

ИЗВЕСТИЯ ВЫСШИХ УЧЕБНЫХ ЗАВЕДЕНИЙ ПОВОЛЖСКИЙ РЕГИОН

ЕСТЕСТВЕННЫЕ НАУКИ

№ 1 (41)

2023

СОДЕРЖАНИЕ

БОТАНИКА

- Годин В. Н.** Биология цветения гетеростильного вида
Pulmonaria obscura (Boraginaceae) в Московской области 3

ЗООЛОГИЯ

- Сенкевич В. А., Стойко Т. Г., Пастухова Ю. А., Мазей Ю. А.**
Фаунистический анализ планктонных организмов
водных экосистем Пензенской области 14
- Асанов А. Ю.** Особенности темпа роста толстолобика
(*Hyporhamphichthys*) в водоемах Приволжской возвышенности
в пределах Пензенской области 42

ЭКОЛОГИЯ

- Андрейчев А. В., Кузнецов В. А., Лапшин А. С.** Адаптации
совместной вокализации несовиных птиц с филином (*Bubo bubo*)
в природно-климатических условиях Мордовии 55
- Артемяева Е. А., Грудинин Д. А., Кривошеев В. А.** Биотопические
предпочтения желтых трясогузок в условиях степей 70

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

- Богданова Е. С., Васюков В. М., Розенцет О. А.** Сравнительный анализ
жирнокислотного состава различных видов *Thymus* (Lamiaceae) 83
- Пузина Т. И., Макеева И. Ю.** Регуляция трансмембранного потока воды
у проростков *Avena sativa* в условиях засухи 93
- Четина О. А., Мальцева А. Д.** Изменение содержания малондиальдегида
и глицинбетаина в листьях растений при воздействии засоления NaCl
в сочетании с разным уровнем pH корневой среды 103

**UNIVERSITY PROCEEDINGS
VOLGA REGION**

NATURAL SCIENCES

№ 1 (41)

2023

CONTENTS

BOTANY

-
- Godin V.N.* Flowering biology of *Pulmonaria obscura*
(Boraginaceae) in Moscow region 3

ZOOLOGY

-
- Senkevich V.A., Stoyko T.G., Pastukhova Yu.A., Mazei Yu.A.* Analyzing
the fauna of planktonic organisms of aquatic ecosystems in Penza region..... 14
- Asanov A.Yu.* Features of the growth rate of silver carp (*Hypophthalmichthys*)
in reservoirs of the Volga Upland within Penza region 42

ECOLOGY

-
- Andreychev A.V., Kuznetsov V.A., Lapshin A.S.* Adaptations of co-vocalisation
of non-owl birds with Eagle Owls (*Bubo bubo*) in natural and climatic
conditions of Mordovia..... 55
- Artemieva E.A., Grudin D.A., Krivosheev V.A.* Biotopic preferences
of yellow wagtails in steppe conditions 70

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

-
- Bogdanova E.S., Vasjukov V.M., Rozentsvet O.A.* Comparative analysis
of the fatty acid composition of various species of *Thymus* (Lamiaceae) 83
- Puzina T.I., Makeeva I.Yu.* Regulation of transmembrane water
flow in *Avena sativa* seedlings under drought conditions 93
- Chetina O.A., Mal'tseva A.D.* Changes in the content of malondialdehyde
and glycine betaine in plant leaves under the influence of NaCl
salinization in combination with different pH levels in the root medium 103

УДК 581.461: 582.948.25
doi:10.21685/2307-9150-2023-1-1

Биология цветения гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) в Московской области

В. Н. Годин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия
godinvn@yandex.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница неясная, или темная) – многолетнее травянистое поликарпическое короткочерешчатое растение. Литературные сведения по биологии цветения *P. obscura* немногочисленны. *Материалы и методы.* Антэкологические наблюдения проведены в условиях Московской области с 2020 по 2022 г. по общепринятым методикам. *Результаты.* *P. obscura* образует два морфологических типа цветков – коротко- и длинностолбчатые, расположенные на разных особях и отличающиеся друг от друга по ряду параметров. *P. obscura* относится к облигатно ксеногамным видам: соотношение числа пыльцевых зерен у короткочерешчатых цветков составляет в среднем 8273 ± 196 , у длинностолбчатых цветков – 12964 ± 202 . Оба типа цветков адихогамны, раскрываются синхронно в течение всего светлого времени суток, цветут в течение 5–6 дней. *P. obscura* образует три типа соцветий: дихазий из извилин, многоярусный дихазий из извилин или закрытый тирс. Структурная единица соцветий – спирально закрученная (до начала цветения) извилина. *Выводы.* Наличие гетеростилии, синхронный ритм цветения коротко- и длинностолбчатых цветков, формирование большого числа пыльцевых зерен в обоих типах цветков, существование системы самонесовместимости способствуют перекрестному опылению у *P. obscura*.

Ключевые слова: *Pulmonaria obscura*, биология цветения, гетеростилия

Финансирование: работа частично выполнена по проекту Государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН №АААА-А21-121011290026-9.

Для цитирования: Годин В. Н. Биология цветения гетеростильного вида *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) в Московской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 3–13. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-1

Flowering biology of *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) in Moscow region

V.N. Godin

Central Siberian Botanical Garden of Siberian branch
of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia
godinvn@yandex.ru

Abstract. *Background.* *Pulmonaria obscura* Dumort. (Suffolk lungwort) is a perennial herbaceous short-rhizome polycarpic plant. Mentions of flowering and pollination characteristics in *P. obscura* are scarcely found in the literature. *Materials and methods.* Observations were made in the natural conditions of the Moscow region from 2020 to 2022 by generally accepted methods. *Results.* *P. obscura* has two types of flowers, with short and long styles (thrum and pin, respectively), located on different individuals and distinguished by a number of parameters. *P. obscura* is an obligate xenogamous species: the pollen/ovary ratio is $8,273 \pm 196$ on average in thrum flowers and $12,964 \pm 202$ in pin flowers. Both types of flowers are adichogamous, open synchronously throughout the daylight hours, and bloom for 5–6 days. There are three types of inflorescences: dichasium of cincinni, multilayered dichasium of cincinni, or closed thyrses. The structural unit of the inflorescences is a scorpioid cyme. *Conclusions.* Efficient cross-pollination in *P. obscura* is reached by the presence of heterostyly, the synchronous rhythm of thrum and pin flowering, the formation of a large number of pollen grains in both types of flowers, and by self-incompatibility.

Keywords: *Pulmonaria obscura*, flowering biology, heterostyly

Financing: the work was partially carried out according to the Central Siberian Botanical Garden (Siberian branch of the Russian Academy of Sciences) project No. AAAA-A21-121011290026-9.

For citation: Godin V.N. Flowering biology of *Pulmonaria obscura* (Boraginaceae) in Moscow region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2023;(1):3–13. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-1

Введение

Гетеростилия, или разностолбчатость – явление, при котором у покрытосеменных растений образуются на разных особях два (дистилия) или три (тристилия) типа цветков, различающиеся по длине столбиков и тычиночных нитей. В результате рыльца и пыльники в цветках располагаются на разной высоте, что препятствует автогамии и способствует ксеногамии. Успешное опыление и завязывание полноценных семян возможно лишь в том случае, если пыльца одного типа цветка переносится на рыльце другого типа [1–3].

В настоящее время гетеростилия выявлена у 199 родов из 28 семейств цветковых растений [4]. В сем. Boraginaceae описано 12 родов с дистилией, среди которых наиболее богаты гетеростильными видами *Pulmonaria* L. (17 видов), *Lithospermum* L. (9 видов), *Lithodora* Griseb. (7 видов), *Amsinckia* Lehm. (6 видов) и др. [5–7]. Из представителей рода *Pulmonaria* дистилия впервые была описана и подробно исследована у *P. officinalis* [1, 8, 9]. Литературные данные о характере проявления гетеростилии у других видов этого рода довольно немногочисленны. Одна из отличительных черт биологии цветения видов рода *Pulmonaria*, привлекающая внимание первых исследователей – изменение окраски цветков в процессе их функционирования. Дело в том, что в начале цветения венчик цветков розовый, позднее он становится синим или голубым из-за химических изменений, происходящих в клеточном соке [10–12]. Многими исследователями убедительно показано [11–13], что не существует связи между изменением окраски венчика и опылением цветков, а также между частотой посещения насекомыми и окраской венчика у видов этого рода.

В качестве объекта наших исследований выбрана *Pulmonaria obscura* Dumort. (медуница неясная, или темная) – многолетнее травянистое поликарпическое короткокорневищное растение [14]. Это неморальный среднеевро-

пейский вид, современный ареал которого охватывает Центральную и главным образом Восточную Европу [15, 16]. Сведения по биологии цветения этого гетеростильного вида крайне фрагментарны. О размерном диморфизме частей коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura* информация противоречива. Так, по данным F. Hildebrand [8] и N. E. Stevens [17] размеры чашечки, венчика и пыльников статистически различаются у двух типов цветков. Однако более поздние исследования J. M. Olesen [18] показали, что отсутствует диморфизм по размерам частей коротко- и длинностолбчатых цветков *P. obscura*. В настоящее время до сих пор полностью отсутствуют сведения по таким антропоэкологическим особенностям, как суточный ритм цветения, синхронность или асинхронность цветения коротко- и длинностолбчатых цветков, продолжительность жизни двух типов цветков, строение соцветий и последовательность раскрытия цветков в них. Эти обстоятельства и определили цель настоящего исследования – выявление антропоэкологических особенностей *Pulmonaria obscura* в Московской области.

Материал и методика

Исследования проведены в 2020–2022 гг. в естественных условиях Московской области. Наблюдения за биологией цветения *P. obscura* сделаны в ценопопуляции, расположенной в липо-ельнике медуницево-зеленчуковом, находящемся в окр. п. Нагорное Московской области. Исследование морфологических особенностей строения цветков проведено в 2021 г. Камеральная обработка материала включала палинологические исследования. Определение качества пыльцы проводили методом окрашивания в ацетокармине под микроскопом Биомед-5 при увеличении 7×40 . Исследовано 30 особей (по 15 особей с коротко- и длинностолбчатыми цветками), с каждой из которых собирали по 5 цветков. Также изучено соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков в 20 цветках двух разных типов. Подсчет пыльцевых зерен осуществлялся в 30 полях зрения по общепринятой методике [19]. Для подсчета пыльцевых зерен использовали микроскоп Биомед-5 при увеличении 7×40 с окуляр-микрометром с сеткой. Представители сем. Boraginaceae характеризуются наличием одного семязачатка в каждом гнезде завязи [7]. Поэтому соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков оценивали для каждого цветка умножением числа пыльцевых зерен в одном пыльнике на 5 (число тычинок в цветке), а затем делением на удвоенное число плодолистиков в цветке (число семязачатков в цветке).

Изучение биологии цветения выполнено по методике А. Н. Пономарева [20]. Длительность тычиночной фазы определяли визуально на 20 этикетированных цветках на особях с разными типами цветков. Началом тычиночной фазы считали момент растрескивания пыльников. Окончание фиксировали по времени полного опустошения пыльников. Степень зрелости рылец определяли с помощью химического метода. Воспринимающая поверхность зрелых рылец при нанесении на нее слабого раствора перманганата калия окрашивается в коричневый или бурый цвет, незрелые рыльца не окрашиваются.

Изучение суточного ритма цветения проведено в течение трех дней весной 2021 г. На растениях перед изучением суточного хода цветения помечали все раскрывшиеся цветки. Каждый час подсчитывали количество вновь

раскрывшихся цветков. Чтобы избежать ошибок при подсчете, вновь раскрывшиеся цветки помечали точками на венчике. Параллельно производили измерение температуры ($^{\circ}\text{C}$) и относительной влажности воздуха (%) в тени с помощью психрометра Ассмана и освещенности на уровне соцветий с помощью люксметра.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики [21].

Результаты и обсуждение

Морфология цветков. Цветки *Pulmonaria obscura* обоеполые, актиноморфные, 4-круговые, циклические, пентамерные в чашечке, венчике и андроцее и димерные в гинецее. Выделяются два типа цветка по особенностям их строения и размерной дифференциации некоторых частей (табл. 1). В короткостолбчатых цветках тычинки прикреплены к трубке венчика близ его зева, рыльце располагается на уровне середины трубки венчика. В длинностолбчатых цветках тычинки прикреплены к середине трубки венчика, а рыльце обычно выступает из его зева. Сравнение размеров коротко- и длинностолбчатых цветков и их частей показало следующее.

Таблица 1

Некоторые морфометрические показатели коротко- и длинностолбчатых цветков *Pulmonaria obscura*

Признак	Тип цветка	Min–Max	$M \pm m$	t	P
Длина трубки чашечки, мм	д	6,3–7,5	$7,2 \pm 0,2$	1,915	0,058
	к	6,8–9,0	$8,1 \pm 0,5$		
Диаметр зева чашечки, мм	д	4,8–5,4	$5,2 \pm 0,1$	4,367	$3 \cdot 10^{-5}$
	к	5,5–6,5	$6,0 \pm 0,2$		
Ширина зубцов чашечки, мм	д	2,5–3,0	$2,7 \pm 0,1$	3,070	0,003
	к	2,8–3,1	$3,0 \pm 0,1$		
Длина тычиночных нитей, мм	д	2,2–3,0	$2,6 \pm 0,1$	23,987	$8 \cdot 10^{-43}$
	к	6,0–6,5	$6,2 \pm 0,1$		
Длина пыльников, мм	д	2,0–2,3	$2,2 \pm 0,1$	1,885	0,062
	к	2,0–2,1	$2,1 \pm 0,1$		
Длина полярной оси пыльцевых зерен, мкм	д	32,5–35,0	$33,3 \pm 0,4$	5,595	$2 \cdot 10^{-7}$
	к	35,0–37,5	$36,3 \pm 0,4$		
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм	д	22,5–25,0	$23,8 \pm 0,4$	12,517	$5 \cdot 10^{-22}$
	к	27,5–30,0	$29,6 \pm 0,3$		
Фертильность пыльцы, %	д	96,4–99,3	$97,2 \pm 1,4$	0,227	0,821
	к	95,9–98,9	$97,7 \pm 1,7$		
Длина столбика, мм	д	7,0–8,3	$7,7 \pm 0,2$	17,510	$6 \cdot 10^{-32}$
	к	3,9–4,3	$4,1 \pm 0,01$		
Диаметр рыльца, мм	д	0,5–0,6	$0,55 \pm 0,01$	1,029	0,306
	к	0,4–0,5	$0,53 \pm 0,02$		

Условные обозначения: д – длинностолбчатые цветки, к – короткостолбчатые цветки. Достоверные отличия показаны **полужирным** шрифтом.

По размерам элементов чашечки наблюдаются различия лишь по некоторым параметрам. Зев чашечки и ее зубцы шире у короткостолбчатых цвет-

ков в сравнении с длинностолбчатыми и эти различия статистически достоверны (табл. 1). Необходимо отметить, что у короткостолбчатых цветков трубка чашечки немного крупнее, чем у длинностолбчатых, однако различия статистически не достоверны. Не обнаруживается достоверных различий по размерам частей венчика между коротко- и длинностолбчатыми цветками. Однако доли венчика короткостолбчатых цветков немного шире, чем у длинностолбчатых. Наиболее заметные различия между двумя типами цветков наблюдаются по длине тычинок, размерам пыльцевых зерен и длине столбиков (табл. 1). Тычинки в короткостолбчатых цветках в 2,4 раза длиннее, чем в длинностолбчатых. Короткостолбчатые цветки образуют более крупные пыльцевые зерна, чем длинностолбчатые. При этом фертильность пыльцы двух типов цветков сходная. Столбики длинностолбчатых цветков в 1,9 раза длиннее, чем в короткостолбчатых. По остальным параметрам андроеца и гинецея не выявлено достоверных размерных отличий двух типов цветков. Таким образом, наши исследования подтвердили данные, имеющиеся в литературе [8, 17, 18], о наличии размерного диморфизма коротко- и длинностолбчатых цветков по некоторым параметрам чашечки, андроеца, пыльцы и гинецея.

Суточный ритм цветения. *P. obscura* зацветает во второй половине апреля, в годы с холодной весной – в начале мая. Оба типа цветков начинают раскрываться рано утром после восхода солнца при температуре воздуха 9–11°C (рис. 1). Постепенно число вновь зацветших цветков увеличивается и достигает первого максимума в 9–10 ч утра. После чего наблюдается замедление этого процесса, но к 17–18 ч цветки *P. obscura* снова начинают активно раскрываться. К вечеру число вновь функционирующих цветков постепенно снижается, и раскрытие цветков практически заканчивается к 19 ч вечера. Следовательно, у *P. obscura* наблюдается дневной характер ритма цветения, при этом коротко- и длинностолбчатые цветки продолжают раскрываться почти все светлое время суток. Отмечается параллельный характер изменения кривых суточной ритмики цветения двух типов цветков и освещенности. Условия местообитания, а также погодные условия, в частности дождь, вносят известные коррективы в суточную ритмику цветения данного вида, но не изменяют ее коренным образом. Тожественный ход раскрытия цветков у обеих морфологических форм подчеркивает их полную зависимость друг от друга при перекрестном опылении. Запаздывание хотя бы одной морфологической формы оказало бы неблагоприятное влияние на семенную продуктивность.

Индивидуальная продолжительность жизни цветков при температуре воздуха на уровне травостоя в дневные часы 12–16° С оказалась довольно значительной и составила в среднем 5–6 дней. Розовая окраска венчика сохранялась недолго: уже через 5–10 ч после раскрытия она сменялась фиолетовой, а через сутки – голубой.

Коротко- и длинностолбчатые цветки *P. obscura* адихогамны. Все 5 пыльников в цветке вскрываются интрорзно, одновременно, еще в стадии рыхлого бутона. Рыльца в это время уже покрыты сосочками и готовы воспринимать пыльцу: они окрашиваются слабым раствором перманганата калия. У короткостолбчатых цветков пыльники и рыльца располагаются близко друг от друга, что, казалось бы, может привести к автогамии. Однако наличие системы самонесовместимости предотвращает возможность завязывания се-

мян в результате автогамии [22]. Пыльники обоих типов цветков содержат высокофертильную пыльцу (табл. 1). Не выявлено различий в степени фертильности пыльцы у коротко- и длинностолбчатых цветков.

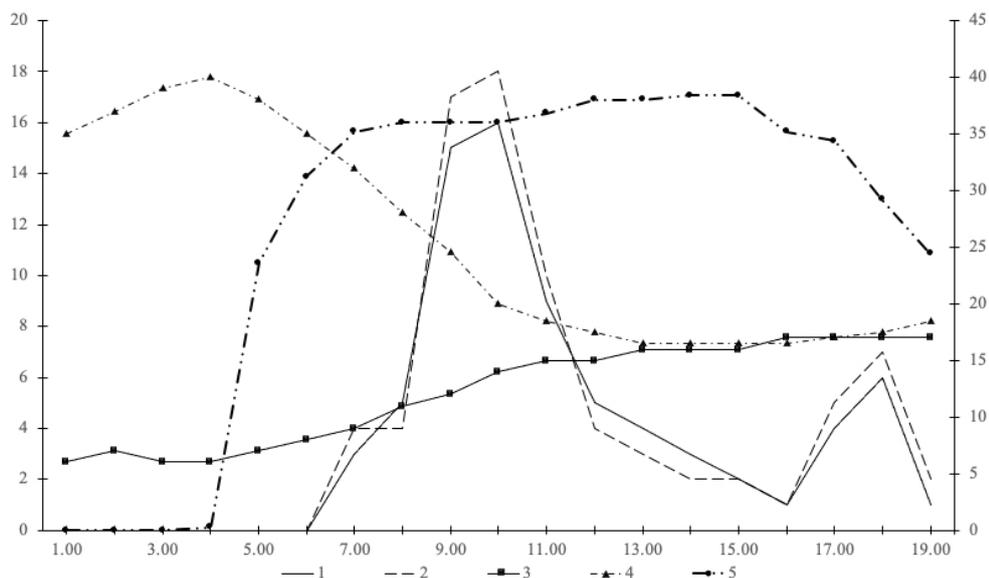


Рис. 1. Суточная динамика раскрытия коротко- и длинностолбчатых цветков *Pulmonaria obscura*. Условные обозначения: 1 – число раскрывшихся короткостолбчатых цветков, 2 – число раскрывшихся длинностолбчатых цветков, 3 – температура воздуха, 4 – относительная влажность воздуха, 5 – освещенность. По оси абсцисс – время наблюдений, ч.; по осям ординат: слева – число раскрывшихся цветков, шт., справа – температура воздуха, °C (5°С соответствует 10 % влажности и 2500 люкс)

Соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков. Наши исследования показали, что соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков у *P. obscura* зависит от типа цветка. У короткостолбчатых цветков оно варьирует от 7085 до 9050, составляя в среднем 8273 ± 196 , у длинностолбчатых – от 10762 до 14050, в среднем – 12964 ± 202 . Таким образом, соотношение числа пыльцевых зерен и семязачатков достоверно выше ($t = 16,667$ при $P = 0,000$) в длинностолбчатых цветках, чем в короткостолбчатых. На основании представлений Крудера [19] о данном соотношении *P. obscura* относится к облигатно ксеногамным видам.

Структура соцветия и его цветение. Все представители сем. Boraginaceae обладают закрытыми (монотелическими), как правило, разветвленными соцветиями (тирсами), параклади которых представлены разными видами цимоидов (ди- или монохазии) [23]. Структурная единица соцветий – спирально закрученная (до начала цветения) извилина [24]. Специфические особенности строения и внешнего облика этой извилины у видов данного семейства привели к тому, что такое соцветие стали называть «борагоидом» (транслитерация английского термина "*boragoid*"). До начала цветения такая извилина имеет сильно сближенные узлы, цветки расположены на коротких цветоножках (обычно удлиняющихся в стадии плодоношения), все они об-

ращены в одну сторону относительно самого соцветия и образуют два чередующихся друг с другом ряда, что хорошо заметно после отцветания, брактей часто отсутствуют [23, 24].

У видов рода *Pulmonaria* спирально закрученные извилины (борагоиды) чаще всего развиваются в пазухах самых верхних очередно расположенных брактей, образуя дихазий (рис. 2). Его главная ось заканчивается одиночным цветком. У *P. obscura* нами выявлено три типа соцветий: дихазий из извилин, многоярусный дихазий или закрытый тирс. Наиболее частый вариант соцветий у этого вида – дихазий, состоящий из двух борагоидов (рис. 2). У наиболее мощно развитых особей *P. obscura* в пазухах двух верхних листьев иногда формируются не монохазии, а дихазии, состоящие в свою очередь также из извилин. Соцветие таких особей – многоярусный дихазий. Изредка встречаются особи, у которых одиночные борагоиды или дихазии из борагоидов формируются в пазухах трех самых верхних листьев. В таком случае соцветие – закрытый тирс.

Нами проведены наблюдения за последовательностью и продолжительностью цветения коротко- и длинностолбчатых цветков в дихазиях, состоящих только из извилин (рис. 2, 3). Поскольку не выявлено различий в характере цветения соцветий у особей с разными типами цветков, приводим в качестве примера наблюдения, сделанные на особях с длинностолбчатыми цветками.

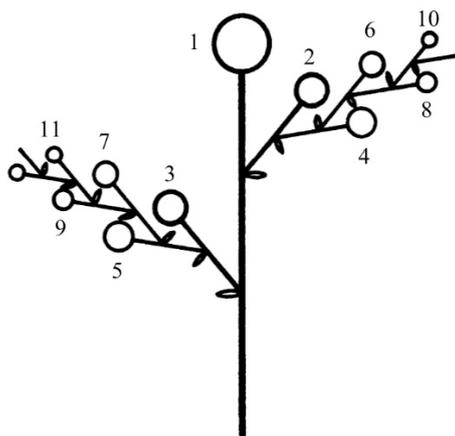


Рис. 2. Схема соцветия *Pulmonaria obscura*.
Условные обозначения: 1–11 – номера цветков

Первым всегда начинает цвести терминальный цветок, заканчивающий главную ось дихазия. Затем цветение переходит на его составные части – извилины. Продолжительность цветения всего соцветия зависит от числа цветков в извилинах дихазия и погодных условий во время цветения. При наличии в дихазии 10–12 цветков длительность его цветения при более или менее благоприятных условиях окружающей среды составляет в среднем 11–12 дней. В случае формирования 20–22 цветков в соцветии время цветения увеличивается до 18–20 дней. В случае солнечной и сухой погоды общая продолжительность цветения соцветия может сокращаться на 2–3 дня.

Раскрывание цветков в отдельном борагоиде дихазия всегда носит закономерный характер: наблюдаемая у него очередность зацветания цветков связана с их расположением на осях разных порядков ветвления. Сначала начинает функционировать цветок на главной оси извилины, потом – цветок на оси II порядка и т.д. (рис. 3). При этом необходимо отметить такую особенность: цветки на осях одного порядка ветвления, входящие в состав двух борагоидов дихазия, могут зацвести в один день, но в разное время. Например, 2-й по номеру цветок в правой извилине (рис. 2) раскрывается в утренний максимум цветения, а 3-й цветок в левой извилине начинает цвести в этот же день, но вечером. Тем не менее чаще всего цветки на осях одного и того же порядка ветвления в левой и правой извилине зацветают одновременно (рис. 3).

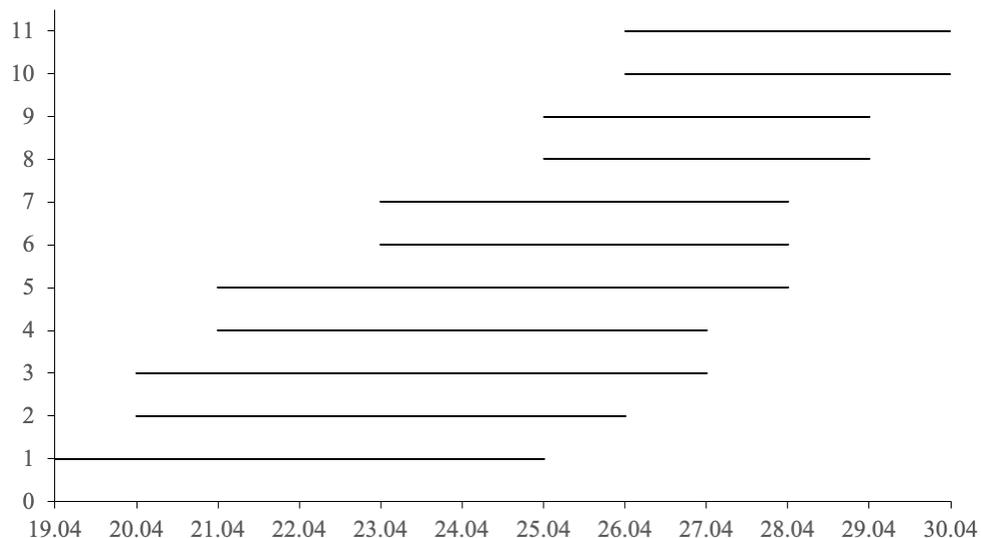


Рис. 3. Последовательность и продолжительность цветения длинностолбчатых цветков соцветий *Pulmonaria obscura*.

По оси X – даты наблюдений, по оси Y – порядковые номера цветков, как на рис. 2

Начало цветения каждого последующего цветка в обеих извилинах дихазия совпадает с наличием функционирующих цветков на осях борагоидов предыдущих порядков. Одновременно соцветие *P. obscura* включает довольно много цветущих цветков (до 8–10, редко больше), что увеличивает привлекательность особей этого вида для насекомых-опылителей. *P. obscura* относится к цветущим ранней весной видам, имеет высокое проективное покрытие в составе травостоя и тем самым часто создает аспект в фитоценозе, что также увеличивает вероятность посещения немногочисленными насекомыми, активными в это время года.

Заключение

1. *Pulmonaria obscura* образует два типа цветков – коротко- и длинностолбчатые – расположенные на разных особях и отличающиеся друг от друга по некоторым параметрам чашечки, длине тычинок, размерам пыльцевых зерен, длине столбиков и соотношению числа пыльцевых зерен и семязачат-

ков. *P. obscura* относится к облигатно ксеногамным видам, так как в их цветках образуется большое число пыльцевых зерен.

2. Коротко- и длинностолбчатые цветки адихогамны, раскрываются синхронно в течение всего светлого времени суток, демонстрируя два максимума – утренний (с 9 до 10) и вечерний (с 17 до 18). Продолжительность жизни обоих типов цветков составляет 5–6 дней.

3. *Pulmonaria obscura* образует три типа соцветий: дихазий из извилин, многоярусный дихазий из извилин или закрытый тирс. Структурная единица – спирально закрученная (до начала цветения) извилина, получившая специальное название борагоид.

4. Раскрывание цветков в отдельном борагоиде всегда носит закономерный характер: сначала начинает функционировать цветок на главной оси извилины, потом – цветок на оси II порядка и т.д., т.е. определяется порядком осей, на которых формируются цветки. Продолжительность цветения соцветий *P. obscura* с коротко- и длинностолбчатыми цветками варьирует от 11 до 20 дней, что зависит от числа цветков в их составе.

Список литературы

1. Darwin Ch. The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species. London : J. Murray, 1877. 352 p.
2. Vuilleumier B. S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms // Evolution. 1967. Vol. 21, № 2. P. 210–226. URL: <https://doi.org/10.2307/2406670>
3. Ganders F. R. The biology of heterostyly // New Zealand Journal of Botany. 1979. Vol. 17, № 4. P. 607–635. URL: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization // Plant Species Biology. 2012. Vol. 27, № 1. P. 3–29. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
5. Johnston I. M. Studies in the Boraginaceae. XXIII. A survey of the genus *Lithospermum* // Journal of the Arnold Arboretum. 1952. Vol. 33, № 4. P. 299–363. URL: <https://doi.org/10.2307/43781853>
6. Cohen J. I. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution // Cladistics. 2013. Vol. 30, № 2. P. 139–169. URL: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
7. Weigend M., Selvi F., Thomas D. C., Hilger H. H. Boraginaceae // Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants. Berlin : Springer, 2016. Vol. 14. P. 41–102. URL: https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5
8. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis* // Botanische Zeitung. 1865. Vol. 23, № 2. S. 13–15.
9. Meeus S., Brys R., Honnay O., Jacquemyn H. Biological Flora of the British Isles: *Pulmonaria officinalis* // Journal of Ecology. 2013. Vol. 101, № 5. P. 1353–1368. URL: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12150>
10. Muller H. The effect of colour change in the flowers of “*Pulmonaria officinalis*” upon its fertilizers // Nature. 1883. Vol. 28, № 708. P. 81. URL: <https://doi.org/10.1038/028081d0>
11. Kostka G. Farbenwechsel und Insektenbesuch bei *Pulmonaria officinalis* L. // Österreichische botanische Zeitschrift. 1922. Vol. 71, № 10–12. P. 246–254. URL: <https://doi.org/10.1007/BF01662435>
12. Oberrath R., Zanke C., Bohning-Gaese K. Triggering and ecological significance of floral color change in Lungwort (*Pulmonaria spec.*) // Flora. 1995. Vol. 190, № 2. P. 155–159. URL: [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30645-X](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30645-X)

13. Антонова Л. А. К вопросу о биологическом значении окраски цветка медуниц // Экология опыления. Пермь : ПГУ, 1975. Вып. 1. С. 113–115.
14. Смирнова О. В. Медуница неясная // Биологическая флора Московской области. 1978. Вып. 4. С. 179–190.
15. Доброчаева Д. Н. Сем. 140. Boraginaceae Juss. – Бурачниковые // Флора Европейской части СССР. Л. : Наука, 1981. Т. 5. С. 113–179.
16. Воробьев Д. В. Типы лесов европейской части СССР. Киев : Наукова думка, 1953. 452 с.
17. Stevens N. E. Observations on Heterostylous Plants // Botanical Gazette. 1912. Vol. 53, № 4. P. 277–308. URL: <https://doi.org/10.1086/330805>
18. Olesen J. M. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae) // New Phytologist. 1979. Vol. 82, № 3. P. 757–767. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x>
19. Cruden R. W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants // Evolution. 1977. Vol. 31, № 1. P. 32–46. URL: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
20. Пономарев А. Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М. ; Л. : Наука, 1960. Т. 2. С. 9–19.
21. Sokal R. R., Rohlf F. J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York : W. H. Freeman and Co, 2012. 937 p.
22. Dahlgren K. V. O. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*) // Hereditas. 1922. Vol. 3. № 2. P. 91–99. doi:<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x>
23. Troll W. Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena : VEB Gustav Fischer Verlag, 1969. Bd. 2. 630 s.
24. Buys M. H., Hilger H. H. Boraginaceae cymes are exclusively scorpioid and not helioid // Taxon. 2003. Vol. 52, № 4. P. 719–724. URL: <https://doi.org/10.2307/4135544>

References

1. Darwin Ch. *The Different Forms of Flowers on Plants on the Same Species*. London: J. Murray, 1877:352.
2. Vuilleumier B.S. The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms. *Evolution*. 1967;21(2):210–226. Available at: <https://doi.org/10.2307/2406670>
3. Ganders F.R. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany*. 1979;17(4):607–635. Available at: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
4. Naiki A. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. *Plant Species Biology*. 2012;27(1):3–29. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
5. Johnston I.M. Studies in the Boraginaceae. XXIII. A survey of the genus *Lithospermum*. *Journal of the Arnold Arboretum*. 1952;33(4):299–363. Available at: <https://doi.org/10.2307/43781853>
6. Cohen J.I. A phylogenetic analysis of morphological and molecular characters of Boraginaceae: evolutionary relationships, taxonomy, and patterns of character evolution. *Cladistics*. 2013;30(2):139–169. Available at: <https://doi.org/10.1111/cla.12036>
7. Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. Boraginaceae. *Flowering Plants. Eudicots. The Families and Genera of Vascular Plants*. Berlin: Springer, 2016;14:41–102. Available at: https://doi.org/10.1007/978-3-319-28534-4_5
8. Hildebrand F. Experimente zur dichogamie und zum dimorphismus: dimorphismus von *Pulmonaria officinalis*. *Botanische Zeitung*. 1865;23(2):13–15.
9. Meeus S., Brys R., Honnay O., Jacquemyn H. Biological Flora of the British Isles: *Pulmonaria officinalis*. *Journal of Ecology*. 2013;101(5):1353–1368. Available at: <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12150>

10. Muller H. The effect of colour change in the flowers of “*Pulmonaria officinalis*” upon its fertilizers. *Nature*. 1883;28(708):81. Available at: <https://doi.org/10.1038/028081d0>
11. Kostka G. Farbenwechsel und Insektenbesuch bei *Pulmonaria officinalis* L. *Österreichische botanische Zeitschrift*. 1922;71(10–12):246–254. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF01662435>
12. Oberrath R., Zanke C., Bohning-Gaese K. Triggering and ecological significance of floral color change in Lungwort (*Pulmonaria spec.*). *Flora*. 1995;190(2):155–159. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0367-2530\(17\)30645-X](https://doi.org/10.1016/S0367-2530(17)30645-X)
13. Antonova L.A. On the biological significance of the lungwort flower’s color. *Ekologiya opyleniya = Ecology of pollination*. Perm: PGU, 1975;(1):113–115. (In Russ.)
14. Smirnova O.V. *Pulmonaria obscura*. *Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti = Biological florana of Moscow region*. 1978;(4):179–190. (In Russ.)
15. Dobrochaeva D.N. Sem. 140. Boraginaceae Juss. – Burachnikovye. *Flora Evropeyskoy chasti SSSR = Flora of the European part of the USSR*. Leningrad: Nauka, 1981;5: 113–179.
16. Vorob'ev D.V. *Tipy lesov evropeyskoy chasti SSSR = Forests types in the European part of the USSR*. Kiev: Naukova dumka, 1953:452. (In Russ.)
17. Stevens N.E. Observations on Heterostylous Plants. *Botanical Gazette*. 1912;53(4):277–308. Available at: <https://doi.org/10.1086/330805>
18. Olesen J.M. Floral morphology and pollen flow in the heterostylous species *Pulmonaria obscura* Dumort (Boraginaceae). *New Phytologist*. 1979;82(3):757–767. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x>
19. Cruden R.W. Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*. 1977;31(1):32–46. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1977.tb00979.x>
20. Ponomarev A.N. The study of flowering and pollination of plants. *Polevaya geobotanika = Field geobotany*. Moscow; Leningrad: Nauka, 1960;2:9–19. (In Russ.)
21. Sokal R.R., Rohlf F.J. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W.H. Freeman and Co, 2012:937.
22. Dahlgren K.V.O. Vererbung der Heterostylie bei *Fagopyrum* (nebst einigen Notizen über *Pulmonaria*). *Hereditas*. 1922;3(2):91–99. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1922.tb02725.x>
23. Troll W. *Die Infloreszenzen, Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers*. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1969;2:630.
24. Buys M.H., Hilger H.H. Boraginaceae cymes are exclusively scorpioid and not helioid. *Taxon*. 2003;52(4):719–724. Available at: <https://doi.org/10.2307/4135544>

Информация об авторах / Information about the authors

Владимир Николаевич Годин

доктор биологических наук, доцент,
ведущий научный сотрудник,
Центральный сибирский
ботанический сад СО РАН
(Россия, г. Новосибирск,
ул. Золотодолинская, 101)

E-mail: godinvn@yandex.ru

Vladimir N. Godin

Doctor of biological sciences, associate
professor, leading researcher, Central
Siberian Botanical Garden of Siberian
branch of the Russian Academy of Sciences
(101 Zolotodolinskaya street, Novosibirsk,
Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 16.01.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 06.02.2023

Принята к публикации / Accepted 28.02.2023

УДК 574.583

doi:10.21685/2307-9150-2023-1-2

Фаунистический анализ планктонных организмов водных экосистем Пензенской области

В. А. Сенкевич¹, Т. Г. Стойко², Ю. А. Пастухова³, Ю. А. Мазей⁴

^{1,2}Пензенский государственный университет, Пенза, Россия

^{3,4}Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия

¹viktoriya0606@mail.ru, ²tgstojko@mail.ru,

³yuliya.pastukhova.98@mail.ru, ⁴yurimazei@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Изучение фауны гидробионтов в различных типах водных экосистем в пределах региона необходимо для понимания роли биологического разнообразия в их функционировании. Целью исследования явилась инвентаризация фауны зоопланктона пензенских водных экосистем. *Материалы и методы.* Для описания видового состава и встречаемости зоопланктонных организмов использовали оригинальную базу данных, накопленную за период 1993–2022 гг. Видовой состав зоопланктонных сообществ анализировали в семи группах водных объектов: водотоки с незначительным антропогенным влиянием, водотоки с сильным антропогенным влиянием, пойменные водоемы, надпойменные водоемы, запруженные водоемы, копаные водоемы, Пензенское водохранилище. *Результаты.* За время 30-летних исследований на территории Пензенской области было обнаружено 387 видов зоопланктеров: коловраток – 264, ветвистоусых ракообразных – 75, веслоногих ракообразных – 48. 18 % видов гидробионтов встречались во всех типах водных объектов. Около 45 % видов характеризовались как редкие (встречаемость менее 1 %), например, редкая для Европейской части России кладоцера *Eurycercus macrocanthus* и впервые отмеченная в Поволжье коловратка *Aspelta angusta*. Некоторые обнаруженные виды являются элементами южного комплекса гидробионтов: коловратка *Keratella valga* и ветвистоусые ракообразные *Dunhevedia crassa*, *Tretocephala ambigua*. Впервые в городском Арбековском пруду обнаружена коловратка *Synchaeta kitina*, которая дополняет список выявленных холодолюбивых видов (*Cyclops kolensis*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta tremula*, виды рода *Notholca*), обнаруженных ранее. *Выводы.* В связи с тем, что в последние годы был существенно расширен объем исследуемых водных экосистем региона, список видов зоопланктона, составленный 17 лет назад (Стойко, Мазей, 2005), увеличился на 126 таксонов.

Ключевые слова: зоопланктонные сообщества, коловратки, веслоногие ракообразные, ветвистоусые ракообразные, водотоки, водоемы, водные экосистемы, Среднее Поволжье

Для цитирования: Сенкевич В. А., Стойко Т. Г., Пастухова Ю. А., Мазей Ю. А. Фаунистический анализ планктонных организмов водных экосистем Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 14–41. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-2

© Сенкевич В. А., Стойко Т. Г., Пастухова Ю. А., Мазей Ю. А., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Analyzing the fauna of planktonic organisms of aquatic ecosystems in Penza region

V.A. Senkevich¹, T.G. Stoyko², Yu.A. Pastukhova³, Yu.A. Mazei⁴

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

^{3,4}Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

¹viktoriya0606@mail.ru, ²tgstojko@mail.ru,

³yuliya.pastukhova.98@mail.ru, ⁴yurimazei@mail.ru

Abstract. *Background.* Studying the fauna of aquatic organisms in various types of ecosystems within the region is necessary to understand the role of biodiversity in the ecosystem functioning. The purpose of the study is to conduct an inventory of the fauna of zooplankton organisms in the aquatic ecosystems of Penza region. *Materials and methods.* To describe the species composition and occurrence of zooplankton organisms, we used the original database on the species structure of zooplankton communities accumulated over the period 1993–2022. The species composition of zooplankton communities was analyzed in seven groups of different types of water bodies: watercourses with insignificant anthropogenic influence, watercourses with high anthropogenic influence, floodplain water bodies, watershed water bodies, dammed water bodies, dug water bodies, and the Penza reservoir. *Results.* During 30 years of research, 387 zooplankton species were found in the Penza region: Rotifera – 264, Cladocera – 75, Copepoda – 48. 18 % of zooplankton species were found in all types of ecosystems. About 45% of zooplankton species were very rare (occurrence less than 1%), among them the cladocera *Eurycercus macrocanthus*, which is also rare for the European part of Russia, and the rotifer *Aspelta angusta*, recorded in the Volga region for the first time. Some species belong to the southern complex: the rotifer *Keratella valga* and cladocerans *Dunhevedia crassa*, *Tretocephala ambigua*. For the first time, the rotifer *Synchaeta kitina* was found in the city Arbekovsky pond, which supplements the list of cold-loving species (genus *Notholca*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta tremula*, *Cyclops kolensis*) discovered earlier. *Conclusions.* Due to the fact that in recent years the amount of studied aquatic ecosystems has been significantly expanded, the list of zooplankton species has increased by 126 taxa compared to that noted 17 years ago (Stoyko and Mazei, 2005).

Keywords: zooplankton communities, Rotifera, Cladocera, Copepoda, watercourses, reservoirs, aquatic ecosystems, middle Volga region

For citation: Senkevich V.A., Stojko T.G., Pastukhova Yu.A., Mazei Yu.A. Analyzing the fauna of planktonic organisms of aquatic ecosystems in Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(1):14–41. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-2

Введение

Изучение разнообразия форм живых организмов важно для понимания его роли в функционировании экосистем и необходимо для разработки технологий его сохранения. Зоопланктон является важнейшим компонентом водных экосистем, формируя в значительной степени их биоразнообразие. Территория Пензенской области расположена в пределах бассейнов рек Суры, Хопра и Мокши в их верхнем течении и входит в Средневолжский лимнофаунистический регион Европейской части России. До 1990-х гг. информация о зоопланктоне региона ограничивалась данными отдельных съемок в пределах реки Суры [1, 2]. В 1990-е гг. район исследования существенно расширился и включал станции по реке Суре, ее притокам и на Пензенском водохранилище [3–5]. В последующие годы зоопланктонные сообщества в

водотоках и водоемах на Сурско-Хоперском водоразделе изучали более детально [6–47]. Целью настоящей работы является инвентаризация выявленной в ходе исследований 1993–2022 гг. фауны зоопланктонных организмов пензенских водных экосистем.

Материалы и методы

Для описания видового состава и встречаемости зоопланктонных организмов использовали оригинальную базу данных по видовой структуре зоопланктонных сообществ, изученных в период с 1993 по 2022 г. Зоопланктонные сообщества изучали в различных водных объектах, которые объединили в семь групп: водотоки с незначительным антропогенным влиянием (вт), водотоки с сильным антропогенным влиянием (авт), пойменные водоемы (пв), надпойменные водоемы (нв), запруженные водоемы (зв), копаные водоемы (кв), Пензенское водохранилище (Пв) (табл. 1).

