

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2026 19 (2)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2026 19(2)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

**Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.**

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *М.И. Гладышев*. Редактор *А.В. Прохоренко*.
Корректор *Т.Е. Бастрыгина*. Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 2. 20.07.2026. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства:
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82, стр. 24, ауд. 117.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 13.07.2026. Формат 60х90/8. Усл. печ. л. 16,3.
Уч.-изд. л. 15,8. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 25986.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Georgy S. Taran

Association *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* (Isoöto-Nanojuncetea)
in the South of the Tyumen Region (the Irtysh River, Russia) 199

Dmitriy N. Shaulo, Elena Yu. Zyкова and Igor A. Artemov

Floristic Findings in the Flora of Krasnoyarsk Krai and the Republic of Tyva 216

**Kseniya K. Ryabova, Irina E. Yamskikh,
Nikolay V. Stepanov and Maksim G. Kutsev**

Differentiation of South Siberian Populations of *Corydalis bracteata* Ssensu Lato Based
on the Data from Sequencing of Chloroplast DNA Sites, iPBS Markers,
and Morphology of Underground Organs..... 227

Kseniya B. Taskina and Natalia M. Kaznina

Effect of Chloride Salinization on *Lolium perenne* L. Plants 245

Vladimir S. Myglan, Natalia V. Rygalova,

Valentin V. Barinov, Irina L. Vakhnina, Anna V. Taynik

Construction of a Network of Tree-Ring Chronologies Based on Early/Late Wood
and Delta Blue Intensity Data for the Upper Treeline on the Mountains of Southern Siberia..... 255

Natalia V. Karmanovskaya, Elena A. Babushkina,

Liliana V. Belokopytova and Dina F. Zhirnova

Integrating Seasonal Measurements of Tree-Ring Formation
with Long-Term Tree-Ring Chronologies: 1. Search for an Adequate Approach 272

Larisa A. Frolova, Yan T. Shneidman,

Azat G. Kadirov and Denis Yu. Rogozin

Reconstruction of Catastrophic Changes in the Aquatic Ecosystem Based on Crustacean Analysis
of Bottom Sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir) 288

Anna A. Shmurova, Anatoly N. Boyandin,

Vladimir V. Zykov, Elizaveta K. Pak (Sinner) and Denis Yu. Rogozin

Spatial Distribution of Fecal Stanols in Upper Sediments of Lake Shira (Khakassia, Siberia) 312

Aleksey E. Dudaev and Vladimir I. Turchin

3D Microscopy for the Evaluation of Laser Modification Outcomes
in Degradable Polyhydroxyalkanoate Polymer Films..... 325

Natalia O. Zhila, Evgeniy G. Kiselev,

Kristina Yu. Sapozhnikova, Vladimir V. Volkov and Tatiana G. Volova

Biological Value of Microbial Biomass Derived from *Cupriavidus necator* Cultivated
on Fish Processing Waste Oil 333

Evgeniy G. Kiselev

Scaled-Up Technologies for the Synthesis of Polyhydroxyalkanoates in Pilot Production Conditions
on Various Substrates, Including Waste 345

Michail I. Gladyshev and Nadezhda N. Sushchik

Contents of Eicosapentaenoic and Docosahexaenoic Acids in Commercial Dietary Supplements 358

Vasilisa V. Krasitskaya, Elisaveta P. Morozova,

Anna V. Lukyanenko and Ludmila A. Frank

Development of an Aptamer-Based Lateral Flow Biosensor for Rapid Detection of Cardiac Troponin I 368

Aleksandra A. Shalyova, Tatiana N. Subbotina,

Vladislav G. Abramov, Denis D. Pokhabov and Dmitry V. Pokhabov

An Analysis of Prevailing Pathogenic Variants in the *LRKK2* Gene within a Sample of Patients
with Parkinson's Disease in Krasnoyarsk Krai..... 385

СОДЕРЖАНИЕ

Г. С. Таран Ассоциация <i>Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae</i> (<i>Isoëto-Nanojuncetea</i>) на юге Тюменской области (река Иртыш, Россия)	199
Д. Н. Шауло, Е. Ю. Зыкова, И. А. Артемов Флористические находки во флоре Красноярского края и Республики Тыва	216
К. К. Рябова, И. Е. Ямских, Н. В. Степанов, М. Г. Куцев Дифференциация южносибирских популяций <i>Corydalis bracteata</i> sensu lato на основе данных секвенирования участков хлоропластной ДНК, iPBS маркеров и морфологии подземных органов	227
К. Б. Таскина, Н. М. Казнина Влияние хлоридного засоления на растения <i>Lolium perenne</i> L.	245
В. С. Мыглан, Н. В. Рыгалова, В. В. Баринов, И. А. Вахнина, А. В. Тайник Построение сети древесно-кольцевых хронологий по ранней/поздней древесине и дельте оптической плотности для верхней границы леса гор Южной Сибири	255
Н. В. Кармановская, Е. А. Бабушкина, Л. В. Белокопытова, Д. Ф. Жирнова Интегрирование сезонных измерений формирования годичных колец с длительными древесно-кольцевыми хронологиями: 1. Поиск адекватного подхода	272
Л. А. Фролова, Я. Т. Шнейдман, А. Г. Кадиров, Д. Ю. Рогозин Реконструкция катастрофических изменений в водной экосистеме на основе карцинологического анализа донных отложений залива Варча (Красноярское водохранилище)	288
А. А. Шмурова, А. Н. Бояндин, В. В. Зыков, Е. К. Пак (Синнер), Д. Ю. Рогозин Пространственное распределение фекальных станолов в поверхностных донных отложениях озера Шира	312
А. Е. Дудаев, В. И. Турчин 3D-микроскопия в оценке последствий лазерной модификации разрушаемых полимерных пленок из полигидроксикапроатов	325
Н. О. Жила, Е. Г. Киселев, К. Ю. Сапожникова, В. В. Волков, Т. Г. Волова Биологическая ценность биомассы <i>Cyprinus carpio</i> , синтезированной на жировых отходах рыбопереработки	333
Е. Г. Киселев Масштабированные технологии синтеза полигидроксикапроатов в условиях опытного производства на различных субстратах, включая отходы	345
М. И. Гладышев, Н. Н. Сушик Содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в коммерческих пищевых добавках	358
В. В. Красицкая, Е. П. Морозова, А. В. Лукьяненко, Л. А. Франк Разработка латерального проточного биотеста для быстрого выявления сердечного тропонина I на основе ДНК-аптамеров	368
А. А. Шалёва, Т. Н. Субботина, В. Г. Абрамов, Д. Д. Похабов, Д. В. Похабов Анализ распространенности патогенных вариантов в гене <i>LRRK2</i> среди выборки пациентов с болезнью Паркинсона Красноярского края	385

EDN: NSUZGY

УДК 581.55(571.12)

Association *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the South of the Tyumen Region (the Irtysh River, Russia)

Georgy S. Taran*

West-Siberian Department of the V. N. Sukachev
Institute of Forest SB RAS
Branch of FRC «Krasnoyarsk Scientific Center of SB RAS»
Novosibirsk, Russian Federation

Received 10.06.2025, received in revised form 16.06.2026, accepted 16.06.2026

Abstract. The ephemeral wetland vegetation of the Irtysh River in the southern Tyumen Region is poorly studied: only one publication on this topic is known, including 14 relevés. The current article presents a new dataset (31 relevés). Based on it, this article characterizes plant communities of the association *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005 (*Eleocharition soloniensis* Philippi 1968, *Nanocyperetalia* Klika 1935, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952) studied at two key areas in the Tobolsky (the city of Tobolsk) and Uvatsky districts of the Tyumen Region. Most of the relevés are attributed to the subassociation *R.d.-L.a. typicum* Taran 2005 (synonym: *R.d.-L.a. rumicetosum ucranici* Taran 2005), which is represented by six facies: *salicosum triandrae*, *physcomitrellosum patentis*, *filaginellosum rossicae*, *limosellosum aquaticae*, *mixtum*, *elatinosum hydropiperis*. The last listed facies is very rare, while the first four are common. On the banks of the Irtysh, the main facies are located above the river water level in the following order (listed in descending order of the average height of the bank levels they occupy): *salicosum triandrae*, *physcomitrellosum patentis*, *filaginellosum rossicae*, *limosellosum aquaticae*. In the internal delta of the Bartak River, a small tributary of the Irtysh, extra-zonal communities of the subassociation *R.d.-L.a. coleanthetosum subtilis* Taran 2005 were found. They were represented by the *limosellosum aquaticae* and *callitrichosum palustris* facies. The cold microclimate in the internal delta of the Bartak River, caused by the long-term presence of a seasonally frozen layer in the soils of this small floodplain, is an extra-zonal analogue of the Ob-Irtysh floodplain climate in the middle taiga subzone.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: gtaran@mail.ru

ORCID: 0000-0003-3365-402X

Keywords: ephemeral wetland vegetation, syntaxonomy, *Limosella aquatica*, *Rorippa dogadovae*, *Rumex ucranicus*, *Physcomitrella patens*, *Riccia frostii*.

Acknowledgements. The study was carried out within the framework of the basic project of the V.N. Sukachev Institute of Forest SB RAS no. FWES-2024–0028. The author thanks Dr. Biol. Sci. O. Yu. Pisarenko (Central Siberian Botanical Garden, the Siberian Branch, RAS) for identifying mosses, Dr. Biol. Sci. V. A. Bakalin (Botanical Garden-Institute, the Far East Branch, RAS) for identifying liverworts, and Dr. Biol. Sci. N.N. Tupitsyna (V.P. Astafyev Krasnoyarsk State Pedagogical University) for verification of herbarium specimens of *Polygonum volchovense* Tzvel. The author expresses his gratitude to the team of the Tobolsk complex scientific station, the Ural Branch, RAS, and its former director Victor Mikhailovich Rodin for their help during field research.

Citation: Taran G. S. Association *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* (Isoëto-Nanojuncetea) in the south of the Tyumen Region (the Irtysh River, Russia) J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 199–215. EDN: NSUZGY



Ассоциация *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* (*Isoëto-Nanojuncetea*) на юге Тюменской области (река Иртыш, Россия)

Г. С. Таран

Западно-Сибирское отделение Института леса
им. В. Н. Сукачева СО РАН –
филиал ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Новосибирск

Аннотация. Пойменный эфемеретум р. Иртыш на юге Тюменской области изучен слабо: известна лишь одна публикация по этой теме, включившая 14 геоботанических описаний. В данной статье публикуется новый набор данных (31 описание). На этой основе характеризуются растительные сообщества ассоциации *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005 (союз *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968, порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935, класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952), изученные на двух ключевых участках в Тобольском (г. Тобольск) и Уватском районах Тюменской области. Большая часть описаний отнесена к субассоциации *R.d.-L.a. typicum* (синоним: *R.d.-L.a. rumicetosum ucranici* Taran 2005), которая представлена шестью фациями: *salicosum triandrae*, *physcomitrellosum patentis*, *filaginellosum rossicae*, *limosellosum aquaticae*, *mixtum*, *elatinosum hydropiperis*. Последняя фация очень редка, первые четыре – обычны. На берегах Иртыша основные фации располагаются над уровнем воды в реке в следующем порядке (перечисляются по мере убывания средней высоты занимаемых ими уровней берега): *salicosum triandrae*, *physcomitrellosum patentis*, *filaginellosum rossicae*, *limosellosum aquaticae*. В приустьевом соре (внутренней дельте) малого притока Иртыша, реки Бартак, найдены экстразональные сообщества субассоциации

R.d.-L.a. coleanthetosum subtilis Taran 2005. Они представлены фациями *limosellosum aquaticae* и *callitrichosum palustris*. Холодный микроклимат в приустьевом соре р. Бартак, обусловленный долгим сохранением в почвах этой малой поймы сезонной мерзлоты, является экстразональным аналогом климата Обь-Иртышской поймы в подзоне средней тайги.

Ключевые слова: пойменный эфемеретум, синтаксономия, *Limosella aquatica*, *Rorippa dogadovae*, *Rumex ucranicus*, *Physcomitrella patens*, *Riccia frostii*.

Благодарности. Исследование проведено в рамках базового проекта Института леса им. В. Н. Сукачёва СО РАН № FWES-2024–0028. Автор благодарит д.б.н. О. Ю. Писаренко (Центральный сибирский ботанический сад СО РАН) за определение мхов, д.б.н. В. А. Бакалина (Ботанический сад-институт ДВО РАН) – за определение печеночников, д.б.н. Н. Н. Тупицыну (Красноярский государственный педагогический университет им. В. П. Астафьева) – за верификацию гербарных образцов *Polygonum volchovense* Tzvel. За помощь в проведении полевых исследований автор выражает благодарность коллективу Тобольской комплексной научной станции УрО РАН и ее бывшему директору Виктору Михайловичу Родину.

Цитирование: Таран Г. С. Ассоциация *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* (Isoëto-Nanojuncetea) на юге Тюменской области (река Иртыш, Россия) / Г. С. Таран // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 199–215. EDN: NSUZGY

Введение

Пойменный эфемеретум (Pietsch, 1973; Таран, 1995; Deil, 2005), заселяющий меженные отмели достаточно крупных рек, на юге Тюменской области изучен слабо. Известна только одна статья (Таран, Саодатова, 2008), в которой с отрезка Иртыша, заключенного в границах Уватского административного района, приведены детальные геоботанические описания аллювиальных эфемеровых сообществ, отнесенных к ассоциации *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005. Согласно сводке высших европейских синтаксонов эколого-флористической классификации (Mucina et al., 2016), ассоциацию следует включать в союз *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968, порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935 и класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952.

В раннюю публикацию (Таран, Саодатова, 2008) вошла лишь малая часть собранных материалов (14 описаний). Задача настоящей

статьи – расширить синтаксономическую характеристику иртышских сообществ асс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* с привлечением впервые публикуемых данных (31 описание).

Материалы и методы

Район исследований расположен в подзоне южной тайги Западной Сибири (Ильина и др., 1985) в пределах Уватского и Тобольского районов Тюменской области. Материалы собраны в августе-сентябре 2004 г.

На берегах Иртыша в окрестностях «Миссии», научно-исследовательского стационара Тобольской комплексной научной станции УрО РАН (Уватский район Тюменской области, 58°43' с.ш., 68°41' в.д.), автором сделано 21 геоботаническое описание (оп.), на южной окраине г. Тобольска на правом берегу Иртыша – 10 оп. Описания выполнялись на учетных площадках (УП) величиной 10, реже 15–20 м², фитоценозы меньшей

площади характеризовались в естественных границах. Проективное покрытие (ПП) видов оценивалось в процентах. В настоящей статье ПП, не достигающее 1 %, указано баллами: «г» – не более 0,01 %; «+» – более 0,01, но менее 0,3 %; «#» – 0,3–0,7 %. Образцы мхов определила д.б.н. О.Ю. Писаренко (ЦСБС СО РАН), сборы печеночников определил д.б.н. В.А. Бакалин (БСИ ДВО РАН). Правильность определения гербарных образцов *Polygonum volchovense* Tzvel. подтвердила д.б.н. Н.Н. Тупицына (Красноярский государственный университет им. В.П. Астафьева).

Обработка описаний проведена путем табличной сортировки столбцов и строк по методу Браун-Бланке (Westhoff, van der Maarel, 1978), при этом использована компьютерная программа IBIS (Зверев, 2007). Названия синтаксонов ранга союза и выше даны по L. Mucina et al. (2016). Название субассоциации, включающей голотип асс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae*, скорректировано в соответствии с рекомендациями International Code of Phytosociological Nomenclature, далее – ICPN (Theurillat et al., 2021). Виды сосудистых растений указаны по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Ignatov et al. (2006), печеночников – по N.A. Konstantinova et al. (2009).

Результаты

Материалы из Уватского района (табл. 1) собраны на левом берегу Иртыша на побочных Ирымского пойменного массива (оп. 1–10, 13–16), а также на отмелях малой реки Бартак близ ее впадения в р. Иртыш с правого берега (оп. 11–12).

Описания (табл. 1) отнесены к ассоциации (асс.) *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005 (далее – *Rorippo-Limoselletum*). Ее диагностические виды: *Rorippo dogadovae* и *Riccia frostii*. Асс.

Rorippo-Limoselletum объединяет сообщества, появляющиеся в маловодные годы на илистых и илисто-песчаных берегах водотоков Обь-Иртышской поймы в пределах подзон средней и южной тайги (Таран, 2001, 2005, 2009).

В рамках асс. *Rorippo-Limoselletum* описания (табл. 1) входят в субассоциацию (субасс.) *R.d.-L.a. typicum* Taran 2005. Синонимы последней: *R.d.-L.a. rumicetosum ucranicae* Taran 2005 (ICPN, Art. 5b), *Cypero-Limoselletum rumicetosum ucranicae* Taran 1994 (Таран, 1994, 2005). Ее диагностические виды: *Rumex ucranicus* и *Bidens radiata*. Субассоциация объединяет эфемеровые ценозы, развивающиеся в пределах вышеуказанного ареала на берегах крупных рек, особенно Оби и Иртыша. Номенклатурный тип (*holotypus*) асс. *Rorippo-Limoselletum* и субасс. *R.d.-L.a. typicum* – оп. 537 ГТ (Таран, 2005).

Уватские сообщества субасс. *R.d.-L.a. typicum*, изученные в окрестностях стационара «Миссия», по признаку доминирования тех или иных видов растений можно разделить на ряд фаций.

Ценозы филагинелловой фации (*facies filaginellosum*), нередкие на берегах Иртыша, отличаются доминированием *Filaginella rossica*; в них также с немалым ПП отмечены *Limosella aquatica*, *Chenopodium rubrum* и бриотерофит *Physcomitrella patens* (табл. 1, оп. 1–5). Видовая насыщенность сосудистыми растениями варьирует в широких пределах (14–35 видов), ее среднее значение – 22,4 вида на 10 м². Толщина ила, отложенного на поверхности грунта, на большинстве УП укладывается в диапазон 7–14 см и лишь в одном случае (оп. 5) равна как минимум 25 см (полная толщина ила не выявлена).

Широко распространены ценозы лужничевой фации (*facies limosellosum*), в которых до-

Таблица 1. Субассоциация *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae typicum* (Уватский район)Table 1. Subassociation *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae typicum* (Uvatsky district)

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Полевой номер	4	6	8	12	17	10	15	19	21	23	24	37	51	52	38	14
Площадь, м ²	4	10	20	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	15
ПП всходов ив, %	+	+	1	#	0	+	+	r	+	+	r	#	1	0	7	0
ПП трав, %	35	50	35	55	60	40	45	80	90	35	25	7	25	3	30	70
ПП мхов, %	3	+	1	25	+	8	4	+	3	+	+	15	30	38	30	r
ПП риччий, %	#	0	r	#	r	7	1	r	+	#	2	10	+	2	+	r
ЧВ сосудистых растений	17	14	16	30	35	22	22	18	27	22	24	15	15	11	14	27
ЧВ мхов	3	1	1	2	1	2	2	1	2	1	2	2	5	2	5	1
ЧВ печеночников	2	0	3	2	2	2	2	1	2	2	2	2	3	2	1	1
Уклон, градусы	15	...	12	...	10	...	...	5	...	1#	7	7	20	2#	5	0
Толщина ила, см	12	7	7	14	25	16	...	35	30	...	...	24	20	15	13	...
Д.в. асс. <i>Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae</i>																
<i>Rorippa dogadovae</i>	#	7	#	3	+	#	+	#	3	+	+	2	7	#	20	+
<i>Riccia frostii</i>	#	.	r	#	r	7	1	r	+	r	r	10	+	2	+	.
Д.в. субасс. <i>R.d.-L.a. typicum</i>																
<i>Rumex ucranicus</i>	1	7	1	1	6	#	r	1	3	rj	rj	1	5	+	10	.
<i>Bidens radiata</i>	1	#	+	#	2	+	+	#	2	.	.	+	+	+	#	r
Доминанты фаций																
<i>Filaginella rossica</i>	20	35	25	25	40	10	15	12	15	+	+	1#	15	+	1	r
<i>Limosella aquatica</i>	10	1	5	15	10	30	30	75	70	30	20	1	#	1	#	1
<i>Physcomitrella patens</i>	3	+	1	25	+	8	4	+	3	+	+	15	30	40	30	r
<i>Elatine hydropiper</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	70
Д.в. класса <i>Isoëto-Nanojuncetea</i>																
<i>Riccia cavernosa</i>	r	.	r	r	r	+	+	.	+	#	2	#	+	+	.	r
<i>Androsace filiformis</i>	.	.	r	r	+	+	+	+	+	.	r	.	r	.	.	.
<i>Physcomitrium sphaericum</i>	r	.	.	r	.	r	r	.	r	.	.	+	+	+	+	.
<i>Botrydium granulosum</i>	.	.	.	r	.	r	.	r	r	2	18	r	.	.	.	1
<i>Juncus bufonius</i>	.	.	.	r	+	+	+	.	.	r	rj	.	.	.	.	r
<i>Callitriche palustris</i> f. <i>terrestris</i>	.	.	.	+	r	r	.	.	.	1	#	.	.	.	.	+
Д.в. класса <i>Bidentetea</i>																
<i>Rorippa palustris</i>	+	+	1	2	#	#	+	+	+	3	1	+	#	#	+	.
<i>Chenopodium rubrum</i>	+	10	5	10	2	1	1	#	#	.	+	#	1	.	+	r
<i>Potentilla supina</i> ssp. <i>paradoxa</i>	+	.	.	+	+	+j	.	r	+	.	.	+	+	+	+	.
<i>Ranunculus sceleratus</i>	.	.	.	+	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	r	.
<i>Atriplex prostrata</i>	+	+	.	.	#	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
Д.в. класса <i>Salicetea purpureae</i>																
<i>Salix triandra</i> (juv.)	+	+	1	#	.	+	+	.	+	.	.	+	1	.	5	.
<i>Salix alba</i> (juv.)	+	+	+	.	.	.	.	r	r	.	.	#	+	.	2	.
<i>Mentha arvensis</i>	.	.	.	+	.	rj	.	r	r	rj	.	.	+	+	.	rj
<i>Inula britannica</i>	.	.	.	+j	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	+

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Номер описания	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
<i>Salix viminalis</i> (juv.)	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	r	.	+	.	+	.
Д.в. класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>																
<i>Carex acuta</i>	#	.	.	.	+j	rj	+	+j	+j	+j	+j	+j	.	.	+j	+j
<i>Rorippa amphibia</i>	+	#	+	rj	+	.	.	.	1	+j	+	.	.	.	.	r
<i>Eleocharis palustris</i>	.	.	.	r	+	+	+	r	+	+	+j	.	.	.	.	+
<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	.	.	#	.	#	r	+	+	.	.	.	.	.	+j
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	r	+j	+	.	+	+j	+	.	.	.	.	.
<i>Juncus compressus</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	r	.	.	.	.	.	.	.
<i>Phalaroides arundinacea</i>	.	.	r	+	r	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.
Прочие виды																
<i>Equisetum arvense</i>	#	+	+	rj	+	.	rj	.	.	+j	+	+	+	+	rj	.
<i>Plantago intermedia</i>	1	.	.	#	3	+	#	1	2	#	3	.	.	.	.	.
<i>Epilobium ciliatum</i>	.	.	.	rj	rj	+	r	.	.	.	.	.	+	+	.	rj
<i>Poa annua</i>	.	.	.	rj	r	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	r

Примечания: виды, отмеченные с постоянством менее 20 %: сосудистые растения – *Alisma plantago-aquatica* 8(+), 10(r), 16(5); *Artemisia vulgaris* 9(+), 11(rj); *Astragalus danicus* (imm.) 1(+); *Bidens cernua* 9(+); *Bidens tripartita* 2(+), 10(+), 11(+); *Chenopodium acerifolium* 3(+); *Chenopodium glaucum* 5(+), 7(+), 8(+); *Crepis tectorum* 3(+), 9(+); *Eleocharis acicularis* 5(r), 16(2); *Epilobium palustre* 6(r); *Galium palustre* 11(rj), 16(r); *Juncus nastanthus* 4(+), 5(+); *Lysimachia vulgaris* 11(r); *Myosoton aquaticum* 5(r); *Oenanthe aquatica* 16(rj); *Persicaria amphibia* 1(#), 16(+); *Persicaria lapathifolia* 4(#), 5(+), 16(rj); *Persicaria scabra* 4(+); *Poa palustris* 5(r); *Poa pratensis* 5(r); *Polygonum volchovense* 11(r); *Populus nigra* 2(+j); *Potentilla anserina* 9(r), 14(rj); *Potentilla norvegica* 5(rj), 12(+); *Ranunculus repens* 5(+j), 10(rj); *Rumex maritimus* 4(+), 5(#); *Sagittaria sagittifolia* 16(+); *Scirpus lacustris* (imm.) 16(+); *Spergularia rubra* 5(+); *Stachys palustris* 10(rj), 11(rj); *Tripleurospermum perforatum* 7(+), 10(rj); *Typha angustifolia* (imm.) 16(+); *Typha latifolia* (juv., imm.) 4(r), 16(+); *Urtica dioica* 4(rj); *Veronica anagallis-aquatica* 6(+), 7(+); *Veronica longifolia* (juv.) 4(r), 10(+), 11(r); мхи – *Barbula unguiculata* 13(r); *Dicranella* sp. 13(r), 15(r); *Leptobryum pyriforme* 15(r); *Pohlia* sp. 1(r), 13(r), 15(r); печеночники – *Marchantia alpestris* 3(r), 13(r).

Условные обозначения: ПП – проективное покрытие; ЧВ – число видов; «...» – нет данных; Д.в. – диагностические виды; (juv.), j (справа от балла ПП) – всходы; (imm.) – имматурные растения. В оп. 5, 8 и 9 толщина ила составляла не менее 25, 35 и 30 см соответственно (нижняя граница ила в прикопках не была вскрыта); 1# и 2# – 1,5 и 2,5 % ПП соответственно. Уровень грунтовых вод в оп. 8–22 см.

Автор описаний – Г.С. Таран; описания публикуются впервые. Даты описаний в 2004 г. (день.месяц): 1–17.08; 2–18.08; 3–20.08; 4–31.08; 5–04.09; 6–20.08; 7–02.09; 8–04.09; 9–05.09; 10–08.09; 11–08.09; 12–11.09; 13–22.09; 14–22.09; 15–11.09; 16–31.08.

Координаты описаний (WGS 84; с.ш., в.д.): 1–58,72944°, 68,67175°; 2–58,72736°, 68,68806°; 3–58,72817°, 68,69256°; 4–58,72853°, 68,69406°; 5–58,73531°, 68,66211°; 6–58,72817°, 68,69256°; 7–58,73922°, 68,69867°; 8–58,73953°, 68,65931°; 9–58,73981°, 68,65911°; 10–58,72122°, 68,68792°; 11–58,72083°, 68,68767°; 12–58,75017°, 68,65186°; 13–58,753°, 68,64942°; 14–58,72886°, 68,69497°; 15–58,75142°, 68,65083°; 16–58,72978°, 68,69431°.

минирует лужница *Limosella aquatica* и со значительным ПП встречаются *Filaginella rossica* и (реже) напочвенная водоросль *Botrydium granulatum* (оп. 6–11). Последний вид на УП отмечался, как правило, в виде побуревших (вероятно, уже отмерших) особей. Видовая насыщенность сосудистыми растениями в ценозах фации варьирует в диапазоне 18–27 видов, ее среднее значение – 20,5 вида на 10 м². Наи-

большого обилия лужница достигает на мощных отложениях ила (не менее 30–35 см) при высоком уровне грунтовых вод (оп. 8–9). Сходные почвенные условия, благоприятствующие оптимальному развитию лужницы, отмечены на соседних УП, расположенных на чуть более низком уровне берега: толщина ила – не менее 30–35 см, уровень грунтовых вод – 13–15 см (Таран, Саодатова, 2008: оп. 11–12).

Реже предыдущих встречаются ценозы фискомитрелловой фации (facies *physcomitrellosum*). В них доминирует *Physcomitrella patens*, а также с заметным ПП могут отмечаться *Filaginella rossica*, *Riccia frostii*, *Rorippa dogadovae* и *Rumex ucranicus* (табл. 1, оп. 12–15). Содоминирование *Riccia frostii* (оп. 12) наиболее характерно для ранних стадий развития ценозов данной фации. Ко времени массового созревания спорофитов фискомитреллы большая часть риччий обычно наблюдается в отмершем состоянии. Видовая насыщенность УП сосудистыми растениями невысока (11–15 видов), ее среднее значение – 13,8 вида на 10 м². Ценозы фации встречаются на отложениях ила с низким залеганием грунтовых вод. На пике развития они увлажняются лишь морозящими дождями и туманами, обычными в августе-сентябре.

Повойничковая фация (facies *elatinosum hydropiperis*) в пойме Иртыша наиболее редка. Отнесенный к ней фитоценоз (оп. 16) найден не на береговом склоне, открытом к руслу Иртыша, как прочие ценозы, а на некотором удалении от реки: на илистом дне пересохшего межгрядного понижения прирусловой

зоны. Ко дню описания *Elatine hydropiper* достиг стадии отмирания: были живы, большей частью, только плоды и прилегающие фрагменты стеблей. Участки с невысохшими стеблями повойничка встречались на УП лишь в виде небольших латок. Общая площадь ценоза достигала 20 м², толщина ила не замерялась.

Отнесенные к субасс. *R.d.-L.a. typicum* уватские ценозы белолозняковой фации (facies *salicosum triandrae*) характеризовались в предыдущих статьях (Таран, Саодатова, 2008: оп. 1–4; Таран, 2015: табл. 1, оп. 1–4). Относительно перечисленных выше травяных фаций субасс. *R.d.-L.a. typicum* сеголетние ивняки, или ивовые фации, занимают более высокие участки береговых склонов и молодых островов. Их синтаксономическое положение двояко: они схожи с субасс. *R.d.-L.a. typicum* по видовому составу, но в сукцессионном плане являются начальной стадией развития (стадией заселения) асс. *Salicetum triandroviminalis* Lohm. 1952 (Таран, 1999).

Материалы по субасс. *R.d.-L.a. typicum*, собранные на правом берегу Иртыша в южных окрестностях г. Тобольска, представлены в табл. 2 (оп. 17–26).

Таблица 2. Субассоциации *R.d.-L.a. typicum* (оп. 17–26, Тобольск, р. Иртыш) и *R.d.-L.a. coleanthetosum* (оп. 27–31, Уватский район, р. Бартак)

Table 2. Subassociations *R.d.-L.a. typicum* (relevés 17–26, Tobolsk, the Irtysh River) and *R.d.-L.a. coleanthetosum* (relevés 27–31, Uvatsky district, the Bartak River)

Номер описания	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	П ₁	П ₂
Полевой номер	39	40	42	43	48	44	45	46	41	47	33	34	35	49	50		
Площадь, м ²	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10	6	2	2	1	2		
ПП всходов ив, %	#	#	+	+	3	1	3	#	20	1	0	+	0	0	0		
ПП трав, %	35	45	50	60	50	80	7	5	30	35	40	40	35	65	15		
ПП мхов, %	+	8	4	1	5	19	50	37	15	9	r	r	+	0	5j		
ПП риччий, %	+	2	1	+	+	1	+	3	15	1	#	+	2	0	r		
ЧВ сосудистых растений	25	25	32	27	38	27	20	21	23	30	22	17	15	17	21		
ЧВ мхов	1	1	1	1	1	1	6	3	1	1	1	1	1	0	...		

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Номер описания	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Π ₁	Π ₂
ЧВ печеночников	1	2	2	2	2	2	1	3	3	2	1	1	1	0	1		
Уклон, градусы	1	5	12	10	15	5	7	12	7	10	...	2	4	5	...		
Толщина ила, см	11	50	40	30	32	15	...	...	33	...	...	...	...	...	...		
УГВ либо ВГУВ, см	32	34	...	...	...	...	...	...	...	...	30	35	15	0	...		
Д.в. асс. <i>Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae</i>																	
<i>Rorippa dogadovae</i>	+	+	#	+	#	+	#	+	+	1	+	.	.	#	+	100	60
<i>Riccia frostii</i>	.	2	1	r	+	1	+	3	15	1	.	.	.	.	.	90	.
Д.в. субасс. <i>R.d.-L.a. typicum</i>																	
<i>Bidens radiata</i>	#	2	7	12	+	+	#	+	2	15	.	.	.	+	.	100	20
<i>Rumex ucranicus</i>	+	4	7	5	#	1	4	1#	20	15	.	.	.	.	.	100	.
Доминанты фаций																	
<i>Limosella aquatica</i>	35	40	40	50	40	40	#	1	7	7	30	35	25	7	+	100	100
<i>Filaginella rossica</i>	2	7	5	5	1	50	#	+	3	#	.	.	.	.	.	100	.
<i>Physcomitrella patens</i>	+	8	4	1	5	20	50	37	15	9	r	r	+	.	.	100	60
Д.в. субасс. <i>R.d.-L.a. coleanthetosum</i>																	
<i>Callitriche palustris</i> f. <i>terrestris</i>	.	.	.	.	#	.	.	.	.	.	#	#	1	60	r	10	100
<i>Filaginella pilularis</i> (loc.)	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	1	#	1	+	.	100
<i>Eleocharis acicularis</i>	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	r	.	.	r	+	10	60
<i>Polygonum volchovense</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	#	5	.	60
<i>Coleanthus subtilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	#	.	.	20
Д.в. класса <i>Isoëto-Nanjuncetea</i>																	
<i>Riccia cavernosa</i>	+	+	r	+	+	r	.	r	+	r	#	+	2	.	r	90	80
<i>Botrydium granulosum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7	7	8	+	#	.	100
<i>Juncus bufonius</i>	+	+	+	.	+	+	.	+	.	r	r	.	.	.	.	70	20
<i>Juncus nastanthus</i>	+	#	.	.	+	#	.	.	.	.	.	.	.	.	.	40	.
Д.в. класса <i>Bidentetea tripartitae</i>																	
<i>Rorippa palustris</i>	+	+	+	r	#	r	.	+	.	.	5	5	8	1	+	70	100
<i>Chenopodium rubrum</i>	+	+	+	#	10	#	+	+	+	+	+	.	.	.	.	100	20
<i>Chenopodium glaucum</i>	+	+	#	#	1	1	#	+	+	#	.	.	.	.	r	100	20
<i>Atriplex prostrata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	100	.
<i>Bidens tripartita</i>	.	.	r	.	r	+	.	.	.	+	+	#	+	1	+	30	100
<i>Potentilla supina</i> ssp. <i>paradoxa</i>	+	+	+j	+j	+	.	+	+	+	2	.	.	.	.	.	90	.
<i>Ranunculus sceleratus</i>	.	#	#	#	.	.	.	.	#	#	.	.	.	.	.	50	.
Д.в. класса <i>Salicetea purpureae</i>																	
<i>Salix triandra</i> (juv.)	+	#	+	+	3	1	#	#	15	1	.	.	.	.	.	100	.
<i>Salix alba</i> (juv.)	+	+	+	+	+	+	2#	+	5	+	.	.	.	.	.	100	.
<i>Mentha arvensis</i>	r	.	+j	.	+	r	+	.	r	+	.	.	+	.	.	70	20
<i>Salix viminalis</i> (juv.)	r	+	.	.	+	r	+	.	.	.	.	.	.	.	.	50	.

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Номер описания	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	Π ₁	Π ₂
Д.в. класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>																	
<i>Carex acuta</i>	.	+j	+	+j	+	.	+	.	+	+j	+j	+j	+j	+j	+j	70	100
<i>Rorippa amphibia</i>	.	#	+	+	.	+	+	.	.	#	2	#	1	#	2	60	100
<i>Eleocharis palustris</i>	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+	1	1	30	100
<i>Agrostis stolonifera</i>	+	.	.	.	#	+	.	.	r	+	#	r	+	.	.	50	60
<i>Juncus brachyspathus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	80
<i>Phalaroides arundinacea</i>	.	+	#	.	r	r	.	.	.	r	+	.	.	.	.	50	20
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	10	60
<i>Juncus compressus</i>	.	.	+	r	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	60	.
<i>Typha latifolia</i>	+j	rj	rj	.	rj	.	.	.	+j	.	.	.	.	.	.	50	.
Прочие виды																	
<i>Plantago intermedia</i>	+	.	+	+	1	1	+	.	+	.	2	2	1	#	7	70	100
<i>Equisetum arvense</i>	.	+j	+j	+j	.	+j	1	#	+j	+	+	.	.	.	1	80	40
<i>Epilobium ciliatum</i>	+j	+j	rj	rj	+	.	.	+	rj	+	rj	.	.	.	.	80	20
<i>Conyza canadensis</i>	+	+	+	rj	+	.	+	+	r	+	.	.	.	.	.	90	.
<i>Potentilla anserina</i>	.	r	+j	+	.	.	.	.	r	+j	.	+	.	.	rj	50	40
<i>Ranunculus repens</i>	.	.	.	.	r	.	+	.	.	+	rj	.	+j	.	.	30	40
<i>Artemisia vulgaris</i>	rj	.	rj	.	.	rj	.	.	.	rj	.	.	.	.	.	40	.
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	+j	.	.	rj	rj	.	.	rj	.	.	.	.	.	.	.	40	.
<i>Senecio tataricus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+j	+j	.	.	.	40
<i>Urtica dioica</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	rj	.	.	rj	.	40
<i>Poa annua</i>	.	.	r	.	+	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	30	.

Примечания: виды, отмеченные в субассоциациях с постоянством не более 20 %: сосудистые растения – *Alisma plantago-aquatica* 19(+), 20(+), 30(+); *Androsace filiformis* 21(r); *Artemisia absinthium* 19(rj); *Bidens cernua* 19(+), 26(+); *Butomus umbellatus* 21(+); *Capsella bursa-pastoris* 26(+); *Carduus crispus* 23(+j); *Carex vesicaria* 26(+); *Chenopodium polyspermum* 27(+); *Crypsis alopecuroides* 21(r); *Echinochloa crusgalli* 22(r); *Elytrigia repens* 20(r); *Epilobium palustre* 29(rj); *Equisetum fluviatile* 31(+j); *Eragrostis amurensis* 21(+), 22(+); *Juncus ambiguus* 21(+); *Juncus articulatus* 22(r); *Inula britannica* 21(+), 26(+); *Myosoton aquaticum* 31(+); *Oenanthe aquatica* 20(+); *Persicaria amphibia* 17(+); *Persicaria scabra* 20(+), 21(+); *Polygonum aviculare* agg. 21(r); *Potentilla norvegica* 25(r), 27(rj); *Ptarmica cartilaginea* 24(r); *Rumex maritimus* 20(+); *Sagittaria sagittifolia* 19(+); *Salix pentandra* 28(+j); *Senecio vulgaris* 24(r); *Sparganium emersum* 31(rj); *Veronica longifolia* 27(rj); мхи – *Barbula unguiculata* 23(r); *Leptobryum pyriforme* 23(r); *Physcomitrium sphaericum* 23(r), 24(r); *Pohlia* sp. 23(r), 24(r); *Tortula truncata* 23(r); печеночники – *Marchantia alpestris* 24(r); *Riccia canaliculata* 25(r).

Условные обозначения: Π₁ – постоянство видов в субасс. **R.d.-L.a. typicum**; Π₂ – постоянство видов в субасс. **R.d.-L.a. coleanthetosum**; ЧВ – число видов; УГВ – уровень грунтовых вод; ВНУВ – высота над урезом воды в русле р. Бартак. В оп. 18, 19, 21 и 25 толщина ила составляла не менее 50, 40, 32 и 33 см соответственно (нижняя граница ила в прикопках не была вскрыта); 1# и 2# – 1,5 и 2,5 % ПП соответственно.

Автор описаний – Г.С. Таран; описания публикуются впервые. Даты описаний в 2004 г. (день.месяц): 17–18–14.09; 19–20–15.09; 21–19.09; 22–17.09; 23–24–18.09; 25–15.09; 26–18.09; 27–29–10.09; 30–31–21.09.

Координаты описаний (WGS 84, с.ш., в.д.): 17–58,14994°, 68,25383°; 18–58,15069°, 68,26264°; 19–58,15153°, 68,26511°; 20–58,15197°, 68,26642°; 21–58,16383°, 68,21722°; 22–58,15336°, 68,26936°; 23–58,15603°, 68,27294°; 24–58,15628°, 68,27336°; 25–58,15119°, 68,26369°; 26–58,1565°, 68,27386°; 27–58,71997°, 68,68608°; 28–58,71978°, 68,6835°; 29–58,71825°, 68,68222°; 30–58,71939°, 68,68306°; 31–8 м на 3 от оп. 30.

Ценозы фации *limosellosum* (оп. 17–21) на тобольском отрезке Иртыша обычны. От уватских аналогов они отличаются большей видовой насыщенностью (среднее значение – 29,4 вида сосудистых растений на 10 м²) и более высоким ПП *Bidens radiata* и *Rumex ucranicus* (до 7–12 %); в одном случае с ПП 10 % отмечен *Chenopodium rubrum* (оп. 21). На большинстве УП (оп. 18–21) толщина ила варьирует от 30 см (оп. 20) до как минимум 32–50 см (оп. 18, 19, 21), грунтовые воды отмечены на глубине 32–34 см (оп. 17–18).

Фация *filaginellosum* под Тобольском не редка, но в собранных материалах ее характеризует лишь оп. 22, переходное к фации *limosellosum*. Примечательная особенность оп. 22 – высокое ПП фискомитреллы.

В ценозах фации *physcomitrellosum* (оп. 23–24) суммарное ПП фискомитреллы и риччии Фроста (40–50 %) резко преобладает над ПП трав (5–7 %) и всходов ив (0,3–3 %). Риччия Фроста в оп. 23 была обильна, но ко дню описания большая часть ее слоевищ отмерла. По сравнению с уватскими аналогами (табл. 1, оп. 12–15), в оп. 23–24 выше видовая насыщенность сосудистыми растениями (20–21 вид на 10 м²). Высотное положение изученных УП – верхняя часть суглинистых береговых откосов. Берега, занятые ценозами фации на пике их развития, приобретают характерную желтоватую окраску (рис. 1). Хорошо освещенные участки берегов покрывает низкорослая (световая) форма фискомитреллы: высота ее особей (с учетом спорофитов) не превышает 1 мм.



Рис. 1. Ценозы фации *physcomitrellosum* имеют желтоватый аспект, обусловленный обилием зрелых спорофитов *Physcomitrella patens*. Красные пятна на общем фоне – особи *Rumex ucranicus*. Берег р. Иртыша около Тобольска, оп. 23 (табл. 2), 18.09.2004. Автор – Г. С. Таран

Fig. 1. The *physcomitrellosum* facies stands have yellowish aspect caused by an abundance of mature sporophytes of *Physcomitrella patens*. Red spots on the general background are the individuals of *Rumex ucranicus*. A bank of the Irtysh River near Tobolsk, relevé 23 (table 2), 18.09.2004. Photo by G. S. Taran

Фацию *physcomitrellosum* можно интерпретировать и в качестве субасс. *Riccio cavernosae-Physcomitrelletum patensis* (Allorge 1921) von Hübschmann 1957 *riccietosum frostii* Cortini Pedrotti et Aleffi 1990 (Cortini Pedrotti, Aleffi, 1990; Дьяченко, Таран, 2023).

Оп. 25–26, в которых нет ярко выраженного доминанта, отнесены к смешанной фации (facies *mixtum*). Отличительная особенность ценозов этой фации – высокое ПП *Rumex ucranicus* (15–20 %). Состав видов-спутников с высоким ПП сильно варьирует: в одном случае это всходы ив (*Salix triandra*, *S. alba*), *Physcomitrella patens* и *Riccia frostii* (оп. 25), в другом – *Bidens radiata* (оп. 26). Две трети верхушек ив в оп. 25 обкусаны скотом. По почвенным условиям и положению на профиле береговых склонов фация *mixtum* довольно разнородна.

Оп. 27–31 (табл. 2), выполненные в нижнем течении реки Бартак, пойма которой расширена выше устья в виде малого сора, отнесены к субасс. *R.d.-L.a. coleanthetosum* Taran 2005 (Таран, 2005). Ее диагностические виды: *Coleanthus subtilis*, *Polygonum volchovense*, *Callitriche palustris* f. *terrestris* и *Filaginella pilularis*. Последний выступает в роли локального диагностического вида в подзоне южной тайги. Основной ареал сообществ субассоциации – приустьевые соры и подпорные зоны притоков Оби и Иртыша в подзоне средней тайги (Таран, 2001, 2009; Таран, Тюрин, 2006).

На Бартаке ценозы субассоциации представлены преимущественно фацией *limosellosum* (оп. 27–29). Оп. 31 также относилось к лужницевой фации (ПП *Limosella aquatica* достигало 15 %), но ко дню описания почти все особи лужницы отмерли. Заглавный вид субассоциации, *Coleanthus subtilis*, указан лишь в оп. 30, что можно объяснить редкостью вида на бартаковском соре: на нем найдено не более 10 особей колеанта, при-

чем половина из них отмечена в оп. 30 (фация *callitrichosum palustris*).

УП с оп. 30 имеет следующие особенности: поверхность ее выпуклая, уклон варьирует от 3–5° по верхнему краю и в центре УП до 15–20° по нижнему и боковым краям, высота над урезом воды в реке составляет 10–30 см, ил плотный (размягчен лишь его верхний слой толщиной 2 см), по поверхности ила пленчатым слоем стекают холодные грунтовые воды, выходящие из-под крутого склона Спартаковской горы на поверхность чуть выше УП. Нижний край УП располагался в полуметре от русла Бартака, вода в котором в день описания была также очень холодной. Можно сделать вывод, что микроклимат на бартаковском соре близок к экологическим условиям пойм Иртыша и Оби в подзоне средней тайги, а сам сор является экстразональным экотопом, к которому приурочены экстразональные же ценозы субасс.

R.d.-L.a. coleanthetosum.

«Северный» микроклимат поймы Бартака обусловлен тем, что в водном питании этой малой и короткой (14 км) реки велика доля грунтовых вод, в годы низких половодий достигающая 47–53 % (Бачурин и др., 1975. С. 57). На глубине 1 м сезонная мерзлота в ее пойме сохраняется до августа (Цит. соч. С. 67). Даже в июле, когда воды Иртыша прогреваются до 25–26°, температура воды в русле Бартака не превышает 14–15° (Цит. соч. С. 64). В сентябре вода в этой речке еще холодной.

Обсуждение результатов

Материалы, приведенные в настоящей статье, а также опубликованные ранее (Таран, Саодатова, 2008; Таран, 2015), позволяют сравнить ведущие фации субасс. *R.d.-L.a. typicum*, распространенные по берегам Иртыша в Уватском и Тобольском

районах Тюменской области (табл. 3). Фации в таблице расположены в порядке убывания их высотного положения над уровнем воды в русле Иртыша. Надстрочными индексами справа от показателей постоянства видов указаны средние значения ПП, округленные до целых процентов либо до балла «#». Средние значения ПП, соответствующие баллам «+» и «г», в таблице опущены.

Согласно табл. 3, в высотном ряду фаций, если рассматривать их сверху вниз, выявляются следующие закономерности: снижаются средние показатели ПП всходов ив (с 59 до 0,2–0,8 %) и аллювиальных бриотерофитов (с 29–30 до 3,6 %) и, напротив, возрастают средние показатели ПП трав (с 7 до 48–55 %), а также среднего и общего пофациального числа видов сосудистых растений (с 10,2

Таблица 3. Основные фации субассоциации *R.d.-L.a. typicum* на юге Тюменской области

Table 3. Main facies of the subassociation *R.d.-L.a. typicum* in the south of the Tyumen Region

Номер фации	1	2	3	4	5	6
Число описаний	8	7	2	9	11	5
Средняя площадь УП, м ²	10	10	10	9,8	9,6	10
Среднее ПП всходов ив, %	59	1,7	10,5	0,6	0,2	0,8
Среднее ПП трав, %	7	12	32	48	55	48
Среднее ПП мхов, %	29	30	12	5,6	4,4	3,6
Среднее ПП риччий, %	0,5	3,9	8	0,3	1,1	0,7
Среднее ЧВ сосудистых растений	10,2	15,6	26,5	20,7	20,7	29,4
Среднее ЧВ мхов	2,0	3,6	1,0	1,4	1,4	1,0
Среднее ЧВ печеночников	2,0	2,0	2,5	1,4	1,8	1,8
Общее ЧВ сосудистых растений	25	34	33	54	49	52
Общее ЧВ мхов	3	7	1	3	2	1
Общее ЧВ печеночников	3	3	3	3	2	2
Д.в. асс. <i>Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticaе</i>						
<i>Rorippo dogadovae</i>	100 ³	100 ⁴	100 [#]	100 ²	100 [#]	100
<i>Riccia frostii</i>	88 ¹	100 ⁴	100 ⁸	67 [#]	91 ¹	80 ¹
Д.в. субасс. <i>R.d.-L.a. typicum</i>						
<i>Rumex ucranicus</i>	75 ³	86 ⁴	100 ¹⁸	100 ²	91 ¹	100 ³
<i>Bidens radiata</i>	50 [#]	100	100 ⁸	89 [#]	82 ¹	100 ⁴
Доминанты фаций						
<i>Salix triandra</i> (juv.)	100 ⁵⁹	86 ¹	100 ⁸	89 [#]	55	100 ¹
<i>Physcomitrella patens</i>	100 ²⁹	100 ³⁰	100 ¹²	100 ⁶	100 ⁴	100 ⁴
<i>Filaginella rossica</i>	100	100 ³	100 ²	100 ³⁰	100 ¹²	100 ⁴
<i>Limosella aquatica</i>	100 ¹	100 [#]	100 ⁷	100 ¹¹	100 ⁴⁴	100 ⁴¹
Д.в. класса <i>Isoëto-Nanojuncetea</i>						
<i>Riccia cavernosa</i>	100	71	100	67	91 [#]	100
<i>Physcomitrium sphaericum</i>	88	100 ⁺	.	22	36	.
<i>Juncus bufonius</i>	.	14	50	33	73	80
<i>Androsace filiformis</i>	12	14	.	33	73	20

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Номер фации	1	2	3	4	5	6
<i>Botrydium granulatum</i> (senile)	.	29	.	11	55 ³	.
<i>Juncus nastanthus</i>	.	.	.	33	.	60
<i>Riccia canaliculata</i>	.	.	50	.	.	.
Д.в. класса <i>Bidentetea tripartitae</i>						
<i>Chenopodium rubrum</i>	25	86 [#]	100	100 ⁵	91 ¹	100 ²
<i>Rorippa palustris</i>	75	86	.	100 [#]	100 ¹	100
<i>Potentilla supina</i> ssp. <i>paradoxa</i>	50	100	100 ¹	33	45	100
<i>Atriplex prostrata</i>	.	29	100	44	18	100
<i>Chenopodium glaucum</i>	.	29 [#]	100 [#]	22 [#]	27	100 [#]
<i>Ranunculus sceleratus</i>	12	29	100 [#]	11	36	60 [#]
<i>Bidens tripartita</i>	.	.	50	22	18	40
<i>Bidens cernua</i>	.	.	50	.	9	20
<i>Persicaria scabra</i>	.	.	.	11	.	40
Д.в. класса <i>Salicetea purpureae</i>						
<i>Salix alba</i> (juv.)	25	86 ¹	100 ³	78 [#]	36	100
<i>Mentha arvensis</i>	12	43	100	22	55	60
<i>Salix viminalis</i> (juv.)	12	43	.	44	36	60
<i>Inula britannica</i>	25	.	50	33	73	20
Д.в. класса <i>Phragmito-Magnocaricetea</i>						
<i>Carex acuta</i>	50	57	100	44	82	80
<i>Rorippa amphibia</i>	12	14	50 [#]	89 [#]	36 [#]	60
<i>Agrostis stolonifera</i>	12	14	100	33	55	40 [#]
<i>Phalaroides arundinacea</i>	38	.	50	56	27	60
<i>Juncus compressus</i>	.	14	100	33	18	40
<i>Eleocharis palustris</i>	.	.	.	22	82	60
<i>Typha latifolia</i>	.	.	50	11	18	80
<i>Lythrum salicaria</i>	.	.	.	11	73	20
<i>Persicaria amphibia</i>	.	.	.	44 [#]	.	20
<i>Alisma plantago-aquatica</i>	.	.	.	.	18	40
<i>Carex vesicaria</i>	.	.	50	.	.	.
Прочие виды						
<i>Equisetum arvense</i>	88	100 [#]	100	100 ¹	36	60
<i>Plantago intermedia</i>	.	14	50	67 ¹	100	80 [#]
<i>Epilobium ciliatum</i>	.	57	100	22	27	100
<i>Conyza canadensis</i>	.	29	100	.	.	80
<i>Potentilla anserina</i>	12	17	100	.	9	60
<i>Artemisia vulgaris</i>	12	.	50	11	27	40
<i>Ranunculus repens</i>	12	14	50	11	9	20
<i>Potentilla norvegica</i>	12	14	50	11	9	.
<i>Pohlia</i> sp.	25	57	.	11	.	.

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Номер фации	1	2	3	4	5	6
<i>Poa annua</i>	.	29	.	22	.	40
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	.	14	.	.	.	60
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	.	.	50	.	.	.

Примечания: виды, отмеченные с постоянством менее 40 %: сосудистые растения – *Artemisia absinthium* 6(20); *Butomus umbellatus* 6(20); *Callitriche palustris* 4(22), 5(36*), 6(20*); *Carduus crispus* 2(17); *Chenopodium album* 4(11); *Crepis tectorum* 4(11), 5(18); *Crypsis alopecuroides* 6(20); *Echinochloa crusgalli* 4(11); *Eleocharis acicularis* 4(22); *Elytrigia repens* 6(20); *Eragrostis amurensis* 4(11), 6(20); *Galium palustre* 5(9); *Juncus ambiguus* 6(20); *Juncus articulatus* 4(11); *Lysimachia vulgaris* 5(18); *Myosoton aquaticum* 4(11), 5(18); *Oenanthe aquatica* 6(20); *Persicaria lapathifolia* 4(33); *Poa palustris* 4(11); *Poa pratensis* 4(11), 5(18); *Polygonum aviculare* 5(9), 6(20); *Polygonum volchovense* 5(9); *Populus nigra* 4(33); *Ptarmica cartilaginea* 2(17); *Rumex maritimus* 1(12), 4(22), 6(20); *Sagittaria sagittifolia* 6(20); *Senecio vulgaris* 2(17); *Spergularia rubra* 4(11); *Stachys palustris* 5(18); *Tripleurospermum perforatum* 5(18); *Urtica dioica* 4(11); *Veronica anagallis-aquatica* 5(18); *Veronica longifolia* 4(11), 5(27); мхи – *Barbula unguiculata* 2(29); *Dicranella* sp. 1(12), 2(29); *Leptobryum pyriforme* 2(29); *Tortula truncata* 2(14); печеночники – *Marchantia alpestris* 1(12), 2(14), 4(11).

Вклад в структуру ценозов наиболее обильных видов охарактеризован их средним ПП (см. надстрочный индекс справа от показателя постоянства), округленным до целых процентов либо, если среднее ПП меньше 1 %, до балла «#». Среднее ПП, не достигающее балла «#», надстрочным индексом не указывается.

Названия фаций: 1 – *salicosum triandrae*; 2 – *physcomitrellosum patensis*; 3 – *mixtum*; 4 – *filaginellosum rossicae*; 5 – *limosellosum aquaticae* (Уватский район); 6 – *limosellosum aquaticae* (Тобольск).

Источники описаний: 1 – Таран, Саодатова, 2008 (4 оп.); Таран, 2015 (4 оп.); 2 – Таран, Саодатова, 2008 (1 оп.); настоящая статья (6 оп.); 3 – настоящая статья (2 оп.); 4 – Таран, Саодатова, 2008 (3 оп.); настоящая статья (6 оп.); 5 – Таран, Саодатова, 2008 (5 оп.); настоящая статья (6 оп.); 6 – настоящая статья (5 оп.).

до 29,4 вида и с 25 до 52–54 видов соответственно).

Высокое ПП *Physcomitrella patens* отмечено в фискомитрелловой (столбец 2) и ивовой (стлб. 1) фациях, однако если первая фация характеризуется высоким обилием спорофитов, то в ценозах последней светолубивая фискомитрелла угнетена и потому представлена большей частью гаметофитами и протонемами. Это, по-видимому, обусловлено затенением почвы пологом ивовых сеянцев, густо смыкающимся к концу лета – началу осени (август–сентябрь). Благодаря хорошей освещенности поверхности почвы наибольшее число бриотерофитов (7 видов) отмечено в ценозах фискомитрелловой фации (стлб. 2). В них же постоянство *Physcomitrium sphaericum* максимально (100 %), причем во всех описаниях его ПП соответствует баллу «+», что является высоким показателем для этого малообильного вида.

Смешанная фация (стлб. 3) представлена двумя довольно разными по составу описаниями. Их роднит весьма высокое ПП *Rumex ucranicus* (15–20 %), которое равно или даже выше ПП прочих наиболее обильных видов-спутников.

Уватские ценозы филагинелловой и лужницевой фаций (стлб. 4 и 5) характеризуются сходной средней видовой насыщенностью (20,7 вида на 9,8 и 9,6 м² соответственно), тогда как ценозы лужницевой фации из-под Тобольска (стлб. 6) – более высокой (29,4 вида на 10 м²). Высокая видовая насыщенность тобольских ценозов лужницевой фации, возможно, объясняется большей эвтрофированностью береговых биотопов, что обусловлено близостью крупного города и, в частности, спорадическим выпасом крупного рогатого скота, чего не наблюдалось на Уватском ключевом участке.

Закключение

Сообщества пойменного эфемеретума, изученные на южнотаежном отрезке Иртыша (Уватский и Тобольский районы Тюменской области), отнесены к двум субассоциациям и семи фациям асс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae*.

Класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. in Br.-Bl. et al. 1952

Порядок *Nanocyperetalia* Klika 1935

Союз *Eleocharition soloniensis* Philippi 1968

Асс. *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* Taran 2005

Субасс. *R.d.-L.a. typicum* [syn. *R.d.-L.a. rumicetosum ucranicae* Taran 2005 (ICPN, Art. 5b)]

Фации: *salicosum triandrae*, *physcomitrellosum patentis*, *filaginellosum rossicae*,

limosellosum aquaticae, *mixtum*, *elatinosum hydropiperis*

Субасс. *R.d.-L.a. coleanthetosum subtilis* Taran 2005

Фации: *limosellosum aquaticae*, *callitrichosum palustris*

В составе субасс. *R.d.-L.a. typicum* на берегах Иртыша в районе исследований наиболее обычны фации *salicosum triandrae*, *limosellosum aquaticae*, *filaginellosum rossicae*, *physcomitrellosum patentis*, наиболее редка – фация *elatinosum hydropiperis*.

Ценозы субасс. *R.d.-L.a. coleanthetosum*, найденные в приустьевом соре малой реки Бартак, в подзоне южной тайги экстразональны. Они приурочены к экотопам с холодным (экстразональным) микроклиматом, имитирующим климат в поймах среднетаежных отрезков Оби и Иртыша.

Список литературы / References

Бачурин Г. В., Нечаева Е. Г., Петров И. Б., Ильина И. С., Буфал В. В., Крисон Х. П., Полюшкин Ю. В., Вершинина Т. А., Равкин Ю. С., Лукьянова И. В., Жигульская З. А., Телегин В. И., Медведев Ю. О., Медведников А. Н., Хомченко С. И., Никитина З. И., Антоненко А. М. (1975) *Южная тайга Прииртышья (опыт стационарного исследования южнотаежных топогеосистем)*. Новосибирск, Наука, 248 с. [Bachurin G. V., Nechayeva E. G., Petrov I. B., Ilyina I. S., Bufal V. V., Krison Kh. P., Polyushkin Yu. V., Vershinina T. A., Ravkin Yu. S., Lukyanova I. V., Zhigul'skaya Z. A., Tegin V. I., Medvedev Yu. O., Medvednikov A. N., Khomchenko S. I., Nikitina Z. I., Antonenko A. M. (1975) *The southern taiga of the Irtysh region (experience in station-based investigations of the southern-taiga topogeosystems)*. Novosibirsk, Nauka, 248 p. (in Russian)]

Дьяченко А. П., Таран Г. С. (2023) *Bryetum argenteo-violacei (Physcomitrellion patentis)*, новая ассоциация из поймы реки Оби (Томская область, Россия). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 16(2): 149–163 [Dyachenko A. P., Taran G. S. (2023) *Bryetum argenteo-violacei (Physcomitrellion patentis)*, a new association from the Ob River floodplain (the Tomsk Region, Russia). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 16(2): 149–163 (in Russian)]

Зверев А. А. (2007) *Информационные технологии в исследованиях растительного покрова*. Томск, ТМЛ-Пресс, 304 с. [Zverev A. A. (2007) *Information technologies in investigations of vegetation cover*. Tomsk, TML-Press, 304 p. (in Russian)]

Ильина И. С., Лапшина Е. И., Лавренко Н. Н., Мельцер Л. И., Романова Е. А., Богоявленский Б. А., Махно В. Д. (1985) *Растительный покров Западно-Сибирской равнины*. Новосибирск, Наука, 251 с. [Ilyina I. S., Lapshina E. I., Lavrenko N. N., Meltser L. I., Romanova E. A., Bogoyavlenskiy B. A., Makhno V. D. (1985) *Plant cover of the West-Siberian plain*. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Bogoyavlenskiy B.A., Makhno V.D. (1985) *Vegetation cover of West-Siberian Plain*. Novosibirsk, Nauka, 251 p. (in Russian)]

Таран Г.С. (1994) Пойменный эфемеретум средней Оби – новый для Сибири класс *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 на северном пределе распространения. *Сибирский экологический журнал*, 1(6): 595–599 [Taran G.S. (1994) Floodplain ephemeretum of Middle Ob – a new class for Siberia, *Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943 on the northern border of expansion. *Siberian Journal of Ecology*, 1(6): 578–582 (in Russian)]

Таран Г.С. (1995) Малоизвестный класс растительности бывшего СССР – пойменный эфемеретум (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43). *Сибирский экологический журнал*, 2(4): 373–382 [Taran G.S. (1995) A little known vegetation class of the former USSR – flood-plain ephemeretum (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 43). *Siberian Journal of Ecology*, 2(4): 372–380 (in Russian)]

Таран Г.С. (1999) Ивовые леса поймы Оби между устьями Тыма и Ваха (*Salicetea purpureae* Moer 1958). *Ботанические исследования Сибири и Казахстана. Вып. 5*. Барнаул, Издательство Алтайского государственного университета, с. 47–56 [Taran G.S. (1999) Willow forests of Ob floodplain between mouths of Tym and Vakh Rivers (*Salicetea purpureae* Moer 1958). *Botanical research of Siberia and Kazakhstan. Issue 5*. Barnaul, Altai State University, p. 47–56 (in Russian)]

Таран Г.С. (2001) Ассоциация *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) в пойме средней Оби. *Растительность России*, 1: 43–56 [Taran G.S. (2001) Association *Cypero-Limoselletum* (Oberd. 1957) Korneck 1960 (*Isoëto-Nanojuncetea*) in the middle Ob River floodplain. *Vegetation of Russia* [Rastitel'nost' Rossii], 1: 43–56 (in Russian)]

Таран Г.С. (2005) Новая ассоциация пойменного эфемеретума – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*). *Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 8*. Сургут, Дефис, с. 66–72 [Taran G.S. (2005) New association of floodplain ephemeral vegetation – *Rorippo dogadovae-Limoselletum aquaticae* ass. nov. (*Isoëto-Nanojuncetea*). *Biological resources and nature management. Issue 8*. Surgut, Defis, p. 66–72 (in Russian)]

Таран Г.С. (2009) Пойменный эфемеретум Оби и Иртыша у города Ханты-Мансийска. *Вестник Оренбургского государственного университета*, 2: 108–110 [Taran G.S. (2009) Bottomland ephemeretum of Ob and Irtysh Rivers near Khanty-Mansiysk city. *Vestnik of the Orenburg State University* [Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta], 2: 108–110 (in Russian)]

Таран Г.С. (2015) Ивовые леса Оби и Иртыша в первый год развития. *Ботанический журнал*, 100(7): 658–675 [Taran G.S. (2015) Willow forests of the Ob and Irtysh Rivers in the first year of development. *Botanicheskii Zhurnal*, 100(7): 658–675 (in Russian)]

Таран Г.С., Тюрин В.Н. (2006) Очерк растительности поймы Оби у города Сургута. *Биологические ресурсы и природопользование. Вып. 9*. Сургут, Дефис, с. 3–54 [Taran G.S., Tyurin V.N. (2006) Review of the Ob floodplain vegetation near Surgut city. *Biological resources and nature management. Issue 9*. Surgut, Defis, p. 3–54 (in Russian)]

Таран Г.С., Саодатова Р.З. (2008) К характеристике пойменного эфемеретума нижнего Иртыша. *Бюллетень Главного ботанического сада*, 194: 94–101 [Taran G.S., Saodatova R.Z. (2008) On characterization of floodplain ephemeral vegetation of lower Irtysh River. *Bulletin of the Main Botanical Garden* [Byulleten Glavnogo botanicheskogo sada], 194: 94–101 (in Russian)]

Черепанов С.К. (1995) *Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР)*. СПб., Мир и Семья-95, 992 с. [Czerepanov S.K. (1995) *Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR)*. St. Petersburg, Mir i Semya-95, 992 p. (in Russian)]

Cortini Pedrotti C., Aleffi M. (1990) Associazioni di briofite e di alghe dei Laghi Idro e Terlagio (Italia settentrionale). *Documents Phytosociologiques, Nouvelle série*, 12: 265–272

Deil U. (2005) A review on habitats, plant traits and vegetation of ephemeral wetlands – a global perspective. *Phytocoenologia*, 35(2–3): 533–705

Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A., Abolina A., Akatova T.V., Baisheva E.Z., Bardunov L.V., Baryakina E.A., Belkina O.A., Bezgodov A.G., Boychuk M.A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I.V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A.P., Fedosov V.E., Goldberg I.L., Ivanova E.I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S.G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L.E., Maksimov A.I., Mamatkulov U.K., Manakyan V.A., Maslovsky O.M., Napreenko M.G., Otnyukova T.N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N.N., Rykovsky G.F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G.V., Zolotov V.I. (2006) Check-list of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*, 15: 1–130

Konstantinova N.A., Bakalin V.A., Andrejeva E.N., Bezgodov A.G., Borovichev E.A., Dulin M.V., Mamontov Yu. S. (2009) Checklist of liverworts (Marchantiophyta) of Russia. *Arctoa*, 18: 1–64

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberova K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H. J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S.M., Tichý L. (2016) Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*, 19(Suppl. 1): 3–264

Pietsch W. (1973) Beitrag zur Gliederung der europäischen Zwergbinsengesellschaften (*Isoëto-Nanojuncetea* Br.-Bl. et Tx. 1943). *Vegetatio*, 28(5–6): 401–438

Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. (2021) International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th edition. *Applied Vegetation Science*, 24(1): e12491

Westhoff V., van der Maarel E. (1978) The Braun-Blanquet approach. *Classification of plant communities*. Whittaker R.H. (Ed.) Dordrecht, Springer, p. 287–399

EDN: HGYCYO

УДК 581.95 (571.1/.5)

Floristic Findings in the Flora of Krasnoyarsk Krai and the Republic of Tyva

Dmitriy N. Shaulo*,
Elena Yu. Zykova and Igor A. Artemov
Central Siberian Botanical Garden SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation

Received 26.06.2025, received in revised form 16.06.2026, accepted 17.06.2026

Abstract. Fieldwork, analysis of previously published studies, and review of materials stored in the NS and NSK collection funds have provided the basis for updating the information on the distribution of rare alien and native plant species in Krasnoyarsk Krai and the Republic of Tyva. *Astilbe japonica*, *Corylus avellana*, *Myosotis chakassica*, and *Prunus domestica* were encountered for the first time in Krasnoyarsk Krai and *Myosotis chakassica* in the Republic of Tyva. New locations for 7 rare species were revealed and their range boundaries were updated: *Convallaria majalis*, *Cosmos bipinnatus*, *Hordeum roshevitzii*, *Inula helenium*, *Prunus cerasus*, *Ribes uva-crispa*, and *Saponaria officinalis*. The following species were found for the first time in the Shushensky Bor National Park: *Astilbe japonica*, *Corylus avellana*, *Prunus domestica*, *Calystegia inflata*, *Convallaria majalis*, *Prunus cerasus*, *Ribes uva-crispa*, and *Saponaria officinalis*.

Keywords: alien species, floristic findings, invasive species, Krasnoyarsk Krai, Tyva.

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the State Assignment to the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences SB RAS I126012336364–3. During preparing the publication, materials from “Herbarium of higher vascular plants, lichens and fungi (NS, NSK)”, the scientific bioresource collection UNU No. USU 440537 in the Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences were used.

Citation: Shaulo D. N., Zykova E. Yu., Artemov I. A. Floristic findings in the flora of Krasnoyarsk Krai and the Republic of Tyva. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 216–226. EDN: HGYCYO



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: dshaulo@yandex.ru

ORCID: 0000-0002-1835-8532 (Shaulo D.); 0000-0002-1847-5835 (Zykova E.); 0000-0002-6700-1118 (Artemov I.)

Флористические находки во флоре Красноярского края и Республики Тыва

Д. Н. Шауло, Е. Ю. Зыкова, И. А. Артемов
Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
Российская Федерация, Новосибирск

Аннотация. В ходе полевых исследований, анализа ранее опубликованных работ и просмотра материалов, хранящихся в коллекционных фондах NS и NSK, уточнены сведения о распространении в Красноярском крае и Республике Тыва редко встречающихся чужеродных и аборигенных видов растений. Во флоре Красноярского края впервые отмечены: *Astilbe japonica*, *Corylus avellana*, *Myosotis chakassica*, *Prunus domestica*, в Республике Тыва – *Myosotis chakassica*. Для 7 видов выявлены новые местонахождения и уточнены границы ареалов: *Convallaria majalis*, *Cosmos bipinnatus*, *Hordeum roshevitzii*, *Inula helenium*, *Prunus cerasus*, *Ribes uva-crispa*, *Saponaria officinalis*. Впервые в национальном парке «Шушенский бор» отмечено нахождение *Astilbe japonica*, *Corylus avellana*, *Prunus domestica*, *Calystegia inflata*, *Convallaria majalis*, *Prunus cerasus*, *Ribes uva-crispa*, *Saponaria officinalis*.

Ключевые слова: инвазионные виды, Красноярский край, Тыва, флористические находки, чужеродные виды.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН И126012336364–3. При подготовке публикации использовались материалы биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН «Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)», УНУ № USU 440537.

Цитирование: Шауло Д. Н. Флористические находки во флоре Красноярского края и Республики Тыва / Д. Н. Шауло, Е. Ю. Зыкова, И. А. Артемов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 216–226. EDN: HGYSYO

Введение

Статья продолжает публикации по уточнению флористического разнообразия чужеродной и аборигенной фракций флоры в южных регионах Сибири.

Известно, что с конца XX и в начале XXI в. основной причиной, влияющей на состояние окружающей среды в южных районах Красноярского края (Западный Саян и Минусинская котловина), было формирование и развитие Саянского территориально-промышленного комплекса. К значительным изменениям природной среды привели воз-

ведение Саяно-Шушенской и Майнской ГЭС, строительство линейных объектов (линий ЛЭП, автомобильных дорог), Саяногорского алюминиевого завода, активизация развития инфраструктуры, добыча и первичная переработка минерального сырья, интенсивная ежегодно увеличивающаяся рекреационная нагрузка. В этот период построены новые поселки и города (Черемушки, Саяногорск), что повлекло за собой увеличение численности населения региона. На части горной системы Западного Саяна, примыкающей к Майнскому водохранилищу, благодаря наличию микрорзон,

наиболее благоприятных для выращивания плодовых (косточковых) и др. культур (Дускабилов, Дускабилова, 2023), возникли и получили широкое развитие садоводческие товарищества. Вследствие происходящих изменений в структуре флоры, вызванных названными процессами, увеличивается число и обилие чужеродных видов растений. Изучение их миграций – одно из актуальнейших направлений флористических исследований в южных, наиболее освоенных регионах Средней Сибири. Поскольку чужеродные виды теоретически могут представлять угрозу местным экосистемам, возникает необходимость в регулярных наблюдениях их состояния. Если естественная (аборигенная) флора региона выявлена достаточно полно, то ее чужеродная часть является наименее изученной (Тупицына и др., 2017). Вероятность нахождения на этих территориях как аборигенных, так и чужеродных видов достаточно высока, что подтверждается исследованиями последних лет (Шауло и др., 2020, 2022, 2023а, 2024; Зыкова, Шауло, 2025; Зыкова и др., 2025 и др.). Изучение флоры национального парка «Шушенский бор» (окр.п. Шушенское; долины рр. Пойлово и Таловка) позволили выявить не известные ранее местонахождения редких аборигенных видов и чужеродных растений, большей частью ушедших из культуры (эргазиофитов).

Существенная часть материалов, положенных в основу написания статьи, собрана авторами во время проведения полевых исследований в летне-осенний период (июнь-сентябрь) 2024 г. По материалам экспедиционных исследований и в результате камеральной обработки более ранних сборов выявлено четыре вида, впервые отмеченных во флоре Красноярского края и один – в Республике Тыва, а также обнаружены местонахождения восьми видов, являющихся редкими для этих субъектов Российской Федерации. Отмечен уход некоторых видов

(*Astilbe japonica*, *Calystegia inflata*, *Convallaria majalis*, *Corylus avellana*, *Cosmos bipinnatus*, *Prunus cerasus*, *Prunus domestica*, *Ribes uva-crispa*, *Saponaria officinalis*) из культурных посадок и расселение в естественных фитоценозах (сосновые леса, луга) и в нарушенных местообитаниях – на обочинах дорог, пустырях, свалках, газонах, по берегам водоемов.

Материалы и методы исследования

В 2023 и 2024 гг. авторами статьи продолжено изучение флоры Южной Сибири, позволившее пополнить сведения о видовом составе как аборигенных, так и чужеродных (в том числе инвазионных) растений, а также уточнить их современные ареалы в пределах южной части Красноярского края и Республики Тыва. Основной метод исследования – маршрутный. Маршрутами охвачены низкогорная часть хр. Борус в пределах национального парка «Шушенский бор», Минусинская, Тоджинская и Убсунурская степные котловины. Дополнительно проведена верификация гербарных образцов, хранящихся в коллекционных фондах Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK). В комментариях к находкам даны краткие сведения по общему распространению видов в Красноярском крае и Тыве. В тексте статьи роды и виды внутри них приведены в порядке латинского алфавита. Латинские названия растений приведены по «Catalogue of Life» (Bánki et al., 2023). Координаты мест сбора и высота над уровнем моря определены с помощью GPS-навигатора Garmin 12. При цитировании сохранен оригинальный текст гербарных этикеток. Материалы будут переданы в биоресурсную научную коллекцию Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС) СО РАН «Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS)».

Новые виды во флоре**Красноярского края и Тывы**

Astilbe japonica (C. Morren & Decne.) A. Gray (Saxifragaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», р. Таловка вблизи устья, «Горное лесничество», визит-центр парка, 52°50'11.3" с.ш., 91°24'58.6" в.д., сосновый лес. 11.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062736). – Восточноазиатский вид. В Сибири довольно часто выращивается в качестве декоративного, вне культуры неизвестен. В европейской части России выращивается также *A. chinensis* (Maxim.) Franch. et Savat., но более обычен *A. × arendsii* Arends (гибрид *A. chinensis* и *A. japonica*) (Кудряшова, 2001). Впервые приводится для Красноярского края и национального парка «Шушенский бор».

Corylus avellana L. (Betulaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», Майнское водохранилище, 52°52'27.8" с.ш., 91°25'21.9" в.д., заброшенные посадки. 11.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062865). – Европейско-кавказско-малоазиатский вид (Цвелев, 2004). Выращивается в садах и на приусадебных участках. В культуре иногда дает поросль и возобновляется семенами. В Сибири известны единичные местонахождения в Курганской и Новосибирской областях (Науменко, 2008; Зыкова, Шауло, 2023), в Республике Алтай отмечен самосев из дендрария Алтайского заповедника в лесах в окрестностях с. Яйлю (Золотухин и др., 2021). На территории заброшенных посадок отмечался в Алтайском крае (Эбель, 2012; Силантьева, 2013). Как реликт культуры впервые отмечен в Красноярском крае в национальном парке «Шушенский бор».

Myosotis chakassica O. Nikiforova (Boraginaceae): «Красноярский край, Красно-нотуранский р-н, окр.с. Саянск. Ковыль-

ная степь. 10.06.1965. А. Куминова, Г. Зверева» (NS 0062806); «Республика Тыва, Эрзинский р-н, хр. Хорумнуг-Тайга, верх.р. Дуруглуг-Хачыт (прав. прит.р. Улар-Хем), 50°31' с.ш., 95°30' в.д., 1680 м над ур.м., южн. склон, остепненный разнотравно-ирисовый луг. 03.07.2000. Д.Н. Шауло, Ч.С. Кыргыз, А.С. Дирчин» (NS 0054248); «Республика Тыва, [Тоджинский] Каа-Хемский р-н, верховья р. Сынак, 52°00'35" с.ш., 95°32'27" в.д., 2038 м над ур.м., высокогорный луг. 12.07.2010. И.В. Хан, Е.А. Балде» (NSK0168423). – Ранее вид приводился лишь для Республики Хакасия (Никифорова, 1997). Цитируемые образцы определены автором вида О.Д. Никифоровой в 1995, 2000 и 2010 гг. Новый вид для Красноярского края и Республики Тыва, эндемик Алтае-Саянской флористической провинции.

Prunus domestica L. (Rosaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», Майнское водохранилище, 52°52'27.8" с.ш., 91°25'21.9" в.д., сосновый лес. 11.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062862). – Культурный вид (Цвелев, 2001). В качестве плодовой культуры широко выращивается по всему земному шару. В Сибири вне культуры отмечен в северо-западной части Алтае-Саянской провинции (Эбель, 2012) и в Иркутской области (*Prunus domestica*..., 2023). Впервые указывается для Красноярского края и национального парка «Шушенский бор».

Новые местонахождения**редко встречающихся видов****в Красноярском крае**

Calystegia inflata Sweet (Convolvulaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», р. Пойлова, 52°52'27.2" с.ш., 91°25'30.3" в.д., возле строений. 09.07.2024. Д.Н. Шау-

ло» (NS 0062868). – Восточноазиатский вид с голарктическим вторичным ареалом (Григорьев, 1953). Культивируется и расселяется в Южной Сибири (Зыкова, 2010). Инвазионный или потенциально инвазионный вид в Тюменской области (Kuzmin, 2022), Красноярском и Забайкальском краях, Иркутской области (Эбель и др., 2014), Республике Бурятия (Суткин, 2022). Впервые приводится для национального парка «Шушенский бор».

***Convallaria majalis* L.** (Asparagaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, окр.п. Шушенское, вблизи дендрария нац. парка «Шушенский бор», 53°19'01.2" с.ш., 91°58'30.7" в.д., обочина проселочной дороги. 17.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062872). – Неморальный европейский вид (Власова, 1987). Культивируется в Сибири как лекарственное и декоративное растение с начала XIX в. (Брыков, 1830), ядовит. Во флоре Красноярского края известен из г. Красноярска и его окрестностей (Шауло и др., 2023б), окрестностей гг. Железногорска и Дивногорска, а также Емельяновского и Ачинского районов (*Convallaria majalis*, 2023). Как ушедший из культуры, впервые отмечен в Минусинской котловине на территории национального парка «Шушенский бор».

***Cosmos bipinnatus* Cav.** (Asteraceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, п. Шушенское, ул. Пионерская, 53°19'03.5" с.ш., 91°57'01.8" в.д., на газоне. 03.09.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062866). – Первичный ареал находится в Северной и Центральной Америке (Цвелев, 1994). Культивируется в качестве декоративного растения и иногда дичает, встречается в населенных пунктах, у дорог. Уход из культуры отмечен в большинстве регионов Сибири (Шауло, 1997; Науменко, 2008; Эбель, 2012; Силантьева, 2013; Степанов, 2016; Зыкова, 2019; Шауло и др., 2020, 2023а). В Красноярском крае как ушедший из куль-

туры отмечен в п. Танзыбей (Степанов, 2016) и г. Красноярске (Антипова, Антипова, 2016), а также в Курагинском и Березовском районах (*Cosmos bipinnatus*, 2023).

***Hordeum roshevitzii* Bowden** (Poaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, окр.п. Шушенское, карьер Н 1, 53°18'51.9" с.ш., 91°57'02.2" в.д., на просеке под высоковольтной линией электропередач. 27.06.2023. Д.Н. Шауло» (NS 0062871). – Вид распространен на территории Азии (Цвелев, 1976). Обычное растение солонцеватых лугов Хакасии и Тывы (Ревердатто, 1964; Пешкова, 1994; Ломоносова, 2007). В Красноярском крае вид чаще отмечался в Канско-Ачинской лесостепи (Черепнин, 1959). Как очень редкий приводится для лесостепной части природного парка «Ергаки» (Степанов, 2016). В Минусинской котловине встречен впервые.

***Inula helenium* L.** (Asteraceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, п. Шушенское, ул. Заповедная, 53°19'01.1" с.ш., 91°56'58.0" в.д., на обочине дороги. 05.09.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062867). – Широко распространенный евро-западносибирский вид (Губанов, 1994; Антипова, 1997). Первые сведения о нахождении вида на территории Красноярского края, без указания точного местонахождения, приведены Н.В. Степановым (2016). Вид изредка встречается на нарушенных местообитаниях вблизи жилья, на сырых лугах в поймах рек и вблизи водоемов. Отмечен в Ермаковском районе (*Inula helenium*, 2023). Культивируется на приусадебных участках как лекарственное и декоративное растение (Науменко, 2008).

***Prunus cerasus* L.** (*Cerasus vulgaris* Mill.) (Rosaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», р. Таловка вблизи устья, «Горное лесничество», визит-центр парка, 52°50'11.3" с.ш., 91°24'58.6" в.д., сосновый лес. 11.07.2024. Д.Н. Шауло»

(NS 0062861). – Культигенный вид европейского происхождения с вторичным космополитным ареалом (Бузунова, 2001). В Южной Сибири культивируется на садовых и приусадебных участках, сохраняется на местах бывшей культуры. В Алтайском крае является потенциально инвазионным видом (Эбель и др., 2014), вне культуры отмечен также в Курганской (Науменко, 2008), Новосибирской (Зыкова, Шауло, 2021), Кемеровской (Стрельникова, 2023) областях, Республике Алтай (Зыкова, 2024) и Красноярском крае (Степанов, 2016). Впервые отмечен во флоре Западного Саяна и национальном парке «Шушенский бор».

Ribes uva-crispa L. (Grossulariaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», р. Таловка вблизи устья, «Горное лесничество», визит-центр парка, 52°50'11.3" с.ш., 91°24'58.6" в.д., сосновый лес. 11.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062864). – Популярная ягодная культура европейского происхождения, выращивается и расселяется по всему миру. Вне культуры отмечен в большинстве сибирских регионов (Конспект..., 2008; Науменко, 2008; Силантьева, 2013; Степанов, 2016; Рупышев, Рупышева, 2020; Зыкова, Шауло, 2021 и др.). Инвазионный вид в Томской области (Эбель и др., 2014). Впервые приводится для национального парка «Шушенский бор».

Saponaria officinalis L. (Caryophyllaceae): «Красноярский край, Шушенский р-н, Западный Саян, хр. Борус, нац. парк «Шушенский бор», Майнское водохр., 52°52'28.6" с.ш., 91°25'18.1" в.д., разнотравно-злаковый луг. 11.07.2024. Д.Н. Шауло» (NS 0062863). – Европейско-кавказско-западноазиатский вид (Горшкова, 1936), вторичный ареал охватывает Южную Сибирь, Дальний Восток и Северную Америку (Безделева, 1996; Эбель,

2012; Степанов, 2016; Хозяинова, 2017; Зыкова, 2019; Шауло и др., 2023а). Выращивается в качестве декоративного растения, часто уходит из культуры. Инвазионный вид в Сибири (Антипова, 2016). В Красноярском крае встречается редко, были известны местонахождения в г. Красноярске и его окрестностях и в г. Минусинске (Антипова, Антипова, 2016; Степанов, 2016), а также в Манском, Курагинском, Емельяновском, Ачинском районах (*Saponaria officinalis*..., 2023). Впервые отмечен в Западном Саяне на территории нац. парка «Шушенский бор».

Заключение

Во флоре региона установлены новые местонахождения и уточнено распространение у 12 видов. Большая их часть отмечена на юге Минусинской котловины и в низкогорьях Западного Саяна, и только *Myosotis chakassica*, ранее считавшийся узколокальным эндемиком Хакасии, встречен в Красноярском крае и обнаружен в Тыве. Изучение флоры национального парка «Шушенский бор», в районах непосредственно примыкающих к территориям с высокой рекреационной нагрузкой (по бережье Майнского водохранилища, окрестности пгт. Шушенское и Черемушки), позволило выявить чужеродные виды, ранее не известные во флоре особо охраняемой природной территории (Сонникова, 2012). Отмечено расселение чужеродных видов, активно расширяющих свой ареал в южных районах Средней Сибири: *Astilbe japonica*, *Corylus avellana*, *Prunus domestica*, *P. cerasus*, *Calystegia inflata*, *Convallaria majalis*, *Ribes uva-crispa* и *Saponaria officinalis*. Внедрение в естественные растительные сообщества наблюдается у потенциально инвазионных видов *Astilbe japonica*, *Prunus domestica*, *P. cerasus*, *Ribes uva-crispa*, *Saponaria officinalis*, другие же – *Calystegia inflata*, *Convallaria*

majalis, *Cosmos bipinnatus* и *Inula helenium* – тах или же сохраняются как реликт культуры – *Corylus avellana*.
остаются только в антропогенных ландшаф-

Список литературы / References

- Антипова Е.М. (1997) *Inula L. Флора Сибири. Т. 13.* Новосибирск, Наука, с. 51–56 [Antipova E. M. (1997) *Inula L. Flora of Siberia. Vol. 13.* Novosibirsk, Nauka, p. 51–56 (in Russian)]
- Антипова Е.М. (2016) *Saponaria officinalis L. Черная книга флоры Сибири.* Новосибирск, Гео, с. 178–184 [Antipova E. M. (2016) *Saponaria officinalis L. Black book of the flora of Siberia.* Novosibirsk, Geo, p. 178–184 (in Russian)]
- Антипова С.В., Антипова Е.М. (2016) *Урбанофлора города Красноярска (сосудистые растения).* Красноярск, 373 с. [Antipova S. V., Antipova E. M. (2016) *Urban flora of Krasnoyarsk (vascular plants).* Krasnoyarsk, 373 p. (in Russian)]
- Безделева Т.А. (1996) *Caryophylloideae. Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 8.* СПб., Наука, с. 94–125 [Bezdeleva T. A. (1996) *Caryophylloideae. Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 8.* St. Petersburg, Nauka, p. 94–125 (in Russian)]
- Брыков И. И. (1830) Список растений, произрастающих в горах Алтайских. *Указатель открытий по физике, химии, естественной истории и технологии, издаваемый Николаем Щегловым*, 7(1): 352–362 [Brykov I. I. (1830) List of plants vegetating in the Altai Mountains. *Index of discoveries in physics, chemistry, natural history and technology, published by Nikolai Shcheglov* [Ukazatel' otkrytii po fizike, khimii, estestvennoi istorii i tekhnologii, izdavaemyi Nikolaem Shcheglovym], 7(1): 352–362 (in Russian)]
- Бузунова И. О. (2001) *Cerasus Mill. Флора Восточной Европы. Т. 10.* СПб., Мир и Семья-95, с. 596–601 [Buzunova I. O. (2001) *Cerasus Mill. Flora of Eastern Europe. Vol. 10.* St. Petersburg, Mir i Semya-95, p. 596–601 (in Russian)]
- Власова Н.В. (1987) *Convallaria L. Флора Сибири. Т. 4.* Новосибирск, Наука, с. 112 [Vlasova N. V. (1987) *Convallaria L. Flora of Siberia. Vol. 4.* Novosibirsk, Nauka, p. 112 (in Russian)]
- Григорьев Ю.С. (1953) *Convolvulaceae Juss. Флора СССР. Т. 19.* Москва, Ленинград, АН СССР, с. 1–37 [Grigoryev Yu. S. (1953) *Convolvulaceae Juss. Flora of the USSR. Vol. 19.* Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences, p. 1–37 (in Russian)]
- Горшкова С.Г. (1936) *Saponaria L. Флора СССР. Т. 6.* Москва, Ленинград, АН СССР, с. 861–869 [Gorshkova S. G. (1936) *Saponaria L. Flora of the USSR. Vol. 6.* Moscow, Leningrad, USSR Academy of Sciences, p. 861–869 (in Russian)]
- Губанов И. А. (1994) *Inula L. Флора европейской части СССР. Т. VII.* СПб., Наука, с. 80–87 [Gubanov I. A. (1994) *Inula L. Flora of the European part of the USSR. Vol. 7.* St. Petersburg, Nauka, p. 80–87 (in Russian)]
- Дускабилов Т., Дускабилова Т.И. (2023) *Плодовые косточковые культуры на юге Средней Сибири.* Красноярск, Город, 232 с. [Duskabilov T., Duskabilova T. I. (2023) *Stone fruit crops in the south of Central Siberia.* Krasnoyarsk, Gorod, 232 p. (in Russian)]
- Золотухин Н.И., Сахневич М.Б., Лукашева М.А. (2021) Инвазионные древесные растения в окрестностях села Яйлю (Алтайский заповедник). *Полевые исследования в Алтайском биосферном заповеднике*, 3: 84–107 [Zolotukhin N. I., Sakhnevich M. B., Lukasheva M. A. (2021) Invasive tree plants in the vicinity of the village Yaylu (Altaysky Reserve). *Field Studies in the*

Altai Biosphere Reserve [Polevye issledovaniya v Altaiskom biosfernom zapovednike], 3: 84–107 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю. (2010) О распространении видов рода *Calystegia* R. Br. (Convolvulaceae) в Сибири. *Растительный мир Азиатской России*, 1(5): 25–28 [Zykova E. Yu. (2010) On distribution of *Calystegia* R. Br. (Convolvulaceae) species in Siberia. *Flora and Vegetation of Asian Russia* [Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii], 1(5): 25–28 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю. (2019) Адвентивная флора Новосибирской области. *Acta Biologica Sibirica*, 5(4): 127–140 [Zykova E. Yu. (2019) Alien flora of the Novosibirsk Region. *Acta Biologica Sibirica*, 5(4): 127–140 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю. (2024) Дополнения к чужеродной флоре Республики Алтай. *Растительный мир Азиатской России*, 17(2): 139–145 [Zykova E. Yu. (2024) Additions to the alien flora of the Republic of Altai. *Flora and Vegetation of Asian Russia* [Rastitel'nyi mir Aziatskoi Rossii], 17(2): 139–145 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю., Шауло Д. Н. (2025) Новинки во флоре Южной Сибири. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 130(3): 73–75 [Zykova E. Yu., Shauro D. N. (2025) Novelties to the flora of Southern Siberia. *Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Series* [Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii], 130(3): 73–75 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю., Шауло Д. Н. (2021) Новые и редко встречающиеся виды во флоре Новосибирской области. *Turczaninowia*, 24(2): 19–27 [Zykova E. Yu., Shauro D. N. (2021) New and rare species in the flora of the Novosibirsk Region. *Turczaninowia*, 24(2): 19–27 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю., Шауло Д. Н. (2023) Флористические находки в Новосибирской области. *Turczaninowia*, 26(4): 22–26 [Zykova E. Yu., Shauro D. N. (2023) Floristic findings in the Novosibirsk Region. *Turczaninowia*, 26(4): 22–26 (in Russian)]

Зыкова Е. Ю., Шауло Д. Н., Панкова Т. В. (2025) Новые данные по чужеродной флоре Южной Сибири. *Turczaninowia*, 28(1): 102–107 [Zykova E. Yu., Shauro D. N., Pankova T. V. (2025) New data on alien flora of Southern Siberia. *Turczaninowia*, 28(1): 102–107 (in Russian)]

Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) (2008) Иркутск, Иркутский государственный университет, 328 с. [Check-list of the vascular flora of the Irkutsk region (2008) Irkutsk, Irkutsk State University, 328 p. (in Russian)]

Кудряшова Г. Л. (2001) Saxifragaceae Juss. *Флора Восточной Европы. Т. 10*. СПб., Мир и Семья-95, с. 285–301 [Kudryashova G. L. (2001) Saxifragaceae Juss. *Flora of Eastern Europe. Vol. 10*. St. Petersburg, Mir i Semya-95, p. 285–301 (in Russian)]

Ломоносова М. Н. (2007) Poaceae (Gramineae). *Определитель растений Республики Тывы*. Новосибирск, СО РАН, с. 609–657 [Lomonosova M. N. (2007) Poaceae (Gramineae). *Plant identification guide for the Republic of Tyva*. Novosibirsk, SB RAS, p. 609–657 (in Russian)]

Науменко Н. И. (2008) *Флора и растительность Южного Зауралья*. Курган, Издательство Курганского государственного университета, 512 с. [Naumenko N. I. (2008) *On the flora and vegetative cover of the Southern Zauralye*. Kurgan, Kurgan University Press, 512 p. (in Russian)]

Никифорова О. Д. (1997) *Myosotis* L. *Флора Сибири. Т. 11*. Новосибирск, Наука, с. 119–131 [Nikiforova O. D. *Myosotis* L. *Flora of Siberia. Vol. 11*. Novosibirsk, Nauka, p. 119–131 (in Russian)]

- Пешкова Г.А. (1994) *Hordeum* L. *Флора Сибири*. Т. 2. Новосибирск, Наука, с. 55–58 [Peshkova G. A. (1994) *Hordeum* L. *Flora of Siberia*. Vol. 2. Novosibirsk, Nauka, p. 55–58 (in Russian)]
- Ревердатто В.В. (1964) *Флора Красноярского края. Gramineae. Вып. 2*. Томск, ТГУ, 139 с. [Reverdatto V. V. (1964) *Flora of Krasnoyarsk Krai. Gramineae. Issue 2*. Tomsk, Tomsk University Press, 139 p. (in Russian)]
- Рупышев Ю.А., Рупышева Л.Э. (2020) Свод дополнений и изменений к флоре Республики Бурятия с 2001 по 2020 годы. *Turczaninowia*, 23(4): 72–82 [Rupyshev Yu. A., Rupysheva L. E. (2020) Set of additions and changes to Check-list of the flora for the Republic of Buryatia between 2001 to 2020. *Turczaninowia*, 23(4): 72–82 (in Russian)]
- Силантьева М.М. (2013) *Конспект флоры Алтайского края. 2-е изд.* Барнаул, Издательство АГУ, 520 с. [Silantyeva M. M. (2013) *Check-list of the flora of the Altai Territory. Second edition*. Barnaul, Altai State University Publ., 520 p. (in Russian)]
- Сонникова А.Е. (2012) *Сосудистые растения национального парка «Шушенский бор»*. Абакан, ООО «Кооператив «Журналист», 338 с. [Sonnikova A. E. (2012) *Vascular plants of the Shushensky Bor National Park*. Abakan, Kooperativ Zhurnalist LLC, 338 p. (in Russian)]
- Степанов Н.В. (2016) *Сосудистые растения Приенисейских Саян*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 252 с. [Stepanov N. V. (2016) *Vascular plants of the Yenisey Sayan*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 252 p. (in Russian)]
- Стрельникова Т.О. (2023) Rosaceae Juss. *Флора Кемеровской области*. Новосибирск, СО РАН, с. 269–285 [Strelnikova T. O. (2023) Rosaceae Juss. *Flora of the Kemerovo Region*. Novosibirsk, SB RAS, p. 269–285 (in Russian)]
- Суткин А.В. (2022) К вопросу создания «Черной книги растений Байкальской Сибири». *Фитоинвазии: остановить нельзя сдаваться. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Москва, Ботанический сад биологического факультета МГУ, 10–11 февраля 2022 г.)*. Москва, МГУ, с. 222–228 [Sutkin A. V. (2022) To the question of creating “The Black Book of plants in Baikal Siberia”. *Phytoinvasions: can we stop them or need to give up? Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical conference (Moscow, Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University, February 10–11, 2022)*. Moscow, Moscow University Press, p. 222–228 (in Russian)]
- Тупицына Н.Н., Шауло Д.Н., Гуреева И.И. (2017) *История флористических исследований Средней Сибири*. Красноярск, Сибирский федеральный университет, 202 с. [Tupitsyna N. N., Shaulo D. N., Gureeva I. I. (2017) *History of floristic studies of Central Siberia*. Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 202 p. (in Russian)]
- Хозяинова Н.В. (2017) Caryophyllaceae Juss. *Определитель сосудистых растений Тюменской области*. Тюмень, ООО «РГ Проспект», с. 356–376 [Khozyainova N. V. (2017) Caryophyllaceae Juss. *Identification guide of vascular plants of the Tyumen Region*. Tyumen, LLC “RG Prospect”, p. 356–376 (in Russian)]
- Цвелев Н.Н. (1976) *Злаки СССР*. Ленинград, Наука, 788 с. [Tzvelev N. N. (1976) *Cereals of the USSR*. Leningrad, Nauka, 788 p. (in Russian)]
- Цвелев Н.Н. (1994) *Cosmos* Cav. *Флора европейской части СССР. Т. VII*. СПб., Наука, с. 39 [Tzvelev N. N. (1994) *Cosmos* Cav. *Flora of the European part of the USSR. Vol. 7*. St. Petersburg, Nauka, p. 39 (in Russian)]

Цвелев Н.Н. (2001) *Prunus* L. *Флора Восточной Европы. Т. 10.* СПб., Мир и Семья-95, с. 606–610 [Tzvelev N.N. (2001) *Prunus* L. *Flora of Eastern Europe. Vol. 10.* St. Petersburg, Mir i Semya-95, p. 606–610 (in Russian)]

Цвелев Н.Н. (2004) *Corylus* L. *Флора Восточной Европы. Т. 11.* Москва, СПб., ООО «Товарищество научных изданий КМК», с. 92–95 [Tzvelev N.N. (2004) *Corylus* L. *Flora of Eastern Europe. Vol. 11.* Moscow, St. Petersburg, KMK Scientific Press, p. 92–95 (in Russian)]

Черепнин Л.М. (1959) *Флора южной части Красноярского края. Вып. 2.* Красноярск, Издательство КГПИ, 240 с. [Cherepnin L.M. (1959) *Flora of the southern part of Krasnoyarsk Krai. Issue 2.* Krasnoyarsk, KSPI, 240 p. (in Russian)]

Шауло Д.Н. (1997) *Cosmos* Cav. *Флора Сибири. Т. 13.* Новосибирск, Наука, с. 63–64 [Shaulo D.N. (1997) *Cosmos* Cav. *Flora of Siberia. Vol. 13.* Novosibirsk, Nauka, p. 63–64 (in Russian)]

Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Ломоносова М.Н., Тупицына Н.Н., Шикалова Е.А., Шмаков А.И., Панкова Т.В., Степанов Н.В. (2024) Новые и редкие растения в южных районах Западной и Средней Сибири. *Turczaninowia*, 27(2): 60–70 [Shaulo D.N., Zyкова E. Yu., Lomonosova M.N., Tupitsyna N.N., Shikalova E.A., Shmakov A.I., Pankova T.V., Stepanov N.V. (2024) New and rare plants in the southern regions of Western and Central Siberia. *Turczaninowia*, 27(2): 60–70 (in Russian)]

Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Шмаков А.И. (2023а) Адвентивные виды во флоре Тывы. *Turczaninowia*, 26(1): 13–25 [Shaulo D.N., Zyкова E. Yu., Shmakov A.I. (2023a) Adventive species in the flora of Tyva. *Turczaninowia*, 26(1): 13–25 (in Russian)]

Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Каракулов А.В., Анкипович Е.С. (2023б) Новые данные о распространении чужеродных видов на юге Сибири (Красноярский край, Новосибирская область, Республика Хакасия, Республика Алтай). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 16(4): 420–429 [Shaulo D.N., Zyкова E. Yu., Karakulov A.V., Ankipovich E.S. (2023b) New data on distribution of alien species in South Siberia (Krasnoyarsk Krai, Novosibirsk Oblast, the Republic of Khakassia, the Altai Republic). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 16(4): 420–429 (in Russian)]

Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Шмаков А.И., Тупицына Н.Н., Артемов И.А., Сонникова А.Е., Самбуу А.Д., Эрст А.С., Каракулов А.В. (2022) Флористические находки в Тыве и на юге Красноярского края (бассейн Верхнего Енисея). *Turczaninowia*, 25(1): 166–174 [Shaulo D.N., Zyкова E. Yu., Shmakov A.I., Tupitsyna N.N., Artemov I.A., Sonnikova A.E., Sambuu A.D., Erst A.S., Karakulov A.V. (2022) Floristic findings in the Republic of Tuva and in the south of the Krasnoyarsk Territory (Upper Yenisei basin). *Turczaninowia*, 25(1): 166–174 (in Russian)]

Шауло Д.Н., Зыкова Е.Ю., Шмаков А.И., Тупицына Н.Н., Сонникова А.Е., Шанмак Р.Б., Халбы М.О., Самбуу А.Д., Анкипович Е.С. (2020) Адвентивные виды во флоре Верхнего Енисея. *Turczaninowia*, 23(2): 49–58 [Shaulo D.N., Zyкова E. Yu., Shmakov A.I., Tupitsyna N.N., Sonnikova A.E., Shanmak R.B., Chalby M.O., Sambuu A.D., Ankipovich E.S. (2020) Adventive species in the flora of the Upper Yenisei. *Turczaninowia*, 23(2): 49–58 (in Russian)]

Эбель А.Л. (2012) *Конспект флоры северо-западной части Алтае-Саянской провинции.* Кемерово, КРЭОО «Ирбис», 568 с. [Ebel A.L. (2012) *Synopsis of the flora of north west part of Altai-Sayan Province.* Kemerovo, Kemerovo Regional Environmental Public Organization “Irbis”, 568 p. (in Russian)]

Эбель А.Л., Стрельникова Т.О., Куприянов А.Н., Аненхонов О.А., Анкипович Е.С., Антипова Е.М., Верхозина А.В., Ефремов А.Н., Зыкова Е.Ю., Михайлова С.И., Пликина Н.В., Ря-

бобол С. В., Силантьева М. М., Степанов Н. В., Терехина Т. А., Чернова О. Д., Шауло Д. Н. (2014) Инвазионные и потенциально инвазионные виды Сибири. *Бюллетень Главного ботанического сада*, 1: 52–62 [Ebel A. L., Strelnikova T. O., Kupriyanov A. N., Anenkhonov O. A., Ankipovich E. S., Antipova E. M., Verkhozina A. V., Efremov A. N., Zyкова E. Y., Mikhailova S. I., Plikina N. V., Ryabovol S. V., Silantieva M. M., Stepanov N. V., Terekhina T. A., Chernova O. D., Shaulo D. N. (2014) Invasive and potentially invasive species in Siberia. *Bulletin of the Main Botanical Garden* [Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada], 1: 52–62 (in Russian)]

Bánki O., Roskov Y., Döring M., Ower G., Hernández Robles D. R., Plata Corredor C. A., et al. (2023) *Catalogue of Life Checklist* (Version 2023–10–16)

Convallaria majalis L. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025–04–09. URL: <https://www.gbif.org/ru/species/7459480>

Cosmos bipinnatus Cav. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025–06–18. URL: <https://www.gbif.org/species/3098912>

Inula helenium L. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025–06–18. URL: <https://www.gbif.org/species/3148340>

Kuzmin I. V. (2022) New “Black-list” of flora of Tyumen Region (West Siberia). *Phytoinvasions: can we stop them or need to give up? Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical conference (Moscow, Botanical Garden of Lomonosov Moscow State University, February 10–11, 2022)*. Moscow, Moscow University Press, p. 172–175

Prunus domestica L. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025–03–29. URL: <https://www.gbif.org/ru/species/7931731>

Saponaria officinalis L. in GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025–06–18. URL: <https://www.gbif.org/species/3085360>

EDN: KEGTFH

УДК 582.682.6 + 575.22

Differentiation of South Siberian Populations of *Corydalis bracteata* Ssensu Lato Based on the Data from Sequencing of Chloroplast DNA Sites, iPBS Markers, and Morphology of Underground Organs

Kseniya K. Ryabova^{a, b*}, Irina E. Yamskikh^a,
Nikolay V. Stepanov^a and Maksim G. Kutsev^c

^a*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*Federal Research Center*

“Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

^c*Altai State University*

Barnaul, Russian Federation

Received 17.05.2026, received in revised form 23.06.2026, accepted 24.06.2026

Abstract. This study examines the morphology of underground organs and the genetic diversity of *Corydalis bracteata* s. l. populations growing in plant communities of the Eastern Sayan, Western Sayan, Khamar-Daban, Kuznetsk Alatau, and Altai. Morphological analysis revealed the division of the populations into two groups. The presence of a large additional tuber in the axil of the basal scale and the plagiotropic orientation of the stolon bring the plants from the Eastern Sayan, Western Sayan, and Baikal populations closer to the recently described species *Corydalis talpina* Stepanov and *C. bombylina* Stepanov. The second group consists of *C. bracteata* populations growing in the Altai, Kuznetsk Alatau, and Western Sayan (Borus Range). This group is characterized by the absence of an additional tuber and an orthotropic stolon orientation. These results are supported by the iPBS analysis of the genetic variability of *Corydalis* populations. High values of the population subdivision coefficient ($G_{st} = 0.3626$ %) indicate the presence of different species within the total sample. The division into two groups was also demonstrated by constructing a similarity dendrogram and clustering genotypes using a Bayesian approach in the software STRUCTURE. Sequencing of chloroplast DNA (*atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36*, *trnS-trnG-trnG*) from the type specimens of *C. talpina*

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ryabova.kseniya.k@mail.ru

ORCID: 0009-0008-0896-4249 (Ryabova K.); 0000-0003-1424-9547 (Yamskikh I.); 0000-0002-0692-8796 (Stepanov N.); 0000-0003-2284-6851 (Kutsev M.)

and *C. bombylina* and the Altai specimen of *C. bracteata* revealed species-specific single- and dinucleotide substitutions distinguishing these species. The congruent results of morphological and genetic analyses indicate differentiation among yellow-flowered *Corydalis* populations from Southern Siberia initially assigned to *C. bracteata* and point to the morphological and genetic distinctness of the group with an additional tuber. This conclusion is supported by the analysis of material from nine herbarium collections, which revealed that the Yenisei River serves as the boundary between the distributions of the two morphological forms of yellow-flowered *Corydalis*.

Keywords: *Corydalis bracteata*, *Corydalis talpina*, *Corydalis bombylina*, Fumarioidae, iPBS markers, Papaveraceae, genetic diversity, *atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36*, *trnS-trnG-trnG*.

Acknowledgements. The study was conducted within the framework of the state assignment of the Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences” on the topic “Genomic, population, and metagenomic studies of forest biocenoses. Taxonomic and phylogenetic analysis of plant communities of forest ecosystems” No. FWES 2025 0015.

Citation: Ryabova K.K., Yamskikh I.E., Stepanov N.V., Kutsev M.G. Differentiation of South Siberian populations of *Corydalis bracteata* sensu lato based on the data from sequencing of chloroplast DNA sites, iPBS markers, and morphology of underground organs. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 227–244. EDN: KEGTFH



Дифференциация южносибирских популяций *Corydalis bracteata* sensu lato на основе данных секвенирования участков хлоропластной ДНК, iPBS маркеров и морфологии подземных органов

К. К. Рябова^{а,б}, И. Е. Ямских^а,
Н. В. Степанов^а, М. Г. Куцев^в

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бФедеральный исследовательский центр
«Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

^вАлтайский государственный университет
Российская Федерация, Барнаул

Аннотация. В работе проведено изучение морфологии подземных органов и генетического разнообразия популяций *Corydalis bracteata* s. l., произрастающих в растительных сообществах Восточного Саяна, Западного Саяна, Хамар-Дабана, Кузнецкого Алатау, Алтая. В ходе морфологического анализа выявлено разделение совокупности популяций на две группы. Наличие крупного дополнительного клубенька в пазухе прикорневой чешуи,

плагиотропное расположение столона сближают особи из восточносаянских, западносаянских и байкальской популяций с недавно описанными видами *Corydalis talpina* Stepanov и *C. bombylina* Stepanov. Вторую группу образуют популяции *C. bracteata*, произрастающие на Алтае, в Кузнецком Алатау, Западном Саяне (хр. Борус). Для данной группы отмечено отсутствие дополнительного клубенька и ортотропное расположение столона. Эти результаты подтверждаются и проведенным iPBS анализом генетической изменчивости популяций хохлатки. Высокие значения коэффициента подразделённости популяций ($G_{st} = 0,3626 \%$) свидетельствуют о наличии в общей выборке разных видов. Разделение на две группы также продемонстрировано при построении дендрограммы сходства и кластеризации генотипов с использованием байесовского подхода в программе STRUCTURE. Секвенирование последовательностей хлоропластной ДНК (*atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36*, *trnS-trnG-trnG*) типовых образцов *C. talpina* и *C. bombylina* и алтайского образца *C. bracteata* показало наличие видоспецифичных одно- и двунуклеотидных замен, отличающих данные виды друг от друга. Согласованные результаты морфологического и генетического анализов свидетельствуют о дифференциации популяций желтоцветковых хохлаток из Южной Сибири, изначально относимых к виду *C. bracteata*, и указывают на морфологическую и генетическую обособленность группы хохлаток с дополнительным клубеньком. Этот тезис подтверждает анализ материала из 9 гербарных коллекций, который выявил, что границей распространения двух морфологических форм желтоцветковых хохлаток является р. Енисей.

Ключевые слова: *Corydalis bracteata*, *Corydalis talpina*, *Corydalis bombylina*, Fumarioidae, iPBS маркеры, Paraveraseae, генетическое разнообразие, *atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36*, *trnS-trnG-trnG*.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ КНЦ СО РАН по теме «Геномные, популяционные и метагеномные исследования лесных биоценозов. Таксономический и филогенетический анализ растительных сообществ лесных экосистем» № FWES 2025 0015.

Цитирование: Рябова К.К. Дифференциация южносибирских популяций *Corydalis bracteata* sensu lato на основе данных секвенирования участков хлоропластной ДНК, iPBS маркеров и морфологии подземных органов / К.К. Рябова, И.Е. Ямских, Н.В. Степанов, М.Г. Куцев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 227–244. EDN: KEGTFH

Введение

Corydalis bracteata sensu lato – много-летний клубневой геофит, эфемероид из семейства Paraveraseae, имеющий удлинённый побег с 2–3 ассимилирующими листьями и верхушечным соцветием – многоцветковой кистью. Ранней весной из зимующего (материнского) клубня выходит стolon, рас-

полагающийся ортотропно или плагиотропно. Зачатки годичного побега до его выхода на поверхность прикрывает прикорневая чешуя. Материнский клубень нарастает изнутри, а старая оболочка превращается в прозрачные чешуи. В пазухе прикорневого листа иногда формируется дополнительный дочерний клубень шаровидной или вытянутой

формы. Вид *C. bracteata* (Stephan ex Willd.) Pers. описан с Алтая (Безделева, 1996, 2010).

Карл Фридрих фон Ледебур впервые обнаружил неоднородность вида *C. bracteata*, описав еще один нижееннисейский эндемичный вид из окрестностей города Туруханск (Красноярский край) с цельнокрайними эллиптическими прицветниками – *Corydalis gracilis* Ledeb. (Ledebour, 1842; Михайлова, 2008). На территории Красноярского края также произрастают *C. bombylina* Stepanov – хохлатка шмелиная и *C. talpina* Stepanov – хохлатка кротовая. Виды описаны: первый – из окрестностей пос. Танзыбей (Ермаковский район), второй – из местонахождения близ города Красноярска (пойма ручья Лалетино) (Степанов, 2015).

C. bombylina и *C. talpina* отличаются от *C. bracteata* наличием дополнительного клубня в пазухе чешуевидного листа и способностью к вегетативному размножению. Образование таких клубней также отмечает Т.А. Безделева у близкородственного вида из секции *Corydalis* – *C. remota* Fisch. ex Maxim. и выделяет две жизненные формы: клубневой геофит (столон всегда растет ортотропно и имеет длину 1–3 см) и столонно-клубневой геофит, когда плагиотропно растущий стolon переходит к ортотропному росту (Безделева, 2010). Данная жизненная форма, по данным автора, в редких случаях образует «клубень размножения» в пазухе прикорневой чешуи (Безделева, 1972, 1991).

Особи *C. talpina* имеют, как правило, крупные размеры, слабо надрезанные прицветники, веретеновидную форму дополнительного клубенька. Данный вид тяготеет к затененным, сырым участкам, встречается вдоль берегов ручьев и рек в черневых и таежно-черневых сообществах. Растения редко образуют густые разновозрастные куртины, не проявляют активности на сего-

тальных участках и, более того, не способны там устойчиво существовать, в отличие от *C. bombylina*. Хохлатка шмелиная характеризуется шаровидным дополнительным клубнем, более мелкими размерами, округло-эллиптическими зубчатыми прицветниками с клиновидным основанием (Степанов, 2015). Типовые образцы двух видов приведены на рис. 1.

До 2015 года в научной литературе доминировало мнение, что на юге Сибири произрастает лишь один вид желтоцветковой клубневой хохлатки – *Corydalis bracteata*. Однако детальная таксономическая ревизия, проведенная нами, выявила, что таксономическое разнообразие хохлаток на юге Сибири было существенно недооценено. В настоящее время *C. bombylina* и *C. talpina* признаны самостоятельными видами с сибирскими ареалами, согласно базам данных POWO (Govaerts et al., 2021) и GBIF (GBIF Secretariat, 2023).

В последние годы для решения таксономических проблем, наряду с морфологическими, активно используются молекулярно-генетические подходы, которые включают как изучение последовательностей ДНК, так и популяционно-генетические исследования. Оценка генетического полиморфизма популяций необходима для определения их генетического потенциала и играет ключевую роль в сохранении биоразнообразия и реконструкции филогенеза. Большое значение при проведении популяционных исследований имеют методы фрагментного анализа ДНК, одним из которых является метод амплификации iPBS (inter PBS amplification), основанный на использовании праймеров, комплементарных участкам связывания тРНК (Primer Binding Site, PBS) в последовательностях ретротранспозонов. Данный метод не требует предварительного знания последовательно-



Рис. 1. Типовые образцы *C. bombylina* и *C. talpina*

Fig. 1. Type specimens of *C. bombylina* and *C. talpina*

сти ДНК (Kalendar et al., 2010). Полученные паттерны ПЦР-продуктов являются сорто- и видоспецифичными.

Цель настоящего исследования – морфолого-генетический анализ желтоцветковых клубневых хохлаток (*Corydalis bracteata* s. l.), произрастающих в горах Южной Сибири.

Материалы и методы

На первом этапе исследований была составлена карта распространения *C. bracteata* s. l. в горах Южной Сибири. Для этого были использованы материалы из 9 гербарных коллекций (табл. 1). Нанесение координат на карту осуществлялось с использованием пакета утилит «ggmap» (Kahle et al., 2019) для язы-

ка программирования R версии 3.6.2 (R Core Team, 2013).

Для выявления различий в последовательностях ДНК между тремя изучаемыми видами были секвенированы следующие участки хпДНК: *atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36* и *trnS-trnG-trnG*. Для секвенирования были использованы типовые образцы *C. bombylina* и *C. talpina*, а также образец *C. bracteata*, произрастающий в окрестностях г. Белокуриха. Используемые праймеры приведены в табл. 2.

Полимеразную цепную реакцию проводили в 50 мкл реакционной смеси с помощью набора Биомастер HS-Taq ПЦР-Color 2x (ООО «Биолабмикс», г. Новосибирск) в следующем составе на один образец: 25 мкл БиоМастер

Таблица 1. Количество нанесенных на карту образцов *C. bracteata* s. l. из гербарных коллекций
Table 1. The number of mapped specimens of *C. bracteata* s. l. from herbarium collections

Гербарий, город	Акроним	Количество нанесенных точек на карту
Гербарий Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета, г. Барнаул	ALTB	43
Гербарий им. проф. В. И. Смирнова Иркутского госуниверситета, г. Иркутск	IRKU	12
Гербарий Сибирского федерального университета, г. Красноярск	KRSU	12
Гербарий отдела экологии и растительных ресурсов ИАЭ СО РАН, г. Кемерово	KUZ	27
Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета, г. Москва	MW	41
Гербарий высших растений, лишайников и грибов им. проф. М. Г. Попова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, г. Новосибирск	NS, NSK	43
Гербарий Саяно-Шушенского государственного природного биосферного заповедника, пос. Шушенское	SSHZ	12
Гербарий Национального парка «Красноярские столбы», г. Красноярск	STOLBY	1
Гербарий проф. П. Н. Крылова Томского государственного университета, г. Томск	TK	8

Таблица 2. Праймеры и их последовательности, используемые для секвенирования участков ДНК видов рода *Corydalis*

Table 2. Primers and their sequences used for DNA sequencing of species of the genus *Corydalis*

Участок	Пары праймеров	Последовательность 5'–3', (длина)	Источник
<i>atpB-rbcL</i>	atpBF	AGTAGTAGGATTGATTCTCA, (20)	Miikeda et al., 2006
	rbcLR	CAACACTTGCTTTAGTCTCT, (20)	
<i>rpoB-trnC</i>	rpoBF	CCTTGATCAATGAACCTACAAAATC, (25)	Miikeda et al., 2006
	trnCR	ATTTGCAGTCCTCTGCCTTAC, (21)	
<i>rpl14-rps8-infA-rpl36</i>	rpL14	AAGGAAATCCAAAAGGAACTCG, (22)	Shaw et al., 2007
	rpL36	GGRTTGGAACAAATTACTATAATTTCG, (26)	
<i>trnS-trnG-trnG</i>	trnS (GCU)	AACTCGTACAACGGATTAGCAATC, (24)	Shaw et al., 2007
	trnG (UUC)	GAATCGAACCCGCATCGTTAG, (21)	

HS-Taq ПЦР-Color (2×); 21 мкл ddH₂O; 2 мкл ДНК (200–400 нг/мкл); 1 мкл 10 mM прямого праймера; 1 мкл 10 mM обратного праймера. Программа амплификации: 95 °C (5 мин); 35 циклов: 95 °C (20 с), 53 °C (30 с), 72 °C (30 с); 72 °C (7 мин). Определение нуклеотидных последовательностей проводили методом Сэн-

гера на секвенаторе Hono 1616 (лаборатория геномных исследований и биотехнологии ФИЦ КНЦ СО РАН). Электроферограммы были проанализированы с помощью программы Chromas (Technelysium, 2024).

Изначально нами целенаправленно не производилось деления популяций на от-

дельные виды в целях определения видоспецифичных морфологических и генетических маркеров. Рассматривалась единая группа 14 популяций *C. bracteata* s. l. (табл. 3). Для морфологического анализа измерялось

не менее 30 особей. Генетический полиморфизм хохлаток изучен на примере 10 популяций, произрастающих на северных отрогах Алтая (БЕЛ), в северо-западной части (КЕМ) и на восточном макросклоне (КОМ)

Таблица 3. Характеристика мест произрастания популяций *C. bracteata* s. l.

Table 3. Characteristics of the growth sites of *C. bracteata* s. l. populations

Обозначение	Место	Название сообщества, ассоциация	Координаты
Алтайский край			
БЕЛ	Смоленский район, окр.г. Белокуриха	Смешанный лес разнотравно-орляковый	51°54'59.0" 84°57'38.2"
Кемеровская область			
КЕМ	Кемеровский район, окр.г. Кемерово	Пихтово-осиновый лес разнотравно-папоротниковый	55°28'13.3" 86°14'06.1"
Республика Хакасия			
КОМ	Ширинский район, окр. пос. Коммунар	Кедрово-пихтовое редколесье	54°20'50.8" 89°17'35.1"
Красноярский край			
ШБ	Шушенский район, Национальный парк «Шушенский бор», экотропа на г. Борус	Смешанный темнохвойный лес с примесью березы	52°48'59.5" 91°28'26.2"
BC1	Емельяновский район, окр.с. Зелеевское	Пихтарник с примесью березы и осины разнотравно-анемоново-папоротниковый	56°11'17.3" 91°54'58.4"
BC2	Емельяновский район, окр.с. Известковый	Березово-пихтовый лес разнотравно-крупнотравный	55°59'55.9" 92°06'22.1"
BC3	Окр.г. Красноярск, пойма руч. Лалетина	Осиново-березовый лес папоротниково-высокотравно-разнотравный	55°57'39.1" 92°44'52.7"
BC4	Емельяновский район, окр.д. Крутая	Смешанный сосново-елово-березовый лес осочково-разнотравный	56°15'32.6" 92°27'07.8"
BC5	Емельяновский район, окр.с. Арейское	Сосново-березовый лес разнотравный	56°04'54.1" 92°27'40.4"
ЗС1	Ермаковский район, окр.п. Танзыбей, хр. Веховой	Черновой осинник крупнотравно-широкотравно-папоротниковый	53°10'37.0" 92°53'54.4"
ЗС2	Ермаковский район, пойма Аллеева ключа	Пойменный черновой ивняк широкотравно-папоротниковый	53°04'8.31" 93°07'1.43"
ЗС3	Ермаковский район, окрестности смотровой площадки природного парка «Ергаки»	Субальпийское пихтовое редколесье	52°52'31.5" 93°15'36.3"
ЗС4	Ермаковский район, кордон Таловка природного парка «Ергаки»	Лиственично-березовый лес осочково-разнотравный	52°20'53.2" 93°10'24.7"
Иркутская область			
ХД	Слюдянский район, 10 км от д. Выдрино, пойма реки Снежная	Тополово-березовый лес широкотравно-страусниковый	51°23'56.1" 104°38'51.3"

Кузнецкого Алатау, северо-западной части Восточного Саяна (BC4–BC5), западной (ШБ) и северо-восточной части Западного Саяна (ЗС1–ЗС4). Для сравнения также было использовано 5 образцов *C. subjenisseensis* Е.М. Antipova – хохлатки приенисейской (CS), произрастающей на территории Восточного Саяна (Новоселовский район Красноярского края).

Для проведения популяционных исследований были собраны листовые пластинки 10 образцов растений из каждой популяции. Выделение ДНК проводилось с помощью набора DiamondDNA™ (ООО «Научно-производственная фирма «Алтай-биотех»). Предварительно на 2 образцах ДНК было протестировано 10 iPBS праймеров. В популяционном анализе использовались праймеры, дающие наибольшее количество фрагментов (табл. 4) (Kalendar et al., 2010).

Амплификацию проводили в 20 мкл реакционной смеси, включающей реактивы «набора для проведения ПЦР с HS-Taq (+MgCl₂)» (ООО «Биолабмикс», Новосибирск): 4 мкл «5х ПЦР-буфер (+MgCl₂)»; 4,5 мкл ddH₂O; 1,5 мкл MgCl₂ (50мМ); 0,4 мкл 50х смеси dNTP (10мМ каждого); 2 мкл ДНК (200–400 нг/мкл) и 2 мкл (10 мМ) праймера. Конечная концентрация MgCl₂ в смеси составляла 7,5 мМ. Программа амплификации: 95 °C (5 мин); 13 циклов:

95 °C (20 с), 55 °C (45 с, понижение температуры на 0,7 °C в каждом последующем цикле), 72 °C (90 с); 25 циклов: 95 °C (20 с), 44 °C (30 с), 72 °C (90 с); 72 °C (7 мин).

Разделение продуктов амплификации производилось в 1,3 % агарозном геле с добавлением бромистого этидия (в конечной концентрации 1 мкг/мл) в горизонтальной электрофорезной камере в 1-кратном ТАЕ-буфере при 180V. Визуализацию продуктов амплификации проводили в УФ-свете с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR (Bio-Rad, USA). Электрофореграммы анализировали с помощью программы Quantity One 1-D Analysis Software (<https://www.biorad.com>).

Обработку результатов анализа проводили с помощью программы Popgene version 1.32 (Yeh, Yang, 1999). Определяли: процент полиморфных локусов (*P*), генетическое разнообразие Нея (*I_o*), информационный индекс Шеннона (*H_e*), генетические дистанции Нея (*D*) (Nei, 1972), коэффициент подразделенности популяций (*G_{st}*). Дендрограмму сходства популяций строили при помощи компьютерной программы TFPGA version 1.3 (Miller, 1997) невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA – unweighted pair-group method using arithmetic average) со значением бутстрепа 5000.

Таблица 4. Праймеры и их последовательности, используемые для генетического исследования популяций *C. bracteata* s. l. iPBS методом

Table 4. Primers and their sequences used for the genetic study of populations of *C. bracteata* s. l. by the iPBS method

Праймер	Последовательность 5'–3', (длина)
iPBS 2074	GCTCTGATACCA, (12)
iPBS 2232	AGAGAGGCTCGGATACCA, (18)
iPBS 2386	CTGATCAACCCA, (12)
iPBS 2382	TGTTGGCTTCCA, (12)
iPBS 2385	CCATTGGGTCCA, (12)

Для оценки генетической структуры популяций на основе данных iPBS анализа также был использован байесовский подход (MCMC: Марковская цепь Монте-Карло), реализованный в программном обеспечении STRUCTURE версии 2.3.4. Использовалось длительное выгорание (Burn-In) 250 000 и MCMC 750 000 циклов. При проведении нескольких прогонов результаты были равнозначными, что говорит о стабильности результатов. Наиболее вероятное количество кластеров оценивалось с помощью оригинального метода (Pritchard et al., 2000) и статистики ΔK (Evanno et al., 2005). Количество возможных кластеров (K) проверялось от 1 до 15. Для визуализации результатов была использована веб-программа Structure Selector (<https://structureselector.com>).

Результаты

При описании новых видов *C. bombylina* и *C. talpina* было акцентировано внимание на образовании дополнительного клубенька

в пазухе чешуевидного листа, отличающего эти виды от *C. bracteata*. На первом этапе был проведен анализ распространения желтоцветковых клубневых хохлаток в горах Южной Сибири по материалам, взятым из гербарных коллекций. Было выявлено, что растения, имеющие дополнительный клубень, имеют ареал, отличный от бесклубеньковых растений: первые встречаются восточнее р. Енисей (вплоть до Байкала), в то время как бесклубеньковые распространены от Алтая до Енисея (рис. 2).

На втором этапе были секвенированы участки хпДНК типовых образцов *C. bombylina* и *C. talpina*, а также образца *C. bracteata*, произрастающего в окрестностях г. Белокуриха. Общая длина последовательностей составила 2364 нуклеотида. В качестве референсного образца использована последовательность *C. solida* (L.) Clairv. (GenBank VK063234). Позиции нуклеотидов указаны относительно этого референса (табл. 5).

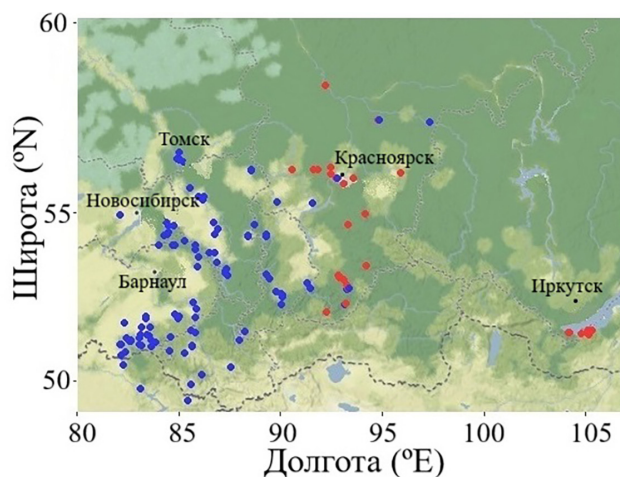


Рис. 2. Карта произрастания растений *C. bracteata* s. l., не образующих (окрашено синим) и образующих (красным) дополнительный клубень в пазухе прикорневой чешуи. Построена по данным из гербарных коллекций

Fig. 2. A map of the vegetation range of *C. bracteata* s. l. plants that do not form (colored in blue) and form (in red) an additional nodule in the axil of the basal scales. Built according to data from herbarium collections

В каждой изученной последовательности были обнаружены однонуклеотидные полиморфизмы. Вид *C. bracteata* однозначно диагностируется по замене цитозина на тимин в позиции 1056 межгенного спейсера *atpB-rbcL*. *C. bombylina* отличается по положению 129 в последовательности гена *rps8* (трансверсия цитозина на аденин). Наибольшее число видоспецифичных признаков отмечено для *C. talpina*: трансверсия гуанина на тимин в позиции 1222 межгенного спейсера *atpB-rbcL*, замена двух нуклеотидов АС на ТА в позициях 655–656 спейсера *rpoB-trnC* и замена тимина на гуанин в позиции 93 спейсера *trnS-trnG*. Таким образом мы видим, что последовательности хпДНК видов *C. bracteata* и *C. bombylina* отличаются двумя точечными мутациями (1 транзиция и 1 трансверсия), тогда как морфологически сходные *C. bombylina* и *C. talpina* демонстрируют большие различия: 3 трансверсии и одна замена двух нуклеотидов.

На следующем этапе исследований был проведен морфологический анализ подземных органов популяций изучаемых видов. Крупные дополнительные клубеньки в пазухе прикорневой чешуи обнаружены во всех популяциях, кроме алтайской (БЕЛ), кемеровской (КЕМ), хакасской (КОМ) и западносибирской (ШБ). Для данных популя-

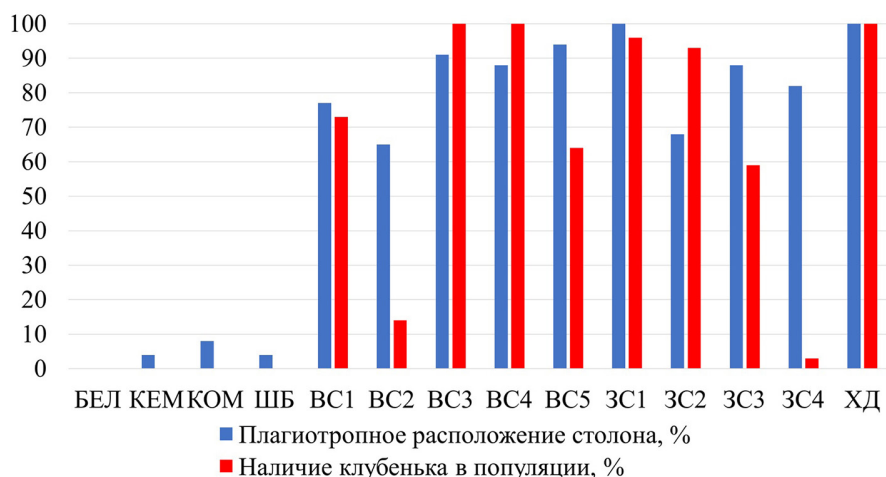
ций характерно ортотропное расположение столона между материнским клубнем и прикорневой чешуей (рис. 3), что может являться диагностическим признаком, как и наличие/отсутствие клубенька в пазухе прикорневой чешуи. Также выявлено, что для восточно- и западносибирской популяций ВС2 и ЗС4 дополнительный клубень образуется у 14 % и 3 % изученных особей соответственно, однако большинство растений имеют плагиотропный стolon. Данные популяции могут быть смешанными или собраны в момент начала образования клубенька. Полученные результаты подтверждают наличие географически обусловленной изменчивости по признаку наличия дополнительного клубенька и положению столона, что обосновывает необходимость дальнейшего таксономического изучения комплекса *C. bracteata* s. l. с привлечением популяционно-генетических методов.

Популяционно-генетические исследования проводились с использованием 10 популяций. В ходе iPBS анализа выявлен 96 фрагмент ДНК, процент полиморфизма которых суммарно составляет 94 %. Число амплифицированных фрагментов ДНК, в зависимости от праймера, варьировало от 17 (iPBS 2382) до 21 (iPBS 2386). Максимальный уровень полиморфизма ДНК зафиксирован при ис-

Таблица 5. Вариабельность последовательностей хпДНК типовых образцов видов *C. bombylina* и *C. talpina*, а также *C. bracteata* из окрестностей г. Белокуриха

Table 5. Variability of cpDNA sequences of type specimens of the species *C. bombylina* and *C. talpina*, as well as *C. bracteata* from the vicinity of Belokurikha

Участок	<i>atpB-rbcL</i>		<i>rpoB-trnC</i>	<i>rps8</i>	<i>trnS-trnG</i>
Положение относительно ВК063234 <i>C. solida</i>	1056	1222	655–656	129	93
<i>C. bombylina</i>	С	Г	АС	А	Т
<i>C. bracteata</i>	Т	Г	АС	С	Т
<i>C. talpina</i>	С	Т	ТА	С	Г

Рис. 3. Сравнительная характеристика популяций комплекса *C. bracteata* s. l.Fig. 3. Comparative characteristics of populations of the *C. bracteata* s. l. complex

пользовании праймеров iPBS 2074, iPBS 2232, iPBS 2385, iPBS 2386 и составляет 95 %.

Уровень выявляемого внутрипопуляционного генетического разнообразия средний (47–67 %). Показатели генетического полиморфизма максимальны для западносибирской популяции *C. bracteata* (ШБ, Шушенский район, Национальный парк «Шушенский бор», экотропа на г. Борус) ($P = 67\%$; $H_e = 0,23$; $I_o = 0,35$). Минимальные значения отмечены для западносибирской ЗС4 (Ермаковский район, кордон Таловка природного парка «Ергаки») ($P = 47\%$; $H_e = 0,15$; $I_o = 0,22$) (табл. 6, 7).

Общий коэффициент подразделенности популяций (G_{st}) составляет 0,3626. Согласно данному показателю, на долю межпопуляционного разнообразия приходится 36 %, а изученные популяции демонстрируют очень высокую степень дифференциации по классификации С. Райта (Wright, 1943), характерную для отдельных видов.

На дендрограмме, построенной на основе iPBS маркеров, достоверно обособляются бесклубеньковые популяции, относимые нами далее к *C. bracteata* (БЕЛ, КЕМ, КОМ,

ШБ) с бутстреп-поддержкой – 91 % (рис. 4). Внутри группы *C. bracteata* достоверное объединение демонстрируют западносибирские популяции (БЕЛ, КЕМ, КОМ), а обособленное положение занимает западносибирская ШБ (хр. Борус).

В группе популяций с дополнительным клубеньком не происходит четкого разделения на кластеры. Генетически близкими являются красноярские популяции ВС4 и ВС5, а остальные демонстрируют высокую гетерогенность, о чем свидетельствуют невысокие значения бутстреп-поддержки узлов. Однако популяция ЗС4, произрастающая на кордоне Таловка природного парка «Ергаки», отделяется от группы клубеньковых популяций и, вероятно, может относиться к виду *C. bombylina*.

При анализе генетических дистанций Нея также отмечается разделение на две группы, генетические расстояния между которыми изменяются от 0,13 до 0,26. Внутри группы популяций БЕЛ, КЕМ, КОМ, ШБ, не имеющих дополнительного клубенька, значения генетических дистанций варьируют от 0,10 до 0,17, а внутри группы

Таблица 6. Сравнительная характеристика фрагментов ДНК популяций комплекса *C. bracteata* s. l. на основе iPBS анализаTable 6. Comparative characteristics of DNA fragments from populations of the *C. bracteata* s. l. complex based on iPBS analysis

iPBS-праймеры	Число полиморфных фрагментов ДНК, процент										Общее число фрагментов	
	БЕЛ	КЕМ	КОМ	ШБ	BC4	BC5	ЗС1	ЗС2	ЗС3	ЗС4	Σ	Полиморфных
iPBS 2074	8 42 %	10 53 %	12 63 %	14 74 %	12 63 %	11 58 %	9 47 %	10 53 %	7 37 %	10 53 %	19	18 95 %
iPBS 2232	10 53 %	12 63 %	13 68 %	13 68 %	12 63 %	11 58 %	12 63 %	11 58 %	12 63 %	12 63 %	19	18 95 %
iPBS 2382	8 47 %	9 53 %	6 35 %	12 71 %	8 47 %	5 29 %	8 47 %	8 47 %	9 53 %	5 29 %	17	15 88 %
iPBS 2385	11 55 %	11 55 %	8 40 %	14 70 %	7 35 %	6 30 %	9 45 %	9 45 %	10 50 %	9 45 %	20	19 95 %
iPBS 2386	13 62 %	13 62 %	11 52 %	11 52 %	12 57 %	13 62 %	12 57 %	12 57 %	9 43 %	9 43 %	21	20 95 %
Σ	50 52 %	55 57 %	50 52 %	64 67 %	51 53 %	46 48 %	50 52 %	50 52 %	47 49 %	45 47 %	96	90 94 %

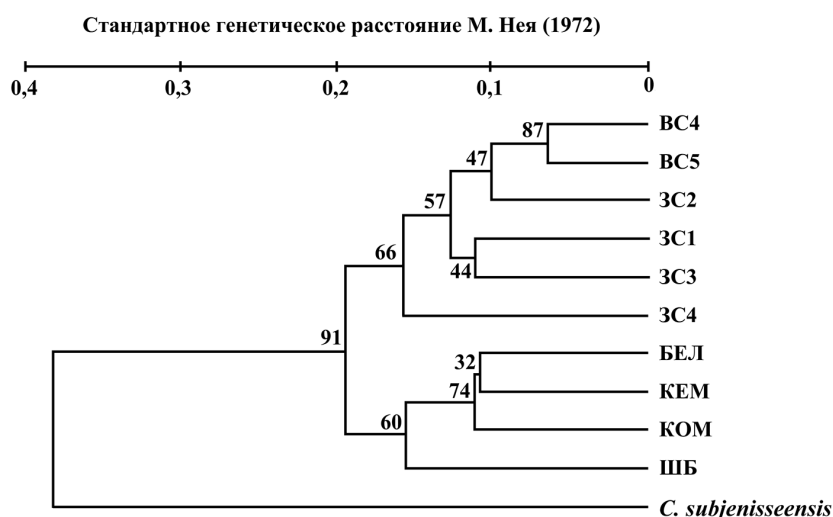
Таблица 7. Показатели внутрипопуляционного генетического разнообразия *C. bracteata* s. l. на основе iPBS анализаTable 7. Indicators of intra-population genetic diversity of *C. bracteata* s. l. based on iPBS analysis

	H_e	$\sigma(H_e)$	I_o	$\sigma(I_o)$
БЕЛ	0,188	0,2	0,280	0,29
КЕМ	0,191	0,19	0,290	0,28
КОМ	0,177	0,19	0,268	0,28
ШБ	0,227	0,19	0,345	0,27
BC4	0,186	0,2	0,279	0,29
BC5	0,181	0,21	0,268	0,3
ЗС1	0,188	0,2	0,281	0,29
ЗС2	0,191	0,2	0,285	0,29
ЗС3	0,185	0,21	0,273	0,3
ЗС4	0,145	0,18	0,224	0,26
Все популяции	0,291	0,18	0,438	0,24

Примечание: σ – стандартное отклонение.

клубеньковых популяций от 0,06 до 0,16 (табл. 8). Стандартное генетическое расстояние исследуемых популяций с внешней группой – *C. subjenisseensis* сохраняется на высоком уровне $D = 0,31-0,42$.

Аналогичные результаты получены и при изучении степени генетической дифференциации между парами популяций (табл. 8). Выявлено, что значение G_{st} минимально внутри группы западносибирских

Рис. 4. Дендрограмма сходства популяций *C. bracteata* s. l. на основе iPBS анализаFig. 4. Dendrogram of similarity of populations of *C. bracteata* s. l. based on iPBS analysisТаблица 8. Стандартное генетическое расстояние М. Ней (1972) (под диагональю) и степень генетической дифференциации (над диагональю) между популяциями *C. bracteata* s. l. и внешней группой (*C. subjenisseensis*) на основе iPBS анализаTable 8. Standard genetic distance of M. Ney (1972) (under the diagonal) and the degree of genetic differentiation (above the diagonal) between populations of *C. bracteata* s. l. and the outer group (*C. subjenisseensis*) based on iPBS analysis

	БЕЛ	КЕМ	КОМ	ШБ	BC4	BC5	3C1	3C2	3C3	3C4	CS
БЕЛ		0,17	0,18	0,19	0,23	0,27	0,24	0,21	0,29	0,34	0,4
КЕМ	0,1		0,19	0,2	0,24	0,25	0,26	0,24	0,29	0,34	0,37
КОМ	0,1	0,11		0,24	0,28	0,31	0,27	0,27	0,29	0,37	0,41
ШБ	0,13	0,14	0,17		0,19	0,24	0,27	0,21	0,27	0,28	0,35
BC4	0,15	0,15	0,19	0,13		0,12	0,19	0,15	0,2	0,26	0,39
BC5	0,18	0,16	0,21	0,17	0,06		0,2	0,18	0,22	0,27	0,4
3C1	0,16	0,18	0,18	0,21	0,12	0,12		0,17	0,18	0,26	0,41
3C2	0,13	0,16	0,18	0,15	0,09	0,11	0,1		0,21	0,26	0,42
3C3	0,2	0,21	0,2	0,21	0,12	0,14	0,11	0,13		0,25	0,39
3C4	0,22	0,24	0,26	0,19	0,15	0,16	0,15	0,15	0,14		0,39
CS	0,37	0,32	0,39	0,34	0,36	0,37	0,41	0,42	0,36	0,31	

популяций (БЕЛ, КЕМ, КОМ) и примыкающих к ней популяций из национального парка «Шушенский бор» (ШБ), и варьирует от 0,17 до 0,24. Между клубеньковыми популяциями коэффициент подразделенности

изменяется в пределах от 0,12 до 0,27. Существенными являются различия между двумя данными группами (G_{st} варьирует 0,19 до 0,37). Западносибирская популяция 3C4 демонстрирует максимальное обособле-

ние как от группы популяций *C. bracteata* (0,28–0,37), так и от остальной группы популяций с дополнительным клубеньком (0,25–0,27). Следует отметить, что между популяцией *C. subjenisseensis* с сиреневыми цветками, взятой нами в качестве аутгруппы, и желтоцветковыми хохлатками, индекс подразделенности имеет значения от 0,35 до 0,42.

Анализ структуры распределения генотипов особей в программе STRUCTURE выявил разделение изучаемых образцов на пять генетических кластеров $K = 5$ (delta $K = 321$). На диаграмме вероятностей отнесения каждого образца к двум кластерам прослеживается разделение образцов на группу популяций *C. bracteata* (БЕЛ, КЕМ, КОМ, ШБ) и комплекс клубеньковых популяций *C. bombylina* и *C. talpina* (рис. 5). При $K = 3$ отделяется западносаянская популяция ШБ (Национальный парк «Шушенский бор», экотропа на г. Бору). При $K = 4$ мы видим отделение западносаянской популяции ЗС4, произрастающей на кордоне Таловка природного парка «Ергаки». При делении на 5 кластеров отмечается гетерогенность популяции ЗС2 и сходство как с красноярскими (BC4–5), так и с западносаянскими популяциями (ЗС1, ЗС3).

Обсуждение результатов

Изучение гербарного материала желтоцветковых клубневых хохлаток из районов Южной Сибири выявило географическую закономерность: для экземпляров, собранных в пределах от реки Енисей до озера Байкал, характерно наличие дополнительного клубенька в пазухе прикорневой чешуи. Напротив, у растений, обитающих западнее Енисея, этот признак не выражен. Такую же тенденцию выявил морфологический анализ подземных органов 14 популяций, который показал, что отсутствие дополнительного клубенька и ортотропное расположение столона характерно для особей популяций, произрастающих на Алтае (БЕЛ), в Кузнецком Алатау (КЕМ, КОМ) и частично в Западном Саяне (ШБ). Напротив, у большинства особей западносаянских, восточносаянских и байкальской популяций формируется дополнительный клубень, а стolon имеет плагиотропное положение. Река Енисей, таким образом, выступает вероятным биогеографическим барьером, разделяющим две морфотипические группы. Подобные барьеры хорошо известны для многих видов растений и животных Сибири и связаны с историей их расселения, например: *Polypodium vulgare* L. – *P. sibiricum* Sipl., *Erythronium sibiricum* Fisch. & C.A. Mey. – *E.*

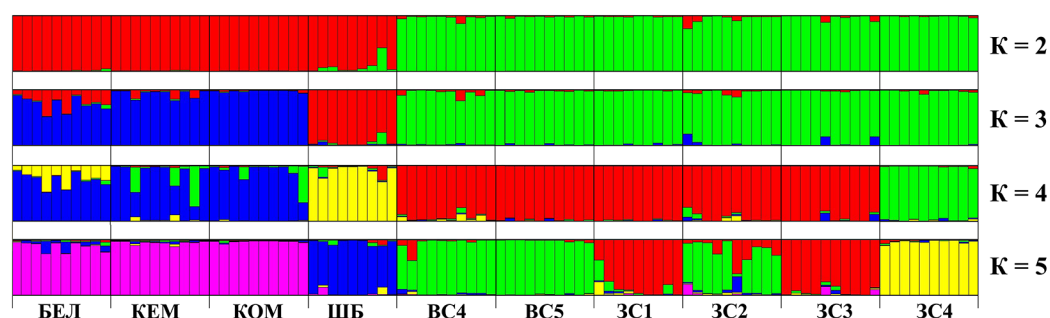


Рис. 5. Апостериорные вероятности отнесения образцов *C. bracteata* s. l. к генетическим кластерам на основе iPBS анализа

Fig. 5. A posteriori probability of assigning *C. bracteata* s. l. samples to genetic clusters based on iPBS analysis

sajanense Stepanov & Stasova, *Rhododendron ledebourii* Pojark. – *Rh. dauricum* L., *Euporbia alpina* C.A. Mey. ex Ledeb. – *E. jensseensis* Baikov. (Байков, 1996; Степанов, 2003; Степанов, Стасова, 2011; Тихонова и др., 2012).

Сравнительный анализ последовательностей четырёх участков хлоропластной ДНК: межгенных спейсеров *atpB-rbcL*, *rpoB-trnC*, *rpl14-rps8-infA-rpl36*, *trnS-trnG-trnG* выявил, что каждый из трёх изучаемых видов обладает как минимум одной уникальной нуклеотидной заменой, что подтверждает их генетическую обособленность. Интересно, что наиболее сходными оказались последовательности хпДНК видов *C. bracteata* и *C. bombylina*, которые отличаются двумя точечными мутациями. Значительные различия (три однонуклеотидные и одна двунуклеотидная замены) отмечены для пар *C. bracteata* и *C. talpina*, *C. bombylina* и *C. talpina*, что свидетельствует о самостоятельности трех изучаемых видов.

iPBS анализ генетического полиморфизма популяций желтоцветковых хохлаток выявил наличие в совокупной выборке отдельных видов, о чем свидетельствует высокое значение коэффициента подразделенности популяций ($G_{st} = 0,3626$). Проведенный нами ранее ISSR анализ также показал высокий уровень дифференциации изучаемых популяций ($G_{st} = 0,3758$) (Рябова, Ямских, 2019; Рябова и др., 2024).

Согласно нашим исследованиям, популяции без дополнительного клубенька и имеющие ортотропный стolon соответствуют виду *C. bracteata* и произрастают на Алтае, в Кузнецком Алатау, в западной части Западного Саяна. Данные популяции образуют четко обособленную кладу на дендрограмме сходства, построенной на основе данных iPBS анализа, и выделяются в отдельную генетическую группу при кластеризации в программе STRUCTURE. Причем для западносибирских

популяций (БЕЛ, КЕМ, КОМ) отмечается большее генетическое сходство. Обособленное положение в данной группе занимает популяция, произрастающая в национальном парке «Шушенский бор» (ШБ). Возможно, это связано с расположением данной популяции на границе ареалов *C. bracteata* и комплекса видов *C. bombylina* и *C. talpina*.

Популяции с дополнительным клубеньком, определяемые нами как комплекс видов *C. bombylina* и *C. talpina*, представляют собой более гетерогенную группу. У особей данной группы, как правило, присутствует дополнительный клубень в пазухе прикорневой чешуи, а стolon расположен плагиотропно. В данной группе выделяется западносибирская популяция ЗС4, произрастающая на кордоне Таловка природного парка «Ергаки». Особи данной популяции часто не имеют дополнительного клубенька, однако их стolon расположен горизонтально. Данная популяция характеризуется минимальными значениями генетической изменчивости и имеет максимальные генетические отличия как от группы *C. bracteata*, так и от остальных популяций с дополнительным клубеньком (рис. 4, 5).

Ранее проведенные нами морфологические и генетические (ISSR анализ) исследования показали различия между исследуемыми популяциями желтоцветковых хохлаток, которые соответствовали двум видам: *C. bracteata* и *C. talpina*. Было выявлено, что два вида отличаются друг от друга количеством цветков, количеством зубчиков прицветника, его формой и размерами, длиной шпорца цветка, однако главным признаком является наличие клубенька в пазухе прикорневого листа. Можно предположить, что отличающаяся морфологически и генетически от группы клубневых хохлаток популяция ЗС4 относится к виду *C. bombylina*, однако

для утверждения этого факта требуются дополнительные исследования.

Заключение

Представленные результаты подтверждают существование двух глобальных морфологически различимых групп популяций желтоцветковых клубневых хохлаток, произрастающих в горах Южной Сибири. Популяции западнее р. Енисей отличаются отсутствием дополнительного клубенька в пазухе прикорневой чешуи и ортотропным столоном; восточнее Енисея – наличием клубенька и плагиотропным столоном.

Сравнительный анализ последовательностей хлоропластной ДНК *C. bracteata*, *C. bombylina* и *C. talpina* выявил уникальные одно- и двунуклеотидные замены, что свидетельствует о самостоятельности трех изуча-

емых видов. Полученные данные могут быть использованы для разработки молекулярных маркеров для идентификации этих видов, в том числе при анализе гербарного материала *C. bracteata* s. l.

Популяционно-генетический анализ с использованием iPBS маркеров показал достоверное разделение совокупности исследуемых популяций на две группы, соответствующие двум морфологическим типам по наличию/отсутствию дополнительного клубенька. Группа клубеньковых популяций является гетерогенной и требует более детального морфологического и генетического исследования с привлечением дополнительных популяций и ядерных маркеров. Результаты iPBS анализа согласуются с данными, полученными при использовании ISSR метода, и рекомендуются для подобного рода исследований.

Список литературы / References

- Байков К.С. (1996) Семейство Euphorbiaceae – Молочайные. *Флора Сибири. Т. 10. Geraniaceae – Cornaceae*. Новосибирск, Наука, с. 38–58 [Baikov K. S. (1996) Family Euphorbiaceae. *Flora Sibiriae. Vol. 10. Geraniaceae – Cornaceae*. Novosibirsk, Nauka, p. 38–58 (in Russian)]
- Безделева Т.А. (1972) Новый способ вегетативного размножения у представителей секции *Pes-gallinaceus* Irmsch. рода *Corydalis* Medic. *Ботанический журнал*, 57(3): 356–361 [Bezdeleva T. A. (1972) A new way of vegetative reproduction in representatives of the section *Pes-gallinaceus* Irmsch. of the genus *Corydalis* Medic. *Botanicheskii Zhurnal*, 57(3): 356–361 (in Russian)]
- Безделева Т.А. (1991) Хохлатка расставленная – *Corydalis remota* Fisch. ex Maxim. *Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока*. Владивосток, ДВО АН СССР, с. 99–115 [Bezdeleva T. A. (1991) *Corydalis remota* Fisch. ex Maxim. *Biological features of vascular plants of the Soviet Far East*. Vladivostok, Far Eastern Branch of the USSR Academy of Sciences, p. 99–115 (in Russian)]
- Безделева Т.А. (1996) Жизненные формы и ритм сезонного развития лесных эфемероидов юга Российского Дальнего Востока. *Комаровские чтения*, 42: 127–138 [Bezdeleva T. A. (1996) Life forms and seasonal rhythm of the forest ephemerooids in the south of the Russian Far East. *V. L. Komarov Memorial Lectures* [Komarovskie chteniya], 42: 127–138 (in Russian)]
- Безделева Т.А. (2010) Структурное разнообразие травянистых растений флоры Дальнего Востока России. *Бюллетень Ботанического сада ДВО РАН*, 5: 4–20 [Bezdeleva T. A. (2010) Structural diversity of herbaceous plants in the flora of the Russian Far East. *Bulletin of the Botanical Garden of the Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences* [Byulleten' Botanicheskogo sada DVO RAN], 5: 4–20 (in Russian)]

Тихонова Н. А., Полежаева М. А., Пименова Е. А. (2012) AFLP-анализ генетического разнообразия близкородственных видов рододендронов подсекции *Rhodorastra* (Ericaceae) Сибири и Дальнего Востока России. *Генетика*, 48(10): 1153 [Tikhonova N. A., Polezhaeva M. A., Pimenova E. A. (2012) AFLP analysis of the genetic diversity of closely related rhododendron species of the section *rhodorastra* (Ericaceae) from Siberia and the Far East of Russia. *Russian Journal of Genetics*, 48(10): 985–992]

Михайлова М. А. (2008) О самостоятельности *Corydalis gracilis* Ledeb. (Fumariaceae). *Новости систематики высших растений*, 40: 70–72 [Mikhailova M. A. (2008) On independence of *Corydalis gracilis* Ledeb. (Fumariaceae). *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium* [Novosti sistematiki vysshikh rastenii], 40: 70–72 (in Russian)]

Рябова К. К., Ямских И. Е. (2019) Сравнительный анализ популяций *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers.s. l., произрастающих в горах Южной Сибири. *Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии*, 18: 68–71 [Ryabova K. K., Yamskikh I. E. (2019) Comparative analysis of populations *Corydalis bracteata* (Steph. ex Willd.) Pers.s. l., growing in the mountains of Southern Siberia. *Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia* [Problemy botaniki Yuzhnoi Sibiri i Mongolii], 18: 68–71 (in Russian)]

Рябова К. К., Ямских И. Е., Хорева М. Г., Щеглова И. П., Мочалова О. А., Куцев М. Г. (2024) О секционной принадлежности видов *Corydalis gorinensis*, *Corydalis gorodkovii* и *Corydalis magadanica*, произрастающих на Дальнем Востоке. *Turczaninowia*, 27(3): 15–24 [Ryabova K. K., Yamskikh I. E., Khoreva M. G., Shcheglova I. P., Mochalova O. A., Kutsev M. G. (2024) On the sectional affiliation of *Corydalis gorinensis*, *Corydalis gorodkovii*, and *Corydalis magadanica* growing in the Far East. *Turczaninowia*, 27(3): 15–24 (in Russian)]

Степанов Н. В. (2003) *Высшие споровые растения. Учебное пособие*. Красноярск, Красноярский государственный университет, 180 с. [Stepanov N. V. (2003) *Higher spore plants. Textbook*. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk State University, 180 p. (in Russian)]

Степанов Н. В. (2015) Новые данные о желтоцветковых хохлатках (*Corydalis* DC. – Fumariaceae) секции *Corydalis* Красноярского края. *Вестник КрасГАУ*, 6: 175–181 [Stepanov N. V. (2015) New data about yellow-flowered *Corydalis* (Fumariaceae) of section *Corydalis* in Krasnoyarsk Region. *Bulletin of KrasSAU* [Vestnik KrasGAU], 6: 175–181 (in Russian)]

Степанов Н. В., Стасова В. В. (2011) О новом таксоне рода кандык (*Erythronium* – Liliaceae) из Западного Саяна. *Вестник КрасГАУ*, 8: 58–63 [Stepanov N. V., Stasova V. V. (2011) About new taxon of the adder's-spear (*Erythronium* – Liliaceae) gender from Western Sayan. *Bulletin of KrasSAU* [Vestnik KrasGAU], 8: 58–63 (in Russian)]

Evanno G., Regnaut S., Goudet J. (2005) Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology*, 14(8): 2611–2620

GBIF Secretariat (2023) GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2026–05–21

Govaerts R., Nic Lughadha E., Black N., Turner R., Paton A. (2021) The World Checklist of Vascular Plants, a continuously updated resource for exploring global plant diversity. *Scientific Data*, 8: 215

Kahle D., Wickham H., Kahle M. D. (2019) Package 'ggmap'. 72 p.

Kalendar R., Antonius K., Smykal P., Schulman A. H. (2010) iPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation. *Theoretical and Applied Genetics*, 121(8): 1419–1430

- Ledebour C. F. (1842) *Corydalis gracilis* Ledeb. *Flora Rossica. Vol. I. Stuttgartiae*, p. 101–102
- Miikeda O., Kita K., Handa T., Yukawa T. (2006) Phylogenetic relationships of *Clematis* (Ranunculaceae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 152(2): 153–168
- Miller M. P. (1997) Tools for Population Genetic Analyses (TFPGA) 1.3: a Windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data. Computer software distributed by the author [software]
- Nei M. (1972) Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106(949): 283–292
- Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 155(2): 945–959
- R Core Team (2013) *Stats: the R stats package*. R package version 3.6.2. [software]
- Shaw J., Lickey E. B., Schilling E. E., Small R. L. (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany*, 94(3): 275–288
- Technelysium (2024) Chromas v. 2.6.6. [software]
- Wright S. (1943) Isolation by distance. *Genetics*, 28(2): 114–138
- Yeh F. C., Yang R. (1999) POPGENE (version 1.3.1). Microsoft window-bases freeware for population genetic analysis [software]

EDN: XGUHJP

УДК 574

Effect of Chloride Salinization on *Lolium perenne* L. Plants

Kseniya B. Taskina* and Natalia M. Kaznina

*Institute of Biology, Karelian Research Center,
Russian Academy of Sciences
Petrozavodsk, Russian Federation*

Received 21.07.2025, received in revised form 09.06.2026, accepted 10.06.2026

Abstract. This study investigates the effects of a high sodium chloride concentration (150 mM) on growth and physiological responses of *Lolium perenne* L. under controlled vegetation conditions. Given the increasing soil salinity in urbanized areas due to anthropogenic impact, we evaluated the potential of this species for use in green infrastructure in salt-affected environments. It was found that salinisation significantly inhibited shoot and root biomass accumulation. However, leaf chlorophyll content in experimental plants was maintained at the control level and the number of stomata on the lower leaf epidermis increased, thereby ensuring a sufficient level of photosynthesis. Additionally, a reduction in stomatal aperture diameter and a decrease in transpiration rate, along with an increased ratio of root fresh biomass to shoot fresh biomass, contributed to the maintenance of leaf tissue water content. Importantly, the ornamental quality of the aboveground part of the plants was not affected by salinisation. It is concluded that *L. perenne* is a highly salt-tolerant species and a promising candidate for landscaping in urban areas with elevated soil salinity, including northern regions where de-icing salt use is prevalent.

Keywords: *Lolium perenne* L., soil salinity, sodium chloride, growth, productivity, photosynthetic apparatus, water metabolism.

Acknowledgements. The work was carried out within the framework of the state assignment of the Institute of Biology of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences (FMEN-2022–0004) on the scientific equipment of the Shared Use Center of the Federal Research Center “Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences”.

Citation: Taskina K. B., Kaznina N. M. Effect of chloride salinization on *Lolium perenne* L. plants. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 245–254. EDN: XGUHJP



© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: tasamayaksenia@gmail.com

ORCID: 0000-0001-5322-9798 (Taskina K.); 0000-0003-3092-563X (Kaznina N.)

Влияние хлоридного засоления на растения *Lolium perenne* L.

К. Б. Таскина, Н. М. Казнина

Институт биологии – обособленное подразделение
Федерального государственного бюджетного учреждения науки
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»
Российская Федерация, Петрозаводск

Аннотация. В условиях вегетационного опыта изучено влияние высокой концентрации (150 мМ) хлорида натрия на продуктивность и некоторые физиологические процессы и показатели у *Lolium perenne* L. с целью выявления возможности использования растений этого вида в озеленении урбанизированных территорий, которые вследствие антропогенного воздействия характеризуются повышенным содержанием солей в почве. Установлено, что при указанном уровне засоления у *L. perenne* тормозился рост и снижалось накопление биомассы подземных и надземных органов. Вместе с тем в листьях опытных растений на уровне контроля поддерживалось содержание хлорофиллов, возрастало количество устьиц на нижнем эпидермисе листа, что обеспечивало необходимый уровень фотосинтеза. Помимо этого, уменьшение диаметра устьичной щели и замедление интенсивности транспирации, а также увеличение соотношения сырой биомассы корня к сырой биомассе побега способствовало сохранению оводненности тканей листьев. При этом не изменялась декоративность надземной части растений. Сделан вывод о высокой солеустойчивости *L. perenne* и перспективности использования этого вида в озеленении городов с высоким уровнем засоления почв, в том числе в северных регионах.

Ключевые слова: *Lolium perenne* L., засоление почв, хлорид натрия, рост, продуктивность, фотосинтетический аппарат, водный обмен.

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ КарНЦ РАН (FMEN-2022–0004) на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Цитирование: Таскина К. Б. Влияние хлоридного засоления на растения *Lolium perenne* L. / К. Б. Таскина, Н. М. Казнина // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 245–254. EDN: XGUNJP

Введение

Засоление почв считается одной из наиболее важных экологических проблем урбанизированных территорий. Основными причинами повышения количества соли в почве являются гидротехнические мероприятия, строительство и эксплуатация дорог, загрязнение раз-

личными поллютантами, а также применение антигололедных реагентов, в составе которых преобладают хлориды натрия (Артамонова и др., 2010). Значительная часть этих реагентов весной оказывается в почвах придорожных территорий и городских газонов, что приводит к увеличению концентрации соли и, как

следствие, нарушению растительного покрова (Романова, 2021), а в некоторых случаях и к полному его уничтожению. В северных регионах засоление почв усугубляется неблагоприятными климатическими условиями, например частыми понижениями температур, нередко носящими затяжной характер даже в период активной вегетации, что тормозит рост и развитие растений в этих широтах. Вследствие этого успешное озеленение урбанизированных территорий на Севере является еще более сложной задачей.

Многолетние злаки часто используются в озеленении городов. Среди них такие виды, как *Phleum pretense* L. (Soliman et al., 2018), *Festuca rubra* L. (Borowski, 2008), *Bromopsis inermis* Leyss. (Baranovski et al., 2020) и др. Это связано с практически повсеместным распространением злаков, их высокой ценотической активностью, повышенной устойчивостью к различным неблагоприятным факторам внешней среды, а также большой декоративностью (Лайдинен и др., 2021; Kozłowska et al., 2021; Dąbrowski et al., 2023).

Lolium perenne L. (плевел многолетний), известный также как английский райграс или пастбищный райграс, широко используется в ландшафтном дизайне. Способность этого вида к кущению и формированию дернины позволяет ему успешно осваивать нарушенные территории (Kozłowska et al., 2021; Dąbrowski et al., 2023). Известна также его устойчивость к низким температурам (Aiken et al., 2007; Faulkner, 2015). Более того, среди многолетних злаков *L. perenne* считается более устойчивым к засолению, чем, например, *Dactylis glomerata* L. (Ashraf et al., 1986), *F. rubra* L. (Borowski, 2008), *Poa pratensis* L. (Borawska-Jarmułowicz et al., 2017) или *P. pratense* L. (Soliman et al., 2018). В частности, выявлено, что растения этого вида способны расти на почвах с уровнем засоления

80 мМ NaCl (Wrochna et al., 2010; Nizam, 2011; Borawska-Jarmułowicz et al., 2017). Тем не менее в настоящее время *L. perenne* довольно редко используется в озеленении урбанизированных территорий северных регионов с повышенным содержанием солей в почве, несмотря на его высокую декоративность, что отчасти связано с недостаточной изученностью солеустойчивости этого вида многолетних злаков.

Исходя из вышеизложенного, целью настоящего исследования явилось изучение влияния высокой концентрации хлорида натрия на продуктивность и ряд физиологических показателей и процессов, ее обеспечивающих, у растений *L. perenne*.

Материалы и методы

Семена плевела многолетнего (*L. perenne*) были собраны в окрестностях г. Петрозаводска (61.748643 с.ш., 34.347732 в.д.). Проращивание семян проводили в чашках Петри на фильтровальной бумаге в темноте при температуре воздуха 23 °C в течение 7 сут. Затем проростки переносили в сосуды с песком ($V=0,8$ л), в которые предварительно был добавлен питательный раствор Хогланда-Арнона без добавления соли (контроль) или с добавлением 150 мМ NaCl (опыт). Далее растения выращивали в течение 25 суток в условиях вегетационного опыта до достижения ими фазы кущения.

О влиянии засоления на рост растений судили по изменению (по отношению к контролю) длины наиболее развитого корня, высоты главного побега, сырой и сухой биомассы подземных и надземных органов, площади четырех листьев, полностью закончивших рост. Состояние фотосинтетического аппарата (ФСА) оценивали по суммарному содержанию хлорофиллов и скорости фотосинтеза. Помимо этого, измеряли ко-

личество устьиц на нижнем эпидермисе листа и определяли диаметр устьичной щели. О водном обмене растений судили на основании устьичной проводимости и интенсивности транспирации, а также оводненности тканей побега.

Для определения сырой биомассы корней растений отмывали от песка, отделяли их от надземной части и взвешивали. Сухую биомассу корней и побегов определяли после высушивания при 105 °С до постоянного веса. Площадь листовой пластинки рассчитывали по формуле $S = 2/3ld$, где l – длина, d – ширина листа (Аникеев, Кутузов, 1961). Суммарное содержание хлорофиллов оценивали с помощью измерителя уровня хлорофилла SPAD 502 Plus («Konica Minolta», Япония) и выражали в условных единицах SPAD. Интенсивность фотосинтеза, транспирации и устьичную проводимость измеряли с помощью установки для исследований CO_2 -газообмена и водяных паров HCM-1000 (Walz, Германия), соединенной с листовой камерой. Подсчет числа устьиц на абаксимальной стороне листа, а также измерение диаметра устьичной щели осуществляли методом отпечатков (реplik) с использованием светового микроскопа Микмед 2 (Ломо, Россия) и окуляр-микрометра (Третьяков, 1990). Оводненность тканей корня и побега (ОВ) рассчитывали по формуле: $\text{ОВ} = [(\text{сырая биомасса} - \text{сухая биомасса}) / \text{сырая биомасса}] \cdot 100 \%$.

Биологическая повторность в пределах каждого варианта опыта составляла для разных показателей от 6 до 12 растений. Весь опыт повторяли дважды. В таблицах приведены средние значения и их стандартные ошибки. Достоверность различий между контролем и опытом оценивали с помощью t -критерия Стьюдента при уровне значимости $p < 0,05$.

Результаты и их обсуждение

Проведенные исследования показали, что хлорид натрия в концентрации 150 мМ приводил к замедлению роста растений *L. perenne* (табл. 1). При этом рост корня тормозился в большей степени, чем рост побега. Так, длина корня у опытных растений оказалась на 54 % меньше, чем в контроле, а высота побега – на 40 %. Уменьшение ростовых показателей у многолетних злаков при засолении отмечалось ранее и другими исследователями. Например, длина корней у *F. rubra* L. и *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. в присутствии 100 мМ NaCl оказалась в 2 раза меньше, чем у растений в отсутствие засоления (Wang et al., 2021). У *F. glauca* Vill. та же концентрация соли привела к уменьшению на 30 % по отношению к контролю высоты побега (Xing et al., 2021), а у *Sorghastrum nutans* (L.) Nash. заметное торможение роста побега наблюдалось при 170 мМ NaCl (Henschke, 2016). Кроме того, при концентрации хлорида натрия 100 мМ отмечено снижение сырой и сухой биомассы корня у *Muhlenbergia capillaris* (Lam.) Trin (Sun, Palmer, 2018) и сухой массы надземных органов у *Andropogon ternarius* Michx. и *F. glauca* Vill. (Xing et al., 2021). Отрицательное воздействие соли на рост растений связывают с уменьшением водного потенциала почвенного раствора, что замедляет поступление воды в клетки растений и приводит к водному дефициту (физиологическая засуха), а также с токсичным действием избыточных количеств ионов Na^+ и Cl^- (Балнокин, 2012; Zhao et al., 2021). Нельзя исключить и то, что торможение роста явилось хорошо известной адаптивной реакцией растений на стрессовое воздействие. Более же сильное ингибирующее действие хлорида натрия на рост корня по сравнению с побегом, возможно, связано с большим содержанием в клетках ионов натрия и хлора,

Таблица 1. Влияние хлорида натрия на показатели роста растений *Lolium perenne* L.Table 1. Effect of sodium chloride on plant growth parameters of *Lolium perenne* L.

Показатель	Контроль	Опыт	% к контролю
Длина корня, см	19,62±0,87 ^a	9,01±0,52 ^b	46
Высота побега, см	47,90±2,08 ^a	28,54±1,17 ^b	60
Сырая биомасса корня, г	0,550±0,044 ^a	0,138±0,015 ^b	25
Сырая биомасса побега, г	1,456±0,133 ^a	0,289±0,031 ^b	20
Сухая биомасса корня, г	0,079±0,008 ^a	0,014±0,001 ^b	18
Сухая биомасса побега, г	0,217±0,029 ^a	0,038±0,004 ^b	17
Сырая биомасса корня / сырая биомасса побега	0,388±0,020 ^b	0,476±0,023 ^a	123
Сухая биомасса корня / сухая биомасса побега	0,410±0,031 ^a	0,378±0,028 ^a	92

Примечание: здесь и далее в табл. 2–3 представлены средние значения и их ошибки; разные латинские буквы означают достоверные различия между контрольным и опытным вариантами при $p < 0,05$.

как было отмечено в работах других авторов (Jennings, 1976; Cassaniti et al., 2009; Hammami et al., 2022).

Важным показателем солеустойчивости растений является их способность накапливать в стрессовых условиях необходимый уровень биомассы подземных и надземных органов, что является результатом активности целого комплекса физиологических процессов. В наших опытах в условиях засоления у *L. perenne* значительно снижались (по отношению к контролю) и сырая, и сухая биомасса подземных и надземных органов (табл. 1). Однако, в отличие от линейных показателей, более сильное уменьшение сырой биомассы было отмечено у побега по сравнению с корнем, вследствие чего у опытных растений отношение сырой биомассы корня к сырой биомассе побега оказалось на 23 % выше, чем у контрольных. Аналогичную реакцию наблюдали также у *L. perenne* сорта Боксер и Стадион при более сильном засолении 200 мМ (Borawska-Jarmułowicz et al., 2017). Предполагается, что данный эффект может быть адаптационным и направленным на поддержание обеспечения клеток водой в стрессовых условиях, в том числе

за счет увеличения ветвления корневой системы (Julkowska et al., 2017; Dinneny, 2019; Zou et al., 2022). Отрицательное воздействие хлорида натрия на сухую биомассу корня и побега оказалось почти одинаковым, поэтому их соотношение у опытных растений почти не отличалось от контрольных. Поскольку величина соотношения биомассы донорных (надземных ассимилирующих) и потребляющих пластические вещества (подземных) органов чрезвычайно важна для нормальной жизнедеятельности растений, сохранение этого отношения неизменным может считаться адаптивной реакцией растений на засоление.

В фазу кущения у многолетних злаков биомасса побега в значительной степени зависит от формирования листьев, которые составляют основу габитуса растения. В ряде исследований отмечалось отрицательное воздействие хлорида натрия на размеры листьев у многолетних злаков. Так, уменьшение размеров листовой пластинки было отмечено у *Chasmanthium latifolium* (Michx.) H. O. Yates (Sun, Palmer, 2018) при концентрации соли 50, у *F. glauca* Vill. – при 100 мМ (Xing et al., 2021), а у *Sporobolus terniflorus* (Loisel.)

P.M. Peterson & Saarela – при 200 мМ (Ma et al., 2011). У *L. perenne* под действием NaCl в концентрации 150 мМ уменьшалась площадь всех четырех изученных нами листьев (табл. 2). При этом площадь первого листа у растений опытного варианта была в 1,5 раза меньше, чем в контроле, а остальных листьев – почти в 3 раза. Более слабый отрицательный эффект засоления на размеры первого листа, очевидно, связан с тем, что процессы деления и растяжения клеток в нем начались до воздействия соли. Предполагается, что уменьшение размеров листьев в условиях засоления способствует снижению потери воды растением (Gupta, Huang, 2014). Это подтверждают и наши результаты. В частности, оводненность листьев у опытных растений *L. perenne* сохранялась на уровне контрольных растений (табл. 2).

Хорошо известно, что процесс фотосинтеза весьма чувствителен к стрессовым воздействиям (Ahmad et al., 2022; Hu et al., 2022), поэтому способность растений сохранять в неблагоприятных условиях необходимый уровень ассимиляции углерода обеспечивает их более высокую стрессоустойчивость. При засолении у растений, как правило, замедляется скорость фотосинтеза. Так, у ячменя хлорид натрия в концентрации 100 мМ снижал скорость фотосинтеза на 60 % по сравнению с контролем (Таскина и др., 2023), у пшени-

цы – на 35 % (Alam et al., 2023). У дикорастущего злака *Setaria sphacelata* (Schumach.) Stapf & C.E. Hubb. ex Moss скорость фотосинтеза при 100 мМ соли снизилась на 30 % относительно контроля (Purbajanti et al., 2010), у солеустойчивого генотипа райграса при 250 мМ – на 63 % (Hu et al., 2013). Причин ингибирующего эффекта засоления на фотосинтез может быть несколько, в том числе: частичное или полное закрытие устьиц вследствие оттока из них ионов K^+ и/или повышения уровня АБК (Балнокин, 2005); накопление избыточных количеств активных форм кислорода (Al Hassan et al., 2017); нарушение в работе фотосистем (Ermakova et al., 2024); снижение активности ферментов темновой фазы фотосинтеза (например, РУБИСКО) (Коуго et al., 2013). У *L. perenne* повышение концентрации соли до 150 мМ также приводило к замедлению скорости фотосинтеза на 21 % (по сравнению с контролем) (табл. 3), что отчасти было вызвано уменьшением диаметра устьичной щели (табл. 3) и снижением устьичной проводимости (рис. 1а). При этом количество устьиц возрастало (табл. 3).

Отметим также, что содержание хлорофиллов в листьях опытных растений сохранялось на уровне контрольных (табл. 3). В литературе имеются различные данные относительно влияния засоления на содержание зеленых пигментов. Их анализ показыва-

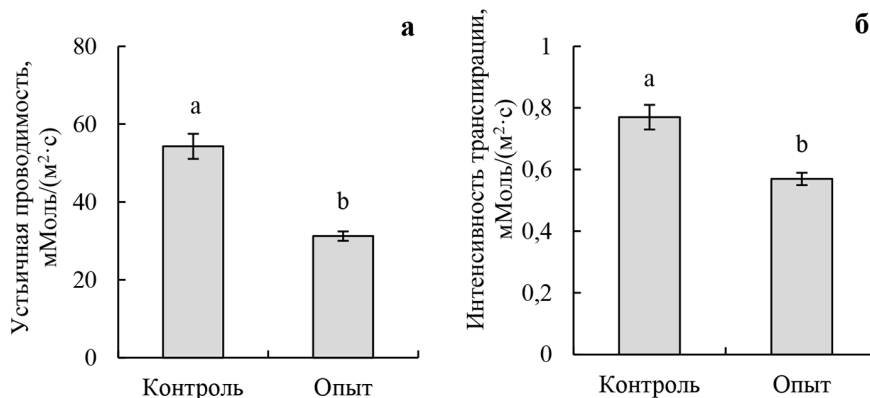
Таблица 2. Влияние хлорида натрия на площадь листьев *Lolium perenne* L. и их оводненность

Table 2. Effect of sodium chloride on leaf area and water content in *Lolium perenne* L.

Показатель	Контроль	Опыт	% к контролю
Площадь 1 листа, см ²	1,01±0,12 ^a	0,68±0,08 ^b	67
Площадь 2 листа, см ²	3,80±0,61 ^a	1,32±0,10 ^b	35
Площадь 3 листа, см ²	9,33±0,46 ^a	3,60±0,27 ^b	39
Площадь 4 листа, см ²	11,77±0,57 ^a	4,54±0,45 ^b	39
Оводненность тканей листьев, %	85,99±0,81 ^a	86,57±0,46 ^a	101

Таблица 3. Влияние хлорида натрия на показатели фотосинтетического аппарата растений *Lolium perenne* L.Table 3. Effect of sodium chloride on photosynthetic apparatus of *Lolium perenne* L.

Показатель	Контроль	Опыт	% к контролю
Скорость фотосинтеза, мкмоль/(м ² ·с)	7,67±0,13 ^a	6,04±0,19 ^b	79
Содержание хлорофиллов, у.е. SPAD	33,56±0,90 ^a	32,98±0,74 ^a	98
Количество устьиц, шт./мм ²	414,7±16,4 ^b	518,7±9,9 ^a	125
Диаметр устьичной щели, мкм	7,4±0,2 ^a	6,9±0,1 ^b	94

Рис. 1. Влияние хлорида натрия на устьичную проводимость (а) и интенсивность транспирации (б) у растений *Lolium perenne* L.Fig. 1. Effect of sodium chloride on stomatal conductance (a) and transpiration rate (b) in *Lolium perenne* L.

ет, что воздействие хлорида натрия на этот показатель зависит от концентрации соли, длительности воздействия, а также от вида растений. Что касается многолетних злаков, то, например, у *Muhlenbergia capillaris* (Lam.) Trin (Sun, Palmer, 2018) и *Andropogon ternaries* Michx. (Xing et al., 2021) содержание хлорофиллов значительно снижалось уже при концентрации соли 100 мМ. Высокий уровень содержания зеленых пигментов в условиях засоления, обнаруженный у *L. perenne*, обеспечивает поддержание необходимого уровня ассимиляции CO₂ в листьях. Частичное же закрытие устьичной щели, несмотря на увеличение у опытных растений количества устьиц, приводило к замедлению интенсивности транспирации у растений *L. perenne*

(рис. 1б), что отчасти способствовало сохранению необходимого уровня оводненности листьев (табл. 2).

Заключение

В целом полученные результаты свидетельствуют о высокой устойчивости *L. perenne* к засолению, что обеспечивается целым рядом адаптационных механизмов, действующих на уровне основных физиологических процессов, направленных, в частности, на поддержание активности фотосинтетического аппарата и сохранение водного обмена растений. Так, увеличение числа устьиц при частичном закрытии устьичной щели, а также поддержание на уровне контрольных растений содержания зеленых пигментов обеспечивало

необходимый уровень фотосинтеза; замедление скорости транспирации и увеличение соотношения сырой биомассы корня к сырой биомассе побега способствовало сохранению оводненности тканей листьев. Обнаруженная в опытах высокая солеустойчивость этого

вида многолетних злаков, а также его декоративность позволяет говорить о возможности и перспективности использования *L. perenne* в озеленении урбанизированных территорий с высоким уровнем засоления почв, в том числе в северных регионах.

Список литературы / References

Аникиев В.В., Кутузов Ф.Ф. (1961) Новый способ определения площади листовой поверхности у злаков. *Физиология растений*, 8(3): 375–377 [Anikiev V.V., Kutuzov F.F. (1961) A new method for determining leaf surface area in cereal crops. *Soviet Plant Physiology* [Fiziologiya rastenii], 8(3): 375–377 (in Russian)]

Артамонова В.С., Дитц Л.Ю., Елизарова Т.Н., Лютых И.В. (2010) Техногенное засоление почв и их микробиологическая характеристика. *Сибирский экологический журнал*, 17(3): 461–470 [Artamonova V.S., Dits L. Yu., Elizarova T.N., Lyutykh I.V. (2010) Technogenic salinization of soils and their microbiological characterization. *Contemporary Problems of Ecology*, 3(3): 323–330]

Балнокин Ю.В. (2005) Растения в условиях стресса. *Физиология растений*. Москва, Академия, с. 510–587 [Balnokin Yu. V. (2005) Plants under stress. *Plant physiology*. Moscow, Akademiya, p. 510–587 (in Russian)]

Балнокин Ю.В. (2012) *Ионный гомеостаз и солеустойчивость растений*. Москва, Наука, 99 с. [Balnokin Yu. V. (2012) *Ionic homeostasis and salt tolerance in plants*. Moscow, Nauka, 99 p. (in Russian)]

Лайдинен Г.Ф., Казнина Н.М., Батова Ю.В., Титов А.Ф. (2021) Влияние промышленного загрязнения почвы тяжелыми металлами на растения *Phleum pratense* (Poaceae) в условиях Северной Карелии. *Растительные ресурсы*, 57(4): 359–369 [Laidinen G. F., Kaznina N. M., Batova Yu. V., Titov A. F. (2021) Effect of industrial heavy metal soil contamination on *Phleum pratense* (Poaceae) in the Northern Karelia. *Vegetation Resources* [Rastitel'nye resursy], 57(4): 359–369 (in Russian)]

Романова И.В. (2021) Оценка динамики засоления почв придорожных территорий вследствие применения противогололедных реагентов и их влияние на фитоценозы. *Успехи современного естествознания*, 4: 71–76 [Romanova I. V. (2021) Assessment of the dynamics of soil salinization in roadside due to anti-icing reagents application and their effect on phytocenoses. *Advances in Current Natural Sciences* [Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya], 4: 71–76 (in Russian)]

Таскина К.Б., Казнина Н.М., Титов А.Ф. (2023) Влияние хлоридного засоления на проростки ячменя. *Агрохимия*, 5: 70–76 [Taskina K. B., Kaznina N. M., Titov A. F. (2023) Effect of chloride salinization on barley seedlings. *Agricultural Chemistry* [Agrokhimiya], 5: 70–76 (in Russian)]

Третьяков Н.Н. (1990) *Практикум по физиологии растений*. Москва, Агропромиздат, 273 с. [Tret'yakov N. N. (1990) *Practicum in plant physiology*. Moscow, Agropromizdat, 273 p. (in Russian)]

Ahmad I., Munsif F., Mihoub A., Jamal A., Saeed M.F., Babar S., Fawad M., Zia A. (2022) Beneficial effect of melatonin on growth and chlorophyll content in wheat (*Triticum aestivum* L.) grown under salt stress conditions. *Gesunde Pflanzen*, 74(4): 997–1009

Aiken S. G., Dallwitz M. J., Consaul L. L., McJannet C. L., Boles R. L., Argus G. W., Gillett J. M., Scott P. J., Elven R., LeBlanc M. C., Gillespie L. J., Brysting A. K., Solstad H., Harris J. G. (2007)

Flora of the Canadian arctic archipelago: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa

Al Hassan M., Chaura J., Donat-Torres M. P., Boscaiu M., Vicente O. (2017) Antioxidant responses under salinity and drought in three closely related wild monocots with different ecological optima. *AoB Plants*, 9(2): plx009

Alam P., Balawi T. A., Faizan M. (2023) Salicylic acid's impact on growth, photosynthesis, and antioxidant enzyme activity of *Triticum aestivum* when exposed to salt. *Molecules*, 28(1): 100

Ashraf M., McNeilly T., Bradshaw A. D. (1986) The potential for evolution of salt (NaCl) tolerance in seven grass species. *New Phytologist*, 103(2): 299–309

Baranovski B. A., Karmyzova L. A., Roshchyna N. O., Ivanko I. A., Karas O. G. (2020) Ecological-climatic characteristics of the flora of a floodplain landscape in Southeastern Europe. *Biosystems Diversity*, 28(1): 98–112

Borawska-Jarmułowicz B., Mastalerczuk G., Gozdowski D., Maluszynska E., Szydłowska A. (2017) The sensitivity of *Lolium perenne* and *Poa pratensis* to salinity and drought during the seed germination and under different photoperiod conditions. *Zemdirbyste-Agriculture*, 104(1): 71–78

Borowski E. (2008) Studies on the sensitivity of some species and cultivars of lawn grasses on salinity with sodium chloride during the seed germination and first year of growth. *Folia Horticulturae*, 20(1): 81–98

Cassaniti C., Leonardi C., Flowers T.J. (2009) The effects of sodium chloride on ornamental shrubs. *Scientia Horticulturae*, 122(4): 586–593

Dąbrowski P., Keutgen A.J., Keutgen N., Sierka E., Baczewska-Dąbrowska A. H., Mojski J., Pawluśkiewicz B., Sieczko L., Kalaji H.M. (2023) Photosynthetic efficiency of perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) seedlings in response to Ni and Cd stress. *Scientific Reports*, 13: 5357

Dinneny J.R. (2019) Developmental responses to water and salinity in root systems. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 35: 239–257

Ermakova M., Fitzpatrick D., Larkum A. W. D. (2024) Cyclic electron flow and Photosystem II-less photosynthesis. *Functional Plant Biology*, 51: FP24185

Faulkner J. (2015) *County armagh scarce, rare and extinct vascular plant register*. National Museums Northern Ireland, 153 p.

Gupta B., Huang B. (2014) Mechanism of salinity tolerance in plants: physiological, biochemical, and molecular characterization. *International Journal of Genomics*, 2014(1): 701596

Hammami S. B. M., Chaari S., Baazaoui N., Drira R., Drira N., Aounallah K., Maazoun A., Antar Z., Jorrín Novo J. V., Bettaieb T., Rapoport H. F., Sghaier-Hammami B. (2022) The regulation of ion homeostasis, growth, and biomass allocation in date palm ex vitro plants depends on the level of water salinity. *Sustainability*, 14(19): 12676

Henschke M. (2016) Growth of ornamental grasses under salinity stress. *Journal of Horticultural Research*, 24(2): 5–11

Hu D.-D., Dong S., Zhang J., Zhao B., Ren B., Liu P. (2022) Endogenous hormones improve the salt tolerance of maize (*Zea mays* L.) by inducing root architecture and ion balance optimizations. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 208(5): 662–674

Hu T., Yi H., Hu L., Fu J. (2013) Stomatal and metabolic limitations to photosynthesis resulting from NaCl stress in perennial ryegrass genotypes differing in salt tolerance. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 138(5): 350–357

- Jennings D. H. (1976) The effects of sodium chloride on higher plants. *Biological Reviews*, 51(4): 453–486
- Julkowska M. M., Koevoets I. T., Mol S., Hoefsloot H., Feron R., Tester M. A., Keurentjes J. J. B., Korte A., Haring M. A., de Boer G. J., Testerink C. (2017) Genetic components of root architecture remodeling in response to salt stress. *The Plant Cell*, 29(12): 3198–3213
- Koyro H.-W., Hussain T., Huchzermeyer B., Khan M. A. (2013) Photosynthetic and growth responses of a perennial halophytic grass *Panicum turgidum* to increasing NaCl concentrations. *Environmental and Experimental Botany*, 91: 22–29
- Kozłowska M., Bandurska H., Breś W. (2021) Response of lawn grasses to salinity stress and protective potassium effect. *Agronomy*, 11(5): 843
- Ma J., Chai M., Shi F. (2011) Effects of long-term salinity on the growth of the halophyte *Spartina alterniflora* Loisel. *African Journal of Biotechnology*, 10(78): 17962–17968
- Nizam I. (2011) Effects of salinity stress on water uptake, germination and early seedling growth of perennial ryegrass. *African Journal of Biotechnology*, 10(51): 10418–10424
- Purbajanti E. D., Soetrisno R. D., Hanudin E., Budhi S. P. S. (2010) Photosynthesis and yields of grasses grown in saline condition. *Journal of the Indonesian Tropical Animal Agriculture*, 35(1): 42–47
- Soliman W. S., Sugiyama S., Abbas A. M. (2018) Contribution of avoidance and tolerance strategies towards salinity stress resistance in eight C₃ turfgrass species. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 59(1): 29–36
- Sun Y., Palmer A. L. (2018) Responses of ornamental grass and grasslike plants to saline water irrigation. *HortTechnology*, 28(6): 799–806
- Wang L., Yi J., Elzenga T. (2021) Root architecture and productivity of three grass species under salt stress. *Future of sustainable agriculture in saline environments*. Boca Raton, CRC Press, p. 401–412
- Wrochna M., Malecka-Przybysz M., Gawrońska H. (2010) Effect of road de-icing salts with anti corrosion agents on selected plant species. *Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus*, 9(4): 171–182
- Xing H., Hershkowitz J., Paudel A., Sun Y., Chen J. J., Dai X., Chappell M. (2021) Morphological and physiological responses of ornamental grasses to saline water irrigation. *HortScience*, 56(6): 678–686
- Zhao S., Zhang Q., Liu M., Zhou H., Ma C., Wang P. (2021) Regulation of plant responses to salt stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(9): 4609
- Zou Y., Zhang Y., Testerink C. (2022) Root dynamic growth strategies in response to salinity. *Plant, Cell and Environment*, 45(3): 695–704

EDN: IGIION

УДК 630*561.24

Construction of a Network of Tree-Ring Chronologies Based on Early/Late Wood and Delta Blue Intensity Data for the Upper Treeline on the Mountains of Southern Siberia

Vladimir S. Myglan^{a*},
Natalia V. Rygalova^b, Valentin V. Barinov^a,
Irina L. Vakhnina^a, Anna V. Taynik^a

^a*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

^b*Altai State University
Barnaul, Russian Federation*

Received 25.02.2025, received in revised form 16.06.2026, accepted 16.06.2026

Abstract. At present, there are very few available studies comparing the dendroclimatic potential of chronologies based on multiparametric data of annual rings (tree ring width, early/late wood width, delta blue intensity) for the territory of Russia. Such chronologies are also rare for the study area – the treeline of the mountains of Southern Siberia. The purpose of the present study is to analyze a set of quantitative growth parameters (earlywood width, latewood width, and delta blue intensity) of larch trees (*Larix sibirica* Ledeb.) growing on 12 sample sites of the constructed network. The results of cluster and correlation analyses showed that regardless of the selected linear parameter of the annual ring, the analyzed network of tree-ring chronologies is divided into two similar large clusters (western and eastern). Thus, the existing network of millennial chronologies for the mountains of Southern Siberia can be combined into two regional tree-ring chronologies, which will most fully reflect the general signal for the study territory. Spatiotemporal analysis of positive and negative extremes of tree ring width (W), early (E) and late wood width (L), and delta blue intensity (ΔBI) of regional chronologies for the western and eastern clusters allowed us to determine the dates of 2 positive (1734 and 2010) and 5 negative (1589, 1783–1784, 1788, 1813, and 1884) extremes that occurred simultaneously in early and late wood and corresponded to major climatic anomalies in the study region. Negative extremes demonstrate that, of the major volcanic eruptions of the last millennium, which had a huge impact on the climate of the northern hemisphere and led to a number of catastrophic consequences, the consequences of only

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: v.myglan@gmail.com

ORCID: 0000-0002-5268-653X (Myglan V.); 0000-0002-0078-6133 (Rygalova N.); 0000-0002-3582-3440 (Barinov V.); 0000-0001-5111-6255 (Vakhnina I.); 0000-0001-7441-6947 (Taynik A.)

two eruptions (Laki – 1783 and Krakatoa – 1883) are clearly traced in Southern Siberia.

Keywords: dendrochronology, annual ring width, earlywood width, latewood width, delta blue intensity, tree-ring chronology, Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.), treeline, the mountains of Southern Siberia.

Acknowledgements. The research was funded by the Russian Science Foundation grant No. 23–74–01019, <https://rscf.ru/project/23–74–01019/>

Citation: Myglan V. S., Rygalova N. V., Barinov V. V., Vakhnina I. L., Taynik A. V. Construction of a network of tree-ring chronologies based on early/late wood and delta blue intensity data for the upper treeline on the mountains of Southern Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 255–271. EDN: IGHION



Построение сети древесно-кольцевых хронологий по ранней/поздней древесине и дельте оптической плотности для верхней границы леса гор Южной Сибири

В. С. Мыглан^а, Н. В. Рыгалова^б,
В. В. Баринов^а, И. Л. Вахнина^а, А. В. Тайник^а

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бАлтайский государственный университет
Российская Федерация, Барнаул

Аннотация. В настоящее время для территории России опубликовано недостаточное количество работ по сравнительному анализу дендроклиматического потенциала хронологий, построенных по мультипараметрическим данным годовых колец (ширина годовых колец, ранней/поздней древесины, оптическая плотность годового кольца и др.). Для исследуемой территории – верхней границы леса гор Южной Сибири – такие хронологии также единичны. Целью представленного исследования является анализ комплекса количественных (ширина ранней, поздней древесины и дельта оптической плотности годового кольца) параметров прироста лиственниц (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих на 12 пробных участках формируемой сети. Результаты кластерного и корреляционного анализа показали, что в независимости от выбранного параметра годового кольца анализируемая сеть древесно-кольцевых хронологий (ДКХ) делится на два соразмерных кластера (западный и восточный). Это означает, что существующую сеть тысячелетних хронологий для гор Южной Сибири можно объединить в две региональные ДКХ, которые будут наиболее полно отражать общий сигнал для исследуемой территории. Пространственно-временной анализ положительных и отрицательных экстремумов ширины годового кольца (W), ширины ранней (E) и поздней древесины (L), дельты оптической плотности (ΔBI) региональных хронологий по западному и восточному кластеру позволил выявить 2 положительных (1734 и 2010 гг.) и 5

отрицательных (1589, 1783–1784, 1788, 1813 и 1884 гг.) экстремумов, которые одновременно проявились в ранней и поздней древесине и являются индикатором крупных климатических аномалий в исследуемом регионе. Отрицательные экстремумы демонстрируют, что из крупных вулканических извержений последнего тысячелетия, оказавших огромное влияние на климат Северного полушария и повлекших ряд катастрофических последствий, в Южной Сибири четко прослеживаются последствия только двух извержений (Лаки – 1783 г и Кракатау – 1883 г.).

Ключевые слова: дендрохронология, ширина годичного кольца, ширина ранней древесины, ширина поздней древесины, оптическая плотность, древесно-кольцевая хронология, лиственница сибирская (*Larix sibirica* Ledeb.), верхняя граница леса, горы Южной Сибири.

Благодарности. Исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда № 23–74–01019, <https://rscf.ru/project/23-74-01019/>

Цитирование: Мыглан В. С. Построение сети древесно-кольцевых хронологий по ранней/поздней древесине и дельте оптической плотности для верхней границы леса гор Южной Сибири / В. С. Мыглан, Н. В. Рыгалова, В. В. Баринов, И. Л. Вахнина, А. В. Тайник // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 255–271. EDN: IGIION

Введение

Хорошо известно, что величина прироста хвойных деревьев на верхнем и северном пределе распространения древесной растительности в основном зависит от изменчивости температур летних месяцев. Наличие такой связи позволяет исследователям по всему миру реконструировать изменения приземной температуры воздуха в позднем голоцене по древесно-кольцевым хронологиям, что имеет огромное практическое и теоретическое значение (Esper et al., 2002; Mann et al., 2008; Christiansen, Ljungqvist, 2011; Wilson et al., 2016; Hantemirov et al., 2022 и др.). Обычно для выполнения дендрохронологических исследований используют такой параметр, как ширина годичного кольца. Наличие в годичных кольцах хвойных деревьев четко выраженной дифференциации между слоем тонкостенных клеток с широким просветом (ранняя древесина) и слоем толстостенных клеток с узким просветом (поздняя древесина), которые образуются в течение первой и второй половины вегетационного периода соответственно (Fritts,

1976), позволяет построить сеть хронологий по ширине этих параметров. В настоящее время опубликованы научные работы, указывающие на то, что ранняя или поздняя древесина могут быть более чувствительны к климату по сравнению с общей шириной кольца (Lebourgeois, 2000; Cabral-Alemán et al., 2017) или вовсе демонстрируют существование отдельного климатического сигнала (Nautiyal et al., 2019). Отдельно стоит сказать про оптическую плотность поздней древесины, которая оценивается через интенсивность отражения синего цвета (blue intensity, BI) (McCarroll et al., 2002) и может быть использована как альтернатива максимальной плотности поздней древесины (McCarroll et al., 2011). При этом применение параметра дельты оптической плотности (ΔBI – delta blue intensity), который является результатом вычитания фонового значения данного параметра в ранней древесине из измерений в поздней древесине, демонстрирует улучшение качества дендроклиматических реконструкций по сравнению с оптической плотностью древесины (Björklund et al., 2014).

На территории России хронологии по ранней/поздней древесине в наибольшей степени представлены в субарктической зоне (построены под руководством Ф. Швайнгрубера и при непосредственном участии С.Г. Шиятова и Е.А. Ваганова (данные выставлены для публичного доступа в ITRDB (International Tree-Ring Data Bank) – <https://www.ncei.noaa.gov/products/paleoclimatology/tree-ring>)). Для территории гор Южной Сибири есть несколько хронологий по ранней/поздней древесине, однако участки расположены ниже температурной верхней границы леса и по этой причине содержат сильный локальный сигнал. На сегодняшний день по дельте оптической плотности древесины в России опубликована работа по Крымскому полуострову (Комарова и др., 2023). Для заполнения существующего пробела нами была построена сеть из 12 хронологий по ранней/поздней древесине и дельте оптической плотности годовичного кольца. Анализ полученной сети даст возможность оценить качество хронологий и их пространственную однородность, а также провести работу по выделению согласованных минимумов и максимумов прироста деревьев, что позволит уточнить сроки проявления экстремальных климатических событий (охватили первую/вторую половину или затронули весь вегетационный сезон).

Проведение такой работы приблизит нас к пониманию, почему в настоящее время исследователи в основном сосредоточились на измерении ширины годовичного кольца, и насколько корректна такая позиция применительно к исследуемому нами региону. Обращение к этой теме позволит показать, какую дополнительную информацию о климатических событиях прошлого можно получить при использовании ДКХ по ранней/поздней древесине и дельте оптической плотности годовичного кольца.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили керны с лиственниц (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающих на верхней границе леса в пределах горного пояса Южной Сибири (Алтай, Западный и Восточный Саяны, хребты и нагорья Тувы, горная система Забайкалья, рис. 1). Выбор данной породы определялся тем, что лиственница хорошо представлена на верхнем пределе распространения древесной растительности на всей исследуемой территории. Всего было заложено 12 пробных участков на высоте от 2200 до 2400 м над ур.м.: Ak-ha (северная часть плато Укок), Aktru (Северо-Чуйский хребет), Jelo (Южно-Чуйский хребет), Mongun, Bur и Ks (горный массив Монгун-Тайга), TjTor (восточная часть Западного Танну-Ола), Taris и Se (хребет Сengiлен), Kungur (хребет Улан-Тайга), IRK (Китойские гольцы), SMuy (Северо-Муйский хребет). В пространственном отношении данная сеть ДКХ с запада на восток охватывает территорию в 1800 км, с севера на юг – 800 км.

Для территории гор Южной Сибири есть несколько хронологий по ранней/поздней древесине, построенные Ф. Швайнгрубером (ITRDB: <https://www.ncei.noaa.gov/products/paleoclimatology/tree-ring>, участки RUSS: 127, 129, 133, 135, 136, 137, 140). Данные хронологии не анализируются в работе из-за того, что они заложены ниже 2200 м над ур.м. Ранее проведенные исследования (Taunik et al., 2016) показали, что такие участки, расположенные ниже температурной верхней границы леса, содержат сильный локальный сигнал.

На каждом участке возрастным буром отбирались керны на высоте 1,2–1,5 м с отдельно стоящих деревьев, не имеющих наружных дефектов, и рост которых не был осложнен действием внешних факторов (пучением, погребением наносными материалами, отклонением ствола от вертикали, переувлажнением



Рис. 1. Карта расположения участков отбора образцов

Fig. 1. Map of the location of the sampling sites

и т.п.). В большинстве случаев по каждому дереву была зафиксирована следующая информация: GPS-координаты, высота и диаметр ствола. Камеральная пробоподготовка и обработка кернов проводились в Сибирской дендрохронологической лаборатории.

В работе все параметры годовичных колец были получены путем измерения цифровых изображений поверхности образцов (полученные на сканере Epson Perfection V850 Pro или микроскопе AXIO zoom V16 (CARL ZEISS)). В программе Coorecorder проведены измерения нескольких параметров: ширины ранней (E) / поздней (L) древесины и дельта оптической плотности (ΔBI) (Larsson, 2023). Использование последнего показателя связано с тем, что в различающихся по источнику происхождения выборках (например, керны, отобранные на разных участках или с деревьев разных пород на одном участке) определенной яркости может соответствовать разная оптическая плотность поздней древесины. Для решения этого вопроса исследователями был введен

новый параметр – дельта плотности древесины (разница между оптической плотностью ранней и поздней древесины), где яркость в ранней древесине используется как фоновый показатель (более детально изложено в работе Björklund et al., 2013). Сопоставление значений ΔBI с рентгеновской плотностью (MXD) продемонстрировало, что этот параметр (ΔBI) имеет высокую чувствительность к изменчивости климатического сигнала и высокий потенциал для контроля качества перекрестной датировки (Rydval et al., 2014; Kaczka et al., 2018). Оптическая плотность рассчитывалась способом pixel в программе Coorecorder, в качестве настроек использовались стандартные параметры (раздел Help; Larsson, 2023). Указанные настройки были успешно применены ранее для получения параметров оптической плотности древесины лиственницы с верхней границы леса Алтая (детально изложено в работе Мыглан и др., 2024). Графическое представление и анализ полученных данных были выполнены в программе CDendro (Larsson, 2023).

Проверка качества измерений была проведена посредством сочетания графической перекрестной датировки и кросс-корреляционного анализа (в программе COFESHA (Holmes, 1983)). В случае обнаружения выпавших колец и ошибок измерений повторно обращались к цифровым изображениям. Развернутая (детальная) информация по пробоподготовке и измерению параметров годичных колец с помощью классического (аналогового) и нового (цифрового) методов изложена на сайте Сибирской дендрохронологической лаборатории (<https://www.sibdendro.com/>).

Удаление возрастного тренда в хронологиях по ранней/поздней древесине годичных колец достигалось путем применения отрицательной экспоненциальной функции, для дельты оптической плотности древесины была проведена индексация прироста относительно среднего значения (все расчеты выполнены в программе ARSTAN (Cook, Krusic, 2008)). По причине того, что все хронологии по ранней/поздней древесине имели высокую автокорреляцию первого порядка, в работе использовались индексированные остаточные хронологии (res), в которых нивелировано влияние прироста предшествующего года на прирост текущего. Древесно-кольцевые хронологии оценивались с помощью традиционного набора характеристик: коэффициента межсерийной корреляции (для индивидуальных серий на каждом участке), корреляции Пирсона и чувствительности (характеризует погодичную изменчивость ширины годичных колец в диапазоне от 0 до 1,0, хронологии со значениями коэффициента около 0,2 и выше обычно считаются пригодными для реконструкции климата (Speer, 2010)), стандартного (среднеквадратического) отклонения и EPS (expressed population signal, Wigley et al., 1984), с помощью которого выделяется период, когда древесно-кольцевая хронология корректно

отражает реакцию генеральной совокупности деревьев на изменения условий среды (табл. 1).

Генерализация (объединение локальных ДКХ в региональные) древесно-кольцевых рядов проводилась на основе результатов иерархического кластерного анализа. При проведении группировки индексированных res ДКХ использованы следующие параметры кластеризации: метод объединения Уарда, квадрат евклидовой метрики в качестве меры расстояния (в программе Statistica 12.5, <https://allsoft.ru/software/vendors/statsoft/-statistica/?srsltid=AfmBOopnmTcneNbu7Tth3YAyQvEjVrdO9A62zPZ8nRlcSR8XD4P4kiRX>). Выделение положительных и отрицательных экстремумов выполнялось по линейным параметрам годичных колец с целью выявления лет с наиболее благоприятными и неблагоприятными условиями произрастания древесной растительности. В качестве экстремумов приняты значения, выходящие за границы двух среднеквадратических отклонений от среднего. Данные о выпавших кольцах были взяты из программы COFESHA.

Результаты

Анализ параметров ДКХ по ширине ранней/поздней древесины

Измеренные индивидуальные серии прироста по каждому участку были собраны в хронологии и стандартизированы, всего было получено 12 ДКХ по ранней и 12 ДКХ по поздней древесине (табл. 1). Для всех построенных хронологий средняя длина составляет 522 года (изменяется в интервале от 362 до 628 лет), при этом значение средней длины индивидуальной серии прироста значительно меньше – 307 лет. Количество выпавших колец незначительно – менее одного процента. Средняя высота ствола составляет 9 м (наибольшая высота отмечается на участке SMuy), диаметр ствола – 0,38 м (наибольший диаметр на участках IRK и Ak-ha).

Таблица 1. Параметры хронологий гор Южной Сибири

Table 1. Parameters of chronologies from the mountains of Southern Siberia

№	Участок	Период, годы	N	R	вып. кольца, %	AC 1 (e/l)	SD (e/l)	MS (e/l)
Локальные ДКХ по ранней/поздней древесине								
1	Ak-ha	1483–2015	20	0,73/0,58	0,59	0,79/0,75	0,24/0,22	0,30/0,25
2	Aktru	1477–2015	12	0,70/0,60	0,93	0,74/0,72	0,26/0,25	0,32/0,28
3	Jelo	1483–2015	21	0,79/0,62	0,91	0,65/0,64	0,28/0,25	0,35/0,27
4	Bur	1656–2018	19	0,69/0,59	0,59	0,64/0,57	0,26/0,25	0,32/0,31
5	Ks	1475–2013	16	0,77/0,66	1,87	0,68/0,66	0,30/0,27	0,37/0,32
6	Mongun	1393–2021	23	0,75/0,62	1,13	0,75/0,71	0,26/0,24	0,32/0,27
7	TjTor	1453–2021	23	0,66/0,54	0,09	0,70/0,68	0,27/0,30	0,32/0,33
8	Se	1522–2013	10	0,70/0,58	1,03	0,76/0,67	0,31/0,26	0,36/0,29
9	Kungur	1416–2013	10	0,73/0,61	0,62	0,74/0,66	0,28/0,26	0,34/0,29
10	Taris	1543–2016	14	0,74/0,55	0,93	0,70/0,67	0,31/0,25	0,36/0,29
11	IRK	1566–2019	31	0,71/0,60	0,68	0,75/0,70	0,23/0,21	0,28/0,25
12	SMuy	1467–2022	21	0,57/0,41	1,17	0,63/0,67	0,27/0,21	0,34/0,23
Среднее				0,72/0,58	0,88	0,71/0,68	0,27/0,25	0,33/0,28
Региональные ДКХ по западному (WsS) и восточному (EsS) кластеру								
Ранняя древесина								
		Общий период/ период EPS $\geq$ 0,85						
13	WsS_e	1393–2021/ 1500–2021	111	0,68	1,01	0,72	0,23	0,29
14	EsS_e	1416–2021/ 1520–2021	88	0,65	0,69	0,74	0,24	0,30
Поздняя древесина								
15	WsS_1	1393–2021/ 1525–2021	111	0,57	1,02	0,68	0,21	0,24
16	EsS_1	1416–2021/ 1570–2021	88	0,53	0,67	0,68	0,21	0,24
Ширина годичного кольца								
17	WsS_w	1393–2021/ 1500–2021	111	0,69	1,01	0,74	0,22	0,27
18	EsS_w	1416–2021/ 1470–2021	88	0,66	0,67	0,76	0,23	0,28
Дельта оптической плотности древесины								
19	WsS_ΔBI	1393–2021/ 1600–2021	111	0,49	1,19	0,58	0,10	0,06
20	EsS_ΔBI	1416–2021/ 1695–2021	88	0,48	1,11	0,57	0,09	0,06

Примечание: N – объем выборки (число образцов); R – межсерийный коэффициент корреляции; вып. кольца – процент выпавших колец в выборке; AC 1 – среднее значение автокорреляции первого порядка для нестандартизированных серий; SD – величина стандартного отклонения ширины ранней/поздней древесины и MS – коэффициент чувствительности для стандартизированных остаточных хронологий. По ранней/поздней древесине, ширине годичных колец (строки 1–18) приведены параметры для остаточных ДКХ, для дельты оптической плотности – для стандартизированных ДКХ (строки 19–20).

У хронологий по ширине ранней древесины среднее значение межсерийного коэффициента корреляции достаточно высокое и составляет 0,71, при этом минимальное значение отмечается у ДКХ SMuy (0,57), а максимальное – у Jelo (0,79). Среднее значение автокорреляции первого порядка составляет 0,71, стандартного отклонения – 0,27, коэффициента чувствительности – 0,33, что свидетельствует о пригодности ДКХ по ранней древесине для проведения климатических реконструкций. По сравнению с хронологиями по ранней древесине у ДКХ по ширине поздней древесины значения коэффициентов ниже: межсерийный коэффициент равен 0,58, автокорреляция первого порядка – 0,68, стандартное отклонение – 0,25, коэффициент чувствительности – 0,28. Тем не менее полученные показатели свидетельствует о пригодности построенных ДКХ по ширине поздней древесины для проведения климатических реконструкций.

Существенные различия наблюдаются по такому показателю, как пригодность хронологии для проведения климатических реконструкций (период хронологии, когда $EPS \geq 0,85$). У большинства хронологий по ширине ранней и поздней древесины общий период приходится на 1885–2013 гг., что соотносится с периодом, выделенным при анализе ДКХ по ширине годичного кольца (Мыглан и др., 2025). Исключения составляют две хронологии по ширине поздней древесины – Taris, Se, у которых период, когда $EPS \geq 0,85$, существенно меньше (1975–2016 и 1905–2013 гг. соответственно).

Кластерный анализ сети ДКХ для гор Южной Сибири показал, что хронологии по ранней и поздней древесине делятся на два крупных кластера (внутри которых хронологии хорошо согласуются между собой на расстоянии до 500 км): западный (WsS), куда вошли ДКХ Ak-ha, Aktru, Jelo, Bur, Ks, Mongun,

и восточный (EsS) – ДКХ TjTor, Taris, Se, Kungur, IRK, SMuy (рис. 2). Выделяемые кластеры практически идентичны между собой (небольшая перегруппировка наблюдается в восточном подкластере, которая не влияет на общий результат). Можно отметить также, что серии по поздней древесине группируются при несколько меньших расстояниях объединения. На общем фоне выделяется ДКХ SMuy, которая значительно удалена от остальной группы хронологий. Возможно, территориальная удаленность приводит к тому, что прирост ДКХ SMuy содержит сильный локальный сигнал (рис. 2), а сама хронология принадлежит к другому кластеру. Для ответа на этот вопрос требуются дополнительные исследования и расширение сети в этом районе. Результаты кластерного анализа хронологий ранней и поздней древесины полностью соответствуют группировке этих же ДКХ по ширине годичного кольца (Мыглан и др., 2025), что позволяет перейти в дальнейшем от анализа локальных к двум региональным (восточной и западной) хронологиям.

Для проверки результатов кластерного анализа были рассчитаны коэффициенты корреляции (Пирсона) для сети ДКХ, в том числе для выделенных кластеров (табл. 2). По ширине ранней древесины средние значения коэффициента корреляции (Пирсона) между всеми ДКХ составляют 0,48. При этом средние значения коэффициентов корреляции между хронологиями западного и восточного кластера значительно выше – 0,68 и 0,65 (0,51 с включением в выборку ДКХ SMuy) соответственно. По ширине поздней древесины средние значения коэффициента корреляции (Пирсона) между всеми ДКХ составляют 0,43. При этом средние значения коэффициентов корреляции западного и восточного кластера выше – 0,66 и 0,55 (0,43 с ДКХ SMuy) соответственно. Низкие значения коэффици-

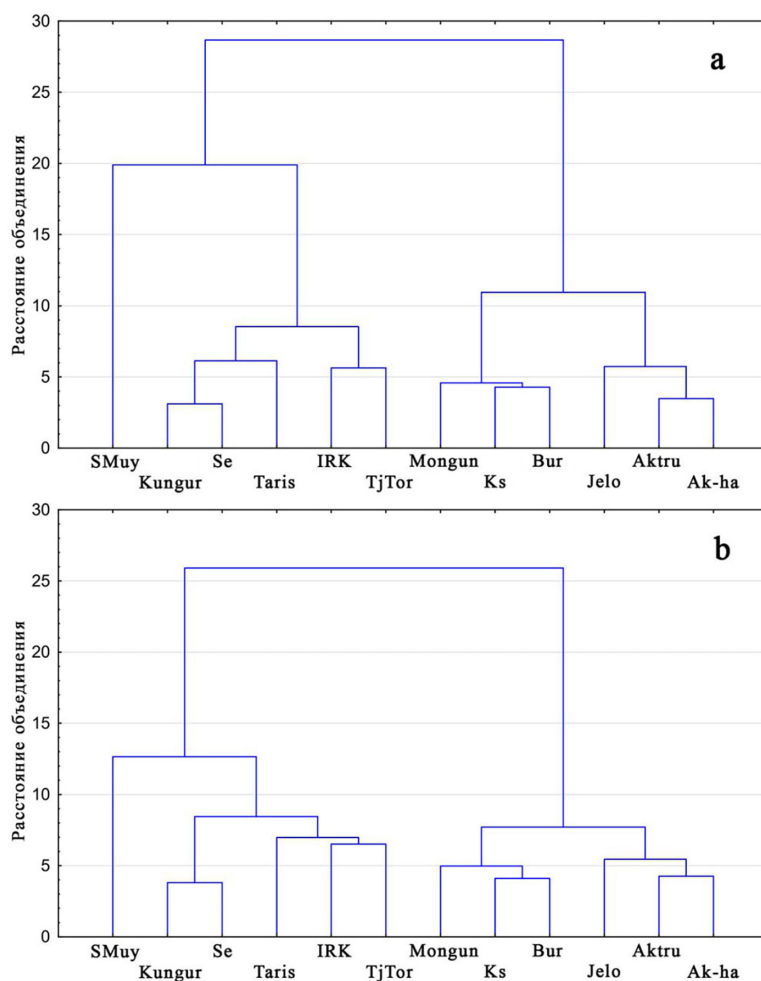


Рис. 2. Результаты кластерного анализа остаточных хронологий по ширине ранней (а) и поздней древесины (б) за период 1885–2013 гг. (для хронологий Taris и Se по поздней древесине расчеты приведены в том числе для периода, где $EPS < 0,85$)

Fig. 2. Results of cluster analysis of residual chronologies for earlywood width (a) and latewood width (b) for the period from 1885–2013 (for Taris and Se latewood chronologies, calculations are shown including the period where $EPS < 0.85$)

ентов корреляции ДКХ SMuy с остальными хронологиями подтверждают предположение об отличии сигнала, содержащегося в приросте данной хронологии, от сигнала в основной сети. По этой причине она не была использована при генерализации хронологий и исключена из дальнейшего анализа. Таким образом, полученные результаты подтвердили корректность деления сети ДКХ на два кластера, которые позволили построить четыре регио-

нальные стандартизированные ДКХ (западную (WsS) и восточную (EsS) по обоим линейным параметрам годичного кольца). Две по ширине ранней древесины WsS_e (участки Mongun, Ks, Bur, Jelo, Aktru, Ak-ha) и EsS_e (участки Kungur, Se, Taris, IRK, TjTor), и две по ширине поздней древесины WsS_l и EsS_l (распределение ДКХ аналогичное для ранней и поздней древесины). Как правило, генерализация ДКХ помогает усилить общий сиг-

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Пирсона между стандартизированными остаточными ДКХ по ранней древесине, а также генерализованными сериями для общего периода с 1885 по 2013 г.

Table 2. Pearson's correlation coefficients between standardized residual Chronologies of earlywood as well as generalized series for the common period from 1885 to 2013

	Ak-ha	Aktru	Jelo	Bur	Ks	Mongun	TjTor	Taris	Se	Kungur	IRK	SMuy	WsS_e	EsS_e
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Ak-ha		0,77	0,69	0,59	0,67	0,64							0,86	0,47
Aktru	0,77		0,74	0,61	0,68	0,6							0,82	0,43
Jelo	0,69	0,74		0,6	0,65	0,61							0,82	0,37
Bur	0,59	0,61	0,6		0,82	0,74							0,85	0,54
Ks	0,67	0,68	0,65	0,82		0,8							0,9	0,53
Mongun	0,64	0,6	0,61	0,74	0,8								0,86	0,59
TjTor	0,53	0,45	0,42	0,62	0,53	0,64		0,5	0,61	0,66	0,52	0,19	0,62	0,75
Taris	0,37	0,39	0,31	0,43	0,47	0,46	0,5		0,77	0,69	0,61	0,19	0,46	0,81
Se	0,54	0,47	0,38	0,5	0,56	0,58	0,61	0,77		0,85	0,67	0,23	0,59	0,89
Kungur	0,42	0,38	0,39	0,51	0,54	0,57	0,66	0,69	0,85		0,66	0,28	0,54	0,87
IRK	0,27	0,26	0,22	0,36	0,35	0,41	0,52	0,61	0,67	0,66		0,26	0,36	0,88
SMuy	0,1	0,12	0,07	0,13	0,09	0,2	0,19	0,19	0,23	0,28	0,26		0,13	0,27
WsS_e	0,86	0,82	0,82	0,85	0,9	0,86	0,62	0,46	0,59	0,54	0,36			0,57

Примечание: жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0,05$; ячейки таблицы со значениями коэффициентов корреляции, относящиеся к отдельным кластерам – залиты серым.

нал, содержащийся в приросте деревьев (так как нивелируются локальные особенности, в том числе и орографического характера), результаты расчетов подтвердили эту закономерность (табл. 2 и 3, столбцы 14 и 15).

Можно отметить, что для поздней древесины коэффициенты корреляции Пирсона между локальными ДКХ и соответствующей им региональной хронологией в целом ниже, чем для ранней древесины. Это особенно выражено для хронологий восточного кластера: среднее значение коэффициента для восточных ДКХ с EsS_1 составляет 0,78, для западных с WsS_1 – 0,84 (табл. 3).

Дельта оптической плотности годового кольца

В ходе анализа хронологий по ширине ранней/поздней древесины было установле-

но, что обобщение локальных хронологий до региональных повышает их дендроклиматический потенциал. Полученный результат позволяет миновать стадию построения локальных ДКХ по дельте оптической плотности и сразу перейти к построению региональных хронологий по западному и восточному кластеру (WsSABI и EsSABI). Характеристики хронологий по дельте оптической плотности поздней древесины приведены в табл. 1. Анализ параметров показал, что по сравнению с параметром ширины годичного кольца ранней/поздней древесины у ДКХ по ΔBI увеличилось количество выпавших годичных колец (это логично, так как на отдельных узких кольцах не удалось измерить оптическую плотность), существенно уменьшились значения межсерийной корреляции, коэффициентов автокорреляции первого порядка,

Таблица 3. Коэффициенты корреляции Пирсона между стандартизированными остаточными ДКХ по поздней древесине, а также генерализованными сериями для общего периода с 1885 по 2013 г.

Table 3. Pearson's correlation coefficients between standardized residual Chronologies of latewood as well as generalized series for the common period from 1885 to 2013

	Ak-ha	Aktru	Jelo	Bur	Ks	Mongun	TjTor	Taris	Se	Kungur	IRK	SMuy	WsS_I	EsS_I
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Ak-ha		0,65	0,72	0,62	0,65	0,67						0,1	0,86	0,39
Aktru	0,65		0,64	0,6	0,66	0,62						0,11	0,78	0,44
Jelo	0,72	0,64		0,62	0,66	0,62						0,07	0,84	0,4
Bur	0,62	0,6	0,62		0,72	0,72						0,14	0,84	0,49
Ks	0,65	0,66	0,66	0,72		0,76						0,06	0,87	0,48
Mongun	0,67	0,62	0,62	0,72	0,76							0,15	0,87	0,5
TjTor	0,42	0,4	0,48	0,62	0,47	0,58		0,36	0,5	0,53	0,4	0,2	0,59	0,69
Taris	0,35	0,37	0,25	0,27	0,42	0,38	0,36		0,63	0,59	0,45	0,11	0,39	0,68
Se	0,45	0,46	0,38	0,42	0,44	0,41	0,5	0,63		0,8	0,56	0,24	0,49	0,82
Kungur	0,33	0,45	0,36	0,45	0,5	0,44	0,53	0,59	0,8		0,65	0,23	0,49	0,86
IRK	0,2	0,25	0,22	0,27	0,27	0,31	0,4	0,45	0,56	0,65		0,22	0,3	0,85
SMuy	0,1	0,11	0,07	0,14	0,06	0,15	0,2	0,11	0,24	0,23	0,22		0,13	0,25
WsS_I	0,86	0,78	0,84	0,84	0,87	0,87	0,59	0,39	0,49	0,49	0,3			0,53

Примечание: жирным шрифтом выделены значимые коэффициенты корреляции при $p < 0,05$; ячейки таблицы со значениями коэффициентов корреляции, относящиеся к отдельным кластерам – залиты серым; у хронологий Taris и Se не на всей длине $EPS < 0,85$.

стандартного отклонения и чувствительности (последнее связано со слабой изменчивостью значений оптической плотности). Кроме того, по сравнению с хронологиями по линейным параметрам годичного кольца у ДКХ по дельте оптической плотности уменьшился период, на котором хронология пригодна для проведения климатических реконструкций ($EPS \geq 0,85$, табл. 1).

Экстремумы ранней и поздней древесины

Кольца деревьев выступают надежным источником информации для установления экстремальных климатических событий в прошлом. При этом сегодня существует достаточно много способов их выявления. В нашем случае для этого использованы сле-

дующие количественные линейные параметры: ширина годичного кольца (W), ширина ранней (E) и поздней древесины (L), дельта оптической плотности (ΔBI). На исследуемой территории нами было всего зафиксировано 323 положительных и отрицательных экстремума по ширине годичных колец, по ранней и поздней древесине (для периода, когда у ДКХ $EPS \geq 0,85$, табл. 1, строки с 13 по 18). В процентном отношении они распределились в равных пропорциях: в региональной ДКХ WsS из 115 экстремумов 40 пришлись на W, 37 – E и 38 – L; в региональной ДКХ EsS из 208 экстремумов 62 пришлись на W, 69 – E и 77 – L.

Анализ распределения экстремумов в ранней и поздней древесине показал, что в ДКХ WsS 37 % положительных экстрему-

мов приходится на раннюю, а 63 % на позднюю древесину; отрицательные экстремумы распределяются более равномерно: 58 % случаев фиксируется в ранней и 42 % – в поздней древесине. В ДКХ EsS 39 % положительных экстремумов пришлось на раннюю и 61 % на позднюю древесину; отрицательные экстремумы фиксируются примерно в равной пропорции – 52 % в ранней древесине и 48 % в поздней. Согласно полученным данным, по процентному соотношению положительных и отрицательных экстремумов – региональные хронологии сопоставимы. Прослеживается общая тенденция – образование положительных экстремумов на исследуемой территории чаще сопряжено с благоприятными условиями произрастания во второй половине периода вегетации (июль-август). Отрицательные экстремумы могут возникать на протяжении всего вегетационного сезона.

В дендрохронологических исследованиях важное значение имеет процедура выделения экстремумов прироста, которые являются индикаторами аномальных климатических проявлений. В нашем случае оценка экстремальности вегетационного сезона была выполнена двумя способами: выделены экстремумы по ширине годичного кольца (которая является интегральной характеристикой изменений внешних условий за период вегетации) и в ранней/поздней древесине (первая и вторая половина вегетационного сезона соответственно). Логично предположить, что год с экстремальными для произрастания деревьев условиями вегетационного периода должен проявиться в каждом из этих показателей. Давайте в этом убедимся.

Рассмотрим распределение положительных экстремумов. Проведенный анализ ДКХ показал, что в ДКХ WsS выявлено 10 положительных экстремумов по W. В 5 случаях они совпадают с экстремумами по E

(1920 и 2010 гг.) или по L (1574, 1781, 1904 гг.), а в остальных 5 случаях (1557, 1612, 1672, 1681, 1734 гг.) экстремумы проявляются во всех параметрах годичного кольца (W, E, L). В ДКХ EsS из 12 положительных экстремумов W – в 6 случаях наблюдается совпадение с экстремумами E (1535, 1640, 1729, 2000 гг.) или L (1477, 1722 гг.), а в 5 случаях (1560, 1694, 1734, 1946, 2010 гг.) экстремумы проявляются во всех параметрах (W, E, L). При этом в одном случае экстремум по W (1500 г.) не нашел проявления ни в ранней, ни в поздней древесине.

Рассмотрим распределение отрицательных экстремумов. В региональной ДКХ WsS было выделено 19 экстремумов по W, которые в 12 случаях совпадают с экстремумами E (1524, 1581, 1627, 1662, 1736, 1775, 1785, 1847, 1911, 1958, 1961 гг.) и L (1533 г.). В остальных 7 случаях (1589, 1699, 1784, 1788, 1813, 1835, 1884 гг.) экстремумы общие для всех параметров (W, E, L). В региональной ДКХ EsS выявлено 15 экстремумов W, которые в 7 случаях совпадают с экстремумами E (1589, 1673, 1685, 1788, 1812 гг.) и L (1495, 1553). В 7 случаях (1733, 1746, 1783, 1813, 1854, 1867, 1884 гг.) экстремумы проявляются у всех параметров (W, E, L). При этом выделяется отрицательный экстремум W (1479 г.), который не проявляется в виде экстремума E или L. Сопоставление дат образования отрицательных экстремумов между западным и восточным кластером показало, что общими (проявившими себя как минимум по двум параметрам в каждом кластере) стали экстремумы, приходящиеся на 1589, 1788, 1813 и 1884 гг. Отдельно стоит выделить экстремумы 1783 и 1784 гг. (которые поочередно проявились в восточном и западном кластерах). На наш взгляд, они являются следствием извержения вулкана Лаки (произошедшего 8 июня 1783 г. и длившегося 8 месяцев).

Примечательно, что во всех случаях, когда положительные и отрицательные экс-

тремумы Е и L приходятся на один год, в этот же год фиксируется экстремум по W. В то же время в выборке присутствуют экстремумы W, но при этом в эти годы прирост Е и L не достигает экстремальных значений. Таким образом, результаты работы показывают, что привлечение такого параметра, как ширина годичного кольца для выделения положительных/отрицательных экстремумов, охвативших весь вегетационный сезон, не всегда корректно. С этой точки зрения, именно в годы одновременного образования экстремумов в ранней и поздней древесине (Е, L) можно говорить об экстремальности условий произрастания на протяжении всего сезона вегетации. Таким образом, проведенные расчеты за общий период с 1570 по 2021 г. позволили выявить два положительных (1734 и 2010 гг.) и пять отрицательных (1589, 1783–1784, 1788, 1813 и 1884 гг.) экстремумов, которые наблюдаются в обеих региональных ДКХ (т.е. максимально представлены на исследуемой территории).

Проведенный анализ хронологий по дельте оптической плотности (ΔBI) выявил 14 положительных и 13 отрицательных экстремумов в ДКХ WsS ΔBI и 11 положительных и 44 отрицательных экстремумов в ДКХ EsS ΔBI . Из них общими для двух хронологий стали по четыре положительных (2000, 2001, 2004, 2008 гг.) и отрицательных (1785, 1788, 1813, 1884 гг.) экстремума. Отдельно стоит выделить экстремумы 1783 и 1784 гг. (которые поочередно проявились в восточном и западном кластерах). В этом случае экстремум 1785 г. смотрится как некая кульминация последствий растянутого на три года климатического события. Сопоставление с датами экстремумов, выявленных по W, Е и L, показало, что если по положительным экстремумам совпадений не наблюдается, то отрицательные экстремумы совпадают с экстремумами

по дельте оптической плотности в 4 случаях (1783–1784, 1788, 1813, 1884 гг.).

Обсуждение

Результаты исследования показали, что ДКХ по ранней и поздней древесине делятся на кластеры, как и при анализе ширины годичного кольца (Мыглан и др., 2025). Причем это деление не приурочено строго к горным системам, так хронологии, расположенные в западной части Тывы – на горном массиве Монгун-Тайга (Mongun, Ks, Bur), более тесно связаны не с хронологиями из других горных районов Тывы, а с ДКХ Алтая, к которому массив Монгун-Тайга примыкает с востока. Это указывает на необходимость объединения в пределах двух выделенных кластеров сети тысячелетних хронологий в две региональные ДКХ, которые будут наиболее полно отражать общий сигнал на исследуемой территории.

Проведенное в работе сопоставление генерализованных хронологий по линейным параметрам годичного кольца (W, Е, L) показало, что минимальные отличия наблюдаются между хронологиями по такому параметру, как ширина годичного кольца, и ранней древесины (межсерийный коэффициент корреляции, автокорреляция первого порядка, стандартное отклонение и коэффициент чувствительности, табл. 1). Более существенные различия отмечаются между ДКХ по такому параметру, как ширина годичного кольца, и поздней древесины (табл. 1). По этой причине, если исходить из параметров получаемых хронологий, практический смысл построения ДКХ по ширине ранней/поздней древесины отсутствует, так как технически проще сразу построить хронологию по ширине годичного кольца. Возможно, использование параметров Е, L и ΔBI поможет в плане облегчения проведения процедуры перекрестной датиров-

ки, особенно серий прироста со значительно удаленных участков. Проведенный расчет коэффициентов корреляции показал, что использование хронологий по Е, L и в этом отношении не дает никаких преимуществ по сравнению с шириной годичного кольца (табл. 4). В этом случае лучше всего себя показывает такой параметр, как дельта оптической плотности годичного кольца. В нашем случае коэффициент корреляции между западным и восточным кластером по дельте оптической плотности составляет 0,85, тогда как по ширине – всего 0,56. Это означает, что оптическая плотность древесины, по сравнению с шириной, в большей мере отражает именно общий климатический сигнал, что позволяет ей игнорировать локальные условия произрастания деревьев в пределах двух кластеров (900 км с запада на восток).

На наш взгляд, создание хронологий по ширине ранней/поздней древесины на верхней границе леса в первую очередь направлено на решение задачи по выявлению и анализу экстремальных климатических событий. В этом отношении ширина годичного кольца – не самый лучший параметр, так как не позволяет выделять экстремальные события, проявившиеся в первой/второй половине, или уверенно говорить об экстре-

мальности условий произрастания в течение всего сезона вегетации. В нашем случае анализ линейных параметров ранней/поздней древесины позволил выявить климатические события, проявившиеся на протяжении всего вегетационного сезона в горах Южной Сибири. Так, за период с 1570 по 2021 г. было выявлено два положительных (1734 и 2010 гг.) и пять отрицательных (1589, 1783–1784, 1788, 1813 и 1884 гг.) экстремумов. Представляло научный интерес сравнить полученные результаты с данными об экстремальных климатических событиях в Алтае-Саянском регионе (1589, 1601, 1647, 1662, 1699–1700, 1736, 1783–1785, 1788–1789, 1812–1814, 1884 гг.), полученными на основе анализа распределения нарушений клеточной структуры колец (Баринов, 2018). Проведенное сопоставление показало 100 % совпадение дат отрицательных экстремумов. Отсутствие совпадений с положительными экстремумами закономерно, так как все проанализированные типы нарушений годичных колец связаны с воздействием низких приземных температур в период вегетации. При этом особый интерес вызывает тот факт, что экстремумы проявились только в один год, а нарушения структуры годичных колец фиксировались на протяжении нескольких лет подряд. Например, начавшиеся

Таблица 4. Коэффициенты корреляции Пирсона между региональными ДКХ по ширине ранней/поздней древесины, годичного кольца и дельте оптической плотности для общего периода с 1885 по 1998 г.

Table 4. Pearson's correlation coefficients between regional tree-ring chronologies of early/late wood, annual ring width, and delta blue intensity for the common period from 1885 to 1998

	EsS_e	EsS_l	EsS_W	EsSΔBI
WsS_e	<u>0,57</u>	0,42	0,56	0,28
WsS_l	0,43	<u>0,53</u>	0,47	0,31
WsS_W	0,56	0,46	<u>0,56</u>	0,29
WsSΔBI	0,35	0,33	0,34	<u>0,85</u>

Примечание: все коэффициенты корреляции значимые, подчеркиванием отмечены коэффициенты корреляции по одному параметру между западным и восточным кластерами.

8 июня 1783 г. и длившиеся 8 месяцев извержения вулканов Лаки и Гримсвотн (6 баллов по шкале извержений) в Исландии, последствия которых фиксируются по всему Северному полушарию, в Алтае-Саянском регионе проявились в виде нарушений анатомической структуры годовичных колец в течение трех лет – с 1783 по 1785 г. Согласно полученным нами данным, в 1783 г. отрицательный экстремум фиксируется в западном кластере по L и в восточном кластере по E и L древесине. В следующем году экстремум проявился только в западном кластере (E и L). В 1785 г. отмечается экстремум по ранней древесине в западном кластере и общий для двух кластеров отрицательный экстремум по дельте оптической плотности. То есть, несмотря на мозаичность реакции отдельных деревьев, в регионе исследования хорошо прослеживается длительность и сила извержения вулкана. Этот пример наглядно демонстрирует, что именно привлечение комплекса количественных и качественных характеристик годовичного кольца может помочь при проведении реконструкции истории экстремальных климатических событий (объективной оценки их масштаба и интенсивности).

Таким образом, в представленной работе мы выделили экстремальные природно-климатические события, охватившие весь вегетационный сезон, наиболее полно в двух проанализированных кластерах. В дальнейшем наиболее перспективным представляется анализ экстремумов ранней и поздней древесины и нарушений структуры годовичного кольца путем привлечения инструментальных рядов метеоданных, что позволит описать климатические условия, которые сейчас и в прошлом приводили к образованию аномалий ширины ранней/поздней древесины и нарушениям структуры годовичного кольца на верхней границе леса.

Заключение

Кластерный и корреляционный анализ древесно-кольцевых хронологий по ширине ранней, поздней древесины, полученный для 12 пробных участков произрастания лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) в горах Южной Сибири, показал, что анализируемая сеть хронологий делится на два соразмерных крупных кластера (западный и восточный), внутри которых хронологии хорошо согласуются между собой на расстоянии до 500 км. Полученные результаты позволили построить две региональные стандартизированные хронологии по ширине ранней древесины WsS_e и EsS_e , две по ширине поздней древесины WsS_l и EsS_l и две по дельте оптической плотности древесины $Ws\Delta BI$ и $Es\Delta BI$ для каждого кластера. В перспективе это означает, что существующую сеть тысячелетних хронологий для гор Южной Сибири необходимо объединить в две региональные ДКХ, которые наиболее полно отражают общий сигнал для исследуемой территории. Анализ построенных ДКХ по дельте оптической плотности показал, что оптическая плотность ранней/поздней древесины, по сравнению с шириной годовичного кольца, в большей мере отражает именно общий (предположительно, зональный) климатический сигнал. Это позволяет ей игнорировать локальные условия произрастания деревьев в пределах двух кластеров (900 км с запада на восток).

Пространственно-временной анализ положительных и отрицательных экстремумов ширины годовичного кольца (W), ширины ранней (E) и поздней древесины (L) региональных хронологий по западному и восточному кластеру позволил определить даты 2 положительных (1734 и 2010 гг.) и 5 отрицательных (1589, 1783–1785, 1788, 1813 и 1884 гг.) экстремумов, которые являются отражением крупных климатических аномалий в исследуемой территории.

дуюмом регионе. Некоторые отрицательные вулканических извержений (например, Лаки экстремумы являются отражением крупных и Кракатау).

Список литературы / References

Баринов В.В. (2018) *Экстремальные климатические события в Алтае-Саянском регионе за последние 1500 лет по дендрохронологическим данным. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Красноярск, 20 с. [Barinov V. V. (2018) *Extreme climatic events in the Altai-Sayan region for the last 1500 years according to dendrochronological data. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Biological Sciences*. Krasnoyarsk, 20 p. (in Russian)]

Комарова А.В., Кукарских В.В., Бубнов М.О., Дэви Н.М. (2023) Потенциал применения параметра Blue Intensity для оценки климатического отклика радиального прироста деревьев на полуострове Крым. *Экология*, 5: 375–386 [Komarova A. V., Kukarskih V. V., Bubnov M. O., Devi N. M. (2023) Application potential of the Blue Intensity parameter for estimation of tree radial growth climatic response on the Crimean Peninsula. *Russian Journal of Ecology*, 54(5): 412–422 (in Russian)]

Мыглан В.С., Баринов В.В., Назаров А.Н., Тайник А.В. (2024) Проблема перекрестного датирования сосны сибирской и лиственницы сибирской на верхней границе леса в Центральном Алтае. *Сибирский экологический журнал*, 31(6): 952–960 [Myglan V. S., Barinov V. V., Nazarov A. N., Tainik A. V. (2024) The problem of cross-dating Siberian pine and Siberian larch on the upper forest boundary in the Altai-Sayan ecoregion. *Contemporary Problems of Ecology*, 17(6): 862–868 (in Russian)]

Мыглан В.С., Рыгалова Н.В., Баринов В.В., Вахнина И.Л., Тайник А.В. (2025) Анализ сети древесно-кольцевых хронологий на верхней границе леса гор Южной Сибири. *Лесоведение*, 6: 760–772 [Myglan V. S., Rygalova N. V., Barinov V. V., Vakhnina I. L., Taynik A. V. (2025) Analysis of the tree ring chronology network at the upper timberline in the Southern Siberian mountains. *Russian Journal of Forest Science [Lesovedenie]*, 6: 760–772 (in Russian)]

Björklund J. A., Gunnarson B. E., Krusic P. J., Grudd H., Josefsson T., Östlund L., Linderholm H. W. (2013) Advances towards improved low-frequency tree-ring reconstructions, using an updated *Pinus sylvestris* L. MXD network from the Scandinavian Mountains. *Theoretical and Applied Climatology*, 113(3–4): 697–710

Björklund J. A., Gunnarson B. E., Seftigen K., Esper J., Linderholm H. W. (2014) Blue intensity and density from northern Fennoscandian tree rings, exploring the potential to improve summer temperature reconstructions with earlywood information. *Climate of the Past*, 10: 877–885

Cabral-Alemán C., Pompa-García M., Acosta-Hernández A. C., Zúñiga-Vásquez J. M., Camarero J. J. (2017) Earlywood and latewood widths of *Picea chihuahuana* show contrasting sensitivity to seasonal climate. *Forests*, 8(5): 173

Christiansen B., Ljungqvist F. C. (2011) Reconstruction of the extratropical NH mean temperature over the last millennium with a method that preserves low-frequency variability. *Journal of Climate*, 24(23): 6013–6034

Cook E. R., Krusic P. J. (2008) A Tree-Ring Standardization Program Based on Detrending and Autoregressive Time Series Modeling, with Interactive Graphics (ARSTAN). URL: <http://www.ideo.columbia.edu/res/fac/trl/public/publicSoftware.html> (date of access: 01.02.2025)

- Esper J., Cook E. R., Schweingruber F. H. (2002) Low-frequency signals in long tree-ring chronologies for reconstructing past temperature variability. *Science*, 295(5563): 2250–2253
- Fritts H. C. (1976) *Tree rings and climate*. London, Academic Press, 567 p.
- Hantemirov R. M., Corona C., Guillet S., Shiyatov S. G., Stoffel M., Osborn T. J., Melvin T. M., Gorlanova L. A., Kukarskih V. V., Surkov A. Y., von Arx G., Fonti P. (2022) Current Siberian heating is unprecedented during the past seven millennia. *Nature Communications*, 13: 4968
- Holmes R. L. (1983) *Dendrochronology Program Library*. Laboratory of Tree-ring Research, Tucson, University of Arizona, 51 p.
- Kaczka R. J., Spyt B., Janecka K., Beil I., Büntgen U., Scharnweber T., Nievergelt D., Wilmking M. (2018) Different maximum latewood density and blue intensity measurements techniques reveal similar results. *Dendrochronologia*, 49: 94–101
- Larsson L. (2023) CooRecorder and Cdendro programs of the CooRecorder. Cdendro package version 9.8.1. 2022. URL: <https://www.cybis.se/forfun/dendro/helpcoorecorder7/index.htm> (date of access: 01.02.2025)
- Lebourgeois F. (2000) Climatic signals in earlywood, latewood and total ring width of Corsican pine from western France. *Annals of Forest Science*, 57(2): 155–164
- Mann M. E., Zhang Z., Hughes M. K., Bradley R. S., Miller S. K., Rutherford S., Ni F. (2008) Proxy-based reconstructions of hemispheric and global surface temperature variations over the past two millennia. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(36): 13252–13257
- McCarroll D., Pettigrew E., Luckman A., Guibal F., Edouard J. L. (2002) Blue reflectance provides a surrogate for latewood density of high-latitude pine tree rings. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 34(4): 450–453
- McCarroll D., Tuovinen M., Campbell R., Gagen M., Grudd H., Jalkanen R., Loader N. J., Robertson I. (2011) A critical evaluation of multi-proxy dendroclimatology in northern Finland. *Journal of Quaternary Science*, 26(1): 7–14
- Nautiyal A., Rawat G. S., Ramesh K., Kannan R., Stephenson S. L. (2019) Seasonal precipitation signal in earlywood and latewood ring width chronologies of *Pinus roxburghii*. *Tree-Ring Research*, 75(2): 86–100
- Rydval M., Larsson L.-Å., McGlynn L., Gunnarson B. E., Loader N. J., Young G. H. F., Wilson R. (2014) Blue intensity for dendroclimatology: should we have the blues? Experiments from Scotland. *Dendrochronologia*, 32(3): 91–204
- Speer J. H. (2010) *Fundamentals of tree ring research*. University of Arizona Press, Tucson, AZ, USA, 368 p.
- Taynik A. V., Barinov V. V., Oidupaa O. Ch., Myglan V. S., Reinig F., Buntgen U. (2016) Growth coherency and climate sensitivity of *Larix sibirica* at the upper treeline in the Russian Altai Sayan Mountains. *Dendrochronologia*, 39: 10–16
- Wigley T. M. L., Briffa K. R., Jones P. D. (1984) On the average value of correlated time series, with applications in dendroclimatology and hydrometeorology. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 23(2): 201–213
- Wilson R., Anchukaitis K., Briffa K. R., Büntgen U., Cook E., D'Arrigo R., Davi N., Esper J., Frank D., Gunnarson B., Hegerl G., Helama S., Klesse S., Krusic P. J., Linderholm H. W., Myglan V., Osborn T. J., Rydval M., Schneider L., Schurer A., Wiles G., Zhang P., Zorita E. (2016) Last millennium northern hemisphere summer temperatures from tree rings: part I: the long term context. *Quaternary Science Reviews*, 134: 1–18

EDN: RJXZHI

УДК 630*561.24

Integrating Seasonal Measurements of Tree-Ring Formation with Long-Term Tree-Ring Chronologies:

1. Search for an Adequate Approach

Natalia V. Karmanovskaya^{a*}, Elena A. Babushkina^b,
Liliana V. Belokopytova^b and Dina F. Zhirnova^b

^a*Fedorovsky Polar State University*

Norilsk, Russian Federation

^b*Khakass Technical Institute of Siberian Federal University*

Abakan, Russian Federation

Received 10.06.2025, received in revised form 15.06.2026, accepted 16.06.2026

Abstract. Traditional dendroclimatic methods based on retrospective analysis of tree-ring width do not always allow for unambiguous interpretation of the climatic signal owing to the complex interaction of factors during the growing season. In this regard, the integration of direct seasonal observations of xylogenesis with process-based models of radial tree growth represents a promising approach. This study aimed to compare long-term seasonal measurements of cell growth kinetics and data from the Vaganov-Shashkin model (VS-model). The Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) wood formation had been observed at two sites in the Khakass-Minusinsk Depression since 2013. During the period of dormancy, a stable number of cells (6.1) was observed in the cambial zone. Short-term minima in seasonal growth kinetics coincided with periods of climatic extremes. Long-term tree-ring width chronologies were also constructed and used to confirm the dominance of moisture limitation (inter-site correlation $R=0.72$) and to enable automated parameterisation of the VS-model. The simulated chronologies aligned reasonably well with the observed ones ($R=0.61$ – 0.63 ; synchronicity $GI_k > 64\%$; root mean square error $RMSE=0.25$). The integral growth rate obtained from the fitted VS-model (dependent on temperature, soil moisture, and daylength at daily resolution) matches the observed kinetics of cell numbers in the expansion zone in both peak timing and curve shape. The results confirm the potential of integrating seasonal measurements and process-based modeling for forecasting tree radial growth responses to climate change, and provide new avenues for improving the VS-model.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: karmanovskayanv@norvuz.ru

ORCID: 0000-0001-9303-0003 (Karmanovskaya N.); 0000-0002-1355-4307 (Babushkina E.); 0000-0002-8475-7304 (Belokopytova L.); 0000-0002-5189-5700 (Zhirnova D.)

Keywords: *Pinus sylvestris*, wood formation, seasonal growth, tree-ring chronologies, climate response, process-based modeling, cambial activity.

Acknowledgements. This research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project FSRZ-2023–0007).

Citation: Karmanovskaya N. V., Babushkina E. A., Belokopytova L. V., Zhirnova D. F. Integrating seasonal measurements of tree-ring formation with long-term tree-ring chronologies: 1. Search for an adequate approach. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 272–287. EDN: RJXZHJ



Интегрирование сезонных измерений формирования годичных колец с длительными древесно-кольцевыми хронологиями:

1. Поиск адекватного подхода

Н. В. Кармановская^а, Е. А. Бабушкина^б,
Л. В. Белокопытова^б, Д. Ф. Жирнова^б

^аЗаполярный государственный университет
им. Н. М. Федоровского

Российская Федерация, Норильск

^бХакасский технический институт –
филиал Сибирского федерального университета
Российская Федерация, Абакан

Аннотация. Традиционные дендроклиматические методы, основанные на ретроспективном анализе ширины годичных колец, не всегда позволяют однозначно интерпретировать климатический сигнал из-за сложного взаимодействия факторов в течение сезона роста. В связи с этим перспективной задачей является интеграция данных прямых сезонных наблюдений ксилогенеза и процессного моделирования радиального прироста деревьев. Целью данного исследования была апробация подхода, основанного на сопоставлении данных многолетних сезонных измерений кинетики роста клеток и модели Ваганова-Шашкина (VS-модели). Начиная с 2013 г., на двух участках Хакасско-Минусинской котловины проводились наблюдения формирования древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). В период покоя наблюдалась стабильная численность клеток камбиальной зоны (6,1 клетки). Краткосрочные минимумы в кинетике сезонного роста совпадали с периодами климатических экстремумов. Также были построены длительные хронологии ширины годичных колец, использованные для подтверждения общности лимитирования увлажнением (корреляция между участками $R=0,72$) и для автоматизированной параметризации VS-модели. Смоделированные хронологии достаточно хорошо сходятся с фактическими ($R=0,61–0,63$; синхронность $Gl_k > 64\%$; среднеквадратичная ошибка $RMSE=0,25$). Полученная при подгонке VS-модели интегральная скорость роста (зависящая от температуры, влажности почвы и длины

светового дня с суточным разрешением) по срокам максимумов и форме кривой сходится с фактически наблюдаемой кинетикой количества клеток в зоне растяжения. Полученные результаты подтверждают перспективность интеграции сезонных измерений и процессного моделирования для прогнозирования реакции радиального роста деревьев на изменения климата и открывают новые направления для совершенствования VS-модели.

Ключевые слова: *Pinus sylvestris*, формирование древесины, сезонный рост, древесно-кольцевые хронологии, климатический отклик, имитационное моделирование, камбиальная активность.

Благодарности. Исследование поддержано Министерством науки и высшего образования РФ (проект FSRZ-2023–0007).

Цитирование: Кармановская Н. В. Интегрирование сезонных измерений формирования годичных колец с длительными древесно-кольцевыми хронологиями: 1. Поиск адекватного подхода / Н. В. Кармановская, Е. А. Бабушкина, Л. В. Белокопытова, Д. Ф. Жирнова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 272–287. EDN: RJXZHNJ

Введение

Динамика радиального прироста древесных растений является высокоинформативным индикатором влияния на их состояние текущих изменений климата (Fritts, 1976; Шиятов, Ваганов, 1998; Briffa et al., 2001; Shishov et al., 2023). Однако традиционный дендроклиматический анализ, опирающийся на ретроспективные данные о ширине годичных колец, зачастую не позволяет однозначно интерпретировать климатический сигнал из-за сложного взаимодействия факторов в течение сезона роста (Vaganov et al., 2006; Rathgeber et al., 2016). Основное прямое и косвенное влияние климатических факторов на формирование годичных колец происходит в активный вегетационный период (Ваганов и др., 1985; Rossi et al., 2006). В связи с этим актуальным направлением исследований является прямое наблюдение и измерение кинетики радиального роста деревьев в течение сезона в масштабе отдельных клеток (Olano et al., 2012; Fonti et al., 2020; Babushkina et al., 2022). Особую ценность представляют многолетние ряды таких наблюдений, которые до сих пор остаются редкими ввиду огромной трудоёмкости полевых и камеральных работ (Butto et al., 2020).

Параллельно с экспериментальными исследованиями интенсивно развивается направление процессного моделирования сезонного и многолетнего роста древесных растений, в частности изменчивости ширины и анатомического строения годичных колец (Vaganov et al., 2006; Hartmann et al., 2017; Tumajer et al., 2021). Одной из наиболее признанных и успешно применяемых моделей является модель Ваганова-Шашкина (VS-модель; Vaganov et al., 2006; Evans et al., 2006; Anchukaitis et al., 2020). Она сочетает в себе простоту использования, возможность подгонки параметров к различным условиям произрастания – от аридных до мерзлотных – и учёт влияния факторов окружающей среды на рост деревьев с суточным разрешением. Интеграция разномасштабных данных – многолетних хронологий и детальных сезонных наблюдений – через процессную модель позволяет не только верифицировать модель, но и выявить, какие климатические факторы контролируют рост на разных этапах ксилогенеза.

Естественным шагом в развитии этих двух направлений является задача интеграции данных прямых многолетних на-

блюдений за сезонным ростом с расчетными возможностями, которые предоставляет VS-модель. При этом возникают принципиальные проблемы и вопросы, в частности, достаточны ли данные сезонных измерений кинетики формирования годичных колец для количественного описания их окончательной структуры и долгосрочной изменчивости (Vaganov et al., 2011; Cuny et al., 2014), и способны ли процессные модели прироста на основе климатических данных выдавать внутрисезонные кривые, адекватно отражающие фактическую кинетику ксилогенеза для многолетних наблюдений.

Данное исследование посвящено второму вопросу, и с этой целью в нём проводится сравнение (1) данных прямых сезонных наблюдений за кинетикой ксилогенеза сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) при недостатке увлажнения, (2) климатических особенностей рассматриваемых сезонов и (3) расчетной суточной скорости прироста, полученной в VS-модели, параметризованной на основе длительных хронологий ширины годичных колец для этих же древостоев.

Материалы и методы

Район и объекты исследования

Исследование проведено в Хакасско-Минусинской котловине – обширной межгорной долине в бассейне р. Енисей, в местообитаниях, подверженных дефициту увлажнения. Региональный климат резко континентальный, по данным метеостанции Минусинск (53°41'N 91°40'E, 250 м н.у.м., 1936–2021, <https://meteo.ru>) среднегодовая температура составляет +1,3 °C, годовая сумма осадков 350 мм. В работе использовали суточные ряды средней температуры воздуха и сумм осадков по этой метеостанции.

Сбор образцов проводился на двух участках: (1) изолированный сосновый лен-

точный бор в степной зоне, окрестности г. Минусинск (участок MIN; 53°39'N 91°36'E, 320 м н.у.м.); (2) лесостепной экотон в предгорьях Батеневского кряжа Кузнецкого Алатау, вблизи с. Вершино-Биджа (участок BID; 54°00'N 90°59'E, 600–650 м н.у.м.).

На участке, расположенном в ленточном бору (MIN), сомкнутый древостой представлен разновозрастными деревьями сосны обыкновенной на песчаных эоловых почвах, рельеф преобладает плоский. Подлесок представлен *Caragana arborescens* Lam., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. ex Blytt., *Rosa acicularis* Lindl. Травянистый покров преимущественно состоит из *Iris Ruthenica* Ker. Gawl., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Poa pratensis* L., *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz., *Thalictrum minus* L. Лесостепной участок (BID) представлен смешанным древостоем на каменистой аккумулятивно-гумусовой суглинистой почве, на пологих склонах юго-восточной экспозиции. Древостой разреженный, представлен сосной обыкновенной, лиственницей сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.) и берёзой повислой (*Betula pendula* Roth). Подлесок состоит из *Caragana arborescens* Lam., *Cotoneaster melanocarpus* Fisch. Ex Blytt., *Pentaphylloides fruticose* L., *Spiraea chamaedrifolia* L., *Rosa acicularis* Lindl.; травянистый покров представлен *Bupleurum* ssp., *Scabiosa ochroleuca* L., *Achillea millefolium* L., *Allium* spp., *Sanguisorba officinalis* L., *Calamagrostis* spp. и др. Мохово-лишайниковый покров отсутствует на всех участках.

Сбор материала и лабораторный анализ

Сезонные наблюдения прироста сосны обыкновенной проводились на участке MIN в 2013, 2014, 2017, 2021, 2022, 2023 гг.; на участке BID – в 2018, 2019, 2023 гг. Для анализа сезонной кинетики роста на каждом участке регулярно в течение тёплого сезона

отбирались мини-керны с 7–10 взрослых неповрежденных доминантных деревьев.

Для отбора образцов использовали инструмент, аналогичный Trephor (Rossi et al., 2006), но большего диаметра (4 мм); сбор проводился наклонными рядами через 5 см на высоте около 1,3 м. Образцы сразу помещали в фиксирующую смесь вода-этанол-глицерин (1:1:1) и хранили в холодильнике при температуре около 4 °С. Препараты поперечных срезов толщиной в среднем 15 мкм получали на ротационном микротоме Microm HM 340E (Thermo Fisher Scientific, USA) и окрашивали раствором сафранина и астра блю, чтобы получить контраст между лигнифицированными и не лигнифицированными тканями. Микрофотографии срезов с увеличением 200х делались цифровой камерой ProgRes Gryphax Subra (Jenoptik GmbH, Germany), установленной на световой биологический микроскоп BX43 (Olympus, Japan). На микрофотографиях подсчитывали в 5 радиальных рядах клеток и усредняли количество клеток в камбиальной зоне (C), зоне растяжения (E) и в зоне

утолщения клеточной стенки и зрелых трахеид (M) (рис. 1).

Для построения длительных древесно-кольцевых хронологий на каждом из двух участков с 20 взрослых деревьев *Pinus sylvestris* L. были отобраны керны приростным буравом. Сбор и подготовка образцов к измерению проводились стандартными методами дендрохронологии (Cook, Kairiukstis, 1990). Ширина годичных колец измерялась с точностью до 0,01 мм с помощью измерительного прибора LINTAB 5 и программы TSAP win (Rinn, 2013). Перекрестная датировка годичных колец была проверена с помощью программы COFECOA (Holmes, 1983).

Для устранения длительных неклиматических трендов и выделения климатического сигнала измерения ширины годичных колец были стандартизированы. Для этого индивидуальные ряды прироста были детрендированы с использованием экспоненциальных функций и последующим расчетом индексов прироста путем деления исходного значения на тренд. После этого из них также удаляли автокорреляцию низких порядков как несвой-

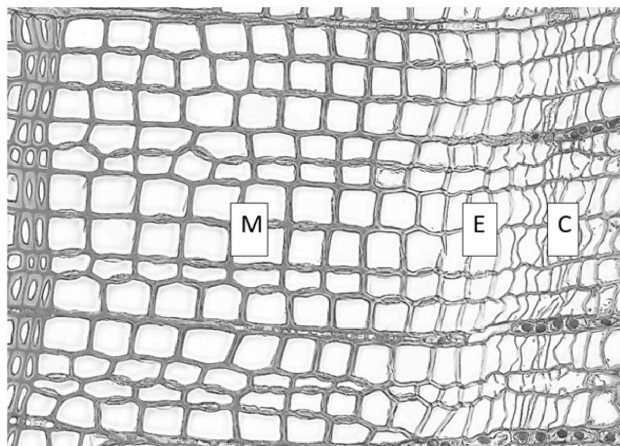


Рис. 1. Фотография окрашенного поперечного среза формирующегося годичного кольца сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.). Видны зоны камбия (C), растяжения (E) и утолщения клеточных стенок/созревания (M)

Fig. 1. Stained cross-section of a forming tree ring in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.), showing cambium (C), cell expansion (E) and cell wall thickening/maturation (M) zones

ственную климатическим переменным, получая остаточные индексированные ряды. Усреднение индивидуальных рядов индексов прироста в общую хронологию для каждого участка проводилось с использованием биномиально взвешенного среднего. Индексирование и усреднение были проведены в программе ARSTAN (Cook, Krusic, 2005).

Моделирование радиального прироста

Использованная в данном исследовании модель Ваганова-Шашкина (VS-модель) детально описана в ряде публикаций (Vaganov et al., 2006; Evans et al., 2006; Tychkov et al., 2019; Anchukaitis et al., 2020; Zelenov et al., 2024). Она имитирует суточную скорость радиального прироста дерева на основе ежедневных климатических данных, вычисляя интегральную скорость роста (Gr), которая лимитируется температурой, влажностью почвы (зависящей от осадков, эвапотранспирации и стока) и длиной светового дня. Для па-

раметризации модели, т.е. подбора числовых значений параметров, учитывающих особенности вида и местообитания, и последующего расчета модельных хронологий использовался автоматизированный подход. Качество сопоставления моделированных и измеренных хронологий оценивалось с помощью коэффициента корреляции Пирсона (R), коэффициента синхронности (Glk) и среднеквадратической ошибки (RMSE).

Результаты

Сезонная кинетика численности клеток

Данные по кинетике численности клеток в камбиальной зоне за все годы наблюдений на обоих участках (табл. 1) показали, что начальная численность клеток в камбиальной зоне в период покоя была на удивление стабильной и в среднем составляла 6,1 клетки. Её увеличение начиналось в среднем в конце апреля, 115 DOY (day of year, день года), достигая максимума в 11,2 клетки к концу

Таблица 1. Параметры сезонной кинетики численности клеток в камбиальной зоне *Pinus sylvestris* L. в условиях семиаридной зоны Хакасско-Минусинской котловины.

Примечание: DOY (day of year) – порядковый номер дня в году начиная с 1 января. Звёздочкой помечены экстраполированные значения начальной численности для лет, когда отбор проб начался позже реального начала сезона роста

Table 1. Seasonal cell number kinetics in the cambial zone of *Pinus sylvestris* L. under semi-arid conditions in the Khakass-Minusinsk Depression.

Note: DOY (day of year) – sequential day number of the year (starting January, 1). Asterisks (*) denote extrapolated initial cell counts for years when sampling began after the actual onset of the growth season

Год	Участок	Начало сезона: число клеток (DOY)	Пик сезона: число клеток (DOY)	Окончание сезона: число клеток (DOY)
2013	MIN	6 (110)	10 (130)	5 (250)
2014	MIN	6 (90)	11 (120–140)	6 (240)
2017	MIN	6 (120)	10 (130–140)	6 (240)
2018	BID	6* ... 9 (130)	14 (140)	6 (240)
2019	BID	6* ... 9 (130)	12 (150)	6 (260)
2021	MIN	7 (120)	14 (150)	6 (260)
2022	MIN	6* ... 9 (130)	12 (140)	6 (210)
2023	MIN	6 (120)	8 (150)	6 (260)
2023	BID	6 (120)	10 (150)	7 (240)
Среднее		6,1 (114,5)	11,2 (142)	6,0 (245)

мая, 142 DOY. К концу вегетационного сезона (в среднем 245 DOY, начало сентября) численность камбиальных клеток возвращалась к исходному уровню. Следует отметить, что общая продукция клеток за сезон очень слабо коррелировала с максимальным числом клеток в камбии ($R = 0,34$, не значимо на уровне $p < 0,05$).

Кинетика клеток в зонах растяжения и созревания (рис. 2) демонстрировала ожидаемые временные сдвиги по сравнению с предыдущими стадиями ксилогенеза. Появление и пик численности клеток в зоне растяжения запаздывали на 15–25 дней относительно камбиальной зоны. Для 2013, 2017, 2018 гг. была характерна бимодальность (наличие двух максимумов) численности клеток в зоне растяжения. Кинетика численности клеток в зоне созревания и зрелых трахеид имела характерный вид кривой интегрального роста с насыщением к концу сезона.

Особого внимания заслуживает структура годичного кольца 2022 г. (рис. 3), которая характеризовалась аномально низкой общей продукцией клеток, узкой ранней древесиной и почти полным отсутствием трахеид переходной и поздней зоны.

Влияние сезонных изменений температуры и осадков на кинетику численности клеток

Сопоставление климатических диаграмм и кривых численности клеток (рис. 2) позволило выявить связь между динамикой климатических факторов и кинетикой сезонного роста. Например, более раннее «пробуждение» камбия в 2013 (110 DOY) и 2014 (90 DOY) гг. совпадало с ранним весенним потеплением. Наблюдавшиеся в 2013 и 2017 гг. бимодальные кривые численности клеток в зоне растяжения своими минимумами соответствовали периодам климатических экстремумов – водного стресса (недостатка осадков

и жары) или переувлажнения (ливня на 38 мм и периода частых осадков и низких температур после него).

Моделирование радиального прироста

Построенные для участков MIN и BID остаточные древесно-кольцевые хронологии показали высокую степень совпадения годовичных колебаний ($R = 0,72$), что свидетельствует о преобладании регионального климатического сигнала в изменчивости радиального прироста после удаления длительных трендов и автокорреляции.

Автоматизированная параметризация VS-модели позволила достичь удовлетворительного соответствия между смоделированными и измеренными хронологиями (рис. 4). Статистические оценки показали следующее: для участка MIN корреляции между моделью и фактическим приростом $R = 0,63$, коэффициент синхронности $Glk = 64,1$; среднеквадратическая ошибка $RMSE = 0,25$; для участка BID – $R = 0,61$, $Glk = 65,6$; $RMSE = 0,25$.

Основные параметры модели для двух участков (табл. 2) несколько различаются, что отражает в основном особенности почвенных условий и соответственно роста сосны в данных местообитаниях: на участке MIN – песчаные почвы (глубина корней $Rd = 500$ мм), на участке BID – более плотные щебенистые почвы ($Rd = 420$ мм).

Посуточная динамика интегральной скорости роста в течение сезона, рассчитанная моделью, была сопоставлена с кинетикой численности клеток в зоне растяжения в те же годы (рис. 5). Наблюдается визуальное сходство кривых, однако полного совпадения нет, что ожидаемо, поскольку зона растяжения является зоной «протока» продуцированных клеток. Однако стоит отметить, что различия в основном наблюдаются за пределами периода наиболее активного роста.

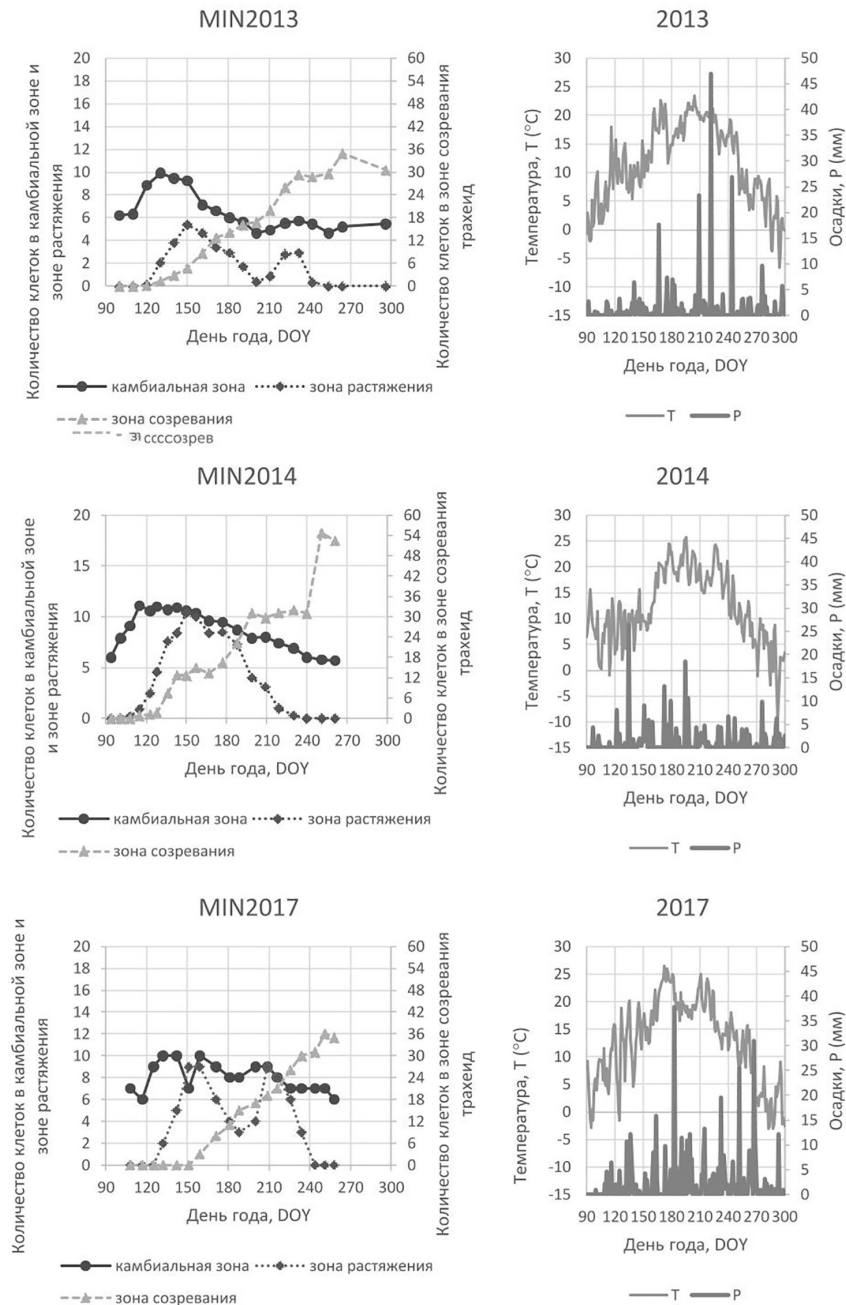


Рис. 2. Сезонная кинетика численности клеток в ходе формирования годичных колец у *Pinus sylvestris* L. и соответствующие климатические условия. Левые панели: Динамика численности клеток в камбиальной зоне (кружки, сплошная линия), зоне растяжения (квадраты, пунктирная линия) и зоне созревания трахеид (треугольники, штрихпунктирная линия) для участков MIN (2013, 2014, 2017, 2021–2023 гг.) и BID (2018, 2019, 2023 гг.). По оси Y – количество клеток, по оси X – день года (DOY). Правые панели: Суточный ход температуры воздуха (линия, °C) и суммы осадков (столбцы, мм) в соответствующие вегетационные сезоны

Fig. 2. Seasonal kinetics of cell number during tree ring formation in *Pinus sylvestris* L. alongside climatic conditions. Left panels: Cell number dynamics in the cambial zone (circles, solid line), cell elongation zone (squares, dashed line) and tracheid maturation zone (triangles, dash-dotted line) for MIN site (2013, 2014, 2017, 2021–2023) and BID site (2018, 2019, 2023). Y-axis: cells count; X-axis: day of year (DOY). Right panels: Daily air temperature (°C, line) and precipitation totals (mm, bars) during corresponding growing seasons

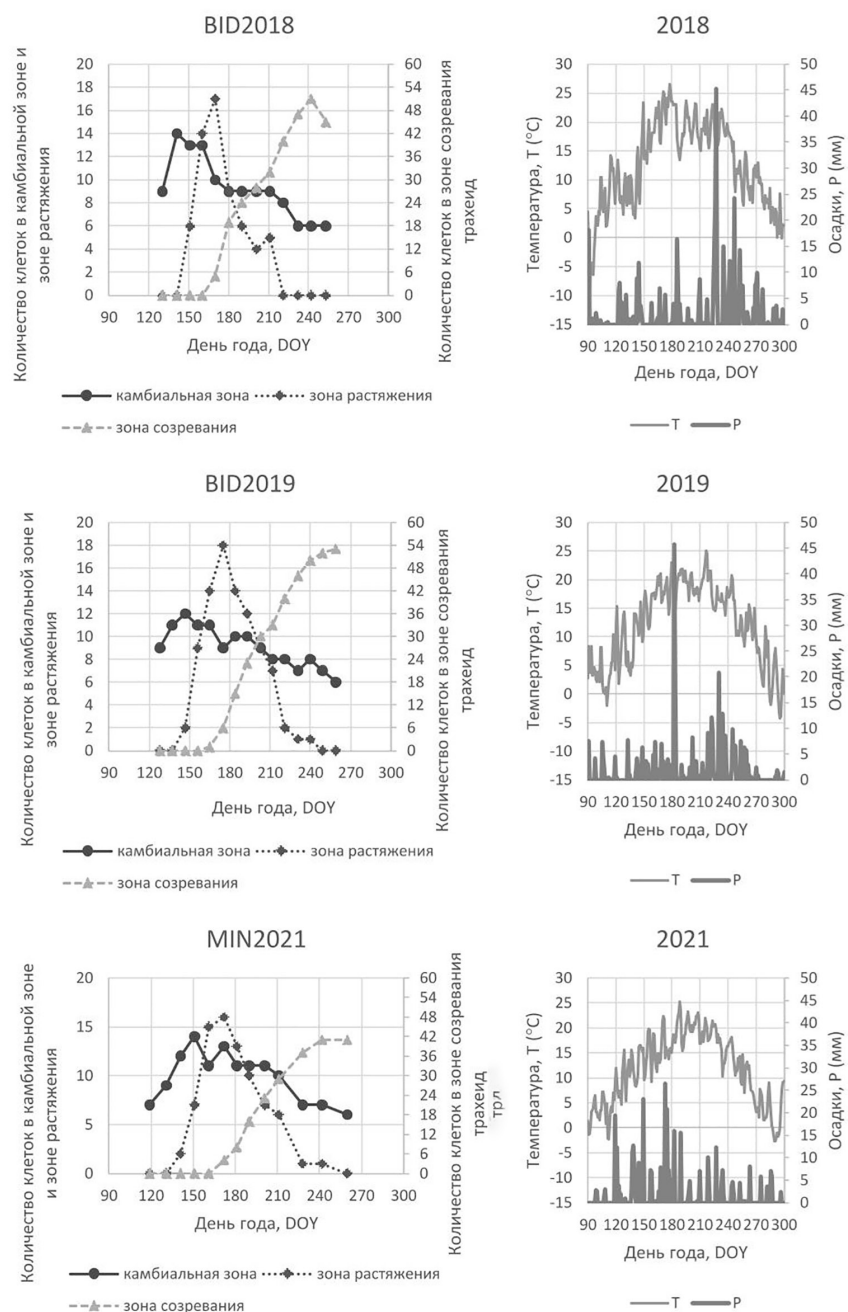


Рис. 2. Продолжение
Fig. 2. Continued

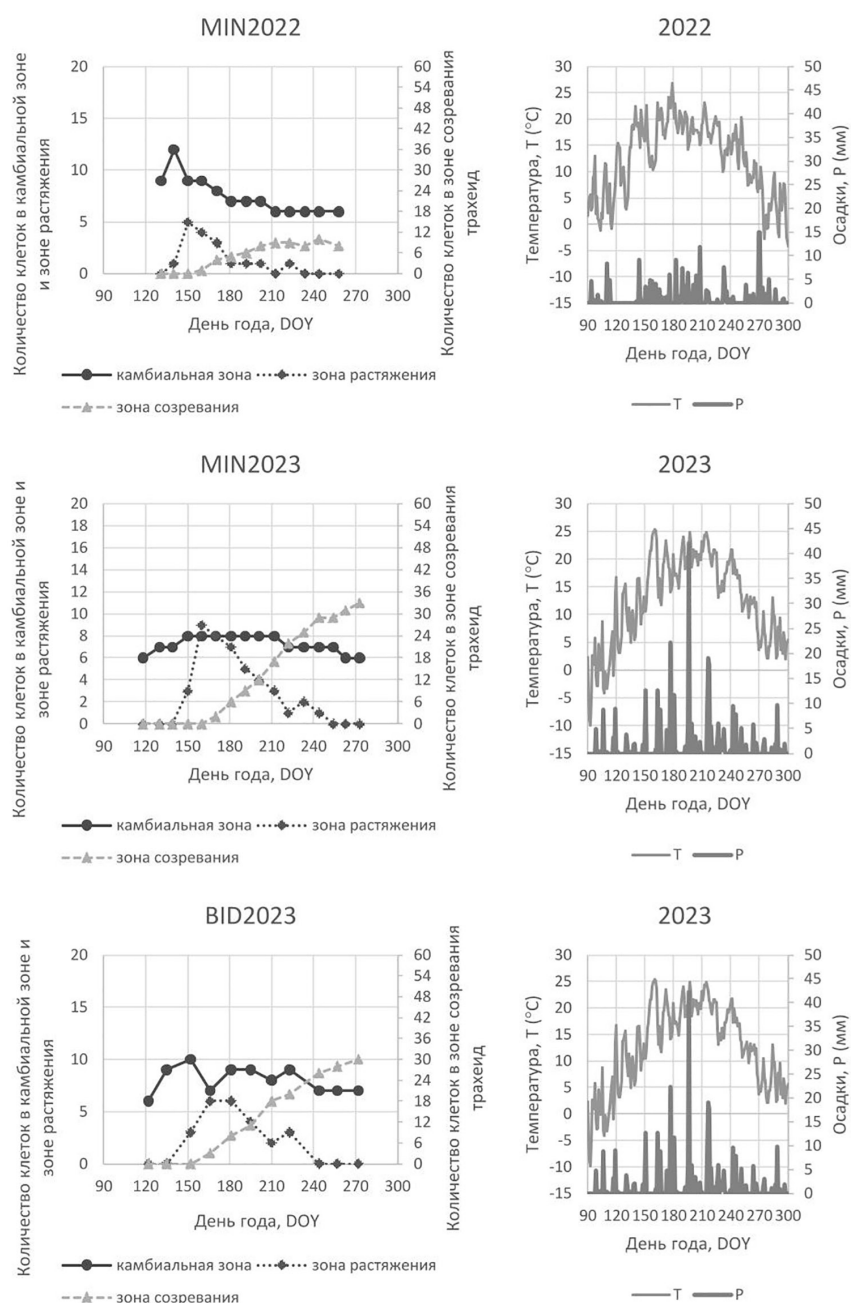


Рис. 2. Продолжение
Fig. 2. Continued

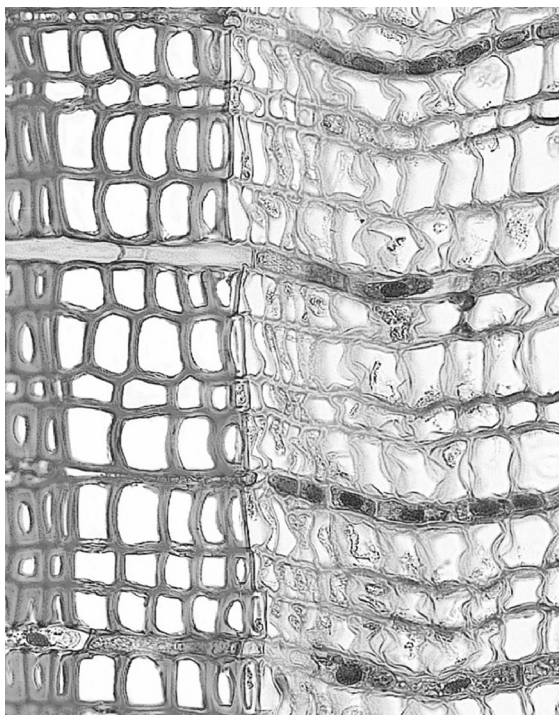


Рис. 3. Пример аномальной структуры годичного кольца *Pinus sylvestris* (2022 г., участок MIN), характеризующейся резко уменьшенной шириной кольца и редуцированной зоной поздней древесины

Fig. 3. Example of anomalous tree-ring structure in *Pinus sylvestris* (2022, MIN site), featuring drastically reduced ring width and a suppressed latewood zone

Обсуждение результатов

Сезонная динамика камбиальной активности

Выявленная нами стабильность численности камбиальных клеток в начале и конце сезона роста, т.е. в течение периода покоя (около 6 клеток), является важной адаптационной характеристикой *Pinus sylvestris* в условиях Хакасско-Минусинской котловины. Это значение несколько выше, чем наблюдалось для сосны в других регионах, например в центральной Эвенкии (Ваганов и др., 1985), что, вероятно, связано с менее суровыми зимними условиями и более продолжительным вегетационным сезоном на юге Сибири. Полученные данные служат важным ориентиром для калибровки моделей, описывающих камбиальную активность

(например, «ленточная» модель; Shishov et al., 2021).

Влияние климата и других факторов на аномалии прироста

Выявленные локальные минимумы в кинетике роста (бимодалность) наглядно демонстрируют, что сезонный рост деревьев не является монотонным процессом. Наши наблюдения согласуются с представлением о том, что стрессовые события могут вызывать существенные колебания в скорости клеточного деления и растяжения (Rossi et al., 2006; Cuny et al., 2014). В частности, бимодалность в 2017 г. хорошо объясняется продолжительным периодом низких температур и переувлажнением, а в 2013 г., напротив, резким увеличением водного стресса.

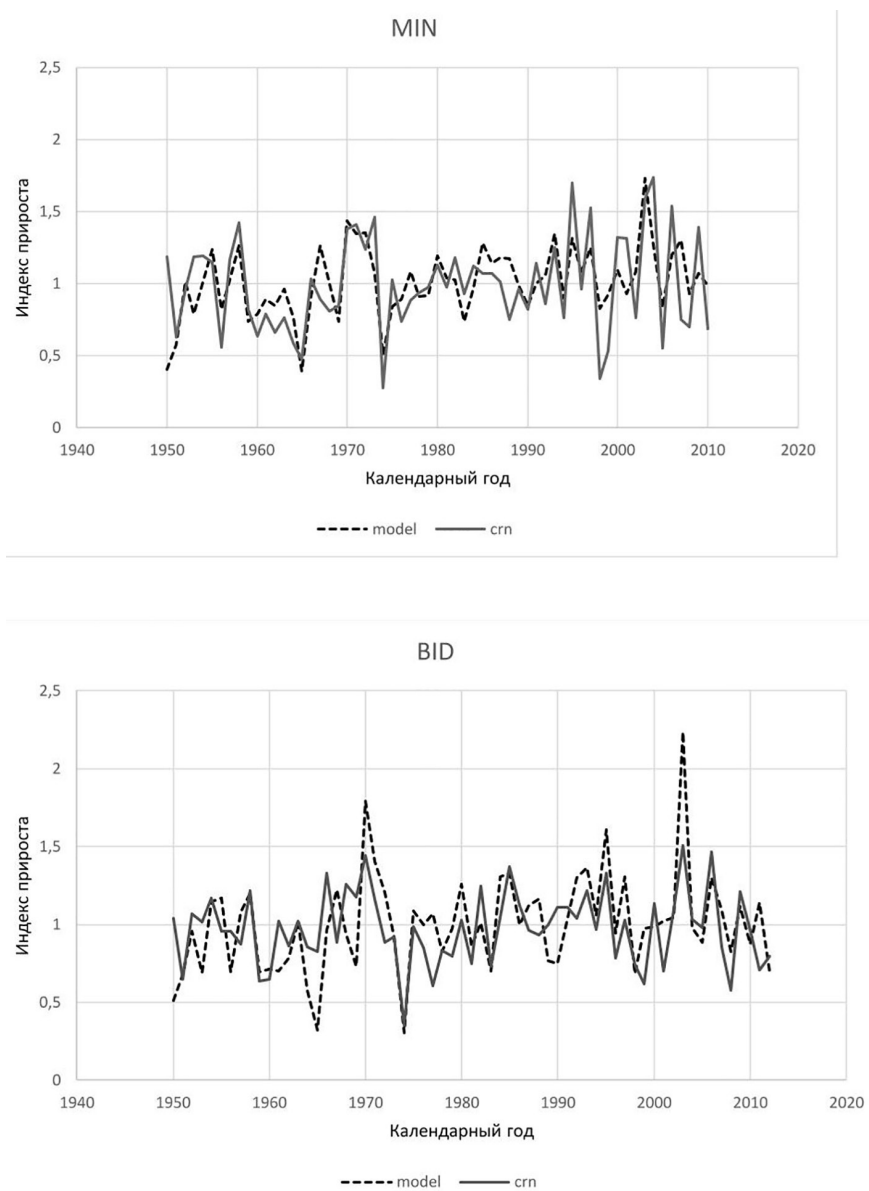


Рис. 4. Сопоставление измеренных (сплошная серая линия, crn) и смоделированных (пунктирная черная линия, model) древесно-кольцевых хронологий для участков MIN и BID. По оси Y – индекс прироста (безразмерная величина), по оси X – календарный год

Fig. 4. Comparison of measured (crn, solid gray line) and simulated (model, dashed black line) tree-ring chronologies for MIN and BID sites. Y-axis: growth index (dimensionless); X-axis: calendar year

Аномальная структура годичного кольца 2022 г. (рис. 3), вероятно, является следствием сочетанного воздействия экстремального климатического стресса (одного из самых засушливых лет за последние десятилетия) и возможного биотического фактора. Аналогичные

структурные изменения, вызванные дефолиацией насекомыми-фитофагами, описаны в литературе (Axelson et al., 2014; Camarero et al., 2019; Castagneri et al., 2020). Это подчеркивает необходимость комплексного подхода при интерпретации аномалий прироста.

Таблица 2. Основные параметры VS-модели для участков MIN и BID

Table 2. Key parameters of the VS-model for MIN and BID sites

Параметр	Обозначение	MIN	BID
Минимальная температура для роста деревьев, °C	T1	5,0	5,0
Нижняя граница диапазона оптимальных температур, °C	T2	12,0	13,0
Верхний предел диапазона оптимальных температур, °C	T3	16,5	16,5
Максимальная температура для роста деревьев, °C	T4	31,5	29,0
Максимальная влажность почвы для роста деревьев, отн. ед.	W4	0,675	0,575
Сумма температур начала таяния почвы, °C	Tm	90,0	90,0
Начальная влажность почвы, отн. ед.	Wo	0,05	0,05
Максимальные суточные осадки, мм	Pmax	39,0	44,0
Первый коэффициент для расчета транспирации, мм/день	C 1	0,085	0,09
Второй коэффициент для расчета транспирации, мм/день	C 2	0,175	0,17
Доля осадков, проникающих в почву, отн. ед.	C 3	0,21	0,24
Минимальная влажность почвы для роста деревьев, отн. ед.	W1	0,0675	0,0775
Нижняя граница диапазона оптимальной влажности почвы, отн. ед.	W2	0,225	0,35
Верхний предел диапазона оптимальной влажности почвы, отн. ед.	W3	0,40	0,525
Максимальная влажность почвы для роста деревьев, отн. ед.	W4	0,09	0,09
Сумма температур для начала роста, °C	Tg	104	106
Глубина корневой системы, мм	Rd	500	420

Имитационное моделирование

Полученные значения статистик ($R \approx 0,62$; $Gl_k > 64 \%$; $RMSE = 0,25$) свидетельствуют о том, что VS-модель успешно воспроизводит основную долю изменчивости радиального прироста на обоих участках. Эти результаты находятся в пределах, характерных для успешного моделирования в условиях ограниченного увлажнения (ср. Tychkov et al., 2019; Anchukaitis et al., 2020). Небольшие различия в параметрах модели между участками (глубина корней, оптимальные диапазоны влажности) логично отражают различия в почвенных условиях и микрорельефе.

Сопоставление модельной скорости роста с кинетикой клеток в зоне растяжения (рис. 5) указывает на перспективность интеграции этих методов. Тот факт, что рассчитанная моделью интегральная скорость роста ближе всего к кинетике в зоне растяжения,

а не камбиальной зоны, физиологически обоснован, так как именно растяжение является ключевым процессом, определяющим конечный размер клеток и во многом – ширину кольца (Cuny et al., 2014). Однако для полной реконструкции клеточной кинетики требуется дальнейшая модификация модели, включающая явное описание процессов деления и растяжения клеток. Важно подчеркнуть, что наша цель – не замена наблюдений моделированием, а создание инструмента, который, будучи откалиброван на длительных хронологиях, способен предсказывать внутрисезонную динамику роста, что открывает возможности для прогноза реакции деревьев на ожидаемые климатические изменения.

Заключение

Проведенное исследование демонстрирует перспективность интеграции данных

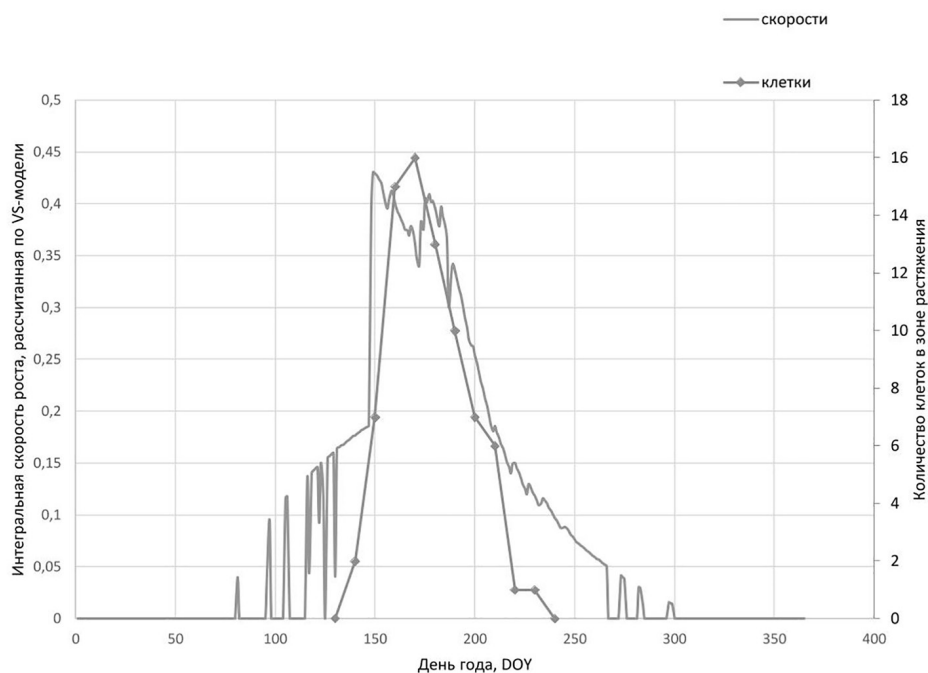


Рис. 5. Сопоставление сезонной динамики интегральной скорости роста, рассчитанной по VS-модели (линия, левая ось Y, относительные единицы), и наблюдаемой кинетики численности клеток в зоне растяжения (кружки, правая ось Y, количество клеток) для участка MIN за 2021 г. По оси X – день года (DOY)

Fig. 5. Comparison of seasonal dynamics of integrated growth rate calculated using the VS-model (line, left Y-axis, relative units) and observed cell number kinetics in the expansion zone (circles, right Y-axis, cell-count) for MIN site in 2021. X-axis: day of year (DOY)

прямых сезонных наблюдений и процессного моделирования для дендрэкологических исследований. Эмпирически установлена стабильность камбиальной активности *Pinus sylvestris* L. (~6 клеток в период покоя), по-видимому, характерная для региональных условий, и выявлена связь внутрисезонных минимумов роста с кратковременными климатическими стрессами. Успешная параметризация VS-модели подтверждает, что её алгоритм улавливает основную долю климатически обусловленной изменчивости прироста.

В перспективе данная работа открывает несколько направлений для развития: 1) усовершенствование VS-модели за счет включе-

ния параметров «ленточной» модели камбия для прямой реконструкции клеточной кинетики; 2) определение того, какие промежуточные расчеты по VS-модели наиболее точно соответствуют наблюдаемой кинетике ксилогенеза в разных зонах; 3) алгоритмизация дополнений к моделям камбия для реконструкции сезонной кинетики по данным трахеидограмм.

Реализация этих направлений позволит не только более детально реконструировать прошлые климатические условия, но, что наиболее важно, строить более адекватные прогностические модели сезонного роста деревьев в условиях будущих изменений климата.

Список литературы / References

- Ваганов Е. А., Шашкин А. В., Сви́дерская И. В., Высоцкая Л. Г. (1985) *Гистометрический анализ структуры годовичных колец древесины хвойных*. Новосибирск, Наука, 192 с. [Vaganov E. A., Shashkin A. V., Sviderskaya I. V., Vysotskaya L. G. (1985) *Histometric analysis of annual ring structure in coniferous wood*. Novosibirsk, Nauka, 192 p. (in Russian)]
- Шиятов С. Г., Ваганов Е. А. (1998) Методические основы организации системы дендроклиматического мониторинга в лесах азиатской части России. *Сибирский экологический журнал*, 5(1): 31–38 [Shiyatov S. G., Vaganov E. A. (1998) Methodological principles of dendroclimatic monitoring in the forests of Asian Russia. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskii ekologicheskii zhurnal], 5(1): 31–38 (in Russian)]
- Anchukaitis K. J., Evans M. N., Hughes M. K., Vaganov E. A. (2020) An interpreted language implementation of the Vaganov-Shashkin tree-ring proxy system model. *Dendrochronologia*, 60: 125677
- Axelson J. N., Bast A., Alfaro R., Smith D. J., Gärtner H. (2014) Variation in wood anatomical structure of Douglas-fir defoliated by the western spruce budworm: a case study in the coastal-transitional zone of British Columbia, Canada. *Trees*, 28(6): 1837–1846
- Babushkina E. A., Sitnikov G. A., Upadhyay K. K., Zhirnova D. F., Zelenov G. K., Vaganov E. A., Belokopytova L. V. (2022) Seasonal growth of pine tree rings: comparison of direct observations and simulation. *Forests*, 13(12): 1978
- Briffa K. R., Osborn T. J., Schweingruber F. H., Harris I. S., Jones P. D., Shiyatov S. G., Vaganov E. A. (2001) Low-frequency temperature variations from a northern tree ring density network. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 106(D 3): 2929–2941
- Butto V., Shishov V., Tychkov I., Popkova M., He M., Rossi S., Deslauriers A., Morin H. (2020) Comparing of cell dynamics of tree-ring formation observed in microcores and as predicted by the Vaganov-Shashkin model. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1268
- Camarero J. J., González de Andrés E., Sangüesa-Barreda G., Rita A., Colangelo M. (2019) Long- and short-term impacts of a defoliating moth plus mistletoe on tree growth, wood anatomy and water-use efficiency. *Dendrochronologia*, 56: 125598
- Castagneri D., Prendin A. L., Peters R. L., Carrer M., von Arx G., Fonti P. (2020) Long-term impacts of defoliator outbreaks on larch xylem structure and tree-ring biomass. *Frontiers in Plant Science*, 11: 1078
- Cook E. R., Kairiukstis L. A. (Eds.) (1990) *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Dordrecht, Springer Science & Business Media, 394 p.
- Cook E. R., Krusic P. J. (2005) *Program ARSTAN: a tree-ring standardization program based on detrending and autoregressive time series modeling, with interactive graphics*. Palisades, Lamont-Doherty Earth Observatory of Columbia University, 14 p.
- Cuny H. E., Rathgeber C. B. K., Frank D., Fonti P., Fournier M. (2014) Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 203(4): 1231–1241
- Evans M. N., Reichert B. K., Kaplan A., Anchukaitis K. J., Vaganov E. A., Hughes M. K., Cane M. A. (2006) A forward modeling approach to paleoclimatic interpretation of tree-ring data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 111(G3): G03008

- Fonti M. V., Babushkina E. A., Zhirnova D. F., Vaganov E. A. (2020) Xylogenesis of Scots pine in an uneven-aged stand of the Minusinsk Depression (Southern Siberia). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 13(2): 197–207
- Fritts H. C. (1976) *Tree rings and climate*. New York, London, Academic Press, 576 p.
- Hartmann F. P., Rathgeber C. B. K., Fournier M., Moulia B. (2017) Modelling wood formation and structure: power and limits of a morphogenetic gradient in controlling xylem cell proliferation and growth. *Annals of Forest Science*, 74(1): 14
- Holmes R. L. (1983) Computer-assisted quality control in tree-ring dating and measurement. *Tree-Ring Bulletin*, 43: 69–78
- Olano J. M., Eugenio M., Garcia-Cervigon A. I., Folch M., Rozas V. (2012) Quantitative tracheid anatomy reveals a complex environmental control of wood structure in continental Mediterranean climate. *International Journal of Plant Sciences*, 173(2): 137–149
- Rathgeber C. B. K., Cuny H. E., Fonti P. (2016) Biological basis of tree-ring formation: a crash course. *Frontiers in Plant Science*, 7: 734
- Rinn F. (2013) *TSAP-Win: time series analysis and presentation for dendrochronology and related applications. Version 4.64. User reference*. Heidelberg, Frank Rinn Distribution, 100 p.
- Rossi S., Deslauriers A., Anfodillo T. (2006) Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. *IAWA Journal*, 27(4): 383–394
- Shishov V. V., Tychkov I. I., Anchukaitis K. J., Zelenov G. K., Vaganov E. A. (2021) A band model of cambium development: opportunities and prospects. *Forests*, 12(10): 1361
- Shishov V. V., Arzac A., Popkova M. I., Yang B., He M., Vaganov E. A. (2023) Experimental and theoretical analysis of tree-ring growth in cold climates. *Boreal forests in the face of climate change: sustainable management*. Cham, Springer International Publishing, p. 295–321
- Tumajer J., Kaspar J., Kuzelova H., Shishov V. V., Tychkov I. I., Popkova M. I., Vaganov E. A., Tremi V. (2021) Forward modeling reveals multidecadal trends in cambial kinetics and phenology at treeline. *Frontiers in Plant Science*, 12: 613643
- Tychkov I. I., Sviderskaya I. V., Babushkina E. A., Popkova M. I., Vaganov E. A., Shishov V. V. (2019) How can the parameterization of a process-based model help us understand real tree-ring growth? *Trees*, 33(2): 345–357
- Vaganov E. A., Hughes M. K., Shashkin A. V. (2006) *Growth dynamics of conifer tree rings: images of past and future environments*. Berlin, Springer Science & Business Media, 358 p.
- Vaganov E. A., Anchukaitis K. J., Evans M. N. (2011) How well understood are the processes that create dendroclimatic records? A mechanistic model of the climatic control on conifer tree-ring growth dynamics. *Dendroclimatology: progress and prospects*. Dordrecht, Springer, p. 37–75
- Zelenov G. K., Belokopytova L. V., Babushkina E. A., Zhirnova D. F., Yang B., Peng X., Liu J., Sitnikov G. A., Vaganov E. A. (2024) Reconstruction of seasonal kinetics in conifer radial growth from daily meteorological conditions, tree-ring width, and radial size of tracheids. *Forests*, 15(2): 249

EDN: MAEKFW

УДК 565.31

Reconstruction of Catastrophic Changes in the Aquatic Ecosystem Based on Crustacean Analysis of Bottom Sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir)

**Larisa A. Frolova^{a*}, Yan T. Shneidman^b,
Azat G. Kadirov^c and Denis Yu. Rogozin^{d, e}**

*^aInstitute of Archaeology and Ethnography SB RAS
Novosibirsk, Russian Federation*

*^bMoscow Institute of Physics and Technology
Dolgoprudny, Russian Federation*

*^cKazan (Volga Region) Federal University
Kazan, Russian Federation*

*^dInstitute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^eSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 22.01.2026, received in revised form 18.06.2026, accepted 18.06.2026

Abstract. The construction of hydroelectric power plants and the creation of reservoirs lead to the flooding of vast territories, including water bodies of different types – from freshwater to saline ones. However, the response of aquatic ecosystems to such an abrupt change in hydrological regime remains insufficiently studied. The aim of this study is to reconstruct catastrophic changes in the composition of zooplankton communities during the flooding of Lake Varcha (Khakassia). For this purpose, analysis of crustacean (Cladocera) remains from bottom sediments of Varcha Bay was performed. The bay formed on the site of a previously existing lake after the filling of the Krasnoyarsk Reservoir. The results showed that before flooding, the site was occupied by a small, well-warmed, saline lake inhabited by the extremophile brine shrimp *Artemia* sp. (Anostraca). After the formation of the Krasnoyarsk Reservoir, complete reorganization of zooplankton communities occurred: a monodominant community dominated

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: larissa.frolova@kpfu.ru

ORCID: 0000-0001-8505-0151 (Frolova L.); 0009-0009-6672-446X (Shneidman Ya.); 0000-0001-6279-5994 (Kadirov A.); 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.)

by *Artemia* sp. was replaced by a freshwater community dominated by planktonic taxa of the genera *Bosmina* and *Daphnia longispina* gr. The freshwater planktonic community had been fully established by 1969–1970. The highest quantitative indicators and biodiversity indices were recorded in 1969–1970 and after 2007. The cladoceran paleocommunity that formed after flooding reflects the presence of a deep freshwater body with large areas of open water, where littoral taxa are scarcely represented. Based on cladoceran analysis, the taxonomic composition of zooplankton in the Krasnoyarsk Reservoir has been supplemented with a new species, *Leydigia acanthocercoides* (Fischer, 1854).

Keywords: Cladocera, Krasnoyarsk Reservoir, bottom sediments, freshwater ecosystems, salt lake, *Artemia*, Khakassia.

Acknowledgements. Fieldwork, sample collection, and cladoceran analysis were carried out with financial support from the Russian Science Foundation, project No. 22–17–00185-II. Statistical analysis of the material and creation of a database, carried out by L. A. Frolova, were supported within the framework of project FWZG-2025–2025. The authors express their sincere gratitude to all participants in the fieldwork for collecting samples.

Citation: Frolova L. A., Shneidman Ya.T., Kadirov A. G., Rogozin D. Yu. Reconstruction of catastrophic changes in the aquatic ecosystem based on crustacean analysis of bottom sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 288–311. EDN: MAEKFV



**Реконструкция катастрофических изменений
в водной экосистеме на основе
карцинологического анализа донных
отложений залива Варча
(Красноярское водохранилище)**

**Л. А. Фролова^а, Я. Т. Шнейдман^б,
А. Г. Кадиров^в, Д. Ю. Рогозин^{г, д}**

^а*Институт археологии
и этнографии Сибирского отделения РАН
Российская Федерация, Новосибирск*

^б*Московский физико-технический институт
Российская Федерация, Долгопрудный*

^в*Казанский (Приволжский) федеральный университет
Российская Федерация, Казань*

^г*Институт биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск*

^д*Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Строительство гидроэлектростанций и создание водохранилищ приводят к затоплению обширных территорий, включая водоёмы разного типа – от пресных до солёных. Однако реакция водных экосистем на такое резкое изменение гидрологического режима остаётся недостаточно изученной. Цель данного исследования – реконструировать катастрофические изменения в составе зоопланктонных сообществ при затоплении озера Варча (Хакасия). Для этого был проведён карцинологический анализ донных отложений залива Варча, который образовался на месте ранее существовавшего озера после заполнения Красноярского водохранилища. Результаты показали, что до затопления на этом месте находилось небольшое, хорошо прогреваемое, солёное озеро, в котором обитал экстремофильный рачок *Artemia* sp. (Anostraca). После образования Красноярского водохранилища произошла полная перестройка зоопланктонных палеосообществ: монодоминантное сообщество с преобладанием *Artemia* sp. сменилось пресноводным сообществом с доминированием планктонных таксонов родов *Bosmina* и *Daphnia longispina* gr. Пресноводное планктонное сообщество окончательно сформировалось к 1969–1970 гг. Наибольшие количественные показатели и индексы биоразнообразия отмечены в 1969–1970 гг. и после 2007 г. Кладоцерное палеосообщество отражает наличие глубокого пресноводного водоема со значительными площадями открытой воды, где литоральные таксоны представлены незначительно. Благодаря использованию кладоцерного анализа таксономический состав зоопланктона Красноярского водохранилища дополнен новым видом *Leydigia acanthocercoides* (Fischer, 1854).

Ключевые слова: Cladocera, Красноярское водохранилище, донные отложения, пресноводные экосистемы, соленые озера, артемия, Хакасия.

Благодарности. Полевые работы, сбор фактического материала и кладоцерный анализ выполнены при финансовой поддержке Российского научного фонда, проект № 22–17–00185–П. Статистический анализ материала и создание базы данных, выполненные Л. А. Фроловой, поддержаны в рамках проекта FWZG-2025–2025. Авторы выражают искреннюю благодарность всем участникам полевых работ по сбору фактического материала.

Цитирование: Фролова Л. А. Реконструкция катастрофических изменений в водной экосистеме на основе карцинологического анализа донных отложений залива Варча (Красноярское водохранилище) / Л. А. Фролова, Я. Т. Шнейдман, А. Г. Кадилов, Д. Ю. Рогозин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 288–311. EDN: MAEKFW

Введение

Развитие гидроэнергетики неизбежно связано с нарушениями природных экосистем, преобразованием речных сообществ и созданием водохранилищ. Данное антропогенное воздействие порождает ряд проблем, связанных с длительным установлением биологического равновесия, нарушением видового состава биоты, загрязнением воды продуктами разложения затопленной древесины, повышенными выбросами парниковых газов в период разложения затопленной растительности, разрушением берегов, формированием новой береговой линии и т.д. (Красноярское водохранилище, 2008). Информация о закономерностях и динамике этих процессов чрезвычайно актуальна как для прогнозов при создании новых водохранилищ, так и для оценки состояния уже существующих (Хамитов и др., 2014). При недостаточном количестве данных многолетнего системного мониторинга закономерности формирования экосистем водохранилищ остаются недостаточно изученными, однако возможно реконструировать изменения в водных экосистемах при создании водохранилищ, оценить длительность этапов становления новых сообществ на основе анализа геологических и биологических палеоиндикаторов донных отложений водоемов.

Донные отложения хранят ценную информацию о событиях, ранее происходивших на территории водосборного бассейна и в самом водоеме. В качестве биологических индикаторов для реконструкций палеоэкологических условий пресноводных водоемов наиболее часто применяются пыльца растений, диатомовые водоросли и остатки водных беспозвоночных (остракоды, хирономиды, кладоцеры) (Nazarova et al., 2021, 2025; Rogozin et al., 2025 a, b; Rudaya et al., 2025).

Ракообразные (Crustacea) являются одними из наиболее часто встречающихся остатков животных в донных отложениях водоемов (Frolova, Frolova, 2017; Нигматуллин и др., 2025). К примеру, кладоцеры (Cladocera) являются значимыми и многочисленными компонентами пресноводных экосистем и предоставляют важную информацию об экологических событиях и изменениях, таких как колебания трофического статуса, активной реакции среды, вариации уровня воды, климатические флуктуации и др., изменяя свои функциональные характеристики и таксономический состав (Nigmatzyanova, Frolova, 2016; Frolova, 2016, 2018; Нигматуллин и др., 2025). Субфоссильные остатки Cladocera зарекомендовали себя надежными экологическими индикатора-

ми пресноводных экосистем (Goulden, 1969; Davidson et al., 2007; Szeroczyńska, 2016; Frolova et al., 2016, 2018; Ibragimova et al., 2016, 2018; Rogozin et al., 2025 a, b; Нигматуллин и др., 2025). В донных отложениях их остатки накапливаются в хронологической последовательности, сохраняя соотношения литоральных и пелагических ветвистоусых ракообразных (Hann, 1989; Korhola, Rautio, 2001; Frolova, 2018). Напротив, жаброноги (Anostraca) редко используются или даже регистрируются в палеолимнологических исследованиях, поскольку методика идентификации их ископаемых остатков недостаточно разработана (Zharov et al., 2020). Однако в перспективе они могут стать важными палеоэкологическими индикаторами (прокси) как в силу специфики их мест обитания (временные или соленые водоемы), так и благодаря стенобионтности их в отношении значимых экологических факторов (минерализация, ионный состав, кислородный режим) (Bos et al., 1999).

Кроме того, карцинологический анализ может быть рекомендован для экспресс-оценки современного состава ветвистоусых ракообразных, так как их остатки отражают среднесезонное состояние сообществ гидробионтов за последние годы (Frolova, 2016; Нигматуллин и др., 2021; Nigmatullin et al., 2022). Этот подход позволяет выявить средне-многолетнюю биоценотическую структуру, а также определить доминирующие и редкие виды, так как в составе донных отложений представлены таксоны, характерные для различных периодов вегетационного сезона (Frey, 1960, 1986; Korhola, Rautio, 2001; Frolova et al., 2019 a, b; Нигматуллин и др., 2025). Метод изучения состава кладоцерного сообщества по донным отложениям особенно актуален для исследований труднодоступных и малоизученных водоемов (Фролова, 2011).

В данной работе нами впервые исследованы изменения в составе зоопланктона ранее существовавшего озера Варча при затоплении Красноярским водохранилищем в результате гидротехнического строительства, проанализирована смена сообществ и формирование пресноводного водохранилищного зоопланктона на основе палеолимнологического карцинологического анализа (Cladocera, Anostraca).

Материалы и методы

Регион исследования

Объект исследования – залив Варча Красноярского водохранилища находится в Чулымо-Енисейской или Северо-Минусинской котловине, которая является составной частью более крупной Минусинской межгорной котловины. Рельеф восточной части Чулымо-Енисейской котловины, граничащей с Красноярским водохранилищем, холмистый, местами переходящий в низкогорный. Равнинные участки здесь чередуются с небольшими мелкосопочными хребтами или отдельными возвышенностями, достигающими высоты 700 м н.у.м. (Макунина, 2006). Склоны заливов Варча и соединенного с ним залива Черная Речка пологие. В геологическом отношении породы представлены выветренными, разрушенными мергелями, аргиллитами, алевролитами и песчаниками. Они перекрыты небольшим слоем делювиального материала – щебнем, дресвой, грубыми песками (Кусковский и др., 1974).

Залив расположен на левобережье Красноярского водохранилища, в 6 км восточнее ближайшего населенного пункта села Сарагаш (Богградский район Республики Хакасия). Образовался залив в результате зарегулирования р. Енисей и заполнения Красноярского водохранилища при гидростроительстве Красноярской ГЭС (1967–1971 гг.) на месте

небольшого озера Варча. В период отбора колонки донных отложений летом 2024 г. площадь залива составляла 5,7 км², максимальная глубина 41 м. Залив Варча сообщается узким проливом глубиной 7 м (июль 2024) с более крупным заливом Черная Речка, который в свою очередь соединен с Красноярским водохранилищем (рис. 1).

Современный климат Минусинской котловины резко континентальный с ярко выраженными сменами климатических сезонов, холодными зимами и жарким летом, резкими перепадами температур, малым количеством осадков и небольшой влажностью воздуха. Амплитуда средних месячных температур воздуха в степной части Хакасии составляет 40–41°, амплитуда абсолютных температур колеблется от 80 до 90° (Макунина, 2006).

Продолжительность безморозного периода колеблется от 80 до 130 дней (Озера Хакасии..., 1976). Годовая сумма осадков колеблется от 250 до 450 мм, причем около 90 % годовой суммы осадков выпадает за теплый период (апрель–октябрь) (Растительный покров..., 1976). По данным наблюдений ближайшей метеостанции (Шира) средняя температура января составляла –18,8 °С, средняя температура июля +18,8 °С (Растительный покров..., 1976). Современные изменения термических характеристик показывают увеличение среднегодовой температуры на территории Хакасии (Непомнящий, Макеева, 2025). В почвенном покрове преобладают обыкновенные и южные черноземы. По пониженным элементам рельефа расположены солонцеватые черноземы, солонцы, черноземовидные

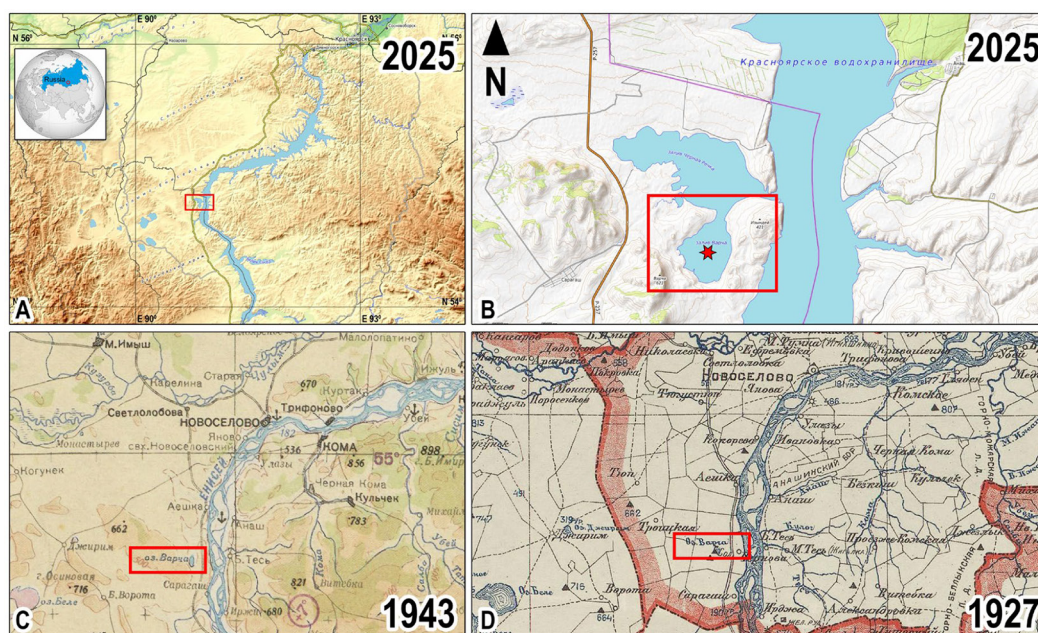


Рис. 1. Географическое положение залива Варча. А, В – OpenStreetMap (<https://www.openstreetmap.org/>) (2025); С – маршрутно-полётная карта РККА «Омск–Красноярск» (1943); D – карта Приенисейского края (1927).

Примечание: точка отбора керна донных отложений показана на карте В

Fig. 1. Study site and geographical position of Varcha Bay. A, B – OpenStreetMap (<https://www.openstreetmap.org/>) (2025); C – Red Army (RKKA) flight route map “Omsk–Krasnoyarsk” (1943); D – map of the Yenisei region (1927).

Note: the coring site of bottom sediments is shown on map B

луговые, лугово-солончаковые, болотно-солончаковые, иловато-болотные, пойменные слоистые почвы и солончаки (Растительный покров..., 1976). В регионе исследования расположено значительное количество соленых и пресных озер (Parnachev, Degermendzhy, 2002; Bulkhin et al., 2023).

Для растительного покрова Чулымо-Енисейской котловины характерна мозаичность, обусловленная сочетанием равнинного и холмисто-увалистого рельефа, континентальным климатом и антропогенным освоением. В районе исследования, в южной части Северо-Минусинской котловины на междуречье Чулыма и Енисея доминирует степной тип растительности. На выровненных участках и пологих склонах преобладают крупнoderновинные степи. В ложбинах и на северных склонах распространены варианты луговых степей. На крутых северных склонах, начиная с высоты 550 м н.у.м. представлены так называемые висячие леса. В долинах рек и озер широко распространена галофитная растительность (Макунина, 2006). Травостой степных сообществ сложен преимущественно крупнoderновинными злаками: *Helictotrichon desertorum*, *Poa transbaicalica*, *Stipa capillata*. Постоянно с высоким обилием присутствует *Carex pediformis*. Немногочисленное разнотравье представлено лугово-степными и степными видами, среди которых, наряду с диагностическими видами, постоянны *Galium verum*, *Schizonepeta multifida*, *Thalictrum petaloideum* (Растительный покров..., 1976; Макунина, 2006).

Отбор проб и лабораторная обработка образцов

Летом 2024 г. при помощи гравитационного пробоотборника Uwites (Австрия, диаметр трубки 90 мм) в наиболее глубокой части залива Варча на глубине 41 м был отобран

кern донных отложений длиной 67 см в точке с координатами 54°47.09' СШ, 90°51.39' ВД. Вертикальное распределение температуры и кондуктивности измерялось с помощью погружного регистрирующего зонда YSI 6600 (Yellow Springs, США). Kern донных отложений был разрезан вдоль вертикальной оси, сфотографирован, описан, затем нарезан с интервалом в 1 см по глубине для дальнейших исследований. На основе стратиграфического анализа колонки и сопоставления с документированной динамикой уровня воды создана возрастная модель (Шмурова и др., 2025). На карцинологический анализ было исследовано 49 образцов. На глубинах 0–31 см колонки донных отложений образцы отбирались каждый сантиметр, ниже 31 см – через 1 см. Подготовка проб для анализа субфосильных ракообразных выполнена по методике кладоцерного анализа (Korhola, Rautio, 2001). Раствор с навеской грунта известной массы (0,5–1,0 г) нагревали до 75 °С в течение 30 минут в 10 % растворе КОН, полученную суспензию фильтровали через сито с ячейей 50 мкм. Хитиновые остатки ракообразных были окрашены сафранином, с добавлением 96 % этилового спирта для предотвращения процессов микробного разложения. Подготовленные образцы просматривали под световым микроскопом Axio Lab. A1 при увеличении $\times 100$ –400. При подсчете количества экземпляров учитывались карапаксы, постабдомены, постабдоменальные коготки, головные щиты, эфиппии, мандибулы, хвостовые иглы. Количество экземпляров каждого таксона определяли по максимальному числу встреченных фрагментов. Для контроля достоверности идентификации редких и криптических таксонов проводилось микрофотографирование остатков ракообразных. Организмы идентифицировались до минимально возможного таксономического уровня (морфы, подвида,

вида, рода) с помощью специализированных определителей субфоссильных остатков (Szeroczynska, Sarmaja-Korjonen, 2007), определителей современных Cladocera (например, Flössner, 1972, 2000; Błędzki, Rybak, 2016 и др.) и таксономических статей по данной группе (Синев, 2002). Для каждой пробы исследовали не менее 10–20 слайдов с микропрепаратами.

Стратиграфические диаграммы созданы в специализированной программе Tilia 2.6.1, TiliaGraph (Grimm, 2004). В качестве показателей альфа-разнообразия сообществ Cladocera были рассчитаны индексы Хилла – N_0 , N_1 , N_2 и H' – выравненность сообществ (Hill, 1973; Gadagkar, 1989; Chao et al., 2014). Анализ индексов Хилла выполнен в пакете iNEXT среды R (R Core Team, 2020).

Результаты

Описание керна

В отобранной колонке водоема Варча четко выделяются пять зон по типу донных отложений и изменениям условий осадконакопления (рис. 2).

67–53 см – донные отложения представлены однородными по структуре и цвету грязевыми илистыми отложениями (гиттия) темно-серого цвета;

53–51 см – небольшой прослой (около 2 см) более темного, практически черного цвета;

51–38 см – донные отложения неоднородные, глинистого красновато-коричневого цвета в результате присутствия значительной доли суглинистой составляющей;

38–31 см – донные отложения неоднородные, снижается доля суглинистой составляющей, окраска данного слоя сменяется на серо-коричневую;

31–0 см – отложения представлены последовательными чередующимися узкими прослоями темного серого/черного и светлого серого цвета.

Карцинологический анализ

В донных отложениях водоема Варча были идентифицированы остатки 20 таксонов Cladocera, с видовым богатством отдельных образцов от 0 до 11 таксономических единиц. Кроме представителей Cladocera на глубинах 67–52 см были обнаружены диапаузирующие толстоскорлуповые яйца (цисты) представителя отряда Anostraca (жаброногие раки) *Artemia* Leach, 1819 (рис. 3 E, F). В слоях 0–1 и 10–11 см также были отмечены представители типа Rotifera (коловратки) – *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). В общей сложности было идентифицировано 5853 остатка Cladocera, принадлежащих к пяти семействам (Chydoridae, Bosminidae, Daphniidae, Sididae, Leptodoridae)

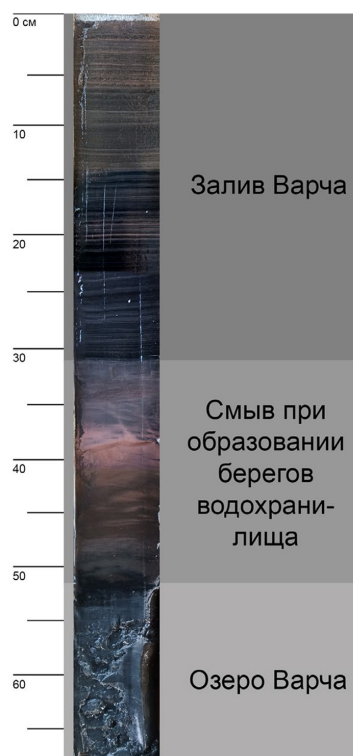


Рис. 2. Колонка донных отложений залива Варча Красноярского водохранилища (Богградский район, Хакасия)

Fig. 2. Sediment core from Varcha Bay, Krasnoyarsk Reservoir (Bogradsky District, Khakassia, Russia)

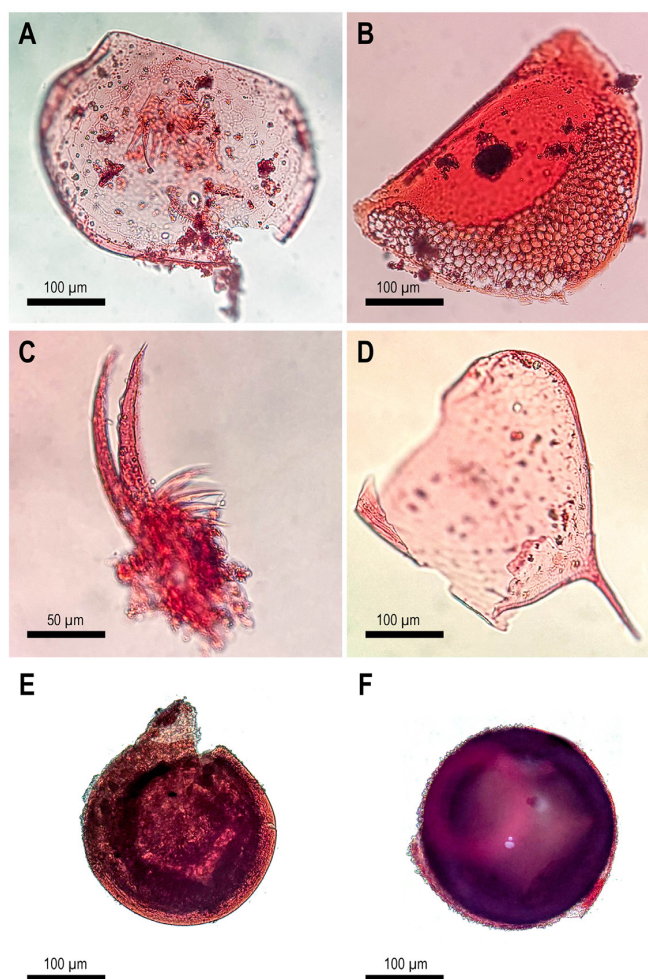


Рис. 3. Субфосильные остатки некоторых видов Crustacea (Anostraca, Cladocera), обнаруженные в колонке донных отложений залива Варча Красноярского водохранилища (Боградский район, Хакасия): A – створка карапакса *Chydorus* cf. *sphaericus*, B – эфиппиум *Ceriodaphnia* sp., C – концевые коготки *Daphnia longispina* gr., D – створка карапакса *Bosmina* sp., E, F – цисты *Artemia* sp.

Fig. 3. Subfossil remains of some crustaceans (Anostraca, Cladocera) found in the core of Varcha Bay of the Krasnoyarsk Reservoir (Bogradsky district, Khakassia): A – carapace valve of *Chydorus* cf. *sphaericus*, B – ephyppium of *Ceriodaphnia* sp., C – terminal claws of *Daphnia longispina* gr., D – carapace valve *Bosmina* sp., E, F – cysts of *Artemia* sp.

при явном доминировании представителей семейства Chydoridae – 65,0 % от общего числа таксонов. Количество идентифицированных остатков Cladocera в каждом образце варьировало от 0 до 444, среднее значение составило 130 ± 18 экз./образец (здесь и далее $m \pm \sigma$). Концентрация субфосильных кладоцер в образцах донных отложений значительно варьировала в диапазоне от 0 до 1202 экз./г

($m=303 \pm 24$). Минимальные концентрации Cladocera были отмечены в нижней части колонки донных отложений и содержали единичные находки хитиновых остатков – 0–4 экземпляра на образец, т.е. в количестве, недостаточном для проведения статистического анализа (Kurek et al., 2010). В средней части колонки была выделена зона, не содержащая остатков кладоцер (51–37 см). Концентрация

остатков кладоцер значительно возростала с глубины 31 см и оставалась стабильно высокой до настоящего времени.

В результате картинологического анализа было выделено три зоны в стратиграфической диаграмме, отражающей наиболее значимые изменения в составе палеосообществ ракообразных (рис. 4). Микрофотографии доминантных и редких представителей групп Anostraca и Cladocera водоема Варча представлены на рис. 3.

Зона I – 67–52 см (ранее 1966 г). В нижней части колонки на глубинах 67–62 см остатков ветвистоусых ракообразных обнаружено не было. Выше, на глубинах 61–52 см, остатки Cladocera встречались спорадически и в единичных экземплярах, концентрация остатков не превышала 5–19 экз./г ($m=9\pm3$). В составе обедненного в таксономическом

и количественном плане кладоцерного палеосообщества отмечены представители двух пелагических таксонов – *Bosmina* sp. (рис. 3 D) и *Daphnia longispina* gr. (рис. 3 C) при доминировании представителей семейства Bosminidae. Во всех слоях этой зоны на глубинах 52–67 см фиксировались находки цист *Artemia* sp. (рис. 3 E, F). В отложениях отмечены как внешне полноценные цисты (рис. 3 F), так и яйца с поврежденным хорионом или без него (рис. 3 E). Концентрация цист артемии составила 33–153 экз./г ($m=55\pm11$), максимальная концентрация покоящихся яиц наблюдалась на глубине 54–55 см. В целом для зоны характерно низкое таксономическое богатство ($N\ 0=0-2$), незначительная концентрация остатков в донных отложениях, так же как и невысокие значения индексов альфа-разнообразия ($N\ 1=1,0-2,0$; $N\ 2=1,0-2,0$)

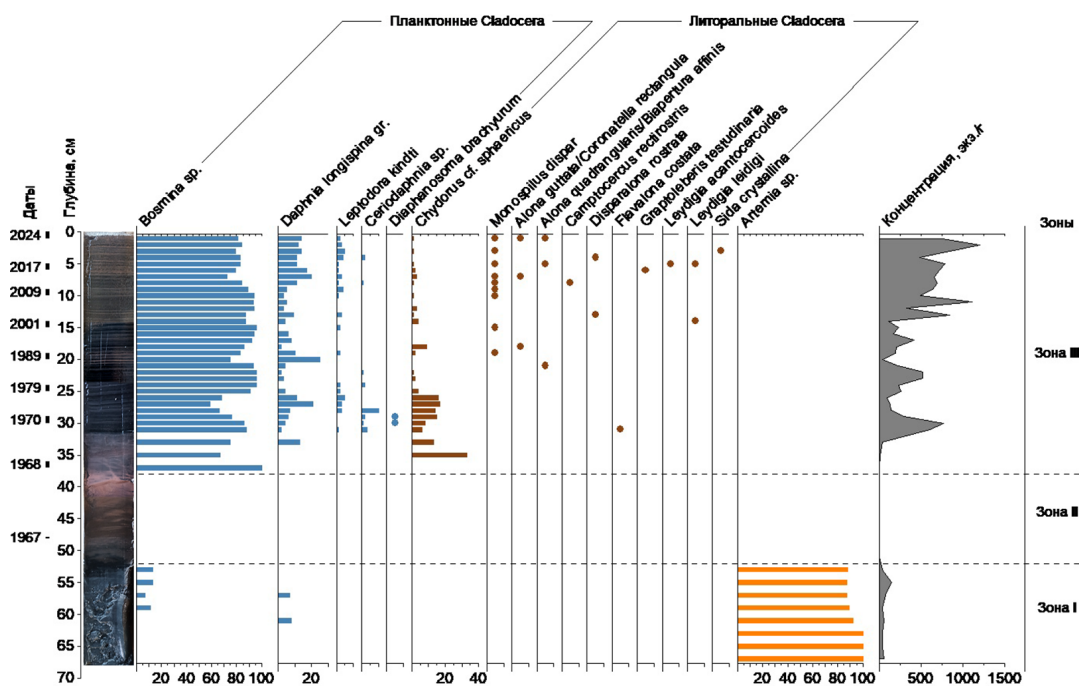


Рис. 4. Субфоссильные остатки ракообразных (Cladocera, Anostraca) в колонке донных отложений залива Варча Красноярского водохранилища (Боградский район, Республика Хакасия). Данные представлены как процент от общего количества идентифицированных экземпляров в образце

Fig. 4. Subfossil remains of crustaceans (Cladocera, Anostraca) in the sediment core from Varcha Bay, Krasnoyarsk Reservoir. Data are presented as percent of total identified specimens per sample

(рис. 5), что вероятно свидетельствует о неблагоприятных условиях для развития кладочерных палеосообществ в указанный временной интервал.

Зона II – 51–38 см (~1966–1968 гг.). Остатки *Cladocera* не отмечены, так же как не обнаружено цист *Artemia* sp. или остатков детрита, макроостатков растений, пыльцы, непыльцевых форм, створок диатомовых, остатков хирономид и иных растительных или животных организмов, обитавших в водоеме. Отложения в зоне II были представлены исключительно минеральными частицами без примесей органической составляющей.

Зона III – 37–0 см (~1968 г. – настоящее время). На глубинах 37–36 см (~1968 г.) вновь отмечены единичные находки пелагического таксона группы кладоцера – *Bosmina coregoni*, выше на глубинах 33–32 см добавляются представители *Daphnia longispina* gr. и пионерного эврибионтного таксона *Chydorus* cf. *sphaericus* (Müller) (рис. 3 А). В целом на глубинах 32–37 см (~1968–1969 гг.) палеосообщество *Cladocera* характеризуется

крайне низкими концентрациями остатков (5–39 экз./г) и низкими значениями индексов альфа-разнообразия ($N_0=1-5$, $N_1=1,0-4,0$; $N_2=1,0-3,2$) (рис. 5).

В период ~1969–1970 гг. (31–29 см) резко возрастает концентрация *Cladocera*, составив 602–774 экз./г и значительно увеличивается как видовое богатство, так и индексы альфа-разнообразия ($N_0=7-9$, $N_1=4,1-5,1$; $N_2=2,9-4,5$) (рис. 4, 5). Относительно высоко значение седиментов эврибионтного высокопластичного пионерного таксона *Chydorus* cf. *sphaericus* и планктонного, часто встречающегося в прибрежье рода *Ceriodaphnia* sp. (рис. 3 В). В указанный временной интервал в сообществе отмечен литоральный таксон *Flavolona costata* (Sars, 1862), обитающий среди прибрежной растительности, появляется хищная *Leptodora kindtii* (Focke, 1844).

Абсолютными доминантами в сообществе на глубине 31–0 см являлись пелагические таксоны, в первую очередь представители рода *Bosmina*, составляя 85,0 % от общей численности остатков. В целом доля истин-

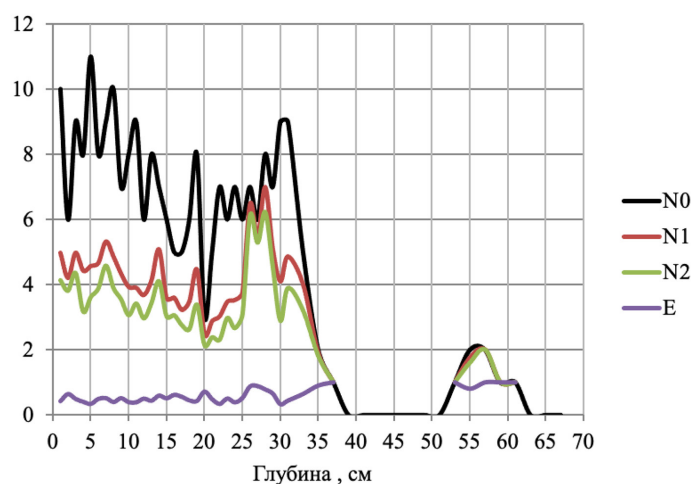


Рис. 5. Изменение индексов альфа-разнообразия (числа Хилла N_0 , N_1 , N_2 и выравненность E) в палеосообществе *Cladocera* в колонке донных отложений залива Варча (Богградский район, Хакасия)

Fig. 5. Changes in alpha diversity indices in the *Cladocera* paleocommunity within the sediment core from Varcha Bay (Bogradsky District, Khakassia)

но планктонных таксонов, ведущих пелагический образ жизни, составила 94,5 %. Литоральные таксоны были представлены незначительно, в сумме обуславливая 5,5 % относительной численности кладоцер, из них *Chydorus cf. sphaericus* составил 3,6 %. Доля хидоруса снизилась с глубины 26–25 см, одновременно возросла доля таксонов, ассоциированных с песчаными и илистыми грунтами (*Monospilus dispar* (Sars 1861) и *Leydigia* соответственно).

После некоторого спада показателей состояния сообщества, в верхней части колонки, соответствующей концу первого – началу второго десятилетия 2000-х гг., фиксируется существенный устойчивый рост концентраций остатков Cladocera в донных отложениях залива Варча, достигая максимальных в колонке значений в 1115–1200 экз./г одновременно с ростом индексов биоразнообразия ($N_0=6-10$, $N_1=3,9-5,3$; $N_2=3,1-4,6$) (рис. 4, 5).

Обсуждение результатов

В изученный временной интервал экосистема озера-залива Варча претерпела катастрофические изменения, вызванные антропогенным воздействием в результате гидротехнического строительства Красноярской ГЭС и радикальной сменой абиотических условий, что привело к полной перестройке состава ракообразных в зоопланктоне. Как в литостратиграфии колонки донных отложений, так и в истории зоопланктона чётко выделяются три периода.

В колонке донных отложений озера Варча выявлены чётко выраженные изменения характера осадков, отражающие смену условий осадконакопления. Нижняя часть представлена гомогенными илами, что свидетельствует о существовании до затопления мелководного озера. В средней части керна наблюдается мощный хаотично-неоднородный прослой

красноватой глины, вероятно, отражающий смыв большого количества терригенного материала с берегов в период затопления. В верхней части наблюдается чётко выраженная слоистая структура, соответствующая современному состоянию глубокого залива, слабо связанного с водохранилищем (рис. 1, 2).

Зона I (67–51 см, ранее 1966 г.). Донные отложения в данный период представлены однородными илистыми грязевыми богатыми органикой отложениями темно-серого, почти черного цвета. Находки покоящихся толстоскорлуповых яиц (цист) жаброногого рачка артемии (*Artemia* sp., Anostraca, Crustacea) в донных отложениях озера Варча позволяют реконструировать значимые абиотические характеристики некогда существовавшего водоема. Обнаружение цист артемии однозначно указывает на соленость водоема в прошлом, так как данный экстремофильный жаброногий рачок является основным представителем фауны гипергалинных водоемов. В естественных водоемах живые рачки артемии обнаруживались при солености от 10 до 340 г/л (Sorgeloos et al., 1986). Оптимальный диапазон солёности для развития артемии лежит в пределах 90–200 г/л, причем для производства цист предпочтительна соленость в пределах 120–200 г/л, в то время как для роста самих рачков наиболее благоприятна соленость 90–170 г/л (Bhargava et al., 1987; Wear, Haslett, 1987). При солености 30–50 и 250–400 г/л рачки встречаются единично, при солёности ниже 5–10 г/л *Artemia* обычно не выживает (Литвиненко и др., 2020; Golovatyuk et al., 2025). В гипергалинных водоемах Западной Сибири, где отмечены её популяции, сумма солей колеблется в широких пределах (от 28 до 417 г/л) (Литвиненко и др., 2013). При крайне низкой и высокой солености популяция артемии может сохраняться в водоеме в виде цист (Литвиненко и др., 2024).

Артемия предъявляет определенные требования к температурным условиям, это теплолюбивый рачок, как правило, обитатель семиаридных и аридных водоемов, рачки выдерживают температуру в диапазоне от 2 до 37 °C при оптимуме для развития – 20–30 °C (Литвиненко и др., 2024). При температуре ниже 5 °C метаболизм рачков замедляется, и они гибнут (Reeve, 1963). Во время отбора проб в июле 2024 г. в водной толще залива Варча наблюдалась температурная стратификация: температура в поверхностном горизонте была 26 °C, в придонном горизонте – 5,4 °C, термоклин формировался в интервале глубин 5–8 м (данные погружного зонда). Таким образом, температурные условия в эпилимнионе залива Варча после затопления остаются благоприятными для артемии, следовательно, основная причина ее исчезновения – снижение солености.

На сегодняшний день по литературным данным на территории России известно более 110 артемиевых озер (Litvinenko et al., 2015; Литвиненко и др., 2020), но, на наш взгляд, это не полный их список. Фонд артемиевых озер Западной Сибири весьма значителен и насчитывает от 80 до 100 озер, в Восточной Сибири на начало 2000 г. было известно предположительно пять артемиевых озер, о двух артемиевых озерах сообщалось в Тыве (Дус-Холь (Сватиково), Чедер) и два озера находятся в Хакасии в Северо-Минусинской котловине: Тус и Горькое (Первомайское) (Литвиненко и др., 2009, 2024). По мнению Л.И. Литвиненко с соавторами (2024), еще в одном водоеме Хакасии в слаборассольном озере Кристальное, вероятно, в засушливые годы соленость рапы может достигнуть значений, достаточных для обитания артемии. Результаты наших исследований показывают, что популяция артемии также существовала в озере Варча

до затопления его водами Красноярского водохранилища.

Соленость восточно-сибирских артемиевых озер в Тыве по многолетним наблюдениям варьировала в диапазоне 80–200 г/л, в Хакасии составляла 67–275 г/л (Парначев и др., 1999; Литвиненко и др., 2024). Все артемиевые озера Тывы бессточные, грязевые, неглубокие, хорошо прогреваемые летом, с питанием подземными и поверхностными водами (Кирова и др., 2015, 2018; Кирова, 2020; Литвиненко и др., 2024). Озерная рапа озера Чедер представляет собой горько-соленый рассол сульфатного типа с минерализацией от 80 до 200 г/л. Соленость озера Дус-Холь варьирует в пределах от 100 до 299 г/л, состав рапы хлоридный магниевое-натриевый (Кирова и др., 2018; Литвиненко и др., 2024). Артемиевые озера Северо-Минусинской котловины Кристальное и Горькое относятся к группе слабых рассолов с минерализацией вод 59 и 75 г/л соответственно, а озеро Тус – к группе крепких рассолов, и минерализация водоема варьирует в диапазоне 73–275 г/л (Гусева и др., 2012; Литвиненко и др., 2024). По анионному составу Кристальное и Горькое – это хлоридно-сульфатные воды с практически равной долей указанных ионов. По катионному составу воды магниевое-натриевые (Литвиненко и др., 2024). Состав воды озера Тус хлоридно-сульфатный натриево-магниевый, дно водоема в центральной части покрыто солевой коркой мощностью 0,2–0,3 м, под которой залегают сероводородные грязевые отложения (Парначев и др., 1999).

Рапа большинства артемиевых озер имеет слабощелочную – щелочную реакцию среды (pH 7,8–8,4) и высокое содержание органических веществ (Литвиненко и др., 2024). Артемии не требовательны к содержанию кислорода, для большинства исследованных озер сибирского региона его содержание

в среднем составляло $4,3 \pm 0,1$ мг/л, летом содержание кислорода могло опускаться до границы нормального существования рачков артемии (1,5 мг/л) (Литвиненко и др., 2024). Содержание кислорода в рапе озер, где обитает рачок, как правило, низкое, поскольку известно, что растворимость кислорода в воде снижается с увеличением солености и температуры (Литвиненко и др., 2024).

Как правило, места обитания артемии характеризуются простой трофической структурой и низким видовым разнообразием, отсутствием хищников и пищевых конкурентов в населенных ею водоемах, что позволяет артемии развиваться в монокультуре (Manual on the..., 1996; Литвиненко и др., 2009). В связи с упрощенной трофической системой гипергалинного водоема основным консументом произведенной в озере первичной продукции можно считать артемию (Литвиненко и др., 2024).

В слое колонки на глубине 60–52 см при доминировании артемии в отдельных слоях были отмечены единичные находки (не более 1–3 экз.) двух пресноводных таксонов Cladocera – *Bosmina* sp. и *Daphnia longispina* gr. Граница солености для распространения представителей группы Cladocera по данным разных авторов варьирует от 50 до 110 г/л, хотя единичные находки коловраток и ветвистоусых ракообразных отмечены и при солености в 149 г/л в гиперсоленых водоемах Западной Сибири для галофильных таксонов *Moina mongolica*, *Brachionus plicatilis*, *Epiphanes* sp. (Литвиненко и др., 2013). В многочисленных исследованных гипергалинных водоемах Крыма, Алтайского края, Западной Сибири, Забайкалья при солёности более 70 г/л из представителей группы Cladocera в составе зоопланктона были отмечены лишь четыре таксона, принадлежащие к одному роду *Moina* (*Moina salina* Daday,

1888, *M. mongolica* Daday, 1901, *M. brachiata* (Jurine, 1820), *M. sp.*) (Веснина и др., 2012, 2019; Веснина, 2019; Литвиненко и др., 2024). При солености 24–45 г/л в гиперсоленых водоемах Крыма наряду с *M. salina* фиксировались находки *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *atkinsoni* Baird, 1859 (Балушкина и др., 2009; Anufriieva, Shadrin, 2018). В артемиевых водоемах Тывы, так же как в гипергалинных озерах Кулундинское и Большое Яровое Алтайского края, Cladocera не были отмечены в составе современного зоопланктона (Веснина и др., 2012; Веснина 2019; Кирова, 2020). То есть одновременное обитание и сосуществование в водоеме артемии и представителей групп *Bosmina* sp. и *Daphnia longispina* gr. практически исключены. Вероятнее всего, немногочисленные представители пресноводной фауны Cladocera рода *Bosmina* и группы *Daphnia longispina* могли развиваться в озере Варча в непродолжительные периоды опреснения водоема (например, при распреснении водоема после поступления талых снеговых вод).

Таким образом, зная особенности биологии и экологии обнаруженных в донных отложениях таксонов ракообразных (в первую очередь *Artemia* sp.), мы можем реконструировать условия существовавшего до образования Красноярского водохранилища озера Варча. Это было небольшое бессточное озеро с атмосферным и грунтовым питанием. Вероятно, на месте залива существовал высокопродуктивный, хорошо прогреваемый высокоминерализованный (гипергалинный) водоем с невысоким содержанием кислорода, со слабощелочной – щелочной реакцией среды, значительным содержанием органики. Находки мирабилита на дне колонки (личное сообщение Д. Ю. Рогозина) позволяют предположить, что вода озера Варча по минеральному составу принадлежала к сульфатному

классу и натриевой группе, как большинство артемиевых озер Восточной Сибири. Кроме того, схожий ионный состав характерен для артемиевых высокоминерализованных озер Северо-Минусинской котловины – Тус и Горькое (Литвиненко и др., 2009; Гусева и др., 2012), причем озеро Горькое существует в непосредственной близости от залива Варча, в 25 км южнее. В периоды опреснения в нем в небольших количествах развивались планктонные пресноводные Cladocera (Литвиненко и др., 2024).

Зона II (52–39 см, ~1966–1968 гг.). В данной зоне отложения были представлены исключительно минеральными частицами (суглинки, супесь) без остатков растений или беспозвоночных организмов – пыльца, диатомовые, макроостатки растений, остракоды, хирономиды, пресноводные губки не были отмечены при микроскопировании, также не было отмечено иной животной или растительной органики. Вероятно, на глубине 53 см (1966 г.) донных отложений отражен период начала катастрофических перестроек в экосистеме озера Варча, а именно переход из стадии мелководного соленого озера к стадии глубокого залива Красноярского водохранилища, с полной сменой абиотических условий существования гидробионтов и сменой таксономического состава организмов зоопланктона. С глубины 53 см происходят литологические изменения донных отложений, отражая смену условий осадконакопления. Однородные богатые органикой грязевые сапропелевые отложения сменяются сначала на прослой почти черного цвета, возникший, вероятно, в результате смыва и привноса плодородной почвы с затопляемых территорий (черноземы), затем на неоднородные, неравномерные прослой коричневатого цвета, отражая разрушение берегов и привнос терригенной составляющей (суглинки, супесь) в результате

затопления водоема и поступления пресных вод реки Енисей в залив Варча.

Официально заполнение водохранилища интенсивными темпами началось со второй декады апреля 1967 г., когда объем создаваемого водохранилища стал быстро увеличиваться после ввода в эксплуатацию первой очереди ГЭС и в результате превышения поступающих паводковых весенних вод над сбросом, но подъем уровня воды был начат несколько раньше. Известно, что в 1967 г. границы выклинивания подпора водохранилища располагались в 45 км южнее поселка Сарагаш, несколько выше населенного пункта Усть-Ерба (Кусковский и др., 1974). Наибольшая скорость подъема уровня в период летне-осеннего заполнения водохранилища наблюдалась в 1967 г. – 7,4 см/сут, а наименьшая в 1968 г. – 2,3 см/сут. Амплитуда подъема уровня за этот период составляла 9,37 и 2,10 м соответственно. В начале августа 1970 г. водохранилище наполнилось до отметки нормального подпорного уровня (НПУ) в 243,0 м (Кусковский и др., 1974).

В указанный период (52–39 см, 1966–1968 гг.) скорость осадконакопления в Варче возросла многократно, что мы связываем с процессами привноса терригенного материала в результате смыва плодородного слоя и разрушения существовавшей ранее береговой линии и формированием берегов Красноярского водохранилища. Резкий подъем уровня воды, затопление склонов и нарушение естественных условий их существования обусловили возникновение оползней, абразионных и обвальных обрушений – происходил процесс формирования береговой линии созданного водохранилища. На участке залива Варча были зафиксированы обрушения в рыхлых отложениях (супеси, суглинки) в 1–5 м и протяженностью до 200 м (Кусковский и др., 1974). В результате размыва бере-

гов было отмечено резкое увеличение количества взвешенных веществ в воде создаваемого водохранилища в 1967–1970 гг. Наиболее высокое насыщение водной массы взвешенными частицами фиксировалось в первый год заполнения водохранилища в течение всего весенне-летнего периода. В районе исследования в Новоселовском озеровидном плесе содержание взвешенных частиц в водах водохранилища в августе 1967 г. составляло 40–50 г/м³, в последующие годы содержание взвешенных частиц постепенно снижалось – в июле 1968 г. на том же участке содержание составило 15–20 г/м³, в августе 1970 г. 2–5 г/м³ (Кусковский и др., 1974).

Таким образом, в начальный период формирования водохранилища складывались неблагоприятные условия для развития ветвистоусых рачков фильтраторов из-за повышенной мутности воды, высокого содержания в воде минеральных частиц, низкой прозрачности, что, вероятно, привело к снижению численности организмов данной группы в составе зоопланктона. Кроме того, большой привнос терригенного материала, высокая скорость седиментации из-за размыва береговых отложений и абразивного разрушения берегов объясняют отсутствие в донных отложениях данного периода как остатков *Cladocera*, так и остатков каких-либо других водных растительных и животных организмов.

Зона III (37–0 см, ~1968 г. – настоящее время). Нижние слои зоны характеризуются крайне низкой концентрацией остатков кладоцер и низкими значениями индексов альфа-разнообразия (рис. 4, 5). В составе зоопланктона фиксируются исключительно пелагические таксоны, в дальнейшем составившие структурообразующий комплекс доминантных таксонов в Красноярском водохранилище. Многочисленны остатки пиоцерного таксона *Chydorus cf. sphaericus*. Ве-

роятно, на глубине 37–32 см (1968–1969 гг.) низкая концентрация остатков *Cladocera* соответствует начальным фазам формирования пресноводного зоопланктона залива Варча. На глубине 31–29 см (~1969–1970 гг.) отмечен резкий всплеск концентрации остатков *Cladocera*. В первые годы после заполнения водохранилища короткий всплеск численности и биомассы организмов зоопланктона фиксируются также по натурным наблюдениям как на Красноярском водохранилище, так и на других крупных водохранилищах (Ермолаева, 2008). Это так называемая фаза подпора и взрыва, когда поступление большого количества биогенных элементов, попавших в воду в первые годы в результате затопления плодородных территорий и прибрежной растительности, вызывает резкий скачок количественных показателей зоопланктона.

С глубины ~31 см (~1969 г.) концентрация остатков *Cladocera*, так же как и значения индексов разнообразия, значительно увеличиваются и остаются относительно высокими до наших дней (рис. 4). Абсолютными доминантами в сообществе являлись пелагические таксоны, в первую очередь представители рода босмин. В целом доля истинно планктонных таксонов, ведущих пелагический образ жизни, составила 94,5 %. Таким образом, кладоцерное сообщество отражает наличие глубокого пресноводного водоема со значительными площадями открытой воды. В целом с глубины 31 см (~1969 г.) формирование кладоцерного сообщества водохранилища в его современной фазе завершилось и возникло сообщество, характерное для крупных водоемов с большими площадями открытых, пелагических участков с превалированием планктонных таксонов (босмин и дафний) и небольшой долей литоральных таксонов.

Сравнение состава представителей группы *Cladocera* в зоопланктоне Красноярского

водохранилища (Ермолаева, 2008; Красноярское водохранилище, 2008) и в составе палеосообществ показало их существенное сходство.

При этом применение палеоолимологического анализа позволило дополнить таксономический список организмов зоопланктона, отмеченных в водохранилище. Вид *Leydigia acanthocercoides* (Fischer, 1854) отмечен нами впервые для Красноярского водохранилища. Сравнение таксономического состава представителей родов *Daphnia* и *Bosmina* в донных отложениях и в составе зоопланктона осложнено, с одной стороны, недостаточной таксономической проработанностью данных родов, с другой – пределами разрешения палеоолимологического кладоцерного анализа, который позволяет на сегодня идентифицировать представителей родов *Daphnia* и *Bosmina* часто только до группы таксонов (Szeroczyńska, Sarmaja-Korjonen, 2007). Представители надгруппы *Daphnia pulex* не были отмечены среди *Cladocera* донных отложений, что хорошо согласуется с результатами изучения современного зоопланктона Красноярского водохранилища (Ермолаева, 2008; Красноярское водохранилище, 2008).

Заключение

На основе карцинологического палеоанализа реконструированы изменения в составе зоопланктонных палеосообществ некогда существовавшего озера, в последующем залива Варча Красноярского водохранилища. Установлено, что залив возник на месте гипергалинного водоема, на что указывают находки цист *Artemia* sp. Впервые изучен переход зоопланктонного сообщества высокоминерализованного озера к пресноводному зоопланктону крупного водохранилища в результате катастрофических для экосистемы

перестроек под воздействием антропогенного вмешательства в рамках гидротехнического строительства. В результате затопления водами Красноярского водохранилища произошла полная перестройка зоопланктонных палеосообществ, на месте монодоминантного сообщества соленого озера с преобладанием *Artemia* sp. возникло пресноводное сообщество с доминированием планктонных таксонов рода *Bosmina* и *Daphnia longispina* gr. Формирование пресноводного планктонного сообщества завершилось в его современной фазе в 1969–1970 гг., в результате чего возникли ассоциации, характерные для крупных водоемов с большими площадями открытых, пелагических участков с превалированием пелагических таксонов (*Bosmina* sp., *Daphnia* sp.) и небольшой долей литоральных таксонов. В первые годы после образования водохранилища в 1969–1970 гг. отмечены пиковые значения концентраций остатков *Cladocera* в тафоценозах и высокие значения индексов альфа-разнообразия (эффект «подпора и взрыва»), затем отмечено снижение концентраций и индексов альфа-разнообразия до конца первого десятилетия 2000-х гг., после 2007 г. вновь отмечаются как увеличение концентрации остатков *Cladocera* в тафоценозах, так и рост индексов альфа-разнообразия. Результаты палеоолимологического кладоцерного анализа подтверждаются многолетними мониторинговыми наблюдениями за формированием зоопланктона Красноярского водохранилища, уточняя и дополняя их. Благодаря использованию кладоцерного палеоолимологического анализа в заливе Варча обнаружен новый вид *Leydigia acanthocercoides* (Fischer, 1854), не отмеченный ранее в таксономических обзорах по составу зоопланктона Красноярского водохранилища.

Список литературы / References

- Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. (2009) Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем солёных озёр Крыма. *Журнал общей биологии*, 70(6): 504–514 [Balushkina E. V., Golubkov S. M., Golubkov M. S., Litvinchuk L. F., Shadrin N. V. (2009) Effect of abiotic and biotic factors on the structural and functional organization of the saline lake ecosystems. *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 70(6): 504–514 (in Russian)]
- Веснина Л. В. (2019) Экосистема озера Кулундинское в период опреснения. *Вестник НГАУ*, 1: 68–77 [Vesnina L. V. (2019) Ecosystem of Kulundinskoe Lake in the period of demineralization. *Vestnik NSAU* [Vestnik NGAU], 1: 68–77 (in Russian)]
- Веснина Л. В., Лукерина Г. В., Ронжина Т. О. (2019) Результаты многолетнего экологического мониторинга гипергалинного озера Большое Яровое, г. Славгород Алтайского края. *Рыбное хозяйство*, 4: 19–27 [Vesnina L. V., Lukerina G. V., Ronzhina T. O. (2019) Results of long-term environmental monitoring of the hypervalent Bolshoe Yarovoe Lake, Slavgorod, Altai Region. *Fisheries* [Rybnoe khozyaistvo], 4: 19–27 (in Russian)]
- Веснина Л. В., Пермякова Г. В., Ронжина Т. О. (2012) Биота промысловых гипергалинных озёр Алтайского края в трансгрессивную и регрессивную фазы водности. *Вестник Камчатского государственного технического университета*, 21: 24–30 [Vesnina L. V., Permyakova G. V., Ronzhina T. O. (2012) Biota of commercial hyperhaline lakes of Altai territory into transgressive and regressive phases of water content. *Bulletin of Kamchatka State Technical University* [Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta], 21: 24–30 (in Russian)]
- Гусева Н. В., Копылова Ю. Г., Хвашевская А. А., Сметанина И. В. (2012) Химический состав солёных озёр Северо-Минусинской котловины, Хакасия. *Известия Томского политехнического университета*, 321(1): 163–168 [Guseva N. V., Kopylova Yu. G., Khvashchevskaya A. A., Smetanina I. V. (2012) Chemical composition of salt lakes in Severo-Minusinsk depression, Khakasiya. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University* [Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta], 321(1): 163–168 (in Russian)]
- Ермолаева Н. И. (2008) *Водные экосистемы. Особенности формирования зоопланктона водохранилищ*. Новосибирск, ГПНТБ СО РАН, 69 с. [Ermolaeva N. I. (2008) *Water ecosystems. Peculiarities of zooplankton formation in reservoirs*. Novosibirsk, State Public Scientific and Technical Library SB RAS, 69 p. (in Russian)]
- Кирова Н. А. (2020) Особенности видового состава зоопланктона минерализованных водных объектов особо охраняемых природных территорий Улуг-Хемской котловины (Республика Тува). *Поволжский экологический журнал*, 4: 398–414 [Kirova N. A. (2020) Species composition features of zoopankton in mineralized water bodies from specially protected natural territories in Ulug-Khem basin (Republic of Tuva). *Povolzhskiy Journal of Ecology* [Povolzhskii ekologicheskii zhurnal], 4: 398–414 (in Russian)]
- Кирова Н. А., Кальная О. И., Аюнова О. Д. (2018) К вопросу о гидрохимии и биологии озера Дус-Холь (Тува). *Известия Алтайского отделения Русского географического общества*, 4: 82–88 [Kirova N. A., Kalnaya O. I., Ayunova O. D. (2018) To the question of hydrochemistry and biology of the Lake Dus-Khol (Tuva). *Bulletin of the Altay Branch of the Russian Geographical Society* [Izvestiya Altaiskogo otdeleniya Russkogo geograficheskogo obshchestva], 4: 82–88 (in Russian)]

Кирова Н. А., Кальная О. И., Ойдуп Ч. К. (2015) Данные по зоопланктону солёных озёр российской части Убсунурской котловины. *Региональная экономика: технологии, экономика, экология и инфраструктура. Материалы Международной научно-практической конференции, посвящённой 20-летию ТувИКОПР СО РАН (14–15.10.2015 г., Кызыл, Россия)*. Балакина Г. Ф. (ред.) Кызыл, ТувИКОПР СО РАН, с. 229–233 [Kirova N. A., Kalnaya O. I., Oydup Ch. K. (2015) Zooplankton of salt lakes in the Russian part of the Uvs-Nuur basin. *Regional economy: technologies, economy, ecology, and infrastructure. Proceedings of the international scientific and practical conference on the 20th anniversary of TuvIENR SB RAS (14–15.10.2015, Kyzyl, Russia)*. Balakina G. F. (Ed.) Kyzyl, TuvIENR SB RAS, p. 229–233 (in Russian)]

Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество вод (2008) Алимов А. Ф., Иванова М. Б., Гольд З. Г. (ред.) Красноярск, СФУ, 538 с. [Krasnoyarsk water reservoir: monitoring, biota, water quality (2008) Alimov A. F., Ivanova M. B., Gold Z. G. (Eds.) Krasnoyarsk, Siberian Federal University, 538 p. (in Russian)]

Кусковский В. С., Подлипский Ю. И., Савкин В. М., Широков В. М. (1974) *Формирование берегов Красноярского водохранилища*. Новосибирск, Наука, 234 с. [Kuskovsky V. S., Podlipsky Yu. I., Savkin V. M., Shirokov V. M. (1974) *Formation of the shores of the Krasnoyarsk Reservoir*. Novosibirsk, Nauka, 234 p. (in Russian)]

Литвиненко Л. И., Корентович М. А., Бойко Е. Г., Литвиненко А. И., Зенкович П. А. (2024) *Артемия в гипергалинных водоёмах России (география, биоразнообразие, экология, биология и практическое использование)*. Тюмень, ГАУ Северного Зауралья, 364 с. [Litvinenko L. I., Korentovich M. A., Boyko E. G., Litvinenko A. I., Zenkovich P. A. (2024) *Artemia in hypersaline water bodies of Russia (geography, biodiversity, ecology, biology, and practical use)*. Tyumen, Northern Trans-Ural State Agrarian University, 364 p. (in Russian)]

Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г. (2009) *Артемия в озёрах Западной Сибири*. Новосибирск, Наука, 304 с. [Litvinenko L. I., Litvinenko A. I., Boiko E. G. (2009) *Brine shrimp Artemia in Western Siberia lakes*. Novosibirsk, Nauka, 304 p. (in Russian)]

Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г., Куцанов К. В. (2013) Влияние факторов внешней среды на структуру и функционирование биоценозов гипергалинных водоемов юга западной Сибири. *Сибирский экологический журнал*, 20(3): 321–332 [Litvinenko L. I., Litvinenko A. I., Boyko E. G., Kutsanov K. V. (2013) Effect of environmental factors on the structure and functioning of biocoenoses of hyperhaline water reservoirs in the south of Western Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 6(3): 252–261]

Литвиненко Л. И., Литвиненко А. И., Бойко Е. Г., Куцанов К. В., Корентович М. А. (2020) Влияние промысла цист артемии на экосистему гипергалинного озера. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 13(4): 348–367 [Litvinenko L. I., Litvinenko A. I., Boyko E. G., Kutsanov K. V., Korentovich M. A. (2020) The effects of Artemia cyst harvesting on the salt lake ecosystem. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 13(4): 348–367 (in Russian)]

Макунина Н. И. (2006) Степи Минусинских котловин. *Turczaninowia*, 9(4): 112–144 [Makunina N. I. (2006) The steppes of Minusinsk basins. *Turczaninowia*, 9(4): 112–144 (in Russian)]

Непомнящий В. В., Макеева Е. Г. (2025) Роль климатических ресурсов в формировании рекреационного потенциала Республики Хакасия. *Региональные геосистемы*, 49(2): 319–336

[Nepomnyaschiy V.V., Makeeva E.G. (2025) Climatic resources and recreational potential of the Republic of Khakassia. *Regional Geosystems* [Regional'nye geosistemy], 49(2): 319–336 (in Russian)]

Нигматуллин Н.М., Нигаматзянова Г.Р., Валиева Э.А., Фролова Л.А. (2021) Рецентные Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) в тафоценозах озер дельты реки Печоры. *Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки*, 163(3): 527–537 [Nigmatullin N.M., Nigamatzyanova G.R., Valieva E.A., Frolova L.A. (2021) Recent Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) in the taphocenoses of lakes of the Pechora River delta (Russia). *Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series* [Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki], 163(3): 527–537 (in Russian)]

Нигматуллин Н.М., Фролова Л.А., Шнейдман Я.Т. (2025) Влияние абиотических факторов на формирование структуры рецентных сообществ Cladocera ряда тундровых озёр Малоземельской тундры. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 18(3): 347–364 [Nigmatullin N.M., Frolova L.A., Shneidman Ya. T. (2025) Abiotic factors influencing the formation of recent Cladocera community structures in tundra lakes in the Pechora River delta (Nenets Autonomous Okrug). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 18(3): 347–364 (in Russian)]

Озёра Хакасии и их рыбохозяйственное значение (1976) Красноярск, Красноярское книжное издательство, 206 с. [*Lakes of Khakassia and their fishery importance* (1976) Krasnoyarsk, Krasnoyarsk Book Publishing House, 206 p. (in Russian)]

Парначев В.П., Вишневецкий И.И., Макаренко Н.А., Петров А.И., Копылова Ю.Г., Покровский Д.С., Дутова Е.М., Туров Ю.П., Клопотова Н.Г., Джабарова Н.К., Бэнкс Д., Березовский А.Я. (1999) *Водные ресурсы Ширинского района Республики Хакасия*. Парначев В.П. (ред.) Томск, Издательство Томского университета, 171 с. [Parnachev V.P., Vishnevezky I.I., Makarenko N.A., Petrov A.I., Kopylova Yu. G., Pokrovsky D.S., Dutova E.M., Turov Yu. P., Klopotova N.G., Dzhabarova N.K., Banks D., Berezovsky A. Ya. (1999) *Water resources of Shira District in Khakass Republic (Russia)*. Parnachev V.P. (Ed.) Tomsk, Tomsk University, 171 p. (in Russian)]

Растительный покров Хакасии (1976) Куминова А.В. (отв. ред.) Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 422 с. [*Vegetation cover of Khakassia* (1976) Kuminova A. V. (Ed.) Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 422 p. (in Russian)]

Синев А.Ю. (2002) Ключ для определения ветвистоусых ракообразных рода Alona (Anomopoda, Chydoridae) европейской части России и Сибири. *Зоологический журнал*, 81(8): 926–939 [Sinev A. Yu. (2002) A key to identifying Cladocerans of the genus Alona (Anomopoda, Chydoridae) from the Russian European part and Siberia. *Russian Journal of Zoology* [Zoologicheskii zhurnal], 81(8): 926–939 (in Russian)]

Фролова Л.А. (2011) Ветвистоусые ракообразные (Cladocera Latreille, 1829, Branchiopoda, Crustacea) в палеоэкологических исследованиях. *Методические подходы к использованию биологических индикаторов в палеоэкологии*. Назарова Л.Б. (ред.) Казань, Казанский университет, с. 52–87 [Frolova L.A. (2011) Cladocerans (Cladocera Latreille, 1829, Branchiopoda, Crustacea) in paleoecological studies. *Methodological approaches to the use of biological indicators in paleoecology*. Nazarova L.B. (Ed.) Kazan, Kazan University, p. 52–87 (in Russian)]

Хамитов О.И., Тарасов Г.С., Яковлев В.А., Фролова Л.А. (2014) Влияние сезонной динамики уровня воды на макрозообентос литоральных участков Куйбышевского водохранилища в рай-

оне пос. Старое Аракчино (г. Казань). *Ученые записки Казанского университета. Серия: Естественные науки*, 156(3): 58–66 [Khamitov O.I., Tarasov G.S., Yakovlev V.A., Frolova L.A. (2014) The influence of seasonal water level dynamics on the littoral macrozoobenthos of the Kuibyshev reservoir near the village Staroye Arakchino (Kazan). *Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series* [Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya: Estestvennye nauki], 156(3): 58–66 (in Russian)]

Шмурова А. А., Пономарёв Е. И., Рогозин Д. Ю. (2025) Угольные макрочастицы в донных отложениях залива Варча (Красноярское водохранилище, Хакасия) как индикатор динамики пожаров на окружающей территории в современный период. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 18(4): 503–516 [Shmurova A. A., Ponomarev E. I., Rogozin D. Yu. (2025) Macrocharcoal in sediments of Varcha Bay (Krasnoyarsk Reservoir, Khakassia) as a proxy for fire dynamics in the surrounding area in the recent period. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 18(4): 503–516 (in Russian)]

Anufrieva E. V., Shadrin N. V. (2018) Diversity of fauna in Crimean hypersaline water bodies. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 11(4): 294–305

Błędzki L. A., Rybak J. I. (2016) *Freshwater crustacean zooplankton of Europe. Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis*. Cham, Springer, 918 p.

Bhargava S. C., Jakher G. R., Saxena M. M., Sinha R. K. (1987) Ecology of *Artemia* in Didwana Salt Lake (India). *Artemia research and its applications. Volume 3. Ecology, culturing, use in aquaculture. Proceedings of the Second International Symposium on the brine shrimp Artemia*. Sorgeloos P., Bengtson D. A., Decler W., Jaspers E. (Eds.) Wetteren, Universa Press, p. 127–133

Bos D. G., Cumming B. F., Smol J. P. (1999) Cladocera and Anostraca from the Interior Plateau of British Columbia, Canada, as paleolimnological indicators of salinity and lake level. *Hydrobiologia*, 392(2): 129–141

Bulkin A. O., Zikov V. V., Marchenko D. N., Kabilov M. R., Baturina O. A., Boyandin A. N., Anishchenko O. V., Rogozin D. Y. (2023) Long-chain alkenones in the lake sediments of North-Minusinsk Valley (southern Siberia): implications for paleoclimate reconstructions. *Organic Geochemistry*, 176: 104541

Chao A., Gotelli N. J., Hsieh T. C., Sander E. L., Ma K. H., Colwell R. K., Ellison A. M. (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1): 45–67

Davidson T. A., Sayer C. D., Perrow M. R., Bramm M., Jeppesen E. (2007) Are the controls of species composition similar for contemporary and sub-fossil cladoceran assemblages? A study of 39 shallow lakes of contrasting trophic status. *Journal of Paleolimnology*, 38(1): 117–134

Flössner D. (2000) *Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas*. Leiden, Backhuys Publishers, 428 p.

Flössner D. (1972) *Krebstiere, Crustacea (Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda, Fischläuse, Branchiura). Die Tierwelt Deutschlands. Vol. 60*. Jena, G. Fischer, 501 p.

Frey D. G. (1960) The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. *Ecology*, 41(4): 684–699

Frey D. G. (1986) Cladocera analysis. *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Berglund B. E. (Ed.) Chichester, John Wiley & Sons Ltd., p. 667–701

Frolova L. A. (2016) Subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) in climatic and palaeoenvironmental investigations in Eastern Siberia (Russia). *16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2016*, 2: 601–606

Frolova L. A. (2018) Cladocera from bottom deposits as an indicator of changes in climate and ecological conditions. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 107: 012084

Frolova L., Frolova A. (2017) Implification of ehippium analysis (Cladocera, Branchiopoda, Crustacea) for reconstruction of past environmental changes in Central Yakutia, Russia. *17th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2017*, 17(41): 481–486

Frolova L., Ibragimova A., Fedorova I. (2016) Stratigraphy of Cladocera in a core from a Yamal Peninsula Lake (Arctic Russia). *16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2016*, 2: 579–585

Frolova L., Nigmatullin N., Frolova A. (2018) Paleolimnological studies of tundra lakes in the Pechora delta (Nenets Autonomous Region, Russia). *18th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2018*, 18(5.1): 621–627

Frolova L., Nigmatullin N., Frolova A. (2019a) First record of Phreatolona Protzi (Hartwig, 1900) (Branchiopoda: Anomopoda) in a tundra lake in north-east European Russia. *19th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2019*, 19(5.1): 285–290

Frolova L. A., Nigmatullin N. M., Frolova A. A., Nazarova L. B. (2019b) Findings of Phreatolona protzi (Hartwig, 1900) (Cladocera: Anomopoda: Chydoridae) in Russia. *Invertebrate Zoology*, 16(2): 200–210

Gadagkar R. (1989) An undesirable property of Hill's diversity index N 2. *Oecologia*, 80(1): 140–141

Golovatyuk L., Kanapatskiy T., Samylina O., Pimenov N., Nazarova L., Kallistova A. (2025) Invertebrate assemblages in some saline and soda lakes of the Kulunda steppe: first regional assessment and ecological implications. *Water*, 17(15): 2330

Goulden C. E. (1969) Interpretative studies of cladoceran microfossils in lake sediments: with 3 figures and 5 tables in the text. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen*, 17(1): 43–55

Grimm E. C. (2004) TGView 2.0.2 (Software). Illinois State Museum. Springfield, Illinois. <https://tgview.software.informer.com/>

Hann B. J. (1989) Methods in quaternary ecology #6. Cladocera. *Geoscience Canada*, 16(1): 17–26

Hill M. O. (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54(2): 427–432

Ibragimova A. G., Frolova L. A., Grekov I. M. (2016) Results of subfossil Cladocera (Branchiopoda, Crustacea) analyses from bottom deposits of Lake Antyukh-Lambina (Kola Peninsula, Murmansk region). *Research Journal of Pharmaceutical, Biological and Chemical Sciences*, 7(6): 3201–3206

Ibragimova A. G., Frolova L. A., Subetto D. A., Belkina N. A., Potakhin M. S. (2018) The changes in the composition of Cladocera community in bottom sediments of Lake Maloye Shirozero (Zaonezhsky Peninsula) as a consequence of shifts of environmental and climatic conditions. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 107(1): 012029

- Korhola A., Rautio M. (2001) Cladocera and other branchiopod crustaceans. *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4. Zoological indicators*. Smol J.P., Birks H.J.B., Last W.M. (Eds.) Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, p. 5–41
- Kurek J., Korosi J.B., Jeziorski A., Smol J.P. (2010) Establishing reliable minimum count sizes for cladoceran subfossils sampled from lake sediments. *Journal of Paleolimnology*, 44(2): 603–612
- Litvinenko L.I., Litvinenko A.I., Boiko E.G., Kutsanov K. (2015) Artemia cyst production in Russia. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 33(6): 1436–1450
- Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO fisheries technical paper No. 361* (1996) Lavens P., Sorgeloos P. (Eds.) Rome, FAO, 295 p.
- Nazarova L., Krasheninnikov A.B., Frolova L.A., Palagushkina O.V., Golovatyuk L.V., Syrykh L.S., Biskaborn B.K., Fuchs H.G. E., Gavrilov M.V. (2025) Evolution of the hydrobiological communities of a coastal lake in the Novaya Zemlya Archipelago (Southern Island, Arctic Russia) in relation to climate change following the end of the Little Ice Age. *Water*, 17(13): 1868
- Nazarova L.B., Frolova L.A., Palagushkina O.V., Rudaya N.A., Syrykh L.S., Grekov I.M., Solovieva N., Loskutova O.A. (2021) Recent shift in biological communities: a case study from the Eastern European Russian Arctic (Bol'shezemelskaya Tundra). *Polar Biology*, 44(6): 1107–1125
- Nigmatzyanova G., Frolova L. (2016) Zooplankton communities of the Lena River delta (Siberia, Russia). *16th International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management – SGEM 2016*, 2: 643–650
- Nigmatullin N.M., Nigmatzyanova G.R., Valieva E.A., Tumanov O.N., Frolova L.A. (2022) Subfossil records of Cladocera from the tundra lake Yambeto in the Yamal Peninsula. *Limnology and Freshwater Biology*, 4: 1515–1516
- Parnachev V.P., Degermendzhy A.G. (2002) Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia. *Aquatic Ecology*, 36(2): 107–122
- R Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. <https://www.r-project.org/>
- Reeve M.R. (1963) Growth efficiency in Artemia under laboratory conditions. *Biological Bulletin*, 125(1): 133–145
- Rogozin D. Yu., Nazarova L.B., Frolova L.A., Nigmatullin N.M., Syrykh L.S., Golovatyuk L.V., Bolobanshchikova G.N., Dementyev D.V. (2025a) Evidence of Tunguska 1908 Event in the sediments of two lakes in Evenkia (Siberia, Russia). *Limnology and Freshwater Biology*, 4: 446–457
- Rogozin D. Yu., Nazarova L.B., Rudaya N.A., Frolova L.A., Syrykh L.S., Bolobanshchikova G.N., Palagushkina O.V., Darin A.V., Meydus A.V. (2025b) Tracking Late Holocene climate change and the 1908 Tunguska impact event from lake sediments in Central Siberia. *Quaternary Research*, 125: 1–19
- Rudaya N., Kuzmina O., Frolova L., Nazarova L., Nigmatullin N., Syrykh L., Vnukovskaya Yu., Cao X., Zhilich S., Novikov V., Karachurina S., Darin A. (2025) Holocene environments and the forest dynamics enigma in the arid Altai highlands. *Quaternary Science Reviews*, 367: 109548
- Sorgeloos P., Lavens P., Leger P., Tackaert W., Versichele D. (1986) *Manual for the culture and use of brine shrimp in aquaculture*. Belgium, State University of Ghent, 319 p.
- Szeroczyńska K. (2016) Long term subfossil Cladocera record from the partly varved sediment of Lake Tiefer See (NE Germany). *Advances in Oceanography and Limnology*, 7(2): 184–196

Szeroczyńska K., Sarmaja-Korjonen K. (2007) *Atlas of subfossil Cladocera from Central and Northern Europe*. Swiecie, Friends of the Lower Vistula Society, 84 p.

Wear R.G., Haslett S.J. (1987) Studies on the biology and ecology of *Artemia* from Lake Grassmere, New Zealand. *Artemia research and its applications. Volume 3. Ecology, culturing, use in aquaculture. Proceedings of the Second International Symposium on the brine shrimp Artemia*. Sorgeloos P., Bengtson D.A., Decler W., Jaspers E. (Eds.) Wetteren, Universa Press, p. 101–126

Zharov A.A., Neretina A.N., Rogers D.C., Reshetova S.A., Sinitsa S.M., Kotov A.A. (2020) Pleistocene Branchiopods (Cladocera, Anostraca) from Transbaikalian Siberia demonstrate morphological and ecological stasis. *Water*, 12(11): 3063

EDN: LAIVCA

УДК 504.7 + 551.8

Spatial Distribution of Fecal Stanols in Upper Sediments of Lake Shira (Khakassia, Siberia)

Anna A. Shmurova^a,
Anatoly N. Boyandin^b, Vladimir V. Zykov^b,
Elizaveta K. Pak (Sinner)^{a, b} and Denis Yu. Rogozin^{a, b*}

^a*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

^b*Institute of Biophysics SB RAS,
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 16.02.2026, received in revised form 24.06.2026, accepted 25.06.2026

Abstract. The concentrations and ratios of stanols – coprostanol, epicoprostanol, 5 α -cholestanol, and 5 α -stigmastanol – as well as cholesterol, were analyzed in surface sediments of Lake Shira (Republic of Khakassia) in samples collected from various locations within the water body. The results demonstrate significant spatial heterogeneity in stanol concentrations. The lowest stanol concentrations were found in sediments located at shallow depths in the aerobic zone, while in sediments from the central deepwater part of the lake, located in the sulfide zone, stanol concentrations were significantly higher. The low stanol concentrations in the intertidal zone are most likely associated with the degradation of stanols in shallow coastal areas, in an oxidizing environment, rather than with a lack of stanol inputs. Coprostanol is a marker of human feces, and epicoprostanol is a product of its bacterial degradation. The calculated anthropogenic load indices R 1 and R 2, which reflect the proportion of coprostanol in total stanols, were high at deep-water sampling positions and low at coastal sampling positions, which is most likely associated with stanol degradation in oxidized sediments. Thus, it has been demonstrated that, because of the oxidation of stanols in coastal sediments, coprostanol analysis is not an adequate method for identifying current local sources of fecal pollution around the lake. However, assessing stanol concentrations in bottom sediments of the anaerobic zone demonstrates their spatial stability in the anaerobic zone, making it a suitable approach for integrated assessment of fecal input dynamics in Lake Shira.

Keywords: fecal stanols, coprostanol, bottom sediments, Lake Shira, anthropogenic load.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: rogozin@ibp.ru

ORCID: 0000-0002-9190-2792 (Boyandin A.); 0000-0002-3382-9339 (Zykov V.); 0000-0002-9350-2936 (Rogozin D.)

Acknowledgements. The authors are grateful to A. O. Bulkhin, PhD in Biology, for his assistance in collecting bottom sediments. The study was supported by Russian Science Foundation, grant No. 22–17–00185 – П.

Citation: Shmurova A. A., Boyandin A. N., Zykov V. V., Pak (Sinner) E. K., Rogozin D. Yu. Spatial distribution of fecal stanols in upper sediments of Lake Shira (Khakassia, Siberia). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 312–324. EDN: LAIVCA



Пространственное распределение фекальных станолов в поверхностных донных отложениях озера Шира

А. А. Шмурова^а, А. Н. Бояндин^б,
В. В. Зыков^б, Е. К. Пак (Синнер)^{а, б}, Д. Ю. Рогозин^{а, б}

^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск

^бИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. В поверхностных донных отложениях озера Шира (Республика Хакасия) проанализированы концентрации и соотношения станолов – копростанола, экикопростанола, 5 α -холестанола и 5 α -стигмастанола, а также холестерина – в пробах, отобранных с различных участков акватории. Результаты демонстрируют значительную пространственную неоднородность содержания станолов. Наиболее низкие содержания станолов были выявлены в отложениях, расположенных на небольших глубинах в аэробной зоне, тогда как содержания станолов в отложениях, расположенных в сероводородной зоне центральной глубоководной части озера, были достоверно выше. Вероятнее всего, низкое содержание станолов на литорали объясняется не отсутствием поступлений, а деградацией станолов на мелководных прибрежных участках в окислительной среде. Копростанол является маркером человеческих фекалий, а экикопростанол – продукт его бактериального разложения. Расчетные индексы антропогенной нагрузки R 1 и R 2, отражающие долю копростанола в общей сумме станолов, были высокими на глубоководных станциях и низкими на прибрежных, что скорее объясняется деградацией станолов в окисленных отложениях. Таким образом, показано, что из-за окисления станолов в прибрежных отложениях анализ копростанола не позволяет надежно выявлять современные локальные источники поступления фекальных загрязнений по периметру озера. Вместе с тем оценка содержания станолов в донных отложениях анаэробной зоны является достаточно надежным методом для интегральной оценки динамики фекальных поступлений в озеро Шира.

Ключевые слова: фекальные станолы, копростанол, донные отложения, оз. Шира, антропогенная нагрузка.

Благодарности. Авторы благодарны сотруднику ИБФ СО РАН к.б.н. А. О. Бульхину за помощь при отборе донных отложений. Исследование выполнено за счет средств Российского научного фонда, грант № 22–17–00185–П.

Цитирование: Шмурова А. А. Пространственное распределение фекальных станолов в поверхностных донных отложениях озера Шира / А. А. Шмурова, А. Н. Бояндин, В. В. Зыков, Е. К. Пак (Синнер), Д. Ю. Рогозин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 312–324. EDN: LAIVCA

Введение

Современная палеолимнология все более активно использует молекулярно-биохимические методы реконструкции исторических изменений в водных экосистемах. Особый интерес представляют фекальные станолы – специфические органические соединения, образующиеся в результате микробного преобразования стероидов в пищеварительном тракте млекопитающих (Schroeter et al., 2020; Ankit et al., 2022; Синнер и др., 2024а, б). Эти соединения обладают высокой устойчивостью в анаэробных условиях и могут сохраняться в донных отложениях в течение тысячелетий, что делает их надежными биомаркерами для ретроспективной оценки антропогенного воздействия на водоемы. Каждый станол обладает определенной диагностической ценностью. Копростанол (5 β -холестан-3 β -ол) является основным маркером человеческих фекалий, составляя до 60 % от суммы всех станолов. Его повышенные концентрации однозначно указывают на поступление из антропогенных источников (D’Anjou et al., 2012; Argiriadis et al., 2018). Эпикопростанол (5 β -холестан-3 α -ол) образуется в результате бактериальной трансформации копростанола в донных отложениях и почвах и учитывается совместно с ним для компенсации эффектов диагенеза. 5 α -холестанол может иметь как фекальное происхождение (являясь промежуточным продуктом преобразования холестерина), так и образовываться в результате диагенетических процессов в осадках. 5 β -стигмастанол ассоциирован с фекалиями

травоядных животных (включая домашний скот и дикие стада) и указывает на сельскохозяйственную деятельность (White et al., 2019; Vachula et al., 2019; Schroeter et al., 2020).

Озеро Шира, расположенное в Хакасии, испытывает значительную рекреационно-хозяйственную нагрузку в современный период (Кривошеев, Хасанов, 1990), вместе с тем его водосборный бассейн издавна подвергался антропогенному воздействию, о чем свидетельствуют археологические находки различных исторических эпох (Вадецкая, 1986). Проведенные ранее исследования вертикального распределения станолов в керне донных отложений в центральной части озера выявили корреляцию их содержания с периодами интенсивного освоения территории – периодом расцвета средневекового государства Енисейских кыргызов (IX–XI вв.н.э.) и периодом русской колонизации (XVII–XIX вв.) (Синнер и др., 2024а).

В настоящей работе мы ставим задачу выяснить, каково распределение станолов в современных отложениях (в верхнем слое (0–1 см) донных отложений, соответствующем последним примерно 2–5 годам) по акватории озера, и возможно ли выявить по содержанию станолов современные локальные источники фекальных поступлений.

Материалы и методы

Объект исследования

Озеро Шира (54°30'СШ, 90°11'ВД) расположено в Ширинском районе Республики

Хакасия. Озеро имеет овальную форму, размером 5,3×9,3 км, площадь поверхности 35,9 кв. км, максимальная глубина 25 м (май 2023). Озеро меромиктическое, средняя солёность воды озера в верхних слоях составляет около 13 г л⁻¹, в придонной части около 19 г л⁻¹, в водной толще отсутствует кислород и содержится сероводород, граница сероводородной зоны (хемоклин) варьирует по глубине от 13 до 16 м (Rogozin et al., 2017). Прибрежная территория активно освоена – здесь размещены оздоровительные учреждения, сезонные туристические базы и частные владения. В тёплый период года прибрежная зона подвергается значительной рекреационной нагрузке вследствие стихийного палаточного туризма (Синнер и др., 2024а).

Отбор проб донных отложений

Пробы отбирались в марте и июле 2025 года с помощью гравитационного пробо-

отборника UWITEC (Австрия) с прозрачной пластиковой трубой диаметром 90 мм (рис. 1, табл. 1). Отбор на каждой станции проводили однократно, без повторностей. Сразу же после отбора верхние слои отложений толщиной 1 см помещались в герметичные полиэтиленовые пакеты и хранились при температуре –20 °С до обработки. В случае станций с каменистым дном («камни», «каменная крошка», табл. 1) отбор верхнего сантиметра осуществлялся следующим образом: крупные камни извлекались из пробоотборника, и с их поверхности стерильным скребком соскабливалась тонкая органогенная плёнка вместе с рыхлыми частицами; образец каменной крошки и песка отбирался как обычный донный осадок с верхнего слоя. Таким образом, во всех случаях анализировалась фракция, потенциально содержащая органические остатки, сравнение в работе проведено по со-

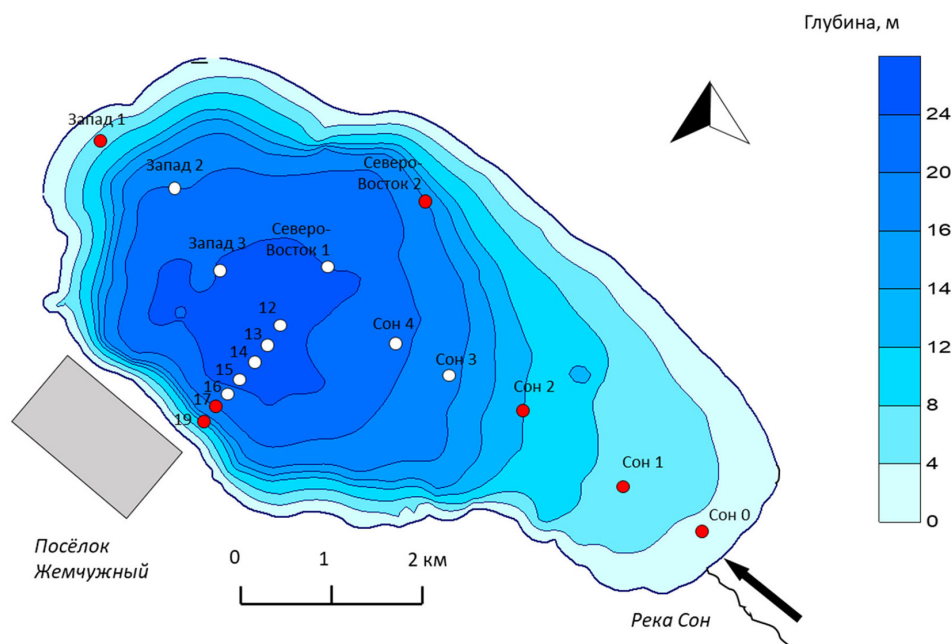


Рис. 1. Карта глубин озера Шира с точками пробоотбора. Красным цветом выделены точки, где отложения не содержали сероводород (табл. 1)

Fig. 1. Bathymetric map of Lake Shira with sampling points. Points where sediments did not contain hydrogen sulfide are highlighted in red (Table 1)

Таблица 1. Точки отбора проб с географическими координатами, глубиной и характеристикой донных отложений

Table 1. Sampling points with geographic coordinates, depth, and sediment characteristics

Точка, название	Координаты	Глубина, м	Описание отложений
Северо-Восток 1	54°30.775'N 90°12.285'E	23	Черный ил, запах H ₂ S
Северо-Восток 2	54°31.386'N 90°13.030'E	16	Черный ил + глина
Запад 1	54°31.668'N 90°08.834'E	6	Серый ил + глина
Запад 2	54°31.347'N 90°09.866'E	23	Черный ил, запах H ₂ S
Запад 3	54°30.917'N 90°10.866'E	25	Черный ил, запах H ₂ S
Сон 0	54°29.053'N 90°16.334'E	3	Песок
Сон 1	54°29.176'N 90°15.098'E	6	Камни
Сон 2	54°29.600'N 90°14.336'E	12	Камни
Сон 3	54°29.91'N 90°12.733'E	18	Черный ил, запах H ₂ S
Сон 4	54°30.23'N 90°14.768'E	23	Черный ил, запах H ₂ S
12	54°30.371'N 90°11.620'E	25	Черный ил, запах H ₂ S
13	54°30.248'N 90°11.400'E	25	Черный ил, запах H ₂ S
14	54°30.133'N 90°11.136'E	25	Черный ил, запах H ₂ S
15	54°30.020'N 90°10.946'E	25	Черный ил, запах H ₂ S
16	54°29.904'N 90°10.721'E	24	Черный ил, запах H ₂ S
17	54°29.783'N 90°10.507'E	16	Камни + ил
19	54°29.747'N 90°10.437'E	9	Каменная крошка, глина

держанию станолов в пересчёте на органическое вещество, что частично нивелирует различия в типе отложений.

Химические анализы

Содержание органического вещества оценивали по потере массы при прокаливании образцов при 550 °C по формуле:

$$LOI_{550} = [(M_{\text{сух}} - M_{\text{прокал}}) / M_{\text{сух}}] * 100 \%,$$

где: LOI₅₅₀ – потеря массы образца при прокаливании (Loss On Ignition) при 550 °C; M_{сух} – масса образца, высушенного при 100 °C; M_{прокал} – масса этого же образца, прокаленного при 550 °C для сжигания органического вещества.

Присутствие сероводорода определялось органолептически по запаху.

Образцы донных отложений замораживали при температуре $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ и подвергали лиофилизации. Экстракцию стероидов проводили в плотно закрытых плоскодонных колбах объемом 100 мл при температуре $25\text{ }^{\circ}\text{C}$. К навеске 4 г сухого (лиофилизированного) вещества добавляли 30 мл смеси этанол: хлороформ (объемное соотношение 3:7). Через 24 ч полученные экстракты фильтровали на фильтре Шотта (размер пор 16) в круглодонные колбы, фильтр дополнительно дважды промывали растворителем по 5 мл. Растворители удаляли отгонкой на роторном испарителе, после чего колбы с сухими экстрактами дополнительно выдерживали в эксикаторе в течение 6 ч.

К экстракту образца добавляли 200 мкл силирующего агента, представляющего смесь 99 % N, О-бис(триметилсилил)трифторацетамида и 1 % триметилхлорсилана, и 200 мкл пиридина, после чего выдерживали в сушильной камере при $55\text{ }^{\circ}\text{C}$ в течение 20 мин. Затем добавляли еще 200 мкл силирующего агента и выдерживали еще 20 мин при $55\text{ }^{\circ}\text{C}$. Остатки силирующего агента и пиридина удаляли выпариванием при температуре $100\text{ }^{\circ}\text{C}$ в сушильном шкафу или $90\text{ }^{\circ}\text{C}$ на роторном испарителе. К сухому остатку добавляли 200 мкл додекана, выдерживали смесь в течение полутора часа, после чего переносили раствор в додекане в вials для хроматографии.

Для идентификации станолов и расчета концентраций использовали стандарты копростанола (5 β -холестан-3 β -ол, производство EFEBIO, Китай), эпикопростанола (5 β -холестан-3 α -ол, USP, США), 5 α -холестанола (5 α -холестан-3 β -ол, Roth, Германия), холестерина (HPC Standards GmbH, Германия) и 5 α -стигмастанолола (5 α -стигмастан-3 β -ол, Sigma-Aldrich, США). Объем растворов проб и стандартной смеси, вводимый в инжектор,

составлял 1 мкл. Навески указанных соединений с массой от 1 до 3 мг, определенной с точностью до 0,01 мг, подвергали силированию по той же методике, что и опытные образцы, растворяя затем в додекане до концентрации 1 мг мл⁻¹ и смешивая для получения многокомпонентных стандартов с концентрацией компонентов 0,1, 0,01 и 0,001 мг мл⁻¹.

Анализ силированных производных станолов и стероидов проводили на газовом хроматографе Agilent 6890N с масс-спектрометром Agilent 5975C, используя колонку Agilent VF-200ms (длина 60 м, внутренний диаметр 250 мкм, толщина неподвижной фазы 0,10 мкм, состав неподвижной фазы политрифторпропилметилсилоксан). Для управления прибором использовали программное обеспечение MSD Chemstation версии E.02.02.1431. В качестве газа-носителя применяли гелий при скорости потока 1,0 мл мин⁻¹; проба вводилась в количестве 1 мкл с разделением потока 30:1. Температуры устройства ввода и интерфейса устанавливали на 250 и 230 $^{\circ}\text{C}$ соответственно. Температурный режим работы печи: 100 $^{\circ}\text{C}$ в течение 4 мин; нагрев до 265 $^{\circ}\text{C}$ при скорости 10 $^{\circ}\text{C}$ мин⁻¹, выдержка температуры в течение 8 мин; нагрев до 300 $^{\circ}\text{C}$ при скорости 5 $^{\circ}\text{C}$ мин⁻¹; нагрев до 310 $^{\circ}\text{C}$ при скорости 20 $^{\circ}\text{C}$ мин⁻¹. Для ионизации образцов применяли электронный удар (70 эВ). Использовали два режима регистрации масс-спектров. Для первоначальной идентификации соединений и их времени выхода в образцах внешних стандартов регистрировался спектр ионов с отношением массы к заряду (m/z) от 15 до 500. Для построения калибровочных кривых с помощью внешних стандартов и определения концентраций станолов в пробах селективно регистрировались ионы, характерные для идентифицируемых соединений, с m/z 368 (для триметилсилил-холестерола), 370 (для триметилсилил-копростанола)

и триметилсилил-эпикопростанаола), 386 (для холестанаола), 445 (для триметилсилил-холестанаола) и 488 (для триметилсилил-стигматанаола).

Анализ данных

Анализ данных методом главных компонент и расчет критерия Манна-Уитни осуществляли в программе STATISTICA 7 (StatSoft).

Расчет индексов антропогенной нагрузки

Для сравнительной оценки вклада человека используются индексы, отражающие отношение суммы копростанаола и эпикопростанаола к их сумме с холестанаолом или холестерином (Takada et al., 1994; Bull et al., 1999). Нами были рассчитаны индексы R 1 и R 2:

$$R\ 1 = (\text{copr} + \text{epicopr})/(\text{copr} + \text{epicopr} + \text{chol-a}),$$

$$R\ 2 = (\text{copr} + \text{epicopr})/(\text{copr} + \text{epicopr} + \text{chol-e}),$$

где copr, epicopr, chol-a, chol-e – содержание копростанаола, эпикопростанаола, 5α-холестанаола, холестерина соответственно.

Результаты

Донные отложения на глубоководных станциях, расположенных в пределах сероводородной зоны, представляли собой черные гомогенные илы с ярко выраженным запахом сероводорода, тогда как на станциях, расположенных ближе к берегам вне сероводородной зоны, осадок имел светло-коричневый цвет, не имел запаха сероводорода, содержал

Таблица 2. Содержание станолов и холестерина (мкг·г⁻¹ орг. вещества) и доля органического вещества, оцениваемая по LOI₅₅₀ (%) в верхнем слое донных отложений озера Шира

Table 2. The contents of stanols and cholesterol (μg·g⁻¹ organic matter) and the proportion of organic matter estimated by LOI₅₅₀ (%) in the upper layer of bottom sediments of Lake Shira

Станция	Копростанаол	Эпикопростанаол	Холестерин	5α-Холестанаол	5α-Стигматанаол	LOI ₅₅₀
Северо-Восток 1	21,95	8,40	25,10	26,04	63,02	26,1
Северо-Восток 2	1,33	0,65	1,47	1,94	6,93	24,5
Запад 1	0,47	0,59	4,67	3,21	23,65	6,0
Запад 2	145,43	58,74	179,59	142,01	328,66	26,4
Запад 3	88,35	35,94	138,41	87,91	188,28	26,0
Сон 0	0,17	0,14	3,23	1,61	56,75	6,3
Сон 1	1,26	1,24	14,90	18,20	215,85	2,8
Сон 2	0,34	0,57	11,67	6,95	79,62	3,9
Сон 3	60,48	18,98	138,67	118,68	344,82	22,4
Сон 4	86,10	45,29	320,87	100,76	181,04	32,5
12	60,05	22,47	108,24	69,52	172,42	33,1
13	35,40	12,28	58,19	39,24	102,77	31,2
14	75,08	25,73	121,60	82,98	227,59	32,2
15	72,72	26,87	97,38	83,12	224,09	30,6
16	86,27	27,09	126,73	94,65	256,90	28,4
17	3,49	1,22	7,52	11,31	27,31	14,2
19	0,06	0,13	8,21	1,98	19,04	2,6

глину, камни и песок (табл. 1, рис. 1). Содержание органического вещества, оцениваемое по LOI_{550} , варьировало в значительных пределах, составляя первые проценты на прибрежных станциях, тогда как на глубоководных станциях оно было на порядок выше (табл. 2).

В донных отложениях оз. Шира на всех станциях выявлено наличие копростанола, эпикопростанола, 5 α -холестанола, 5 α -стигматанола, а также холестерина, и оценено их содержание (табл. 2). Была выявлена значительная неоднородность содержания станолов и холестерина по акватории озера. Суммарное содержание станолов в органическом веществе варьировало на два порядка в диапазоне от 10 мкг (мкг·г⁻¹ орг. вещества) (станция Северо-Восток-2) до 675 мкг (мкг·г⁻¹ орг. вещества) (станция Запад-2) (рис. 3А). Содержание холе-

стерина варьировало от 1,5 до 320 мкг (мкг·г⁻¹ орг. вещества) на станциях Северо-Восток-2 и Сон 4 соответственно (табл. 2).

Анализ данных методом главных компонент показал, что вдоль оси фактора 1, объясняющего более 84 % дисперсии, все станции разделились на две обособленные группы (рис. 2). Станции, отложения которых не содержали сероводород (рис. 1), составили группу А. В группу Б вошли станции, расположенные в глубоководной части озера и характеризующиеся наличием сероводорода, к этой группе тяготеют все исследуемые переменные (станолы, холестерин и LOI_{550} , рис. 1, 2). Различие между двумя группами было обусловлено содержанием исследуемых веществ и органического вещества, как видно на рис. 2 и в табл. 2.

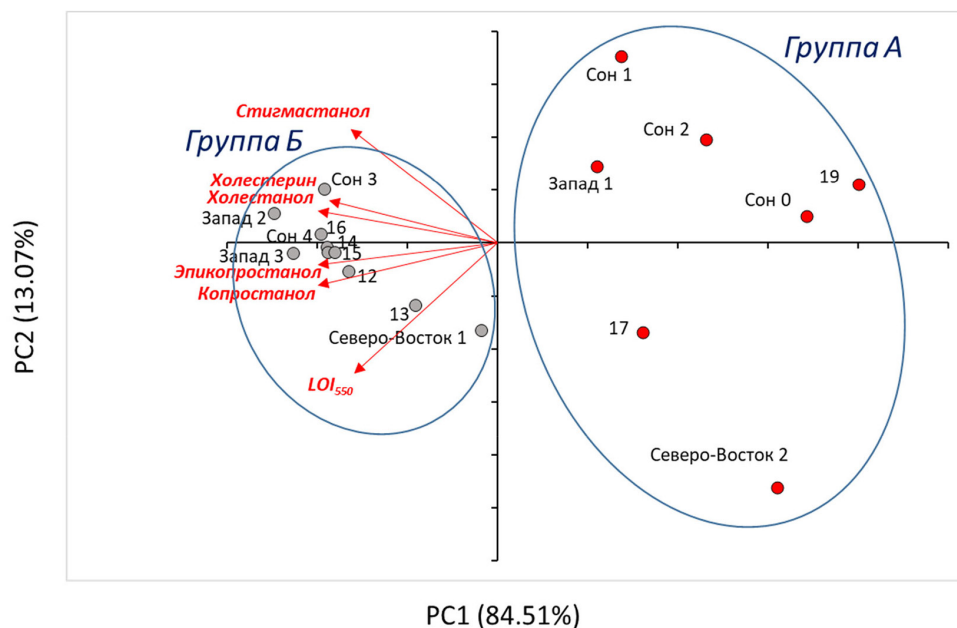


Рис. 2. Анализ методом главных компонент содержания станолов, холестерина и органического вещества (LOI_{550}) в отложениях озера Шира (по данным табл. 2). Точками обозначены станции, стрелками – исследуемые вещества. Красными точками обозначены станции, где отложения не содержали сероводород (аналогично рис. 1)

Fig. 2. Principal component analysis (PCA) integrating the stanols, cholesterol, and LOI_{550} in sediments of Lake Shira (data from Table 2). The dots indicate sampling positions, and the arrows – stanols and cholesterol. Sampling positions where sediments did not contain sulfide are marked as red dots

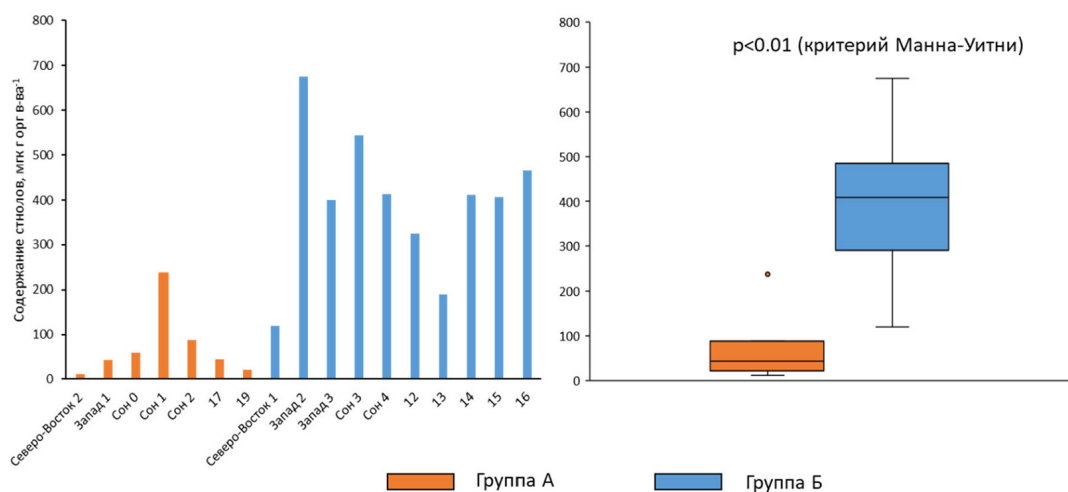


Рис. 3. Слева: суммарное содержание станолов в донных отложениях оз. Шира на различных станциях (мкг·г⁻¹ орг. вещества). Справа: сравнительный анализ суммарного содержания станолов в группе А (прибрежные, без H₂S) и группе Б (глубоководные, с запахом H₂S). На рисунке: прямоугольник («ящик») охватывает центральные 50 % данных (от 25-й до 75-й процентной точки); отрезки («усы») показывают разброс от 10-й до 90-й процентной точки

Fig. 3. Left: Total stanol content in Lake Shira bottom sediments at various sampling positions (µg g⁻¹ organic matter). Right: Comparative summary analysis of stanol content in group A (coastal, without H₂S) and group B (deepwater, with H₂S odor). In Figure, the probability ("box") corresponds to the central 50 % of the data (from the 25th to the 75th percentage point); the intervals ("whiskers") give the spread from the 10th to the 90th percentage point

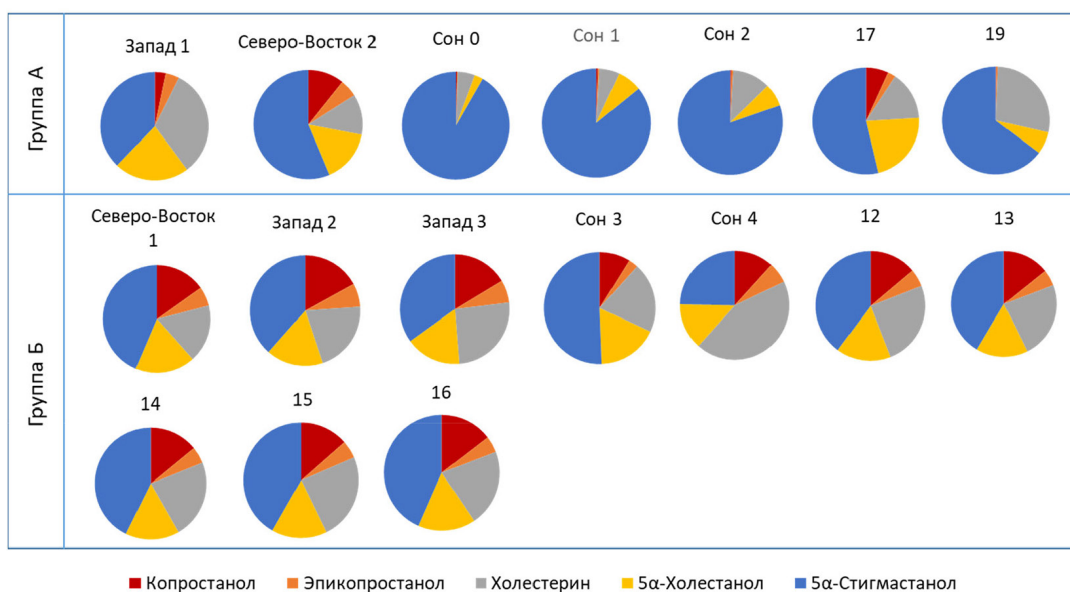


Рис. 4. Относительное содержание станолов и холестерина в органическом веществе донных отложений озера Шира на различных станциях

Fig. 4. Relative contents of stanols and cholesterol in organic matter of bottom sediments of Lake Shira at different sampling positions

Сравнительный анализ суммарного содержания станолов в органическом веществе показал, что в группе А оно было достоверно ниже, чем в группе Б (критерий Манна-Уитни, $U = 2$, $U_{\text{крит}} = 11$, $p < 0,01$, рис. 3).

Процентное соотношение исследуемых веществ заметно различалось по станциям, однако на всех станциях среди станолов устойчиво преобладал 5 α -стигмастанол (рис. 4). Копростанол и экикопростанол обнаружены на всех станциях, однако их доля на станциях группы А была существенно меньше, чем на станциях группы Б, за исключением станций Северо-Восток-2 и 17 (рис. 4), на которых доли копростанола и экикопростанола были сравнимы с таковыми для группы Б.

Индексы R 1 и R 2 значительно варьировали в диапазоне от 0,02 до 0,59 и были заметно ниже в группе А, за исключением станций Северо-Восток 2 и 17, где они были сравнимы с таковыми группы Б (рис. 5).

Донные отложения станции «Северо-Восток 2», расположенной на глубине 16 м, по данным органолептического анализа не имели запаха сероводорода, однако содержание органического вещества (LOI 24,5 %) было сопоставимо с глубоководными станциями и на порядок выше, чем у типичных прибрежных (например, «Сон 0» с LOI 6,3 %). Очевидно, отложения на этой станции находятся в переходной зоне, где кислород присутствует эпизодически или в очень низких концентрациях, недостаточных для полной деградации станолов, но уже достаточных для отсутствия устойчивого H₂S.

Обсуждение

Состав станолов в отложениях озера Шира свидетельствует о наличии фекальных поступлений антропогенного происхождения. Копростанол (5 β -холестан-3 β -ол) является признанным индикатором человеческих

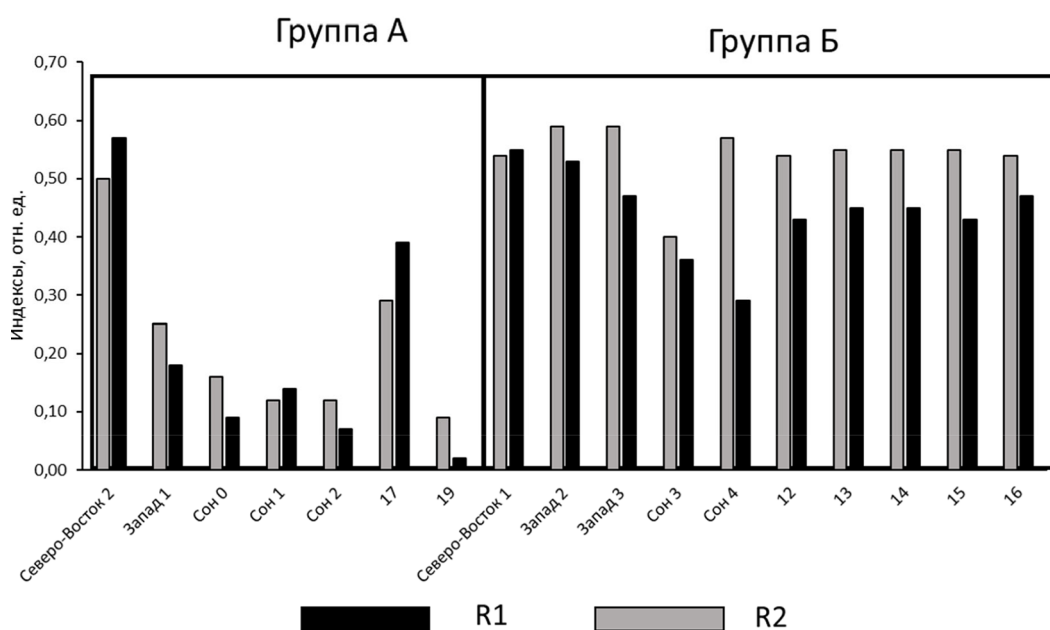


Рис. 5. Индексы антропогенной нагрузки R 1 и R 2 в донных отложениях озера Шира на различных станциях

Fig. 5. Anthropogenic load indices R 1 and R 2 in bottom sediments of Lake Shira at different sampling positions

фекалий, где его процент значительно выше, чем у других животных (Leeming et al., 1996). Часть копростанола с помощью бактерий превращается в эпикопростанол (5 β -холестан-3 α -ол) (McCalley et al., 1981). Предшественник станолов – холестерин – может быть продуктом биосинтеза животных (Schroeter et al., 2020; Ankit et al., 2022). 5 α -холестанол является промежуточным продуктом образования копростанола из холестерина. Однако, помимо фекального происхождения, 5 α -холестанол может образовываться во время протекания диagenетических процессов (Hassett, Lee, 1977). 5 α -стигмастанол образуется в результате деятельности микроорганизмов в окружающей среде, а не синтезируется кишечной микрофлорой, и, следовательно, не является маркером фекальных загрязнений (D'Anjou et al., 2012).

Нами выявлена четко прослеживаемая неоднородность в содержании станолов по акватории озера, которая подтверждается статистически достоверным различием между двумя группами станций и очевидно обусловлена характеристиками донных отложений. А именно – высокие содержания (группа Б) отмечены в восстановленных отложениях профундальной зоны, тогда как низкие содержания выявлены для более мелководных станций, где условия окислительные и содержание органического вещества, как правило, на порядок ниже (рис. 3). Исключение составляет станция Сон 1 (рис. 3), однако причины высокой концентрации станолов на этой станции остаются неизвестными.

Известно, что анаэробные условия способствуют лучшей сохранности станолов и снижению их микробной деградации, тогда как аэробные условия в мелководных прибрежных зонах ускоряют разложение органических соединений, что приводит к более низким концентрациям станолов (White et al., 2019; Vachula et al., 2019). Вероятнее

всего, низкое суммарное содержание станолов на прибрежных станциях объясняется не отсутствием поступлений, а деградацией станолов на мелководных прибрежных участках в окислительной среде. Однако скорость окисления может различаться, например, в зависимости от состава отложений. Поэтому для поиска точечных источников поступления станолов по периметру озера с помощью анализа прибрежных отложений необходимы дополнительные исследования скорости деградации станолов в различных условиях.

Высокие значения индексов антропогенной нагрузки ($>0,5$) указывают на антропогенное фекальное загрязнение, а низкие – на преобладание стертинов животного происхождения или деградацию. В данном случае низкие индексы на прибрежных станциях (рис. 5) обусловлены, вероятно, повышенной деградацией копростанола в окислительной обстановке по сравнению с холестерином. Однако можно сделать и другое предположение: в аэробной зоне поступление холестерина с площади водосбора и из водного столба больше, чем поступление станолов. Источником холестерина здесь может выступать и водная биота – беспозвоночные. В группе А исключение составляют станции Северо-Восток-2 и 17, где доля копростанола в сумме станолов и индексы антропогенной нагрузки близки к таковым для глубоководных станций (рис. 4, 5). Поскольку эти станции расположены на значительных глубинах (16 м) вблизи анаэробной зоны (табл. 1, рис. 1), вероятнее всего, отложения на них являются менее окисленными по сравнению с прибрежными мелководными станциями, о чем свидетельствует и более высокое содержание органического вещества по сравнению с мелководными станциями. Также и поступление холестерина в отложе-

ния на этих станциях может быть меньше из-за меньшей активности водной биоты на этих глубинах.

Данные, полученные на глубоководных станциях, согласуются с результатами поверхностного слоя в работе Синнер и др. (2024a): диапазон индексов R 1 и R 2 в верхних слоях отложений, полученный в работе Синнер и в нашей работе, близок, что подтверждает применимость отложений анаэробной зоны для интегральных оценок фекальной нагрузки на озеро. Однако пространственное распределение по акватории показывает, что локальные точечные источники по периметру озера не могут быть надёжно идентифицированы из-за окисления станолов в прибрежье и возможного повышенного поступления холестерина от водной биоты.

Заключение

Содержание станолов в донных отложениях сильно зависит от характера отложений – в окисленных отложениях содержание станолов значительно меньше. Следовательно, из-за окисления станолов в прибрежных отложениях анализ копростанола не является адекватным методом для поиска современных точечных источников поступления фекальных загрязнений по периметру озера.

В анаэробной зоне озера концентрации станолов сохраняются на относительно стабильном уровне как в отношении межгодовой динамики измерений, так в пространственном распределении по акватории. Следовательно, донные отложения анаэробной зоны применимы для оценки интегральных поступлений фекалий в озеро Ши́ра.

Список литературы / References

Вадецкая Э.Б. (1986) *Археологические памятники в степях Среднего Енисея*. Ленинград, Издательство “Наука”, Ленинградское отделение, 180 с. [Vadetskaya E.B. (1986) *Archaeological resources in the steppes of the Middle Yenisei*. Leningrad, Nauka Publishing House, Leningrad Branch, 180 p. (in Russian)]

Кривошеев А.С., Хасанов А.П. (1990) *Лечебные озёра Красноярского края*. Красноярск, Красноярское книжное издательство, 144 с. [Krivosheev A.S., Khasanov A.P. (1990) *Therapeutic lakes of the Krasnoyarsk Territory*. Krasnoyarsk, Krasnoyarsk Book Publishing House, 144 p. (in Russian)]

Синнер Е.К., Бояндин А.Н., Рогозин Д.Ю. (2024a) Станолы в донных отложениях озера Ши́ра (юг Сибири) как палеоиндикатор фекальных поступлений в озеро в позднем голоцене. *Сибирский экологический журнал*, 31(2): 200–207 [Sinner E.K., Boyandin A.N., Rogozin D.Y. (2024a) Stanols in the sediments of Lake Shira (Southern Siberia) as an indicator of fecal influx into the lake in the Late Holocene. *Contemporary Problems of Ecology*, 17(2): 186–191]

Синнер Е.К., Бояндин А.Н., Рогозин Д.Ю. (2024b) Фекальные станолы в донных отложениях озера Заповедное (Эвенкия) свидетельствуют о незначительной антропогенной нагрузке в бассейне озера в позднем голоцене. *Сибирский экологический журнал*, 31(5): 815–820 [Sinner E.K., Boyandin A.N., Rogozin D.Y. (2024b) Fecal stanols in the bottom sediments of Lake Zapovednoe (Evenkia) indicate an insignificant anthropogenic load in the lake basin in the Late Holocene. *Contemporary Problems of Ecology*, 17(5): 711–715]

Ankit Y., Chirakkal A., Kataria V., Anoop A., Mishra P.K. (2022) From biomass to fossil fuels: a contemporaneous transition to anthropogenic driven environmental changes recorded in a Central Himalayan Lake. *Journal of Hazardous Materials Advances*, 8: 100186

- Argiriadis E., Battistel D., McWethy D. B., Vecchiato M., Kirchgeorg T., Kehrwald N. M., Whitlock C., Wilmshurst J. M., Barbante C. (2018) Lake sediment fecal and biomass burning biomarkers provide direct evidence for prehistoric human-lit fires in New Zealand. *Scientific Reports*, 8(1): 12113
- Bull I. D., Simpson I. A., Van Bergen P. F., Evershed R. P. (1999) Muck 'n' molecules: organic geochemical methods for detecting ancient manuring. *Antiquity*, 73(279): 86–96
- D'Anjou R. M., Bradley R. S., Balascio N. L., Finkelstein D. B. (2012) Climate impacts on human settlement and agricultural activities in northern Norway revealed through sediment biogeochemistry. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(50): 20332–20337
- Hassett Jr. J. P., Lee G. F. (1977) Sterols in natural water and sediment. *Water Research*, 11(11): 983–989
- Leeming R., Ball A., Ashbolt N., Nichols P. (1996) Using faecal sterols from humans and animals to distinguish faecal pollution in receiving waters. *Water Research*, 30(12): 2893–2900
- McCalley D. V., Cooke M., Nickless G. (1981) Effect of sewage treatment on faecal sterols. *Water Research*, 15(8): 1019–1025
- Rogozin D. Y., Tarnovsky M. O., Belolipetskii V. M., Zykov V. V., Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Barkhatov Y. V., Gaevsky N. A., Gorbaneva T. B., Kolmakova A. A., Degermendzhi A. G. (2017) Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): possible reasons and ecosystem response. *Limnologica*, 66: 12–23
- Schroeter N., Lauterbach S., Stebich M., Kalanke J., Mingram J., Yildiz C., Schouten S., Gleixner G. (2020) Biomolecular evidence of early human occupation of a high-altitude site in Western Central Asia during the Holocene. *Frontiers in Earth Science*, 8: 20
- Takada H., Farrington J. W., Bothner M. H., Johnson C. G., Tripp B. W. (1994) Transport of sludge-derived organic pollutants to deep-sea sediments at Deep Water Dump Site 106. *Environmental Science and Technology*, 28(6): 1062–1072
- Vachula R. S., Huang Y., Longo W. M., Dee S. G., Daniels W. C., Russell J. M. (2019) Evidence of Ice Age humans in eastern Beringia suggests early migration to North America. *Quaternary Science Reviews*, 205: 35–44
- White A. J., Stevens L. R., Lorenzi V., Munoz S. E., Schroeder S., Cao A., Bogdanovich T. (2019) Fecal stanols show simultaneous flooding and seasonal precipitation change correlate with Cahokia's population decline. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(12): 5461–5466

EDN: UQBXES

УДК 615.46.015

3D Microscopy for the Evaluation of Laser Modification Outcomes in Degradable Polyhydroxyalkanoate Polymer Films

Aleksey E. Dudaev^{a, b*} and Vladimir I. Turchin^b

^a*Institute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*
^b*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 16.03.2026, received in revised form 01.06.2026, accepted 08.06.2026

Abstract. Laser modification of biodegradable polyhydroxyalkanoate (PHA) films is a promising approach to tailoring their surface properties for biomedical applications. However, the quantitative relationship between polymer composition and the resulting 3D surface topography remains poorly understood. In this study, we use high-resolution 3D microscopy to evaluate the effects of CO₂ laser treatment – under both continuous and quasi-pulsed modes – on films composed of four distinct PHAs: the homopolymer poly(3-hydroxybutyrate) [P(3HB)] and three copolymers – poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) [P(3HB-co-3HV)], poly(3-hydroxybutyrate-co-4-hydroxybutyrate) [P(3HB-co-4HB)], and poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyhexanoate) [P(3HB-co-3HHx)]. Non-destructive 3D topographic mapping enabled precise quantification of groove and crater depths and uniformity. The homopolymer P(3HB) formed shallow (26.5 μm), fragmented structures, while copolymers, especially P(3HB-co-3HHx), produced deeper (up to 45.1 μm) and more uniform features, correlating with lower crystallinity and melting points. This study establishes 3D microscopy as an essential tool for quantitatively linking PHA composition to laser-induced microarchitecture, facilitating a rational design of degradable films with controlled topography.

Keywords: degradable polyhydroxyalkanoates, films, laser irradiation, microrelief, 3D microscopy.

Acknowledgements. The study was funded by State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FWES-2026–0006).

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: alex15-96@mail.ru

ORCID: 0000-0003-4873-126X (Dudaev A.)

Citation: Dudaev A. E., Turchin V. I. 3D microscopy for the evaluation of laser modification outcomes in degradable polyhydroxyalkanoate polymer films. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 325–332. EDN: UQBXES



3D-микроскопия в оценке последствий лазерной модификации разрушаемых полимерных пленок из полигидроксиалканоатов

А. Е. Дудаев^{а, б}, В. И. Турчин^б

^аИнститут биофизики СО РАН

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Лазерная модификация пленок из биodeградируемых полигидроксиалканоатов (ПГА) является перспективным методом управления свойствами поверхности для биомедицины и упаковки. Однако количественная связь между составом полимера и формируемой 3D-топографией изучена недостаточно. С помощью высокоразрешающей 3D-микроскопии исследовано воздействие CO₂-лазера (непрерывный и квазиимпульсный режимы) на пленки из четырех типов ПГА: гомополимера поли(3-гидроксibuтирата) [П(ЗГБ)] и трёх его сополимеров – поли(3-гидроксibuтирата-со-3-гидроксивалерата) [П(ЗГБ-со-ЗГВ)], поли(3-гидроксibuтирата-со-4-гидроксibuтирата) [П(ЗГБ-со-4ГБ)] и поли(3-гидроксibuтирата-со-3-гидроксигексаноата) [П(ЗГБ-со-ЗГГ)]. 3D-микроскопия позволила, не разрушая образец, точно измерить глубину и однородность бороздок и лунок. Гомополимер П(ЗГБ) формировал неглубокие (26,5 мкм) фрагментированные структуры, тогда как сополимеры, особенно П(ЗГБ-со-ЗГГ), образовывали более глубокие (до 45,1 мкм) и однородные элементы, что коррелирует с их пониженной кристаллическостью и температурой плавления. Работа обосновывает 3D-микроскопию как ключевой инструмент для количественной оценки влияния состава ПГА на лазерно-индуцированную микроархитектуру, что необходимо для создания разрушаемых пленок с контролируемой топографией.

Ключевые слова: разрушаемые полигидроксиалканоаты, плёнки, лазерное облучение, микрорельеф, 3D-микроскопия.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (проект № FWES-2026–0006).

Цитирование: Дудаев А. Е. 3D-микроскопия в оценке последствий лазерной модификации разрушаемых полимерных пленок из полигидроксиалканоатов / А. Е. Дудаев, В. И. Турчин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 325–332. EDN: UQBXES

Введение

Переход на биodeградируемые полимерные материалы нового поколения – решение актуальной экологической проблемы современности (Tan et al., 2023). Большие перспективы связаны с применением биоразрушаемых полигидроксиалканоев (ПГА). ПГА – семейство биопластиков, синтезируемых в процессах биотехнологии микроорганизмами (Koller, Mukherjee, 2022), пригодных для изготовления разрушаемых изделий для различных применений. Особо перспективны разрушаемые пленочные продукты из ПГА для клеточной и тканевой инженерии, в качестве разрушаемой упаковки, мульчирующих пленок и др. Поли-3-гидроксибутират (П(ЗГБ)) – самый освоенный биопластик из семейства ПГА, выпускаемый промышленностью, имеет ряд ограничений. Высокая степень кристалличности и низкая скорость кристаллизации, характерные для П(ЗГБ), затрудняют процессы переработки этого полимера; получаемые изделия не обладают высокой механической прочностью, старятся во времени вследствие хрупкости, вызванной образованием крупных сферолитов и протеканием вторичных процессов кристаллизации (Zhang et al., 2023). Для исправления ситуации возможно применение различных подходов – использование пластификаторов и нуклеирующих агентов, синтез сополимеров различного химического состава, модификация химическими и физическими методами. Лазерная модификация поверхности представляет собой современный, высокоточный и универсальный метод управления свойствами полимерных материалов, заключающийся в локальном и контролируемом воздействии на материал (Obilor et al., 2022).

Оценка свойств поверхностей обычно включает определение гидрофобно-гидрофильного баланса с измерением краевых углов смачивания и совокупной поверхностной энергии (Aydemir et al., 2021),

микро- и нанорельефа с применением электронной и атомно-силовой микроскопии (АСМ) (Maver et al., 2013).

В случае лазерно-индуцированных модификаций ключевой задачей является всесторонняя морфологическая характеристика геометрии и формы сформированных структур не только на поверхности, но и в объеме пленок. Корректная оценка трехмерной геометрии этих структур (пор, каналов, зон) является критически важной для установления взаимосвязи между параметрами обработки, морфологией и конечными функциональными свойствами материала, такими как антиадгезионный эффект или направленная регуляция адгезии и пролиферации эукариотических клеток. Выбор адекватного метода микроскопии, позволяющего проводить неразрушающий 3D-анализ с высоким разрешением на масштабах от единиц до сотен микрометров, представляет собой отдельную методологическую проблему.

Для подобных исследований применима 3D-микроскопия, которая преодолевает ограничения традиционных методов исследования поверхности благодаря оптике с расширенной глубиной резкости, обеспечиваемой конструкцией линз с длинным рабочим расстоянием, позволяющей автоматически генерировать полнофокусные 3D-профили на основе стека изображений (Z-stack) без вакуумной подготовки и повреждения образцов (He et al., 2023). Этот инструмент обеспечивает разрешение до 30 мегапикселей и поля зрения, значительно превышающие возможности АСМ, что делает его оптимальным для анализа топографии модифицированных пленок. Как показано в работах по мультимодальной характеристике полимерных пленок, такие оптические методы обеспечивают неразрушающий контроль толщины и топографии с высоким разрешением (Wang et al., 2023).

В данной работе представлены результаты впервые выполненной оценки влияния химического состава ПГА и режима лазерного облучения на формируемую 3D-топографию поверхности с помощью высокоразрешающей 3D-микроскопии, а также установление корреляций между параметрами микрорельефа и физико-химическими свойствами полимеров.

Материалы и методы

Исследовали наливные прозрачные пленки, полученные из ПГА различного состава (табл. 1), синтезированные по запатентованной технологии (Волова, Шишацкая, 2012).

Лазерную обработку поверхности полимерных пленок проводили методом умеренного равномерного облучения поверхности с помощью CO₂-лазера LaserPro Explorer II (Coherent, США) в двух режимах – непрерывном и квазиимпульсном; подробно параметры режимов облучения опубликованы ранее (Volova et al., 2021).

Характеристики поверхности пленок анализировали с привлечением 3D-микроскопии (3D-микроскоп КН-7700, Hiгох, Япония) с использованием Z-стекинга (последовательное фокусирование) с шагом 1–2 мкм для построения полнофокусного 3D-изображения. Регист-

рировали морфологию и глубину сформированных модифицированных областей при увеличении в 50 раз.

Статистическую обработку результатов экспериментов, выполненных в трех повторностях, проводили с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel. Результаты представлены как средние арифметические со стандартным отклонением.

Результаты и обсуждение

Исследована микроструктура полимерных пленок толщиной 48±5 мкм из четырех типов ПГА: поли-3-гидроксibuтирата и трех сополимеров: 3-гидроксibuтирата с 3-гидроксивалератом, 4-гидроксibuтиратом или 3-гидроксигексаноатом, различающихся степенью кристалличности и молекулярной массой (табл. 1). Для каждого режима выявлены отличия модификации поверхности пленок в зависимости от их состава. При постоянном облучении векторными линиями мощностью 3 Вт на поверхности пленок формировались оплавленные области в виде четко выраженных бороздок. Квазиимпульсный режим растровым методом при мощности 13,5 Вт сопровождался образованием лунок. Проведены специальные исследования характера изменений микрорельефа поверхности, формирующегося в результате лазерного излуче-

Таблица 1. Состав и физико-химические свойства образцов ПГА, использованных для изготовления наливных пленок

Table 1. Composition and physicochemical properties of PHA samples used to prepare cast films

Состав ПГА	Соотношение мономеров, мол. %	Средневесовая молекулярная масса, М _в , кДа	Полидисперсность, Ð	Степень кристалличности, С _х , %	Температура плавления, Т _{пл} , °С	Температура термической деградации, Т _{дегр} , °С
П(ЗГБ)	100,0	920	2,5	78	176,3	280,2
П(ЗГБ-со-ЗГВ)	72,8:27,2	576	3,2	54	162,5	275,9
П(ЗГБ-со-4ГБ)	64,5:35,5	660	3,6	22	165,5	278,4
П(ЗГБ-со-3ГГ)	62,0:38,0	486	3,7	52	169,2	260,1

ния. Процесс плавления пленок из исследуемой линейки полимеров (ПГА) под действием лазерного луча имел отличия, которые проявлялись в неоднородности сформированных структур, их геометрии и глубины (рис. 1).

У пленок из гомогенного П(ЗГБ), имеющего самые высокие значения температуры плавления и термической деградации, зона плавления при постоянном излучении была неоднородна, отмечались отдельные конусообразные лакуны, не сообщающиеся друг с другом. Все типы пленок, изготовленных из сополимерных ПГА с несколько сниженными температурными показателями, имели в области плавления четкие бороздки без перегородок. После воздействия квазиимпульсного излучения мощностью 13,5 Вт на пленки из П(ЗГБ) наблюдалась аналогичная картина, присутствовала фрагментарная конусовидная структура, значительно меньшего размера относительно диаметра лазерного пучка. Модификация сополимерных плёнок сопровождалась появлением четко очерченных лунок, сопоставимых с диаметром лазерного пучка.

Представленные 3D-микрофотографии иллюстрируют различные картины абляции с количественно определёнными профилями глубины (табл. 2). У гомополимера П(ЗГБ) с наиболее высокой температурой плавления глубина бороздок при непрерывном излучении составила 26,5 мкм, у сополимерных образцов с несколько сниженной температурой плавления, бороздки, сформированные в области действия лазерного луча, были глубже – от 30,0 до 38,7 мкм.

При квазиимпульсном режиме излучения глубина лунок увеличивалась от 30,2 мкм у термостабильного П(ЗГБ) до 45,1 мкм у менее термопластичного сополимера ЗГБ с мономерами среднецепочечного 3-гидроксигексаноата (П(ЗГБ-со-ЗГГ)). У гомогенного П(ЗГБ) в обоих вариантах лазерной обработ-

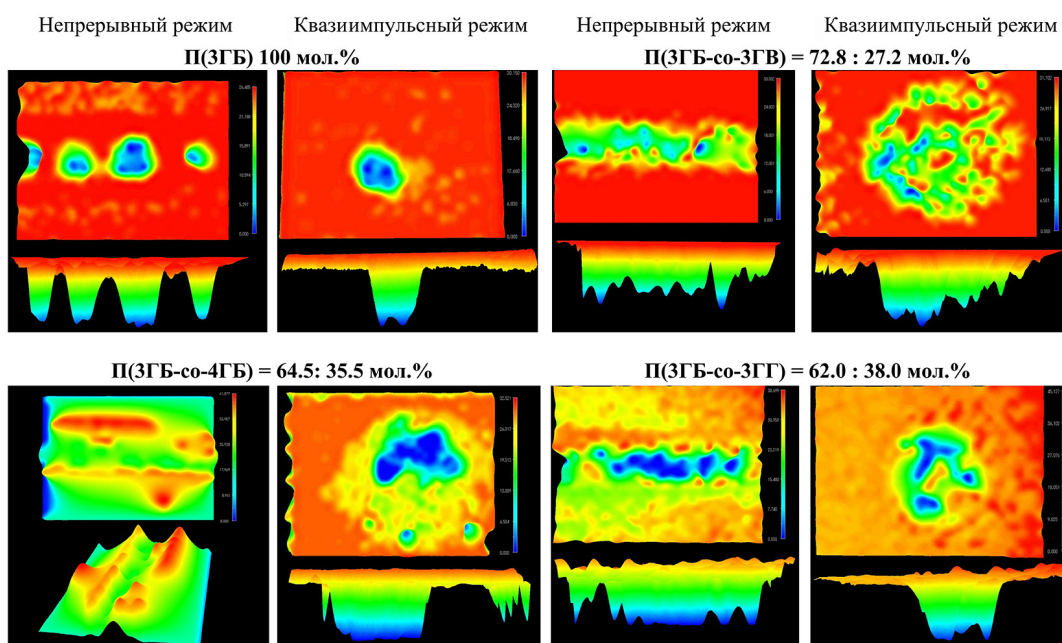


Рис. 1. 3D-микрофотографии поверхностных модификаций полимерных плёнок из ПГА различного химического состава после обработки лазером

Fig. 1. 3D micrographs of laser-induced surface modifications in PHA films of varying chemical composition

Таблица 2. Значения максимальной глубины (мкм) модифицированных областей, сформированных после обработки лазером плёнок из ПГА разного химического состава

Table 2. Maximum depth (μm) of laser-induced modifications in PHA films of varying chemical composition

Непрерывный режим	Квазимпульсный режим
П(ЗГБ)	
26,5 $\pm$ 2,9	30,2 $\pm$ 2,1
П(ЗГБ-со-ЗГВ)	
30,0 $\pm$ 1,8	31,7 $\pm$ 2,1
П(ЗГБ-со-4ГБ)	
30,9 $\pm$ 3,7	32,5 $\pm$ 3,1
П(ЗГБ-со-ЗГГ)	
38,7 $\pm$ 3,1	45,1 $\pm$ 2,1

ки отмечена неоднородность лазерного воздействия, выражающаяся в образовании одиночных углублений, не сообщающихся друг с другом, а у сополимерных плёнок, особенно с включением мономеров 3-гидроксигексаноата, наблюдали однородность образованных бороздок и лунок, имеющих четко выраженные границы и объёмную геометрию.

Представленные результаты демонстрируют четкую зависимость характера лазерной абляции пленок ПГА от их химического состава и, как следствие, физико-химических свойств. Ключевым наблюдением является тот факт, что гомополимер П(ЗГБ) с высокой степенью кристалличности (78 %) и температурой плавления (176,3 °C) формирует неоднородные, фрагментированные структуры, тогда как сополимеры, особенно термолabile П(ЗГБ-со-ЗГГ), демонстрируют глубокие и четко очерченные бороздки и лунки.

Мы полагаем, что это связано с различиями в механизмах поглощения и рассеяния лазерной энергии в кристаллической и аморфной фазах. Высококристаллический П(ЗГБ) обладает более упорядоченной упаковкой цепей, что может требовать большей энергии для инициации плавления и абляции. Лазерное излучение, вероятно, вызы-

вает локальный нагрев, но из-за высокой вязкости расплава кристаллической фазы и быстрого теплоотвода в соседние области формируются изолированные конусообразные лакуны, а не сплошные каналы. Этот эффект согласуется с данными (Martínez-Rubio et al., 2025), которые показали, что кристалличность ПГА определяет не только термические, но и трибологические свойства, включая сопротивление царапанию (механическому аналогу абляции).

Снижение температуры плавления и степени кристалличности у сополимеров П(ЗГБ-со-ЗГВ) и П(ЗГБ-со-4ГБ) облегчает процесс плавления. Введение сомономеров нарушает регулярность цепи, увеличивая долю аморфной фазы, которая более эффективно поглощает энергию и быстрее переходит в вязкотекучее состояние. Это приводит к формированию однородных бороздок. Наиболее выраженный эффект для П(ЗГБ-со-ЗГГ) (глубина лунок до 45,1 мкм) мы связываем с его наименьшей термической стабильностью ($T_{\text{дегр}}$ 260,1 °C). По-видимому, в этом случае к процессу плавления добавляется частичная термодеструкция и газификация материала, что интенсифицирует абляцию. Ранее (Ortiz et al., 2020) при изучении пико-

секундной лазерной абляции ПГА также отмечали, что порог абляции зависит от длины волны и механических свойств, но не обнаружили четкой корреляции для разных типов ПГА при фиксированной длине волны, что подчеркивает сложность и многофакторность процесса. Наши данные уточняют этот вывод, указывая на ключевую роль температуры деструкции.

Режим лазерной обработки ожидаемо влияет на морфологию, что связано с разницей во времени воздействия и пиковой мощностью. В квазиимпульсном режиме при более высокой мгновенной мощности (13,5 Вт) происходит более интенсивное локальное испарение материала, формирующее кратеры. Этот метод можно рассматривать как разновидность лазерного текстурирования, которое, как показано в обзоре (Obilor et al., 2022), является универсальным инструментом для контроля смачиваемости и адгезии полимерных поверхностей.

Применение 3D-микроскопии позволило не просто визуализировать, но и измерить геометрию микроструктур без разрушения образца, что выгодно отличает этот метод от традиционной сканирующей электронной микроскопии. Подобные подходы к 3D-реконструкции полимерных мембран и изделий активно развиваются и признаются критически важными для понимания структуры и свойств материалов, как отмечают в своем обзоре (Li et al., 2025), обсуждая методы двулучевой сканирующей электронно-ионной и конфокальной микроскопии. Для масштаба в десятки микрометров оптическая 3D-микроскопия является оптимальным инструментом, преодолевающим ограничения

поля зрения атомно-силовой микроскопии и сложности подготовки проб для электронной микроскопии.

Полученные результаты имеют прямое практическое значение для биомедицины. Возможность создавать на поверхности ПГА микрорельеф с контролируемой глубиной открывает перспективы для управления клеточным ответом. Это согласуется с современными представлениями о роли топографии в тканевой инженерии, где подобные структуры на микроиглах и скаффолдах используются для улучшения адгезии и доставки терапевтических агентов. Более того, недавние исследования (Kato et al., 2025) демонстрируют возможность лазерного графитирования ПГА для создания проводящих структур, что расширяет горизонты применения этих биополимеров в биоэлектронике и сенсорике.

Заключение

Применение 3D-микроскопии позволило детализировать морфологию модификаций поверхности под воздействием лазерного облучения и получить количественные данные по изменениям микрорельефа поверхности в зависимости от режима облучения и свойств ПГА различного состава, используемых для получения пленок. Процесс плавления исследуемых полимеров (ПГА) под действием лазерного луча имел отличия, которые проявлялись в появлении дефектов, образуемых на поверхности модифицированных областей в виде бороздок или лунок, различающихся по характеру абляции, выражающемуся в объемной геометрии и однородности полученных структурных элементов.

Список литературы / References

Волова Т.Г., Шишацкая Е.И. (2012) Штамм бактерий *Cupriavidus eutrophus* ВКПМ В-10646 – продуцент полигидроксиспиритов и способ их получения. Патент РФ No 2439143

- [Volova T. G., Shishatskaja E. I. (2012) Cupriavidus eutrophus VKPM B-10646 bacteria strain – producer of polyhydroxyalkanoates and production method thereof. RF Patent No. 2439143 (in Russian)]
- Aydemir C., Altay B.N., Akyol M. (2021) Surface analysis of polymer films for wettability and ink adhesion. *Color Research and Application*, 46(2): 489–499
- He B. E., Shao S. P., Liang X., Cheng J. D., Yin P. C., Mao Y., Wu M. X., Gong X. J., Zhang G. Z. (2023) 3D microscopic characterization of polymer films. *Chinese Journal of Liquid Crystals and Displays*, 38(6): 778–788
- Kato M., Hattori Y., Terakawa M. (2025) Marine biodegradable polymer-derived graphitic carbon via laser direct writing for thermoelectric power generation. *ACS Applied Electronic Materials*, 7(12): 5505–5515
- Koller M., Mukherjee A. (2022) A new wave of industrialization of PHA biopolyesters. *Bioengineering*, 9(2): 74
- Li D., Zhai J., Wang K., Shen Y., Huang X. (2025) Three-dimensional reconstruction-characterization of polymeric membranes: a review. *Environmental Science & Technology*, 59(6): 2891–2916
- Martínez-Rubio P.-M., Avilés M.-D., Carrión-Vilches F.-J., Pamies R. (2025) The complex crystalline behavior and tribological performance of polyhydroxyalkanoates. *Polymer*, 340: 129207
- Maver U., Maver T., Persin Z., Mozetic M., Vesel A., Gaberscek M., Stana-Kleinschek K. (2013) Polymer characterization with the atomic force microscope. *Polymer Science*. Rijeka, InTech, p. 113–132
- