 1.0 g/L of ENP (Б1–Б3) and after combined exposure to ENP (1.0 g/L) and CuO nanoparticles (0.001 g/L) (B1–B3). Topographic maps of the analyzed surface area on the height channel (A1-B1) are presented, as well as the adhesion maps of this area (A2-B2) and the histograms of adhesion force distribution (A3–B3): bars (■) represent experimental adhesion force values; the dashed line represents smoothed (fitted) values]

Воздействие ЭНФ (1.0 г/л) приводило к увеличению силы адгезии до 10–25 нН. Одновременно наблюдалась более выраженная неоднородность распределения адгезионных взаимодействий и появле-

ние высокоадгезивных (до 27–32 нН) участков, что может быть связано с изменением организации поверхностных структур клеточной стенки и перераспределением компонентов наружного клеточного слоя (рис. 5Б1–Б3).

При совместном воздействии ЭНФ (1.0 г/л) и НЧ CuO (0.001 г/л) значения силы адгезии оставались повышенными по сравнению с контролем и составляли 7.5–20 нН. При этом диапазон распределения адгезионных сил был несколько у́же по сравнению с вариантом только в присутствии ЭНФ, что свидетельствует о снижении пространственной неоднородности поверхностных свойств клеток (рис. 5В1–В3).

Сопоставление полученных топографических (рис. 5А1–В1) и силовых (рис. 5А2–В2) карт выявило обратную зависимость между высотой рельефа и силой адгезии во всех экспериментальных группах. В контрольных клетках эта связь была слабой ($r=-0.29$; $p < 0.01$), что соответствовало относительно гладкой поверхности и равномерному распределению адгезионных сил. При воздействии ЭНФ коэффициент корреляции также был незначительным ($r = -0.25$; $p < 0.01$), но участки с выраженным возвышением рельефа характеризовались низкой степенью адгезии, в то время как в углублениях клеточной стенки адгезия оставалась высокой (рис. 5Б1–Б2). Сильная обратная корреляция ($r=-0.49$; $p<0.01$) зафиксирована при комбинированном воздействии ЭНФ и НЧ CuO, при этом наиболее высокие участки клеточной поверхности характеризовались минимальными значениями силы адгезии (рис. 5В1–В2).

Ранее было показано [Bendinger et al., 1993], что наличие и длина цепи миколовых кислот у коринеформных бактерий определяют гидрофобность клеточной поверхности и влияют на их адгезию к гидрофильным поверхностям, включая стекло. Для родококков характерны миколовые кислоты с большей длиной углеродной цепи (C_{35}–C_{64}) по сравнению с коринебактериями (C_{20}–C_{36}), что определяет высокую гидрофобность их клеточной стенки [Ившина, Криворучко, Куюкина, 2019]. По-видимому, повышенные участки клеточной поверхности (выступы), на которых экспонируются данные соединения, отвечают за адгезию к гидрофобным поверхностям и менее способны к взаимодействию с гидрофильным стеклом.

Напротив, адгезивные белки и полисахариды, локализованные во впадинах рельефа клеточной стенки, а также являющиеся основными компонентами ЭПМ, опосредуют эффективную адгезию родококков к гидрофильным поверхностям [Krivoruchko, Nurieva, Ivshina, 2026]. Следовательно, увеличение шероховатости клеток при совместном воздействии ЭНФ и НЧ CuO, приводящее к повышению адгезионной активности, определяется сложной перестройкой липидных (гидрофобных) и белково-полисахаридных (гидрофильных) компонентов клеточной стенки, что требует дальнейшего исследования.

Выявленное увеличение силы адгезии клеток в биопленках *R. ruber* ИЭГМ 1263 под воздействием умеренного комплексного химического стресса согласуются с данными о стимулирующем эффекте низких доз нанометаллов на биопленкообразование у родококков [Miao et al., 2019; Bayandina et al., 2022; Kuyukina et al., 2025]. Повышение адгезивной активности биопленочных форм бактерий при совместном воздействии ЭНФ и НЧ CuO может быть связано с индукцией синтеза компонентов ЭПМ, прежде всего полисахаридов и белков, что ранее было показано для *R. ruber* при стрессе, вызванном НЧ CuO [Bayandina et al., 2022]. Таким образом, сублетальные концентрации НЧ CuO (0.001 г/л) не только не подавляют, но и усиливают адгезивный потенциал биопленок родококков в присутствии токсичного ЭНФ, что может иметь значение для разработки иммобилизованных биокаталитических систем для использования в экобиотехнологиях.

Заключение

Полученные с помощью атомно-силовой микроскопии результаты демонстрируют, что сублетальная (0.001 г/л) концентрация НЧ CuO способствует существенной модификации структурно-функциональных характеристик биопленок *Rhodococcus ruber* в условиях воздействия этоксилированного нонилфенола. При этом наблюдалась перестройка нанорельефа клеточной поверхности и ЭПМ, сопровождавшаяся усилением шероховатости, повышением силы адгезии и модуля упругости Юнга, а также обнаруженной обратной корреляцией между высотой рельефа клеточной стенки и адгезивной активностью. Выявленные изменения могут рассматриваться как адаптационный механизм, обеспечивающий повышение устойчивости биопленочного сообщества к комбинированному действию экотоксикантов. Полученные данные дополняют представления о взаимодействии НЧ металлов и органических ПАВ с микробными биопленками и представляют интерес для разработки биотехнологических подходов в области нанобиоремедиации.

Список источников

1. Баяндина Е.А и др. Устойчивость коллекционных штаммов родококков к воздействию экотоксиканта – этоксилированного нонилфенола // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 4. С. 337–348. DOI: 10.17072/1994-9952-2023-4-337-348. EDN: EGMVIP.

2. Ившина И.Б. и др. Актиномицеты *Rhodococcus ruber* – ключевые и универсальные биоокислители газообразных алканов C_2-C_4 // Микробиология. 2025. Т. 94, № 1. С. 3–32. DOI: 10.7868/S3034546425010019. EDN: HEPVUL.

3. Ившина И.Б., Криворучко А.В., Куюкина М.С. Биоразнообразие и систематика микроорганизмов: учеб. пособие. Пермь, 2019. 304 с.

4. Каталог штаммов Региональной профилированной коллекции алканотрофных микроорганизмов / под ред. И.Б. Ившиной. М.: Наука, 1994. 163 с.

5. Bayandina E.A. et al. Resistance of *Rhodococcus ruber* biofilms to CuO nanoparticles depending on exopolymer matrix composition // Acta Biomedica Scientifica. 2022. Vol. 7, № 5-1. P. 100–109. DOI: 10.29413/ABS.2022-7.5-1.11. EDN: OSIPVT.

6. Bendinger B. et al. Physicochemical cell surface and adhesive properties of coryneform bacteria related to the presence and chain length of mycolic acids // Applied and Environmental Microbiology. 1993. Vol. 59, № 11. P. 3973–3977. DOI: 10.1128/aem.59.11.3973-3977.1993.

7. Corvini P.F., Schäffer A., Schlosser D. Microbial degradation of nonylphenol and other alkylphenols – our evolving view // Applied Microbiology and Biotechnology. 2006. Vol. 72, № 2. P. 223–243. DOI: 10.1007/s00253-006-0476-5. EDN: GJQHVS.

8. Dorobantu L.S., Goss G.G., Burrell R E. Atomic force microscopy: a nanoscopic view of microbial cell surfaces // Micron. 2012. Vol. 43, № 12. P. 1312–1322. DOI: 10.1016/j.micron.2012.05.005. EDN: MIGXEQ.

9. Flemming H.-C., Wingender J. The biofilm matrix // Nature Reviews Microbiology. 2010. Vol. 8. P. 623–633. DOI: 10.1038/nrmicro2415.

10. Ikuma K., Decho A.W., Lau B.L.T. When nanoparticles meet biofilms – interactions guiding the environmental fate and accumulation of nanoparticles // Frontiers in Microbiology. 2015. Vol. 6. Art. 591. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00591.

11. Krivoruchko A., Nurieva D., Ivshina I. Extracellular polymeric substances produced by actinomycetes of the genus *Rhodococcus* for biomedical and environmental applications // International Journal of Molecular Sciences. 2026. Vol. 25, № 1. Art. 498. DOI: 10.3390/ijms25010498. EDN: IAZEDR.

12. Kuyukina M.S., Bayandina E.A., Ivshina I.B. Interactions of microbial biofilms with metal nanoparticles in the context of bioremediation // Folia Microbiologica. 2026. DOI: 10.1007/s12223-026-01459-5. EDN: VSREKR.

13. Kuyukina M.S. et al. Adaptations of *Rhodococcus rhodochrous* biofilms to oxidative stress induced by copper(II) oxide nanoparticles // Langmuir. 2025. Vol. 41, № 2. P. 1356–1367. DOI: 10.1021/acs.langmuir.4c03987. EDN: TKAQSJ.

14. Kuyukina M.S., Glebov G.G., Ivshina, I.B. Effects of Nickel nanoparticles on *Rhodococcus* cell surface morphology and nanomechanical properties // Nanomaterials. 2022. Vol. 12. Art. 951. DOI: 10.3390/nano12060951. EDN: GJWADT.

15. Lu D. et al. Behavioral disorders caused by nonylphenol and strategies for protection // Chemosphere. 2021. Vol. 275. Art. 129973. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.129973. EDN: ZHJTSA.

16. Lu J. et al. Biodegradation of nonylphenol ethoxylates by *Bacillus* sp. LY capable of heterotrophic nitrification // FEMS Microbiology Letters. 2008. Vol. 280, № 1. P. 28–33. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2007.01039x.

17. Miao L. et al. Low concentrations of copper oxide nanoparticles alter microbial community structure and function of sediment biofilms // Science of the Total Environment. 2019. Vol. 653. P. 705–713. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.354.

18. Mishra S. et al. Biofilm-mediated bioremediation is a powerful tool for the removal of environmental pollutants // Chemosphere. 2022. Vol. 294. Art. 133609. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2022.133609. EDN: RDXSCZ.

19. Pen Y. et al. Effect of extracellular polymeric substances on the mechanical properties of *Rhodococcus* // Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes. 2015. Vol. 1848, iss. 2. P. 518–526. DOI: 10.1016/j.bbamem.2014.11.007. EDN: URKWKF.

20. Servos M.R. Review of the aquatic toxicity, estrogenic responses and bioaccumulation of alkylphenols and alkylphenol polyethoxylates // Water Quality Research Journal. 1999. Vol. 34, № 1. P. 123–178. DOI: 10.2166/wqrj.1999.005.

21. Xu W. et al. Unveiling the occurrence, ecotoxicity, risks, and removal of major nonylphenol ethoxylate alternatives in the aquatic environment // ACS ES&T Water. 2026. Vol. 6(4). P. 2033–2046. DOI: 10.1021/acsestwater.5c01293. EDN: HHSRWM.

22. Zhang J. et al. Biotransformation of nonylphenol ethoxylates during sewage treatment under anaerobic and aerobic conditions // Journal of Environmental Sciences (China). 2008. Vol. 20, № 2. P. 135–141. DOI: 10.1016/s1001-0742(08)60021-2.

23. Zhang W., Hughes J., Chen Y. Impacts of hematite nanoparticle exposure on biomechanical, adhesive, and surface electrical properties of *Escherichia coli* cells // Appl. Environ. Microbiol. 2012, Vol. 78, № 11. P. 3905–3915. DOI: 10.1128/AEM.00193-12. EDN: RIZMDT.

References

1. Bayandina E.A., Pozdeeva A.V., Kuyukina M.S., Ivshina I.B. [Resistance of collection strains of rhodococci to the ecotoxicant ethoxylated nonylphenol]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2023): pp. 337-348. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2023-4-337-348. EDN: EGMVIP.

2. Ivshina I.B., Kuyukina M.S., Krivoruchko A.V., Tyumina E.A. The *Rhodococcus ruber* actinomycetes – key and universal biooxidizers of C2–C4 gaseous alkanes. *Microbiology*. V. 94, No. 1 (2025): pp. 3-32. (In Russ,). DOI: 10.7868/S3034546425010019. EDN: HEPVUL.

3. Ivshina I.B., Krivoruchko A.V., Kuyukina M.S. *Bioraznoobrazie i sistematika mikroorganizmov* [Biodiversity and Systematics of Microorganisms: Textbook]. Perm: Perm State University Publ., 2019. 304 p.

4. Ivshina I.B. (ed.) *Katalog štammov Regional'noj profilirovannoj kollekcii alkanotrofnyh mikroorganizmov* [Catalogue of strains of the Regional Profiled Collection of Alkanotrophic Microorganisms]. Moscow, Nauka Publ., 1994. 163 p. (In Russ.). EDN: OSIPVT.

5. Bayandina E.A., Glebov G.G., Kuyukina M.S., Ivshina I.B. Resistance of *Rhodococcus ruber* biofilms to CuO nanoparticles depending on exopolymer matrix composition. *Acta Biomedica Scientifica*. 2022. Vol. 7, No. 5-1. P. 100-109. DOI: 10.29413/ABS.2022-7.5-1.11.

6. Bendinger B., Rijnaarts H.H.M., Altendorf K., Zehnder A.J.B. Physicochemical cell surface and adhesive properties of coryneform bacteria related to the presence and chain length of mycolic acids. *Applied and Environmental Microbiology*. V. 59, No. 11 (1993): pp. 3973-3977. DOI: 10.1128/aem.59.11.3973-3977.1993

7. Corvini P.F., Schäffer A., Schlosser D. Microbial degradation of nonylphenol and other alkylphenols – our evolving view. *Applied Microbiology and Biotechnology*. V. 72, No. 2 (2006): pp. 223-243. DOI: 10.1007/s00253-006-0476-5. EDN: GJQHVS.

8. Dorobantu L.S., Goss G.G., Burrell R E. Atomic force microscopy: a nanoscopic view of microbial cell surfaces. *Micron*. V. 43, No. 12 (2012): pp. 1312-1322. DOI: 10.1016/j.micron.2012.05.005. EDN: MIGXEQ.

9. Flemming H.-C., Wingender J. The biofilm matrix. *Nature Reviews Microbiology*. V. 8 (2010): pp. 623-633. DOI: 10.1038/nrmicro2415.

10. Ikuma K., Decho A.W., Lau B.L.T. When nanoparticles meet biofilms – interactions guiding the environmental fate and accumulation of nanoparticles. *Frontiers in Microbiology*. V. 6 (2015). Art. 591. DOI: 10.3389/fmicb.2015.00591.

11. Krivoruchko A., Nurieva D., Ivshina I. Extracellular polymeric substances produced by actinomycetes of the genus *Rhodococcus* for biomedical and environmental applications. *International Journal of Molecular Sciences*. V. 25, No. 1 (2026). Art. 498. DOI: 10.3390/ijms25010498. EDN: IAZEDR.

12. Kuyukina M.S., Bayandina E.A., Ivshina I.B. Interactions of microbial biofilms with metal nanoparticles in the context of bioremediation. *Folia Microbiologica*. (2026). DOI: 10.1007/s12223-026-01459-5. EDN: VSREKR.

13. Kuyukina M.S., Bayandina E.A., Kostrikina N.A., Sorokin V.V., Mulyukin A.L., Ivshina I.B. Adaptations of *Rhodococcus rhodochrous* biofilms to oxidative stress induced by copper(II) oxide nanoparticles. *Langmuir*. V. 41, No. 2 (2025): pp. 1356-1367. DOI: 10.1021/acs.langmuir.4c03987. EDN: TKAQSJ.

14. Kuyukina M.S., Glebov G.G., Ivshina, I.B. Effects of Nickel nanoparticles on *Rhodococcus* cell surface morphology and nanomechanical properties. *Nanomaterials*. V. 12 (2022). Art. 951. DOI: 10.3390/nano12060951. EDN: GJWADT.

15. Lu D., Yu L., Li M., Zhai Q., Tian F., Chen W. Behavioral disorders caused by nonylphenol and strategies for protection. *Chemosphere*. V. 275 (2021). Art. 129973. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2021.129973. EDN: ZHJTSA.

16. Lu J., Jin Q., He Y., Wu J., Zhao J. Biodegradation of nonylphenol ethoxylates by *Bacillus* sp. LY capable of heterotrophic nitrification. *FEMS Microbiology Letters*. V. 280, No. 1 (2008): pp. 28-33. DOI: 10.1111/j.1574-6968.2007.01039x.

17. Miao L., Wang P., Hou J., Yao Y., Liu Z., Liu S. Low concentrations of copper oxide nanoparticles alter microbial community structure and function of sediment biofilms. *Science of the Total Environment*. V. 653 (2019): pp. 705-713. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2018.10.354.

18. Mishra S., Huang Y., Li J., Wu X., Zhou Z., Lei Q., Bhatt P., Chen S. Biofilm-mediated bioremediation is a powerful tool for the removal of environmental pollutants. *Chemosphere*. V. 294 (2022). Art. 133609. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2022.133609. EDN: RDXSCZ.

19. Pen Y., Zhang Z.J., Morales-García A.L., Mears M., Tarmey D.S., Edyvean R.G., Banwart S.A., Geoghegan M. Effect of extracellular polymeric substances on the mechanical properties

of *Rhodococcus*. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*. V. 1848, Iss. 2 (2015): pp. 518-526. DOI: 10.1016/j.bbamem.2014.11.007. EDN: URKWKF.

20. Servos M.R. Review of the aquatic toxicity, estrogenic responses and bioaccumulation of alkylphenols and alkylphenol polyethoxylates. *Water Quality Research Journal*. V. 34, No. 1 (1999): pp. 123-178. DOI: 10.2166/wqrj.1999.005.

21. Xu W., Guo J., Weng H., Tang M., Kong H., Tong Y., Cheng J., Qu C., Yu H., Shi W. Unveiling the occurrence, ecotoxicity, risks, and removal of major nonylphenol ethoxylate alternatives in the aquatic environment. *ACS ES&T Water*. V. 6, No. 4 (2026): pp. 2033-2046. DOI: 10.1021/acsestwater.5c01293. EDN: HHSRWM.

22. Zhang J., Yang M., Zhang Y., Chen M. Biotransformation of nonylphenol ethoxylates during sewage treatment under anaerobic and aerobic conditions. *Journal of Environmental Sciences (China)*. V. 20, No. 2 (2008): pp. 135-141. DOI: 10.1016/s1001-0742(08)60021-2.

23. Zhang W., Hughes J., Chen Y. Impacts of hematite nanoparticle exposure on biomechanical, adhesive, and surface electrical properties of *Escherichia coli* cells. *Appl. Environ. Microbiol*. V. 78, No. 11 (2012): pp. 3905-3915. DOI: 10.1128/AEM.00193-12. EDN: RIZMDT.

Статья поступила в редакцию 24.06.2026; одобрена после рецензирования 25.08.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 24.06.2026; approved after reviewing 25.08.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
Е. А. Баяндина – elenabaiandinapsu@gmail.com, аспирант, инженер-исследователь *Rhodococcus*-центра;
М. С. Куюкина – kuyukina@iegm.ru, д-р биол. наук, профессор кафедры микробиологии и иммунологии ПГНИУ; ведущий научный сотрудник;
И. Б. Ившина – ivshina@iegm.ru, д-р биол. наук, профессор, академик РАН, профессор кафедры микробиологии и иммунологии; заведующая лабораторией Института экологии и генетики микроорганизмов.
Information about the authors
E. A. Bayandina – elenabaiandinapsu@gmail.com, Postgraduate Student, Research Engineer, Rhodococcus-Centre, Perm State University. Department of Microbiology and Immunology, Perm State University;
M. S. Kuyukina – kuyukina@iegm.ru, Dr. Sc. (Biol.), Professor at the Department of Microbiology and Immunology, Perm State University; Leading Research Officer, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences;
I. B. Ivshina – ivshina@iegm.ru, Dr. Sc. (Biol.), Professor, Academician of RAS, Professor at the Department of Microbiology and Immunology, Perm State University; Head of the Laboratory, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Perm Federal Research Center of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.

Вклад авторов:
Баяндина Е. А. – написание исходного текста; методология; статистическая обработка материала; выводы.
Куюкина М. С. – научное руководство; развитие методологии; написание исходного текста; итоговые выводы.
Ившина И. Б. – концептуализация исследования; редактирование текста.
Contribution of the authors:
Bayandina E. A. – writing the draft; methodology; statistical processing of the material; conclusions.
Kuyukina M. S. –scientific management; research concept; methodology development; writing the draft; final conclusions;
Ivshina I. B. – conceptualization of research; text editing.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 319–325.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 319–325.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 636.085.52:579.64:577.2
EDN:
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-319-325

Влияние биологических и химического консервантов на микробиом и процессы ферментации при силосовании кукурузы

С. А. Маляренко[1], **Л. А. Ильина**[1, 2, 3], **Е. Ю. Кривопуск**[1, 4], **П. В. Попова**[1, 4], **Н. П. Фомина**[1], **В. Н. Чудотворова**[1, 4]

[1] ВИК им. В.Р. Вильямса, Лобня, Московская область, Россия
[2] Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия
[3] БИОТРОФ, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия
[4] РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия
Автор, ответственный за переписку: Светлана Андреевна Маляренко, maliarenko@vniikormov.ru

Аннотация. Кукурузный силос является одним из важных высокоэнергетических кормов в рационе крупного рогатого скота. Эпифитные микроорганизмы консервируемой массы влияют на ход ферментации и качество корма. При нарушении технологии заготовки развиваются нежелательные микроорганизмы, снижающие питательную ценность и аэробную стабильность силоса. В связи с этим высокую актуальность приобретают исследования, направленные на снижение риска развития нежелательной микрофлоры и нарушения ферментации. Целью исследования являлась оценка влияния биологических и химического консервантов на микробиом и процессы ферментации при силосовании кукурузы. Объект исследования – силос из кукурузы гибрида Золотой Початок, убранной в фазе восковой спелости зерна. Для силосования применялись биологические препараты Биотроф-АС, Промилк и химический консервант ВИК 3Ц. Результаты исследований указывают на позитивное влияние консервантов на состав микробиоты и питательную ценность силоса. В варианте с химическим препаратом ВИК 3Ц наблюдалось наиболее высокое количество бактерий с антимикробными свойствами родов *Lactobacillus* (1×10^{12} геномов/г) и *Bifidobacterium* (3×10^{8} геномов/г), что приводило к наибольшей сохранности сахаров. Применение биологических консервантов Биотроф-АС и Промилк, по сравнению с химическим препаратом, способствовало наибольшему накоплению молочной кислоты (83.89–84.22%) по отношению ко всем кислотам, что приводило к более эффективному подавлению нежелательных микроорганизмов (*Enterobacteriaceae, Candida albicans* и др.), снижающих питательную ценность корма. Применение Биотроф-АС приводило к достоверно более высокому накоплению уксусной кислоты (0.74%) по сравнению с другими препаратами, что способствовало наиболее эффективному подавлению нежелательной микробиоты, в том числе протеолитической, и обеспечивало получение энергонасыщенного силоса. Установленные закономерности между структурой микробного сообщества силоса и показателями его качества обосновывают необходимость многофакторного анализа эффективности консервантов.

Ключевые слова: кукурузный силос, биологические и химические консерванты, микробиота силоса, ферментация

Для цитирования: Влияние биологических и химического консервантов на микробиом и процессы ферментации при силосовании кукурузы / С. А. Маляренко, Л. А. Ильина, Е. Ю. Кривопуск, П. В. Попова, Н. П. Фомина, В. Н. Чудотворова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 319–325. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-319-325.

Финансирование: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации FGGW-2025-0014: «Изучение микробиома кормовых культур с помощью методов метагеномного анализа для разработки эффективных технологий кормопроизводства и инновационных консервантов, регулирующих микробиологические процессы при заготовке ферментируемых кормов».

MICROBIOLOGY

Original article

The influence of biological and chemical preservatives on the microbiome and fermentation processes during corn ensiling

S. A. Malyarenko[1], **L. A. Ilyina** [1, 2, 3], **E. Yu. Krivopusk**[1, 4], **P. V. Popova**[1, 4], **N. P. Fomina**[1], **V. N. Chudotvorova**[1, 4]

© Маляренко С. А., Ильина Л. А., Кривопуск Е. Ю., Попова П. В., Фомина Н. П., Чудотворова В. Н., 2026

[1] Center of Forage Production & Agroecology, Lobnya, Moscow Region, Russia
[2] Saint Petersburg State Agrarian University, Pushkin, St. Petersburg, Russia
[3] BIOTROF, Pushkin, St. Petersburg, Russia
[4] Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia
Corresponding author: Svetlana A. Malyarenko, maliarenko@vniikormov.ru

Abstract. Corn silage is an important high-energy feed in cattle diets. Epiphytic microorganisms in the ensiled mass influence the fermentation process and feed quality; however, if ensiling protocols are compromised, undesirable microorganisms (such as yeasts and proteolytic bacteria, etc.) proliferate, reducing the nutritional value and aerobic stability of the silage. Therefore, research aimed at reducing the risk of undesirable microflora development and fermentation failure is highly relevant. The aim of the study was to evaluate the effects of biological and chemical preservatives on the microbiome and fermentation processes during corn ensiling. The study sample was silage made from Zolotoy Pochatok hybrid corn harvested at the waxy stage. The biological preservatives Biotrof-AS and Promilk, as well as the chemical preservative VIK 3C, were used for ensiling. The results indicate a positive effect of preservatives on the microbiota composition and nutritional value of silage. The treatment with the chemical preservative VIK 3C demonstrated the highest counts of bacteria with antimicrobial properties from the genera *Lactobacillus* (1×10^{12} genom/g) и *Bifidobacterium* (3×10^{8} genom/g) and *Bifidobacterium*, which resulted in the highest sugar retention and reduced. The use of the biological preservatives Biotrof-AS and Promilk, compared to the chemical preservative, resulted in the highest lactic acid accumulation (83.89-84.22%) relative to all acids, leading to more effective suppression of undesirable microorganisms (*Enterobacteriaceae*, *Candida albicans*, *Streptococcus*, etc.) that reduce the nutritional value of the feed. The using of Biotrof-AS led to a significantly higher accumulation of acetic acid (0.74%) compared to other preparations, which contributed to the most effective suppression of undesirable microbiota, including proteolytic, and ensured the production of energy-rich silage. The established patterns between the structure of the microbial community of silage and its quality indicators justify the need for a multifactorial analysis of the effectiveness of preservatives.

Keywords: corn silage, biological and chemical preservatives, silage microbiota, fermentation

For citation: Malyarenko S. A., Ilyina L. A., Krivopusk E. Yu., Popova P. V., Fomina N. P., Chudotvorova V. N. [The influence of biological and chemical preservatives on the microbiome and fermentation processes during corn ensiling]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 319-325. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-319-325.

Financing: the research was conducted within the framework of the state assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation FGGW-2025-0014: "Study of the microbiome of forage crops using metagenomic analysis methods for the development of effective feed production technologies and innovative preservatives that regulate microbiological processes during the preparation of fermented feed".

Введение

Силосование является одним из наиболее эффективных способов консервирования зеленых кормов, позволяющих сохранить питательные вещества и обеспечить животных качественным кормом в течение всего года [Герасимов, Иванова, Кучин, 2014]. Кукуруза относится к легкосилосуемым культурам, которая при оптимальной уборке в фазу восковой спелости содержит максимальное количество сухого вещества и питательных компонентов. Вместе с тем качество ферментации кукурузы зависит от различных факторов, в числе которых степень измельчения и уплотнения массы, герметичность укрытия, а также использование консервантов [Кучин, 2023]. При неблагоприятных условиях и нарушении технологии в силосе из кукурузы активно развиваются дрожжи и энтеробактерии, вызывающие потери питательных веществ на этапе хранения [Driehuis et al., 1996].

Для сохранения питательных веществ и повышения качества силоса активно применяются биологические консерванты, ускоряющие подкисление растительной массы и способствующие повышению доли молочной кислоты в структуре органических кислот [Герасимов, Иванова, Кучин, 2014; Кучин, 2023]. Сообщалось, что для достижения аэробной стабильности целесообразно применять препараты на основе гетероферментативных бактерий, которые обеспечивают лучшую сохранность корма после вскрытия хранилищ [Driehuis, 1996; Победнов и др., 2021]. Широкое распространение получили химические препараты на основе органических кислот – муравьиной, пропионовой, уксусной [da Silva et al., 2020]. Показано, что обработка зеленой массы химическими консервантами позволяет значительно сократить потери питательных веществ. В частности, применение смеси органических кислот способствует интенсивному подавлению роста и развития нежелательных бактерий и грибов [da Silva, Kung, 2022].

Для оценки влияния консервантов широкую перспективу получили современные молекулярно-генетические методы, такие как метод количественной ПЦР и NGS-секвенирование. Эти методы позволяют детально изучать структуру микробиома силоса и филлосферы растений [Йылдырым и др., 2015; Agarussi et al., 2022]. Как показали исследования, состав и структура эпифитной и силосной микрофлоры определяют направленность процессов ферментации в силосной массе и оказывают непосредственное влияние на биохимические показатели качества.

В связи с этим цель настоящего исследования состояла в оценке состава микробиома и питательности силоса из кукурузы под воздействием химического и биологических консервантов. Нами был проведен анализ формирования состава микробиоты силоса с применением молекулярно-генетического метода количественной ПЦР, а также оценка связи состава микробиоты с показателями готового корма.

Материалы и методы исследования

Опыты по консервированию листостебельной массы кукурузы проведены в лабораторных условиях (ФГБНУ «Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р. Вильямса»). В качестве сырья использовали кукурузу гибрида Золотой Початок, убранную в фазу восковой спелости зерна. Исходное содержание сухого вещества (СВ) составило 40.33%, содержание сахара в сухом веществе – 6.49%.

Закладку массы на силос проводили по общепринятой методике [Бондарев и др., 2008] в четырех вариантах: контроль (без добавок), биопрепараты Промилк в дозе 1.33 г/т и Биотроф-АС – 20 мл/т, а также химический консервант ВИК 3 Ц (патент RU 2812353 C1) в дозе 4 л/т.

Обработанная консервантами растительная масса (размер частиц 20 мм) была расфасована по 20 кг в полиэтиленовые мешки и герметично закрыта. Хранение осуществляли при комнатной температуре в течение 8 месяцев, по истечении которых мешки вскрывали и отбирали средние пробы из каждого опытного варианта для последующего определения биохимических, химических и микробиологических показателей.

Оценку биохимического и химического состава зеленой массы и готовых консервированных кормов определяли согласно «Физико-химическим методам анализа кормов» [Косолапов и др., 2014]. Оценку количества сахаров выполняли методом Бертрана, содержания органических кислот (в т.ч. молочной, масляной, уксусной и других) с помощью метода капиллярного электрофореза (КАПЕЛЬ – 105М, компания Люмэкс, Россия), уровня pH – на потенциометре И-500 (компания Аквилон, Россия), аммиака – по методу Лонги. Содержание сырого протеина определяли методом Кьельдаля (автоматический анализатор Hanon K1160), сырого жира – экстракцией в аппарате Hanon SOX 406 по методу Ф. Сокслета.

Оценку количества исследуемых микроорганизмов (дрожжей и бактерий) проводили в готовом корме с применением метода количественной полимеразной цепной реакции (кПЦР). Для проведения исследования образцы кормов замораживали при температуре –20°С. Выделение тотальной ДНК из образцов корма выполняли с использованием коммерческого набора Genomic DNA Purification Kit (компания Thermo Fisher Scientific, Inc., США) согласно протокол. Количественную ПЦР проводили на амплификаторе ДТ Prime II 5М6 (компания ООО НПО ДНК-Технология, Россия) с помощью набора Колонафлор (ООО Альфалаб, Россия) согласно условиям производителя.

Статистическую обработку результатов проводили путем оценки t-критерия Стьюдента. При анализе достоверными считались различия при $P \leq 0.05$. Данные в таблице приведены в следующем формате – Mean ± SEM («среднее значение ± стандартная ошибка среднего»). Статистическую обработку проводили согласно методике [Доспехов, 2011].

Результаты и их обсуждение

В таблице представлены ключевые биохимические показатели, характеризующие качество ферментации кукурузного силоса. Каждый из исследованных образцов кормов по показателям качества соответствовал первому классу согласно ГОСТ Р 55586-2022.

Уровень pH во всех вариантах был низким и составил 4.18–4.45. Согласно полученным результатам, все используемые в исследовании консерванты оказывали благоприятное воздействие на ферментацию растительной массы. Основным типом брожения во всех вариантах было молочнокислое. При использовании биологических консервантов Биотроф-АС и Промилк содержание молочной кислоты в общей сумме кислот было достоверно (при $p \leq 0.05$) более высоким и составило 83.89±0.30% и 84.22±0.90% соответственно по сравнению силосом, приготовленным с химическим консервантом ВИК 3 Ц (79.18±0.56%).

При оценке содержания отдельных кислот в силосе в зависимости от применяемых консервантов установлены характерные закономерности. Так, в варианте с химическим консервантом обнаружено более высокое содержание других кислот, что обусловлено присутствием муравьиной и пропионовой кислот, входящих в состав препарата и подавляющих развитие нежелательной микрофлоры. Ранее было показано, что другие кислоты способствуют лучшей сохранности силоса благодаря выраженным антимикробным свойствам [Клименко, 2012]. В силосе с биологическим консервантом Биотроф-АС отмечено более высокое по сравнению с другими вариантами содержание уксусной кислоты, что указывает на протекание в нем гетероферментативного брожения при снижении доли гомоферментативного. Сообща-

лось, что уксусная кислота способствует повышению аэробной стабильности силоса вследствие ингибирующего действия в отношении дрожжей и микроскопических грибов [Gheller et al., 2021].

Результаты оценки биохимических и химических показателей силоса из кукурузы
[Results of the evaluation of biochemical parameters of corn silage]

Показатель		Вариант консервирования			
		без добавок	Биотроф-АС	Промилк	ВИК 3 Ц
СВ, %		40.81±0.61	40.72±0.15	38.30±0.44*	39.14±0.58
pH		4.18±0.02	4.25±0.03*	4.45±0.02*	4.39±0.00*
Содержание в СВ, %	протеина	6.76±0.05	7.29±0.03*	7.29±0.06*	7.01±0.02*
	жира	3.45±0.03	3.45±0.04	3.34±0.01*	3.40±0.03
	БЭВ	69.87±0.12	69.60±0.10	69.36±0.15	70.72±0.13*
	сахара	1.95±0.09	1.07±0.03*	0.69±0.03*	2.53±0.05
	органических кислот в т.ч.				
	молочной	6.13±0.15	5.38±0.05*	4.40±0.27*	3.65±0.09*
	уксусной	0.59±0.03	0.74±0.02*	0.49±0.02	0.48±0.02*
	масляной	-	-	0.06±0.02	-
	других [1]	0.27±0.01	0.30±0.01	0.26±0.02	0.49±0.04*
Отношение, %	молочной кислоты к сумме кислот	87.74±0.07	83.89±0.30*	84.22±0.90*	79.18±0.56*
	азота аммиака к общему азоту	8.69±0.23	7.14±0.09*	8.81±0.05	6.55±0.05*
$ОЭ_{крс}$, МДж		10.71	10.85	10.82	11.04

Примечание: * – разность достоверна по отношению к контролю при $p \leq 0.05$; [1] – муравьиная, янтарная, яблочная, лимонная, пропионовая кислоты.

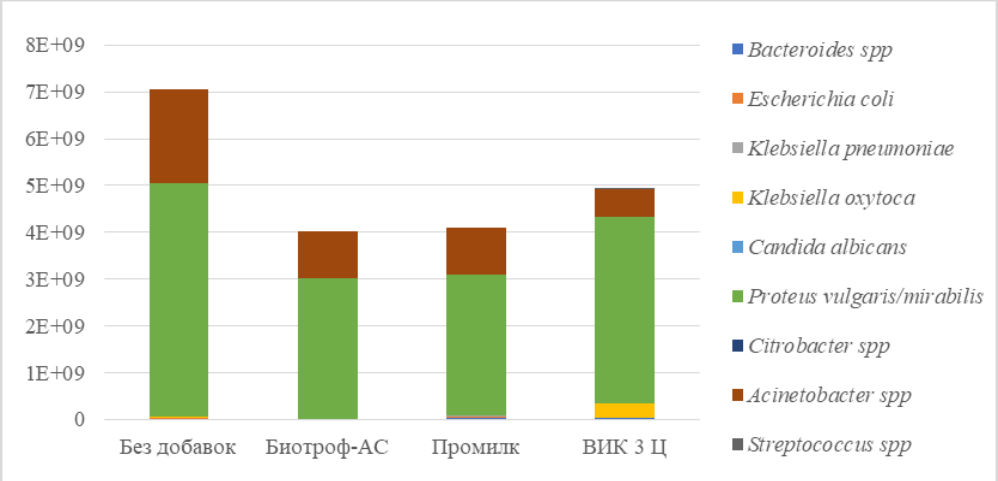
В полученном кукурузном силосе отношение азота аммиака к общему азоту составило 6.55–8.81%, содержание сухого вещества 38.30–40.81%. Наиболее высокие показатели сохранности сухого вещества отмечены в контрольном варианте (40.81±0.61%) и с применением биологического консерванта Биотроф-АС (40.72±0.15%). При этом наибольшее количество сахаров выявлено при применении химического консерванта ВИК 3 Ц, что свидетельствует об их более активном потреблении микроорганизмами, входящими в состав биологических препаратов.

Наименьший уровень протеолиза отмечен в вариантах с Биотроф-АС (7.14%) и ВИК 3 Ц (6.55%). Это может указывать на бактериостатическое действие компонентов препаратов или продуктов жизнедеятельности интродуцированной микрофлоры на протеолитические бактерии при силосовании кукурузы [Huo et al., 2022]. Значения содержания основных питательных веществ в опытных вариантах с добавками различались в незначительной степени. Однако в контрольном варианте зафиксировано снижение уровня сырого протеина на 0.3–0.6%$_{абс}$, что обусловило его более низкую питательную ценность по сравнению с кормами, в которые были внесены консерванты.

На рисунке представлены результаты определения состава микробиоты силоса из кукурузы с изучаемыми консервантами с применением метода количественной ПЦР. Известно, что качество силоса во многом определяется процессами ферментации, обусловленной действием микроорганизмов. Выявлено, что более высокое количество молочнокислых бактерий, которые быстро подкисляют pH в силосе и обладают антимикробными свойствами в отношении условно-патогенной, патогенной нежелательной микробиоты, детектировалось в контрольном варианте (2×10^{12} геномов/г) и в опытном образце корма с добавлением химического консерванта ВИК 3 Ц (1×10^{12} геномов/г). В вариантах с применением биологических консервантов количество лактобацилл составило 2×10^{11}–5×10^{11} геномов/г. В контрольном и химическом вариантах присутствовали бифидобактерии на уровне (1×10^{8}–3×10^{8} геномов/г), которые, согласно литературным данным, способны к синтезу молочной и уксусной кислот и теоретически могут выполнять функцию консервантов [Мальцева и др., 2017]. В то же время в вариантах с Биотроф-АС и Промилк бифидобактерии были подавлены, а доминирующее положение заняли лактобациллы, вносимые с препаратами. Это свидетельствует о высокой конкурентной способности штаммов, использованных в биоконсервантах, и объясняет более выраженное ингибирование нежелательной микрофлоры в данных вариантах.

Сообщалось, что высокое количество бактерий с антимикробными свойствами, положительно отражается на ферментации растительной массы [O'Brien et al., 2007]. Согласно результатам, представленным на рисунке, суммарное количество нежелательных, условно-патогенных и патогенных микроорганизмов в вариантах с биологическими и химическим консервантами было ниже в 1.4–1.7 раз по сравнению с контролем. Известно, что высокое количество этих микроорганизмов приводит к снижению кормовой ценности травянистой массы и повышению риска развития заболеваний в КРС. В частности, фер-

ментативные бактерии *Bacteroides* относятся к представителям нормофлоры жвачных, однако в силосе являются нежелательными, поскольку могут снижать питательную ценность корма из-за способности расщепления полисахаридов в растительной массе. Преобладающими в силосе из кукурузы среди условно-патогенных и патогенных микроорганизмов были представители родов *Acinetobacter Proteus* и другие представители группы энтеробактерий. Также обнаружены дрожжи *Candida albicans* и стрептококки рода *Streptococcus,* выявляемые в следовых количествах в варианте при использовании препарата ВИК 3 Ц.



Количество нежелательных и патогенных таксонов микроорганизмов (в геномах/г) в кукурузном силосе

[Number of undesirable and pathogenic microbial taxa (genomes/g) in corn silage]

Представители рода *Proteus,* как и другие выявленные в исследованных образцах бактерии видов *Escherichia coli, Klebsiella pneumoniae, Klebsiella oxytoca* и рода *Citrobacter* относятся к энтеробактериям. Известно, что многие энтеробактерии являются протеолитическими и приводят к потерям белка в готовом корме. Известно, что представители рода *Acinetobacter* могут оказывать негативное влияние на питательную ценность кормов вследствие протеолиза. В контрольном образце их содержание составило 2×10^9 геномов/г, что сопровождалось минимальным уровнем сырого протеина среди всех исследованных вариантов. Кроме того, указанные микроорганизмы способны вызывать заболевания КРС. Высокое подавление нежелательной микробиоты при использовании консерванта Биотроф-АС могло быть также обусловлено действием уксусной кислоты, количество которой в образце было достоверно более высоким (при $p\leq0.05$) по сравнению с другими вариантами.

Таким образом, все исследованные консерванты продемонстрировали выраженное влияние на микробиом и ферментативные процессы при силосовании кукурузы, однако характер их действия различался в зависимости от природы препарата, что отразилось на составе конечных продуктов ферментации и питательной ценности готового силоса.

Заключение

В ходе исследований подтверждено положительное влияние консервантов различной природы на ферментативные процессы при силосовании кукурузы. Установлено, что применение химического препарата ВИК 3 Ц сопровождается выраженным увеличением численности лактобацилл и бифидобактерий в силосуемой массе, обеспечивая снижение потерь питательных веществ. Применение биологических консервантов Биотроф-АС и Промилк по сравнению с химическим консервантом способствовало более интенсивному накоплению молочной кислоты в силосе, что сопровождалось снижением представленности условно-патогенных и патогенных видов, таких как энтеробактерии, стрептококки и дрожжи. Установленные закономерности между структурой микробного сообщества силоса и показателями его качества обосновывают необходимость многофакторного анализа эффективности консервантов. Полученные результаты свидетельствуют о том, что комплексный подход к оценке действия консервантов позволяет обоснованно выбирать препараты в зависимости от конкретных условий заготовки и желаемого результата, что открывает возможности для дифференцированного управления качеством кормов в животноводстве.

Список источников

1. Бондарев В.А. и др. Проведение опытов по консервированию и хранению объемистых кормов (метод. рекомендации). М.: ФГУ РЦСК, 2008. 67 с.

2. Герасимов Е.Ю., Иванова О.Н., Кучин Н.Н. Силосование кукурузы // Карельский научный журнал. 2014. № 4(9). С. 165–169.

3. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Альянс, 2011. 352 с.

4. Йылдырым Е.А. и др. Изучение эпифитной микрофлоры как источника формирования силоса микробиоценоза методом NGS-секвенирования // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50, № 6. С. 832–838.

5. Клименко В.П. Научное обоснование и разработка эффективных способов повышения энергетической и протеиновой питательности силоса и сенажа из трав: дис. … д-ра с.-х. наук. Дубровицы, 2012. 367 с.

6. Косолапов В.М. и др. Физико-химические методы анализа кормов. М., 2014. 344 с.

7. Кучин Н.Н. Проблема аэробной устойчивости при заготовке и использовании кукурузного силоса // Адаптивное кормопроизводство. 2023. № 3. С. 69–87.

8. Мальцева О.Ю. и др. Влияние бактериальных культур на сохранность зеленых кормов // Вестник Воронежского государственного университета инженерных технологий. 2017. Т. 79, № 3. С. 174–179.

9. Победнов Ю.А. и др. Исследование факторов, определяющих аэробную стабильность силоса из кукурузы, заготовленной в фазе восковой спелости зерна // Проблемы биологии продуктивных животных. 2021. № 1. С. 87–94.

10. Agarussi M.C.N. et al. Microbiome of rehydrated corn and sorghum grain silages treated with microbial inoculants in different fermentation periods // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. Art. 16864.

11. da Silva É.B., Kung L. A meta-analysis of the effects of a chemical additive on the fermentation and aerobic stability of whole-plant maize silage // Agriculture. 2022. Vol. 12, № 2. Art. 132.

12. da Silva É.B. et al. Effects of a chemical additive on the fermentation, microbial communities, and aerobic stability of corn silage with or without air stress during storage // Journal of Animal Science. 2020. Vol. 98, № 8. Art. skaa246.

13. Driehuis F. et al. Improving aerobic stability by inoculation with *Lactobacillus buchneri* // Proceeding of the XI th International Silage Conference. Aberystwyth, 1996. P. 106–107.

14. Gheller L.S. et al. Different organic acid preparations on fermentation and microbiological profile, chemical composition, and aerobic stability of whole-plant corn silage // Animal Feed Science and Technology. 2021. Vol. 281. Art. 115083.

15. Huo W. et al. Effect of lactobacilli inoculation on protein and carbohydrate fractions, ensiling characteristics and bacterial community of alfalfa silage // Frontiers in Microbiology. 2022. Vol. 13. Art. 1070175.

16. O'Brien M. et al. Quantification and identification of fungal propagules in well-managed baled grass silage and in normal on-farm produced bales // Animal Feed Science and Technology. 2007. Vol. 132, № 3. P. 283–297. DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2006.04.013.

References

1. Bondarev V.A., Kosolapov V.M., Pobednov Yu.A., Panov A.A., Akhlamov Yu.D., Otroshko S.A., Popov V.V., Sokolkov V.M., Klimenko V.P., Mamaev A.A. *Provedenie opytov po konservirovaniyu i khraneniyu ob"emistykh kormov* [Conducting experiments on preservation and storage of bulky feeds (methodological recommendations)]. Moscow, FGU RCSK Publ., 2008. 67 p. (In Russ.).

2. Gerasimov E.Yu., Ivanova O.N., Kuchin N.N. [Ensiling of corn]. *Karelskii Nauchnyi Zhurnal*. No. 4(9) (2014): pp. 165-169. (In Russ.).

3. Dospekhov B.A. *Metodika polevogo opyta* [Methods of field experiment (with the basics of statistical processing of research results)]. 6th ed. Moscow, Alians Publ., 2011. 352 p.

4. Yıldırım E.A., Laptev G.Yu., Ilina L.A., Nikonov I.N., Filippova V.A., Soldatova V.V., Brazhnik E.A., Novikova N.I., Gagkaeva T.Yu. [Study of epiphytic microflora as a source of silage microbiocenosis formation using NGS sequencing]. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya*. V. 50, No. 6 (2015): pp. 832-838. (In Russ.).

5. Klimenko V.P. *Nauchnoe obosnovanie i razrabotka effektivnykh sposobov povysheniya energeticheskoy i proteinovoy pitatel'nosti silosa i senazha iz trav* [Scientific substantiation and development of effective methods for increasing the energy and protein value of grass silage and haylage]. Diss. … Dr. Sci. (Agric.). Dubrovitsy, 2012. 367 p. (In Russ.).

6. Kosolapov V.M., Chuykov V.A. et al. *Fiziko-khimicheskie metody analiza kormov* [Physicochemical methods of feed analysis]. Moscow, 2014. 344 p. (In Russ.).

7. Kuchin N.N. [The problem of aerobic stability during the harvesting and use of corn silage]. *Adaptivnoe Kormoproizvodstvo*. No. 3 (2023): pp. 69-87. (In Russ.).

8. Maltseva O.Yu., Meshcheryakova O.L., Novikova I.V., Stepanova D.S., Stepanova M.S., Korneeva O.S. [The influence of bacterial cultures on the conservation of green fodders]. *Vestnik Voronezhskogo Gosudarstvennogo Universiteta Inzhenernykh Tekhnologiy*. V. 79, No. 3 (2017): pp. 174-179. (In Russ.)

9. Pobednov Yu.A., Mamaev A.A., Osipyan B.A., Kuchin I.V., Yurtaeva K.E. [Investigation of the factors determining the aerobic stability of corn silage harvested at the waxy stage of grain maturity]. *Problemy biologii productivnykh zhivotnykh*. No. 1 (2021): pp. 87-94. (In Russ.).

10. Agarussi M.C.N., Pereira O.G., Pimentel F.E., Azevedo C.F., da Silva V.P., e Silva F.F. Microbiome of rehydrated corn and sorghum grain silages treated with microbial inoculants in different fermentation periods. *Scientific Reports*. V. 12 (2022). Art. 16864.

11. da Silva É.B., Kung L. A meta-analysis of the effects of a chemical additive on the fermentation and aerobic stability of whole-plant maize silage. *Agriculture*. V. 12, No. 2 (2022). Art. 132.

12. da Silva É.B., Savage R.M., Biddle A.S., Polukis S.A., Smith M.L., Kung L. Effects of a chemical additive on the fermentation, microbial communities, and aerobic stability of corn silage with or without air stress during storage. *Journal of Animal Science*. V. 98, No. 8 (2020). Art. skaa246.

13. Driehuis F., Spoelstra S.F., Cole S.C.J., Morgan R. Improving aerobic stability by inoculation with *Lactobacillus buchneri*. In: Proceedings of the XI th International Silage Conference. Aberystwyth, 1996, pp. 106-107.

14. Gheller L.S., Ghizzi L.G., Takiya C.S., Grigoletto N.T.S., Silva T.B.P., Marques J.A., Dias M.S.S., Freu G., Renno F.P. Different organic acid preparations on fermentation and microbiological profile, chemical composition, and aerobic stability of whole-plant corn silage. *Animal Feed Science and Technology*. V. 281 (2021). Art. 115083.

15. Huo W., Zhang Y., Zhang L., Shen C., Chen L., Liu Q., Zhang S., Wang C., Guo G. Effect of lactobacilli inoculation on protein and carbohydrate fractions, ensiling characteristics and bacterial community of alfalfa silage. *Frontiers in Microbiology*. V. 13 (2022). Art. 1070175.

16. O'Brien M., O'Kiely P., Forristal P.D., Fuller H.T. Quantification and identification of fungal propagules in well-managed baled grass silage and in normal on-farm produced bales. *Animal Feed Science and Technology*. V. 132, No. 3 (2007): pp. 283-297. DOI: 10.1016/j.anifeedsci.2006.04.013.

Статья поступила в редакцию 11.09.2026; одобрена после рецензирования 29.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 11.09.2026; approved after reviewing 29.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
Светлана Андреевна Маляренко – maliarenko@vniikormov.ru, канд. с.-х. наук, заведующий лабораторией, старший научный сотрудник;
Лариса Александровна Ильина – ilina@biotrof.ru, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник, начальник молекулярно-генетической лаборатории, профессор кафедры крупного животноводства;
Екатерина Юрьевна Кривопуск – e.krivopusk@vniikormov.ru, научный сотрудник, аспирант;
Полина Викторовна Попова – i10110@yandex.ru, научный сотрудник, аспирант;
Наталья Павловна Фомина – kasarinanatalya@gmail.com, младший научный сотрудник;
Валерия Николаевна Чудотворова – r00116@yandex.ru, младший научный сотрудник, магистрант.
Information about the authors
Svetlana A. Malyarenko – maliarenko@vniikormov.ru, candidate of agricultural sciences, head of the laboratory, senior researcher;
Larisa A. Ilyina – ilina@biotrof.ru, doctor of biological sciences, leading researcher, head of the molecular genetic laboratory, professor of the Department of large animal husbandry;
Ekaterina Yu. Krivopusk – e.krivopusk@vniikormov.ru, researcher, postgraduate student;
Polina V. Popova – i10110@yandex.ru, researcher, postgraduate student;
Natalya P. Fomina – kasarinanatalya@gmail.com, junior researcher;
Valeriya N. Chudotvorova – r00116@yandex.ru, junior researcher, master's student.

Вклад авторов:
Маляренко С. А. – концепция исследования; редактирование текста; утверждение окончательного варианта.
Ильина Л. А. – написание исходного текста; итоговые выводы.
Кривопуск Е. Ю. – выполнение исследования; редактирование текста.
Попова П. В. – выполнение исследования; статистическая обработка материала.
Фомина Н. П. – выполнение исследования.
Чудотворова В. Н. – обзор литературы; анализ данных.
Contribution of the authors:
Malyarenko S. A. – research concept; text editing; final version approval.
Ilyina L. A. – writing of the original draft; final conclusions.
Krivopusk E. Yu. – research execution; text editing.
Popova P. V. – research execution; statistical data processing.
Fomina N. P. – research execution.
Chudotvorova V. N. – literature review; data analysis.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 326–332.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 326–332.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 579.26: 579.222
EDN: SZRIPR
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-326-332

Характеристика галотолерантного штамма-деструктора фенантрена *Stutzerimonas* sp. 8G4

Ольга Викторовна Ястребова[1], **Анастасия Андреевна Сухановская**[2], **Алексей Владимирович Назаров**[1, 2]

[1] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия
[2] Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия
Автор, ответственный за переписку: Ольга Викторовна Ястребова, olyastr@mail.ru

Аннотация. Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) — соединения с двумя или более конденсированными ароматическими кольцами, обладающие гидрофобностью, токсичностью, устойчивостью к разложению, и представляющие угрозу для здоровья человека. Ведущую роль в трансформации и утилизации ПАУ в окружающей среде играют микроорганизмы. Из почвы на территории Верхнекамского месторождения солей (г. Соликамск, Пермский край) выделен грамотрицательный штамм-деструктор фенантрена 8G4, идентифицированный на основании анализа гена 16S рРНК как представитель рода *Stutzerimonas.* Штамм способен к росту на нафталине, салицилате и бензоате в качестве субстратов, и не растет на *орто*-фталате, на основании чего сделано предположение, что деградация фенантрена штаммом возможна с образованием 1-гидрокси-2-нафтойной кислоты, салицилата и катехола в качестве ключевых метаболитов. Установлено, что штамм способен к росту в среде без добавления соли, а также в присутствии до 9% NaCl в полноценной среде и до 7% NaCl в минеральной среде с фенантреном в качестве субстрата. Наиболее высокое значение максимальной оптической плотности культуры при выращивании на фенантрене зафиксировано в среде, содержащей 3% NaCl. В опыте с отмытыми клетками показано, что штамм 8G4 утилизирует 99.2% фенантрена в среде без добавления соли, и 81.2% фенантрена в среде, содержащей 7% NaCl. Штамм *Stutzerimonas* sp. 8G4 является перспективным для дальнейших исследований и разработки новых биотехнологий очистки загрязненных ПАУ почв и промышленных стоков.

Ключевые слова: *Stutzerimonas*, фенантрен, биодеградация, NaCl

Для цитирования: Ястребова О. В., Сухановская А. А., Назаров А. В. Характеристика галотолерантного штамма-деструктора фенантрена *Stutzerimonas* sp. 8G4 // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 326–332. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-326-332.

Финансирование: исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ 124020500028-4).

MICROBIOLOGY

Original article

Characterization of the halotolerant phenanthrene-degrading strain *Stutzerimonas* sp. 8G4

Olga V. Yastrebova[1], **Anastasia A. Sukhanovskaya**[2], **Aleksey V. Nazarov**[1, 2]

[1] Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences – branch of the Perm Federal Research Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Perm, Russia
[2] Perm State University, Perm, Russia
Corresponding author: Olga V. Yastrebova, olyastr@mail.ru

Abstract. Polycyclic aromatic hydrocarbons (PAHs) are compounds with two or more condensed aromatic rings, that are hydrophobic, toxic, resistant to degradation, and pose a threat to human health. Microorganisms play a leading role in the transformation and utilization of PAHs in the environment. Phenanthrene-degrading strain 8G4 was isolated from soil in the Verkhnekamskoye salt deposit (Solikamsk, Perm Krai). Based on 16S rRNA gene analysis, the strain was identified as a member of the genus *Stutzerimonas*. The strain is capable of growth on naphthalene, salicylate, and benzoate as substrates, but does not grow on *ortho*-phthalate. This sug-

© Ястребова О. В., Сухановская А. А., Назаров А. В., 2026

gests that phenanthrene degradation by the strain is possible with the formation of 1-hydroxy-2-naphthoic acid, salicylate, and catechol as key metabolites. The strain was found to be capable of growth in a salt-free medium, as well as in the presence of up to 9% NaCl in a complete medium, and up to 7% NaCl in a mineral medium with phenanthrene as a substrate. The highest value of the maximum optical density of the culture, when grown on phenanthrene, was recorded in a medium containing 3% NaCl. An experiment with washed cells showed that strain 8G4 utilized 99.2% of phenanthrene in a medium without NaCl and 81.2% of it in a medium containing 7% NaCl, which has not previously been demonstrated for bacteria of the genus *Stutzerimonas*. Strain *Stutzerimonas* sp. 8G4 holds promise for further research and the development of new biotechnologies for the treatment of PAH-contaminated soils and industrial wastewater.

Keywords: *Stutzerimonas*, phenanthrene, biodegradation, NaCl

For citation: Yastrebova O. V., Sukhanovskaya A. A., Nazarov A. V. [Characterization of the halotolerant phenanthrene-degrading strain *Stutzerimonas* sp. 8G4]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 326-332. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-326-332.

Financing: this study was conducted within the framework of a state assignment from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (No. 124020500028-4).

Введение

Полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) – стойкие, неполярные соединения, состоящие из 2-х или более конденсированных ароматических колец. Данные соединения обладают высокой токсичностью, мутагенными и генотоксичными свойствами, а также способностью к накоплению в пищевых цепях. ПАУ являются распространенными загрязнителями окружающей среды. Образование ПАУ возможно в результате природных процессов (лесных и пастбищных пожаров), либо антропогенной деятельности, такой как неполное сгорание различных видов топлива, выхлопные газы автомобилей, а также из-за использования на сельскохозяйственных угодьях пестицидов и инсектицидов [Zhong et al., 2011; Davletgildeeva, Kuznetsov, 2024]. Присутствие ПАУ в окружающей среде отслеживается Агентством по охране окружающей среды США (USEPA), 16 ПАУ, включая фенантрен и антрацен, были определены как приоритетные загрязнители [Moscoso et al., 2012]. В окружающей среде ПАУ могут подвергаться абиотической деградации вследствие фотолитического и химического окисления, при котором образуется ряд токсичных продуктов, однако основную роль в утилизации данных соединений играет микробная деструкция. К настоящему времени описаны бактерии различных филогенетических групп, а также их сообщества, осуществляющие частичную трансформацию или утилизацию низкомолекулярных (нафталин, фенантрен, антрацен) и высокомолекулярных (бензпирен) ПАУ [Huang et al., 2023; Das et al., 2026].

Фенантрен, трициклический ароматический углеводород, часто рассматривается в качестве модельного соединения для изучения биодеградации ПАУ. В настоящее время хорошо изучены пути аэробного разложения фенантрена микроорганизмами, среди которых преобладают грамотрицательные бактерии родов *Pseudomonas, Stenotrophomonas, Alcaligenes, Sphingomonas* [Zhao, Wong, 2009; Deveryshetty, Phale, 2010; Moscoso et al., 2012; Davletgildeeva, Kuznetsov, 2024]. В большинстве случаев гидроксилирование фенантрена катализируется диоксигеназой, затем следует мета-расщепление и образование 1-гидрокси-2-нафтойной кислоты, которая далее разлагается по пути образования или салициловой, или фталевой кислот [Deveryshetty, Phale, 2010; Li et al., 2024].

Род *Stutzerimonas*, реклассифицированный ранее из рода *Pseudomonas*, включает грамотрицательные бактерии, отличающиеся метаболической универсальностью и адаптивностью к различным условиям среды [Gomila et al., 2022; Lalucat et al., 2022]. Бактерии рода *Stutzerimonas* выделены из активного ила, засоленных и нефтезагрязненных почв, поверхностных морских вод и морских отложений [Zhang et al., 2015; Gomila et al., 2022; Xu et al., 2022; Zhao et al., 2024]. Из немногочисленных сообщений известна способность штаммов рода к деградации ПАУ, в частности фенантрена и нафталина [Fu et al., 2023; Mulet et al., 2023; Guo et al., 2025].

Высокая концентрация солей, присутствующая в ряде природных и антропогенных экосистем, влияет на выживаемость и метаболическую активность бактерий, снижает биодоступность и эффективность бактериального разложения ПАУ [Rojas-Vargas, Castel an-Sanchez H., Pardo-Lopez, 2023]. Способность галотолерантных бактерий к утилизации ПАУ, в частности фенантрена, в условиях засоления среды описана в немногочисленных сообщениях и требует дальнейшего изучения.

Цель исследования – изучение свойств выделенного нами галотолерантного бактериального штамма-деструктора фенантрена.

Материалы и методы

Объект исследования – бактериальный штамм, выделенный из образца почвы, отобранной на расстоянии 8 м от солеотвала предприятия Соликамского калийного рудоуправления 1 (СКРУ 1) ПАО

«Уралкалий» (г. Соликамск, Пермский край) на территории промышленных разработок Верхнекамского месторождения солей. Штамм выделен методом накопительного культивирования в минеральной среде Раймонда (МСР) [Raymond, 1961], с использованием образца почвы, добавлением NaCl (3%) и фенантреном (1.0 г/л) в качестве субстрата.

Среды и условия культивирования. Богатую среду Раймонда (БСР) готовили добавлением в минеральную среду Раймонда (МСР) 2.5 г/л дрожжевого экстракта ("Biospringer", Франция) и 5 г/л триптона ("VWR Life Science Amresco", США). В МСР в качестве субстратов использовали фенантрен, нафталин, *орто*-фталевую кислоту (ОФК), протокатеховую кислоту (ПКК), бензоат ("Fluka", США) в концентрации 1.0 г/л.

Идентификация бактерий. Выделение ДНК из чистой культуры бактерий проводили общепринятым методом [Ausbel et al., 1995]. Амплификация гена 16S рРНК проведена с использованием бактериальных праймеров 27F и 1492R на приборе My Cycler "Bio-Rad Laboratories" (США) согласно [Lane, 1991]. Анализ полученных нуклеотидных последовательностей 16S рДНК проводили с использованием программ Sequence Scanner v 2.0, CLUSTAL W (http://www.ebi.ac.uk/clustalw). Поиск гомологичных последовательностей осуществляли по базам данных GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov) и EzTaxon (http://www.eztaxon.org).

Рост штамма при различных концентрациях NaCl изучали при периодическом культивировании в жидкой среде МСР без NaCl и при концентрациях 3, 5, 7% соли, с добавлением фенантрена (1.0 г/л) в качестве субстрата. Оптическую плотность (ОП) культуры определяли на спектрофотометре UV-Visible BioSpec-mini ("Shimadzu", Япония) при длине волны 600 нм.

Оценку разложения фенантрена осуществляли методом газовой хромато-масс-спектрометрии (ГХ-МС). Экстракцию фенантрена и анализ проводили как описано [Ястребова и др., 2025]. Расчет удельной скорости роста (μ, $ч^{-1}$) и удельной скорости утилизации (μ, $сут^{-1}$) проводили в соответствии с [Нетрусов, 2005].

Статистическая обработка результатов. Все эксперименты были выполнены в трехкратной повторности. Полученные данные обрабатывали с использованием программы Microsoft Excel 2007.

Результаты

Штамм *Stutzerimonas* sp. 8G4 выделен из образца ризосферной почвы, отобранного вблизи солеотвала (г. Соликамск, Пермский край) методом накопительного культивирования в МСР в присутствии 3% NaCl, с фенантреном в качестве субстрата. На основании секвенирования и биоинформационного анализа гена 16S рРНК штамм идентифицирован как представитель рода *Stutzerimonas,* близкородственный типовому штамму *Stutzerimonas kunmingensis* HL22-2^T (уровень сходства по гену 16S рРНК составлял 99.69%). Штамм 8G4 при росте на агаризованной среде БСР имел бежевые, непрозрачные, выпуклые колонии с неровным краем. Клетки грамотрицательные, палочковидные, подвижные, оксидазо- и каталазоположительные. Штамм 8G4 имел оптимум роста при pH 7.0–7.5 и 28°C.

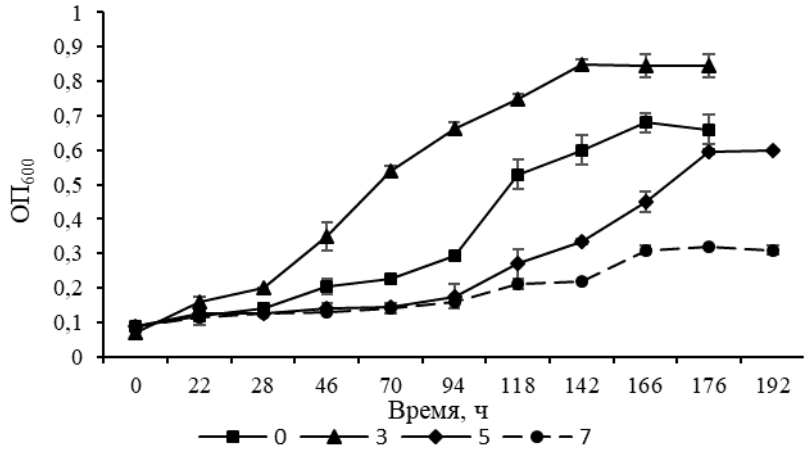
Установлено, что штамм 8G4 способен к росту в минеральной среде на фенантрене, салицилате, бензоате и к слабому росту на нафталине и катехоле. Штамм не рос на *орто*-фталате, бифениле в качестве субстрата. На основании данных характеристик можно предположить, что деградация фенантрена штаммом 8G4 может идти по пути образования 1-гидрокси-2-нафтойной кислоты, салицилата и катехола в качестве ключевых метаболитов, как было показано ранее для штаммов *Stutzerimonas frequens* SL-6 [Guo et al., 2025] и *Pseudomonas stutzeri* LH-42 [Fu et al., 2023].

Поскольку штамм 8G4 выделен из района солеразработок методом накопительной культуры с повышенным засолением среды, исследована способность штамма к росту и деструкции фенантрена в присутствии высокой концентрации NaCl в среде культивирования. Установлено, что штамм 8G4 растет в полноценной среде как без добавления соли, так и в присутствии до 9% NaCl, что позволяет отнести штамм к галотолерантным микроорганизмам по классификации Кашнера [Кашнер, 1981].

Исследована способность штамма 8G4 к росту при повышенной концентрации NaCl в МСР с фенантреном в качестве единственного источника углерода и энергии (рисунок).

Наиболее высокое максимальное значение оптической плотности ($ОП_{600}$ = 0.85) и наименьшая продолжительность *lag*-фазы роста культуры зафиксированы в среде, содержащей 3% NaCl, что превышало параметры роста культуры в среде без добавления соли. С повышением концентрации NaCl в среде до 5% показано снижение накопления биомассы ($ОП_{600}$ = 0.59) и увеличение продолжительности подготовительной фазы роста штамма (см. рисунок). Значения удельной скорости роста в среде без добавления соли (μ = 0.012±0.001 $ч^{-1}$) и в среде, содержащей до 5% NaCl (μ = 0.014±0.002 $ч^{-1}$) существенно не менялись. В присутствии 7% соли в среде наблюдалось значительное снижение значений оптической плотности и удельной скорости роста культуры (рисунок, табл. 1).

Изучена утилизация фенантрена штаммом 8G4 в концентрации 200 мг/л в опыте с отмытыми клетками (табл. 2).



Рост штамма *Stutzerimonas* sp. 8G4 на фенантрене при различных концентрациях NaCl (%)
[Growth of strain *Stutzerimonas* sp. 8G4 on phenanthrene at various NaCl concentrations (%)]

Таблица 1

Параметры роста штамма 8G4 в МСР с фенантреном (1.0 г/л) при разных концентрациях NaCl
[Growth parameters of the strain 8G4 in MMR and (1.0 g/L) at different concentrations of NaCl]

Концентрация NaCl, %	Удельная скорость роста, $ч^{-1}$	Максимальное значение $ОП_{600}$
Без NaCl	0.012±0.001	0.68
3	0.011±0.001	0.85
5	0.014±0.002	0.59
7	0.009±0.001	0.32

Таблица 2

Разложение фенантрена (%) штаммом *Stutzerimonas* sp. 8G4
[Decomposition phenanthrene (%) by strain *Stutzerimonas* sp. 8G4]

NaCl (%)	Время (сут)				Удельная скорость утилизации (μ, $сут^{-1}$)
	1	3	4	5	
Без NaCl	43.37±0.1	50.85±1.2	98.6±3.0	99.2±0.5	0.80
3	42.99±8.9	63.2±3.7	83.25±4.1	99.05±1.1	0.77
5	41.57±4.2	78.61±0.9	86.0±1.8	98.95±0.6	0.75
7	24.08±2.1	22.34±3.1	56.2±1.5	81.2±2.5	0.27

Примечание: μ ($сут^{-1}$) – удельная скорость утилизации.

Установлено, что в среде без добавления соли утилизация фенантрена штаммом составляла 99.2% к 102 ч культивирования. Добавление NaCl в концентрации до 5% в среду культивирования существенно не снижало уровень деградации фенантрена и составляло 98.9%. Увеличение концентрации NaCl до 7% приводило к снижению степени утилизации фенантрена штаммом до 81.2% к 102 ч культивирования.

Из литературы известна способность штаммов рода *Stutzerimonas* к утилизации ряда ксенобиотиков, в том числе ПАУ. Описаны штаммы *Stutzerimonas frequens* SL-6 и *Pseudomonas stutzeri* LH-42, способные к деградации фенантрена, и штамм *Stutzerimonas decontaminans* 19SMN4, имеющий гены утилизации нафталина [Fu et al., 2023; Mulet et al., 2023; Guo et al., 2025]. Консорциум из трех штаммов бактерий, *Pseudomonas stutzeri* MP6, *Stutzerimonas stutzeri* MP15 и *Stutzerimonas frequens* MP37, утилизировал 85.6% смеси ПАУ в течение 90 дней в условиях, имитирующих окружающую среду [Parmar et al., 2026]. Также описана утилизация дибутилфталата (ДБФ) штаммом SJ1gcor в присутствии до 7% соли в минеральной среде [Нечаева и др., 2025]. Однако к настоящему времени в литературе не представлено исследование утилизации фенантрена бактериями рода *Stutzerimonas* в условиях повышенного засоления среды. Выделенный нами штамм 8G4 способен к эффективной утилизации фенантрена в присутствии до 7% NaCl.

Заключение

Выделенный нами из почвы на территории Верхнекамского месторождения солей (г. Соликамск, Пермский край) грамотрицательный штамм-деструктор фенантрена 8G4 идентифицирован как представитель рода *Stutzerimonas*. На основании субстратной специфичности сделано предположение, что дегра-

дация фенантрена штаммом 8G4 возможна с образованием 1-гидрокси-2-нафтойной кислоты, салицилата и катехола в качестве ключевых метаболитов, как показано в литературе для штаммов данного рода [Fu et al., 2023; Guo et al., 2025]. Установлено, что штамм является галотолерантным и способен к росту и эффективной утилизации фенантрена в присутствии до 7% NaCl в среде культивирования, что ранее не было показано для штаммов рода *Stutzerimonas*. В результате исследований физиологических и деградационных свойств штамма *Stutzerimonas* sp. 8G4 показан высокий биодеградативный потенциал и перспективность использования штамма для разработки эффективных биотехнологий очистки загрязненных ПАУ почв и промышленных стоков.

Список источников

1. Кашнер Д. Жизнь микробов в экстремальных условиях М.: Мир, 1981. 365 с.
2. Нетрусов А.И. Практикум по микробиологии. М.: Академия, 2005. 608 с.
3. Нечаева Ю.И., Пьянкова А.А., Плотникова Е.Г. Штамм-деструктор фталатов *Stutzerimonas* sp. SJ1gcor из почвы береговой зоны техногенного галощелочного водоема // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 4. С. 415–423. DOI: 10.17072/1994-9952-2025-4-415-423. EDN: WLINVR.
4. Ястребова О.В. и др. Деструкция дибутилфталата галотолерантным штаммом *Pseudarthrobacter* sp. NKDBFgelt // Прикладная биохимия и микробиология. 2025. Т. 61, № 3. С. 579–588. DOI: 10.31857/S0555109925030064. EDN: NDNLWA.
5. Ausbel F.M. Short Protocols in Molecular Biology. 3rd ed. N.Y.: John Wiley & Sons, 1995. 450 p.
6. Das A. et al. Next-generation multi-omics and systems biology strategies for bacterial polyaromatic-hydrocarbon biodegradation // Total Environmental Microbiology. 2026. Vol. 2, iss. 3. DOI: 10.1016/j.temicr.2026.100097
7. Davletgildeeva A.T., Kuznetsov N.A. Bioremediation of polycyclic aromatic hydrocarbons by means of bacteria and bacterial enzymes // Microorganisms. 2024. Vol. 12. Art. 1814. DOI: 10.3390/microorganisms12091814. EDN: THLFBG.
8. Deveryshetty J., Phale P. Biodegradation of phenanthrene by *Alcaligenes* sp. strain PPH: partial purification and characterization of 1-hydroxy-2-naphthoic acid hydroxylase // FEMS Microbiology Letters. 2010. Vol. 311. P. 93–101. DOI: 10.1111/ j.1574-6968.2010.02079.x. EDN: MYZYAJ.
9. Fu Q. et al. Transcriptome analysis reveals phenanthrene degradation strategy of *Pseudomonas stutzeri LH-42* // 3 Biotech. 2023. Vol. 13. Art. 65. DOI: 10.1007/s13205-023-03473-7. EDN: DIMZTD.
10. Gomila M. et al. Genome-Based Taxonomy of the Genus *Stutzerimonas* and proposal of *S. frequens* sp. nov. and *S. degradans* sp. nov. and Emended Descriptions of *S. perfectomarina* and *S. chloritidismutans* // Microorganisms. 2022. Vol. 10. Art. 1363. DOI: 10.3390/microorganisms10071363. EDN: JWRSUM.
11. Guo L. et al. Insights into mechanism of 1-hydroxy-2-naphthoic acid accumulation during phenanthrene degradation by *Stutzerimonas frequens* SL-6 // International Biodeterioration & Biodegradation. 2025. Vol. 198. Art. 105975. DOI: 10.1016/j.ibiod.2024.105975. EDN: SLCUYU.
12. Huang Y. et al. Polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) biodegradation capacity revealed by a genome-function relationship approach // Environmental Microbiome. 2023. Vol. 18, iss. 1. Art. 39. DOI: 10.1186/s40793-023-00497-7. EDN: YDMSXU.
13. Lalucat J. et al. Past, present and future of the boundaries of the *Pseudomonas* genus: proposal of *Stutzerimonas* gen. nov. // Systematic and Applied Microbiology. 2022. Vol. 45. Art. 126289. DOI: 10.1016/j.syapm.2021.126289. EDN: SWNWUX.
14. Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing // Nucleic acid techniques in bacterial systematics. N.Y.: Wiley, 1991. P. 115−175.
15. Li J. et al. Identification of an efficient phenanthrene-degrading *Pseudarthrobacter* sp. L1SW and characterization of its metabolites and catabolic pathway // Journal of Hazardous Materials. 2024. Vol. 465. Art. 133138. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2023.133138. EDN: UUIKWZ.
16. Moscoso F. et al. Technoeconomic assessment of phenanthrene degradation by *Pseudomonas stutzeri* CECT 930 in a batch bioreactor // Bioresource Technology. 2012. Vol. 104. P. 81–89. DOI: 10.1016/j.biortech.2011.10.053
17. Mulet M. et al. *Stutzerimonas decontaminans* sp. nov. isolated from marine polluted sediments // Systematic and Applied Microbiology. 2023. Vol. 46. Art. 126400. DOI: 10.1016/j.syapm.2023.126400. EDN: FTMGYL.
18. Parmar M. et al. A hybrid approach utilising adaptive laboratory evolution and gene expression analysis: How adaptive evolution improves PAHs biodegradation // Journal of Environmental Management. 2026. Vol. 406. Art. 129837. DOI: 10.1016/j.jenvman.2026.129837.
19. Raymond R.L. Microbial oxidation of *n*-paraffinic hydrocarbons // Developments in Industrial Microbiology. 1961. Vol. 2(1). P. 23−32.

20. Rojas-Vargas J., Castel an-Sanchez H.G., Pardo-Lopez L. HADEG: a curated hydrocarbon aerobic degradation enzymes and genes database // Computational Biology and Chemistry. 2023. Vol. 107. Art. 107966. DOI: 10.1016/j.compbiolchem.2023.107966. EDN: OKXKZN.

21. Xu W. et al. Bacterial communities and culturable petroleum hydrocarbon degrading bacteria in marine sediments in the northeastern South China Sea // Frontiers in Environmental Sciences. 2022. Vol. 10. Art. 865636. DOI: 10.3389/fenvs.2022.865636. EDN: AQHDDS.

22. Zhang L. et al. *Pseudomonas zhaodongensissp*. nov., isolated from saline and alkaline soils // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2015. Vol. 65(3). P. 1022−1030. DOI: 10.1099/ijs.0.000057. EDN: UTLPNL.

23. Zhao Z. et al. Diversity and potential metabolic characteristics of culturable copiotrophic bacteria that can grow on low-nutrient medium in Zhenbei Seamount in the South China Sea // Microbial Ecology. 2024. Vol. 87. Art. 157. DOI: 10.1007/s00248-024-02475-z. EDN: DVXPYJ.

24. Zhao Z., Wong J. Biosurfactants from *Acinetobacter calcoaceticus* BU03 enhance the solubility and biodegradation of phenanthrene // Environmental Technology. 2009. Vol. 30. P. 291–299. DOI: 10.1080/09593330802630801. EDN: MEDFKZ.

25. Zhong Y. et al. Production of metabolites in the biodegradation of phenanthrene, fluoranthene and pyrene by the mixed culture of *Mycobacterium* sp. and *Sphingomonas* sp. // Bioresource Technology. 2011. Vol. 102. P. 2965–2972. DOI: 10.1016/j.biortech.2010.09.113.

References

1. Kashner D. *Zhizn' mikrobov v ekstremal'nykh usloviyakh* [Life of microbes in extreme conditions]. Moscow, Mir Publ., 1981. 365 p. (In Russ.).

2. Netrusov A.I. *Praktikum po mikrobiologii* [Practicum on microbiology]. Moscow, Akademija Publ., 2005. 608 p. (In Russ.).

3. Nechaeva Y.I., Pyankova A.A., Plotnikova E.G. [Phthalate-degrading strain *Stutzerimonas* sp. SJ1gcor from the soil of the coastal zone of a man-made haloalkaline reservoir]. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 4 (2025): pp. 415-423. DOI: 10.17072/1994-9952-2025-4-415-423. EDN: WLINVR.

4. Yastrebova O.V. et al. [Destruction of dibutyl phthalate by a halotolerant strain of *Pseudarthrobacter* sp. NKDBFgelt]. *Applied Biochemistry and Microbiology.* V. 61 No. 3 (2025): pp. 579-588. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0555109925030064. EDN: NDNLWA.

5. Ausbel F.M. Short Protocols in Molecular Biology. 3rd ed. N.Y., John Wiley & Sons, 1995. 450 p.

6. Das A. et al. Next-generation multi-omics and systems biology strategies for bacterial polyaromatic-hydrocarbon biodegradation *Total Environ. Microbiol*. V. 2, Iss. 3 (2026). DOI: 10.1016/j.temicr.2026.100097.

7. Davletgildeeva A.T., Kuznetsov N.A. Bioremediation of Polycyclic aromatic hydrocarbons by means of bacteria and bacterial enzymes *Microorganisms.* V. 12 (2024). Art. 1814. DOI: 10.3390/microorganisms12091814. EDN: THLFBG.

8. Deveryshetty J., Phale P. Biodegradation of phenanthrene by *Alcaligenes* sp. strain PPH: partial purification and characterization of 1-hydroxy-2-naphthoic acid hydroxylase *FEMS Microbiol. Lett.* V. 311 (2010): pp. 93-101. DOI: 10.1111/ j.1574-6968.2010.02079.x. EDN: MYZYAJ.

9. Fu Q. et al. Transcriptome analysis reveals phenanthrene degradation strategy of *Pseudomonas stutzeri LH-42. 3 Biotech.* V. 13 (2023). Art. 65. DOI: 10.1007/s13205-023-03473-7. EDN: DIMZTD.

10. Gomila M. et al. Genome-Based Taxonomy of the Genus *Stutzerimonas* and proposal of *S. frequens* sp. nov. and *S. degradans* sp. nov. and Emended Descriptions of *S. perfectomarina* and *S. chloritidismutans. Microorganisms*. V. 10 (2022). Art. 1363. DOI: 10.3390/microorganisms10071363. EDN: JWRSUM.

11. Guo L. et al. Insights into mechanism of 1-hydroxy-2-naphthoic acid accumulation during phenanthrene degradation by *Stutzerimonas frequens* SL-6. *International Biodeterioration & Biodegradation.* V. 198 (2025). Art. 105975. DOI: 10.1016/j.ibiod.2024.105975. EDN: SLCUYU.

12. Huang Y., et al. Polycyclic aromatic hydrocarbon (PAH) biodegradation capacity revealed by a genome-function relationship approach *Environ. Microbiome.* V. 18, iss. 1 (2023). Art. 39. DOI: 10.1186/s40793-023-00497-7. EDN: YDMSXU.

13. Lalucat J. et al. Past, present and future of the boundaries of the *Pseudomonas* genus: proposal of *Stutzerimonas* gen. nov. *Syst. Appl. Microbiol.* V. 45 (2022). Art. 126289. DOI: 10.1016/j.syapm.2021.126289. EDN: SWNWUX.

14. Lane D.J. 16S/23S rRNA sequencing. *Nucleic acid techniques in bacterial systematics.* N.Y., Wiley, 1991, pp. 115-175.

15. Li J. et al. Identification of an efficient phenanthrene-degrading *Pseudarthrobacter* sp. L1SW and characterization of its metabolites and catabolic pathway *J. Hazard. Materials.* V. 465 (2024). Art. 133138. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2023.133138. EDN: UUIKWZ.

16. Moscoso F. et al. Technoeconomic assessment of phenanthrene degradation by *Pseudomonas stutzeri* CECT 930 in a batch bioreactor *Bioresource Technology*. V. 104 (2012): pp. 81-89. DOI: 10.1016/j.biortech.2011.10.053

17. Mulet M. et al. *Stutzerimonas decontaminans* sp. nov. isolated from marine polluted sediments. *Systematic and Applied Microbiology*. V. 46 (2023). Art. 126400. DOI: 10.1016/j.syapm.2023.126400. EDN: FTMGYL.

18. Parmar M. et al. A hybrid approach utilising adaptive laboratory evolution and gene expression analysis: How adaptive evolution improves PAHs biodegradation // *Journal of Environmental Management* V. 406 (2026). Art. 129837. DOI: 10.1016/j.jenvman.2026.129837.

19. Raymond R.L. Microbial oxidation of *n*-paraffinic hydrocarbons. *Developments in Industrial Microbiology*. V. 2(1) (1961): pp. 23-32.

20. Rojas-Vargas J. et al. HADEG: a curated hydrocarbon aerobic degradation enzymes and genes database. *Comput. Biol. Chem.* V. 107 (2023). Art. 107966. DOI; 10.1016/j.compbiolchem. 2023.107966. EDN: OKXKZN.

21. Xu W. et al. Bacterial communities and culturable petroleum hydrocarbon degrading bacteria in marine sediments in the northeastern South China Sea. *Frontiers in Environmental Sciences.* V. 10 (2022). Art.865636. DOI:10.3389/fenvs.2022.865636. EDN: AQHDDS.

22. Zhang L. et al. *Pseudomonas zhaodongensissp*. nov., isolated from saline and alkaline soils. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* V. 65(Pt 3) (2015): pp. 1022-1030. DOI: 10.1099/ijs.0.000057. EDN: UTLPNL.

23. Zhao Z. et al. Diversity and potential metabolic characteristics of culturable copiotrophic bacteria that can grow on low-nutrient medium in Zhenbei Seamount in the South China Sea. *Microbial Ecology.* V. 87 (2024). Art. 157. DOI: 10.1007/s00248-024-02475-z. EDN: DVXPYJ.

24. Zhao Z., Wong J. Biosurfactants from *Acinetobacter calcoaceticus* BU03 enhance the solubility and biodegradation of phenanthrene. *Environ. Technol.* V. 30 (2009): pp. 291-299. doi: 10.1080/09593330802630801. EDN: MEDFKZ.

25. Zhong, Y. et al. Production of metabolites in the biodegradation of phenanthrene, fluoranthene and pyrene by the mixed culture of *Mycobacterium* sp. and *Sphingomonas* sp. *Bioresour. Technol.* V. 102 (2011): pp. 2965-2972. DOI: 10.1016/j.biortech.2010.09.113.

Статья поступила в редакцию 26.06.2026; одобрена после рецензирования 29.07.2026; принята к публикации 06.10.2026.
The article was submitted 26.06.2026; approved after reviewing 29.07.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
О. В. Ястребова – olyastr@mail.ru, канд. биол. наук, научный сотрудник;
А. А. Сухановская – a.sukhanovskaya@yandex.ru, студент;
А. В. Назаров – nazarov@iegm.ru, канд. биол. наук, старший научный сотрудник, доцент.
Information about the authors
O. V. Yastrebova – olyastr@mail.ru, PhD, researcher;
A. A. Sukhanovskaya – a.sukhanovskaya@yandex.ru, student at Perm State University;
A. V. Nazarov – nazarov@iegm.ru, PhD, senior researcher at IEGM UB RAS; associate professor at Perm State University.

Вклад авторов:
Ястребова О. В. – концепция исследования; экспериментальная работа; написание исходного текста.
Сухановская А. А. – экспериментальная работа; статистическая обработка материала.
Назаров А. В. – экспериментальная работа; доработка текста.
Contribution of the authors:
Yastrebova O. V. – research concept; experimental work; writing the original text.
Sukhanovskaya A. A. – experimental work; statistical analysis of the material.
Nazarov A. V. – experimental work; text revision.

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

Вестник Пермского университета. Серия Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 333–340.
Bulletin of Perm University. Biology. 2026. Vol. 17, iss. 3. P. 333–340.

ИММУНОЛОГИЯ

Научная статья
УДК 571.27:618.2:612.112.91
EDN: TWYDES
http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-333-340

Регуляция гепсидином продукции цитокинов, фактора роста эндотелия сосудов, гранзима А CD8⁺Т-лимфоцитами

Екатерина Григорьевна Орлова[1, 2], **Ольга Леонидовна Горбунова**[1], **Ольга Александровна Логинова**[1]

[1] Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия
[2] Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия
Автор, ответственный за переписку: Екатерина Григорьевна Орлова, orlova_katy@mail.ru

Аннотация. Изучено влияние пептидного гормона гепсидина, регулирующего обмен ионов железа, на продукцию интерлейкина 10 (interleukin-10, IL-10), трансформирующего фактора роста бета (transforming growth factor beta, TGF-beta), фактора роста эндотелия сосудов (vascular endothelial growth factor, VEGF), гранзима А цитотоксическими CD8⁺Т-лимфоцитами условно здоровых небеременных женщин в системе *in vitro*. Влияние гепсидина исследовали в концентрациях, характерных для I (20 нг/мл) и III (2 нг/мл) триместров беременности, а также для анемии воспаления (200 нг/мл). Установлено, что гепсидин в исследуемых концентрациях не влияет на продукцию противовоспалительных цитокинов IL-10 и TGF-beta, гранзима А, но модулирует синтез VEGF. Полученные результаты расширяют наше понимание механизмов реализации иммуномодулирующей активности гепсидина в отношении цитотоксических CD8⁺Т-лимфоцитов в аспекте физиологической беременности и воспалении.

Ключевые слова: гепсидин, CD8⁺Т-лимфоциты, IL-10, TGF-beta, гранзим А, VEGF

Для цитирования: Орлова Е. Г., Горбунова О. Л., Логинова О. А. Регуляция гепсидином продукции цитокинов, фактора роста эндотелия сосудов, гранзима А CD8⁺Т-лимфоцитами // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2026. Т. 17, вып. 3. С. 333–340. http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-333-340.

Финансирование: работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 25-25-00388.

IMMUNOLOGY

Original article

Hepcidin regulation of the production of cytokines, vascular endothelial growth factor, and granzyme A by CD8⁺T-lymphocytes

Ekaterina G. Orlova[1, 2], **Olga L. Gorbunova**[1], **Olga A. Loginova**[1]

[1] Perm Federal Research Center, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch of the RAS, Perm, Russia
[2] Perm State University, Perm, Russia
Corresponding author: Ekaterina G. Orlova, orlova_katy@mail.ru

Abstract. The effect of the peptide hormone hepcidin, which regulates iron metabolism, on the production of interleukin 10 (IL-10), transforming growth factor beta (TGF-beta), vascular endothelial growth factor (VEGF), and granzyme A by cytotoxic CD8⁺ T-lymphocytes from healthy non-pregnant women was studied *in vitro*. The effect of hepcidin was studied at concentrations characteristic of the first (20 ng/ml) and third (2 ng/ml) trimesters of pregnancy, as well as for anemia of inflammation (200 ng/ml). It was found that hepcidin at the studied concentrations does not affect the production of anti-inflammatory cytokines IL-10 and TGF-beta, granzyme A, but modulates VEGF synthesis. The obtained results expand our understanding of the mechanisms of hepcidin's immunomodulatory activity towards cytotoxic CD8+ T-lymphocytes in the context of physiological pregnancy and inflammation.

Keywords: hepcidin, CD8⁺ T- lymphocytes, IL-10, TGF-beta, granzyme A, VEGF

For citation: Orlova E. G., Gorbunova O. L., Loginova O. A. [Hepcidin regulation of the production of cytokines, vascular endothelial growth factor, and granzyme A by CD8⁺T-lymphocytes]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Vol. 17, iss. 3 (2026): pp. 333-340. (In Russ.). http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2026-3-333-340.

Financing: this study was carried out by Russian Science Foundation: N 25-25-00388.

© Орлова Е. Г., Горбунова О. Л., Логинова О. А., 2026

Введение

Пептидный гормон гепсидин является одним из ведущих регуляторов метаболизма ионов железа [Park et al., 2001; Orlova, Gorbunova, 2026]. Гормон синтезируется, главным образом, клетками печени и снижает уровень ионов железа в сыворотке крови. Механизм реализации эффектов гормона связан с угнетением абсорбции железа энтероцитами и реабсорбции нефроцитами [Park et al., 2001]. На клеточном уровне гормон взаимодействует с ферропортином – белком-экспортером ионов железа, вызывая его деградацию, что приводит к накоплению ионов железа в клетках [Park et al., 2001]. Избыток ионов железа и высокий уровень холо-трансферрина – переносчика ионов железа в плазме, стимулируют синтез гепсидина гепатоцитами, макрофагами ретикулоэндотелиальной системы и энтероцитами [Ramos et al., 2011]. Наоборот, снижение концентрации железа в плазме угнетает синтез гепсидина в этих клетках [Fleming, Sly, 2001]. Генетические дефекты выработки и секреции гепсидина ассоциированы с избыточным усвоением железа и развитием наследственного гемохроматоза [Pietrangelo, 2004].

При физиологической беременности потребность в ионах железа существенно нарастает, а уровень гепсидина снижается пропорционально сроку беременности, что необходимо для роста плаценты и обеспечения плода достаточным количеством железа [Koenig et al., 2014]. Выявлено, что при беременности гепсидин препятствует транспортировке ионов железа через плаценту [Nemeth, Ganz, 2009; Fisher, Nemeth, 2017]. Повышение же его концентрации в организме матери за счет введения экзогенного гормона приводит к анемии плода и его гибели [Sangkhae et al., 2020]. Тогда как нарушение выработки гепсидина у матери приводит к рождению потомства с избытком железа в организме [Sangkhae et al., 2020]. Все вышесказанное свидетельствует о важной роли гепсидина в механизмах, обеспечивающих успешное развитие беременности.

Воспаление является мощным индуктором экспрессии гепсидина. При воспалительных процессах уровень гормона существенно увеличивается под влиянием провоспалительных цитокинов и стимуляции толл-рецепторов, что приводит к развитию анемии воспаления, ограничивающей доступность ионов железа для патогенных бактерий [Nemeth et al., 2003; Kautz et al., 2014]. Увеличение уровня гепсидина при воспалительных процессах при беременности приводит к ее неблагоприятному исходу [Bothwell, 2000]. Показано, что у женщин с беременностью, осложненной воспалительными процессами и дефицитом питательных веществ, повышенный уровень гепсидина являлся основным фактором, определяющим задержку внутриутробного развития плода [Gonzalez-Fernandez et al., 2021]. Такое тяжелое осложнение беременности, как преэклампсия, сопровождается одновременным увеличением концентрации ионов железа в плазме и уровня гепсидина, что свидетельствует о нарушении механизмов реализации эффектов гормона [Toldi et al., 2010] и потенциально влияет на доступность железа для плацентарного переноса. При этом преэклампсия сопровождается существенным усилением цитотоксической активности $CD8^+$Т-лимфоцитов, подавление функций которых играет критическую роль для предотвращения иммунной атаки на клетки полуаллогенного плода. Можно полагать, что гепсидин и уровень ионов железа влияют на реализацию функций $CD8^+$Т-лимфоцитов, однако эти вопросы остаются неизученными. Данное предположение подтверждается исследованиями, проведенными на мышах, где убедительно показано, что дефицит ионов железа подавляет развитие и функции вирус-специфичных $CD8^+$Т-клеток, а гепсидин регулирует экспрессию активационных молекул и пролиферацию $CD8^+$ Т-клеток [Frost et al., 2021].

Известно, что развитие периферической иммунной толерантности при физиологической беременности опосредовано, в том числе, миграцией цитотоксических $CD8^+$Т-лимфоцитов в зону фето-плацентарного контакта, трансформацией их функций с усилением регуляторной, фетотрофической, ангиогенной активности [Li et al., 2025]. Тогда как повышение цитотоксической активности $CD8^+$Т-лимфоцитов, реализуемой путем секреции гранзимов, гранулизинов, провоспалительных цитокинов, ассоциировано с абортами. При физиологической беременности в зоне фето-плацентарного контакта повышается концентрация противовоспалительных цитокинов: интерлейкина 10 (interleukin-10, IL-10) и трансформирующего фактора роста бета (transforming growth factor beta, TGF-beta), препятствующих реализации цитотоксической функции клеток иммунной системы и отторжению плода, а также факторов васкуляризации, среди которых наиболее изученным является фактор роста эндотелия сосудов (vascular endothelial growth factor, VEGF), необходимый для ангиогенеза и роста плаценты [Ширшев, 2009]. Показано, что цитотоксические $CD8^+$Т-лимфоциты с регуляторной активностью в зоне фето-плацентарного контакта также участвуют в продукции вышеупомянутых молекул [Li et al., 2025], однако роль гепсидина в регуляции этой функции в аспекте беременности не изучена.

Цель работы – изучить влияние гепсидина в концентрациях, характерных для I (20 нг/мл) и III (2 нг/мл) триместров физиологической беременности, а также для анемии воспаления (200 нг/мл), на про-

дукцию гранзима А, VEGF, противовоспалительных цитокинов IL-10, TGF-beta цитотоксическими $CD8^+$Т-лимфоцитами *in vitro*.

Материалы и методы исследования

В работе использовали периферическую венозную кровь условно-здоровых небеременных женщин репродуктивного возраста (от 23 до 38 лет) в I фазе (фолликулярной) менструального цикла (n = 7). Критериями включения в эксперимент являлись: отсутствие острых и хронических соматических, эндокринных, аутоиммунных, генетических заболеваний, отрицание диет, прием контрацептивных, гормональных, противовоспалительных или антибактериальных препаратов. Все процедуры, выполненные в исследованиях с участием людей, одобрены локальным этическим комитетом ИЭГМ УрО РАН и соответствуют этическим стандартам национального комитета по исследовательской этике и Хельсинкской декларации 1964 г. и ее последующим изменениям или сопоставимым нормам этики. От каждого участника исследования получено информированное добровольное согласие.

Периферическую венозную кровь получали из локтевой вены утром натощак в вакуумные пробирки с этилендиаминтетрауксусной кислотой в качестве антикоагулянта после не менее чем 8 ч голодания. Затем на градиенте плотности фиколл-верографина (1.077 г/см^3) выделяли мононуклеарные клетки. После этого методом негативной иммуномагнитной сепарации выделяли $CD8^+$Т-лимфоциты с использованием набора Human CD8 T Cell Isolation Kit MojoSort (BioLegend, США) согласно инструкции производителя. Количество выделенных $CD3^+CD8^+$лимфоцитов после иммуномагнитной сепарации, чистоту выделения и жизнеспособность оценивали методом проточной цитометрии. Для этого клетки окрашивали LIVE/DEAD-Zombie UV™ красителем, а также моноклональными антителами к молекулам CD3 и к CD8 (Biolegend, США). Стратегия гейтирования включала последовательное выделение гейта мононуклеаров по параметрам площади прямого (FSC-A) и высоты бокового (SSC-H) светорассеивания; дискриминацию слипшихся клеток (дуплетов) по параметрам площади и высоты прямого светорассеивания (FSC-A/FSC-H); определение живых клеток LIVE/DEAD-Zombie UV™ окрашиванием в гейте синглетов, выделение популяций $CD3^-$ и $CD3^+$ клеток в гейте живых, определение общего количества $CD8^+$-клеток как процента $CD8^+$-позитивных в гейте $CD3^+$-клеток (рис. 1). Анализ фенотипа клеток осуществляли на проточном цитометре CytoFlex S (BeckmanCoulter, США) с помощью программного обеспечения CytExpert 2.0 (BeckmanCoulter, США). Чистота выделения $CD3^+CD8^+$-лимфоцитов методом негативной иммуномагнитной сепарации в среднем составляла 96±3%.

Выделенные $CD3^+CD8^+$-лимфоциты культивировали в полной питательной среде (ППС) в концентрации 10^6/мл в присутствии CD3/CD28-активирующих частиц Dynabeads™ Human T-Activator CD3/CD28 for T Cell Expansion and Activation (Gibco, США), имитирующих контакт с антиген-презентирующими клетками, и IL-2 (250 МЕ/мл) (ClaudClone, Китай), поддерживающего жизнеспособность клеток *in vitro*, в иммунологических 96-луночных планшетах в CO_2-инкубаторе при 37ºС и 5% CO_2 48 ч. ППС готовили в необходимом объеме непосредственно перед культивированием на основе среды RPMI-1640 (GIBCO, Великобритания), содержащей 10% эмбриональную телячью сыворотку (Sigma, США), 10 мМ Hepes (ICN Pharmaceuticals, США), 2 мМ L-глутамин (ICN Pharmaceuticals, США) и 100 мкг/мл гентамицин (KRKA, Словения) пенициллина G (100 U/мл) – стрептомицин (0.1 мг/мл). Гепсидин (ClaudeClone, Китай) вносили в пробы в концентрациях, характерных для I (20 нг/мл) и III триместров (2 нг/мл) беременности [Toldi et al., 2010; Koenig et al., 2014], а также для анемии воспаления (200 нг/мл) [Toldi et al., 2010; Gonzalez-Fernandez et al., 2021]. Контролем служили пробы без внесения гормона. По окончанию культивирования супернатанты собирались и замораживались для оценки концентрации аналитов (IL-10, TGF-beta, гранзим А, VEGF) методом мультиплексного анализа с использованием набора LEGENDplexTM (Biolegend, Великобритания). Жизнеспособность клеток после процедуры иммуномагнитной сепарации и 48 ч инкубации была более 98% (рис. 1).

Статистический анализ выполнен с помощью программного обеспечения Prism 8.0.1. (Graphpad, США). Соответствие данных закону нормального распределения контролировалось критериями Шапиро-Уилка и Колмогорова-Смирнова. Для анализа связанных данных двух и более экспериментальных групп, соответствующих нормальному распределению, использовали дисперсионный анализ для повторных измерений (*RM ANOVA*) с апостериорным критерием Тьюки (Tukey's multiple comparisons test).

Результаты и обсуждение

Установлено, что инкубация выделенных методом негативной иммуномагнитной сепарации $CD3^+CD8^+$-лимфоцитов в течение 48 ч как в ППС, так и в присутствии исследуемых концентраций гепсидина не влияла на жизнеспособность клеток (процент живых клеток *ex vivo* – 99.63 ± 0.42; после 48 ч инкубации в ППС – 98.95 ± 1.06; после 48 ч инкубации в присутствии гепсидина, 200 нг/мл –

99.28 ± 0.67; после 48 ч инкубации в присутствии гепсидина, 20 нг/мл – 98.99 ± 1.14; после 48 ч инкубации в присутствии гепсидина, 2 нг/мл – 99.02 ± 1.15).

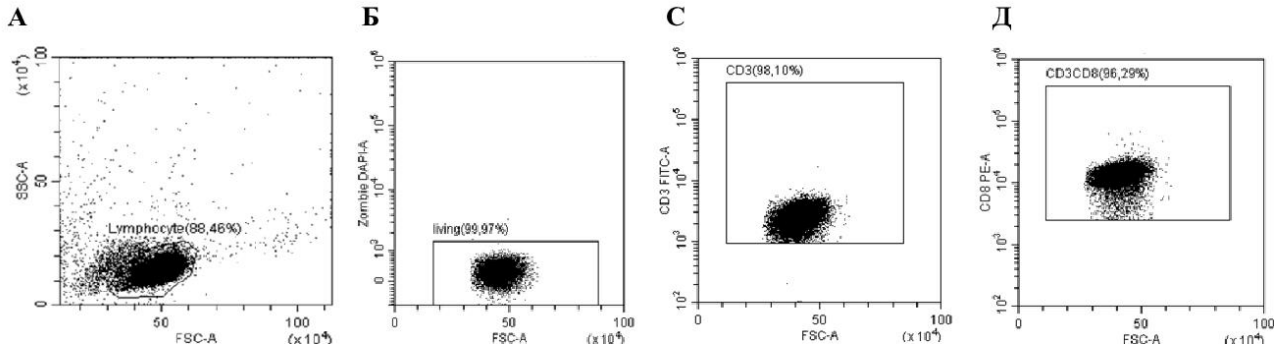


Рис. 1. Стратегия гейтирования $CD3^+CD8^+$ лимфоцитов.

Стратегия гейтирования включала последовательное выделение гейта мононуклеаров (А) по параметрам площади прямого (FSC-A) и высоты бокового (SSC-H) светорассеивания; определение живых клеток LIVE/DEAD-Zombie UV™ окрашиванием в гейте синглетов (Б), выделение популяций $CD3^+$ клеток в гейте живых (С), определение общего количества $CD8^+$-клеток как процента $CD8^+$-позитивных в гейте $CD3^+$-клеток (Д)

[Strategy for gating $CD3^+CD8^+$ lymphocytes.

The gating strategy included sequential isolation of the mononuclear gate (A) according to the parameters of the area of direct (FSC-A) and the height of lateral (SSC-H) light scattering; determination of LIVE/DEAD-Zombie UV™ cells by staining singlets in the gate (B), isolation of $CD3^+$ cell populations in the live gate (C), determination of the total number of $CD8^+$ cells as the percentage of $CD8^+$-positive in the gate $CD3^+$ cells (D)]

Цитотоксические лимфоциты ($CD3^+CD8^+$-клетки) уничтожают клетки-мишени путем секреции продуктов литических гранул – перфоринов и гранзимов, которые запускают апоптоз. Гранзим А индуцирует образование активных форм кислорода, следствием чего является активация нуклеаз, которые осуществляют одноцепочечные разрывы ДНК [Киселевский, 2020]. Также гранзим А проникает в митохондрии и разрезает субъединицы комплекса дыхательной цепи [Киселевский, 2020]. Поскольку показано, что продукция и секреция гранзимов цитотоксическими лимфоцитами зависит от внутриклеточного уровня ионов железа [Chen et al., 2016], изучено влияние гепсидина на секрецию гранзима А $CD3^+CD8^+$-лимфоцитами. Установлено, что гормон в концентрациях, характерных для воспаления и для беременности, не влиял синтез и секрецию гранзима А $CD8^+$Т-лимфоцитами (рис. 2). Лишь в концентрации, характерной для первой половины беременности, выявлялась тенденция к усилению продукции гранзима А, но она не была достоверной. Можно полагать, что при физиологической беременности и воспалении гепсидин на влияет на продукцию гранзима А $CD8^+$Т-лимфоцитами. Тогда как при физиологической беременности в зоне фетоплацентарного контакта под влиянием, главным образом, гормонов плаценты, цитотоксические $CD8^+$Т-лимфоциты приобретают регуляторную активность и начинают продуцировать факторы, препятствующие реализации цитотоксической функции, как противовоспалительные цитокины, а, напротив, способствующие фетопротекции, как VEGF [Li et al., 2025]. Гепсидин присутствует в периферической крови матери при беременности и продуцируется плодом, начиная с 5 недели [Heath et al., 2013]. В проведенном исследовании установлено, что гепсидин в исследованных концентрациях не влияет на продукцию противовоспалительных цитокинов IL-10, TGF-beta $CD8^+$Т-лимфоцитами, но модулирует синтез VEGF (рис. 2). Так. в концентрации, характерной для анемии воспаления, гормон усиливает синтез VEGF $CD8^+$Т-лимфоцитами как в сравнении с контролем, так и в сравнении с действием гепсидина в концентрациях, характерных для беременности. При этом в концентрациях, характерных для беременности, гепсидин не оказывает влияния на продукцию VEGF $CD8^+$Т-лимфоцитами. Следует отметить, что в единичных исследованиях была выявлена положительная корреляция между уровнем гепсидина и VEGF в сыворотке крови больных при анемии воспаления, что подтверждает возможную вовлеченность гормона в регуляцию синтеза VEGF [Song et al., 2013]. Также показано, что преэклампсия, характеризующаяся повышенным уровнем гепсидина, сопровождается увеличением концентрации VEGF в сыворотке крови [Molvarec et al., 2010]. Можно полагать, что повышенный уровень гепсидина при преэклампсии является одной из причин усиления продукции VEGF $CD8^+$Т-лимфоцитами. Учитывая, что гормон инициирует накопление ионов железа в клетках, возможно, что данные механизмы участвуют в регуляции выработки VEGF, в том числе и $CD8^+$Т-лимфоцитами. Подобные закономерности описаны и для других типов клеток [Harned et al., 2010].

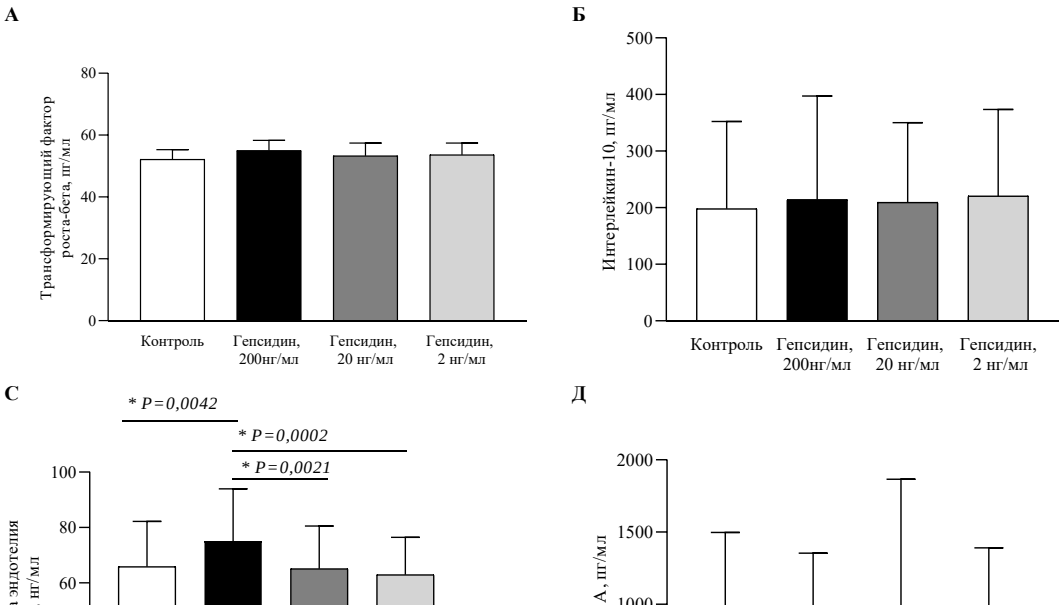


Рис. 2. Продукция цитокинов, фактора роста эндотелия сосудов, гранзима А $CD8^+$Т-лимфоцитами под влиянием гепсидина: трансформирующий фактор роста бета (А); интерлейкин-10 (Б); фактор роста эндотелия сосудов (С); гранзим А (Д).

Данные представлены в виде среднего арифметического и стандартного отклонения, значения «*p*» представлены в соответствии с данными дисперсионного анализа для повторных измерений (*RM ANOVA*) с апостериорным критерием Тьюки

[Production of cytokines, vascular endothelial growth factor, and granzyme A by $CD8^+$T-lymphocytes under the influence of hepcidin: transforming growth factor beta (A); interleukin-10 (B); vascular endothelial growth factor (C); granzyme A (D).

Data are presented as mean and standard deviation, values of "*p*" are presented according to the *RM ANOVA* with the posteriori Tukey's multiple comparisons test]

Заключение

Установлено, что гепсидин в исследуемых концентрациях не влияет на продукцию протеолитического фермента гранзима А, противовоспалительных цитокинов IL-10 и TGF-beta $CD8^+$Т-лимфоцитами, но модулирует синтез VEGF. Полученные результаты расширяют наше понимание механизмов реализации иммуномодулирующей активности гепсидина в отношении цитотоксических $CD8^+$Т-лимфоцитов в аспекте физиологической беременности и анемии воспаления.

Список источников

1. Киселевский Д.Б. Гранзимы и митохондрии // Биохимия. 2020. Т. 85, № 2. С. 155–164.

2. Ширшев С.В. Иммунология материнско-фетальных взаимодействий. Екатеринбург, 2009. 582 с.

3. Bothwell T.H. Iron requirements in pregnancy and strategies to meet them // The American Journal of Clinical Nutrition. 2000. Vol. 72, № 1. P. 257S–264S. DOI: 10.1093/ajcn/72.1.257S.

4. Chen J. et al. Effects of Iron Overload on the Apoptosis and Function of Splenic CD8+ T Cells in Mice // Zhongguo Shi Yan Xue Ye Xue Za Zhi. 2016. Vol. 24, № 3. P. 903–908. Chinese. DOI: 10.7534/j.issn.1009-2137.2016.03.048.

5. Fisher A.L., Nemeth E. Iron homeostasis during pregnancy // The American Journal of Clinical Nutrition. 2017. Vol. 106, № 6. P. 1567S–1574S. DOI: 10.3945/ajcn.117.155812.

6. Fleming R.E., Sly W.S. Hepcidin: a putative iron regulatory hormone relevant to hereditary hemochromatosis and the anemia of chronic diseases // Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA. 2001. Vol. 98. P. 8160–8162. DOI: 10.1073/pnas.161296298.

7. Frost J.N. et al. Hepcidin-mediated hypoferremia disrupts immune responses to vaccination and infection // Med. 2021. Vol. 2, № 2. P. 164–179.e12. DOI: 10.1016/j.medj.2020.10.004.

8. Gonzalez-Fernandez D. et al. INTERGROWTH-21 identifies high prevalence of low symphysis-fundal height in indigenous pregnant women experiencing multiple infections, nutrient deficiencies, and inflammation: the maternal infections, nutrient deficiencies, and inflammation (MINDI) cohort // Current Developments in Nutrition. 2021. Vol. 5. Art. nzab012. DOI: 10.1093/cdn/nzab012.

9. Harned J. et al. Altered ferritin subunit composition: change in iron metabolism in lens epithelial cells and downstream effects on glutathione levels and VEGF secretion // Investigative Ophthalmology & Visual Science. 2010. Vol. 51, № 9. P. 4437–4446. DOI: 10.1167/iovs.09-3861. PMID: 20805568; PMCID: PMC2941172.

10. Heath J.L. et al. Iron deprivation in cancer–potential therapeutic implications // Nutrient. 2013. Vol. 5. P. 2836–2859. DOI: 10.3390/NU5082836.

11. Kautz L. et al. Identification of erythroferrone as an erythroid regulator of iron metabolism // Nature Genetics. 2014. Vol. 46. P. 678–684. DOI: 10.1038/ng.2996.

12. Koenig M.D. et al. Hepcidin and iron homeostasis during pregnancy // Nutrients. 2014. Vol. 6, № 8. P. 3062–3083. DOI: 10.3390/nu6083062.

13. Li J. et al. Regulatory $KIR^{+}CD8^{+}$ T cells are elevated during human pregnancy // Science Translational Medicine. 2025. Vol. 17, № 810. Art. eadm7697. DOI: 10.1126/scitranslmed.adm7697.

14. Molvarec A. et al. Decreased proportion of peripheral blood vascular endothelial growth factor–expressing T and natural killer cells in preeclampsia // American Journal of Obstetrics and Gynecology. 2010. Vol. 203, № 6. Art. 567.e1-8. DOI: 10.1016/j.ajog.2010.07.019.

15. Nemeth E., Ganz T. The role of hepcidin in iron metabolism // Acta Haematol. 2009. Vol. 122, № 2–3. P. 78–86. DOI: 10.1159/000243791.

16. Nemeth E. et al. Hepcidin, a putative mediator of anemia of inflammation, is a type II acute-phase protein // Blood. 2003. Vol. 101. P. 2461–2463. DOI: 10.1182/blood-2002-10-3235.

17. Orlova E.G., Gorbunova O.L. Metabolism of iron ions and its role in regulating the functions of immune system cells // Journal of evolutionary biochemistry and physiology. 2026. Vol. 62, № 2. P. 239–267. DOI: 10.1134/S0022093026020018.

18. Park C.H. et al. Hepcidin, a urinary antimicrobial peptide synthesized in the liver // Journal of Biological Chemistry. 2001. Vol. 276. P. 7806–7810. DOI: 10.1074/jbc.M008922200.

19. Pietrangelo A. Hereditary hemochromatosis – a new look at an old disease // The New England Journal of Medicine. 2004. Vol. 350. P. 2383–2397. DOI: 10.1056/NEJMra031573.

20. Ramos E. et al. Evidence for distinct pathways of hepcidin regulation by acute and chronic iron loading in mice // Hepatology. 2011. Vol. 53. P. 1333–1341. DOI: 10.1002/hep.24178.

21. Sangkhae V. et al. Effects of maternal iron status on placental and fetal iron homeostasis // Journal of Clinical Investigation. 2020. Vol. 130. P. 625–640. DOI: 10.1172/JCI127341.

22. Song S.N. et al. Comparative evaluation of the effects of treatment with tocilizumab and TNF-α inhibitors on serum hepcidin, anemia response and disease activity in rheumatoid arthritis patients // Arthritis Research & Therapy. 2013. Vol. 15, № 5. Art. R141. DOI: 10.1186/ar4323.

23. Toldi G. et al. Hepcidin concentrations and iron homeostasis in preeclampsia // Clinical Chemistry and Laboratory Medicine. 2010. Vol. 48, № 10. P. 1423–1426. DOI: 10.1515/CCLM.2010.290.

References

1. Kiselevsky D.B. Granzymes and mitochondria. *Biochemistry (Moscow)*. V. 85, No, 2 (2020): pp. 131-139. DOI: 10.1134/S0006297920020017.

2. Shirshev S.V. *Immunologiya materinsko-fetal`ny`x vzaimodejstvij* [Immunology of maternal-fetal interactions]. Ekaterinburg, 2009. 582 p. (In Russ.).

3. Bothwell T.H. Iron requirements in pregnancy and strategies to meet them. *The American Journal of Clinical Nutrition*. V. 72, No. 1 (2000): pp. 257S-264S. DOI: 10.1093/ajcn/72.1.257S.

4. Chen J., Zhao M.F., Cao X.L., Meng J.X., Xing Y., He X.Y., Jin X., Xu P., Jiang Y.Y. Effects of Iron Overload on the Apoptosis and Function of Splenic CD8+ T Cells in Mice, *Zhongguo Shi Yan Xue Ye Xue Za Zhi*. V. 24, No. 3 (2016): pp. 903-908. Chinese. DOI: 10.7534/j.issn.1009-2137.2016.03.048.

5. Fisher A.L., Nemeth E. Iron homeostasis during pregnancy. *The American Journal of Clinical Nutrition*. V. 106, No. 6 (2017): pp. 1567S-1574S. DOI: 10.3945/ajcn.117.155812.

6. Fleming R.E., Sly W.S. Hepcidin: a putative iron regulatory hormone relevant to hereditary hemochromatosis and the anemia of chronic diseases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. V. 98 (2001): pp. 8160-8162. DOI: 10.1073/pnas.161296298.

7. Frost J.N., Tan T.K., Abbas M., Wideman S.K., Bonadonna M., Stoffel N.U., Wray K., Kronsteiner B., Smits G., Campagna D.R., Duarte T.L., Lopes J.M., Shah A., Armitage A.E., Arezes J., Lim P.J., Preston A.E., Ahern D., Teh M., Naylor C., Salio M., Gileadi U., Andrews S.C., Dunachie S.J., Zimmermann M.B., van der Klis F.R.M., Cerundolo V., Bannard O., Draper S.J., Townsend A.R.M., Galy B., Fleming M.D., Lewis M.C., Drakesmith H. Hepcidin-mediated hypoferremia disrupts immune responses to vaccination and infection. *Med*. V. 2, No. 2 (2021): pp. 164-179. e12. DOI: 10.1016/j.medj.2020.10.004.

8. Gonzalez-Fernandez D., Nemeth E., Pons E.D.C., Rueda D., Sinisterra O.T., Murillo E., Sangkhae V., Starr L.M., Scott M.E., Koski K.G. INTERGROWTH-21 identifies high prevalence of low symphysis-fundal height in indigenous pregnant women experiencing multiple infections, nutrient deficiencies, and inflammation: the maternal infections, nutrient deficiencies, and inflammation (MINDI) cohort. *Current Developments in Nutrition*. V. 5 (2021). Art. nzab012. DOI: 10.1093/cdn/nzab012.

9. Harned J., Ferrell J., Lall M.M., Fleisher L.N., Nagar S., Goralska M., McGahan M.C.. Altered ferritin subunit composition: change in iron metabolism in lens epithelial cells and downstream effects on glutathione levels and VEGF secretion. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*. V. 51, No. 9 (2010): pp. 4437-4446. DOI: 10.1167/iovs.09-3861. PMID: 20805568; PMCID: PMC2941172.

10. Heath J.L., Weiss J.M., Lavau C.P., Wechsler D.S. Iron deprivation in cancer–potential therapeutic implications. *Nutrient*. V. 5 (2013): pp. 2836-2859. DOI: 10.3390/nu5082836.

11. Kautz L., Jung G., Valore E.V., Rivella S., Nemeth E., Ganz T. Identification of erythroferrone as an erythroid regulator of iron metabolism. *Nature Genetics*. V. 46 (2014): pp. 678-864. DOI: 10.1038/ng.2996.

12. Koenig M.D., Tussing-Humphreys L., Day J., Cadwell B., Nemeth E. Hepcidin and iron homeostasis during pregnancy. *Nutrients*. V. 6, No. 8 (2014): pp. 3062-3083. DOI: 10.3390/nu6083062.

13. Li J., Wang X., Lackner A.I., Narasimhan P., Li L., Mallajosyula V., Johnson M.M., Höbler A.L., Kirosingh A.S., Braun A.E., Nankya F., Musinguzi K., Kakuru A., Kamya M., Rosenthal P.J., Dorsey G., Jagannathan P., Angelo M., Pollheimer J., Gaw S.L., Winn V.D., Nadeau K.C., Davis M.M. Regulatory $KIR^{+}CD8^{+}$ T cells are elevated during human pregnancy. *Science Translational Medicine*. V. 17, No. 810 (2025). Art. eadm7697. DOI: 10.1126/scitranslmed.adm7697.

14. Molvarec A., Ito M., Shima T., Yoneda S., Toldi G., Stenczer B., Vásárhelyi B., Rigó J., Saito S. Decreased proportion of peripheral blood vascular endothelial growth factor–expressing T and natural killer cells in preeclampsia. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*. V. 203, No. 6 (2010). Art. 567.e1-8. DOI: 10.1016/j.ajog.2010.07.019.

15. Nemeth E., Ganz T. The role of hepcidin in iron metabolism. *Acta Haematol*. V. 122, No. 2-3 (2009): pp. 78-86. DOI: 10.1159/000243791.

16. Nemeth E., Valore E.V., Territo M., Schiller G., Lichtenstein A., Ganz T. Hepcidin, a putative mediator of anemia of inflammation, is a type II acute-phase protein. *Blood*. V. 101 (2003): pp. 2461-2463. DOI: 10.1182/blood-2002-10-3235.

17. Orlova E.G., Gorbunova O.L. Metabolism of iron ions and its role in regulating the functions of immune system cells. *Journal of evolutionary biochemistry and physiology*. V. 62, No. 2 (2026): pp. 239-267. DOI: 10.1134/S0022093026020018.

18. Park C.H., Valore E.V., Waring A.J., Ganz T. Hepcidin, a urinary antimicrobial peptide synthesized in the liver. *Journal of Biological Chemistry*. V. 276 (2001): pp. 7806-7810. DOI: 10.1074/jbc.M008922200.

19. Pietrangelo A. Hereditary hemochromatosis – a new look at an old disease. *The New England Journal of Medicine*. V. 350 (2004): pp. 2383-2397. DOI: 10.1056/NEJMra031573.

20. Ramos E., Kautz L., Rodriguez R., Hansen M., Gabayan V., Ginzburg Y., Roth M.P., Nemeth E., Ganz T. Evidence for distinct pathways of hepcidin regulation by acute and chronic iron loading in mice. *Hepatology*. V. 53 (2011): pp. 1333-1341. DOI: 10.1002/hep.24178.

21. Sangkhae V., Fisher A.L., Wong S., Koenig M.D., Tussing-Humphreys L., Chu A., Lelić M., Ganz T., Nemeth E. Effects of maternal iron status on placental and fetal iron homeostasis. *Journal of Clinical Investigation*. V. 130 (2020): pp. 625640. DOI: 10.1172/JCI127341.

22. Song S.N., Iwahashi M., Tomosugi N., Uno K., Yamana J., Yamana S., Isobe T., Ito H., Kawabata H., Yoshizaki K. Comparative evaluation of the effects of treatment with tocilizumab and TNF-α inhibitors on serum hepcidin, anemia response and disease activity in rheumatoid arthritis patients. *Arthritis Research & Therapy*. V. 15, No. 5 (2013). Art. R141. DOI: 10.1186/ar4323.

23. Toldi G., Stenczer B., Molvarec A., Takáts Z., Beko G., Rigó J.J., Vásárhelyi B. Hepcidin concentrations and iron homeostasis in preeclampsia. *Clinical Chemistry and Laboratory Medicine*. V. 48, No. 10 (2010): pp. 1423-1426. DOI: 10.1515/CCLM.2010.290.

Статья поступила в редакцию 11.09.2026; одобрена после рецензирования 19.09.2026; принята к публикации 06.10.2026.

The article was submitted 11.09.2026; approved after reviewing 19.09.2026; accepted for publication 06.10.2026.

Информация об авторах
Е. Г. Орлова – orlova_katy@mail.ru, д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции; доцент кафедры микробиологии и иммунологии;
О. Л. Горбунова – olia15_77@mail.ru, канд. биол. наук, научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции;
О. А. Логинова – jallopukki@ya.ru, канд. биол. наук, младший научный сотрудник лаборатории иммунорегуляции.
Information about the authors
E. G. Orlova – orlova_katy@mail.ru, doctor of biology, leading researcher of laboratory of immunoregulation; docent at the department of microbiology and immunology, faculty of biology;
O. L. Gorbunova – olia15_77@mail.ru, candidate of biology, researcher of laboratory of immunoregulation;
O. A. Loginova – jallopukki@ya.ru, candidate of biology, researcher of laboratory of immunoregulation.

Вклад авторов:
Орлова Е. Г. – концепция исследования и написание статьи.
Горбунова О. Л. – оформление статьи; статистическая обработка результатов.
Логинова О. А. – обработка полученных результатов.
Contribution of the authors:
Orlova E. G. – research concept and writing of the review.
Gorbunova O. L. – the design of the article; statistical processing of results.
Loginova O. A. – processing of results.

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