Таблица 1
Водные объекты, число проб и периоды их исследования

Название объекта	Число проб	Период исследования	Источник
1	2	3	4
Водотоки с незначительным антропогенным влиянием			
Река Сура: ниже рек Труев, Тешнярь, Кадада, Пелетьмя, Ильмино; выше Инзы; ниже п. Сурск, ГОСК, п. Бессоновка, п. Грабово, п. Лунино; притоки р. Суры: Труев, Тешнярь, Кадада, Каслей-Кадада, Илимка, Камешкир, Красноярка, Елюзань, Кряжим, Юловка, Уза, Чардым, Верхозимка, Шукша, Няньга, Инра, Ржавец, Елшанка, Иванырс, Елань, Ардым, Вядя, Отвель, Сурка, Инра, Мшарка, Елюзань, Ольшанка, Рысевка, Керенка, Елшанка, Маис, Инза; река Хопер: около Беково; река Мокша у р. п. Мокшаны, сел Чернозерье и Наровчат; притоки р. Мокши: Скачки, Муромка, Медаевка, Сухой Широкоис, Исса, Малый Атмис; притоки р. Выши: Раевка, Вад и Кита	372	2011–2020	[1–2, 4–7, 14, 15, 22, 26, 28, 30, 35]
Водотоки с сильным антропогенным влиянием (в том числе р. Сура в черте г. Пенза)			
В районе с. Засечное, за плотиной ТЭЦ-1, после очистных сооружений, выше и ниже рек Мойка и Кашаевка	147	2011–2020	[5, 6, 17–19, 40]
Пойменные водоемы			
Старицы р. Суры в г. Пензе: Старая Сура, Алтарка, Барковка, Подковка, Калашный затон в Сосновке, Согласие, Маяк, Лесное; озера бассейна р. Суры: Долгое, Черное, Глубокое, Чапчор; Чичерово, Тростничковое; Селитьба; Лебязье; Ахлебиновка и Чертково; Ивановка. Озера бассейна р. Хопер: Зимовное, на участке «Островцовская лесостепь» Пензенского государственного заповедника и Алферьевский Гай.	251	2010–2021	[8, 12, 16, 19, 20, 31, 32, 38, 45, 46]

Окончание табл. 1

1	2	3	4
Надпойменные водоемы			
Сфагновые болота: Наскафтымское, Качимское (Шемьшейский р-н), Чибирлейское и Верхозимское (Кузнецкий р-н), Безымянное (Земетчинский р-н); болота с неполной выработкой торфа и зарастающие моховыми сплавинами: Иваньрс (Лунинский р-н), Большое Моховое (Елюзань), Ивановские (Лопатинский р-н), Светлое (Кузнецкий р-н), Моховое, Тростничковое, Чичерово (Белинский р-н); полностью выработанные торфяники: Гусиное (Лунинский р-н), Карасик и Круглое/Мертвое (Бессоновский р-н).	212	2003–2008	[6, 13, 34, 36, 37, 39, 43, 44]
Запруженные водоемы (пруды)			
Ласточка, Засака и Арбековский (г. Пенза); Чистые (Мокшанский р-н), Белый, Кутля, Тоузаковский, Сытинский и Белый ключ (Лунинский р-н); Урлейка, Архангельский и Кувака (Каменский р-н); Шалкеев, Чибирлей и Тютнярь (Кузнецкий р-н); Варварино (Тамалинский р-н); Елань, Горный, Танеевский и Крутец (Пензенский р-н); Тюрьевский (Вадинский р-н); Старо-Славкинский (Малосердобинский р-н); Николо-Райский (Городищенский р-н) Барский и Радовский (Башмаковский р-н), Вядя (Бессоновский р-н); Шиверга, Алферьевка, Золотаревский (у берега Пензенского водохранилища).	359	2010–2022	[6, 9–11, 21–25, 27, 30, 41, 47]
Копаные водоемы			
Автодром и карьер у р. Суры, Медпрепараты, Светлополянские дачи (г. Пенза).	77	2016–2020	[42]
Пензенское водохранилище			
По три пробы (справа, слева и в центре) взяты на трех створах в акватории водохранилища: сурский, узинский и срединный.	57	1993–2015	[3, 6, 29, 33]
Всего проб	1475		

В Пензенском водохранилище пробы отбирали по акватории с лодки, во всех остальных экосистемах – в прибрежной части с глубины 50–100 см. Во время сбора материала процеживали от 10 до 100 л поверхностной воды через сеть Апштейна (размер ячеек 64 мкм) в пластмассовые емкости и фиксировали 4 % раствором формалина. В лаборатории пробу зоопланктона сгущали до 200 мл отстаиванием. Затем всех особей зоопланктонных организмов определяли и подсчитывали в камере Богорова (объемом 2 мл) прямым микроскопированием (бинокляр ЛОМО МСП-1, увеличение $\times 40$). Определение видовой принадлежности экземпляра проводили под микроскопом (Биомед-6 ПР2, увеличение $\times 400$). При идентификации видов использовали общепринятые пособия [48–51]. Всего проанализировано 1475 проб зоопланктона и идентифицировано свыше 165 млн экземпляров гидробионтов.

Для анализа сообществ гидробионтов рассчитывали встречаемость отдельных видов в каждом из семи выделенных типов водных экосистем и во всех водных объектах. Была использована следующая шкала встречаемости:

широко распространенные виды – встречаемость более 50 %, промежуточные 25–50 %, редкие – менее 25 % [52]. Виды, которые обитают в разных группах водных экосистем, считали эвритопными. Данные по сообществам зоопланктона обрабатывали с помощью пакетов программ MS Excel и PAST 2.15 [53].

Результаты и обсуждение

За период исследования обнаружено 387 видов и морфологических форм зоопланктонных организмов. Из них коловраток – 264 (26 семейств, 68 %), ветвистоусых ракообразных – 75 (11 семейств, 20 %), веслоногих ракообразных – 48 (5 семейств, 12 %) видов (приложение).

Во всех семи типах водных экосистем отмечено 39 эвритопных видов: *Anuraeopsis fissa*, *Asplanchna priodonta*, *Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *B. diversicornis*, *B. quadridentatus*, *B. g. ancylognathus*, *Cephalodella gibba*, *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. c. tecta*, *K. quadrata*, *Lecane luna*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. major*, *Rotaria neptunia*, *Synchaeta pectinata*, *Testudinella patina*, *Trichocerca similis*, *T. tenuior*, *T. elongata*, *T. pusilla*, *T. rattus*, *Bosmina longirostris*, *B. coregoni*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *Disparalona rostrata*, *Graptoleberis testudinaria*, *Pleuroxus truncatus*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Eudiaptomus gracilis*, *Acanthocyclops venustus*, *Diacyclops lanquidoides*, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*. Еще 31 вид обнаружен в 6 типах водных экосистем: *Colurella uncinata*, *Lecane bulla*, *L. closterocerca*, *L. crenata*, *L. hamata*, *L. lunaris*, *L. scutata*, *Lepadella ovalis*, *L. patella*, *Mytilina crassipes*, *M. mucronata*, *Notholca squamula*, *Polyarthra eurypetra*, *P. vulgaris*, *Pompholyx sulcata*, *Synchaeta oblonga*, *Trichocerca brachyura*, *T. capucina*, *T. cylindrica*, *Alona rectangula*, *Alonella exigua*, *A. excisa*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Sida crystallina*, *Cyclops strenuus*, *Eucyclops serrulatus*, *E. speratus*, *Macrocyclus albidus*, *Thermocyclops crassus*. Перечисленные выше зоопланктонные организмы, составляющие 18 % от общего списка, также можно считать эвритопными в водоемах Пензенской области. В полученной сводке выделяется много видов, встречаемость которых <1 %, их доля почти 45 % от всех обнаруженных зоопланктеров.

Из элементов южного комплекса зоопланктонных организмов обнаружена коловратка *Keratella valga* и ветвистоусые ракообразные *Dunhevedia crassa*, *Tretocephala ambigua* [20, 54]. Впервые в городском Арбековском пруду найдена коловратка *Synchaeta kitina*, которая дополняет список холодолюбивых видов (род *Notholca*, *Conochiloides natans*, *Synchaeta tremula*, *Cyclops kolensis*), обнаруженных ранее [27]. Этот вид коловраток в Рыбинском водохранилище впервые был обнаружен в 2004 г. В настоящее время он доминирует зимой подо льдом и относится к видам-вселенцам [55]. Находка в пензенских водоемах коловратки *Synchaeta kitina* указывает на расселение вида и в южном направлении. В малой реке Елшанке впервые обнаружена коловратка *Aspelta angusta*, ранее не отмечавшаяся в Поволжье [26]. В пойменных водоемах найден вид ветвистоусого ракообразного *Eurycercus macracanthus*, редкий для Европейской части России [26].

Анализ распределения видового разнообразия в исследуемых экосистемах показал, что наибольшее число видов обнаружено в водотоках с незначительным антропогенным влиянием (61 % здесь и далее от общего числа видов). В копаных водоемах и водотоках с сильным антропогенным воздей-

ствием доли обнаруженных видов оказались ниже и почти не различаются между собой (39 и 42 % соответственно). На снижение числа видов зоопланктонных организмов в этих водных объектах, по-видимому, оказывает влияние антропогенная нагрузка городской среды. Меньше всего видов обнаружено в акватории Пензенского водохранилища (20 %) (рис. 1). Последующие исследования обитателей прибрежных участков водохранилища, в которых развивается высшая водная растительность, позволят увеличить список видов. Кроме того, выявленное низкое видовое разнообразие в водохранилище, возможно, связано с небольшим количеством проанализированных проб.

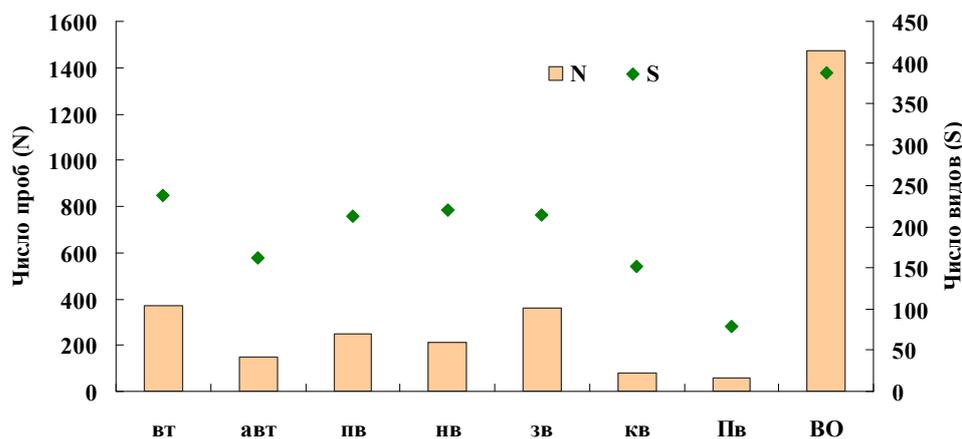


Рис. 1. Количество взятых проб и распределение числа видов в разных группах водных объектов: вт – водотоки с незначительным антропогенным влиянием, авт – водотоки с сильным антропогенным влиянием, пв – пойменные водоемы, нв – надпойменные водоемы, зв – запруженные водоемы (пруды), кв – копаные водоемы, Пв – Пензенское водохранилище, ВО – все водные объекты

По шкале встречаемости зоопланктонные организмы в каждой из водных экосистем распределились следующим образом. Широко распространенные виды, встречаемость которых составляет более 50 %, реже обнаруживаются в водотоках (1) и чаще – в Пензенском водохранилище (12). В пойменных водоемах широко распространенные виды не выявлены. Промежуточные виды, встречаемость которых составляет 25–50 %, чаще всего регистрируются в искусственных копаных водоемах (19), запруженных водоемах (16) и водотоках, испытывающих сильное антропогенное влияние (11) (рис. 2).

При ординации широко распространенных видов зоопланктонных организмов в выделенных группах водных объектов оказалось, что 47 % различий выявлено при сравнении обитателей водной акватории Пензенского водохранилища со всеми остальными (разделение по ГК1). По второй главной компоненте (ГК2) широко распространенные виды антропогенных копаных водоемов и прудов отличаются от всех остальных на 27 % (рис. 3).

Примечательно, что большинство широко распространенных видов в зоопланктонных сообществах водотоков с повышенным антропогенным влиянием (авт), в том числе и р. Сура в черте города, встречаются и среди обитателей Пензенского водохранилища. Эти данные подтверждают предположение, что в пределах города Пензы река Сура превращается в своем роде в «городское водохранилище» [56, 57].

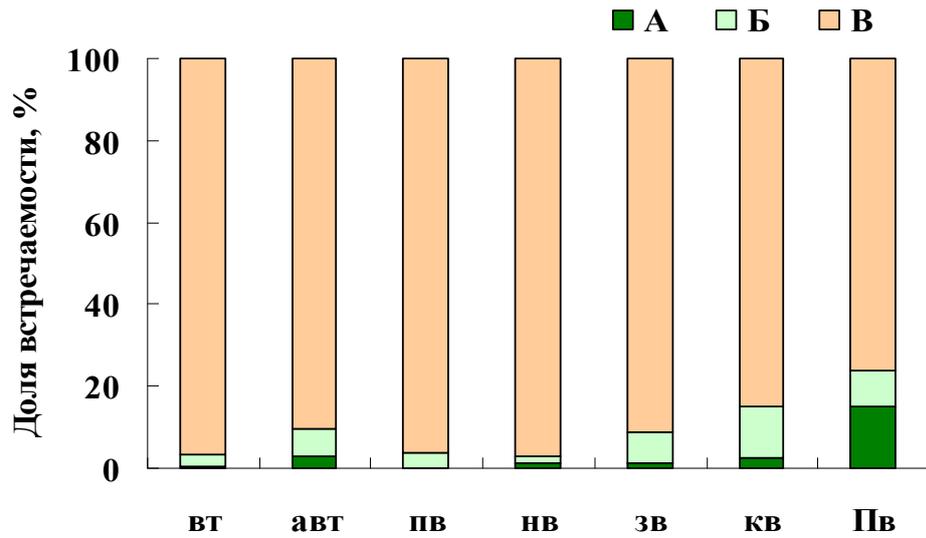


Рис. 2. Распределение зоопланктонных организмов по шкале встречаемости в разных группах водных объектов: А – широко распространенные, Б – промежуточные, В – редкие. Обозначения такие же, как на рис. 1

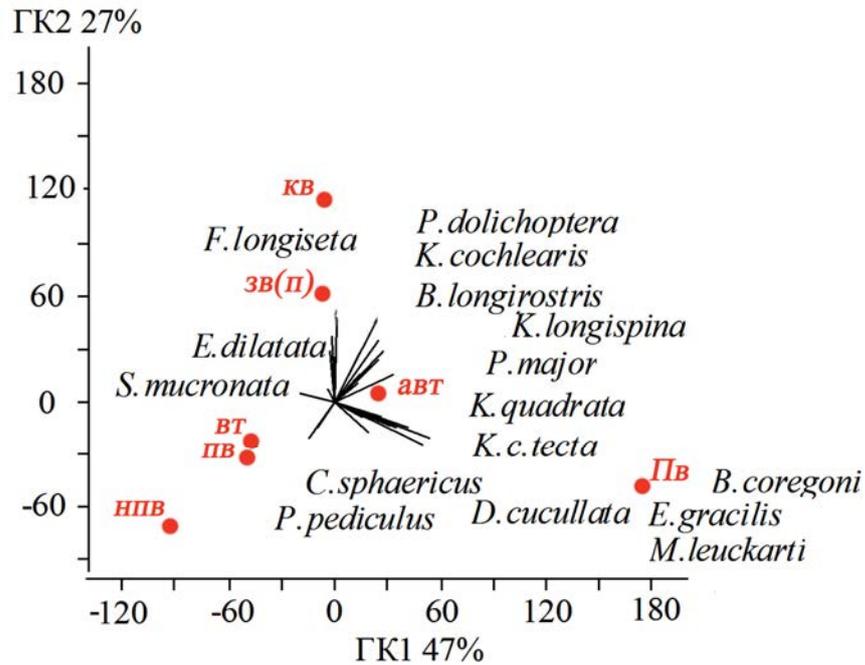


Рис. 3. Результаты ординации зоопланктонных сообществ по встречаемости широко распространенных видов методом анализа главных компонент. Обозначения такие же, как на рис. 1

Заключение

На территории Пензенской области обнаружено 387 видов и морфологических форм зоопланктонных организмов. Из них коловраток – 264, ветвистоусых ракообразных – 74, веслоногих ракообразных – 48 видов. При анали-

зе оказалось, что видовое разнообразие в пробах прибрежной зоны выше, чем в пробах, взятых на акватории Пензенского водохранилища. В связи с тем, что в последние годы был существенно расширен объем исследуемых водных экосистем региона, список видов зоопланктона, составленный 17 лет назад [6], увеличился на 126 таксонов.

Список литературы

1. Бузакова А. М. Годовая динамика зоопланктона реки Суры // Эколого-фаунистические исследования в нечерноземной зоне Европейской части СССР : межвуз. темат. сб. науч. работ. Саранск, 1978. С. 66–72.
2. Душин А. И., Бузакова А. М., Каменев А. Г. Фауна реки Суры. Саранск, 1983. С. 32–47.
3. Стойко Т. Г., Милованова Г. Ф. Зоопланктон Сурского водохранилища // ПОЛЕ. Научно-популярный экологический вестник. Пенза : ПГПУ, 1996. Вып. 1. С. 40–48.
4. Стойко Т. Г., Милованова Г. Ф., Ермилова С. Н. Некоторые данные к фауне зоопланктона водоемов Пензенской области // Проблемы охраны и рационального использования природных экосистем и биологических ресурсов : материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 125-летию И.И. Спрыгина. Пенза, 1998. С. 355–359.
5. Милованова Г. Ф. Экологический мониторинг зоопланктона р. Суры и Сурского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 189 с.
6. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А. Фаунистический обзор организмов зоопланктона Пензенских водных экосистем // Пензенское краеведение: опыт, перспективы развития : материалы обл. конф. Пенза, 2005. Т. II. С. 77–85.
7. Асанов А. Ю. Водные биологические ресурсы Пензенской области, река Сура // Вестник Астраханского государственного технического университета. Сер.: Рыбное хозяйство. 2016. № 2. С. 7–14.
8. Беккер Е. И. Видовой состав и структура зоопланктонного сообщества старичных водоемов г. Пензы // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. Сектор молодых ученых. 2007. № 7. С. 256–263.
9. Бурдова (Сенкевич) В. А. Доля ветвистоусых раков в сообществах трех прудов (Пензенская область) // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод : материалы Междунар. школы-конф. Кострома : Костромской печатный дом, 2012. С. 149–150.
10. Бурдова (Сенкевич) В. А., Стойко Т. Г. Оценка состояния прудов с использованием структурных параметров сообществ зоопланктона // Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование. М. : Буки Веди, 2013. С. 25–32.
11. Бурдова (Сенкевич) В. А. Динамика зоопланктонных сообществ прудов с разным антропогенным влиянием (Пензенская область) // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. 2014. № 5. С. 36–41.
12. Иванов А. И., Мазей Ю. А., Стойко Т. Г. Пойменные озера бассейна Суры в Пензенской области: современное состояние // Проблемы охраны и экологического мониторинга природных ландшафтов и биоразнообразия. Пенза : ПГСХА, 2006. С. 39–42.
13. Иванов А. И., Мазей Ю. А., Стойко Т. Г., Серебрякова Н. Н. Экосистемы моховых болот Пензенской области: современное состояние // Проблемы охраны и экологического мониторинга природных ландшафтов и биоразнообразия. Пенза : ПГСХА, 2006. С. 37–39.
14. Митрофанова Е. А., Стойко Т. Г. Зоопланктонные сообщества, как индикаторы состояния малых рек бассейна р. Суры // Индикация состояния окружающей среды: теория, практика, образование». М. : Буки Веди, 2013. С. 215–224.

15. Митрофанова Е. А., Стойко Т. Г. Оценка состояния малых рек в верховьях Суры по структурным параметрам зоопланктонных сообществ // XXI век: итоги прошлого и проблемы настоящего плюс. 2014. № 5. С. 48–55.
16. Пастухова Ю. А. Антропогенное влияние на зоопланктонное сообщество реки Старая Сура (г. Пенза) // Антропогенная трансформация природной среды. 2018. Вып. 4. С. 181–185.
17. Пастухова Ю. А. Изменение зоопланктонного сообщества р. Суры в черте г. Пензы спустя 20 лет // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2019. С. 377–378.
18. Пастухова Ю. А., Сенкевич В. А. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea, Cladocera) реки Сура (г. Пенза) // Актуальные проблемы изучения ракообразных : материалы конф., посвящ. 90-летию со дня рождения Н. Н. Смирнова. Борок, 2018. С. 126–130.
19. Пастухова Ю. А., Стойко Т. Г., Смирнов Д. Г. [и др.] Зоопланктонные сообщества в новом и старом руслах р. Суры на территории г. Пензы // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 1. С. 57–73.
20. Подшивалина В. Н. К вопросу о встречаемости южных элементов фауны в составе планктона водоемов ненарушенных территорий Приволжской возвышенности // Труды Мордовского государственного природного заповедника имени П. Г. Смирновича. Саранск ; Пушкина, 2016. Вып. 17. С. 179–182.
21. Сенкевич В. А. Динамика зоопланктонных сообществ прудов лесостепного Поволжья (Пензенская область) // Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 70-летию кафедры «Зоология и экология» Пензенского государственного университета и памяти проф. В. П. Денисова. Пенза : Изд-во ПГУ, 2016. С. 88.
22. Сенкевич В. А. Сообщества зоопланктона малых рек и искусственных водоемов лесостепной зоны западных склонов Приволжской возвышенности (на примере Пензенской области) : дис. ... канд. биол. наук. Пенза : Изд-во ПГУ, 2019. 191 с.
23. Сенкевич (Бурдова) В. А., Стойко Т. Г. Сообщества гидробионтов (зоопланктон и зообентос) Архангельского пруда в Каменском р-не // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2015. № 2. С. 84–93.
24. Сенкевич В. А., Стойко Т. Г. Зоопланктонное сообщество пруда на р. Урлейка в Пензенском районе // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2015. № 3. С. 32–41.
25. Сенкевич В. А., Стойко Т. Г. Структура зоопланктонных сообществ прудов в Пензенской области (2013 г.) // Экологический сборник 5 : тр. молодых ученых Поволжья. Тольятти : ИЭВБ РАН «Кассандра», 2015. С. 338–344.
26. Сенкевич В. А., Стойко Т. Г. Обнаружение коловратки *Aspelta angusta* (Ploimida, Dicranophoridae) в бассейне р. Суры (Среднее Поволжье) // Зоологический журнал. 2016. Т. 95, № 12. С. 1396–1398.
27. Сенкевич В. А., Стойко Т. Г. Зоопланктонное сообщество как индикатор состояния Арбековского пруда (г. Пенза) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022. № 3. С. 74–87. doi:10.21685/2307-9150-2022-3-7
28. Сенкевич В. А., Стойко Т. Г., Цыганов А. Н. Пространственная и сезонная динамика зоопланктонных сообществ малых рек лесостепной зоны // Биология внутренних вод. 2018. № 4. С. 47–53.
29. Сенкевич В. А., Цыганов А. Н., Стойко Т. Г. Зоопланктонное сообщество Пензенского водохранилища // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2016. № 1. С. 35–49.
30. Сенкевич В. А., Цыганов А. Н., Стойко Т. Г. Видовая структура сообщества зоопланктона малых рек и искусственных водоемов лесостепной зоны Приволжской возвышенности (на примере Пензенской области) // Экологический сборник 6 :

- тр. молодых ученых Поволжья. Тольятти : ИЭВБ РАН «Кассандра», 2017. С. 358–362.
31. Стойко Т. Г. Зоопланктон // Международный инновационный проект «Ноополис Луговой». Проблемы экологической реабилитации природной среды русской деревни. М. : Научная книга, 2002. Т. 1. С. 72–84.
 32. Стойко Т. Г. Зоопланктонные сообщества озер Зимовное и Чапчор (Пензенская область) // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды : материалы III Междунар. науч. конф. Минск : Изд. центр БГУ, 2007. С. 258–259.
 33. Стойко Т. Г. Видовое разнообразие, распределение и структура *Cladocera* Пензенского водохранилища // Ветвистоусые ракообразные: систематика и биология. Нижний Новгород : Вектор ТИС. 2007. С. 332–335.
 34. Стойко Т. Г., Бурдова В. А., Мазей Ю. А. Зоопланктонные сообщества заболочивающихся озер возвышенности «Сурская шишка» (Среднее Поволжье) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2013. № 4. С. 36–44.
 35. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А. Зоопланктонное сообщество малой реки Инры (Пензенская область) // Экологические и фаунистические исследования в Поволжье : материалы Всерос. науч.-практ. конф., посвящ. 70-летию ЕГФ УлГПУ. Ульяновск : УлГПУ, 2004. С. 134–138.
 36. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А. Структура сообщества зоопланктона озера «Большое Моховое» // Охрана биологического разнообразия и развитие охотничьего хозяйства России : материалы Всерос. науч.-практ. конф. Пенза : ПГСХУ, 2005. С. 70–72.
 37. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А. Фауна гидробионтов и трофические связи в химически загрязненном выработанном торфянике – озере Моховом // Просвещение. Проблемы и перспективы. 2008. № 1. С. 74–77.
 38. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А., Куликовский М. С., Митропольская И. В. Структура зоопланктонного сообщества озера Зимовного (Бековский район, Пензенская область) в июле–октябре 2002 г. // Охрана растительного и животного мира Поволжья и сопредельных территорий : материалы Всерос. конф., посвящ. 130-летию И. И. Спрыгина. Пенза, 2003. С. 238–240.
 39. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А., Цыганов А. Н., Тихоненков Д. В. Структура сообщества зоогидробионтов в озере, испытавшем влияние уничтожения химического оружия // Известия РАН. Серия биологическая. 2006. № 2. С. 225–231.
 40. Стойко Т. Г., Пашкова Г. Ф., Ильин И. В., Мазей Ю. А. Гидробионты малых рек в окрестностях города Пензы // Известия ПГПУ им. В. Г. Белинского. 2012. № 29. С. 165–172.
 41. Стойко Т. Г., Сенкевич (Бурдова) В. А., Мазей Ю. А. Популяционная динамика коловраток рода *Asplanchna* пруда на реке Урлейка (бассейн реки Суры, правый приток Волги) // Поволжский экологический журнал. 2016. № 3. С. 312–319.
 42. Стойко Т. Г., Сенкевич В. А., Пастухова Ю. А. Особенности структуры и временной динамики зоопланктонных сообществ малых искусственных водоемов урбанизированных территорий (на примере г. Пензы) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 4. С. 67–78.
 43. Стойко Т. Г., Цыганов А. Н. Восстановление болотной экосистемы и развитие зоопланктонного сообщества в озере Моховое (Пензенская область) // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН. Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2019. С. 459–461.
 44. Чистякова А. А., Стойко Т. Г. Биота озера Мохового (Круглого, Мертвого) // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке : материалы Всерос. науч. конф. Саратов, 2001. С. 175–178.

45. Bashinskiy I. V., Senkevich V. A., Stoyko T. G. et al. Forest-steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and biodiversity // *Limnologica*. 2019. № 74. P. 14–22.
46. Bekker E. I., Kotov A. A., Taylor D. J. A revision of the subgenus *Eurycercus* (*Eurycercus*) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with description of a new species from Alaska // *Zootaxa*. 2012. Vol. 3206. P. 1–40.
47. Burdova (Senkevich) V. A., Stojko T. G. Zooplankton communities of pounds from forest steppe Volga Region (Penza Region) // Биоразнообразие. Экология. Адаптация. Эволюция : материалы V Междунар. конф. молодых ученых. Одесса : Печатьный дом, 2011. С. 82.
48. Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР (Rotatoria). Л. : Наука, 1970. 744 с.
49. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А. Планктонные коловратки пензенских водоемов. Пенза : ПГПУ им. В. Г. Белинского, 2006. 135 с.
50. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон / ред. В. Р. Алексеев. СПб. : КМК, 2010. Т. 1. 495 с.
51. Стойко Т. Г., Мазей Ю. А., Сенкевич В. А. Планктонные коловратки пензенских водоемов : монография. Пенза : Изд-во ПГУ, 2016. 166 с.
52. Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Фундаментальный обзор индексов обилия и доминирования. Деп. в ВИНИТИ 08.12.1987. № 8593-B87. 63 с.
53. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. 2001. № 4. 9 p.
54. Пидгайко М. Л. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. М. : Наука, 1984. 208 с.
55. Лазарева В. И. Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М. : РАН, 2018. 456 с.
56. Иванов А. И., Чернышов Н. В., Кузин Е. Н. Природные условия Пензенской области. Современное состояние. Т. 1. Геологическая среда, рельеф, климат, поверхностные воды, почвы, растительный покров: монография. Пенза : РИО ПГАУ, 2017. 236 с.
57. Асанов А. Ю. Рыбохозяйственное значение водохранилищ, образованных русловыми водоподъемными сооружениями // *Сурский вестник*. 2019. № 3. С. 22–28.

References

1. Buzakova A.M. Annual dynamics of zooplankton in the Sura River. *Ekologo-faunisticheskie issledovaniya v nechernozemnoy zone Evropeyskoy chasti SSSR: mezhyuz. temat. sb. nauch. rabot = Ecological and faunistic research in the nonchernozem zone of the European part of the USSR: interuniversity collected articles*. Saransk, 1978:66–72. (In Russ.)
2. Dushin A.I., Buzakova A.M., Kamenev A.G. *Fauna reki Sury = Fauna of the Sura river*. Saransk, 1983:32–47. (In Russ.)
3. Stoyko T.G., Milovanova G.F. Zooplankton of the Sura reservoir. *POLE. Nauchno-populyarnyy ekologicheskiy vestnik = POLE. Popular science ecological bulletin*. Penza: PGPU, 1996;(1):40–48. (In Russ.)
4. Stoyko T.G., Milovanova G.F., Ermilova S.N. Some data on the fauna of zooplankton in water bodies of Penza region. *Problemy okhrany i ratsional'nogo ispol'zovaniya prirodnykh ekosistem i biologicheskikh resursov: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 125-letiyu I.I. Sprygina = Problems of protection and rational use of natural ecosystems and biological resources: proceedings of the All-Russian scientific and practical conference dedicated to the 125th anniversary of I.I. Sprygin*. Penza, 1998:355–359. (In Russ.)
5. Milovanova G.F. Ecological monitoring of zooplankton of the Sura river and Sura reservoir. PhD dissertation. Moscow, 2000:189. (In Russ.)

6. Stoyko T.G., Mazey Yu.A. Faunistic review of zooplankton organisms in Penza water ecosystems. *Penzenskoe kraevedenie: opyt, perspektivy razvitiya: materialy obl. konf. = Penza local history: experience, development prospects: proceedings of regional conference*. Penza, 2005;II:77–85. (In Russ.)
7. Asanov A.Yu. Aquatic biological resources of Penza region, Sura river. *Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Ser.: Rybnoe khozyaystvo = Bulletin of Astrachan State Technical University. Series: Fisheries*. 2016;(2):7–14. (In Russ.)
8. Bekker E.I. Species composition and structure of the zooplankton community of Penza lakes. *Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo. Sektor molodykh uchennykh = Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinskiy. Sector of young scientists*. 2007;(7):256–263. (In Russ.)
9. Burdova (Senkevich) V.A. Share of cladocerans in the communities of three ponds (Penza region). *Aktual'nye problemy izucheniya rakoobraznykh kontinental'nykh vod: materialy Mezhdunar. shkoly-konf. = Actual problems of studying crustaceans in continental waters: proceedings of the International school conference*. Kostroma: Kostromskoy pechatnyy dom, 2012:149–150. (In Russ.)
10. Burdova (Senkevich) V.A., Stoyko T.G. Assessment of the state of ponds using the structural parameters of zooplankton communities. *Indikatsiya sostoyaniya okruzhayushchey sredy: teoriya, praktika, obrazovanie = Indication of the state of the environment: theory, practice, education*. Moscow: Buki Vedi, 2013:25–32. (In Russ.)
11. Burdova (Senkevich) V.A. Dynamics of zooplankton communities in ponds with different anthropogenic influence (Penza region). *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego plyus = The 21st century: the results of the past and the problems of the present plus*. 2014;(5):36–41. (In Russ.)
12. Ivanov A.I., Mazey Yu.A., Stoyko T.G. Floodplain lakes of the Sura basin in the Penza region: current state. *Problemy okhrany i ekologicheskogo monitoringa prirodnykh landshaftov i bioraznoobraziya = Problems of protection and ecological monitoring of natural landscapes and biodiversity*. Penza: PGSKhA, 2006:39–42. (In Russ.)
13. Ivanov A.I., Mazey Yu.A., Stoyko T.G., Serebryakova N.N. Ecosystems of moss swamps in Penza region: current state. *Problemy okhrany i ekologicheskogo monitoringa prirodnykh landshaftov i bioraznoobraziya = Issues of protection and ecological monitoring of natural landscapes and biodiversity*. Penza: PGSKhA, 2006:37–39. (In Russ.)
14. Mitrofanova E.A., Stoyko T.G. Zooplankton communities as indicators of the state of small rivers in the basin of the Sura river. *Indikatsiya sostoyaniya okruzhayushchey sredy: teoriya, praktika, obrazovanie = Indication of the state of the environment: theory, practice, education*. Moscow: Buki Vedi, 2013:215–224. (In Russ.)
15. Mitrofanova E.A., Stoyko T.G. Assessment of the state of small rivers in the upper reaches of the Sura river on the basis of structural parameters of zooplankton communities. *XXI vek: itogi proshlogo i problemy nastoyashchego plyus = The 21st century: the results of the past and the problems of the present plus*. 2014;(5):48–55. (In Russ.)
16. Pastukhova Yu.A. Anthropogenic impact on the zooplankton community of the Staraya Sura River (Penza). *Antropogennaya transformatsiya prirodnoy sredy = Anthropogenic transformation of the natural environment*. 2018;(4):181–185. (In Russ.)
17. Pastukhova Yu.A. Changes in the zooplankton community of the Sura river within the city of Penza after 20 years. *XII S"ezd Gidrobiologicheskogo obshchestva pri RAN = The 12th Congress of the Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences*. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2019:377–378. (In Russ.)
18. Pastukhova Yu.A., Senkevich V.A. Cladocera (Crustacea, Cladocera) of the Sura river (Penza). *Aktual'nye problemy izucheniya rakoobraznykh: materialy konf., posvyashch. 90-letiyu so dnya rozhdeniya N.N. Smirnova = Issues of studying crustaceans: proceedings of the conference dedicated to the 90th anniversary of N.N. Smirnov*. Borok, 2018:126–130. (In Russ.)

19. Pastukhova Yu.A., Stoyko T.G., Smirnov D.G. et al. Zooplankton communities in the new and old channels of the Sura river in Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2021;(1):57–73. (In Russ.)
20. Podshivalina V.N. On the issue of the occurrence of southern elements of the fauna in the composition of plankton in water bodies of undisturbed territories of the Volga Upland. *Trudy Mordovskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika imeni P.G. Smirdovicha = Proceedings of Mordovian State Natural Reserve named after P.G. Smirdovich*. Saransk; Pushta, 2016;(17):179–182. (In Russ.)
21. Senkevich V.A. Dynamics of zooplankton communities in ponds of the forest-steppe Volga region (Penza region). *Aktual'nye voprosy sovremennoy zoologii i ekologii zhivotnykh: materialy Vseros. nauch. konf., posvyashch. 70-letiyu kafedry «Zoologiya i ekologiya» Penzenskogo gosudarstvennogo universiteta i pamyati prof. V.P. Denisova = Issues of modern zoology and animal ecology: proceedings of the All-Russian scientific conference dedicated to the 70th anniversary of the sub-department of zoology and ecology of Penza State University and commemorating professor V.P. Denisov*. Penza: Izd-vo PGU, 2016:88. (In Russ.)
22. Senkevich V.A. Zooplankton communities in small rivers and artificial reservoirs of the forest-steppe zone of the western slopes of the Volga Upland (by the example of Penza region). PhD dissertation. Penza: Izd-vo PGU, 2019:191. (In Russ.)
23. Senkevich (Burdova) V.A., Stoyko T.G. Communities of hydrobionts (zooplankton and zoobenthos) of the Arkhangelsky pond in Kamenka district. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2015;(2):84–93. (In Russ.)
24. Senkevich V.A., Stoyko T.G. Zooplankton community of the pond on the river Urleyka in Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2015;(3):32–41. (In Russ.)
25. Senkevich V.A., Stoyko T.G. The structure of zooplankton communities in ponds in the Penza region (2013). *Ekologicheskii sbornik 5: tr. molodykh uchenykh Povolzh'ya = Environmental Compilation 5: collected papers of young scientists of Volga region*. Tolyatti: IEVB RAN «Kassandra», 2015:338–344. (In Russ.)
26. Senkevich V.A., Stoyko T.G. Detection of the rotifer *Aspelta angusta* (Ploimida, Dicranophoridae) in the basin of the river Sura (Middle Volga region). *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2016;95(12):1396–1398. (In Russ.)
27. Senkevich V.A., Stoyko T.G. Zooplankton community as an indicator of the Arbekovsky pond's state (Penza). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2022;(3):74–87. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2022-3-7
28. Senkevich V.A., Stoyko T.G., Tsyganov A.N. Spatial and seasonal dynamics of zooplankton communities in small rivers in the forest-steppe zone. *Biologiya vnutrennikh vod = Biology of inland waters*. 2018;(4):47–53. (In Russ.)
29. Senkevich V.A., Tsyganov A.N., Stoyko T.G. Zooplankton community of the Penza reservoir. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2016;(1):35–49. (In Russ.)
30. Senkevich V.A., Tsyganov A.N., Stoyko T.G. Species structure of the zooplankton community in small rivers and artificial reservoirs of the forest-steppe zone of the Volga Upland (by the example of Penza region). *Ekologicheskii sbornik 6: tr. molodykh uchenykh Povolzh'ya = Environmental Compilation 6: collected papers of young scientists of Volga region*. Tolyatti: IEVB RAN «Kassandra», 2017:358–362. (In Russ.)
31. Stoyko T.G. Zooplankton. *Mezhdunarodnyy innovatsionnyy proekt «Noopolis Lugovoy»*. *Problemy ekologicheskoy rehabilitatsii prirodnoy sredy russkoy derevni =*

- International innovation project "Noopolis Lugovoy". Issues of ecological rehabilitation of the natural environment of the Russian village.* Moscow: Nauchnaya kniga, 2002;1:72–84. (In Russ.)
32. Stoyko T.G. Zooplankton communities of lakes Zimovnoye and Chapchor (Penza region). *Ozernye ekosistemy: biologicheskie protsessy, antropogennaya trans-formatsiya, kachestvo vody: materialy III Mezhdunar. nauch. konf. = Lake ecosystems: biological processes, anthropogenic transformation, water quality: proceedings of the 3rd International scientific conference.* Minsk: Izd. tsentr BGU, 2007:258–259. (In Russ.)
 33. Stoyko T.G. Species diversity, distribution and structure of the Cladocera of the Penza reservoir. *Vetvistousye rakoobraznye: sistematika i biologiya = Cladocera: systematics and biology.* Nizhniy Novgorod: Vektor TiS. 2007:332–335. (In Russ.)
 34. Stoyko T.G., Burdova V.A., Mazey Yu.A. Zooplankton communities of swampy lakes of the Surskaya Shishka Upland (Middle Volga Region). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2013;(4):36–44. (In Russ.)
 35. Stoyko T.G., Mazey Yu.A. Zooplankton community of the small river Inra (Penza region). *Ekologicheskie i faunisticheskie issledovaniya v Povolzh'e: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf., posvyashch. 70-letiyu EGF UIGPU = Ecological and faunal research in the Volga region: proceedings of the All-Russian scientific and practical conference dedicated to the 70th anniversary of the faculty of natural sciences and geography of Ulyanovsk State Pedagogical University.* Ulyanovsk: UIGPU, 2004:134–138. (In Russ.)
 36. Stoyko T.G., Mazey Yu.A. The structure of the zooplankton community of lake Bolshoe Mokhovoe. *Okhrana biologicheskogo raznoobraziya i razvitie okhotnich'ego khozyaystva Rossii: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf. = Protection of biological diversity and development of the hunting economy in Russia: proceedings of the All-Russian scientific and practical conference.* Penza: PGSKhU, 2005:70–72. (In Russ.)
 37. Stoyko T.G., Mazey Yu.A. Hydrobiont fauna and trophic relationships in a chemically polluted depleted peat bog - Mokhovoe Lake. *Prosveshchenie. Problemy i perspektivy = Education. Issues and prospects.* 2008;(1):74–77. (In Russ.)
 38. Stoyko T.G., Mazey Yu.A., Kulikovskiy M.S., Mitropol'skaya I.V. Structure of the zooplankton community of Lake Zimovnoe (Bekovo district, Penza region) in July-October 2002. *Okhrana rastitel'nogo i zhivotnogo mira Povolzh'ya i sopredel'nykh territoriy: materialy Vseros. konf., posvyashch. 130-letiyu I.I. Sprygina = Protection of flora and fauna of the Volga region and adjacent territories: proceedings of the All-Russian conference dedicated to the 130th anniversary of I.I. Sprygin.* Penza, 2003:238–240. (In Russ.)
 39. Stoyko T.G., Mazey Yu.A., Tsyganov A.N., Tikhonenkov D.V. The structure of the community of zoohydrobionts in the lake affected by the destruction of chemical weapons. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya = Proceedings of the Russian Academy of Sciences.* Series: biological. 2006;(2):225–231. (In Russ.)
 40. Stoyko T.G., Pashkova G.F., Il'in I.V., Mazey Yu.A. Hydrobionts of small rivers in the vicinity of Penza. *Izvestiya PGPU im. V.G. Belinskogo = Proceedings of Penza State Pedagogical University named after V.G. Belinsky.* 2012;(29):165–172. (In Russ.)
 41. Stoyko T.G., Senkevich (Burdova) V.A., Mazey Yu.A. Population dynamics of Asplanchna in the pond on the Urleika River (Sura River basin, the right tributary of the Volga river). *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal = Ecological journal of Volga region.* 2016;(3):312–319. (In Russ.)
 42. Stoyko T.G., Senkevich V.A., Pastukhova Yu.A. Features of the structure and temporal dynamics of zooplankton communities of small artificial reservoirs in urban areas (by the example of Penza). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennyye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2021;(4):67–78. (In Russ.)

43. Stoyko T.G., Tsyganov A.N. Restoration of the bog ecosystem and development of the zooplankton community in Lake Mokhovoye (Penza region). *XII S"ezd Gidrobiologicheskogo obshchestva pri RAN = The 12th Congress of Hydrobiological Society of the Russian Academy of Sciences*. Petrozavodsk: KarNTs RAN, 2019:459–461. (In Russ.)
44. Chistyakova A.A., Stoyko T.G. Biota of Lake Mokhovoye (Krugloye, Mertvoye). *Fundamental'nye i prikladnye aspekty funktsionirovaniya vodnykh ekosistem: problemy i perspektivy gidrobiologii i ikhtiologii v XXI veke: materialy Vseros. nauch. konf. = Fundamental and applied aspects of the functioning of aquatic ecosystems: issues and prospects of hydrobiology and ichthyology in the 21st century: proceedings of the All-Russian scientific conference*. Saratov, 2001:175–178. (In Russ.)
45. Bashinskiy I.V., Senkevich V.A., Stoyko T.G. et al. Forest-steppe oxbows in limnophase – Abiotic features and biodiversity. *Limno-logica*. 2019;(74):14–22.
46. Bekker E.I., Kotov A.A., Taylor D.J. A revision of the subgenus Eurycercus (Eurycercus) Baird, 1843 emend. nov. (Cladocera: Eurycercidae) in the Holarctic with description of a new species from Alaska. *Zootaxa*. 2012;3206:1–40.
47. Burdova (Senkevich) V.A., Stoyko T.G. Zooplankton communities of pounds from forest steppe Volga Region (Penza Region). *Bioraznoobrazie. Ekologiya. Adaptatsiya. Evolyutsiya: materialy V Mezhdunar. konf. molodykh uchenykh = Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution: proceedings of the 5th conference of young scientists*. Odessa: Pechatnyy dom, 2011:82.
48. Kutikova L.A. *Kolovratki fauny SSSR (Rotatoria) = Rotifers fauna of the USSR (Rotatoria)*. Leningrad: Nauka, 1970:744. (In Russ.)
49. Stoyko T.G., Mazey Yu.A. *Planktonnye kolovratki penzenskikh vodoemov = Planktonic rotifers of Penza water bodies*. Penza: PGPU im. V.G. Belinskogo, 2006:135. (In Russ.)
50. Alekseev V.R. (ed.) *Opredelitel' zooplanktona i zoobentosa presnykh vod Evropeyskoy Rossii. Zooplankton = Key to zooplankton and zoobenthos in fresh waters of the European Russia. Zooplankton*. Saint Petersburg: KMK, 2010:1:495. (In Russ.)
51. Stoyko T.G., Mazey Yu.A., Senkevich V.A. *Planktonnye kolovratki penzenskikh vodoemov: monografiya = Planktonic rotifers of Penza water bodies: monograph*. Penza: Izd-vo PGU, 2016:166. (In Russ.)
52. Bakanov A.I. Quantifying dominance in ecological communities. *Fundamental'nyy obzor indeksov obiliya i dominirovaniya. Dep. v VINITI 08.12.1987. № 8593-V87. 63 s. = A fundamental review of abundance and dominance indices. Deposition in the All-Russian Institute of Scientific and Technical Information in December 8, 1987 No. 8596-V87. 63 pages*. (In Russ.)
53. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;(4):9.
54. Pidgayko M.L. *Zooplankton vodoemov Evropeyskoy chasti SSSR = Zooplankton in water bodies of the European part of the USSR*. Moscow: Nauka, 1984:208. (In Russ.)
55. Lazareva V.I. *Struktura i funktsionirovanie ekosistemy Rybinskogo vodokhranilishcha v nachale XXI veka = Structure and functioning of the ecosystem of the Rybinsk reservoir at the beginning of the 21st century*. Moscow: RAN, 2018:456. (In Russ.)
56. Ivanov A.I., Chernyshov N.V., Kuzin E.N. *Prirodnye usloviya Penzenskoy oblasti. Sovremennoe sostoyanie. T. 1. Geologicheskaya sreda, rel'ef, klimat, poverkhnostnye vody, pochvy, rastitel'nyy pokrov: monografiya = Natural conditions of Penza region. Current state. Volume 1. Geological environment, relief, climate, surface waters, soils, vegetation cover: monograph*. Penza: RIO PGAU, 2017:236. (In Russ.)
57. Asanov A.Yu. The fishery significance of reservoirs formed by channel water-lifting structures. *Surskiy vestnik = Sursky vestnik*. 2019;(3):22–28. (In Russ.)

Приложение

Таблица П.1

Фаунистический состав планктона водных экосистем Пензенской области

Виды	Встречаемость, доля проб, в которых обнаружен вид от числа проб в каждой водной экосистеме (* < 1%)							
	водотоки с незначительным антропогенным влиянием	водотоки с сильным антропогенным влиянием	пойменные водоемы	надпойменные водоемы	запруженные водоемы (пруды)	копанные водоемы	Пензенское водохранилище	все исследованные водные объекты
	1	2	3	4	5	6	7	8
ROTIFERA								
Archiorotatoria								
Bdelloida								
Сем. Philodinidae								
<i>Dissotrocha aculeata</i> (Ehrenberg, 1832)	7	–	–	3	–	–	–	2
<i>Habrotrocha constricta</i> (Dujardin, 1841)	–	–	–	*	–	–	–	*
<i>Philodina acuticornis</i> (Murray, 1902)	3	2	–	–	–	–	–	1
<i>Rotaria neptunia</i> (Ehrenberg, 1832)	9	4	8	2	9	3	2	7
<i>R. rotatoria</i> (Pallas, 1776)	1	–	–	3	1	–	–	1
<i>R. socialis</i> (Kellicott, 1888)	–	–	*	*	*	–	–	*
<i>R. tardigrada</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	1	4	*	–	–	1
Сем. Lecanidae								
<i>Lecane (s.str.) brachydactyla</i> (Stenroos, 1898)	*	–	*	21	–	–	–	3
<i>L. (s.str.) curvicornis</i> (Murray, 1913)	–	–	–	*	–	1	–	*
<i>L. (s.str.) doryssa</i> Harring, 1914	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) elegans</i> Harring, 1914	–	2	–	–	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) elongata</i> Harring & Myers, 1926	–	–	–	*	–	1	–	*
<i>L. (s.str.) elsa</i> Hauer, 1931	–	–	1	–	–	3	–	*
<i>L. (s.str.) flexilis</i> (Gosse, 1886)	1	–	–	2	3	–	–	1
<i>L. (s.str.) inermis</i> (Bryce, 1892)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) intrasinuata</i> (Olofsson, 1917)	–	–	–	3	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	–	–	2	1	2	–	–	1
<i>L. (s.str.) luna</i> (Müller, 1776)	10	14	14	7	21	17	5	13

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>L. (s.str.) l. balatonica</i> Varga, 1945	–	–	2	–	*	–	–	*
<i>L. (s.str.) l. presumpta</i> Ahlstrom, 1938	–	–	–	1	*	–	–	*
<i>L. (s.str.) mira</i> (Murray, 1913)	–	–	–	5	–	–	–	1
<i>L. (s.str.) ohioensis</i> (Herrick, 1885)	–	–	2	–	*	–	–	*
<i>L. (s.str.) signifera ploenensis</i> (Voigt, 1902)	–	–	*	1	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) stichaea</i> Harring, 1913	–	1	1	14	1	–	–	2
<i>L. (s.str.) s. methoria</i> Harring & Myers, 1926	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) subtilis</i> Harring & Myers, 1926	–	–	–	1	–	1	–	*
<i>L. (s.str.) tenuiseta</i> Harring, 1914	–	1	–	–	1	–	–	*
<i>L. (s.str.) ungulata</i> (Gosse, 1887)	–	–	–	6	1	1	–	1
<i>Lecane (Monostyla) acus</i> (Harring, 1913)	–	–	–	2	*	–	–	*
<i>L. (M.) arcuata</i> (Bryce, 1891)	2	11	2	2	5	–	–	3
<i>L. (M.) bulla</i> (Gosse, 1886)	12	20	13	17	21	22	–	16
<i>L. (M.) closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	10	12	3	7	16	21	–	10
<i>L. (M.) constricta</i> (Murray)	–	–	–	22	*	1	–	3
<i>L. (M.) copeis</i> (Harring & Myers, 1926)	–	–	–	–	–	–	2	*
<i>L. (M.) cornuta rotunda</i> (Fadeev, 1927)	–	–	–	–	–	4	–	*
<i>L. (M.) crenata</i> (Harring, 1913)	2	5	1	20	1	4	–	5
<i>L. (M.) elachis</i> (Harring & Myers, 1926)	*	2	–	1	–	–	–	*
<i>Lecane elegans</i> Harring, 1914	–	1	–	–	–	–	–	*
<i>L. (M.) hamata</i> (Stokes, 1896)	3	5	2	1	9	4	–	4
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	11	10	4	39	7	6	–	12
<i>L. (M.) pygmaea</i> (Daday, 1897)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>L. (M.) pyriformis</i> (Daday, 1905)	1	1	7	–	3	1	–	2
<i>L. (M.) quadridentata</i> (Ehrenberg, 1832)	1	2	3	–	3	–	–	2
<i>L. (M.) scutata</i> (Harring & Myers, 1926)	4	1	*	3	9	–	2	4
<i>L. (M.) stenroosi</i> (Meissner, 1908)	3	2	–	–	2	1	–	2
Сем. Proalidae								
<i>Proales decipiens</i> (Ehrenberg, 1832)	*	7	*	5	1	3	–	2
<i>P. sigmoidea</i> (Skorikov, 1896)	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>P. sordida</i> Gosse, 1886	2	–	–	–	–	–	–	*
<i>P. theodora</i> (Gosse, 1887)	2	–	–	–	–	–	–	*
Сем. Epiphanidae								
<i>Epiphanes senta</i> (Müller, 1773)	*	–	–	–	–	1	–	*
<i>Proalides tentaculatus</i> Beauchamp, 1907	–	–	–	–	–	1	–	*

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
Сем. Euchlanidae								
<i>Euchlanis arenosa</i> Myers, 1936	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>E. deflexa</i> Gosse, 1951	4	2	1	–	1	1	–	2
<i>E. dilatata</i> Ehrenberg, 1832	51	52	22	5	40	23	16	34
<i>E. d. unisetata</i> Leydig, 1854	–	–	–	2	1	–	–	*
<i>E. lucksiana</i> Hauer, 1930	7	10	1	3	4	–	–	4
<i>E. incisa</i> Carlin, 1939	3	9	4	5	–	–	–	3
<i>E. lyra</i> Hudson	6	8	2	–	3	–	–	3
<i>E. l. larga</i> Kutikova, 1959	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>E. meneta</i> Myers, 1930	*	–	–	1	–	1	–	*
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	–	–	9	4	–	–	–	2
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>Eudactylota eudactylota</i> (Gosse, 1886)	–	–	1	1	1	6	–	1
Сем. Brachionidae								
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)	4	5	17	4	17	4	10	10
<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	25	35	19	6	45	45	53	29
<i>B. a. aestivus</i> Skorikov, 1914	–	1	–	–	–	–	–	*
<i>B. a. bidens</i> Plate, 1886	*	–	3	–	–	–	–	1
<i>B. bennini</i> Leissling, 1924	4	–	–	–	1	1	–	1
<i>B. bidentata</i> Anderson, 1889	2	2	–	–	3	–	–	1
<i>B. budapestiensis</i> Daday, 1885	2	2	–	–	10	–	7	4
<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1776	15	19	11	3	18	29	26	15
<i>B. c. amphiceros</i> Ehrenberg, 1838	4	4	3	–	14	–	–	5
<i>B. c. anuraeiformis</i> Brehm, 1909	*	1	*	–	4	–	12	2
<i>B. c. dorcas</i> Gosse, 1851	1	4	2	*	1	–	–	1
<i>B. c. spinosus</i> Wierzejski, 1891	6	7	1	–	–	3	9	3
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	9	10	3	1	24	3	11	10
<i>B. d. homoceros</i> (Wierzejski, 1891)	–	–	–	–	2	–	4	1
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	20	16	12	9	33	14	9	19
<i>B. g. ancylognathus</i> Schmardef, 1859	9	2	1	1	8	1	4	5
<i>B. g. brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	8	2	*	2	–	–	–	3
<i>B. g. cluniorbicularis</i> Skorikov, 1894	14	1	–	1	4	–	12	5
<i>B. leydigii</i> Cohn, 1862	3	1	*	1	1	–	–	1
<i>B. l. quadratus</i> Rousselet, 1889	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>B. l. rotundus</i> Rousselet, 1907	2	1	–	1	–	1	–	1
<i>B. l. tridentatus</i> Zernov, 1901	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>B. nilsoni</i> (Ahlstrom, 1940)	1	1	–	–	–	–	2	*
<i>B. rubens</i> Ehrenberg, 1838	1	–	2	1	–	9	–	1
<i>B. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	4	1	*	–	–	6	–	2
<i>B. variabilis</i> Hempel, 1896	2	3	1	*	1	1	–	1
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	4	28	1	1	5	4	56	8

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	37	65	28	23	56	70	61	43
<i>K. c. hispida</i> (Lauterborn, 1898)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>K. c. tecta</i> (Gosse, 1851)	25	18	10	5	45	40	75	27
<i>K. c. robusta</i> (Lauterborn, 1900)	1	–	1	–	–	–	–	*
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	2	12	11	2	13	40	–	9
<i>K. i. wartmanni</i> (Asper & Heuser, 1889)	2	1	2	–	9	32	–	5
<i>K. mixta</i> (Oparina-Charitonova, 1925)	–	–	–	1	*	–	–	*
<i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)	26	66	32	4	30	10	90	30
<i>K. q. dispersa</i> Carlin, 1943	1	–	–	*	–	4	–	*
<i>K. q. frenzeli</i> (Eckstein, 1875)	1	1	2	–	–	–	–	1
<i>K. paludosa</i> (Lucks, 1912)	–	–	–	4	–	3	–	1
<i>K. serrulata</i> (Ehrenberg, 1838)	2	–	1	17	–	3	–	3
<i>K. s. curvicornis</i> Rylov, 1926	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	1	2	12	3	–	7	–	3
<i>K. t. gossei</i> Ahlstrom, 1943	–	–	3	6	–	–	–	1
<i>K. tropica reducta</i> Fadeev, 1927	2	–	–	–	–	–	–	*
<i>K. valga</i> (Ehrenberg, 1834)	7	–	3	1	–	8	2	3
<i>K. valga brehmi</i> (Klausener, 1908)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	3	8	–	–	1	–	7	2
<i>N. caudata</i> Carlin, 1943	1	–	–	–	–	1	–	*
<i>N. labis</i> Gosse, 1887	6	–	*	1	–	1	–	2
<i>N. squamula</i> (Müller, 1786)	8	6	*	1	2	12	–	4
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1838)	6	5	10	3	6	–	–	6
<i>P. patulus</i> (Müller, 1786)	*	–	2	1	–	–	–	1
<i>P. polyacanthus</i> (Ehrenberg, 1934)	–	–	–	2	–	–	–	*
Сем. Trichotriidae								
<i>Trichotria curta</i> (Skorikov, 1914)	9	1	1	–	–	–	–	3
<i>T. pocillum</i> (Müller, 1776)	9	10	8	–	13	14	–	9
<i>T. similis</i> (Stenroos, 1898)	1	1	–	–	2	5	–	1
<i>T. tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	2	–	2	4	1	–	4	2
<i>T. t. paupera</i> (Ehrenberg, 1830)	4	–	–	6	–	–	–	2
<i>T. truncata</i> (Whitelegge, 1889)	–	–	–	3	–	–	2	1
Сем. Colurellidae								
<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	4	9	–	–	3	3	–	4
<i>C. colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	3	4	–	1	6	17	–	4
<i>C. c. compressa</i> Lucks, 1912	–	–	–	–	*	–	–	*
<i>C. hindenburgi</i> Steinecke, 1916	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>C. obtusa</i> (Gosse, 1886)	*	–	*	5	1	1	–	1
<i>C. tessellata</i> (Glasscott, 1893)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>C. uncinata</i> (Müller, 1773)	7	16	2	1	8	32	–	8
<i>C. u. bicuspidata</i> (Ehrenberg, 1832)	1	–	–	–	1	–	–	*

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. u. deflexa</i> (Ehrenberg, 1834)	*	–	–	–	*	–	–	*
<i>Lepadella (Heterolepadella) nympa</i> Donner, 1943	–	–	–	–	–	1	–	*
<i>L. (s.str.) acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	–	–	–	4	1	–	–	1
<i>L. a. sexeostata</i> Bartos, 1955	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) cristata</i> (Roussellet, 1893)	–	–	–	3	–	–	–	1
<i>L. (s.str.) ovalis</i> (Müller, 1786)	3	10	9	3	14	9	–	7
<i>L. (s.str.) patella</i> (Müller, 1773)	6	16	2	8	13	19	–	9
<i>L. (s.str.) p. oblonga</i> (Ehrenberg, 1834)	–	–	–	–	–	1	–	*
<i>L. (s. str.) p. similis</i> (Lucks, 1912)	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>L. (s. str.) quadricarinata</i> (Stenroos, 1808)	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>L. (s.str.) rhomboides</i> (Gosse, 1886)	–	–	–	3	1	1	–	1
<i>L. (s.str.) r. haueri</i> Bartoš, 1955	–	–	–	–	*	–	–	*
<i>Squatinella longispinata</i> (Tatem, 1867)	–	–	–	3	–	–	–	*
<i>S. mutica</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>S. rostrum</i> (Schmarda, 1846)	–	–	*	1	4	1	–	1
<i>S. similis</i> Wulfert, 1960	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>S. tridentata</i> (Fresenius, 1858)	–	1	–	1	–	–	–	*
Сем. Mytilinidae								
<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse, 1851)	–	6	8	–	9	–	–	4
<i>L. salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	2	–	4	1	1	–	–	2
<i>Mytilina crassipes</i> (Lucks, 1912)	1	2	3	1	1	3	–	1
<i>M. mucronata</i> (Müller, 1773)	2	1	15	1	3	5	–	4
<i>M. ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	5	7	18	1	6	–	–	6
<i>M. v. brevispina</i> (Ehrenberg, 1832)	*	–	6	–	1	–	–	1
<i>M. trigona</i> (Gosse, 1851)	–	2	2	–	–	–	–	1
Сем. Asplanchnidae								
<i>Asplanchna girodi</i> Guerne, 1888	1	–	*	–	5	12	–	2
<i>A. henrietta</i> Langhans, 1906	1	–	–	*	12	–	–	3
<i>Asplanchna herricki</i> de Guerne, 1888	–	–	–	–	–	–	4	*
<i>A. priodonta</i> Gosse, 1850	13	31	29	14	36	38	18	25
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	1	–	–	1	4	–	–	1
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schrank, 1793)	–	1	1	–	–	–	–	*
Сем. Notommatidae								
<i>Cephalodella exigua</i> (Gosse, 1886)	–	–	*	5	1	1	–	1
<i>C. cattelina</i> (Müller, 1786)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>C. dentata</i> Wulfert, 1937	–	–	*	2	–	–	–	*
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	16	16	4	2	18	21	2	12

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>C. megaloccephala</i> (Glasscott, 1893)	–	–	*	–	–	1	–	*
<i>C. m. compressa</i> Donner, 1949	*	–	–	–	–	5	–	*
<i>C. stenroosi</i> Wulfert, 1937	–	–	2	–	*	–	–	*
<i>C. sterea</i> (Gosse, 1887)	–	–	–	–	–	3	–	*
<i>C. tenuiseta</i> (Burn, 1890)	1	4	2	–	10	–	–	4
<i>C. tinca</i> Wulfert, 1937	*	–	–	1	–	–	–	*
<i>C. ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	*	–	–	–	*	36	–	2
<i>Drilophaga bucephalus</i> Vejdovsky, 1883	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>Metadiaschiza trigona</i> (Rousselet, 1895)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>Monommata actices</i> Myers, 1930	–	–	1	–	–	–	–	*
<i>M. aeschyna</i> Myers, 1930	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>M. enedra</i> Myers, 1930	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>M. longiseta</i> (Müller, 1786)	*	1	–	1	*	3	–	1
<i>Notommata aurita</i> (Müller, 1786)	1	1	–	1	–	–	–	*
<i>N. cerberus</i> (Gosse, 1886)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>N. collaris</i> Ehrenberg, 1832	–	–	–	5	–	–	–	1
<i>N. tripus</i> Ehrenberg, 1838	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>N. cyrtopus</i> Gosse, 1886	1	–	*	1	1	1	–	1
<i>N. saccigera</i> Ehrenberg, 1832	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>Reticula nyssa</i> Haring & Myers, 1924	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>R. melanodocus</i> (Cosse, 1887)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>Scaridium longicaudatum</i> (Müller, 1786)	1	–	3	2	3	4	–	2
<i>Taphrocampa selenura</i> (Gosse, 1851)	2	–	–	1	3	3	–	2
Сем. Trichocercidae								
<i>Trichocerca (Diurella) bidens</i> (Lucks, 1912)	–	1	2	2	1	3	–	1
<i>T. (D.) brachyura</i> (Gosse, 1851)	*	3	1	8	3	9	–	3
<i>T. (D.) collaris</i> (Rousselet, 1896)	–	–	–	6	–	–	–	1
<i>T. (D.) inermis</i> (Linder, 1904)	–	–	–	–	*	–	–	*
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse, 1886)	1	2	2	–	1	3	–	1
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt, 1902)	–	–	–	–	–	1	–	*
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	5	19	5	3	21	39	14	12
<i>T. (D.) taurocephala</i> (Hauer, 1931)	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	6	7	4	6	9	3	4	6
<i>T. (D.) tigris</i> (Müller, 1786)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings, 1903)	–	–	*	–	*	5	–	*
<i>T. (Trichocerca) capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	4	2	11	*	20	21	11	9
<i>T. (T.) cylindrica</i> (Imhof, 1891)	2	1	1	1	19	8	–	6
<i>T. (T.) elongata</i> (Gosse, 1886)	*	3	6	3	*	1	2	2
<i>T. (T.) longiseta</i> (Schrank, 1802)	1	–	6	13	–	1	7	4

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>T. (T.) pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	4	15	8	5	16	35	14	11
<i>T. (T.) rattus</i> (Müller, 1776)	2	3	5	3	6	12	4	4
Сем. Eosphoridae								
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg, 1830	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg, 1830	–	–	–	1	1	–	–	*
<i>E. ehrenbergi</i> Weber, 1918	–	–	–	–	1	–	–	*
Сем. Gastropodidae								
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	–	–	*	–	4	1	–	1
<i>A. saltans</i> Bartsch, 1870	1	–	1	–	1	1	–	1
<i>Postclausa hyrtopus</i> (Ehrenberg, 1838)	–	–	1	1	–	–	–	*
Сем. Synchaetidae								
<i>Synchaeta kitina</i> Rousselet, 1902	–	–	–	–	2	–	–	*
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1831	14	11	4	–	14	8	19	10
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, 1832	22	19	24	12	27	30	17	23
<i>S. stylata</i> (Wierzejski, 1893)	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>S. tremula</i> (Müller, 1786)	–	46	8	–	3	25	–	8
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	18	52	28	9	65	73	51	38
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891	1	9	*	–	2	16	17	3
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	11	41	18	19	33	53	51	25
<i>P. vulgaris</i> Carlin, 1943	6	–	14	2	2	1	11	5
Сем. Ploesomidae								
<i>Ploesoma lenticulare</i> Herrick, 1885	–	–	–	7	–	–	–	1
<i>P. triacanthum</i> (Bergendal, 1892)	–	–	*	3	–	–	–	1
<i>P. truncatum</i> (Levander, 1894)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	–	–	–	1	–	–	–	*
Сем. Lindiidae								
<i>Lindia torulosa</i> Dujardin, 1841	1	–	–	–	–	–	–	*
Сем. Ituridae								
<i>Itura aurita</i> (Ehrenberg, 1830)	–	–	1	–	–	5	–	*
<i>I. cayuga</i> Haring & Myers, 1928	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>I. myersi</i> Wulfert, 1935	2	1	1	–	–	–	–	1
<i>I. viridis</i> (Stenroos, 1898)	–	–	1	–	2	–	–	1
Сем. Dicranophoridae								
<i>Aspelta angusta</i> Haring & Myers, 1928	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>Dicranophorus caudatus</i> (Ehrenberg, 1834)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>D. forcipatus</i> (Müller, 1786)	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>D. grandis</i> (Ehrenberg, 1834)	2	–	2	–	5	5	–	2
<i>D. hercules</i> Wiszniewski, 1932	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>Encentrum (s.str.) mustela</i> (Milne, 1885)	*	1	–	–	–	–	–	*
<i>E. (s.str.) putorius</i> Wulfert, 1936	1	–	–	–	1	1	–	1
<i>E. (Parencetrum) saundersiae</i> (Hudson, 1885)	*	–	–	–	–	6	–	*

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Myersinella tetraglena</i> (Wiszniewski, 1934)	*	–	–	–	–	–	–	*
<i>Paradicranophorus aculeatus</i> (Neiswestnova-Shadino, 1935)	2	–	–	–	–	–	–	*
<i>P. hudsoni</i> (Classcott, 1893)	*	–	–	–	*	–	–	*
Сем. Flosculariidae								
<i>Floscularia melicerta</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>F. ringens</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	2	–	–	–	*
<i>Lacinularia ismailoviensis</i> (Poggenpol, 1872)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>Ptygura pipula</i> (Cubitt, 1872)	–	–	–	9	–	–	–	1
<i>Sinantherina socialis</i> (Linnaeus, 1758)	2	–	–	–	–	–	–	1
Сем. Testudinella								
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851	6	10	3	–	8	17	–	6
<i>P. sulcata</i> Hudson, 1885	8	31	1	–	13	3	42	10
<i>Testudinella bidentata</i> (Ternetz, 1892)	–	–	–	2	*	–	–	*
<i>T. emarginula</i> (Stenroos, 1898)	–	–	–	4	–	–	–	*
<i>T. mucronata</i> (Gosse, 1886)	1	1	–	–	–	3	–	*
<i>T. ohlei</i> Koste, 1972	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>T. patina</i> (Hermann, 1783)	15	18	23	3	14	23	2	14
<i>T. truncata</i> (Gosse, 1886)	*	–	–	–	–	–	–	*
Сем. Filinidae								
<i>Filinia brachiata</i> (Rousselet, 1901)	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>F. cornuta</i> (Weisse, 1847)	–	2	–	1	1	–	–	*
<i>F. longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	22	29	24	4	39	56	17	26
<i>F. passa</i> (Müller, 1786)	–	–	2	–	3	8	–	1
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	1	–	–	–	4	–	–	1
Сем. Hexarthidae								
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	3	–	1	9	2	8	–	3
Сем. Conochilidae								
<i>Conochiloides natans</i> (Seligo, 1900)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>C. coenobasis</i> Skorikov, 1914	3	1	–	–	1	23	–	2
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	*	–	2	5	2	–	–	2
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	–	–	8	9	*	–	–	3
Сем. Collothecidae								
<i>Collotheca campanulata</i> (Dobie, 1849)	*	–	–	1	3	4	–	1
<i>C. ornata</i> (Ehrenberg, 1832)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>C. pelagica</i> (Rousselet, 1893)	–	–	–	–	*	–	–	*
<i>Stephanoceros fimbriatus</i> (Goldfusz, 1820)	–	–	*	1	–	–	–	*

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
Сем. Atrochidae								
<i>Acyclus inquietus</i> Leidy, 1882	*	–	–	–	–	–	–	*
CLADOCERA								
ОТРЯД СТЕНОПОДА								
Сем. Sididae								
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	2	7	9	24	7	–	33	9
<i>D. mongolianum</i> Ueno, 1938	–	1	–	–	–	–	–	*
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	2	17	9	2	14	–	7	8
ОТРЯД ANOMOPODA								
Сем. Daphniidae								
<i>Ceriodaphnia affinis</i> Lilljeborg	–	–	*	1	–	–	–	*
<i>C. dubia</i> Richard, 1894	2	–	–	–	–	–	–	*
<i>C. laticaudata</i> P.E. Müller, 1867	–	–	2	*	*	–	–	*
<i>C. megops</i> Sars, 1862	1	4	8	4	1	–	–	3
<i>C. quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	*	1	4	20	3	–	–	4
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	8	21	8	12	34	47	–	18
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	1	–	14	1	1	3	–	3
<i>C. rotunda</i> Sars, 1862	–	–	1	1	1	–	–	*
<i>C. setosa</i> Matile, 1890	2	1	1	1	–	–	–	1
<i>Daphnia (D.) cucullata</i> Sars, 1862	2	25	2	1	10	–	98	10
<i>D. (D.) cf. longispina</i> (O.F. Müller, 1785)	9	10	31	14	9	5	46	15
<i>D. (D.) cf. pulex</i> Leydig, 1860	*	2	9	*	–	12	–	2
<i>Megafenestra aurita</i> (Fischer, 1849)	–	–	1	–	–	–	–	*
<i>Scapholeberis aurita</i> (Fischer, 1849)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>S. kingi</i> Sars, 1888	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>S. mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	12	35	27	65	50	30	6	34
<i>Simocephalus congener</i> (Koch, 1841)	–	1	*	–	*	–	–	*
<i>S. exspinosus</i> (De Geer, 1778)	1	–	6	–	*	–	–	1
<i>S. serrulatus</i> (Koch, 1841)	*	1	1	43	*	–	–	7
<i>S. vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	8	16	14	4	3	14	2	8
Сем. Moinidae								
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	*	–	1	1	–	3	2	*
<i>M. micrura</i> Kurz, 1874	*	–	–	–	7	3	–	2
Сем. Ilyocryptidae								
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	6	2	–	–	1	–	–	2
<i>I. acutifrons</i> Sars, 1862	1	–	–	–	–	–	–	*
<i>I. cornutus</i> Mordukhai-Boltovsoi & Chirkova, 1972	–	–	–	–	*	–	–	*
Сем. Acantholeberidae								
<i>Acantholeberis curvirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	–	2	–	–	–	*

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
Сем. Macrothricidae								
<i>Drepanothrix dentata</i> (Euren, 1861)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	3	1	–	–	–	1
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman & Brady, 1867	4	–	–	–	1	–	–	1
<i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820)	3	3	1	–	4	–	–	2
<i>M. rosea</i> (Lievin, 1848)	–	–	*	2	–	–	–	*
<i>M. spinosa</i> King, 1853	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>Streblocerus serricaudatus</i> (Fischer, 1849)	*	–	*	18	–	–	–	3
Сем. Bosminidae								
<i>Bosmina (B.) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	30	30	19	18	54	39	35	33
<i>B. (E.) cf. coregoni</i> Baird, 1857	8	36	3	2	10	1	100	13
<i>B. (E.) cf. crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	–	–	*	1	–	–	11	1
Сем. Euryceridae								
<i>Eurycerus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	2	15	5	–	3	3	–	4
<i>E. macrocanthus</i> (Frey, 1973)	–	–	–	*	–	–	–	*
Сем. Chydoridae								
<i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1863	*	18	12	–	–	1	–	4
<i>A. harpae</i> (Baird, 1834)	1	–	6	7	–	1	–	2
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars, 1862	–	1	–	–	–	–	–	*
<i>Alona affinis</i> (Leydig, 1860)	3	14	2	2	6	–	–	4
<i>A. costata</i> Sars, 1862	2	10	1	1	3	–	–	3
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	–	5	1	1	2	–	–	1
<i>A. quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	5	16	3	7	5	–	–	6
<i>A. intermedia</i> Sars, 1862	1	–	–	*	–	–	–	*
<i>A. rectangula</i> Sars, 1862	12	1	2	3	4	–	5	5
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars, 1862	2	3	3	–	2	–	–	2
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	1	12	6	3	1	1	2	4
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler, 1863)	2	1	–	–	1	–	2	1
<i>L. acanthocercoides</i> (Fischer, 1854)	–	–	1	–	*	–	–	*
<i>Monospilus dispar</i> (Sars, 1862)	1	4	–	–	1	–	2	1
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	–	–	2	–	1	–	–	*
<i>Tretocephala ambigua</i> (Lilleborg, 1901)	–	–	4	–	–	–	–	1
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1901)	2	1	10	21	1	3	–	6
<i>A. excisa</i> (Fischer, 1854)	1	1	8	18	*	1	–	4

Продолжение табл. П.1

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>A. nana</i> (Baird, 1850)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Chydorus gibbus</i> Sars, 1891	*	1	–	–	1	4	2	1
<i>C. sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	28	65	36	51	38	40	67	41
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	21	17	3	2	13	3	14	12
<i>Dunhevedia crassa</i> King, 1853	–	–	2	–	–	–	–	*
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	–	–	4	–	*	–	–	1
<i>P. similis</i> (Vávra, 1900)	1	–	–	1	–	–	–	*
<i>P. striatus</i> (Schoedler, 1863)	*	–	–	1	–	–	–	*
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	2	30	4	1	8	–	–	6
<i>P. trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	1	–	2	1	1	–	–	1
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	2	16	6	9	*	1	4	5
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	5	11	1	1	1	–	–	3
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	*	1	*	–	*	–	–	*
ОТРЯД НАРЛОПОДА								
Сем. Leptodoridae								
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	1	–	1	–	1	–	39	2
ОТРЯД ОНЫХОПОДА								
Сем. Polyphemidae								
<i>Polyphaemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	1	18	16	57	–	1	–	13
СОРЕПОДА								
Отряд Calaniformes								
Сем. Temoridae								
<i>Heterocope saliens</i> (Lilljeborg, 1862)	–	–	–	4	–	–	–	1
Сем. Diaptomidae								
<i>Hemidiaptomus ignatovi</i> Sars, 1903	–	–	5	–	–	–	–	1
<i>H. rylovi</i> Charin, 1928	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	6	40	14	12	10	4	61	15
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	*	–	–	–	3	3	–	1
<i>E. vulgaris</i> (Schmeil, 1898)	–	–	4	4	–	–	2	1
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	–	–	–	*	–	–	2	*
<i>E. velox</i> (Lilljeborg, 1853)	–	–	–	–	–	–	7	*
СYCЛОПИФОРМЕС								
Подсем. Eucyclopiinae								
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1820)	4	3	11	2	6	1	–	5
<i>M. fuscus</i> (Jurine, 1820)	1	1	–	3	1	–	–	1
<i>M. distinctus</i> (Richard, 1887)	1	–	1	–	*	–	–	1
<i>Eucyclops denticulatus</i> (Graeter, 1903)	–	1	*	1	–	1	–	*
<i>E. lilljeborgi</i> (Sars, 1914)	4	–	*	1	–	–	–	1
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	1	1	1	2	–	–	–	1
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	2	6	4	1	2	1	–	2
<i>E. serrulatus</i> (Fischer, 1851)	8	5	13	4	12	4	–	8

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>E. speratus</i> (Lilljeborg, 1901)	2	5	2	1	3	1	–	2
<i>Paracyclops affinis</i> (Sars, 1863)	1	1	*	–	–	1	–	1
<i>P. fimbriatus</i> s. lat. (Fischer, 1853)	12	2	1	1	7	5	–	6
<i>P. poppei</i> (Rehberg, 1880)	1	1	–	–	*	–	–	*
Подсем. Cyclopiinae								
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	1	9	1	1	–	–	–	1
<i>C. furcifer</i> Claus, 1857	*	–	–	1	1	1	–	1
<i>C. insignis</i> Claus, 1857	–	–	–	–	*	–	2	*
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	1	1	–	*	–	–	–	*
<i>C. lacustris</i> Sars, 1863	–	–	*	1	–	–	7	*
<i>C. scutifer</i> Sars, 1863	–	–	1	1	*	1	2	1
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	*	3	8	1	1	5	–	2
<i>C. vicinus</i> Uljanin, 1875	*	1	–	–	1	–	16	1
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	–	–	2	–	–	–	–	*
<i>M. viridis</i> (Jurine, 1820)	–	–	11	*	*	–	–	2
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	–	15	3	–	11	5	21	6
<i>A. a. spinosus</i> (Monchenko, 1961)	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>A. reductus</i> (Chappuis, 1925)	*	–	–	1	6	–	–	2
<i>A. venustus</i> (Norman & Scott, 1906)	2	10	8	2	12	3	14	7
<i>A. vernalis</i> (Fischer, 1853)	4	1	–	*	2	–	19	2
<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars, 1863)	–	–	–	–	1	–	–	*
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	1	1	6	–	1	12	–	2
<i>D. lanquidoides</i> (Lilljeborg, 1901)	3	1	2	10	1	1	19	4
<i>D. limnobioides</i> Kiefer, 1936	–	–	–	–	*	–	–	*
<i>D. nanus</i> (Sars, 1863)	–	–	–	1	–	–	–	*
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	1	–	–	1	*	–	–	1
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	11	27	26	34	32	27	74	27
<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg, 1853)	–	–	–	1	–	3	–	*
<i>Microcyclops varicans</i> (Sars, 1863)	1	–	–	–	*	–	–	*
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer, 1853)	2	12	8	4	5	4	–	5
<i>T. dubowskii</i> (Lande, 1890)	–	–	*	–	–	–	–	*
<i>T. oithonoides</i> (Sars, 1863)	5	5	10	5	27	26	30	13
HARPACTIFORMES								
Сем. Canthocamptidae								
<i>Canthocamptus</i> sp.	8	–	–	6	7	–	2	5
Число видов	238	163	213	220	214	152	79	387

Информация об авторах / Information about the authors

Виктория Александровна Сенкевич

кандидат биологических наук, доцент
кафедры зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия,
г. Пенза, ул. Красная, 40)

E-mail: viktoriya0606@mail.ru

Viktoriya A. Senkevich

Candidate of biological sciences, associate
professor of the sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Тамара Григорьевна Стойко

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры зоологии и экологии,
Пензенский государственный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Красная, 40)

E-mail: tgstojko@mail.ru

Tamara G. Stoyko

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of zoology
and ecology, Penza State University
(40 Krasnaya street, Penza, Russia)

Юлия Александровна Пастухова

аспирант, Московский государственный
университет имени М. В. Ломоносова
(Россия, г. Москва, ул. Ленинские горы,
1, стр. 12)

E-mail: yuliya.pastukhova.98@mail.ru

Julija A. Pastuchova

Postgraduate student, Lomonosov
Moscow State University (building 12,
1 Leninskiye gory street, Moscow, Russia)

Юрий Александрович Мазей

доктор биологических наук, профессор,
проректор по международной
деятельности, профессор кафедры общей
экологии и гидробиологии, Московский
государственный университет имени
М. В. Ломоносова (Россия, Москва,
ул. Ленинские горы, 1, стр. 12)

E-mail: yurimazei@mail.ru

Yuri A. Mazei

Doctor of biological sciences, professor,
Vice-Rector for International Affairs,
professor of the sub-department of general
ecology and hydrobiology, Lomonosov
Moscow State University (building 12,
1 Leninskie gory street, Moscow, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 15.12.2022

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 28.01.2023

Принята к публикации / Accepted 14.02.2023

УДК 639.3, 597.551.2

doi:10.21685/2307-9150-2023-1-3

Особенности темпа роста толстолобика (*Hypophthalmichthys*) в водоемах Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области

А. Ю. Асанов

Приволжский научный центр аквакультуры и водных биоресурсов,
Пензенский государственный аграрный университет, Пенза, Россия

kfvniro-as@list.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Толстолобик по своей пищевой ценности, высоким темпам роста, питанием за счет естественной кормовой базы, выполняющий роль биологического мелиоратора водоемов, является наиболее перспективным объектом аквакультуры для водоемов комплексного назначения Приволжской возвышенности. В пензенские водоемы толстолобик постоянно зарыбляется в виде личинки или сеголетка (годовика) из рыбопитомников преимущественно других регионов. В отличие от прудовых хозяйств водоемы комплексного назначения практически полностью не срабатываются, при этом частичный отлов товарной рыбы и дозарыбление рыбопосадочным материалом производятся регулярно. И если темп роста толстолобика в рыбоводных прудах достоверно известен до трехлетнего возраста, темп роста более крупного толстолобика и вообще толстолобика в водоемах комплексного назначения не изучен. Целью данной работы является исследование темпа роста толстолобика в водоемах Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области. *Материалы и методы.* Крупные экземпляры толстолобика анализировались из различных водоемов Пензенской области с 2010 по 2022 г. Малые размеры чешуи и размытость годовых колец крайне затрудняли измерение расстояний на чешуе с помощью окуляр-микрометра. Для качественной оценки возраста использован оригинальный способ исследований. Фотографии чешуи, полученные через окуляр микроскопа, переносили на компьютер, обрабатывали и исследовали с использованием панели инструментов типовых программ редактирования для изображений. Темп роста рыб определялся по обратным расчислениям на чешуе по формуле Розы Ли. *Результаты.* При оценке размеров толстолобика по чешуе возможно использование значений продольного и поперечного ее диаметра. При обратных расчислениях допустимо использование любого сектора чешуи с наиболее четко выраженными годовыми кольцами. Видимых различий в темпе роста толстолобика из различных водоемов и районов Пензенской области не обнаружено. Не обнаружены различия в темпах линейного роста белого и пестрого толстолобиков. Темпы весового роста товарного пестрого толстолобика на 20–30 % превышают белого. В сравнении с белым толстолобиком, отличающимся достаточно равным темпом роста одновозрастных групп при выращивании в прудах, масса пестрого толстолобика значительно варьирует как в одном поколении, так и в различные годы в одном водоеме. Максимальный прирост длины белого и пестрого толстолобиков отмечается в возрасте 2 лет, в последующие годы прирост снижается. Привес с возрастом увеличивается. По выявленным зависимостям показателей роста составлены формулы регрессии. Зависимости между длиной и массой тела обоих видов толстолобиков наиболее оптимально аппроксимируются степенной функцией, прочие – квадратичной регрессией. Отмечен компенсационный рост толстолобика. *Выводы.* Приведенная в работе методика позволяет достоверно проводить обратные расчисления роста рыб по чешуе. В различных водоемах региона для толстолобика характерен равный темп роста, что позволяет досто-

верно планировать производство его продукции. С учетом постоянного привеса по возрастам толстолобика целесообразно оставлять на доращивание на ряд последующих лет. Учитывая наибольший ежегодный привес среди всех рыб региона в водоемах комплексного назначения и рыбоводных прудах без потребности в искусственном кормлении, толстолобик остается наиболее перспективным объектом аквакультуры региона.

Ключевые слова: белый толстолобик, пестрый толстолобик, чешуя, обратные расчисления, темп роста, водоемы

Для цитирования: Асанов А. Ю. Особенности темпа роста толстолобика (*Hypophthalmichthys*) в водоемах Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 42–54. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-3

Features of the growth rate of silver carp (*Hypophthalmichthys*) in reservoirs of the Volga Upland within Penza region

A.Yu. Asanov

Volga Research Center of aquaculture and aquatic Bioresources
of Penza State Agricultural University, Penza, Russia

kfvniro-as@list.ru

Abstract. Background. The silver carp, by its nutritional value, high growth rates, nutrition due to the natural forage base, acting as a biological reclamation of water reservoirs, is the most promising object of aquaculture for water reservoirs of complex purpose of the Volga Upland. In Penza water reservoirs, silver carp are constantly released at the age of larvae or one-year-olds from fish hatcheries, mainly in other regions. Unlike pond farms, reservoirs of complex purpose are not drained almost completely, while partial catch of commercial fish and replenishment of stocks with fish planting material are regularly carried out. And if the growth rate of the silver carp in fish ponds is reliably known until the age of three, the growth rate of the larger silver carp and the silver carp in general in reservoirs of complex purpose has not been studied. The purpose of this work is to study the growth rate of silver carp in the reservoirs of the Volga upland within Penza region. *Materials and methods.* Large specimens of silver carp from various reservoirs of Penza region from 2010 to 2022 were analyzed. Due to the small size of the fish scales and the blurring of the annual rings, which made it extremely difficult to measure distances on the fish scales using an ocular micrometer, an original research method was used to qualitatively assess the age. A photograph of the scales taken through the eyepiece of a microscope was transferred to a computer, processed and examined using the toolbar of typical programs. The growth rate of the fish was determined by inverse calculations using the Rose Lee formula. *Results.* When estimating the size of a silver carp by scales, the longitudinal and transverse diameter of the scales can be used. In reverse calculations, it is permissible to use any sector of fish scales with the most pronounced annual rings. There were no visible differences in the growth rates of silver carp from various reservoirs and districts of Penza region. No differences were found in the rates of linear growth of white and variegated silver carp. The weight growth rate of the commodity variegated silver carp is 20-30% higher than the white one. In contrast to the white silver carp, characterized by a fairly even growth rate of the same age groups when grown in ponds, the weight of the variegated silver carp varies significantly both in one generation and in different years in the same reservoir. The maximum increase in the length of the white and variegated silver carp is noted at the age of 2 years, in subsequent years the increase decreases. The annual weight gain increases with age. Regression formulas are constructed on the basis of the revealed dependencies of growth indicators. The dependences between the length and body weight of both types of silver carp

are most optimally approximated by a power function, the rest by quadratic regression. Compensatory growth of the silver carp was noted. *Conclusions.* The technique given in the work allows for more reliable reverse calculations of fish growth by scales. In various reservoirs of the region as a whole, the silver carp is characterized by an equal growth rate, which makes it possible to reliably plan the production of its products. Taking into account the constant weight gain by age, it is advisable to leave the silver carp for rearing for a number of years. Taking into account the largest annual gain among all the inhabitants of the region's fish in reservoirs of complex purpose, fish ponds without the need for artificial feeding, the silver carp remains the most promising object of aquaculture in the region.

Keywords: White silver carp, variegated silver carp, scales, reverse calculations, growth rate, reservoirs

For citation: Asanov A.Yu. Features of the growth rate of silver carp (*Hypophthalmichthys*) in reservoirs of the Volga Upland within Penza region. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(1):42–54. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-3

Введение

Толстолобик является одним из самых перспективных объектов аквакультуры для водоемов Приволжской возвышенности на территории Пензенской области (III рыбоводная зона) [1]. Во-первых, эта крупная быстрорастущая рыба отличается вкусным и полезным мясом. Единственный представитель из пресноводных рыб, содержащий рыбий жир, его мясо принадлежит к разряду диетической пищи, с качеством протеина, превышающим ценность молочного протеина. Во-вторых, для выращивания толстолобика не требуются кормов, которые составляют основную статью затрат при культивировании рыбы. Он питается естественной кормовой базой. В-третьих, является главным биологическим мелиоратором по предотвращению «цветения» водоемов. В-четвертых, универсален для культивирования в пензенских водоемах комплексного назначения (ВКН), в которых невозможно применение интенсивных технологий рыбоводства и которые расположены на вершине Волжско-Донского водосбора с чистой водой – необходимого условия для толстолобика. При выращивании в чистых, крупных и глубоких для рыбопроизводства водоемах, с умеренными температурами, полужестким способом культивирования с разреженными посадками формируется «пензенский» толстолобик. Он обладает прекрасным качеством мяса в сравнении с толстолобиком, культивируемым в рыбхозах южных регионов страны. Благодаря данным показателям «пензенский» толстолобик прекрасно подходит для всех видов рыбопереработки [2]. По объемам рыбопроизводства в Пензенской области толстолобик уступает лишь карпу [3].

На территории средней полосы России толстолобик не самовоспроизводится из-за низких суммарных температур. Поэтому в водоемы региона он завозится из рыбопитомников преимущественно в виде личинки, сеголетка или годовика. В пензенских рыбопитомниках личинки подращивают обычно до стадий сеголетка, годовика, двухлетка и после этого используют для зарыбления преимущественно ВКН и в меньшем объеме оставляются для товарного выращивания в поликультуре в небольших рыбных прудах до трехлетнего возраста. Многие пользователи ВКН предпочитают зарыблять свои водоемы непосредственно личинкой толстолобика [3].

В отличие от рыбных прудов, которые полностью осушаются не реже, чем через два года, ВКН полностью практически не срабатывают де-

сятилетиями. При этом частичный отлов товарной рыбы и дозарыбление личинкой и рыбопосадочным материалом производится регулярно.

Таким образом, темп роста толстолобика в рыбоводных хозяйствах достоверно известен до трехлетнего возраста. Темп роста более крупного толстолобика и вообще толстолобика в ВКН остается не изученным. В Пензенской области зарыбление производится преимущественно белым и пестрым толстолобиком, а в последние годы также гибридами, внешне похожими на приведенные виды.

Целью данной работы является исследование темпа роста толстолобика в водоемах Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области.

Материалы и методы

Отбор крупного толстолобика на полный биологический анализ проводился с 2010 по 2022 г. из различных водоемов Пензенской области (табл. 1, рис. 1, 2) [4].



Рис. 1. Пестрый и белый толстолобики (пруд Бакановский, 16.10.12), стрелкой показаны участки забора чешуи

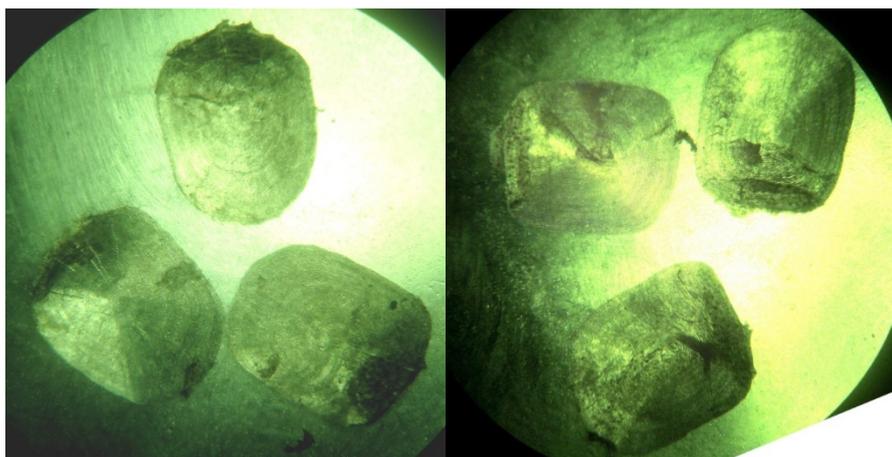


Рис. 2. Чешуя пестрого и белого толстолобика (пруд Бакановский, 16.10.12)

Таблица 1

Характеристика материалов исследования

Номер образца	Район Пензенской области	Площадь водоема, га	Дата промера	Промеры рыбы			Диаметр чешуи, см	
				длина полная, см	длина промысловая, см	масса, г	По длине, D	По ширине, d
Белый толстолобик								
1		52	05.10.12.	35	29	400	0,40	0,30
2		8	16.10.12.	69	58	3400	0,75	0,60
3		8	16.10.12.	71	60	4300	0,80	0,60
5		35	27.11.10	64	55	4000	0,75	0,65
6		35	22.11.11.	74	63	5000	0,80	0,70
7	Пензенский	35	07.05.12.	74	64	4800	0,85	0,80
8		35	23.11.20.	84	75	8400	0,90	0,80
9		9	02.08.19.	77	66	5200	0,90	0,80
10		9	27.12.19.	68	56	3900	0,65	0,60
11		21	09.11.17.	75	64	5400	0,70	0,70
12		21	27.12.18.	89	78	9400	0,90	0,80
13		21	21.11.19.	82	72	6600	0,85	0,80
14		21	20.10.20.	65	57	4350	0,75	0,70
15		21	23.08.22.	49	41	1465	0,60	0,60
16		21	23.08.22.	50	43	2800	0,75	0,60
17		21	07.10.22.	81	71	6800	0,80	0,70
18		64	17.01.19.	70	61	4500	0,90	0,75
19	Каменский	64	30.06.22.	65	56	3500	0,75	0,70
20	Лунинский	22	04.01.18.	89	77	8800	0,90	0,80
21	Камешкирский	10	03.12.22.	45	38	1234	0,40	0,60
22		23	01.12.22.	55	48	2236	0,75	0,60
23	Шемьшейский	20	01.12.22.	53	46	2095	0,65	0,50
24	г. Пенза	нд	09.11.15.	нд	нд	нд	0,60	0,50

Окончание табл. 1

Номер образца	Район Пензенской области	Площадь водоема, га	Дата промера	Промеры рыбы		Диаметр чешуи, см	
				длина полная, см	длина промысловая, см	По длине, D	По ширине, d
Пестрый толстолобик							
25	Пензенский	8	16.10.12.	68	58	3400	0,80
26		35	20.10.13.	77	67	10800	0,85
27		35	20.10.13.	81	69	11300	0,80
28		35	25.05.15.	83	74	8400	1,10
29		35	17.07.15.	82	71	7000	0,75
30	Камешкирский	10	03.12.22.	49	42	1600	0,5

Материал для исследований был предоставлен: Пензенский район (хозяйства) – Шнайдера И. К. (ВКН: «50-лет октября», «Бакановский», «Шик»), Танькова А. Н. (ВКН «Веселовский № 3»); Спасский – Демина Н. А. (ВКН «Абашевский»); Каменский – Тюрина Р. Ю. (ВКН на р. Арчада); Лунинский – Борисова Р. К. (ВКН «Ржавка»); Камешкирский – Сущенко А. Д. (рабочий пруд), Шемышейский – Бикташев Р. Я. (ВКН на р. Кула); г. Пенза – Городское водохранилище.

Темп роста рыб определялся по чешуе с использованием обратных расчислений по формуле Розы Ли. Длина закладки чешуи у молоди толстолобика принята при размере 2 см [5, 6].

В связи с малыми размерами чешуи толстолобика и размытостью годовых колец, что затрудняет измерение расстояний на чешуе с помощью окуляр-микрометра, для качественной оценки возраста использовали оригинальный способ исследований. Чешую по общепринятой методике раскладывали между скрепленными предметными стеклами и рассматривали в проходящем свете бинокля МБС-10. При этом использовали широкопольный окуляр 8х/23 при двухкратном увеличении. Любительским фотоаппаратом Canon Power Shot A3100 IS делали снимки, непосредственно прикладывая его объектив к окуляру, что позволяло получать качественные изображения. Фотографии чешуи переносили на компьютер, в составе операционной системы Windows 10 открывали в приложениях Microsoft Office 2010 и «Набросок на фрагменте экрана», качество изображения оптимизировали по размерам, яркости, цвету с помощью панели инструментов. На предполагаемых годовых кольцах устанавливали метки и с помощью ручной или электронной линейки на экране компьютера снимали промеры годовых колец на чешуе. Сохраненные фото многократно изучали и сравнивали, пересчитывая расстояния между кольцами для достижения однозначности измерения, что практически невозможно при работе на бинокляре.

Для обработки статистического материала и построения зависимостей использовались программы Microsoft Excel и сайта Planetcalc.ru.

Результаты и обсуждение

По нашим материалам [7], масса сеголетка-годовика белого толстолобика по нормативам в Пензенской области составляет 40–60 г, масса товарных двухлеток – 400 г. При выращивании в ВКН «Чирковский» (Лунинский район), площадью 20 га, в поликультуре с карпом масса двухлеток белого толстолобика – 473 г, пестрого толстолобика – 713 г.

Рост белого толстолобика в хозяйстве Тюрина Р.Ю.: в мальковом пруду сеголетки 30–50 г, в ВКН двухлетки – 500–700 г, трехлетки – 1200–1500 г., четырехлетки – 2200–2700 г.

Из-за высоких плотностей посадок (хозяйство Сущенко А.Д.) в жаркое лето 2019 г. сеголетки составили всего 5–7 г. При использовании в выростном пруду интенсивных технологий выращивания рыб в поликультуре с карпом – кормление (карпа), удобрения, альголизацию (вселение хлореллы) – масса двухлеток составила 240–340 г, трехлеток – 1200–1600 г. Таким образом, для толстолобика в полной мере характерен «компенсационный рост» [8].

Достоверная информация по самым крупным экземплярам толстолобика в регионе следующая. В ВКН «Черногай» хозяйство Решетникова Ю.

пестрые толстолобики в 2022 г. достигли массы 15 кг в возрасте 9–10 лет. По сообщению Пензенского областного отдела Средне-Волжского филиала ФГБУ «Главрыбвод» (Андрюшин Е.А.) в 2015 г. в Сурском (Пензенском) водохранилище отловлен толстолобик массой 25 кг. С учетом информации о зарыблении водоема в 2000–2004 гг. и по литературным источникам его возраст может составлять 13–15 лет. В оз. Хауз-хан (Туркменистан) был отмечен пестрый толстолобик массой 57 кг, в Нижней Волге пестрый толстолобик достигает массы 62 кг [9, 10].

Особое внимание в работе при построении формул зависимостей уделяли соотношению диаметра чешуи к длине и массе тела. В одних работах предлагается использовать продольный размер чешуи, в других – поперечный. Также преимущественно при обратных расчислениях используется поперечный радиус чешуи, а для толстолобика (в некоторых работах) предлагается диагональный радиус [5, 11, 12]. В нашем случае результаты расчетов соотношений диаметра чешуи к длине тела толстолобика оказались очень близки при значимых коэффициентах корреляции (в среднем 0,9). Это свидетельствует о том, что при обратных расчислениях возможно использование любого сектора чешуи толстолобика с наиболее четко выраженными годовыми кольцами.

Результаты наших исследований по обратным расчислениям представлены в табл. 2. По имеющемуся материалу различий в темпе роста толстолобика из различных водоемов и районов Пензенской области не обнаружено. Поэтому средняя длина тела для белого и пестрого толстолобиков в зависимости от возраста рассчитана по всему материалу, кроме рыб из пруда Сущенко А. Д. с использованием интенсивных технологий выращивания, а масса тела рассчитана по формулам из соотношения длины и массы (табл. 2, 3). Не были обнаружены различия и в темпах линейного роста белого и пестрого толстолобиков. Темпы весового роста товарного пестрого толстолобика на 20–30 % превышают белого. В отличие от белого толстолобика, характеризующегося достаточно ровным темпом роста одновозрастных групп при выращивании в прудах, масса пестрого толстолобика, по сообщениям рыбоводов значительно варьирует. Варьирует она и по годам, так в ВКН «Шик» в 2013 г. пестрый толстолобик при длине тела 67–69 см имел массу 10,8–11,3 кг, а в 2015 г. при длине 71–74 см – 7,0–8,4 кг (см. табл. 1). Стабильность в размерных показателях поколений белого толстолобика, вероятно, обусловлена равномерностью распределения фитопланктона в водоеме при отсутствии конкурентов в его потреблении. Напротив, рост поколений пестрого толстолобика в большей мере зависит от различной плотности зоопланктона на акватории водоема, обусловленной особенностями водоема и его потреблением со стороны многочисленных видов рыб-конкурентов.

Максимальный прирост длины белого и пестрого толстолобиков отмечается в возрасте 2 года, а в последующие годы прирост снижается. Привес с возрастом постоянно увеличивается.

По выявленным зависимостям показателей роста получены формулы регрессии с наибольшей степенью достоверности и доступные для расчетов рыбоводами и другим пользователями. Зависимости между длиной и массой тела обоих видов толстолобиков наиболее оптимально аппроксимируются степенной функцией, другие – квадратичной регрессией. Необходимо отметить, что показатели зависимости длины тела – от массы тела, рассчитанные

по полученной формуле для пензенского белого толстолобика очень близки к показателям, рассчитанным для белого толстолобика водоемов Северного Кавказа по формуле: $V = 0,017413 l^{3,03}$, использованной нами в предыдущих работах [13, 14]. Подобное соответствие наблюдается у пестрого толстолобика. При этом по темпам роста по возрастам толстолобик Северного Кавказа (VI рыболовная зона) значительно опережает пензенского. Несмотря на это, в ВКН «Волчьих ворот» Ставропольского края, близкому по биомассе фитопланктона к Сурскому (Пензенскому) водохранилищу, темп роста толстолобика равен пензенскому [15].

Таблица 2
Показатели роста длины и массы тела толстолобика по возрастам

Показатели	Возраст, лет								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Белый толстолобик									
Длина, см	11,7	27,4	38,1	48,0	56,3	62,2	68,6	73,3	77,5
колебания, см	10,1– 13,9	24,3– 31,6	31,3– 42,5	38,2– 54,6	50,3– 61,0	57,0– 65,2	64,0– 72,4	71,0– 75,0	77,0– 78,0
ср. откл.	0,97	1,50	2,17	2,9	2,56	2,34	2,76	1,47	0,5
Масса, кг	0,032	0,411	1,106	2,213	3,569	4,812	6,457	7,877	9,310
Прирост, см	11,7	15,7	10,7	9,9	8,3	5,9	6,4	4,7	4,2
Привес, кг	0,032	0,379	0,695	1,107	1,356	1,243	1,645	1,420	1,433
Экз.	22	22	21	21	16	11	8	5	2
Пестрый толстолобик									
Длина, см	13,2	28,0	37,7	47,9	56,3	61,8	67,3	71,3	–
колебания, см	12,0– 14,6	24,0– 31,6	35,0– 40,1	45,4– 51,1	53,7– 58,8	60,4– 63,3	66,3– 68,5	69,0– 74,0	–
ср.откл.	1,14	2,18	1,46	1,95	1,71	1,13	0,68	1,78	–
Масса, кг	0,066	0,616	1,495	3,052	4,938	6,520	8,406	9,985	–
Прирост, см	13,2	14,8	9,7	10,2	8,4	5,5	5,5	4,0	–
Привес, кг	0,066	0,55	0,879	1,557	1,886	1,582	1,886	1,579	–
Экз.	5	5	5	5	5	4	4	3	–

Очевидно, по причине высокой сезонной температуры за счет высоких температур воды повышенным темпом роста характеризуется толстолобик Деснегорского водохранилища – водоема-охладителя Смоленской АЭС, несмотря даже на то, что Смоленская область расположена во II рыболовной зоне [11]. Максимальные темпы роста толстолобика на территории бывшего СССР отмечались в оз. Хауз-Хан (Туркмения) (VIIб рыболовная зона) [16]. В Астраханской области темп роста толстолобика также выше на 1,5–2,0 года, но по темпам роста пестрый толстолобик заметно уступает белому, также, видимо, за счет конкуренции в потреблении зоопланктона [17].

По темпам весового роста в водоемах региона, за исключением рыболовных прудов с интенсивными технологиями выращивания карпа и белого амура в младших возрастах, по нашим архивным материалам толстолобик является самым быстрорастущим видом рыб.

Используя данные формулы, можно рассчитать параметры толстолобика из городского водохранилища по диаметру чешуи, равному 0,5 см. Они составили: длина – 39,4 см, масса – 1,2 кг, возраст – 3 года.

Таблица 3
 Формулы для расчетов размерно-возрастных показателей толстолобика

Показатели	Уравнение	Коэффициент корреляции	Средняя ошибка аппроксимации, %	Количество, экз.
Белый толстолобик				
Длина тела, см – масса тела, кг	$0,00002x^{2,99}$	0,978	10,129	22
Возраст, лет – длина тела, см	$-0,704x^2 + 14,975x - 1,126$	0,999	2,748	22
Возраст, лет – масса тела, кг	$0,074x^2 + 0,475x - 0,736$	0,999	83,317	22
Диаметр чешуи D, см – длина тела, см	$67,333x^2 - 11,004x + 27,153$	0,869	9,376	21
Диаметр чешуи d, см – длина тела, см	$89,982x^2 - 12,516x + 25,315$	0,877	9,784	21
Диаметр чешуи D, см – масса тела, кг	$14,8135x^2 - 5,9451x + 0,3038$	0,846	0,001	21
Диаметр чешуи d, см – масса тела, кг	$27,58070x^2 - 16,83667x + 3,06667$	0,842	29,149	21
Пестрый толстолобик				
Длина тела, см – масса тела, кг	$0,00003x^{2,98}$	0,840	22,598	5
Возраст, лет – длина тела, см	$-0,773x^2 + 15,081x - 0,186$	0,999	0,001	5
Возраст, лет – масса тела, кг	$0,121x^2 + 0,371x - 0,325$	0,996	0,001	5
Диаметр чешуи d, см – длина тела, см	$-107,994x^2 + 221,439x - 39,584$	0,984	2,817	5
Диаметр чешуи D, см – длина тела, см	$-20,096x^2 + 92,583x - 0,530$	0,994	0,001	5
Диаметр чешуи d, см – масса тела, кг	$-53,629x^2 + 97,187x - 34,098$	0,880	25,837	5
Диаметр чешуи D, см – масса тела, кг	$6,624x^2 + 2,895x - 0,395$	0,813	0,001	5

Заключение

Приведенная в работе методика позволяет более достоверно проводить обратные расчисления роста рыб по чешуе. При оценке размеров толстолобика по чешуе возможно использование показателей, как ее продольного, так и поперечного диаметра. Соответственно, при обратных расчислениях допустимо использование любого сектора чешуи с наиболее четко выраженными годовыми кольцами. Разработанные формулы для расчетов размерно-возрастных показателей толстолобиков применимы для практического использования при минимуме данных.

В различных водоемах Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области для толстолобика в целом характерен равный темп роста, что позволяет достаточно достоверно планировать его культивирование. При высоких плотностях посадки в небольших прудах характерны задержки темпов роста толстолобика. Однако при интенсификации процесса выращивания в прудах или переселении в ВКН с разреженными посадками у толстолобика отмечается компенсационный рост.

По темпам линейного прироста в регионе два вида толстолобика очень схожи между собой, но привес выше у пестрого толстолобика. С учетом постоянства привеса по возрастам толстолобика в хозяйствах целесообразно оставлять на дорастивание на несколько лет. Учитывая наибольший ежегодный привес среди всех прочих аборигенных и культивируемых рыб региона в водоемах комплексного назначения и рыбоводных прудах без потребности в искусственном кормлении, толстолобик остается наиболее перспективным объектом аквакультуры региона.

Список литературы

1. Власов В. А., Мустаев С. Б. Разведение пресноводных рыб и раков. М. : Изд-во Астрель ; Изд-во АСТ ; Изд-во Транзит-книга, 2004. 256 с.
2. Лысенков Е. В. Рыбы в нашей жизни (3 книга). Саранск : Изд-во Эм-ПРИНТ, 2022. 132 с.
3. Асанов А. Ю. Рыбоводство в Пензенской области // Рыбоводство. 2017. № 1. С. 14–15.
4. Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб. М. : Пищевая промышленность, 1966. 226 с.
5. Кафанова В. В. Методы определения возраста и роста рыб : учеб. пособие. Томск : Изд-во Томск. ун-та, 1984. 56 с.
6. Коблицкая А. Ф. Определитель молоди пресноводных рыб. М. : Легкая и пищевая промышленность, 1981. 208 с.
7. Богданов Н. И., Асанов А. Ю. Прудовое рыбоводство. 4-е изд. М. : Изд-во Перо, 2019. 89 с.
8. Иванова М. Н., Свирская А.Н. О проявлении компенсационного роста у молоди щуки *Esox lucius* // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера : материалы XXVIII Междунар. конф. (5–8 октября 2009 г., Петрозаводск, Республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2009. С. 240–243.
9. Быков А. Д. Промыслово-биологическая характеристика толстолобика Десногорского водохранилища // Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С. 79–84.
10. Кузищин К. В., Груздева М. А., Самойлов К. Ю. Некоторые биологические особенности, размерный и возрастной состав белого *HYPOTHALMICHTHYS MOLITRIX* и пестрого *ARISTICHTHYS NOBILIS* толстолобиков в бассейне Нижней Волги // Современное состояние биоресурсов внутренних вод. М. : Изд-во ПОЛИГРАФ-ПЛЮС, 2014. Т. 2. С. 341–346.

11. Юлдошев Х. Т., Камилов М. А., Юлдашев М. А. Рост пестрого толстолобика в прудах среднего течения Зарафшана, Узбекистан // Интернаука. 2021. № 39-1. С. 9–11.
12. Хуршут Э. Э. Морфология чешуи и рост корейской востробрюшки (*Hemiculter leucisculus* Basilewsky) в водоемах среднего течения реки Сырдарья // Selevinia. 2003. С. 29–34.
13. Москул Г. А. Биологические основы рыбохозяйственного освоения внутренних водоемов Северного Кавказа : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.10. М., 1995. 51 с.
14. Асанов А. Ю. Эффективность предотвращения «цветения» Сурского (Пензенского) водохранилища в зависимости от размера используемого рыбопосадочного материала толстолобика (*HYPOPTHALMICHTHYS*) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2021. № 1. С. 87–97. doi:10.21685/2307-9150-2021-1-8
15. Карнаухов Г. И. Оценка промыслового возврата белого толстолобика в водохранилище Волчи Ворота // Рыбное хозяйство. 2019. № 3. С. 97–99.
16. Шакирова Ф. М. Плодовитость белого толстолобика Хаузханского водохранилища // Биологические основы и производственный опыт рыбохозяйственного и мелиоративного использования дальневосточных растительноядных рыб. М. : Изд-во ЦНИИТЭИРХ, 1984. С. 71–72.
17. Никифоров С. Ю., Аббакумов В. П. Промыслово-биологическая характеристика растительноядных рыб Волго-Каспийского рыбохозяйственного подрайона // Рыбное хозяйство. 2014. № 4. С. 84–88.

References

1. Vlasov V.A., Mustaev S.B. *Razvedenie presnovodnykh ryb i rakov = Breeding freshwater fish and crayfish*. Moscow: Izd-vo Astrel'; Izd-vo AST; Izd-vo Tranzit-kniga, 2004:256. (In Russ.)
2. Lysenkov E.V. *Ryby v nashey zhizni (3 kniga) = Fish in our life (the 3rd book)*. Saransk: Izd-vo Em-PRINT, 2022:132. (In Russ.)
3. Asanov A.Yu. Fish farming in Penza region. *Rybovodstvo = Fish farming*. 2017;(1):14–15. (In Russ.)
4. Pravdin I.F. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb = Fish study guide*. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1966:226. (In Russ.)
5. Kafanova V.V. *Metody opredeleniya vozrasta i rosta ryb: ucheb. posobie = Methods for determining the age and growth of fish: textbook*. Tomsk: Izd-vo Tomsk. un-ta, 1984:56. (In Russ.)
6. Koblitskaya A.F. *Opredelitel' molodi presnovodnykh ryb = Key to juvenile freshwater fish*. Moscow: Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 1981:208. (In Russ.)
7. Bogdanov N.I., Asanov A.Yu. *Prudovoe rybovodstvo. 4-e izd. = Lake fish farming*. The 4th edition. Moscow: Izd-vo Pero, 2019:89. (In Russ.)
8. Ivanova M.N., Svirskaya A.N. On manifestation of compensatory growth in juvenile pike *Esox lucius*. *Biologicheskie resursy Belogo morya i vnutrennikh vodoemov Evropeyskogo Severa: materialy XXVIII Mezhdunar. konf. (5–8 oktyabrya 2009 g., Petrozavodsk, Respublika Kareliya, Rossiya) = Biological resources of the White Sea and inland waters of the European North: proceedings of the 28th International conference (October 5-8, 2009, Petrozavodsk, Republic of Karelia, Russia)*. Petrozavodsk, 2009:240–243. (In Russ.)
9. Bykov A.D. Commercial and biological characteristics of the silver carp of the Desnogorsk reservoir. *Rybnoe khozyaystvo = Fisheries*. 2020;(4):79–84. (In Russ.)
10. Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Samoylov K.Yu. Some biological features, size and age composition of white *HYPOPTHALMICHTHYS MOLITRIX* and spotted *ARISTICHTHYS NOBILIS* in basin of the Lower Volga. *Sovremennoe sostoyanie bio-*

- resursov vnutrennikh vod* = *The current state of bioresources of inland waters*. Moscow: Izd-vo POLIGRAF-PLYuS, 2014;2:341–346. (In Russ.)
11. Yuldoshev Kh.T., Kamilov M.A., Yuldashev M.A. Growth of spotted carp in the ponds of the middle reaches of Zarafshan, Uzbekistan. *Internauka* = *Interscience*. 2021;(39-1):9–11. (In Russ.)
 12. Khurshut E.E. Morphology of the scales and growth of *Hemiculter leucisculus* Basilewsky in the water bodies of the middle reaches of the Syrdarya River. *Selevinia*. 2003:29–34. (In Russ.)
 13. Moskul G.A. Biological basis of fishery development of inland waters of the North Caucasus. DSc abstract. Moscow, 1995:51. (In Russ.)
 14. Asanov A.Yu. The effectiveness of preventing “blooming” of the Sursky (Penza) reservoir, depending on the size of the used fish stock of HYPOPHthalmichthys. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2021;(1):87–97. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2021-1-8
 15. Karnaukhov G.I. Estimation of the commercial return of silver carp to the Volchiy Vorota reservoir. *Rybnoe khozyaystvo* = *Fisheries*. 2019;(3):97–99. (In Russ.)
 16. Shakirova F.M. Fertility of the white carp of the Khauz Khan reservoir. *Biologicheskie osnovy i proizvodstvennyy opyt rybokhozyaystvennogo i meliorativnogo ispol'zovaniya dal'nevostochnykh rastitel'noyadnykh ryb* = *Biological bases and industrial experience of fishery and land reclamation use of Far Eastern herbivorous fish*. Moscow: Izd-vo TsNIITEIRKh, 1984:71–72. (In Russ.)
 17. Nikiforov S.Yu., Abbakumov V.P. Commercial and biological characteristics of herbivorous fish of the Volga-Caspian fishery subarea. *Rybnoe khozyaystvo* = *Fisheries*. 2014;(4):84–88. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Алик Юсупович Асанов

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
Приволжский научный центр
аквакультуры и водных биоресурсов,
Пензенский государственный аграрный
университет (Россия, г. Пенза,
ул. Ботаническая, 30)

E-mail: kfvniro-as@list.ru

Alik Yu. Asanov

Candidate of biological sciences,
senior staff scientist, Volga Research Center
of aquaculture and aquatic Bioresources
of Penza State Agricultural University
(30 Botanicheskaya street, Penza, Russia)

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflicts of interests.

Поступила в редакцию / Received 10.01.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 28.02.2023

Принята к публикации / Accepted 20.03.2023

УДК 574.24

doi:10.21685/2307-9150-2023-1-4

**Адаптации совместной вокализации
несовиных птиц с филином (*Bubo bubo*)
в природно-климатических условиях Мордовии**

А. В. Андрейчев¹, В. А. Кузнецов², А. С. Лапшин³

^{1,2,3}Национальный исследовательский Мордовский государственный
университет имени Н. П. Огарева, Саранск, Россия

¹andreychev1@rambler.ru, ²ichtiology1963@yandex.ru, ³as.lapshin13@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* С позиции изучения взаимоотношений в системе «хищник–жертва» особую значимость представляют совместные вокализации хищных птиц и их потенциальных жертв. Однако до сих пор в научной литературе крайне мало информации об адаптациях к совместной вокализации филина и других видов птиц, не относящихся к семейству Strigidae. Известно лишь, что это происходит очень редко, и каждый случай представляет определенный интерес, так как филин является крупной совой, которой боятся многие виды птиц. К тому же до сих пор не известно, при каких метеорологических условиях и в какие сезоны года эти взаимодействия происходят. Поэтому целью данной работы было количественно оценить совместимость территориальных криков филина с криками других видов птиц при определенных природно-климатических условиях региона. *Материалы и методы.* Регистрацию вокализации филина и других видов птиц осуществляли с использованием цифровых диктофонов. Камеральная обработка полученных аудиозаписей проводилась с использованием программ AIMP и Audacity. Метеорологические условия анализировали по данным метеостанции Большие Березники. Для оценки связей между случаями совместной вокализации птиц и ситуационными параметрами ее проявления (температура, сила ветра, облачность и давление) использовали непараметрический *U*-критерий Манна – Уитни. *Результаты и выводы.* В ходе исследований выявлена совместная вокализация филина с серой вороной, черным вороном, обыкновенной кукушкой, серым журавлем и обыкновенным козодоем. Большая часть регистраций совместных вокализаций филина и других видов птиц отмечена в сумеречные часы, приуроченные к закату или рассвету, несмотря даже на то, что ряд этих видов ведет дневной образ жизни. Совместная вокализация была зафиксирована в разные сезоны, но чаще – весной (64 %). Получены статистически достоверные различия совместной вокализации по атмосферному давлению (критерий Манна – Уитни, $Z = -4,72, p < 0,05$) и силе ветра ($Z = -4,49, p < 0,05$).

Ключевые слова: голосовая активность, филин, обыкновенный козодой, серая ворона, черный ворон, обыкновенная кукушка, серый журавль, Европейская часть России

Благодарности: авторы выражают благодарность В. И. Вельмакину, Г. В. Школову, И. В. Коротинной, Р. В. Тубоякову, М. А. Алпееву, А. А. Шкулёву за помощь в проведении полевых исследований на разных этапах.

Для цитирования: Андрейчев А. В., Кузнецов В. А., Лапшин А. С. Адаптации совместной вокализации несовиных птиц с филином (*Bubo bubo*) в природно-климатических условиях Мордовии // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 55–69. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-4

Adaptations of co-vocalisation of non-owl birds with Eagle Owls (*Bubo bubo*) in natural and climatic conditions of Mordovia

A.V. Andreychev¹, V.A. Kuznetsov², A.S. Lapshin³

^{1,2,3}Ogarev Mordovia State University, Saransk, Russia

¹andreychev1@rambler.ru, ²ichtiology1963@yandex.ru, ³as.lapshin13@gmail.com

Abstract. *Background.* From the standpoint of studying relationships in the “predator-prey” system, joint vocalizations of predator birds and their potential prey are of particular importance. However, there is still very little information in the scientific literature about adaptations to the co-vocalisations of Eagle Owl and other bird species that do not belong to the Strigidae family. It is only known that this happens very rarely, and each case is of undoubted significance, because the Eagle Owl is a large owl, which is feared by many birds. In addition, before that it was not known under what meteorological conditions of the seasons of the year these interactions can occur. Therefore, the purpose of this study is to quantify the joint territorial calls of Eagle Owl with other birds under certain natural and climatic conditions of the region. *Materials and methods.* Registration of vocalisation of Eagle Owl and other bird species was carried out using digital dictophones. Cameral processing of the obtained audio recordings was carried out using the AIMP and Audacity programs. Meteorological conditions were analyzed according to the weather station Bolshie Berezniki. To assess the relationship between the co-vocalisation of birds and other parameters (temperature, wind strength, cloudiness and atmospheric pressure), the non-parametric Mann-Whitney U test was used. *Results and conclusions.* In the course of the research, co-vocalisation of Eagle Owl with the hooded crow, common raven, common cuckoo, common crane and european nightjars was revealed. Most of the registrations of co-vocalisations of Eagle Owl and other birds were noted during the twilight hours, timed to coincide with sunset or dawn, although a number of species are diurnal. Co-vocalisation was recorded in different seasons, but mainly in spring (64 %). Statistically significant differences in co-vocalisation were obtained with the use of Mann-Whitney U test for atmospheric pressure ($Z = -4,72$, $p < 0,05$) and wind strength ($Z = -4,49$, $p < 0,05$).

Keywords: Voice activity, Eagle Owl, european nightjars, hooded crow, common raven, common cuckoo, common crane, European part of Russia

Acknowledgments: authors extend gratitude to V.I. Velmakin, G.V. Shkolov, I.V. Korotina, R.V. Tuboyakov, M.A. Alpeev, A.A. Shkulev for the assistance in conducting field research at various stages.

For citation: Andreychev A.V., Kuznetsov V.A., Lapshin A.S. Adaptations of co-vocalisation of non-owl birds with Eagle Owls (*Bubo bubo*) in natural and climatic conditions of Mordovia. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2023;(1):55–69. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-4

Введение

Акустическая коммуникация играет важную роль в жизни птиц [1]. Для птиц вокализация является основным средством общения [2], включая подачу сигнала для защиты территории и привлечения полового партнера. Территориальные птицы взаимодействуют друг с другом, используя крики для опре-

деления границ территории. Поскольку крик может быть надежным показателем иерархии, особи могут оценивать соперников и предотвращать прямые конфликты, требующие больших затрат энергии. Общение посредством птичьих криков может происходить между особями одного и того же вида или между разными видами. Птицы сообщают о тревоге посредством звуковых сигналов и движений, характерных для данной угрозы, а птички крики-тревоги могут быть поняты другими видами птиц для выявления конкретной угрозы и защиты от нее. Территориальные призывы чаще исходят от самцов птиц [3]. В литературе много работ, посвященных изучению особенностей видоспецифической вокализации птиц. В природе часто отмечаются совместные вокализации хищных птиц и их потенциальных жертв. Изучению этого вопроса посвящено мало работ, но эти факты совместной вокализации крайне интересны с позиции изучения взаимоотношений в системе «хищник–жертва», а также условий, в которых они происходят.

Вокализации, издаваемые животными-жертвами в отношении хищника, определяются с точки зрения их значения. Выявление различных криков зависит от амплитуды сигнала, влияния факторов окружающей среды, соотношения криков к посторонним шумам, возможностей работы приемника на фоне шума и чувствительности приемника. Комплексный эффект этих факторов важен для изучения вокализаций в системе «хищник–жертва». Классифицируют пять типов тревожных криков жертв на присутствие хищника [4]:

1) вокализация, побуждающая к моббингу, основной функцией которой является сдерживание хищника или передача сообщения конспецификам «двигайся дальше»;

2) крики, связанные с уклоняющимися действиями жертвы, заставляющие хищника отказаться от охоты или уменьшающие ее успешность, в результате предупреждения другой потенциальной жертвы;

3) крики бедствия захваченной особи, которые либо привлекают других потенциальных жертв, окружающих и дезориентирующих хищника, либо привлекают других хищников, вызывая конкуренцию между ними за добычу. В обоих случаях шансы жертвы спастись повышаются, так как внимание хищника снижается;

4) крики защиты используются в качестве угрозы хищнику. Эти крики часто имитируют звуки других хищников;

5) крики, отвлекающие хищника.

Крики сов одного вида обычно раздаются одиночно или дуэтом преимущественно в период размножения. Особенно это характерно для самой крупной совы – филина (*Bubo bubo* L.). Чаще всего, когда филин кричит, то другие виды птиц молчат. Неслучайно этот вид сов получил название «пугач». Это хорошо объяснимо с позиций подавления активности более мелких конкурирующих видов сов. В разных странах (Россия, Швеция, Польша и др.) отмечались случаи нападения филина на болотную сову (*Asio flammeus* Pontoppidan), ушастую сову (*A. otus* L.), длиннохвостую неясыть (*Strix uralensis* Pallas), серую неясыть (*S. aluco* L.), домового сыча (*Athene noctua* Scopoli) и другие виды [5]. Подобных фактов известно достаточно много. По результатам наших исследований в Мордовии в спектре питания филина были отмечены следующие виды птиц: грач (*Corvus flugilegus* L.), серая ворона (*C. cornix* L.), ушастая сова (*A. otus*), длиннохвостая неясыть (*S. uralensis*), серая неясыть (*S. aluco*) [6, 7].

Другой стороной этих взаимоотношений является то, что при визуальном контакте филина многие виды птиц не могут пролететь мимо, не подав сигнал тревоги. В России были отмечены непосредственные подлеты к филину следующих видов птиц: серая ворона (*C. cornix*), сорока (*Pica pica* L.), зимняк (*Buteo lagopus* Pontoppidan), черный коршун (*Milvus migrans* Boddaert), грач (*C. flugilegus*), дрозд-рябинник (*Turdus pilaris* L.), канюк (*B. buteo* L.), луговой лунь (*Circus pygargus* L.), черный ворон (*C. corax* L.), обыкновенная пустельга (*Falco tinnunculus* L.), балобан (*F. cherrug* Grey), большой подорлик (*Clanga clanga* Pallas). Ведут себя птицы, обнаружив филина, по-разному. Например, птицы из семейства Врановые (Corvidae) днем обычно с карканьем кружатся над ним и рассаживаются поблизости [5]. Таким образом, совместная вокализация филина с другими видами птиц и животных возможна, но отмечается редко.

В данной статье мы приводим первое количественное описание совместных территориальных криков филина с другими видами несовиных птиц при определенных природно-климатических условиях. Поскольку совместная вокализация филина с другими видами птиц встречается редко, но она может быть полезна для понимания экологии этой крупной совы и других птиц, то мы подробно задокументировали такую информацию для дальнейшего использования.

Материалы и методы

Работу по регистрации голосовой активности филина проводили в период 2015–2022 гг. в различных районах Республики Мордовия (53°38' – 55°11' с.ш. и 42°11' – 46°45' в.д.). Исследованиями были охвачены следующие районы: Большеберезниковский, Чамзинский, Дубенский, Атяшевский, Ардатовский, Ковылкинский, Кадошкинский, Инсарский, Кочкуровский, Рузавевский, Краснослободский, Темниковский, Теньгушевский, Лямбирский, Ромодановский, Ичалковский, Старошайговский и окрестности г. Саранска. Климат региона умеренно континентальный с ярко выраженной сменой сезонов в течение всего года. Среднегодовая температура воздуха колеблется от 3,5 до 4,0 °С. Среднегодовое количество осадков на территории составляет 480 мм.

Регистрацию вокализации филина и других видов птиц осуществляли с использованием цифровых диктофонов Olympus VN-416PC, VN-406PC, VN-712PC. Записывались как одиночные территориальные призывы, так и дуэты. Использовался режим записи WMA 5 кбит/с (mono). Записи были сделаны с частотой дискретизации 44,1 кГц. Диктофоны устанавливали в дневное время на 3–5 дней. Максимальная продолжительность непрерывной работы диктофонов составила около 140 ч с использованием внешних (дополнительных) батарей R20 1,5V или до 110 ч в летнее и 76 ч в зимнее время при использовании стандартных алкалиновых батарей типа AAA LR03 1,5V. Диктофоны устанавливались на некотором расстоянии от овражно-балочных комплексов и склонов речных террас или непосредственно на них, где предполагалось обитание филина. Эта методика записи вокализации была разработана и апробирована нами ранее на разных видах животных [8, 9].

Камеральная обработка полученных аудиозаписей проводилась с использованием компьютерных программ AIMP (2007) и Audacity (2015). Изна-

чально полученные аудиозаписи с диктофонов конвертировали в программе AIMP, из формата WMA в WAV и разделяли на короткие аудиозаписи по 70 ч каждая. Дальнейшее получение спектрограмм проводили в программе AUDACITY. Мы просматривали спектрограммы (время по оси x , частота по оси y , амплитуда по оси z , визуализированная в виде цвета) с помощью программного обеспечения. Цель спектрограмм заключалась в том, чтобы более эффективно (быстрее) идентифицировать крики и легко проверить, в какое время начиналась и заканчивалась вокализация. Чтобы свести к минимуму ошибки регистраций, мы выбирали для анализа только высококачественные спектрограммы с меньшим фоновым шумом. Одновременно проводилась оценка метеорологических условий местности, при которых регистрировалась совместная вокализация филина и несовиных птиц. Фиксировались данные следующих погодных условий: температуры ($^{\circ}\text{C}$), силы ветра (м/с), облачности (%), давления (мм рт. ст.). Мы использовали данные метеостанции Большие Березники (gr5.ru, niropogoda.ru), где переменные отображались ежечасно. Для выявления связи между совместной вокализацией птиц и ситуационными параметрами ее проявления (температура, сила ветра, облачность и давление) использовали непараметрический U -критерий Манна – Уитни. Статистические расчеты проводили при помощи компьютерной программы MS Excel (лиц. Office ProPlus 2013 RUS OLP NL Acdmc № 62526942).

Результаты и обсуждение

В результате исследований проведено 610 экспедиционных выездов и получено 892 записи с диктофонов. Проанализировано около 82,9 тыс. часов аудиозаписей. За все время выявили 29 записей с совместной вокализацией филина с другими видами животных. Из них 21 запись была совместными криками филина и других видов птиц и 8 записей – криков филина с млекопитающими. От всего числа совместной вокализации филина 11 записей (37,9 %) были регистрациями криков филина с другими видами птиц, не относящихся к отряду Собообразные (Strigiformes). Регистрировались крики следующих видов птиц: серая ворона (*C. cornix*), черный ворон (*C. corax*), обыкновенная кукушка (*Cuculus canorus* L.), серый журавль (*Grus grus* L.), обыкновенный козодой (*Caprimulgus europaeus* L.). В течение всего периода исследования было получено только по четыре дуэта для филина и серой вороны, по три дуэта для филина и черного ворона, по два дуэта для филина и кукушки, по одному дуэту филина с козодоем и филина с серым журавлем.

Крики самцов филина мы регистрировали в частотном диапазоне 200–420 Гц, самок – 400–550 Гц [8]. Длительность крика у филина составляет около 0,7 с, периодичность криков обычно варьирует с частотой 1 крик в 5–10 с. Совместные крики филина и серой вороны отмечены в окрестностях Индома (Большеберезниковский район), с. Маколово (Чамзинский район), с. Николаевка (Дубенский район), Аэропорта (городской округ Саранск). Совместная вокализация регистрировалась 12 января, 6 апреля, 26 июля, 2 сентября. Особи двух видов птиц кричали совместно в 03 ч 51 мин, 05 ч 27 мин, 15 ч 23 мин, 18 ч 30 мин (рис. 1). Регистрировалась распространенная версия вокализации серой вороны от 550 до 1900 Гц. Совместные вокализации наблюдались в интервале температур от -8 до $+15$ $^{\circ}\text{C}$. Совместные крики регистрировали при силе ветра от 0 до 2 м/с, облачности – от 10 до 30 %, давлении – от 750 до 759 мм рт. ст.

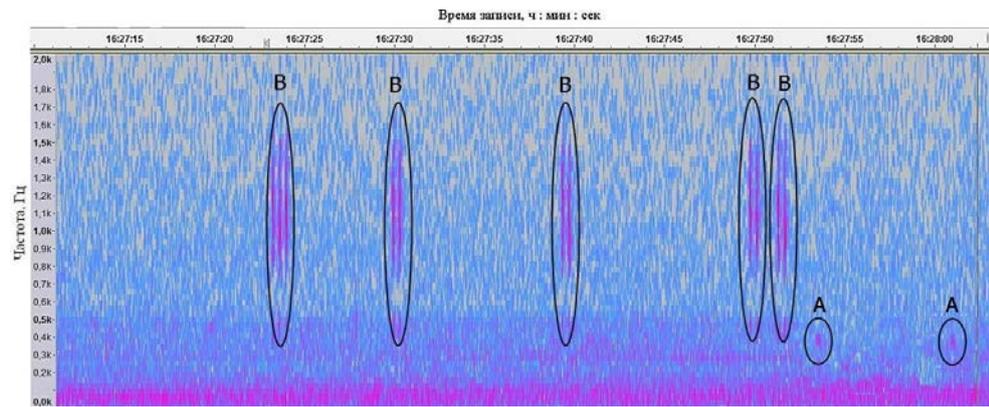


Рис. 1. Спектрограмма совместной вокализации филина (A) и серой вороны (B)

В отношении серой вороны исследователями подробно изучены акустические сигналы взрослых особей и птенцов. Известно, что длительность отдельного крика составляет 200 мс, интервал между криками – 150–170 мс. Структура отдельного крика характеризуется пилообразно модулированной частотой. При тревожном крике ворона увеличивается длительность сигнала до 400 мс, а интервал между криками – до 200 мс. За время крика воспроизводится до 20 зубцов пилообразной формы [10]. Оптимальный частотный диапазон для звуковой связи серых ворон варьирует от 500 Гц до 2 кГц. Поскольку это соответствует диапазону частот, в котором крики ворон имеют свое основное значение, а их слух особенно чувствителен к фоновым шумам, это предполагает наличие специфической адаптации. Радиус активного акустического пространства серой вороны составляет около 1 км в условиях умеренного ветра [11].

Совместные крики филина и черного ворона отмечены в окрестностях с. Пичеуры (Чамзинский район), с. Кайбичево (Дубенский район), с. Атемар (Лямбирский район). Совместную вокализацию регистрировали 4 и 27 марта, 4 мая. Особи двух видов птиц кричали совместно в 02 ч 57 мин, 04 ч 38 мин, 09 ч 46 мин. Частотный диапазон криков черного ворона составлял 400–3700 Гц (рис. 2). Совместные вокализации наблюдали в диапазоне температур от -5 до $+8$ °С. Совместные крики регистрировали при силе ветра от 0 до 2 м/с, облачности – от 10 до 20 %, давлении – от 743 до 759 мм рт. ст.

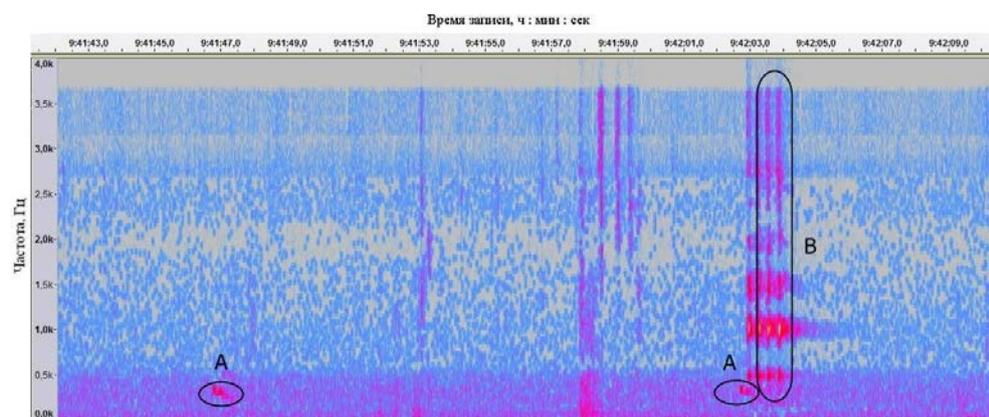


Рис. 2. Спектрограмма совместной вокализации филина (A) и черного ворона (B)

О вокализации черного ворона известно, что частота криков может достигать 1250 Гц и более [12]. О взаимоотношениях филина и черного ворона известно мало. В Словакии отмечен случай, когда гнездовой ящик, в котором гнезился черный ворон, занял филин [13]. Нами во многих местах обитания филина при обследовании гнезд неоднократно регистрировались черные вороны. В Ардатовском районе в окрестностях с. Луньга гнездо черного ворона находилось недалеко от гнезда филина. В Большеберезниковском районе на фотоловушку зарегистрирован факт подлета черного ворона к брошенной кладке филина. Птица присела к гнездовой нише, но не тронула кладку. Взаимоотношения, в том числе и совместная вокализация, филина и черного ворона с экологических позиций следует признать одними из самых интересных, так как обе птицы являются самыми крупными видами в своих семействах. Максимальная масса филина составляет до 2–4 кг, черного ворона – до 1,5–2 кг. Эти две крупные птицы могут обитать практически на одних и тех же участках, особо не опасаясь друг друга. Это подтверждается длительностью их совместной вокализации. В частности, в окрестностях с. Кайбичево филин и черный ворон кричали непрерывно на протяжении 37 мин. Это косвенно свидетельствует о том, что птицы четко обозначают свое присутствие друг для друга. В отношении совместных вокализаций филина с другими видами длительность ограничивается отдельными криками и сериями длительностью в несколько минут.

Совместные крики филина и обыкновенной кукушки отмечены в окрестностях с. Маколово (Чамзинский район), с. Атемар (Лямбирский район). Совместная вокализация была записана с 18 ч 00 мин до 19 ч 00 мин 30 апреля и 4 мая. Частота криков кукушки варьировала от 500 до 750 Гц (рис. 3). Совместные вокализации регистрировали в диапазоне температур от +4 до +8 °С, при силе ветра – от 1 до 2 м/с, облачности – от 10 до 30 % и давлении – от 743 до 756 мм рт. ст.

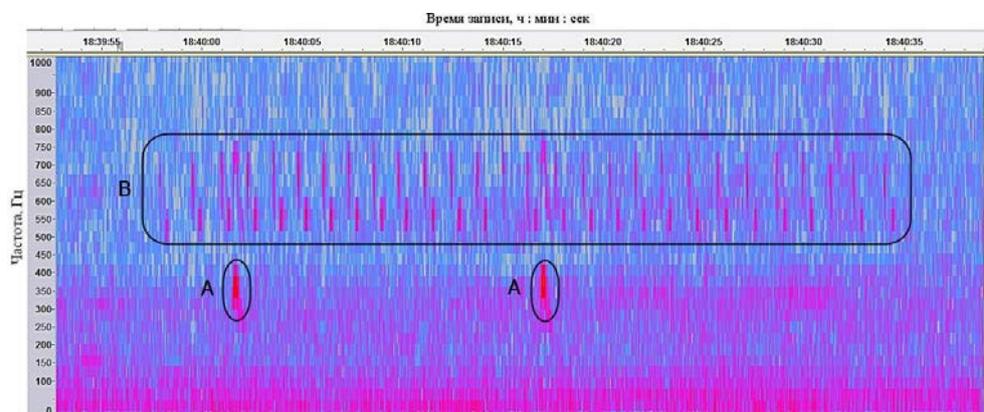


Рис. 3. Спектрограмма совместной вокализации филина (А) и обыкновенной кукушки (В)

Из литературы о вокализации обыкновенной кукушки известно, что она может варьировать от 430 до 1420 Гц [14]. Обыкновенная кукушка может быть объектом питания филина [15]. Несмотря на это, она проявляет голосовую активность при вокализации хищника.

Совместная вокализация филина и серого журавля была записана в окрестностях с. Николаевка (Дубенский район) в 05 ч 29 мин 9 апреля 2018 г. Частота криков журавля варьировала от 700 до 1200 Гц (рис. 4). Совместные вокализации регистрировали в диапазоне температур от -1 до $+2$ °С, при силе ветра -1 м/с, облачности -10 %, давлении $-$ от 758 до 759 мм рт. ст.

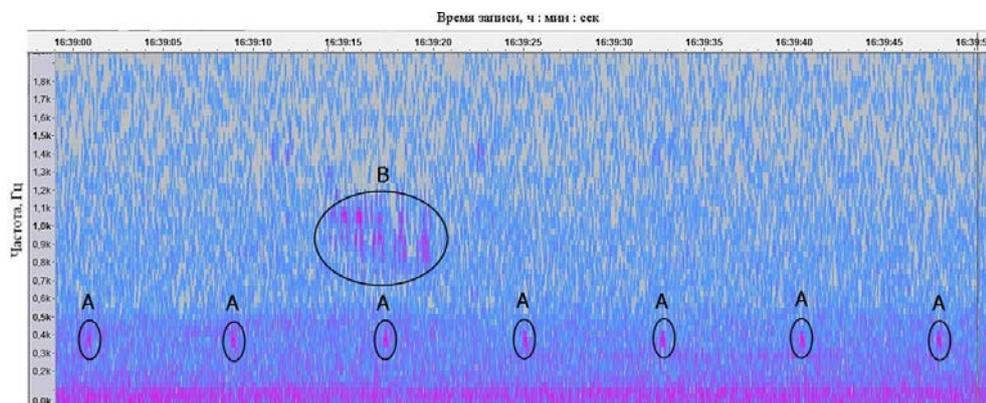


Рис. 4. Спектрограмма совместной вокализации филина (А) и серого журавля (В)

О вокализации серого журавля известно, что она может варьировать от 600 до 14000 Гц [16]. Голоса других видов птиц оказывают стимулирующее действие. Речь идет о звуковой индукции, которая выражается в реакции птицы на звук крика другой птицы. Это может быть голос особи своего же вида, другого вида или шумы неживого происхождения [17]. Глухарь (*Tetrao urogallus* L.), например, часто поет свою первую песню на току после того, как услышит крик серого журавля *G. grus*.

Совместная вокализация филина и обыкновенного козодоя отмечена в окрестностях с. Большие Ремезенки (Чамзинский район) в 20 ч 22 мин 4 августа 2020 г. Частота криков козодоя варьировала от 1000 до 2400 Гц (рис. 5). Совместные вокализации регистрировали в диапазоне температур от $+10$ до $+12$ °С, при силе ветра -1 м/с, облачности -20 %, давлении $-$ от 752 до 754 мм рт. ст.

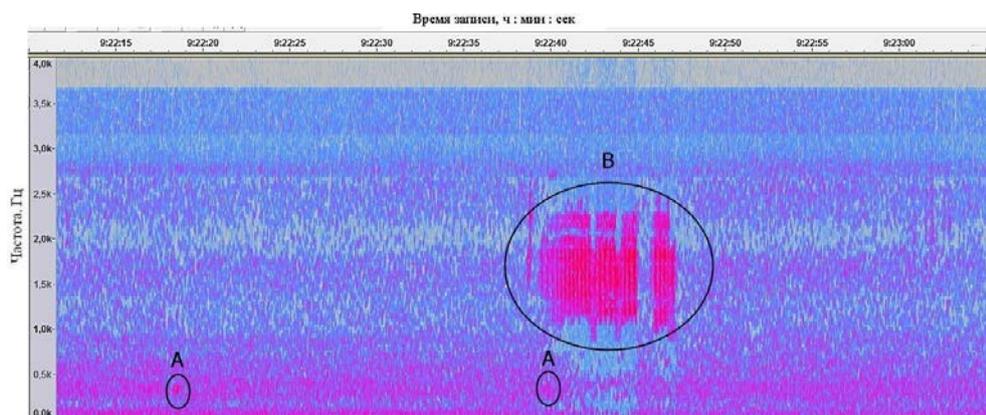


Рис. 5. Спектрограмма совместной вокализации филина (А) и обыкновенного козодоя (В)

О вокализации обыкновенного козодоя известно, что она может варьировать от 1000 до 2500 Гц [18]. Начало пения козодоя тесно связано с периодом сумерек, т.е. в течение 10–70 мин после захода и до восхода солнца [19]. Интересным фактом является то, что большинство регистраций совместных вокализаций филина и других приведенных нами видов птиц зафиксированы в сумеречные часы, приуроченные к закату или рассвету, хотя ряд видов ведут дневной образ жизни.

Совместная вокализация филина и других видов птиц отмечена нами в разные сезоны, но преимущественно весной (64 %). В другие сезоны года совместная вокализация отмечалась летом – 18 % и осенью и зимой – по 9 %. На наш взгляд, такое распределение совместной вокализации по сезонам года обусловлено, прежде всего, предыдущими и инкубационными периодами репродукции этих видов. Это может указывать на сдержанность в вокализации разных видов птиц в периоды, когда филин не размножается. Вероятно, многие виды в местах обитания филина боятся выдать свое местонахождение хищнику и не стать его жертвами. Проведя сравнение интервалов значений факторов среды (температура, давление, облачность, сила ветра) при регистрации совместной вокализации и всех проявлений факторов в течение периода исследований выявлено, что дуэты филина и других видов птиц регистрируются в определенном толерантном диапазоне. В частности, в отношении фактора температуры совместная вокализация регистрировалась от –8 до +15 °С, тогда как диапазон годовых температур варьировал от –26 до +34 °С. Фактор атмосферного давления при совместной вокализации составлял от 743 до 759 мм рт. ст., тогда как диапазон колебаний давления в году варьировал от 714 до 783 мм рт. ст. Фактор облачности при совместной вокализации составлял от 10 до 30 %, тогда как облачность на протяжении года изменялась от 0 до 100 %. Сила ветра при совместной вокализации составляла от 0 до 2 м/с, тогда как сила ветра на протяжении года варьировала от 0 до 17 м/с. Сравнение значений параметров метеоусловий, при которых регистрировалась совместная вокализация, и параметров метеоусловий при которых не отмечалось случаев совместной вокализации в течение года, с помощью критерия Манна – Уитни выявило статистически достоверные отличия первой выборки от второй по атмосферному давлению ($Z = -4,72$, $p < 0,05$) и силе ветра ($Z = -4,49$, $p < 0,05$) (рис. 6). При этом различия по другим факторам не достоверны ($p > 0,05$).

В то же время нами не отмечена совместная вокализация филина с другими обитающими рядом видами птиц: погонышем (*Porzana porzana* L.), водяным пастушком (*Rallus aquaticus* L.), вальдшнепом (*Scolopax rusticola* L.), белой совой (*Nuctea scandiaca* L.), болотной совой (*A. flammeus*), сплюшкой (*Otus scops* L.), ястребиной совой (*Surnia ulula* L.), домовым сычом (*Athene noctua*), воробьиным сычом (*Glaucidium passerinum* L.), бородастой неясытью (*S. nebulosa* Forster), обыкновенным соловьем (*Luscinia luscinia* L.), вокализацию которых можно услышать в регионе исследований ночью или в сумерках.

В природе совместная вокализация известна и между другими видами птиц. Территориально обусловленные акустические взаимодействия между животными включают как совместную передачу сигналов, так и прямые дей-

ствия, однако виды различаются по тому, как они используют каждый из этих компонентов. Например, предпринимались попытки смоделировать территориальные вторжения для двух симпатрических видов птиц: водяного пастушка (*R. aquaticus*) и малого погоныша (*Zapornia parva* Scopoli). Эти виды отличаются друг от друга морфологически и по поведению, причем первые крупнее и агрессивнее и, как известно, наносят серьезные травмы другим птицам. По полученным данным вокализации каждого из этих видов к воспроизведениям криков малой поганки (*Tachybaptus ruficollis* Pallas) отличались. Оба вида увеличили частоту своих криков в ответ на стимулирующие крики поганки; однако водяные пастушки издавали более громкие крики и больше участвовали в дуэтах. В отличие от них малые погоныши не изменяли акустическую структуру своих криков и редко участвовали в дуэтах. В дополнение к различиям в вокальном поведении водяные пастушки приближались к источнику воспроизведения криков малой поганки редко, в то время как малые погоныши делали это регулярно [20]. Поэтому при разрешении межвидовых территориальных конфликтов одни виды птицы могут использовать стратегию взаимоотношений, основанную на вокализации, и таким образом избегать прямых встреч в природе. Взаимоотношения других видов птиц основываются преимущественно на использовании прямых агрессивных контактов. С этой точки зрения взаимоотношения филина и других видов птиц можно отнести к первому типу территориальных взаимодействий. Однако не все виды птиц, как показано в наших исследованиях, отвечают на вокализацию хищника. Совместная вокализация потенциальной жертвы с хищником является исключительным случаем, поэтому она настолько редка в природе. Вероятность ее существования подтверждается исследованиями, согласно которым территориальные виды животных проявляют меньшую агрессию по отношению к соседям, чем к чужакам [21]. Возможно поэтому филин, прежде всего, в период размножения не обращает особого внимания на вокализацию видов-соседей (серая ворона, черный ворон, серый журавль, обыкновенная кукушка, обыкновенный козодой). Совместная вокализация филина и других видов птиц отмечалась в определенные сутки, хотя, безусловно, все эти виды присутствуют на участках, но чаще не издают криков. Объяснение явлению вокализации в определенные дни приводят ученые на примере двенадцати африканских сов в Малави и Гамбии [22]. Определяющими в вокализации являются факторы окружающей среды. Сипухи (*Tyto alba* Scopoli) часто кричали сразу после того, как сильный ветер стихал и не выпадало осадков. Температура не так важна, если другие условия подходят для вокализации. Например, сипуха и жемчужный воробьиный сыч (*G. perlatum*) издавали крики как при +37 °С, так и при +15 °С. Некоторые виды сов могут усиливать вокальные проявления в полнолуние, другие при таких же условиях кричат меньше или вообще не кричат (сипуха). Такое зарегистрированное влияние полнолуния было не столь очевидным, поскольку отсутствие облачности также может активизировать к вокализации жемчужного воробьиного сыча. В Малави при регистрации крика африканского филина (*B. africanus* Temminck) отмечали прекращение вокализации жемчужного воробьиного сыча (*G. perlatum*) и южной белолицей совки (*Ptilopsis granti*), поскольку они могли стать его жертвами.

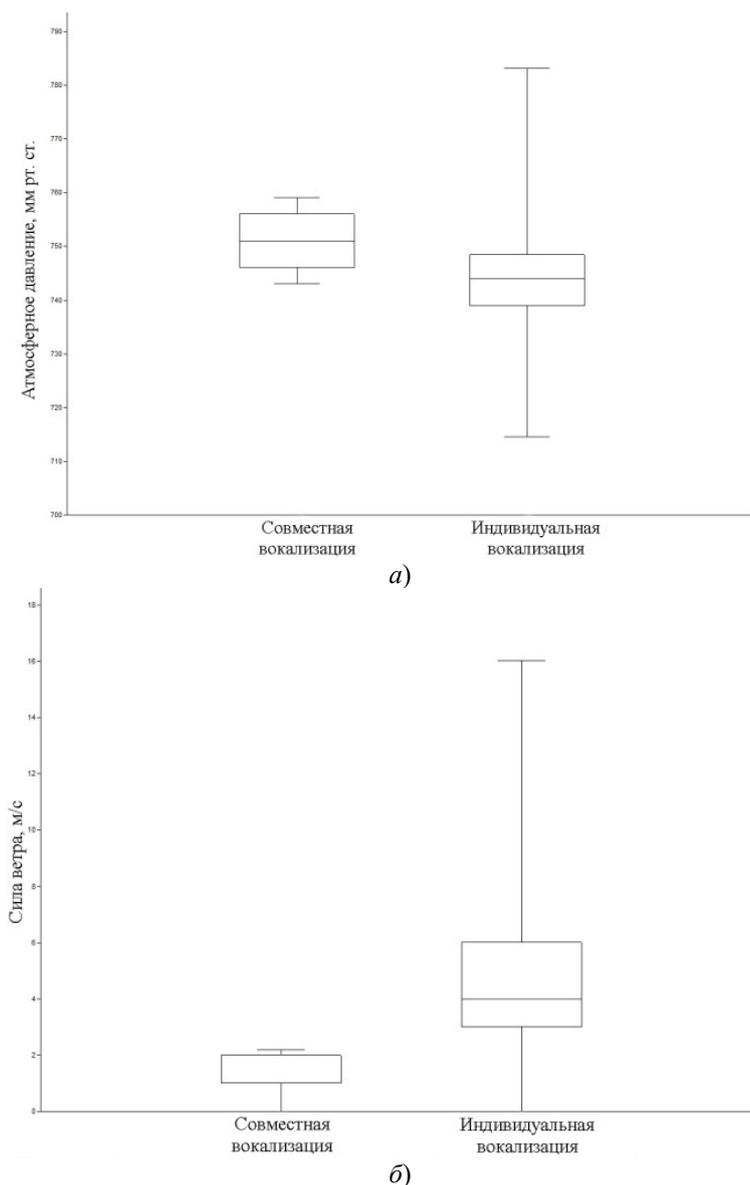


Рис. 6. Диапазоны совместной и индивидуальной вокализации филина с другими птицами при воздействии факторов окружающей среды: *а* – давления; *б* – силы ветра. Примечание: «Полоска на ящике» – медиана, прямоугольник показывает разброс значений относительно главной тенденции (25–75 % квантили), отрезки вокруг прямоугольника – минимальное и максимальное значения

Совместная вокализация птиц из рода *Vubo* возможна и с некоторыми млекопитающими. Летом 2019 г. исследователи зафиксировали очевидное голосовое взаимодействие продолжительностью чуть менее 4 мин между виргинским филином (*B. virginianus* Gmelin) и волком (*Canis lupus* L.) в Йеллоустонском национальном парке [23]. Это еще раз подтверждает широкий диапазон межвидовых взаимоотношений видов филинов, основанных на вокализации, с разными группами животных.

Заключение

Таким образом, отмеченные нами случаи совместной вокализации филина и других видов несовиных птиц нельзя отнести не к одной из известных типов вокализации жертвы на хищника [24]. Мы предполагаем, что речь идет о наложении независимых акустических популяционных систем хищника и жертвы. Совместная вокализация филина и других птиц чаще регистрируется в период размножения и происходит в узком диапазоне проявлений факторов окружающей среды. Чаще всего совместная вокализация филина отмечается для двух видов птиц: серой вороны и черного ворона. Наши результаты служат отправной точкой для дальнейшего изучения взаимоотношений филина и других птиц, основанных на совместной акустической активности в Поволжье и в России в целом. Более широкое использование цифровых диктофонов, которые записывают спонтанные вокализации, издаваемые животными в течение длительного времени, позволит нам чаще фиксировать и лучше изучить такие межвидовые взаимодействия.

Список литературы

1. Kumar A. Acoustic communication in birds // *Resonance*. 2003. Vol. 8, № 6. P. 44–55. doi:10.1007/BF02837868
2. Catchpole C. K., Slater P. J. B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge : Cambridge University Press, 2008. 348 p.
3. Yee S. A., Puan C. L., Chang P. K. Territorial and duet calls of three Malaysian owl species // *Sains Malaysiana*. 2018. Vol. 47, № 7. P. 1439–1445. doi:10.17576/jsm-2018-4707-11
4. Klump G. M., Shalter M. D. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals // *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1984. Vol. 66, № 3. P. 189–226.
5. Пукинский Ю. Б. *Жизнь сов*. Л. : Изд-во Ленинградского университета, 1977. С. 39–40.
6. Андрейчев А. В., Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Спектр питания филина (*Bubo bubo*) в Республике Мордовия // *Зоологический журнал*. 2014. Т. 93, № 2. С. 248–258. doi:10.7868/S0044513414020032
7. Андрейчев А. В., Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Успешность размножения филина (*Bubo bubo*) и динамика численности грызунов // *Зоологический журнал*. 2016. Т. 95, № 2. С. 204–215. doi:10.7868/S0044513416020033
8. Андрейчев А. В., Лапшин А. С., Кузнецов В. А. Методика регистрации филина (*Bubo bubo*) по голосовой активности // *Зоологический журнал*. 2017. Т. 96, № 5. С. 601–605. doi:10.7868/S004451341705004X
9. Лапшин А. С., Андрейчев А. В., Кузнецов В. А. Суточная и сезонная динамика вокализации филина (*Bubo bubo*, Strigiformes, Strigidae) в Среднем Поволжье // *Зоологический журнал*. 2018. Т. 97, № 1. С. 77–88. doi:10.7868/S0044513418010075
10. Звонов Б. М. Акустическая коммуникация птенцов и родителей у серой вороны *Corvus cornix* // *Русский орнитологический журнал*. 2014. Т. 23, № 1033. С. 2453–2461.
11. Jensen K. K., Larsen O. N., Attenborough K. Measurements and predictions of hooded crow (*Corvus corone cornix*) call propagation over open field habitats // *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2008. Vol. 123, № 1. P. 507–518. doi:10.1121/1.2817363
12. Wallschläger D. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds // *Experientia*. 1980. Vol. 36, № 4. P. 412–412.

13. Mihók J., Lipták J. Eurasian Eagle-Owl (*Bubo bubo*) nesting in a nest box on a very high voltage electricity pylon // *Slovak Raptor Journal*. 2010. № 4. P. 99–101. doi:10.2478/v10262-012-0049-8
14. Moskát C., Hauber M. E. Quantitative analysis of vocalisation types in male common cuckoos' «gowk» call complex // *Zoology*. 2022. № 154. P. 126043. doi:10.1016/j.zool.2022.126043
15. Березовиков Н. Н., Шмыгалев С. С. Балобан *Falco cherrug* в добыче филина *Bubo bubo* в Южном Тарбагатае // *Русский орнитологический журнал*. 2008. Т. 17, № 430. С. 1112–1113.
16. Policht R., Ticháčková M. Acoustic monitoring of breeding common cranes (*Grus grus*) in the Czech Republic // *Aquila*. 2010. Vol. 116–117. P. 181–186.
17. Мальчевский А. С., Пукинский Ю. Б. Роль звуковой индукции в голосовом поведении птиц // *Русский орнитологический журнал*. 2009. Т. 18, № 483. С. 779–801.
18. Collyer A. A., Beadman J., Hill T. H. Voice-printing of the Nightjar, *Caprimulgus europaeus* // *Journal of Zoology*. 1982. Vol. 198, № 2. P. 177–181.
19. G Bijlsma R. Nachtzwaluwen *Caprimulgus europaeus* op de zuidwest-Veluwe // *Het Vogeljaar*. 1989. Vol. 37, № 6. P. 274–285.
20. Jedlikowski J., Polak M., Brambilla M., Reş P. Vocal and non-vocal behavior interact differently in territorial strategies of two sympatric Rallidae species // *Journal of Ornithology*. 2021. Vol. 162, № 1. P. 243–254. doi:10.1007/s10336-020-01808-2
21. Quirós-Guerrero E., Rivera-Cáceres K. D., Janeiro M. J. et al. Duet codes do not enhance neighbour recognition in two closely related species of duetting neotropical wrens // *Journal of Avian Biology*. 2021. Vol. 52, № 1. doi:10.1111/jav.02615
22. Mikkola H., Mikkola A. The Vocal Activity of Twelve African Owl Species // *Owls – Clever Survivors* / ed. by Heimo Mikkola. London : IntechOpen, 2022. P. 1–19. doi:10.5772/intechopen.103887
23. Domken B. M., Palacios V., Meyer S. M. B. Acoustic interaction between a pair of owls and a wolf // *Western North American Naturalist*. 2021. Vol. 81, № 3. P. 457–461. doi:10.3398/064.081.0315

References

1. Kumar A. Acoustic communication in birds. *Resonance*. 2003;8(6):44–55. doi:10.1007/BF02837868
2. Catchpole C.K., Slater P.J.B. *Bird Song: Biological Themes and Variations*. Cambridge: Cambridge University Press, 2008:348.
3. Yee S.A., Puan C.L., Chang P.K. Territorial and duet calls of three Malaysian owl species. *Sains Malaysiana*. 2018;47(7):1439–1445. doi:10.17576/jsm-2018-4707-11
4. Klump G.M., Shalter M.D. Acoustic behaviour of birds and mammals in the predator context. I. Factors affecting the structure of alarm signals. II. The functional significance and evolution of alarm signals. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 1984;66(3):189–226.
5. Pukinskiy Yu.B. *Zhizn' sov = The life of owls*. Leningrad: Izd-vo Leningradskogo universiteta, 1977:39–40. (In Russ.)
6. Andreychev A.V., Lapshin A.S., Kuznetsov V.A. Nutrition spectrum of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) in the Republic of Mordovia. *Zoologicheskij zhurnal = Zoological journal*. 2014;93(2):248–258. (In Russ.). doi:10.7868/S0044513414020032
7. Andreychev A.V., Lapshin A.S., Kuznetsov V.A. The breeding success of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) and the dynamics of the number of rodents. *Zoologicheskij zhurnal = Zoological journal*. 2016;95(2):204–215. (In Russ.). doi:10.7868/S0044513416020033
8. Andreychev A.V., Lapshin A.S., Kuznetsov V.A. Eagle Owl's (*Bubo bubo*) registration method by voice activity. *Zoologicheskij zhurnal = Zoological journal*. 2017;96(5):601–605. (In Russ.). doi:10.7868/S004451341705004X

9. Lapshin A.S., Andreychev A.V., Kuznetsov V.A. Daily and seasonal dynamics of Eagle Owl vocalization (*Bubo bubo*, Strigiformes, Strigidae) in the Middle Volga region. *Zoologicheskii zhurnal = Zoological journal*. 2018;97(1):77–88. (In Russ.). doi:10.7868/S0044513418010075
10. Zvonov B.M. Acoustic communication of chicks and parents in the gray crow. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = Russian ornithological journal*. 2014;23(1033):2453–2461.
11. Jensen K.K., Larsen O.N., Attenborough K. Measurements and predictions of hooded crow (*Corvus corone cornix*) call propagation over open field habitats. *The Journal of the Acoustical Society of America*. 2008;123(1):507–518. doi:10.1121/1.2817363
12. Wallschläger D. Correlation of song frequency and body weight in passerine birds. *Experientia*. 1980;36(4):412–412.
13. Mihók J., Lipták J. Eurasian Eagle-Owl (*Bubo bubo*) nesting in a nest box on a very high voltage electricity pylon. *Slovak Raptor Journal*. 2010;(4):99–101. doi:10.2478/v10262-012-0049-8
14. Moskát C., Hauber M.E. Quantitative analysis of vocalisation types in male common cuckoos' «gowk» call complex. *Zoology*. 2022;(154):126043. doi:10.1016/j.zool.2022.126043
15. Berezovikov N.N., Shmygalev S.S. Baloban Falco cherrug v dobyche filina *Bubo bubo* v Yuzhnom Tarbagatae. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = Russian ornithological journal*. 2008;17(430):1112–1113.
16. Policht R., Ticháčková M. Acoustic monitoring of breeding common cranes (*Grus grus*) in the Czech Republic. *Aquila*. 2010;116–117:181–186.
17. Mal'chevskiy A.S., Pukinskiy Yu.B. The role of sound induction in the vocal behavior of birds. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = Russian ornithological journal*. 2009;18(483):779–801. (In Russ.)
18. Collyer A.A., Beadman J., Hill T.H. Voice-printing of the Nightjar, *Caprimulgus europaeus*. *Journal of Zoology*. 1982;198(2):177–181.
19. G Bijlsma R. Nachtzwaluwen *Caprimulgus europaeus* op de zuidwest-Veluwe. *Het Vogeljaar*. 1989;37(6):274–285.
20. Jedlikowski J., Polak M., Brambilla M., Ręk P. Vocal and non-vocal behavior interact differently in territorial strategies of two sympatric Rallidae species. *Journal of Ornithology*. 2021;162(1):243–254. doi:10.1007/s10336-020-01808-2
21. Quirós-Guerrero E., Rivera-Cáceres K.D., Janeiro M.J. et al. Duet codes do not enhance neighbour recognition in two closely related species of duetting neotropical wrens. *Journal of Avian Biology*. 2021;52(1). doi:10.1111/jav.02615
22. Mikkola H., Mikkola A. The Vocal Activity of Twelve African Owl Species. *Owls – Clever Survivors*. London: IntechOpen, 2022:1–19. doi:10.5772/intechopen.103887
23. Domken B.M., Palacios V., Meyer S.M.B. Acoustic interaction between a pair of owls and a wolf. *Western North American Naturalist*. 2021;81(3):457–461. doi:10.3398/064.081.0315

Информация об авторах / Information about the authors

Алексей Владимирович Андрейчев
кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры общей биологии
и экологии, Национальный
исследовательский Мордовский
государственный университет имени
Н. П. Огарева (Россия, г. Саранск,
ул. Большевикская, 68)

E-mail: andreychev1@rambler.ru

Aleksey V. Andreychev
Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of general biology
and ecology, Ogarev Mordovia State
University (68 Bolshevistskaya street,
Saransk, Russia)

Вячеслав Александрович Кузнецов

доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры общей биологии
и экологии, Национальный
исследовательский Мордовский
государственный университет имени
Н. П. Огарева (Россия, г. Саранск,
ул. Большевикская, 68)

E-mail: ichtiology1963@yandex.ru

Vyacheslav A. Kuznetsov

Doctor of biological sciences, professor,
professor of the sub-department of general
biology and ecology, Ogarev Mordovia
State University (68 Bolshevistskaya
street, Saransk, Russia)

Александр Сергеевич Лапшин

кандидат биологических наук, доцент,
хранитель музейных предметов
биологического музея, Национальный
исследовательский Мордовский
государственный университет имени
Н. П. Огарева (Россия, г. Саранск,
ул. Большевикская, 68)

E-mail: as.lapshin13@gmail.com

Aleksandr S. Lapshin

Candidate of biological sciences,
associate professor, curator of museum
items of biological museum,
Ogarev Mordovia State University
(68 Bolshevistskaya street, Saransk, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 17.12.2022

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 23.01.2023

Принята к публикации / Accepted 07.02.2023

УДК 598.2: 598.285
doi:10.21685/2307-9150-2023-1-5

Биотопические предпочтения желтых трясогузок в условиях степей

Е. А. Артемьева¹, Д. А. Грудинин², В. А. Кривошеев³

^{1,3}Ульяновский государственный педагогический университет
имени И. Н. Ульянова, Ульяновск, Россия

²Институт степи Уральского отделения Российской академии наук, Оренбург, Россия

¹hart5590@gmail.com, ²grudininda@yandex.ru, ³krivosh@list.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Желтые трясогузки – одна из ключевых групп наземногнездящихся воробьинообразных птиц степных сообществ. Данные о распространении и плотности населения желтых трясогузок позволяют использовать группу в качестве индикатора состояния степных сообществ. *Материалы и методы.* В течение полевых сезонов 2016–2022 гг. проводились исследования биотопов желтых трясогузок в степных регионах Северной Евразии: Среднее Поволжье, Южный Урал, юг Западной Сибири. Проанализирован химический состав почвы и растительные ассоциации на участках в биотопах колоний желтых трясогузок. *Результаты.* Желтые трясогузки предпочитают гнездовые биотопы в условиях степей в поймах соленых озер и степных речек, характеризующиеся следующими химическими и механическими особенностями почвы: рН от слабокислой до нейтральной (Lim 4.7–7.8); содержание органического вещества от умеренного до высокого (Lim 3.0–14.3); содержание фосфора от низкого до очень высокого (Lim 20–460.0); содержание калия от умеренного до очень высокого (Lim 65–1540); содержание кальция от умеренного до очень высокого (Lim 5.6–43.8); содержание магния от низкого до очень высокого (Lim 1.5–17.1); содержание серы от низкого до высокого (Lim 2–15.0); содержание меди от умеренного до высокого (Lim 2.6–8.8); содержание цинка от низкого до умеренного (Lim 0.33–11.5); содержание марганца от умеренного до высокого (Lim 5.2–86.5); механический состав почвы – от супеси до глины средней (Lim 10.7–75). *Выводы.* Желтые трясогузки в условиях степей предпочитают для гнездования биотопы в поймах соленых озер и степных речек, с рН-нейтральной почвой, с высоким содержанием фосфора и калия, кальция, магния, меди и марганца, достаточно рыхлую (от супеси и суглинка легкого до глины средней), податливую для устройства гнездовой ямки. Желтые трясогузки являются индикаторами сохранности степных ландшафтов, пойм соленых озер и особенностей почвы в галофитных степных и луговых биотопах.

Ключевые слова: желтые трясогузки, гнездопригодный биотоп, степь, растительность, почва, ландшафт, Северная Евразия

Финансирование: работа выполнена на базе Степного научного стационара Института степи УрО РАН по темам государственных заданий Института степи УрО РАН «Проблемы степного природопользования в условиях современных вызовов: оптимизация взаимодействия природных и социально-экономических систем» (№ ГР АААА-А21-121011190016-1).

Благодарности: авторы искренне благодарят за возможность посещения заповедника «Оренбургский» и степного стационара «Оренбургская Тарпания» Института степи УрО РАН, организаторов симпозиумов «Степи Северной Евразии» и научно-практических конференций – А. А. Чибилева, С. В. Левыкина. Авторы благодарны А. В. Масленникову и Л. А. Масленниковой за определение растений, сотрудникам «САС “Ульяновская”» за проведенный анализ образцов почвы.

Для цитирования: Артемьева Е. А., Грудинин Д. А., Кривошеев В. А. Биотопические предпочтения желтых трясогузок в условиях степей // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 70–82. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-5

Biotopic preferences of yellow wagtails in steppe conditions

Е.А. Artemieva¹, D.A. Grudin², V.A. Krivosheev³

^{1,3}Ulyanovsk State Pedagogical University named after I.N. Ulyanov, Ulyanovsk, Russia

²Steppe Institute of the Ural Branch

of the Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

¹hart5590@gmail.com, ²grudininda@yandex.ru, ³krivosh@list.ru

Abstract. *Background.* Yellow wagtails are one of the key groups of ground-nesting Passeriformes birds of steppe communities. Data on the distribution and settlement density of yellow wagtails allow us to use the group as an indicator of the state of steppe communities. *Material and methods.* During the 2016–2022 field seasons, comprehensive studies of nesting biotopes of yellow wagtails were conducted in the steppe regions of Northern Eurasia: the Middle Volga Region, the Southern Urals, and the south of Western Siberia. The chemical composition of the soil and plant associations at sites in nesting biotopes of yellow wagtail colonies were analyzed. *Results.* Yellow wagtails prefer nesting biotopes in steppe conditions in the floodplains of salt lakes and steppe rivers characterized by the following chemical and mechanical features of the soil: pH from slightly acidic to neutral (Lim 4.7–7.8); organic matter content from moderate to high (Lim 3.0–14.3); phosphorus content from low to very high (Lim 20–460.0); potassium content from moderate to very high (Lim 65–1540); calcium content from moderate to very high (Lim 5.6–43.8); magnesium content from low to very high (Lim 1.5–17.1); the sulfur content is from low to high (Lim 2–15.0); copper content from moderate to high (Lim 2.6–8.8); zinc content from low to moderate (Lim 0.33–11.5); manganese content from moderate to high (Lim 5.2–86.5); mechanical composition of the soil – from sandy loam to medium clay (Lim 10.7–75). *Conclusion.* Yellow wagtails in steppe conditions prefer biotopes for nesting in the floodplains of salt lakes and steppe rivers, with pH-neutral soil, high in phosphorus and potassium, calcium, magnesium, copper and manganese and rather loose (from sandy loam and light loam to medium clay), malleable for the device nesting fossa. Yellow wagtails are indicators of the conservation of steppe landscapes, salt lake floodplains, and soil features in halophytic steppe and meadow biotopes.

Keywords: yellow wagtails, nesting biotope, steppe, vegetation, soil, landscape, Northern Eurasia

Financing: the work was carried out on the premises of the Steppe Scientific Station of the Steppe Institute of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences on the state-required topics of the Steppe Institute of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences “Problems of steppe environmental management in the face of modern challenges: optimization of the interaction of natural and socio-economic systems”(No. GR AAAA-A21-121011190016-1).

Acknowledgments: authors extend gratitude to Steppe Institute of the Ural branch of the Russian Academy of Sciences, organizers of the symposia “Steppes of Northern Eurasia” and scientific and practical conferences A.A. Chibilev, S.V. Levykin for the opportunity to visit the reserve “Orenburgskiy” and the steppe station “Orenburgskaya Tarpaniya”. Authors extend gratitude to A.V. Maslennikov and L.A. Maslennikova for the identification of plants, to the employees of SAS Ulyanovskaya for the analysis of soil samples.

For citation: Artemieva E.A., Grudin D.A., Krivosheev V.A. Biotopic preferences of yellow wagtails in steppe conditions. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(1):70–82. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-5

Введение

Одной из ключевых групп животных степных сообществ являются наземногнездящиеся воробьинообразные птицы, в том числе виды группы желтых трясогузок (*Motacilla flava sensu lato*) (Passeriformes, Motacillidae). В степях (в подходящих интразональных стациях) обитают желтая белоухая трясогузка *Motacilla flava beema* Sykes, 1832; черноголовая трясогузка *Motacilla feldegg* Michahelles, 1830; желтолобая трясогузка *Motacilla lutea* (S.G. Gmelin, 1774); желтоголовая трясогузка *Motacilla citreola* Pallas, 1776.

Гнездовые ареалы желтых трясогузок расширяются в северо-западном направлении [1]. Это связано с аридизацией климата степной и лесостепной зоны и продвижением к северо-западу подходящих для данной группы птиц растительных сообществ и объектов питания. Фенология гнездования желтых трясогузок связана с увеличением температуры на 1°C, что расширяет распространение луговых и лугово-степных растительных сообществ к северу на 100–160 км [2–5]. Желтые трясогузки в северных районах ареала для гнездования предпочитают гидрофитные и мезофитные биотопы, в центральных районах – мезофитные и ксерофитные биотопы, в южных – ксерофитные биотопы и агроценозы [1].

Цель работы – изучение особенностей предпочтения желтыми трясогузками биотопов, пригодных для гнездования, в условиях степей Северной Евразии (на примере конкретных областей).

Материал и методы

В течение полевых сезонов 2016–2022 гг. проводились исследования ландшафта, растительности и почвы используемых для гнездования биотопов желтых трясогузок в степных регионах России: Ульяновская область (УО), Оренбургская область (ОрО), Омская область (ОО), Новосибирская область (НО).

В гнездовых биотопах колоний желтых трясогузок [6–9] фиксировались характерные для них станции и растительные ассоциации, которые обусловлены определенным типом и составом почв.

Для определения типа почвы и ее основных характеристик из гнездовых биотопов колоний желтых трясогузок, а также оценки состояния почвы участков колоний в степных регионах отбирались почвенные пробы по стандартной методике, определялись механический состав почвы и содержание тяжелых металлов, микро- и макроэлементов.

Определение содержания фосфора (P_2O_5) и калия (K_2O) проведено по методу Чирикова (при $pH \leq 7.0$); определение содержания фосфора (P_2O_5) и калия (K_2O) проведены по методу Мачигина (при $pH > 7.0$). Градация частиц механического состава почвы: от 5 до 10 – песок связный, от 10 до 20 – супесь; частицы физической глины – $< 0,01$ мм. Анализ почвенных проб участков колоний на содержание основных элементов и микроэлементов, тяжелых металлов выполнен по общепринятым стандартным методикам (ГОСТ 1985, 1992, 1994; ЦИНАО 1992) на базе Испытательной лаборатории ФГБУ «САС «Ульяновская»».

Всего отобрано 13 почвенных проб: Ульяновская область – 28.08.2016, 27.05.2018, оз. Песчаное, Чердаклинский р-н, заливные луга, старая залежь, смешанная колония желтых, желтолобых, желтоголовых трясогузок, почвы супесчанистые (УО1, УО5); 25.08.2017, галофитный луг в пойме р. Мал. Терешка, Радищевский р-н, почвы карбонатный чернозем, глины (УО2); 18.05.2018, окр. пос. Радищево, Радищевский р-н, заливные солонцеватые луга в пойме р. Терешка, смешанная колония желтых и желтоголовых трясогузок, солоды, солонцеватые черноземы (УО3); 20.05.2018, пруд в окр. с. Соловчиха, Радищевский р-н, желтые трясогузки, почвы карбонатный чернозем (УО4); 11.06.2018, окр. пос. Радищево, Радищевский р-н, пойма р. Терешки, заливной галофитный солонцеватый луг с левзеей серпуховидной, колония желтых и желтоголовых трясогузок, солонцеватые черноземы (УО6); 10.06.2020, пр. Октябрьский, Радищевский р-н, галофитный луг, колония желтых, желтолобых и желтоголовых трясогузок, карбонатный чернозем (УО7); 14.06.2020 г., пр. Октябрьский, Радищевский р-н, галофитный луг с девясилом высоким, колония желтых и желтолобых трясогузок, почвы черноземовидные, карбонатные (УО8). Оренбургская область – 11.06.2021, пос. Сазан, Беляевский р-н, степной стационар «Оренбургская Тарпания», гнездовой биотоп желтых трясогузок (ОрО9); 11.06.2021, степной стационар «Оренбургская Тарпания», гнездовая станция желтых трясогузок с шалфеем степным, типчаком, житняком пустынным (ОрО10); 11.06.2021, степной стационар «Оренбургская Тарпания», кормовой биотоп желтых трясогузок, почвы – сбитые черноземы южные, солонцы и солончаки (ОрО11). Омская область – 28.07.2020, Оконешниковский, Черлакский р-ны, заказник «Степной», соленое оз. Поршнево, почвы суглинистые (ОО12). Новосибирская область – 30.07.2020, Барабинский, Чановский р-ны, Заказник «Кирзинский», соленое оз. Чаны, почвы суглинистые (НО13).

Изучался состав флоры и растительности гнездовых биотопов желтых трясогузок.

Результаты

Результаты анализа почвенных проб представлены в табл.1.

Из данных анализа почвы в биотопах колоний желтых трясогузок можно заключить, что гнездопригодные биотопы характеризуются следующими химическими и механическими особенностями почвы: рН от слабокислой до нейтральной (Lim 7–7.8); содержание органического вещества от умеренного до высокого (Lim 3.0–14.3); содержание фосфора от низкого до очень высокого (Lim 20–460.0); содержание калия от умеренного до очень высокого (Lim 65–1540); содержание кальция от умеренного до очень высокого (Lim 5.6–43.8); содержание магния от низкого до очень высокого (Lim 1.5–17.1); содержание серы от низкого до высокого (Lim 2–15.0); содержание меди от умеренного до высокого (Lim 2.6–8.8); содержание цинка от низкого до умеренного (Lim 0.33–11.5); содержание марганца от умеренного до высокого (Lim 5.2–86.5); механический состав почвы – от супеси до глины средней (Lim 10.7–75). В целом можно отметить, что почвенные характеристики предпочитаемых биотопов соответствуют галофитным лугам и галофитным степям (высокие показатели плодородия и достаточно высокие показатели засоленности, податливый грунт для раскапывания гнездовых ямок).

Таблица 1
Химические показатели почв в биотопах колоний желтых трясогузок в степных регионах

Пробы*	pH	Орган. в-во %	P ₂ O ₅ , мг/кг подвижные	K ₂ O, мг/кг подвижные	Ca, моль/100 г обменные	Mg, ммоль/100 г обменные	S, мг/кг подвижная	Мехсостав, частицы <0,01 мм%
УО1	4,7	3,2	155	65	13,1	3	2	16,8 супесь
УО2	6,2	10,1	450	650 >180	43,8	3,4	8,5 >12,0	75 глина средняя
УО3	7,2	14,3	120	1020	13,1	2,3	5,5	45,7 суглинок тяжелый
УО4	7,3	8,8	80,0	450,0	17,0	1,5	9,0	35,4 суглинок средний
УО5	5,3	3,0	225,0	430,0	5,6	1,6	4,5	10,7 супесь
УО6	7,0	11,7	460,0	570,0	7,6	1,9	4,5	18,8 супесь
УО7	7,5	6,2	170	>1000	22,9	2,5	9,0	58,0 суглинок тяжелый
УО8	7,4	6,0	20	780	24,6	2,4	7,0	55,0 суглинок тяжелый
ОрО9	7,8	8,70	170	1540	13,2	2,5	7,5	24,2 суглинок легкий
ОрО10	7,5	11,17	140	1200	14,5	2,9	13,0	24,2 суглинок легкий
ОрО11	7,1	11,03	100	1000	13,3	3,5	6,0	24,3 суглинок легкий
ОО12	7,7	3,59	20	320	5,9	5,1	13,0	25,6 суглинок легкий
НО13	6,6	10,92	100	245	6,2	17,1	15,0	21,8 суглинок легкий
	Lim 4.7-7.8	Lim 3.0-14.3	Lim 20-460.0	Lim 65-1540	Lim 5.6-43.8	Lim 1.5-17.1	Lim 2-15.0	Lim 10.7-75

*УО1-8 – точки Ульяновской области; ОрО9-11 – точки Оренбургской области; ОО12 – точка Омской области; НО13 – точка Новосибирской области.

Определено содержание тяжелых металлов в почвенных пробах на участках, пригодных для гнездования биотопов желтых трясогузок, в исследуемых регионах (табл. 2). Практически во всех пробах концентрации тяжелых металлов не превышают предельно допустимые.

Таблица 2

Содержание тяжелых металлов в почвенных пробах из биотопов колоний желтых трясогузок в степных регионах

Пробы*	Cu, мг/кг	Zn, мг/кг	Pb, мг/кг	Cd, мг/кг	Ni, мг/кг	Mn, мг/кг
УО1	12,0	25,7	5,9	0,1	25,3	8,5
УО2	20,4	59,7	13,0	0,13	45,7	35,6
УО3	15,4	35,0	14,2	1,07	24,5	70,0
УО4	12,8	33,8	31,0	3,9	53,5	51,0
УО5	8,3	25,0	6,4	0,12	14,8	34,7
УО6	14,8	34,8	14,5	1,30	27,3	60,1
УО7	30,6	85,0	17,3	0,34	34,6	53,1
УО8	32,2	86,9	17,9	0,47	62,0	34,1
ОрО9	16,1	26,5	16,4	0,93	20,5	85,8
ОрО10	18,7	28,0	13,2	0,76	20,4	86,5
ОрО11	17,1	28,3	12,8	0,94	21,7	12,8
ОО12	9,8	25,3	11,0	0,81	15,7	10,7
НО13	20,8	26,0	13,5	0,83	18,4	5,2
	Lim 8.3–32.2	Lim 25.0–86.9	Lim 5.9–31.0	Lim 0.1–3.9	Lim 14.8–62.0	Lim 5.2–86.5
ПДК	55.0–132.0	100.0–220.0	32.0–130.0	2.0–3.0	80.0–85.0	60.0–70.0

*УО1-8 – точки Ульяновской области; ОрО9-11 – точки Оренбургской области; ОО12 – точка Омской области; НО13 – точка Новосибирской области.

Все виды желтых трясогузок образуют гнездовые поселения в пойменных ландшафтах озер и прудов и достаточно сильно зависят от цикличности функционирования водоемов (уровня воды в них и др.), а также от характера и состава почвы, которую используют для строительства гнезд. Они делают ямки для гнезд или углубляют и расширяют уже имеющиеся ямки на поверхности почвы.

Данные по особенностям растительности гнездовых биотопов желтых трясогузок в условиях степей представлены в табл. 3.

Злаково-девясилловые и злаково-большоголовниковые станции заселяются желтыми трясогузками прежде всего. Они наиболее предпочтительны для гнездования желтых трясогузок благодаря защитным свойствам по отношению к гнезду. Высокие мощные растения служат, кроме этого, присадой для птиц. Массово цветущие растения девясила высокого, крестовника Швецова, донника лекарственного, тюльпана скифского, пижмы обыкновенной, рапса, подсолнечника и других создают желтый аспект (основной цветовой фон) гнездового биотопа, на фоне которого желтые трясогузки легко скрываются от хищников. У основания стебля левзеи серпуховидной и указанных выше видов в ямке самки строят гнезда. Перистоковыльно-мятликовые и овсянице-кострецовые микростанции желтые трясогузки выбирают реже и при недостатке указанных в первой группе станций. Остальные растительные ассоциации, как правило, используются в качестве кормовых – в травостое птицы кормятся и собирают насекомых для выкармливания птенцов.

Таблица 3
 Особенности ландшафта и растительности гнездовых биотопов колоний желтых трясогузок в степных регионах

Биотоп в гнездовой период	Тип почвы	Стация, растительная ассоциация	Доминантный вид	Растения, используемые для присады	Защищаемый гнездо вид растения
1	2	3	4	5	6
УО1 / озерная пойма, заливные луга, залежи подсолнечника	супесчаные, суглинистые	Злаково-подсолнечниковые	подсолнечник, <i>Barbarea vulgaris</i> , <i>Melilotus officinalis</i>	<i>Melilotus officinalis</i> , <i>M. albus</i> , <i>Rumex confertus</i>	подсолнечник (сухие стебли), <i>Carduus acanthoides</i> , <i>Cirsium arvense</i>
УО2/ галофитные луга	глинистые	Злаково-десятиловые	<i>Inula helenium</i> , <i>Senecio schvetzovii</i>	<i>Inula helenium</i>	<i>Inula helenium</i> , <i>Senecio schvetzovii</i>
УО3/ заливные солонцеватые луга в пойме	супесчаные, суглинистые, черноземы солонцеватые, солоди	Злаково-большешеголовниковые	<i>Stemmacanthaserrata-tuloidea</i>	<i>Stemmacanthaserrata-tuloidea</i>	<i>Stemmacanthaserrata-tuloidea</i>
УО4/ озерная пойма	суглинистые	Злаково-десятиловые	<i>Brassica napus</i> , <i>Sinapis alba</i>	<i>Melilotus officinalis</i> , <i>Artemisia absinthium</i> , <i>Rumex confertus</i>	<i>Melilotus officinalis</i>
УО5/ озерная пойма, галофитные луга	суглинистые	Злаково-крестовниковые	<i>Senecio schvetzovii</i> , <i>Inula helenium</i>	<i>Senecio schvetzovii</i> , <i>Verbascum lychnitis</i>	<i>Verbascum lychnitis</i> , <i>V. orientale</i>
ОрО10/ речная пойма, галофитные луга, солончаки	сбитые черноземы южные, солонцы и солончаки	Злаково-разнотравные	<i>Tulipa scythica</i> , <i>Cirsium villosa</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Phragmites australis</i>

Окончание табл. 3

1	2	3	4	5	6
Ор011/ озерная пойма, галофитные луга, солончаки	супесчаные, суглинистые, солончаки	Злаково-тюльпанные	<i>Tulipa patens</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Phragmites australis</i>
Ор012/ озерная пойма, галофитные луга, солончаки	супесчаные, суглинистые, солончаки	Злаково-пшжмовые	<i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Phragmites australis</i>
НО13/ озерная пойма, галофитные луга, солончаки	супесчаные, суглинистые, солончаки	Злаково-тюльпанные	<i>Tulipa patens</i> , <i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Phragmites australis</i>	<i>Phragmites australis</i>

*УО1-8 – точки Ульяновской области, Ор09-11 – точки Оренбургской области, ОО12 – точка Омской области, НО13 – точка Новосибирской области.

Доминирующими видами в растительных ассоциациях гнездовых стадий желтых трясогузок являются девясил высокий *Inula helenium* L. и крестовник Швецова *Senecio schvetzovii* Korsh. Злаково-разнотравные, злаково-тюльпанные и злаково-пижмовые ассоциации желтые трясогузки предпочитают в галофитных степях Южного Урала и юга Западной Сибири (Оренбургье, Омская и Новосибирская области). Наиболее предпочитаемые виды злаков в гнездовых биотопах желтых трясогузок следующие: пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski, ежа сборная *Dactylis glomerata* L., кострец безостый *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., змеевка растопыренная *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., тонконог жестколистный *Koeleria sclerophylla* P. A. Smirn., мятлик обыкновенный *Poa trivialis* L.

Обсуждение

По нашим наблюдениям, желтая белоухая трясогузка так же, как и другие виды данной группы птиц, является видом-индикатором степных и галофитных лугово-степных сообществ, приуроченных к степным водоемам. Желтые трясогузки – индикаторы реликтовых галофитных растительных луговых и лугово-степных ценозов в поймах соленых озер-блюдца в степных регионах [1]. Колебания численности и сезонов гнездования желтых трясогузок, вероятно, совпадают с гидрорежимом соленых озер-блюдца, по берегам которых они гнездятся. В результате глобальных климатических изменений проявляется тенденция к фрагментации и сокращению площадей степных экосистем и пересыханию степных озер [10], что в свою очередь может привести к исчезновению мест обитания желтых трясогузок в условиях степей.

Для желтых трясогузок важную роль при образовании гнездовых колоний играет эдафический фактор, связанный с механическим и химическим составом почвы. Желтые трясогузки предпочитают для устройства гнезд участки биотопов, расположенные в степных ландшафтах, в галофитных степях и галофитных лугах. Этот эдафический фактор влияет и на выбор растительных стадий вида, так как является определяющим при формировании определенных растительных ассоциаций степей и лугов. Растительность участков колоний представлена различными вариантами галофитных разнотравно-злаковых степей и галофитных лугов на супесях и суглинках.

Почвенные показатели являются своеобразным «зеркалом» ландшафта, в котором обитают виды биоты [11–14], и отражением его фаунистического наполнения, которое в свою очередь обусловлено геохимическими (агрохимическими) особенностями биотопов, входящими в состав ландшафта.

Эдафический фактор в широких географических масштабах изменяется по ландшафтным зонам в соответствии с общим законом зональности [11–14]. Эдафический фактор влияет на степные сообщества, растительность и животных через растительные компоненты биоценоза. Специфические растительные ассоциации формируются в связи с разнообразием условий мест обитаний, включая и почвенные, в связи с избирательностью по отношению к ним растений в определенной ландшафтно-географической зоне [11]. В одной и той же ландшафтной зоне создаются неодинаковые почвенные условия, которые отражаются на типе растительности, что обуславливает пространственное распределение растений и, соответственно, животных [13].

Почвенные параметры характеризуют возможность развития определенных стадий и растительных ассоциаций, которые их формируют. Показатели почвенных проб и их сочетания свидетельствуют о пригодности формирования тех растительных ассоциаций, которые будут соответствовать условиям обитания и гнездования желтых трясогузок. Прежде всего, в экологическом отношении представляют интерес механический состав, структура почвы и ее поверхности.

Предпочитаемыми растительными ассоциациями желтыми трясогузками в галофитных лугах являются следующие: бодяк полевой *Cirsium arvense* (L.) Scop., чертополох колючий *Carduus acanthoides* L., донник лекарственный *Melilotus officinalis* (L.) Lam., донник белый *Melilotus albus* Medik., пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski, ежа сборная *Dactylis glomerata* L., костреч безостый *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., полынь горькая *Artemisia absinthium* L., шавель конский *Rumex confertus* Willd., сурепка обыкновенная *Barbarea vulgaris* W. T. Aiton, раkitник русский *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klask., подмаренник настоящий *Galium verum* L.), большеголовник (левзея) серпуховидный *Stemmacantha serratuloides* (Georgi) Dittrix, девясил высокий *Inula helenium* L., крестовник Швецова *Senecio schvetzovii* Korsh., чина клубненосная *Lathyrus tuberosus* L., астрагал австрийский *Astragalus austriacus* Jacq., донник лекарственный *Melilotus officinalis* (L.) Lam., донник белый *Melilotus albus* Medik., коровяк восточный *Verbascum orientale* (L.) All., коровяк метельчатый *Verbascum lychnitis* L., шалфей остепненный *Salvia tesquicola* Klokov et Pobed., раkitник русский *Chamaecytisus ruthenicus* *Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wol.) Klask., змеевка растопыренная *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng., рапс *Brassica napus* L., горчица белая *Sinapis alba* L.

Предпочитаемыми растительными ассоциациями желтыми трясогузками в галофитных степях являются следующие: шалфей степной *Salvia tesquicola* Klokov et Pobed., 1954, одуванчик поздний *Taraxacum serotinum* (Waldst. & Kit.) Poir, кринитария мохнатая *Crinitaria villosa* (L.), терескен серый *Ceratoides papposa* Botsch. et Ikonn., астра солончаковая *Aster tripolium*, солерос европейский *Salicornia europaea* L., мари *Chenopodium* sp. L., тюльпан скифский *Tulipa scythica* Klokov et Zoz, тюльпан понижающийся *Tulipa patens* C. Agardh ex Schult. & Schult.F., полынь австрийская *Artemisia austriaca* Jacq., жабник полевой *Filago arvensis* L., тонконог жестколистный *Koeleria sclerophylla* P. A. Smirn., лук тюльпанолистный *Allium tulipifolium* Ledeb., пижма обыкновенная *Tanacetum vulgare* L., тимофеевка степная *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., мятлик обыкновенный *Poa trivialis* L., бурачок искривленный *Odontarrhena tortuosa* (Waldst. & Kit. ex Willd.) C. A. Mey., спаржа Палласа *Asparagus pallasii* Mischz., касатик солелюбивый *Iris halophila* Pall., рябчик малый *Fritillaria meleagroides* Patrin ex Schult. & Schult.F., гусиный лук Федченко *Gagea fedtschenkoana* Pascher.

Желтые трясогузки в условиях степей предпочитают гнездиться в галофитных биотопах – лугах, которые развиты вокруг степных водоемов. Супесчаные и суглинистые почвы наиболее пригодны как субстрат для копания ямки для гнезда, так как эти типы грунта достаточно податливы. Галофитные луга в пойме озер и рек в степях становятся изолятами колоний желтых трясогузок. Галофитные луга осваиваются видами желтых трясогузок при условии, что они не затапливаются в гнездовой период.

Для желтых трясогузок основное значение при образовании колоний в степях имеет цикл развития и существования соленых озер. Важен тип почвы, часто солодевый или солончаковый, связанный с механическим и химическим составом.

Заключение

Таким образом, желтые трясогузки в условиях степей предпочитают для гнездования биотопы в поймах соленых озер и степных речек, с рН-нейтральной почвой, с высоким содержанием фосфора и калия, кальция, магния, меди и марганца и достаточно рыхлую (от супеси и суглинка легкого до глины средней), податливую для устройства гнездовой ямки.

1. Наземногнездящиеся птицы, в том числе желтые трясогузки, являются индикаторами сохранности степных ландшафтов, пойм соленых озер и особенностей почвы в галофитных степных и луговых биотопах.

2. Тип почвы, ее основные показатели, как эдафический фактор, а также ландшафтные и растительные особенности биотопа являются важными региональными характеристиками колоний желтых трясогузок в пределах ареала их гнездования.

Список литературы

1. Артемьева Е. А., Муравьев И. В. Симпатрия «желтых» трясогузок (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): география, экология, эволюция. М. : Флинта–Наука, 2013. Ч. 1. 152 с. ; Ч. 2. 200 с.
2. Davis M. B. Lags in vegetation response to greenhouse warming // *Climatic Change*. 1989. Vol. 15. P. 75–82.
3. Musselman R. C., Fox D. G. A Review of the Role of Temperate Forests in the Global CO₂ Balance // *Journal of the Air & Waste Management Association*. 1991. Vol. 41, № 6. P. 798–807.
4. Puhe J., Ulrich B. Global Climate Change and Human Impacts on Forest Ecosystems: Postglacial Development, Present Situation, and Future Trends in Central Europe. Springer, 2001. P. 592–603.
5. Serebryanny L. Mixed and Deciduous Forests // *The physical geography of Northern Eurasia* / ed. by M. Shahgedanova. Oxford : Oxford University Press, 2002. P. 234–247.
6. Михеев А. В. Биология птиц. Полевой определитель птичьих гнезд. М. : Топикал, 1996. 460 с.
7. Равкин Ю. С. К методике учета птиц в лесных ландшафтах. Природа очагов клещевого энцефалита на Алтае (Северо-Восточная часть). Новосибирск : Наука, 1967. С. 66–75.
8. Степанян Л. С. Конспект орнитологической фауны России и сопредельных территорий (в границах СССР как исторической области). М. : Академкнига, 2003. 808 с.
9. Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. 256 с.
10. Левыкин С. В., Казачков Г. В. К новым критериям географической зональности Северной Евразии // *Трешниковские чтения-2019: Современная географическая картина мира и технологии географического образования : материалы Всерос. науч.-практ. конф. / под ред. Н. А. Ильиной, Е. А. Артемьевой, В. Н. Федорова [и др.]*. Ульяновск : ФГБОУ ВО «УлГПУ им. И. Н. Ульянова», 2019. С. 237–239.
11. Глазовская М. А. Геохимические основы типологии и методики исследований природных ландшафтов. Смоленск : Ойкумена, 2002. 288 с.

12. Исаченко А. Г. Ландшафтоведение и физико-географическое районирование. М. : Высшая школа, 1991. 366 с.
13. Мильков Ф. Н. Физическая география: учение о ландшафте и географическая зональность. Воронеж : Изд-во ВГУ, 1986. 328 с.
14. Сочава В. Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск : Наука, 1978. 317 с.

References

1. Artem'eva E.A., Murav'ev I.V. *Simpatriya «zheltykh» tryasoguzok (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): geografiya, ekologiya, evolyutsiya = Sympatry of "yellow" wagtails (Passeriformes, Motacillidae, Motacillinae): geography, ecology, evolution.* Moscow: Flinta–Nauka, 2013;(part 1):152, (part 2):200. (In Russ.)
2. Davis M.B. Lags in vegetation response to greenhouse warming. *Climatic Change.* 1989;15:75–82.
3. Musselman R.C., Fox D.G. A Review of the Role of Temperate Forests in the Global CO₂ Balance. *Journal of the Air & Waste Management Association.* 1991;41(6):798–807.
4. Puhe J., Ulrich B. *Global Climate Change and Human Impacts on Forest Ecosystems: Postglacial Development, Present Situation, and Future Trends in Central Europe.* Springer, 2001:592–603.
5. Serebryanny L. Mixed and Deciduous Forests. *The physical geography of Northern Eurasia.* Oxford: Oxford University Press, 2002:234–247.
6. Mikheev A.V. *Biologiya ptits. Polevoy opredelitel' ptich'ikh gnezd = Biology of birds. Field guide to bird nests.* Moscow: Topikal, 1996:460. (In Russ.)
7. Ravkin Yu.S. *K metodike ucheta ptits v lesnykh landshaftakh. Priroda ochagov kleshchevogo entsefalita na Altai (Severo-Vostochnaya chast') = On the method of counting birds in forest landscapes. The nature of foci of tick-borne encephalitis in Altai (North-Eastern part).* Novosibirsk: Nauka, 1967:66–75. (In Russ.)
8. Stepanyan L.S. *Konspekt ornitologicheskoy fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy (v granitsakh SSSR kak istoricheskoy oblasti) = Synopsis of the ornithological fauna of Russia and adjacent territories (within the borders of the USSR as a historical region).* Moscow: Akademkniga, 2003:808. (In Russ.)
9. Koblik E.A., Red'kin Ya.A., Arkhipov V.Yu. *Spisok ptits Rossiyskoy Federatsii = List of birds of the Russian Federation.* Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2006:256. (In Russ.)
10. Levykin S.V., Kazachkov G.V. Towards new criteria for geographic zoning of Northern Eurasia. *Treshnikovskie chteniya-2019: Sovremennaya geograficheskaya kartina mira i tekhnologii geograficheskogo obrazovaniya: materialy Vseros. nauch.-prakt. konf. = Treshnikov readings – 2019: Modern geographical picture of the world and technologies of geographical education: proceedings of the All-Russian scientific and practical conference.* Ulyanovsk: FGBOU VO «UIGPU im. I.N. Ul'yanova», 2019:237–239. (In Russ.)
11. Glazovskaya M.A. *Geokhimicheskie osnovy tipologii i metodiki issledovaniy prirodnykh landshaftov = Geochemical foundations of typology and methodology for studying natural landscapes.* Smolensk: Oykumena, 2002:288. (In Russ.)
12. Isachenko A.G. *Landshaftovedenie i fiziko-geograficheskoe rayonirovanie = Landscape science and physical-geographical zoning.* Moscow: Vysshaya shkola, 1991:366. (In Russ.)
13. Mil'kov F.N. *Fizicheskaya geografiya: uchenie o landshafte i geograficheskaya zonal'nost' = Physical geography: the doctrine of the landscape and geographical zonality.* Voronezh: Izd-vo VGU, 1986:328. (In Russ.)
14. Sochava V.B. *Vvedenie v uchenie o geosistemakh = Introduction to the study of geosystems.* Novosibirsk: Nauka, 1978:317. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Елена Александровна Артемьева

доктор биологических наук, доцент,
профессор кафедры географии
и экологии, Ульяновский
государственный педагогический
университет имени И. Н. Ульянова
(Россия, г. Ульяновск,
пл. В. И. Ленина, 4/5)

E-mail: hart5590@gmail.com

Elena A. Artemieva

Doctor of biological sciences, associate
professor, professor of the sub-department
of geography and ecology, Ulyanovsk
State Pedagogical University named
after I.N. Ulyanov (4/5 V.I. Lenina square,
Ulyanovsk, Russia)

Дмитрий Александрович Грудинин

научный сотрудник, заведующий
стационаром ИС УрО РАН
«Оренбургская Терпания», Институт
степи Уральского отделения Российской
академии наук (ИС УрО РАН) –
обособленное структурное
подразделение Оренбургского
федерального исследовательского центра
УрО РАН (ОФИЦ УрО РАН)
(Россия, г. Оренбург, ул. Пионерская, 11)

E-mail: grudininda@yandex.ru

Dmitriy A. Grudinin

Researcher, head of the stationary
of the Steppe Institute of the Ural branch
of the Russian Academy of Sciences
“Orenburgskaya Terpaniya” - separate
structural subdivision of the Orenburg
Federal Research Center of the Ural
branch of the Russian Academy of Sciences
(11 Pionerskaya street, Orenburg, Russia)

Владимир Александрович Кривошеев

кандидат биологических наук, доцент,
доцент кафедры географии и экологии,
Ульяновский государственный
педагогический университет имени
И. Н. Ульянова (Россия, г. Ульяновск,
пл. В. И. Ленина, 4/5)

E-mail: krivoshe@list.ru

Vladimir A. Krivosheev

Candidate of biological sciences,
associate professor, associate professor
of the sub-department of geography
and ecology, Ulyanovsk State Pedagogical
University named after I.N. Ulyanov
(4/5 V.I. Lenina square, Ulyanovsk, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 15.02.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 27.03.2023

Принята к публикации / Accepted 11.04.2023

ФИЗИОЛОГИЯ И БИОХИМИЯ РАСТЕНИЙ

PHYSIOLOGY AND BIOCHEMISTRY OF PLANTS

УДК 581.192
doi:10.21685/2307-9150-2023-1-6

Сравнительный анализ жирнокислотного состава различных видов *Thymus* (Lamiaceae)

Е. С. Богданова¹, В. М. Васюков², О. А. Розенцвет³

^{1,2,3}Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук –
филиал Самарского федерального исследовательского центра
Российской академии наук, Тольятти, Россия

¹cornales@mail.ru, ²vvasjukov@yandex.ru, ³olgarozen55@mail.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* На территории Российской Федерации произрастает около 160 видов растений р. *Thymus*, из них официальной медициной признаны в качестве лекарственных и активно используются *Thymus serpyllum* L. и *T. vulgaris* L. Предполагается, что перспективными для фармации видами могут быть *T. talijevii* Klokov et Des.-Shost., *T. dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost., *T. eltonicus* Klokov et Des.-Shost., *T. cretaceus* Klokov et Des.-Shost. Биологическая активность растений этого рода связана с присутствием в них фенольных соединений, эфирных масел, в то время как состав жирных кислот (ЖК) мало исследован. Цель работы – провести сравнительное изучение состава ЖК растений рода *Thymus* из разных эколого-географических районов. *Материалы и методы.* В исследовании использовали свежие листья растений *T. dubjanskyi*, *T. eltonicus*, *T. cretaceus* и *T. talijevii*, собранных в природных популяциях. Анализ ЖК проводили методом газожидкостной хроматографии в форме их метиловых эфиров. *Результаты.* В составе ЖК листьев указанных растений преобладали ненасыщенные ЖК за счет высокого содержания α -линоленовой и линолевой кислот. Наши результаты сравнивались с данными ЖК состава, полученного из сухой надземной части, и эфирных масел тимьянов, произрастающих на территориях Алжира, Португалии, Туниса, Турции. Показано, что состав ЖК эфирных масел тимьянов, полученных из высушенного материала, более обогащен насыщенными ЖК. Состав ЖК, полученный из экстрактов свежих листьев, может различаться до 5 раз в сравнении с сухим материалом. *Выводы.* Показано, что содержание ЖК в листьях тимьянов зависит от видовых особенностей растений и экологических условий их произрастания, а количественная характеристика состава ЖК напрямую связана с избранным аналитическим подходом.

Ключевые слова: *Thymus*, *T. cretaceus*, *T. eltonicus*, *T. dubjanskyi*, *T. talijevii*, жирные кислоты

Финансирование: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна № 1021060107217-0-1.6.19».

© Богданова Е. С., Васюков В. М., Розенцвет О. А., 2023. Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution 4.0 License / This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 License.

Для цитирования: Богданова Е. С., Васюков В. М., Розенцвет О. А. Сравнительный анализ жирнокислотного состава различных видов *Thymus* (Lamiaceae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 83–92. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-6

Comparative analysis of the fatty acid composition of various species of *Thymus* (Lamiaceae)

E.S. Bogdanova¹, V.M. Vasjukov², O.A. Rozentsvet³

^{1,2,3}Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences – branch of Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Science, Togliatti, Russia

¹cornales@mail.ru, ²vvasjukov@yandex.ru, ³olgarozen55@mail.ru

Abstract. *Background.* Plants of the *Thymus* L. are traditionally used in medicine due to the presence in them of biologically active compounds with medicinal properties. *Thymus serpyllum* L. and *T. vulgaris* L. are recognized and used in official medicine. It is assumed that *T. talijevii* Klokov et Des.-Shost., *T. dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost., *T. eltonicus* Klokov et Des.-Shost., *T. cretaceus* Klokov et Des.-Shost. can be promising species for pharmacy. The biological activity of *Thymus* is associated primarily with the presence in them of phenolic compounds, essential oils, while the composition of fatty acids (FA) is a little studied object. The purpose of this work is to conduct a comparative study of the composition of FA in plants of the genus *Thymus* from different ecological and geographical regions. *Materials and methods.* The study used fresh leaves from *T. dubjanskyi*, *T. eltonicus*, *T. cretaceus* and *T. talijevii* collected from natural populations. Analysis of FA was carried out by gas-liquid chromatography in the form of methyl esters. *Results.* The composition of FA in the leaves of the studied plants were dominated by unsaturated FA due to the high content of α -linolenic and linoleic acids. Our results were compared with the data of the FA composition obtained from the dry aerial part and essential oils of thyme grown in the territories of Algeria, Portugal, Tunisia, and Turkey. It is shown that the composition of FA of thyme essential oils obtained from dried material is more enriched with saturated FA. At the same time, the FA composition obtained from fresh leaf extracts can differ up to 5 times in comparison with dry material. *Conclusion.* It has been shown that the content of FA in thyme leaves can strongly depend on the species characteristics of plants and the ecological conditions of their growth, and the quantitative characteristics of the composition of FA is directly related to the chosen analytical approach.

Keywords: *Thymus*, *T. cretaceus*, *T. eltonicus*, *T. dubjanskyi*, *T. talijevii*, fatty acids

Financing: the work was performed within a state task of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation “Structure, dynamics and sustainable development of ecosystems in the Volga Basin” No. 1021060107217-0-1.6.19.

For citation: Bogdanova E.S., Vasjukov V.M., Rozentsvet O.A. Comparative analysis of the fatty acid composition of various species of *Thymus* (Lamiaceae). *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(1):83–92. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-6

Введение

Растения р. *Thymus* (тимьян) семейства Lamiaceae давно привлекают внимание исследователей как источники лекарственного растительного сырья. В р. *Thymus* насчитывается около 350 видов. Несмотря на то, что центром происхождения и видового разнообразия растений р. *Thymus* является

район Средиземноморья, тимьяны обладают обширными ареалами произрастания от Евразии до Северной Африки [1]. На территории Российской Федерации произрастает около 160 видов *Thymus*, из них официальной медициной России признаны лекарственными и широко используются только два вида – *T. serpyllum* L. и *T. vulgaris* L. [2]. В странах Средиземноморья произрастает *T. vulgaris*, но ресурсы его сильно истощены, а основной ареал *T. serpyllum* сосредоточен в Европейской части России [3]. Следовательно, исследования по сравнительному фармакологическому изучению различных официально непризнанных в качестве лекарственных видов тимьянов достаточно актуальны.

Предполагается, что перспективными для фармации видами могут быть *T. talijevii* Klokov et Des.-Shost., распространенный на территории Среднего и Южного Урала, *T. dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost, произрастающий в Среднем Предволжье, *T. eltonicus* Klokov et Des.-Shost., встречающийся в Нижнем Заволжье, а также произрастающий на меловых обнажениях Среднерусской возвышенности *T. cretaceus* Klokov et Des.-Shost. [4–7].

Важным свойством экстрактов растений рода *Thymus* и препаратов, полученных на их основе, является их антимикробная, противовоспалительная, антиоксидантная, цитотоксическая, антигельминтная, спазмолитическая активность. Благодаря этому растения широко используются в фармацевтической, парфюмерно-косметической и пищевой отраслях промышленности [8]. Биологическая активность тимьянов связана, прежде всего, с присутствием в них фенольных соединений. Кроме фенольных соединений, в фитохимический состав растений входят эфирные масла, полисахариды, аминокислоты и т.д. [9]. Состав жирных кислот (ЖК) в данных растениях мало исследован. Между тем фитотерапевтическое значение ЖК растений хорошо известно. Например, полиненасыщенные ЖК, такие как арахидоновая и линолевая кислоты, способны оказывать противогрибковое действие на несколько фитопатогенных грибов, а линолевая и олеиновая кислоты обладают инсектицидной активностью [8, 10].

Растительные ЖК являются основными компонентами биологических мембран и масел семян, а также различных гетерополимеров на основе липидов, которые действуют как гидрофобные барьеры на поверхности растений или пограничных тканях, включая воздушный эпидермис, корневую эндодерму, перидерму и пыльцевые зерна [11].

Так как в качестве лекарственного сырья и источников эфирного масла используют сухие растения, то для изучения химического состава представителей р. *Thymus* обычно используют этот же материал [8, 12, 13]. При этом необходимо учитывать, что синтез и накопление различного спектра биологически активных соединений (БАВ) зависят как от особенностей вида, так и климатических и экологических условий его произрастания [14].

Цель работы – провести сравнительное изучение состава ЖК растений рода *Thymus* из разных эколого-географических районов.

Материалы и методы

Объектом для анализа ЖК выбраны листья растений тимьянов, собранных в естественных популяциях на территориях Ульяновской (*T. dubjanskyi*),

Волгоградской (*T. eltonicus*, *T. cretaceus*) и Оренбургской (*T. talijevii*) областей во второй декаде июня 2015–2021 гг.

Для биохимического анализа использовали свежие полностью сформированные листья, собранные с 10–20 растений одной популяции. Из объединенной растительной массы, формировали три независимых биологических пробы сырой массы по 1 г и хранили до анализа в жидком азоте.

Анализ ЖК проводили методом газожидкостной хроматографии в форме метиловых эфиров. Метанолиз ЖК осуществляли кипячением в 5 % растворе HCl в метаноле, как описано ранее [15]. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Хроматэк Кристалл 5000.1» (Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0,25 мм «RESTEK» (США). Температура колонки – 180 °С, испарителя и детектора – 260 °С, скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Для сравнительного анализа в настоящей работе были использованы данные состава ЖК тимьянов, полученных из сухой надземной части и эфирных масел и растений этого же рода, произрастающих на территориях Алжира, Португалии, Туниса, Турции.

Результаты данных таблиц представлены в виде средних величин. Для оценки меры разброса полученных величин использовали относительное среднеквадратическое отклонение (СКО). Расчеты проводили с помощью программ Statistica 6.0 for Windows, Past 3 и Microsoft Excel 2003.

Результаты и обсуждение

В составе метиловых эфиров ЖК листьев растений *T. talijevii*, *T. dubjanskyi*, *T. eltonicus* *T. cretaceus* были идентифицированы 13 кислот (табл. 1). Доля насыщенных ЖК варьировала от 23,9 до 34,0 %, и наибольшее их содержание было отмечено в листьях растений *T. eltonicus*. Среди насыщенных ЖК (НЖК) преобладала пальмитиновая кислота – 18,7–21,2 %. Интересно, что в составе метиловых эфиров ЖК *T. eltonicus* было обнаружено существенно более высокое содержание миристиновой кислоты, чем в трех других исследованных растениях (6,8 % от суммы ЖК). Содержание ненасыщенных ЖК (ННЖК) у всех исследованных видов составляло от 65,0 до 74,8 %. Высокая доля ННЖК была связана с высоким содержанием таких кислот, как α -линоленовая (41,7–51,2 %) и линолевая (9,3–19,0 %). При этом наибольшее количество α -линоленовой ЖК отмечено для растений *T. cretaceus*, линолевой – в листьях растений *T. dubjanskyi*.

Таблица 1

Характеристика состава жирных кислот, выделенных из свежих листьев растений р. *Thymus*

Жирные кислоты	<i>T. cretaceus</i>	<i>T. eltonicus</i>	<i>T. dubjanskyi</i>	<i>T. talijevii</i>
1	2	3	4	5
Лауриновая	0,3*	–	–	–
Миристиновая	1,0	6,8	0,8	0,8
Пентадекановая	0,1	0,2	0,2	0,2
Пальмитиновая	18,7	21,2	21,0	19,0
Пальмитолеиновая	2,1	2,0	1,2	1,9
Маргариновая	–	0,4	0,6	0,2

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5
Стеариновая	1,8	2,6	2,5	2,1
Олеиновая	9,4	7,4	9,1	7,4
Линолевая	12,1	9,3	19,0	17,8
α -Линоленовая	51,2	46,3	41,7	46,7
Арахидиновая	1,0	2,0	2,1	1,5
Бегеновая	1,0	0,6	1,0	0,9
Лигноцеридовая	0,5	0,2	0,6	0,4
Другие ЖК	0,8	1,0	0,2	1,1
НЖК	24,4	34,0	28,8	25,1
ННЖК	74,8	65,0	71,1	73,8

Примечание. * – СКО относительное составляет не более 10 %. НЖК – насыщенные жирные кислоты, ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты.

Известно, что полиненасыщенные ЖК семейства ω -3 (например, α -линоленовая ЖК) и ω -6 (линолевая ЖК) являются предшественниками длинноцепочечных кислот, таких как, например, докогексановой, арахидиновой, которые обладают не только биологической активностью, но и являются незаменимым ЖК для человека [10].

В научной литературе встречаются работы, посвященные оценке качественного и количественного состава ЖК эфирных масел, выделенных из семян или листьев тимьянов. Так, состав ЖК эфирных масел, выделенных из семян растений *T. hyemalis* L., *T. zygis* subsp. *gracilis* и *T. vulgaris*, обогащен ННЖК – α -линоленовой и линолевой кислотами. Кроме того, у этих же видов в составе эфирных масел была выявлена гептадекатриеновая кислота в концентрации 0,6–1,8 г/100 г масла [10]. Как показывают данные, представленные в табл. 2, ЖК эфирного масла листьев растений *T. capitatus* содержит большое количество насыщенных ЖК, количество которых больше, чем ННЖК в 1,8 раз [12]. Сравнивая литературные данные с полученными нами, можно заметить, что состав ЖК эфирных масел растений р. *Thymus* характеризуется высокой концентрацией пальмитиновой, линолевой и α -линоленовой ЖК [8]. Однако как в экстракте, полученном из свежих листьев, так и в эфирных маслах наиболее представленными ЖК являются пальмитиновая, линолевая и α -линоленовая. Кроме того, в растении *T. pubescens* идентифицирована бегеновая ЖК (12,3 % от суммы ЖК), что, по-видимому, является специфической особенностью этого вида.

Таблица 2

Состав жирных кислот эфирных масел, содержащихся в листьях растений р. *Thymus*

Жирные кислоты	<i>T. capitatus</i> ¹	<i>T. glabrescens</i> ²	<i>T. rotschyanus</i>	<i>T. pubescens</i>	<i>T. fallax</i>
1	2	3	4	5	6
Лауриновая	16,8*	–	–	–	–
Миристиновая	2,3	–	0,4	0,3	0,4
Пентадекановая	1,5	–	0,5	0,2	0,1
Пальмитиновая	28,6	21,5	21,5	13,4	21,8
Пальмитолеиновая	0,3	–	0,4	0,3	0,3

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6
Мargarиновая	0,3	–	0,4	–	0,2
Стеариновая	19,6	1,8	2,3	1,6	3,9
Олеиновая	16,2	2,5	2,6	7,5	–
Линолевая	5,5	13,5	16,9	10,8	19,4
α -Линоленовая	2,2	53,5	44,5	40,6	42,9
Арахидовая	0,3	–	1,3	2,7	1,1
Бегеновая	–	–	–	12,3	–
Другие ЖК	6,4	7,2	9,2	10,3	9,9
НЖК	69,4	23,3	26,4	30,5	27,5
ННЖК	24,2	69,5	64,4	59,2	62,6

Примечание. * – СКО относительно составляет не более 10 %. НЖК – насыщенные жирные кислоты, ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты. ¹ – [12], ² – [8].

Специфичность состава ЖК растений р. *Thymus* может быть связана не только с генетическими различиями видов, но и эколого-географическими особенностями района их произрастания. В табл. 3 представлены результаты анализа ЖК состава видов *T. cretaceus*, *T. pallasianus*, *T. serpyllum*, *T. dimorphus*, *T. capitatus*, *T. tschernjajevii*, *T. zygis*, *T. pulegioides*, *T. fragrantissimus*, собранных на территориях России, Алжира, Португалии [8, 9, 16]. Содержание ЖК анализировали в сухой надземной части растений. Независимо от региона произрастания в составе представленных растений было идентифицировано 12 ЖК. Основной в составе ЖК по-прежнему является пальмитиновая кислота (16,8–39,3 % от суммы ЖК), а доля ННЖК составляет от 30,7 до 52,7 %. Растения, произраставшие в южных условиях Алжира и Португалии, по сравнению с растениями, произраставшими в России, накапливали больше насыщенной арахидовой, но меньше пальмитиновой кислоты.

Сравнивая данные по составу ЖК в свежих листьях растения *T. cretaceus* с данными по составу ЖК, выявленных в сухом материале этого же вида, можно заметить, что содержание α -линоленовой кислоты может различаться в этих вариантах исследований до 5 раз. Этот факт указывает на то, что результаты исследования состава ЖК могут сильно зависеть от методических приемов при проведении аналитических процедур. В целом состав ЖК всех исследованных видов тимьянов близок к составу ЖК у *T. serpyllum*, из которого получают официальное лекарственное сырье.

Заключение

Таким образом, сравнение данных по составу ЖК свежих листьев и сухого материала различных видов тимьянов показало, что их содержание зависит от видовых особенностей растений, экологических условий произрастания и от методических приемов при проведении аналитических процедур. Изученные нами виды – *T. talijevii*, *T. dubjanskyi*, *T. eltonicus*, *T. cretaceus* – близки по составу ЖК официальному виду *T. serpyllum*. Однако содержание α -линоленовой кислоты в свежем и сухом материале может различаться до 5 раз. Поэтому детальные исследования фитохимических свойств растений р. *Thymus*, не включенных в Государственную фармакопею, остаются актуальными.

Таблица 3
Состав жирных кислот надземных частей растений р. Тумыс

Жирные кислоты	<i>T. calcareus</i> ¹	<i>T. pallasiatus</i>	<i>T. serpyllum</i>	<i>T. dimorphus</i>	<i>T. tscherigajewii</i>	<i>T. capitatus</i> ²	<i>T. zygis</i> ³	<i>T. ulegioides</i> ³	<i>T. fragrantissimus</i> ³
Лауриновая	0,1*	–	0,4	0,2	0,8	–	0,5	0,5	0,7
Миристиновая	3,2	1,9	1,7	5,4	5,4	0,5	1,2	1,4	1,4
Пальмитиновая	30,3	37,6	39,3	27,8	30,4	16,8	18,8	23,6	23,3
Пальмитолеиновая	1,1	2,6	1,9	1,1	1,6	–	–	–	–
Маргариновая	0,8	0,8	0,5	0,3	0,5	–	–	–	–
Стеариновая	2,9	0,2	3,7	1,1	1,8	3,8	–	–	–
Олеиновая	8,5	6,5	7,3	5,9	5,6	2,2	3,2	3,3	2,8
Линолевая	12,1	13,8	15,3	16,0	14,9	15,1	16,9	19,0	8,6
α-Линоленовая	11,6	25,4	18,9	22,5	20,9	29,6	32,6	20,4	19,3
Арахидиновая	4,3	2,5	2,3	3,2	3,1	0,8	15,6	27,6	36,2
Бегеновая	18,5	–	3,4	9,5	5,4	16,7	2,8	1,8	2,6
Другие ЖК	6,9	8,7	5,3	6,7	9,6	14,5	8,4	2,4	5,1
НЖК	59,8	43,0	51,3	47,5	47,4	38,6	38,9	54,9	64,2
ННЖК	33,3	48,3	43,4	45,5	43,0	46,9	52,7	42,7	30,7

Примечание. * – СКО относительное составляет не более 10 %. НЖК – насыщенные жирные кислоты, ННЖК – ненасыщенные жирные кислоты. ¹ – [4], ² – [16], ³ – [9].

Список литературы

1. Быструшкин А. Г. Состояние уникальной для Пермского края популяции уральского субэндемика *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost. на северном пределе ареала в историко-природном комплексе «Ледяная гора и Кунгурская ледяная пещера» // Вестник Пермского университета. 2018. Вып. 1 С. 1–7. URL: <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2018-1-1-7>
2. Клоков М. В. Расообразование в роде тимьянов – *Thymus* L. на территории Советского Союза. Киев : Наукова думка, 1973. 190 с.
3. Бубенчикова В. Н., Старчак Ю. А. Аминокислотный, жирнокислотный и полисахаридный состав травы тимьяна Паласа (*Thymus pallasianus* L.) // Химия растительного сырья. 2014. № 3. С. 191–194. URL: <https://doi.org/10.14258/jcprm.1403191>
4. Старчак Ю. А. Фармакогностическое изучение растений рода тимьян (*Thymus* L.) как перспективного источника получения фитопрепаратов : дис. ... канд. биол. наук : 14.04.02. Курск, 2016. 468 с.
5. Тетерюк Л. В., Широкова Н. А. Онтогенез, структура и самоподдержание ценопопуляций *Thymus talijevii* Klok. et Schost. (Lamiaceae) на Южном Тимане // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 822–826.
6. Саксонов С. В., Васюков В. М., Сенатор С. А. Виды растений, рекомендованные для внесения во второе издание Красной книги Российской Федерации // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2017. Т. 11, № 2. С. 86–97.
7. Васюков В. М. Обзор видов рода *Thymus* (Lamiaceae) лесостепной и степной зон Европейской России // Экосистемы. 2019. № 20. С. 38–51.
8. Sacan E., Kokten K., Kilic O. Leaf fatty acid composition of some Lamiaceae taxa from Turkey // Progress in Nutrition. 2018. Vol. 20, № 1. P. 231–236. URL: <https://doi.org/10.23751/pn.v20i1-S.5930>
9. Afonso A., Pereira O., Válega M., Silva A., Cardoso S. Metabolites and biological activities of *Thymus zygis*, *Thymus pulegioides*, and *Thymus fragrantissimus* grown under organic cultivation // Molecules. 2018. Vol. 23, № 7. P. 1514. URL: <https://doi.org/10.3390/molecules23071514>
10. Quílez M., Ferreres F., López-Miranda S. et al. Seed oil from Mediterranean aromatic and medicinal plants of the Lamiaceae family as a source of bioactive components with nutritional // Antioxidants. 2020. Vol. 9, № 6. P. 510. URL: <https://doi.org/10.3390/antiox9060510>
11. Avato P., Tava A. Rare fatty acids and lipids in plant oilseeds: occurrence and bioactivity // Phytochemistry Reviews. 2022. Vol. 21. P. 401–428. URL: <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09770-4>
12. Zaïri A., Nour S., Zarrouk A. et al. Chemical composition, fatty acids profile and biological properties of *Thymus capitatus* (L.) Hoffmanns, essential oil // Scientific Reports. 2019. Vol. 9, № 1. URL: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56580-y>
13. Assiri A. M. A., Elbanna K., Abulreesh H. H., Ramadan M. F. Bioactive compounds of cold-pressed Thyme (*Thymus vulgaris*) oil with antioxidant and antimicrobial properties // Journal of Oleo Science. 2016. Vol. 65, № 8. P. 629–640. URL: <https://doi.org/10.105650/jos.ess16042>
14. Винокурова О. А., Гринеева О. В., Сливкин А. И. Сравнительная характеристика различных видов тимьяна: состав, свойства, применение (обзор) // Разработка и регистрация лекарственных средств. 2016. № 4. С. 134–150.
15. Bogdanova E., Ivanova L., Yudina P. et al. Seasonal dynamics of functional parameters of wintergreen steppe relict *Globularia punctata* Lapeyr // Flora. 2022. Vol. 289. P. 152037. URL: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152037>
16. Tabti L., El Amine Dib M., Gaouar Benyelles N. et al. Fatty-Acid Composition and Antifungal Activity of Extracts of *Thymus capitatus* // Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants. 2014. Vol. 21, № 2. P. 203–210. URL: <https://doi.org/10.1080/10496475.2014.941084>

References

1. Bystrushkin A.G. The state of the Ural subendemic *Thymus bashkiriensis* Klok. et Shost. population, which is unique for the Perm Territory at the northern limit of the range in the historical and natural complex “Ledyanaya gora i Kungurskaya ledyanaya peshchera”. *Vestnik Permskogo universiteta = Bulletin of Perm University*. 2018;(1):1–7. (In Russ.). Available at: <https://doi.org/10.17072/1994-9952-2018-1-1-7>
2. Klokov M.V. *Rasoobrazovanie v rode tim'yanov – Thymus L. na territorii Sovetskogo Soyuza = Racial formation in the genus thyme – Thymus L. in the USSR territory*. Kiev: Naukova dumka, 1973:190. (In Russ.)
3. Bubenchikova V.N., Starchak Yu.A. Amino acids, fatty acid and polysaccharide composition of Palas thyme herb (*Thymus pallasianus* L.). *Khimiya rastitel'nogo syr'ya = Chemistry of plant raw materials*. 2014;(3):191–194. (In Russ.). Available at: <https://doi.org/10.14258/jcprm.1403191>
4. Starchak Yu.A. *harmacognostic study of Thymus L. plants as a promising source of phytopreparations*. PhD abstract. Kursk, 2016:468. (In Russ.)
5. Tetryuk L.V., Shirokova N.A. Ontogeny, structure and self-maintenance of the cenopopulation of *Thymus talijevii* Klok. et Schost. (Lamiaceae) on the South Timan. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Proceedings of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2010;12(1):822–826. (In Russ.)
6. Saksonov S.V., Vasyukov V.M., Senator S.A. Plant species recommended for inclusion in the second edition of the Red Data Book of the Russian Federation. *Fitoraznoobrazie Vostochnoy Evropy = Phyto-diversity of the Eastern Europe*. 2017;11(2):86–97. (In Russ.)
7. Vasyukov V.M. Review of *Thymus* (Lamiaceae) in the forest-steppe and steppe zones of the European Russia. *Ekosistemy = Ecosystems*. 2019;(20):38–51. (In Russ.)
8. Cacan E., Kokten K., Kilic O. Leaf fatty acid composition of some Lamiaceae taxa from Turkey. *Progress in Nutrition*. 2018;20(1):231–236. Available at: <https://doi.org/10.23751/pn.v20i1-S.5930>
9. Afonso A., Pereira O., Válega M., Silva A., Cardoso S. Metabolites and biological activities of *Thymus zygis*, *Thymus pulegioides*, and *Thymus fragrantissimus* grown under organic cultivation. *Molecules*. 2018;23(7):1514. Available at: <https://doi.org/10.3390/molecules23071514>
10. Quílez M., Ferreres F., López-Miranda S. et al. Seed oil from Mediterranean aromatic and medicinal plants of the Lamiaceae family as a source of bioactive components with nutritional. *Antioxidants*. 2020;9(6):510. Available at: <https://doi.org/10.3390/antiox9060510>
11. Avato P., Tava A. Rare fatty acids and lipids in plant oilseeds: occurrence and bioactivity. *Phytochemistry Reviews*. 2022;21:401–428. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11101-021-09770-4>
12. Zaïri A., Nour S., Zarrouk A. et al. Chemical composition, fatty acids profile and biological properties of *Thymus capitatus* (L.) Hoffmanns, essential oil. *Scientific Reports*. 2019;9(1). Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-019-56580-y>
13. Assiri A.M.A., Elbanna K., Abulreesh H.H., Ramadan M.F. Bioactive compounds of cold-pressed Thyme (*Thymus vulgaris*) oil with antioxidant and antimicrobial properties. *Journal of Oleo Science*. 2016;65(8):629–640. Available at: <https://doi.org/10.105650/jos.ess16042>
14. Vinokurova O.A., Trineeva O.V., Slivkin A.I. Comparative characteristics of different types of thyme: composition, properties, application (review). *Razrabotka i registratsiya lekarstvennykh sredstv = Development and registration of medicines*. 2016;(4):134–150. (In Russ.)
15. Bogdanova E., Ivanova L., Yudina P. et al. Seasonal dynamics of functional parameters of wintergreen steppe relict *Globularia punctata* Lapeyr. *Flora = Flora*. 2022;289:152037. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.flora.2022.152037>

16. Tabti L., El Amine Dib M., Gaouar Benyelles N. et al. Fatty-Acid Composition and Antifungal Activity of Extracts of *Thymus capitatus*. Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants. 2014;21(2):203–210. Available at: <https://doi.org/10.1080/10496475.2014.941084>

Информация об авторах / Information about the authors

Елена Сергеевна Богданова

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник,
Институт экологии Волжского
бассейна Российской академии наук –
филиал Самарского федерального
исследовательского центра Российской
академии наук (Россия, г. Тольятти,
ул. Комзина, 10)

E-mail: cornales@mail.ru

Elena S. Bogdanova

Candidate of biological sciences, senior
staff scientist, Institute of Ecology
of the Volga River Basin of the Russian
Academy of Sciences – branch of Samara
Federal Research Center of the Russian
Academy of Sciences (10 Komzina street,
Togliatti, Russia)

Владимир Михайлович Васюков

кандидат биологических наук,
научный сотрудник, Институт экологии
Волжского бассейна Российской
академии наук – филиал Самарского
федерального исследовательского центра
Российской академии наук (Россия,
г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: vvasjukov@yandex.ru

Vladimir M. Vasjukov

Candidate of biological sciences,
researcher, Institute of Ecology
of the Volga River Basin of the Russian
Academy of Sciences – branch of Samara
Federal Research Center of the Russian
Academy of Sciences (10 Komzina street,
Togliatti, Russia)

Ольга Анатольевна Розенцвет

доктор биологических наук, главный
научный сотрудник, Институт экологии
Волжского бассейна Российской
академии наук – филиал Самарского
федерального исследовательского центра
Российской академии наук (Россия,
г. Тольятти, ул. Комзина, 10)

E-mail: olgarozen55@mail.ru

Olga A. Rozentsvet

Doctor of biological sciences, principal
researcher, Institute of Ecology
of the Volga River Basin of the Russian
Academy of Sciences – branch of Samara
Federal Research Center of the Russian
Academy of Sciences (10 Komzina street,
Togliatti, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 16.01.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 25.02.2023

Принята к публикации / Accepted 07.03.2023

УДК 581.1:581.17:547.56
doi:10.21685/2307-9150-2023-1-7

Регуляция трансмембранного потока воды у проростков *Avena sativa* в условиях засухи

Т. И. Пузина¹, И. Ю. Макеева²

^{1,2}Орловский государственный университет имени И. С.Тургенева, Орел, Россия

¹tipuzina@gmail.com, ²makeevainna@inbox.ru

Аннотация. *Актуальность и цели.* Проницаемость биологических мембран для воды определяется состоянием как липидного бислоя, так и водных каналов, образованных высококонсервативной группой белков аквапоринами. Аквапорины существенно снижают энергию активации трансмембранного переноса воды. Водная проницаемость аквапоринов обусловлена либо их количеством в мембране, либо «открытым» или «закрытым» состоянием водного канала. Показано, что регуляция транспорта воды через водные каналы мембран может происходить как на транскрипционном, так и на посттрансляционном уровне. Известно, что гены аквапоринов индуцируются под действием гормонов или при стрессе. К посттрансляционным событиям относят фосфорилирование, гликозилирование, экспорт везикул с аквапоринами, белок-белковые взаимодействия. Вместе с тем не найдены сведения об участии антиоксидантов в регуляции трансмембранного потока воды через аквапорины в условиях стресса. При этом в адаптации организмов к различным типам стресса существенную роль играет регуляция проницаемости мембран для различных веществ, в том числе и воды. Целью исследования было изучение действия антиоксиданта кофейной кислоты на транспорт воды через аквапорины и водоудерживающую способность проростков овса в условиях засухи. *Материалы и методы.* Объектом исследования служили 21-дневные проростки овса ярового (*Avena sativa*) сорта Лев селекции ГНУ НИИСХ ЦРНЗ. Растения выращивали в контейнерах с почвой «Универсальная для рассады» в условиях лаборатории. Варианты опыта включали: опрыскивание 10-дневных проростков 0,1 мМ раствором кофейной кислоты (Sigma, США), контрольные проростки опрыскивали водой. Засуху создавали путем прекращения полива 15-дневных проростков в течение 6 сут. Известно, что на первых этапах роста растения овса весьма чувствительны к водоснабжению и поэтому плохо переносят засуху. Транспорт воды через аквапорины определяли ингибиторным методом с использованием 100 мкМ раствора хлорида ртути, который, взаимодействуя с цистеином, стерически блокирует прохождение воды через канал или изменяет конформацию аквапоринов. Открытость (активность) водных каналов определяли, используя 100 мкМ раствор фторида натрия, который ингибирует работу фосфатазы, дефосфорилирующей аквапорины. Водоудерживающую способность листьев характеризовали по величине водоотдачи в гипертонический раствор. Водоотдачу выражали в процентах от исходной сырой массы. Сырую массу листьев 21-дневных проростков овса определяли путем взвешивания на электронных весах ВСТ-600/10 (Россия). *Результаты.* Результаты исследования показали, что кофейная кислота, относящаяся к фенольным соединениям, в оптимальных условиях водоснабжения в 1,4 раза увеличила поступление воды через аквапорины. В условиях 6-дневной засухи транспорт воды через аквапорины в проростках овса уменьшился на 25 %. В этих условиях кофейная кислота не только восстановила поток воды через аквапорины, но и увеличила его. Блокирование работы фосфатазы 100 мкМ раствором NaF при оптимальном водоснабжении выявило значительную (на 56 %) активизацию поступления воды через

аквапорины в контрольном варианте, что свидетельствует об «открытии» водных каналов. В этих условиях кофейная кислота на 40 % увеличила поток воды через аквапорины против контроля. В условиях засухи аквапорины были фосфорилированы в меньшей степени по сравнению с оптимальными условиями, о чем свидетельствует снижение (в 1,7 раза) активизации поступления воды под влиянием фторида натрия. Кофейная кислота существенно способствовала «открытию» водных каналов в данных условиях (2,2 раза). 6-дневная засуха повысила водоудерживающую способность листьев проростков овса в 1,3 раза. Кофейная кислота способствовала увеличению водоудерживающей способности, причем в большей степени в стрессовых условиях (на 30 % против 20 % в контроле). Выявлено снижение на 23 % сырой массы листьев проростков, выросших в условиях засухи. Кофейная кислота стимулировала рост, и в стрессовых условиях масса проростков достигла контрольного варианта при оптимальном водоснабжении. *Выводы.* Проведенное исследование свидетельствует об участии кофейной кислоты в регуляции трансмембранного потока воды через аквапорины, водоудерживающей способности клеток как в оптимальных условиях водоснабжения, так и при засухе. Это может быть связано с ее антиоксидантной функцией и влиянием на содержание фитогормонов ауксинов, что было показано нами в предыдущих исследованиях.

Ключевые слова: *Avena sativa*, кофейная кислота, аквапорины, водоудерживающая способность, засуха

Для цитирования: Пузина Т. И., Макеева И. Ю. Регуляция трансмембранного потока воды у проростков *Avena sativa* в условиях засухи // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 93–102. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-7

Regulation of transmembrane water flow in *Avena sativa* seedlings under drought conditions

T.I. Puzina¹, I.Yu. Makeeva²

^{1,2}Orel State University named after I.S. Turgenev, Orel, Russia

¹tipuzina@gmail.com, ²makeevainna@inbox.ru

Abstract. Background. The permeability of biological membranes for water is determined both by the state of the lipid bilayer and the water channels formed by a highly conserved group of proteins, aquaporins. Aquaporins significantly reduce the activation energy of transmembrane water transfer. The water permeability of aquaporins is determined either by their amount in the membrane, or by the “open” or “closed” state of the water channel. It has been shown that the regulation of water transport through the water channels of membranes can occur both at the transcriptional and post-translational levels. It is known that aquaporin genes are induced under the action of hormones or under stress. Post-translational events include phosphorylation, glycosylation, export of vesicles with aquaporins, and protein-protein interactions. At the same time, no information was found on the participation of antioxidants in the regulation of the transmembrane water flow through aquaporins under stress conditions. At the same time, the regulation of membrane permeability for various substances, including water, plays an important role in the adaptation of organisms to various types of stress. The aim of the study was to study the effect of the antioxidant caffeic acid on the transport of water through aquaporins and the water-holding capacity of oat seedlings under drought conditions. *Materials and methods.* The object of the study was 21-day-old seedlings of spring oats (*Avena sativa*) cv. Plants were grown in containers with soil “Universalnaya dlya rassady” under laboratory conditions. Variants of the experiment included: spraying 10-day-old seedlings with a 0.1 mM solution of caffeic

acid (Sigma, USA), control seedlings were sprayed with water. Drought was created by stopping watering of 15-day-old seedlings for 6 days. It is known that in the early stages of growth, oat plants are very sensitive to water supply and therefore do not tolerate drought well. Water transport through aquaporins was determined by the inhibitory method using a 100 μM solution of mercury chloride, which, interacting with cysteine, sterically blocks the passage of water through the channel or changes the conformation of aquaporins. The openness (activity) of water channels was determined using 100 μM sodium fluoride solution, which inhibits the activity of phosphatase, which dephosphorylates aquaporins. The water-retaining capacity of the leaves was characterized by the amount of water lost to a hypertonic solution. Water loss was expressed as a percentage of the initial wet weight. The wet weight of the leaves of 21-day-old oat seedlings was determined by weighing on an electronic balance VST-600/10 (Russia). *Results.* The results of the study showed that caffeic acid, which is a phenolic compound, under optimal water supply conditions, increased the flow of water through aquaporins by 1.4 times. Under conditions of a 6-day drought, water transport through aquaporins in oat seedlings decreased by 25%. Under these conditions, caffeic acid not only restored the flow of water through the aquaporins, but also increased it. Blocking of phosphatase activity with 100 μM *NaF* solution under optimal water supply revealed a significant (by 56%) activation of water inflow through aquaporins in the control variant, which indicates the "opening" of water channels. Under these conditions, caffeic acid increased the flow of water through aquaporins by 40% versus control. Under drought conditions, aquaporins were phosphorylated to a lesser extent compared to optimal conditions, as evidenced by a decrease (by 1.7 times) in the activation of water inflow under the influence of sodium fluoride. Caffeic acid significantly contributed to the "opening" of water channels under these conditions (2.2 times). A 6-day drought increased the water-retaining capacity of oat seedling leaves by 1.3 times, as evidenced by lower water loss under these conditions. Caffeic acid contributed to an increase in water-retaining capacity, moreover, to a greater extent under stressful conditions (by 30% versus 20% in control). A 23% decrease in the wet weight of the leaves of seedlings grown under drought conditions was revealed. Caffeic acid stimulated growth, and under stress conditions, seedling mass reached the control variant with optimal water supply. *Conclusions.* Thus, the study indicates the participation of caffeic acid in the regulation of the transmembrane water flow through aquaporins, the water-retaining capacity of cells both under optimal water supply conditions and during drought. This may be due to its antioxidant function and the effect on the content of phytohormones of auxins, which was shown by us in previous studies.

Keywords: *Avena sativa*, caffeic acid, aquaporins, water holding capacity, drought

For citation: Puzina T.I., Makeeva I.Yu. Regulation of transmembrane water flow in *Avena sativa* seedlings under drought conditions. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki = University proceedings. Volga region. Natural sciences.* 2023;(1):93–102. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-7

Введение

Проницаемость биологических мембран для воды определяется как состоянием липидного бислоя, так и водных каналов, образованных высококонсервативной группой белков аквапоринами [1]. Аквапорины существенно снижают энергию активации трансмембранного переноса воды. Водная проницаемость аквапоринов обусловлена либо их количеством в мембране, либо «открытым» или «закрытым» состоянием водного канала [2].

Показано, что регуляция транспорта воды через водные каналы мембран может происходить как на транскрипционном, так и на посттрансляционном уровне [1, 3]. В настоящее время идентифицированы гены, кодирующие аквапорины у разных видов растений [4]. Для определения вклада аква-

поринов в водную проницаемость мембран используют растения с измененной экспрессией аквапоринов [5]. Известно, что гены аквапоринов индуцируются под действием гормонов или при стрессе [6, 7]. К посттрансляционным событиям относят фосфорилирование, гликозилирование, экспорт везикул с аквапоринами, белок-белковые взаимодействия (в том числе с элементами цитоскелета) [8]. Вместе с тем не найдены сведения об участии антиоксидантов в регуляции трансмембранного потока воды через аквапорины в условиях стресса. При этом в адаптации организмов к различным типам стресса существенную роль играет регуляция проницаемости мембран для различных веществ, в том числе и для воды.

Целью исследования было изучение действия антиоксиданта кофейной кислоты на транспорт воды через аквапорины и водоудерживающую способность проростков овса в условиях засухи.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 21-дневные проростки овса ярового (*Avena sativa*) сорта Лев селекции ГНУ НИИСХ ЦРНЗ. Растения выращивали в контейнерах с почвой «Универсальная для рассады» в условиях лаборатории.

Варианты опыта включали: опрыскивание 10-дневных проростков 0,1 мМ раствором кофейной кислоты (Sigma, США), контрольные проростки опрыскивали водой. Засуху создавали путем прекращения полива 15-дневных проростков в течение 6 сут. Известно, что на первых этапах роста растения овса весьма чувствительны к водоснабжению и поэтому плохо переносят засуху.

Транспорт воды через аквапорины определяли ингибиторным методом с использованием 100 мкМ раствора хлорида ртути [9], который, взаимодействуя с цистеином, стерически блокирует прохождение воды через канал или изменяет конформацию аквапоринов. Открытость (активность) водных каналов определяли, используя 100 мкМ раствор фторида натрия [10], который ингибирует работу фосфатазы, дефосфорилирующей аквапорины. Водоудерживающую способность листьев характеризовали по величине водоотдачи в гипертонический раствор. Водоотдачу выражали в процентах от исходной сырой массы. Сырую массу листьев 21-дневных проростков овса определяли путем взвешивания на электронных весах ВСТ-600/10 (Россия).

На рисунках представлены средние арифметические из трех биологических повторностей и их стандартные ошибки. Аналитическая повторность – пятикратная. Достоверность результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента, считая достоверными различия при уровне доверительной вероятности выше 0,95.

Результаты и обсуждение

Результаты исследования показали, что кофейная кислота – представитель гидроксикоричных кислот из группы фенилпропаноидов, относящихся к фенольным соединениям, в оптимальных условиях водоснабжения в 1,4 раза увеличила поступление воды через аквапорины (рис. 1,а). Данный эффект, возможно, связан с ее влиянием на содержание ауксинов, которые, как известно, регулируют водный режим растений [11]. Ранее нами показано по-

вышение уровня данного фитогормона под воздействием кофейной кислоты [12]. Существуют сведения, что гормон млекопитающих вазопрессин повышает экспрессию AQP2 [13]. Фитогормоны АБК и гибберелловая кислота экспрессируют гены PIP и PIP1 у арабидопсиса [14] и PIP2 у ячменя [7]. В литературе не найдены данные об участии ауксинов в регуляции транскрипции генов аквапоринов.

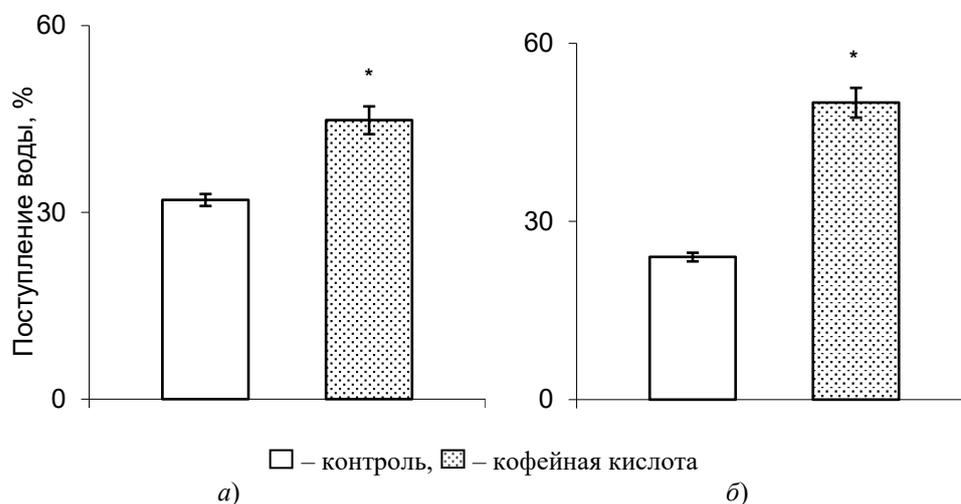


Рис. 1. Влияние кофейной кислоты на поступление воды через аквапорины в оптимальных условиях водоснабжения (а) и при засухе (б). Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при уровне значимости 0,05

В условиях 6-дневной засухи транспорт воды через аквапорины в проростках овса уменьшился на 25 % (рис. 1,б). Снижение скорости диффузии воды через аквапорины в условиях водного стресса показано также в корнях проростков кукурузы [15]. Уменьшение трансмембранного потока воды через аквапорины при водном дефиците, по мнению авторов статьи [16], имеет значение для адаптации к засухе. В условиях водного дефицита обработка проростков овса кофейной кислотой не только восстановила поток воды через аквапорины, но и увеличила его. В предыдущих наших исследованиях [17] была доказана антиоксидантная функция кофейной кислоты. Такие же данные получены и другими авторами [18].

Блокирование работы фосфатазы 100 мкМ раствором NaF в условиях оптимального водоснабжения выявило значительную (на 56 %) активизацию поступления воды через аквапорины в контрольном варианте (рис. 1,а, 2,а), что свидетельствует об «открытии» водных каналов. В этих условиях кофейная кислота на 40 % увеличила поток воды через аквапорины по сравнению с контролем. Возможно, этот эффект кофейной кислоты связан с их фосфорилированием через изменение содержания ауксинов, которые регулируют данный процесс.

В условиях засухи (рис. 2,б) аквапорины были фосфорилированы в меньшей степени по сравнению с оптимальными условиями, о чем свидетельствует снижение (в 1,7 раза) активного поступления воды под влиянием фторида натрия. В исследованиях [16] уменьшение водной проницаемости

мембран в листьях шпината при водном дефиците были также связаны со снижением фосфорилирования аквапоринов. Кофейная кислота существенно (в 2,2 раза) способствовала «открытию» водных каналов в данных условиях. По-видимому, такая водная проницаемость мембран под действием кофейной кислоты обусловлена ее антиоксидантными свойствами, а именно снижением реакций ПОЛ-мембран. Такие результаты были получены нами ранее [19].

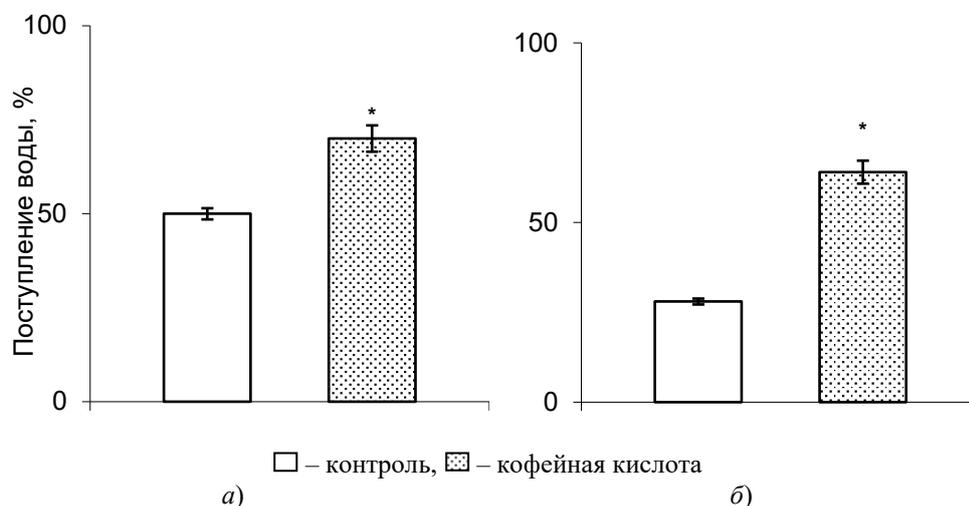


Рис. 2. Влияние кофейной кислоты на открытие водных каналов в оптимальных условиях водоснабжения (а) и при засухе (б). Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при уровне значимости 0,05

Водоудерживающая способность клеток является важным интегральным показателем водообмена, которая определяется термодинамическим состоянием воды, а также водопроницаемостью мембран. В условиях засухи или повышенной температуры этот показатель характеризует способность клеток сопротивляться обезвоживающему действию данных факторов [20]. Проведенное исследование показало (рис. 3), что 6-дневная засуха повысила водоудерживающую способность листьев проростков овса в 1,3 раза, о чем свидетельствует меньшая водоотдача в данных условиях. Кофейная кислота способствовала увеличению водоудерживающей способности, причем в большей степени в стрессовых условиях (на 30 % в опыте и 20 % в контроле).

Показатели водообмена во многом определяют ростовые реакции растений. Выявлено снижение на 23 % сырой массы листьев проростков, выросших в условиях засухи (рис. 4). Кофейная кислота стимулировала рост, и в стрессовых условиях масса проростков достигла контрольного варианта при оптимальном водоснабжении.

Таким образом, проведенное исследование свидетельствует об участии кофейной кислоты в регуляции трансмембранного потока воды через аквапорины и в формировании водоудерживающей способности клеток как в оптимальных условиях водоснабжения, так и при засухе. Это может быть связано с ее антиоксидантной функцией и влиянием на содержание фитогормонов ауксинов, что было показано нами в предыдущих исследованиях.

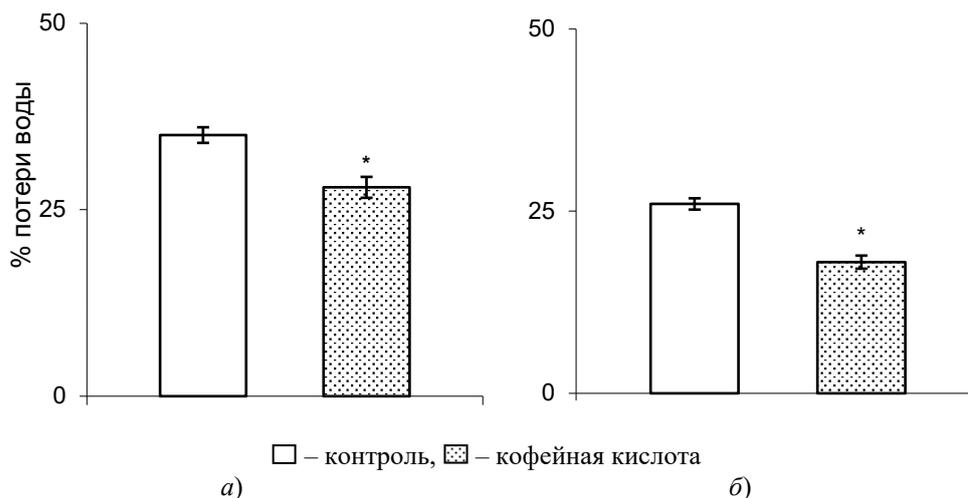


Рис. 3. Влияние кофейной кислоты на водоудерживающую способность в оптимальных условиях водоснабжения (а) и при засухе (б). Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при уровне значимости 0,05

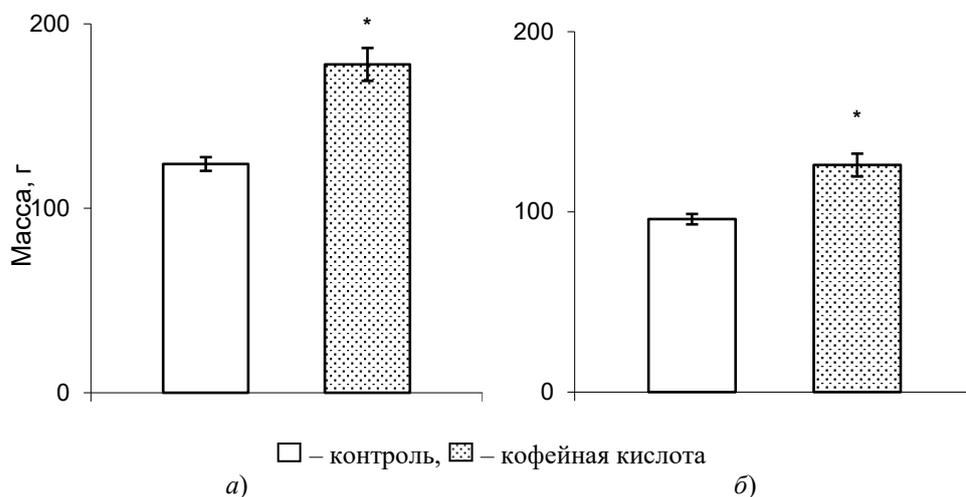


Рис. 4. Влияние кофейной кислоты на сырую массу листьев проростков овса в оптимальных условиях водоснабжения (а) и при засухе (б). Звездочкой обозначены достоверные различия с контролем при уровне значимости 0,05

Список литературы

1. Шапигузов А. Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 1. С. 142–152.
2. Maurel C., Javot H., Lauvergeat V. et al. Molecular Physiology of Aquaporins in Plants // International Review of Cytology. 2002. Vol. 215. P. 105–148.
3. Chaumont F., Tyerman S. D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations // Plant Physiology. 2014. Vol. 164, iss. 4. P. 1600–1618.
4. Quigley F., Rosenberg J., Shachar-Hill Y., Bohnert H. From Genome to Function: The Arabidopsis Aquaporins // Genome Biology. 2002. Vol. 3. P. RESEARCH0001.
5. Зубей Е. С., Реуцкий В. Г. Влияние водного дефицита на параметры водообмена мезофилла листьев модифицированных по генам PIP аквапоринов растений *Ara-*

- bidopsis thaliana* (L.) Heynh // Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук. 2017. № 4. С. 88–95.
6. Suga S., Komatsu S., Maeshima M. Aquaporin Isoforms Responsive to Salt and Water Stresses and Phytohormones in Radish Seedlings // *Plant and Cell Physiology*. 2002. Vol. 43. P. 1229–1237.
 7. Шарипова Г. В., Иванов Р. С., Кудоярова Г. Р. Влияние абсцизовой кислоты на содержание PIP2 аквапоринов и гидравлическую проводимость в листьях ячменя // *Биомика*. 2019. Т. 11, № 4. С. 394–401. doi:10.31301 / 2221-6197.bmcs.2019-31
 8. Шевырева Т. А. Везикулярный транспорт PIP-аквапоринов в растительной клетке при осмотическом стрессе : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.12. М., 2008. 159 с.
 9. Javot H., Maurel C. The Role of Aquaporins in Root Water Uptake // *Annals of Botany (Lond.)*. 2002. Vol. 90. P. 301–313.
 10. Веселова Т. В., Веселовский В. А. Возможность участия аквапоринов в поглощении воды семенами гороха разного качества // *Физиология растений*. 2006. Т. 53, № 1. С. 106–112.
 11. Полевой В. В. Роль ауксина в системах регуляции у растений // 44-е Тимирязевские чтения. Л. : Наука, 1986. 79 с.
 12. Макеева И. Ю., Пузина Т. И. Влияние кофейной кислоты на содержание фитогормонов и ростовые реакции *Solanum tuberosum* в зависимости от состояния тубулинового цитоскелета // *Фенольные соединения: фундаментальные и прикладные аспекты* : сб. материалов IX Междунар. симп. М. : ИФРРАН, 2015. С. 356–361.
 13. Cristià E., Amat C., Naftalin R.J., Moretó M. Role of vasopressin in rat distal colon function // *The Journal of Physiology*. 2007. Vol. 578, pt. 2. P. 413–424.
 14. Ogawa M., Hanada A., Yamauchi Y. et al. Gibberellin Biosynthesis and Response during Arabidopsis Seed Germination // *The Plant Cell*. 2003. Vol. 15. P. 1591–1604.
 15. Ионенко И. Ф., Анисимов А. В., Романов А. В. Влияние водного стресса и хлорида ртути на трансляционную диффузию воды в корнях проростков кукурузы // *Физиология растений*. 2003. Т. 50, вып. 1. С. 88–93.
 16. Johansson I., Larsson C., Ek B., Kjellbom P. The Major Integral Proteins of Spinach Leaf Plasma Membranes Are Putative Aquaporins and Are Phosphorylated in Response to Ca and Apoplastic Water Potential // *The Plant Cell*. 1996. Vol. 8. P. 1181–1191.
 17. Пузина Т. И., Макеева И. Ю., Бычков И. А., Аникеева А. Э. Влияние кофейной кислоты на антиоксидантную активность растений *Solanum tuberosum* // *Ученые записки Орловского государственного университета. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки*. 2013. № 3. С. 178–180.
 18. Wan Y. Y., Zhang L., Zhang Z. Q. et al. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents // *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015. Vol. 37, № 1. doi:10.1007/s11738-014-1706-6
 19. Пузина Т. И., Макеева И. Ю., Бычков И. А., Ануфриев А. Г. Действие кофейной кислоты на уровень перекисного окисления липидов мембран в условиях гипотермии у *Solanum tuberosum* // *Ученые записки Орловского государственного университета. Сер.: Естественные, технические и медицинские науки*. 2014. № 6. С. 80–82.
 20. Гусев Н. А., Самуилов Ф. Д., Пахомова Г. И., Жолкевич В. Н. Состояние воды в растении // *Водный обмен растений*. М. : Наука, 1989. С. 21–44.

References

1. Shapiguzov A.Yu. Aquaporins: structure, systematics and features of regulation. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2004;51(1):142–152. (In Russ.)
2. Maurel C., Javot H., Lauvergeat V. et al. Molecular Physiology of Aquaporins in Plants. *International Review of Cytology*. 2002;215:105–148.
3. Chaumont F., Tyerman S.D. Aquaporins: highly regulated channels controlling plant water relations. *Plant Physiology*. 2014;164(4):1600–1618.

4. Quigley F., Rosenberg J., Shachar-Hill Y., Bohnert H. From Genome to Function: The Arabidopsis Aquaporins. *Genome Biology*. 2002;3:RESEARCH0001.
5. Zubey E.S., Reutskiy V.G. Effect of water deficiency on the parameters of water exchange in the mesophyll of leaves of PIP-modified plant aquaporins of *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. *Izvestiya Natsional'noy akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Series of biological sciences*. 2017;(4):88–95.
6. Suga S., Komatsu S., Maeshima M. Aquaporin Isoforms Responsive to Salt and Water Stresses and Phytohormones in Radish Seedlings. *Plant and Cell Physiology*. 2002;43:1229–1237.
7. Sharipova G.V., Ivanov R.S., Kudoyarova G.R. Effect of abscisic acid on the content of PIP2 aquaporins and hydraulic conductivity in barley leaves. *Biomika = Biomika*. 2019;11(4):394–401. (In Russ.). doi:10.31301 / 2221-6197.bmcs.2019-31
8. Shevyreva T.A. Vesicular transport of PIP aquaporins in a plant cell under osmotic stress. PhD dissertation. Moscow, 2008:159. (In Russ.)
9. Javot H., Maurel C. The Role of Aquaporins in Root Water Uptake. *Annals of Botany (Lond.)*. 2002;90:301–313.
10. Veselova T.V., Veselovskiy V.A. Possibility of participation of aquaporins in water absorption by pea seeds of different quality. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2006;53(1):106–112. (In Russ.)
11. Polevoy V.V. The role of auxin in regulatory systems in plants. *44-e Timiryazevskie chteniya = The 44th Timiryazev readings*. Leningrad: Nauka, 1986:79. (In Russ.)
12. Makeeva I.Yu., Puzina T.I. Influence of caffeic acid on the content of phytohormones and growth responses of *Solanum tuberosum* depending on the state of the tubulin cytoskeleton. *Fenol'nye soedineniya: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sb. materialov IX Mezhdunar. simp. = Phenolic compounds: fundamental and applied aspects: proceedings of the 9th International symposium*. Moscow: IFRRAN, 2015:356–361. (In Russ.)
13. Cristià E., Amat C., Naftalin R.J., Moretó M. Role of vasopressin in rat distal colon function. *The Journal of Physiology*. 2007;578(pt. 2):413–424.
14. Ogawa M., Hanada A., Yamauchi Y. et al. Gibberellin Biosynthesis and Response during Arabidopsis Seed Germination. *The Plant Cell*. 2003;15:1591–1604.
15. Ionenko I.F., Anisimov A.V., Romanov A.V. Effect of water stress and mercury chloride on translational diffusion of water in maize seedling roots. *Fiziologiya rasteniy = Plant physiology*. 2003;50(1):88–93. (In Russ.)
16. Johansson I., Larsson C., Ek B., Kjellbom P. The Major Integral Proteins of Spinach Leaf Plasma Membranes Are Putative Aquaporins and Are Phosphorylated in Response to Ca and Apoplastic Water Potential. *The Plant Cell*. 1996;8:1181–1191.
17. Puzina T.I., Makeeva I.Yu., Bychkov I.A., Anikeeva A.E. Influence of caffeic acid on the antioxidant activity of *Solanum tuberosum* plants. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki = Proceedings of Orel State University. Series: Natural, engineering and medical sciences*. 2013;(3):178–180. (In Russ.)
18. Wan Y.Y., Zhang L., Zhang Z.Q. et al. Caffeic acid protects cucumber against chilling stress by regulating antioxidant enzyme activity and proline and soluble sugar contents. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2015;37(1). doi:10.1007/s11738-014-1706-6
19. Puzina T.I., Makeeva I.Yu., Bychkov I.A., Anufriev A.G. The effect of caffeic acid on the level of lipid peroxidation of membranes under conditions of hypothermia in *Solanum tuberosum*. *Uchenye zapiski Orlovskogo gosudarstvennogo universiteta. Ser.: Estestvennye, tekhnicheskie i meditsinskie nauki = Proceedings of Orel State University. Series: Natural, engineering and medical sciences*. 2014;(6):80–82. (In Russ.)
20. Gusev N.A., Samuilov F.D., Pakhomova G.I., Zholkevich V.N. The state of water in plants. *Vodnyy obmen rasteniy = Water exchange of plants*. Moscow: Nauka, 1989:21–44. (In Russ.)

Информация об авторах / Information about the authors

Тамара Ивановна Пузина

доктор биологических наук, профессор,
профессор кафедры ботаники,
физиологии и биохимии растений,
Орловский государственный университет
имени И. С. Тургенева (Россия, г. Орел,
ул. Комсомольская, 95)

E-mail: tipuzina@gmail.com

Tamara I. Puzina

Doctor of biological sciences, professor,
professor of the sub-department of botany,
physiology and biochemistry of plants,
Orel State University named after
I.S. Turgenev (95 Komsomolskaya street,
Orel, Russia)

Инна Юрьевна Макеева

кандидат биологических наук,
и.о. заведующего кафедрой ботаники,
физиологии и биохимии растений,
Орловский государственный университет
имени И. С. Тургенева (Россия, г. Орел,
ул. Комсомольская, 95)

E-mail: makeevainna@inbox.ru

Inna Yu. Makeeva

Candidate of biological sciences,
a.i. head of the sub-department of botany,
physiology and biochemistry of plants,
Orel State University named after
I.S. Turgenev (95 Komsomolskaya street,
Orel, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 23.01.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 06.03.2023

Принята к публикации / Accepted 24.03.2023

УДК 581.1 + 581.5

doi:10.21685/2307-9150-2023-1-8

Изменение содержания малондиальдегида и глицинбетаина в листьях растений при воздействии засоления NaCl в сочетании с разным уровнем pH корневой среды

О. А. Четина¹, А. Д. Мальцева²

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

¹lymar11@rambler.ru, ²malseva15@gmail.com

Аннотация. *Актуальность и цели.* Засоление почв может сопровождаться как повышением уровня pH до щелочных значений, так и понижением – до сильнокислых. При этом растения испытывают комплексный солевой и кислотно-щелочной стресс. Цель исследований – проследить динамику содержания малонового диальдегида (МДА) и глицинбетаина (ГБ) в растениях пшеницы мягкой и овса посевного при воздействии NaCl на фоне кислой, нейтральной и щелочной реакций корневой среды. *Материалы и методы.* В качестве объекта исследования использовали пшеницу мягкую *Triticum aestivum* L. и овес посевной *Avena sativa* L. Растения выращивали на вермикулите. На 7-й день после появления всходов добавляли стресс-факторы, в качестве которых использовали растворы, сочетающие засоление NaCl (150 мМ) и разные уровни pH среды (pH 3, pH 7, pH 10). Кислую среду растворов (pH 3) создавали ацетатным буфером, щелочную среду (pH 10) – боратным буфером. После стрессового воздействия в течение 72 ч в листьях растений определяли содержание малонового диальдегида спектрофотометрически по цветной реакции с тиобарбитуровой кислотой, глицинбетаин – по методу Гриева и Граттана. *Результаты.* Наиболее яркое проявление окислительного стресса в листьях растений отмечено на фоне кислой реакции корневой среды. На щелочном фоне в листьях овса количество МДА мало отличалось от контрольного варианта, а в листьях пшеницы наблюдалось некоторое увеличение МДА в период 6–48 ч после начала действия стресс-факторов. Засоление на нейтральном фоне не вызывало увеличения уровня МДА у обоих злаков, а засоление на кислом и щелочном фоне вызывало снижение количества МДА. В листьях пшеницы повышенный уровень ГБ отмечен на фоне кислой и щелочной реакций корневой среды. Засоление на фоне разных уровней pH практически не изменяло количество ГБ относительно тех же вариантов pH без засоления. По содержанию ГБ в листьях овса нами отмечена значительная изменчивость при смене реакции корневой среды. В условиях засоления и разного уровня pH, в том числе и на нейтральной среде, изменение содержания ГБ отмечено только в отдельные сроки, по сравнению с теми же вариантами pH, но без засоления. *Выводы.* На фоне нейтральной, щелочной и кислой реакции среды отмечена разная степень проявления стресса у обоих злаков. Повышенное угнетение и ответные реакции растений свидетельствуют о наиболее негативном воздействии кислой реакции среды, как в сочетании с засолением, так и без него.

Ключевые слова: солевой стресс, кислая и щелочная реакция, перекисное окисление липидов, малондиальдегид, глицинбетаин

Для цитирования: Четина О. А., Мальцева А. Д. Изменение содержания малондиальдегида и глицинбетаина в листьях растений при воздействии засоления NaCl в сочетании с разным уровнем pH корневой среды // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 1. С. 103–116. doi:10.21685/2307-9150-2023-1-8

Changes in the content of malondialdehyde and glycine betaine in plant leaves under the influence of NaCl salinization in combination with different pH levels in the root medium

O.A. Chetina¹, A.D. Mal'tseva²

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

¹lymar11@rambler.ru, ²malseva15@gmail.com

Abstract. *Background.* Salinization of soils can be accompanied by both an increase in the pH level to alkaline values, and a decrease to strongly acidic ones. At the same time, plants experience complex salt and acid-base stress. The aim of the research is to trace the dynamics of the content of malondialdehyde (MDA) and glycine betaine (GB) in soft wheat and oat plants when exposed to NaCl against the background of acidic, neutral and alkaline reactions of the root medium. *Materials and methods.* Soft wheat *Triticum aestivum* L. and oat *Avena sativa* L. were used as the object of the study. The plants were grown on vermiculite. On the 7th day after the emergence of seedlings, stress factors were added, as which solutions combining NaCl salinity (150 mM) and different pH levels of the medium (pH 3, pH 7, pH 10) were used. The acidic medium of the solutions (pH 3) was created by an acetate buffer, the alkaline medium (pH 10) by a borate buffer. After stress exposure for 72 hours, the content of malondialdehyde in plant leaves was determined spectrophotometrically by color reaction with thiobarbituric acid, glycine betaine – by the Grieve and Grat-tan method. *Results.* The most striking manifestation of oxidative stress in plant leaves was noted against the background of an acidic reaction of the root medium. On an alkaline background, the amount of MDA in oat leaves differed little from the control variant, and in wheat leaves there was a slight increase in MDA in the period 6–48 hours after the onset of stress factors. Salinization on a neutral background did not cause an increase in the level of MDA in both cereals, and salinization on an acidic and alkaline background caused a decrease in the amount of MDA. In wheat leaves, an increased level of GB was noted against the background of acidic and alkaline reactions of the root medium. Salinization against the background of different pH levels practically did not change the number of GB relative to the same pH variants without salinization. According to the content of GB in the leaves of oats, we noted a significant variability in the change of the reaction of the root medium. In conditions of salinization and different pH levels, including on a neutral medium, the change in the content of GB was noted only at certain times, compared with the same pH variants, but without salinization. *Conclusions.* Against the background of a neutral, alkaline and acidic reaction of the medium, a different degree of stress was noted in both cereals. Increased inhibition and plant responses indicate the most negative effects of the acidic reaction of the environment, both in combination with salinization and without it.

Keywords: salinization, acid and alkaline reaction, lipid peroxidation, malondialdehyde, glycine betaine

For citation: Chetina O.A., Mal'tseva A.D. Changes in the content of malondialdehyde and glycine betaine in plant leaves under the influence of NaCl salinization in combination with different pH levels in the root medium. *Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Povolzhskiy region. Estestvennye nauki* = *University proceedings. Volga region. Natural sciences*. 2023;(1):103–116. (In Russ.). doi:10.21685/2307-9150-2023-1-8

Введение

В природных и техногенных ландшафтах засоление почв может сопровождаться как повышением pH до щелочных значений, так и понижением – до сильнокислых. При этом растения испытывают комплексный солевой и щелочно-кислотный стресс, а адаптивные механизмы направлены на осморе-

гуляцию, защиту от избытка засоляющих ионов и окислительных радикалов и pH-регуляцию.

В условиях засоления затрудняется поступление воды в клетки растений, что обусловлено повышенным осмотическим давлением почвенного раствора [1]. Ранее нами опубликовано, что не только засоление, но и pH показатели корневой среды влияют на содержание воды в клетках растений [2]. Наибольшие потери воды у растений отмечены при действии кислой реакции корневой среды как отдельного фактора, так и в сочетании с засолением, на фоне щелочного стресса потери воды менее значительны, как в сочетании с засолением, так и без него [2]. Соли, попадая в цитоплазму клеток растений, оказывают токсическое действие, вызывая нарушения метаболизма [1]. Солевой стресс всегда сопряжен с накоплением избыточных количеств активных форм кислорода (АФК). Одной из основных мишеней действия АФК являются липиды – основные компоненты клеточных мембран. АФК способны инициировать их перекисное окисление [3]. Малондиальдегид (МДА) является продуктом перекисного окисления липидов, увеличение его содержания свидетельствует о повреждении клеточных мембран в результате окислительного стресса [4].

Устойчивость растений в условиях солевого стресса связана с накоплением низкомолекулярных соединений, в том числе глицинбетаина. Глицинбетаин (ГБ) играет важную роль в растениях при различных типах стресса: в осморегуляции, взаимодействует с макромолекулами, сохраняя их активность, поддерживает целостность мембран в стрессовых условиях, обезвреживает АФК, поддерживает редокс-статус клетки [5–7].

Таким образом, цель нашего исследования – изучение реакции растений пшеницы мягкой и овса посевного на комбинированное воздействие засоления NaCl и разной кислотно-щелочной реакции корневой среды по содержанию МДА, который характеризует ответную реакцию растений на окислительный стресс, и содержанию ГБ в листьях как проявление защитных механизмов растений при техногенном засолении.

Материалы и методы

В качестве объекта исследования использовали пшеницу мягкую *Triticum aestivum* L. сорт Горноуральский и овес посевной *Avena sativa* L. сорт Стайер.

Предварительно замоченные семена тест-растений высаживали в умеренно увлажненный вермикулит в контейнеры размером 16×12×7 см. Растения выращивали при температуре 25 °С и длине светового дня – 18 ч. На 7-й день после появления всходов растения подвергали воздействию стресс-факторов, в качестве которых использовали растворы с различными значениями pH (pH 3, pH 7, pH 10) и засолением. Кислую среду растворов (pH 3) создавали ацетатным буфером, щелочную среду (pH 10) – боратным буфером. В вариантах опыта с засолением растворы с разными значениями pH среды содержали NaCl в концентрации 150 мМ. Реакцию среды в вермикулите контролировали путем измерения на иономере в течение 72 ч; через 72 ч кислотность и щелочность среды изменялись в нейтральную сторону на ±1,5 pH. Контрольным являлся вариант с pH 7 без засоления.

После стресс-воздействия через определенные интервалы времени (2, 4, 6, 24, 48, 72 ч) отбирали пробы листьев для оценки перекисного окисления

липидов и содержания глицинбетаина. Перекисное окисление липидов определяли в сыром растительном материале по количеству соединений, взаимодействующих с тиобарбитуровой кислотой в пересчете на малоновый диальдегид [8]. Глицинбетаин определяли в растительном материале, высушенном при 80 °С, спектрофотометрически (спектрофотометр «СФ-2000», Россия) по реакции образования кристаллов периодида в кислой среде с последующим растворением их в дихлорэтаноле [9]. Аналитическая повторяемость определения – трехкратная.

Значимость различий между вариантами опыта оценивали с помощью критерия различия сдвига (положения) (критерий Ван дер Вардена); значимыми считали различия между сравниваемыми выборками с доверительной вероятностью 95 % и выше ($P \leq 0,050$).

Результаты

В первые 4 ч после стресс-воздействия содержание МДА в листьях растений во всех опытных вариантах существенно не отличалось от контрольного ($P > 0,050$).

У пшеницы мягкой на фоне кислой реакции корневой среды (рН 3) уровень МДА в листьях начал возрастать через 6 ч после стресс-воздействия и достиг максимума к 72 ч (в 1,8 раз больше контрольного значения, $P = 0,030$) (рис. 1,а). На щелочном фоне (рН 10) в период экспозиции с 6 до 72 ч количество МДА варьировало в пределах 2,08–3,43 мкМ/г сырой массы, что на 23–29 % больше, чем в контрольном варианте ($P = 0,028–0,042$).

При воздействии засоления на фоне нейтральной реакции среды не наблюдалось статистически значимых различий с контрольным вариантом по содержанию МДА в листьях пшеницы ($P = 0,130–0,425$), за исключением варианта на 48 ч, где уровень был выше на 13 % ($P = 0,030$) (рис. 1,б).

В варианте с засолением и кислой реакцией корневой среды уровень МДА оставался относительно стабильным в первые 48 ч (2,77–3,02 мкМ/г сырой массы), затем возрос почти на 60 % (рис. 1,в). В первые 24 ч после стресс-воздействия значимых различий между вариантами с засолением и без него не зафиксировали ($P = 0,062–0,013$), через 48 и 72 ч количество МДА было выше в варианте опыта рН 3 без засоления на 36 и 14 % соответственно относительно варианта рН 3 + NaCl.

В варианте с засолением при щелочной среде уровень МДА оставался стабильным в течение 72 ч эксперимента и составлял 2,22–2,76 мкМ/г сырой массы (рис. 1,г). Статистически значимые различия с вариантом без засоления отмечены через 24 и 72 ч, где количество МДА в варианте рН 10 было выше в 1,3 раза через 24 ч и в 1,3 раза ниже через 72 ч.

У овса посевного на фоне кислой реакции среды наблюдалось значительное увеличение уровня МДА с 6 ч после стресс-воздействия (в 1,7 раза больше, чем в контрольном варианте, $P = 0,028$) до 72 ч (в 7 раз выше контроля, $P = 0,028$) (рис. 2,а). На щелочном фоне по содержанию МДА статистически значимые различия отмечены через 24 и 72 ч (в 1,5–2,3 раза выше контрольного варианта).

При воздействии засоления на фоне нейтральной реакции среды не наблюдалось статистически значимых различий с контрольным вариантом по содержанию МДА в листьях овса ($P = 0,180–0,236$), за исключением варианта

48 ч, где в варианте опыта pH 7 + NaCl уровень был ниже на 7 % ($P = 0,03$) (рис. 2,б).

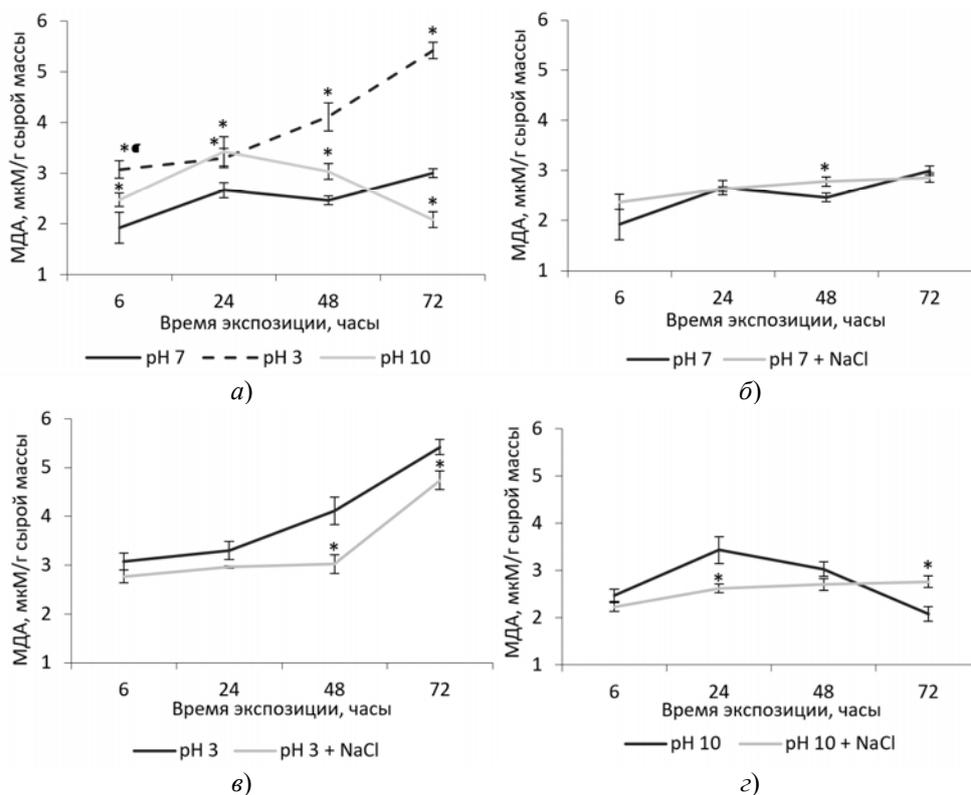


Рис. 1. Содержание малондиальдегида в листьях пшеницы мягкой в условиях засоления и разного уровня pH корневой среды, мкМ/г сырой массы: а – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; б – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; в – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; г – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: а – между вариантом pH 7 и вариантами pH 3, pH 10; б, в, г – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

В варианте с засолением и кислой реакцией корневой среды содержание МДА возрастало в период с 6 до 72 ч после стресс-воздействия с 2,36 до 9,32 мкМ/г сырой массы, но при этом было ниже в среднем на 40 %, чем в варианте pH 3 без засоления, во все время экспозиции (рис. 2,в).

На фоне щелочной реакции среды количество МДА в листьях овса было ниже в варианте с засолением, чем без него, в период экспозиции 24–72 ч на 25–36 % (рис. 2,г). Через 6 ч после стресс-воздействия значимых различий между этими вариантами не было обнаружено ($P = 0,280$).

При воздействии кислой реакции корневой среды уровень ГБ в листьях пшеницы был выше в 1,3–1,6 раз, чем в контрольном варианте, на всем протяжении эксперимента (рис. 3,а). Максимальное количество ГБ отмечено через 6 и 72 ч (13,74 и 13,26 мг/г сухой массы соответственно). На щелочной среде (pH 10) уровень ГБ также был выше контрольного в 1,15–1,38 раз

в большинстве исследуемых временных промежутков, за исключением 2 и 48 ч часов, где достоверных различий с контролем не обнаружено ($P = 0,062$). Повышенное содержание ГБ при pH 10 отмечено в период 6–48 ч после стресс-воздействия (11,43–11,57 мг/г сухой массы).

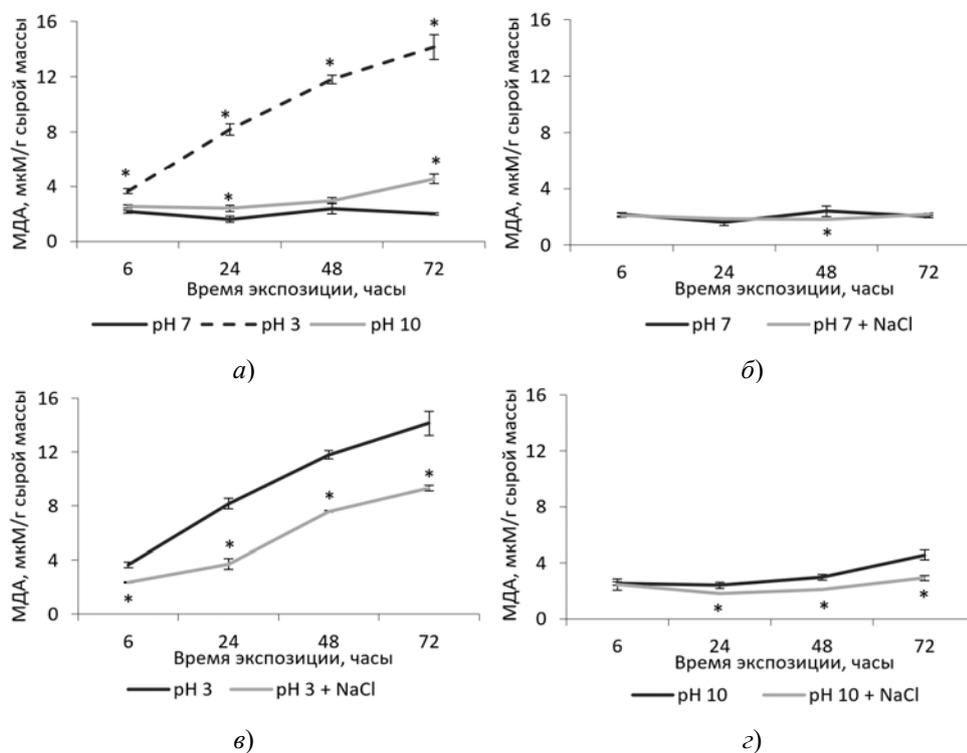


Рис. 2. Содержание малондиальдегида в листьях овса посевного в условиях засоления и разного уровня pH корневой среды, мкМ/г сырой массы: *а* – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; *б* – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; *в* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; *з* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: *а* – между вариантом pH 7 и вариантами pH 3, pH 10; *б, в, з* – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

На фоне нейтральной реакции среды во все временные промежутки эксперимента между вариантом опыта с засолением и без него не обнаружено статистически значимых различий по содержанию ГБ в листьях пшеницы ($P = 0,060–0,275$), за исключением варианта 4 ч, где ГБ было больше на 24 % ($P = 0,030$) в варианте опыта pH 7 + NaCl (рис. 3,б).

На фоне кислой реакции среды статистически значимые различия между вариантами с засолением и без него обнаружены через 6 ч после стресс-воздействия ($P = 0,028$) (в варианте опыта pH 3 + NaCl содержание ГБ стало меньше на 10 %, чем в варианте pH 3) (рис. 3,в). В остальные временные промежутки эксперимента достоверных различий между этими опытными вариантами не обнаружено ($P = 0,062–0,500$).

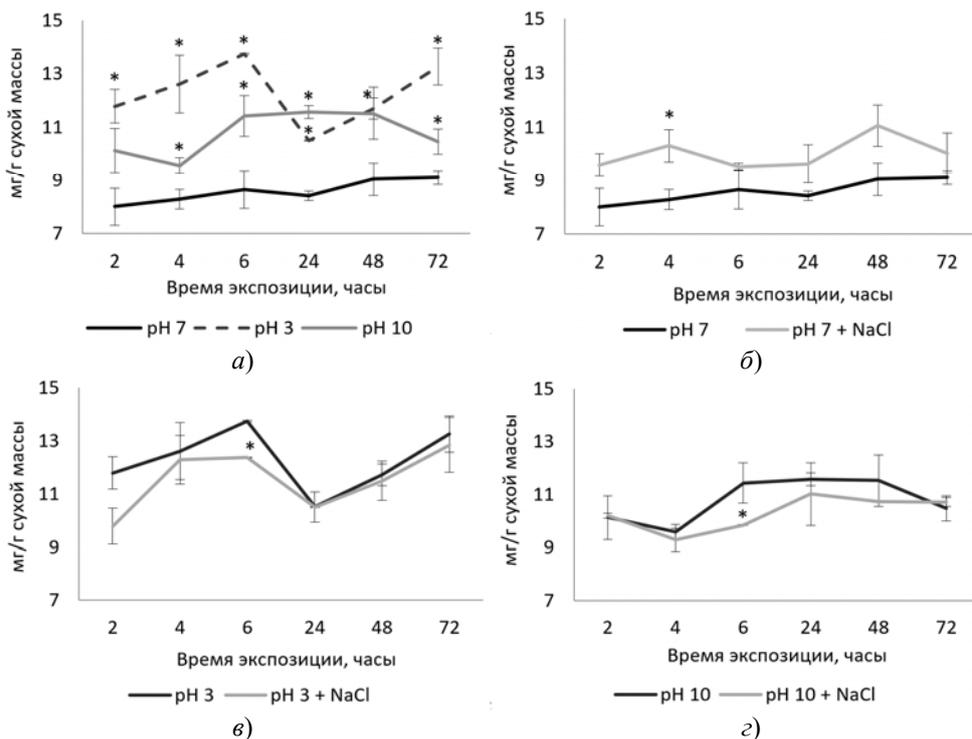


Рис. 3. Содержание глицинбетаина в листьях пшеницы мягкой в условиях засоления и разного уровня pH корневой среды, мг/г сухой массы: *а* – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; *б* – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; *в* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; *г* – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: *а* – между вариантом pH 7 и вариантами pH 3, pH 10; *б, в, г* – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

При воздействии щелочной реакции среды статистически значимых различий между вариантами с засолением и без него не зафиксировано ($P = 0,236–0,425$) на всем протяжении эксперимента, за исключением 6 ч после стресс-воздействия, где в варианте pH 10+NaCl содержание ГБ в листьях пшеницы достоверно ниже на 14 %, чем в варианте pH 10 ($P = 0,028$) (рис. 3,г).

После добавления растворов с разным уровнем pH в корневую среду содержание ГБ в листьях овса на фоне кислой среды в первые 48 ч не отличалось от контрольного варианта ($P = 0,062–0,236$), за исключением 2 и 6 ч, где уровень ГБ был на 20 % ниже контроля (рис. 4,а). Однако к 72 ч после стресс-воздействия количество ГБ превысило контрольный вариант на 20 %. При воздействии pH 10 уровень ГБ в листьях овса был ниже контрольного на 10–16 % практически на всем протяжении эксперимента; через 2 ч после стресс-воздействия статистически значимых различий не обнаружено ($P = 0,060$), через 24 ч – был выше на 20 %.

Засоление на нейтральной среде немного снижало количество ГБ через 2 и 72 ч после стресс-воздействия и повышало через 6 ч (изменения в пределах 5–7 % от контроля) ($P = 0,028$) (рис. 4,б). В остальные временные промежутки достоверных различий не обнаружено ($P = 0,130–0,425$).

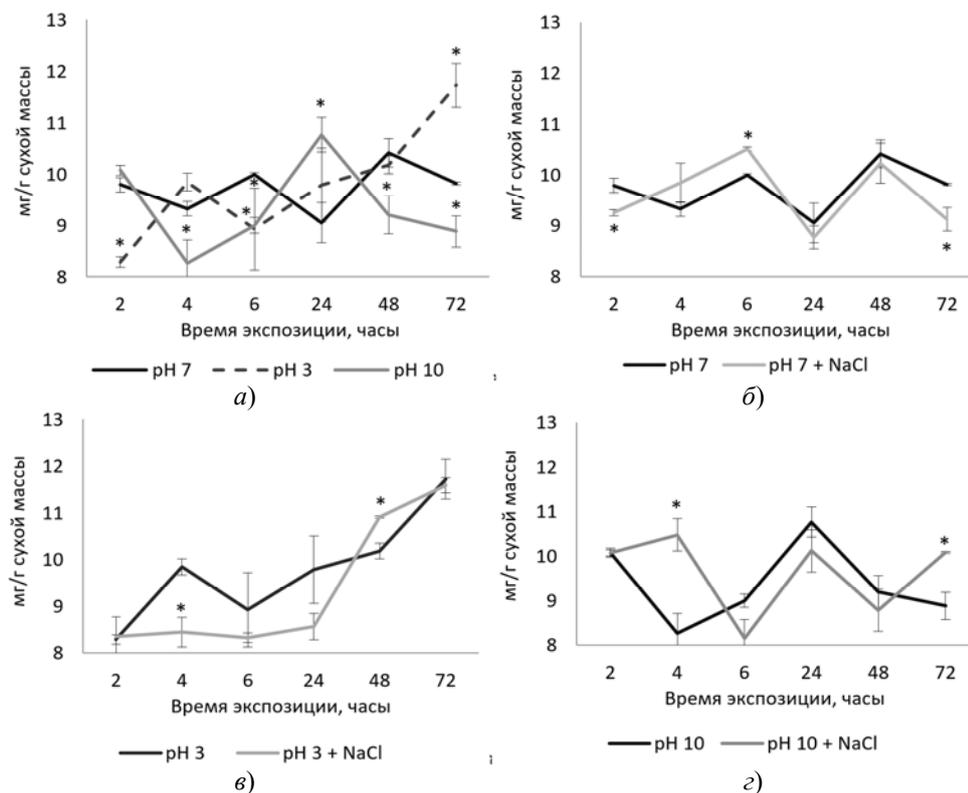


Рис. 4. Содержание глицинбетаина в листьях овса посевного в условиях засоления и разного уровня pH корневой среды, мг/г сухой массы: а – варианты опыта с различным уровнем pH корневой среды; б – варианты опыта с засолением NaCl при нейтральном уровне pH; в – варианты опыта с засолением NaCl и pH 3; г – варианты опыта с засолением NaCl и pH 10. Звездочкой отмечены значимые различия между вариантами опыта в каждый временной промежуток: а – между вариантом pH 7 и вариантами pH 3, pH 10; б, в, г – между вариантами с засолением и без него при каждом уровне pH

Засоление на кислой среде значительно не изменяло содержание ГБ в листьях по сравнению с вариантом pH 3 без засоления, лишь через 4 ч отмечено снижение на 14 % ($P = 0,028$) и через 48 ч – увеличение на 7 % ($P = 0,028$) (рис. 4,в).

На щелочном фоне статистически значимое увеличение уровня ГБ зафиксировано через 4 и 72 ч (на 27 и 14 % соответственно) в варианте с засолением относительно варианта pH 10 без засоления, в остальные временные промежутки достоверных различий не обнаружено (рис. 4,г).

Обсуждение

Наиболее яркое проявление окислительного стресса по уровню МДА, как в листьях пшеницы, так и в листьях овса, отмечено на фоне кислой реакции корневой среды. При щелочной среде в листьях овса количество МДА почти не отличалось от контрольного варианта, а в листьях пшеницы наблюдалось некоторое увеличение МДА в период 6–48 ч после начала действия стресс-факторов. К 72 ч количество МДА было меньше, чем в контрольном варианте, что, вероятно, связано с активизацией работы антиоксидантной системы [10, 11].

Как кислая, так и щелочная реакция корневой среды изменяют гомеостаз рН в клетках. Важную роль в адаптации к кислотному или щелочному стрессу играют протонные помпы, обеспечивая отток и приток протонов. Однако их эффективность в уравнивании рН цитоплазмы постепенно снижается и в конечном итоге это приводит к нарушениям функциональной активности клетки, в том числе и работы ферментов. Более того, диссипация избыточной энергии может привести к образованию токсичных активных форм кислорода [12]. Исследования некоторых ученых [13–15] показывают, что снижение рН на 0,5 единицы приводит к увеличению накопления АФК во много раз у *Hordium vulgare* L. и *Pinus sylvestris* L., тогда как повышение рН также вызывает окислительный стресс у подвоев *Malus spp.*

Засоление при нейтральной среде не вызывало увеличения уровня МДА у обоих злаков. Этот результат может указывать на то, что серьезного перекисного окисления липидов плазматической мембраны изучаемых растений может и не быть при воздействии данного фактора [16]. Установлено, что гликофиты способны предотвращать накопление засоряющих ионов в клетке при концентрации их 100–150 мМ в корневой среде [17]. Ионный гомеостаз в растениях обеспечивают механизмы, ограничивающие активность каналов поступления токсичных ионов в клетки и усиливающие работу каналов, выводящих ионы из клеток [18]. Кроме того, считается, что при засолении нарушение избирательного поглощения катионов происходит через 10–20 дней [19].

Засоление при кислой и щелочной среде вызывало снижение количества МДА как в листьях пшеницы, так и в листьях овса по сравнению с вариантами с этими же показателями рН среды, но без засоления. По-видимому, NaCl в данном случае оказывает стимулирующий эффект и снижает действие осмотического стресса [20] и, как следствие, окислительного.

Глицинбетаин играет значительную роль в адаптации растений к неблагоприятным условиям. Накопление его в клетках способствует повышению засухо- и солеустойчивости растений [21, 22]. Защитную роль глицинбетаина в растительной клетке связывают со стабилизацией работы фотосинтетического аппарата в неблагоприятных условиях [7, 23], сохранением структуры и активности макромолекул, поддержанием целостности мембран, участием в детоксикации АФК [6, 24, 25].

В листьях пшеницы повышенный уровень ГБ отмечен как на фоне кислой, так и щелочной реакции корневой среды на всем протяжении эксперимента. Это может быть связано со снижением количества воды в листьях и затрудненным водопотреблением [2, 26]. Синтез ГБ в данном случае может быть направлен на адаптацию растений к недостатку влаги, а также сопутствующему окислительному стрессу. Засоление на фоне разных уровней рН среды практически не изменяло количество этого осмопротектора относительно тех же вариантов рН среды без засоления.

По содержанию глицинбетаина в листьях овса нами отмечена значительная изменчивость при смене реакции корневой среды. Увеличение количества глицинбетаина сменялось снижением относительно данных контрольных вариантов эксперимента. При комбинированном стрессе участие глицинбетаина в адаптационных процессах у овса посевного было не столь явным. В условиях засоления и разного уровня рН среды, в том числе и на нейтральной среде, изменение содержания глицинбетаина отмечено только в отдельные сроки по сравнению с теми же вариантами рН среды, но без засоления.

Колебания уровня ГБ, возможно, связаны с изменением количества активных форм кислорода, когда резкое увеличение АФК в результате кратковременных окислительных взрывов в растительной клетке сменяется снижением за счет работы защитных систем. Глицинбетаин запускает антиоксидантную систему растения, активируя различные антиоксидантные ферменты, такие как пероксидаза, каталаза и супероксиддисмутаза [24, 27–29]. Кроме того, накопление ГБ может иметь и видоспецифические особенности. Так, в исследованиях Сакамото и Мурата [30] описано, что некоторые растения накапливают относительно высокие концентрации ГБ, в то время как другие не синтезируют это соединение. По мнению некоторых авторов, глицинбетаин синтезируется и накапливается только при длительном стрессе [6].

Заключение

В результате наших исследований наибольшее проявление окислительного стресса по уровню МДА у исследуемых растений отмечено на фоне кислой реакции корневой среды, как в сочетании с засолением, так и без него.

Засоление на фоне нейтральной реакции среды не вызывало увеличения уровня МДА у обоих злаков. По-видимому, засоление в дозировке 150 мМ NaCl не вызывает перекисного окисления липидов. При засолении на фоне кислой и щелочной реакции среды количество МДА снижалось, как в листьях пшеницы, так и в листьях овса, по сравнению с этих же вариантами pH среды, но без засоления, что скорее всего обусловлено стимулирующим эффектом NaCl.

В листьях пшеницы повышенный уровень ГБ отмечен на фоне как кислой, так и щелочной реакций корневой среды. Засоление на фоне разных показателей pH среды практически не изменяло количества этого протекторного вещества относительно тех же вариантов pH среды без засоления.

По содержанию ГБ в листьях овса отмечена значительная изменчивость при смене реакции корневой среды: увеличение его количества сменялось снижением относительно данных контрольных вариантов эксперимента. В условиях засоления и разного уровня pH среды, в том числе и при нейтральной среде, изменение содержания ГБ отмечено только в отдельные сроки по сравнению с теми же вариантами pH среды, но без засоления.

Список литературы

1. Иванищев В. В., Евграшкина Т. Н., Бойкова О. И., Жуков Н. Н. Засоление почвы и его влияние на растения // Известия Тульского государственного университета. Науки о земле. 2020. № 3. С. 28–42.
2. Мальцева А. Д., Четина О. А. Изменение содержания воды в листьях растений в условиях засоления и разного уровня pH // Симбиоз – Россия 2022 : сб. науч. тр. Междунар. конф. Пермь, 2022. С. 1–5.
3. Гарифзянов А. Р., Жуков Н. Н., Иванищев В. В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 2. С. 21.
4. Загоскина Н. В., Назаренко Л. В. Активные формы кислорода и антиоксидантная система растений // Вестник Московского городского педагогического университета. Сер.: Естественные науки. 2016. № 2. С. 9–23.
5. Weretilnyk E. A., Bednarek S., McCue K. F. et al. Comparative biochemical and immunological studies of the glycine betaine synthesis pathway in diverse families of dicotyledons // *Planta*. 1989. Vol. 178. P. 342–352. URL: <https://doi.org/10.1007/bf00391862>

6. Annunziata M. G., Ciarmiello L. F., Woodrow P. et al. Spatial and temporal profile of glycine betaine accumulation in plants under abiotic stresses // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 230. URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00230>
7. Hasanuzzaman M., Banerjee A., Bhuyan M. H. M. B. et al. Targeting Glycinebetaine for Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants: Physiological Mechanism, Molecular Interaction and Signaling // *Phyton*. 2019. Vol. 88, № 3. P. 185–221. URL: <https://doi.org/10.32604/phyton.2019.07559>
8. Борисова Г. Г., Малева М. Г., Некрасова Г. Ф., Чукина Н. В. Методы оценки антиоксидантного статуса растений. Екатеринбург, 2012. 72 с.
9. Grieve C. M., Grattan S. R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds // *Plant and Soil*. 1983. Vol. 70. P. 303–307. URL: <https://doi.org/10.1007/BF02374789>
10. Омаров П. Т., Смелова А. М. Сравнение активности ферментов антиоксидантного комплекса (каталаза, альдегидоксидаза) злаковых растений в условиях солевого стресса // *Вопросы науки*. 2015. Т. 2. С. 36–40.
11. Latif A. A. A., Tran L. S. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress // *Frontiers in Plant Science*. 2016. Vol. 7. P. 243. URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
12. Bhuyan M. H. M., Hasanuzzaman M., Mahmud J. A. et al. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of *Triticum aestivum* L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems // *Plants*. 2019. Vol. 8, № 1. P. 24. URL: <https://doi.org/10.3390/plants8010024>
13. Song H., Xu X., Wang H. et al. Protein carbonylation in barley seedling roots caused by aluminum and proton toxicity is suppressed by salicylic acid // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011. Vol. 58. P. 653–659. URL: <https://doi.org/10.1134/S1021443711040169>
14. Zhang K. X., Wen T., Dong J. et al. Comprehensive evaluation of tolerance to alkali stress by 17 genotypes of apple rootstocks // *Journal of Integrative Agriculture*. 2016. Vol. 15, № 7. P. 1499–1509. URL: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61325-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61325-9)
15. Ivanov Y., Savochkin Y., Kuznetsov V. Effect of mineral composition and medium pH on Scots pine tolerance to toxic effect of zinc ions // *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013. Vol. 60, № 2. P. 260–269. URL: <https://doi.org/10.1134/S102144371302009X>
16. Li G., Wan S., Zhou J. et al. Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels // *Industrial Crops and Products*. 2010. Vol. 31, № 1. P. 13–19. URL: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2009.07.015>
17. Genc Y., Cheong J., Oldach K. et al. Bread Wheat With High Salinity and Sodicity Tolerance // *Frontiers in Plant Science*. 2019. Vol. 10. P. 1280. URL: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01280>
18. Amin I., Rasool S., Mir M. A. et al. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: a molecular approach // *Physiologia Plantarum*. 2021. Vol. 171, № 4. P. 578–594. URL: <https://doi.org/10.1111/ppl.13185>
19. Веселов Д. С., Маркова И. В., Кудоярова Г. Р. Реакция растений на засоление и формирование солеустойчивости // *Успехи современной биологии*. 2007. Т. 125, № 7. С. 482–493.
20. Alkharabsheh H. M., Seleiman M. F., Hewedy O. A. et al. Field Crop Responses and Management Strategies to Mitigate Soil Salinity in Modern Agriculture: A Review // *Agronomy*. 2021. Vol. 11, № 11. P. 2299. URL: <https://doi.org/10.3390/agronomy11112299>
21. Chen S., Xing J., Lan H. Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium glaucum* // *African Journal of Biotechnology*. 2012. Vol. 11, № 40. P. 9572–9581. URL: <https://doi.org/10.5897/AJB12.320>

22. Mansour M. M. F., Salama K. H. A., Ali F. Z. M. et al. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance // *General and Applied Plant Physiology*. 2005. Vol. 31, № 1–2. P. 29–41.
23. Estaji A., Kalaji H. M., Karimi H. R. et al. How glycine betaine induces tolerance of cucumber plants to salinity stress? // *Photosynthetica*. 2019. Vol. 57, № 3. P. 753–761. URL: <https://doi.org/10.32615/ps.2019.053>
24. Rasheed R., Iqbal M., Ashraf M. A. et al. Glycine betaine counteracts the inhibitory effects of waterlogging on growth, photosynthetic pigments, oxidative defence system, nutrient composition, and fruit quality in tomato // *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2017. Vol. 93, № 4. P. 385–391. URL: <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1373037>
25. Zulfiqar F., Ashraf M., Siddique K. H. M. Role of Glycine Betaine in the Thermotolerance of Plants // *Agronomy*. 2022. Vol. 276, № 12. P. 1–12. URL: <https://doi.org/10.3390/agronomy12020276>
26. Четина О. А., Еремченко О. З. Влияние NaCl-засоления на содержание катионов Na⁺, K⁺, Ca²⁺ в листьях злаков при разной реакции почвенной среды // *АгроЭко-Инфо*. 2022. № 1. С. 1–13.
27. Hisyam B., Alam M. A., Naimah N. et al. Roles of Glycinebetaine on Antioxidants and Gene Function in Rice Plants Under Water Stress // *Asian Journal of Plant Science*. 2017. Vol. 16. P. 132–140. URL: <https://doi.org/10.3923/ajps.2017.132.140>
28. Yadu S., Dewangan T. L., Chandrakar V. et al. Imperative roles of salicylic acid and nitric oxide in improving salinity tolerance in *Pisum sativum* L. *Physiol. // Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017. Vol. 23. P. 43–58.
29. Yao W. Q., Lei Y. K., Yang P. et al. Exogenous Glycinebetaine Promotes Soil Cadmium Uptake by Edible Amaranth Grown during Subtropical Hot Season // *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2018. Vol. 15, № 9. P. 1794. URL: <https://doi.org/10.3390/ijerph15091794>
30. Sakamoto A., Murata N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: Clues from transgenic plants // *Plant, Cell and Environment*. 2002. Vol. 25, № 2. P. 163–171. URL: <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00790.x>

References

1. Ivanishchev V.V., Evgrashkina T.N., Boykova O.I., Zhukov N.N. Soil salinity and its effect on plants. *Izvestiya Tul'skogo gosudarstvennogo universiteta. Nauki o zemle = Proceedings of Tula State University. Earth sciences*. 2020;(3):28–42. (In Russ.)
2. Mal'tseva A.D., Chetina O.A. Changes in water content in plant leaves under conditions of salinity and different pN levels. *Simbioz – Rossiya 2022: sb. nauch. tr. Mezhdunar. konf. = Symbiosis – Russia 2022: proceedings of the International conference*. Perm', 2022:1–5. (In Russ.)
3. Garifzyanov A.R., Zhukov N.N., Ivanishchev V.V. Formation and physiological reactions of reactive oxygen species in plant cells. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya = Modern issues of science and education*. 2011;(2):21. (In Russ.)
4. Zagorskina N.V., Nazarenko L.V. Reactive oxygen species and the antioxidant system of plants. *Vestnik Moskovskogo gorodskogo pedagogicheskogo universiteta. Ser.: Estestvennye nauki = Bulletin of Moscow City Pedagogical University. Series: Natural sciences*. 2016;(2):9–23. (In Russ.)
5. Weretilnyk E.A., Bednarek S., McCue K.F. et al. Comparative biochemical and immunological studies of the glycine betaine synthesis pathway in diverse families of dicotyledons. *Planta*. 1989;178:342–352. Available at: <https://doi.org/10.1007/bf00391862>
6. Annunziata M.G., Ciarmiello L.F., Woodrow P. et al. Spatial and temporal profile of glycine betaine accumulation in plants under abiotic stresses. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:230. Available at: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00230>

7. Hasanuzzaman M., Banerjee A., Bhuyan M.H.M.B. et al. Targeting Glycinebetaine for Abiotic Stress Tolerance in Crop Plants: Physiological Mechanism, Molecular Interaction and Signaling. *Phyton*. 2019;88(3):185–221. Available at: <https://doi.org/10.32604/phyton.2019.07559>
8. Borisova G.G., Maleva M.G., Nekrasova G.F., Chukina N.V. *Metody otsenki antioksidantnogo statusa rasteniy = Methods for assessing the antioxidant status of plants*. Ekaterinburg, 2012:72. (In Russ.)
9. Grieve C.M., Grattan S.R. Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant and Soil*. 1983;70:303–307. Available at: <https://doi.org/10.1007/BF02374789>
10. Omarov R.T., Smelova A.M. Comparison of the activity of enzymes of the antioxidant complex (catalase, aldehyde oxidase) of cereal plants under salt stress. *Voprosy nauki = Science issues*. 2015;2:36–40. (In Russ.)
11. Latif A.A.A., Tran L.S. Impacts of priming with silicon on the growth and tolerance of maize plants to alkaline stress. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:243. Available at: <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00243>
12. Bhuyan M.H.M., Hasanuzzaman M., Mahmud J.A. et al. Unraveling morphophysiological and biochemical responses of Triticum aestivum L. to extreme pH: Coordinated actions of antioxidant defense and glyoxalase systems. *Plants*. 2019;8(1):24. Available at: <https://doi.org/10.3390/plants8010024>
13. Song H., Xu X., Wang H. et al. Protein carbonylation in barley seedling roots caused by aluminum and proton toxicity is suppressed by salicylic acid. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2011;58:653–659. Available at: <https://doi.org/10.1134/S1021443711040169>
14. Zhang K.X., Wen T., Dong J. et al. Comprehensive evaluation of tolerance to alkali stress by 17 genotypes of apple rootstocks. *Journal of Integrative Agriculture*. 2016;15(7):1499–1509. Available at: [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(15\)61325-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(15)61325-9)
15. Ivanov Y., Savochkin Y., Kuznetsov V. Effect of mineral composition and medium pH on Scots pine tolerance to toxic effect of zinc ions. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2013;60(2):260–269. Available at: <https://doi.org/10.1134/S102144371302009X>
16. Li G., Wan S., Zhou J. et al. Leaf chlorophyll fluorescence, hyperspectral reflectance, pigments content, malondialdehyde and proline accumulation responses of castor bean (*Ricinus communis* L.) seedlings to salt stress levels. *Industrial Crops and Products*. 2010;31(1):13–19. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2009.07.015>
17. Genc Y., Cheong J., Oldach K. et al. Bread Wheat With High Salinity and Sodicity Tolerance. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1280. Available at: <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01280>
18. Amin I., Rasool S., Mir M.A. et al. Ion homeostasis for salinity tolerance in plants: a molecular approach. *Physiologia Plantarum*. 2021;171(4):578–594. Available at: <https://doi.org/10.1111/ppl.13185>
19. Veselov D.S., Markova I.V., Kudoyarova G.R. Plant response to salinity and formation of salt tolerance. *Uspekhi sovremennoy biologii = Advances in modern biology*. 2007;125(7):482–493. (In Russ.)
20. Alkharabsheh H.M., Seleiman M.F., Hewedy O.A. et al. Field Crop Responses and Management Strategies to Mitigate Soil Salinity in Modern Agriculture: A Review. *Agronomy = Agronomy*. 2021;11(11):2299. Available at: <https://doi.org/10.3390/agronomy11112299>
21. Chen S., Xing J., Lan H. Comparative effects of neutral salt and alkaline salt stress on seed germination, early seedling growth and physiological response of a halophyte species *Chenopodium glaucum*. *African Journal of Biotechnology*. 2012;11(40):9572–9581. Available at: <https://doi.org/10.5897/AJB12.320>
22. Mansour M.M.F., Salama K.H.A., Ali F.Z.M. et al. Cell and plant responses to NaCl in *Zea mays* L. cultivars differing in salt tolerance. *General and Applied Plant Physiology*. 2005;31(1–2):29–41.

23. Estaji A., Kalaji H.M., Karimi H.R. et al. How glycine betaine induces tolerance of cucumber plants to salinity stress? *Photosynthetica*. 2019;57(3):753–761. Available at: <https://doi.org/10.32615/ps.2019.053>
24. Rasheed R., Iqbal M., Ashraf M.A. et al. Glycine betaine counteracts the inhibitory effects of waterlogging on growth, photosynthetic pigments, oxidative defence system, nutrient composition, and fruit quality in tomato. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2017;93(4):385–391. Available at: <https://doi.org/10.1080/14620316.2017.1373037>
25. Zulfiqar F., Ashraf M., Siddique K.H.M. Role of Glycine Betaine in the Thermotolerance of Plants. *Agronomy = Agronomy*. 2022;276(12):1–12. Available at: <https://doi.org/10.3390/agronomy12020276>
26. Chetina O.A., Eremchenko O.Z. Influence of NaCl-salinization on the content of Na⁺, K⁺, Ca²⁺ cations in grass leaves under different reactions of the soil environment. *AgroEko-Info*. 2022;(1):1–13. (In Russ.)
27. Hisyam B., Alam M.A., Naimah N. et al. Roles of Glycinebetaine on Antioxidants and Gene Function in Rice Plants Under Water Stress. *Asian Journal of Plant Science*. 2017;16:132–140. Available at: <https://doi.org/10.3923/ajps.2017.132.140>
28. Yadu S., Dewangan T.L., Chandrakar V. et al. Imperative roles of salicylic acid and nitric oxide in improving salinity tolerance in *Pisum sativum* L. *Physiol. Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017;23:43–58.
29. Yao W.Q., Lei Y.K., Yang P. et al. Exogenous Glycinebetaine Promotes Soil Cadmium Uptake by Edible Amaranth Grown during Subtropical Hot Season. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. 2018;15(9):1794. Available at: <https://doi.org/10.3390/ijerph15091794>
30. Sakamoto A., Murata N. The role of glycine betaine in the protection of plants from stress: Clues from transgenic plants. *Plant, Cell and Environment*. 2002;25(2):163–171. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00790.x>

Информация об авторах / Information about the authors

Оксана Александровна Четина

кандидат биологических наук, доцент,
и.о. заведующего кафедрой физиологии
растений и экологии почв, Пермский
государственный национальный
исследовательский университет
(Россия, г. Пермь, ул. Букирева, 15)

E-mail: lymar11@rambler.ru

Oksana A. Chetina

Candidate of biological sciences, associate
professor, a.i. head of the sub-department
of plant physiology and soil ecology,
Perm State University
(15 Bukireva street, Perm, Russia)

Анастасия Дмитриевна Мальцева

студентка, Пермский государственный
национальный исследовательский
университет (Россия, г. Пермь,
ул. Букирева, 15)

E-mail: malseva15@gmail.com

Anastasiya D. Mal'tseva

Student, Perm State University
(15 Bukireva street, Perm, Russia)

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

Поступила в редакцию / Received 05.02.2023

Поступила после рецензирования и доработки / Revised 20.03.2023

Принята к публикации / Accepted 13.04.2023

Вниманию авторов!

Редакция журнала «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» приглашает специалистов опубликовать на его страницах оригинальные статьи, содержащие новые научные результаты в области биологии, а также обзорные статьи по тематике журнала.

Статьи, ранее опубликованные, а также принятые к опубликованию в других журналах, редколлегией не рассматриваются.

Редакция принимает к рассмотрению статьи, подготовленные с использованием текстового редактора Microsoft Word for Windows (тип файла – RTF, DOC).

Необходимо представить статью в электронном виде (VolgaVuz@mail.ru) и дополнительно на бумажном носителе в двух экземплярах. Оптимальный объем рукописи 10–14 страниц формата А4. Основной шрифт статьи – Times New Roman, 14 pt через полуторный интервал. Статья **обязательно** должна содержать индекс УДК, ключевые слова и развернутую аннотацию объемом от 100 до 250 слов, имеющую четкую структуру **на русском** (Актуальность и цели. Материалы и методы. Результаты. Выводы) **и английском** (Background. Materials and methods. Results. Conclusions) **языках**.

Обращаем внимание авторов на то, что в соответствии с этическим кодексом журнала для обеспечения единообразия перевод фамилии, имени, отчества каждого автора на английский язык (в сведениях об авторах и списке литературы) осуществляется автоматически с использованием программы транслитерации в кодировке BGN (сайт translit.ru).

Рисунки и таблицы должны быть размещены в тексте статьи и представлены в виде отдельных файлов (растровые рисунки в формате TIFF, BMP с разрешением 300 dpi, векторные рисунки в формате Corel Draw с минимальной толщиной линии 0,75 pt). Рисунки должны сопровождаться подрисовочными подписями.

Формулы в тексте статьи **обязательно** должны быть набраны в редакторе формул Microsoft Word Equation (версия 3.0) или MathType. Символы греческого и русского алфавитов должны быть набраны прямо, нежирно; латинского – курсивом, нежирно; обозначения векторов и матриц – прямо, жирно; цифры – прямо, нежирно. Наименования химических элементов набираются прямо, нежирно. Эти же требования **необходимо** соблюдать и в рисунках. Допускается вставка в текст специальных символов (с использованием шрифтов Symbol).

В списке литературы **нумерация источников** должна соответствовать **очередности ссылок** на них в тексте ([1], [2], ...). Номер источника указывается в квадратных скобках. **Требования к оформлению списка литературы** на русские и иностранные источники: **для книг** – фамилия и инициалы автора, название, город, издательство, год издания, том, количество страниц; **для журнальных статей, сборников трудов** – фамилия и инициалы автора, название статьи, полное название журнала или сборника, серия, год, том, номер, страницы; **для материалов конференций** – фамилия и инициалы автора, название статьи, название конференции, город, издательство, год, страницы.

К материалам статьи **должна** прилагаться следующая информация: фамилия, имя, отчество, ученая степень, звание и должность, место и юридический адрес работы (на русском и английском языках), e-mail, контактные телефоны (желательно совые).

Плата с аспирантов за публикацию рукописей не взимается. Рукопись, полученная редакцией, не возвращается. Редакция оставляет за собой право проводить редакционную и допечатную правку текстов статей, не изменяющую их основного смысла, без согласования с автором.

Статьи, оформленные без соблюдения приведенных выше требований, к рассмотрению не принимаются.

Уважаемые читатели!

Для гарантированного и своевременного получения журнала «**Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки**» рекомендуем вам оформить подписку.

Журнал выходит 4 раза в год. Научные направления (отрасли науки и группы специальностей):

- 1.5.9. Ботаника (биологические науки)
- 1.5.12. Зоология (биологические науки)
- 1.5.15. Экология (биологические науки)
- 1.5.21. Физиология и биохимия растений (биологические науки)

Стоимость одного номера журнала – 500 руб. 00 коп.

Для оформления подписки через редакцию необходимо заполнить и отправить заявку в редакцию журнала: тел. +7 (8412) 64-32-89; E-mail: volgavuz@pnzgu.ru

Подписку можно оформить по объединенному каталогу «Пресса России», тематические разделы: «Научно-технические издания. Известия РАН. Известия вузов», «Природа. Мир животных и растений. Экология», «Химия. Нефтехимия. Нефтегазовая промышленность». Подписной индекс – 70238.

ЗАЯВКА

Прошу оформить подписку на журнал «Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки» на 20__ г.

№ 1 – _____ шт., № 2 – _____ шт., № 3 – _____ шт., № 4 – _____ шт.

Наименование организации (полное) _____

ИНН _____ КПП _____

Почтовый индекс _____

Республика, край, область _____

Город (населенный пункт) _____

Улица _____ Дом _____

Корпус _____ Офис _____

ФИО ответственного _____

Должность _____

Тел. _____ Факс _____ E-mail _____

Руководитель предприятия _____

(подпись)

(ФИО)

Дата «__» _____ 20__ г.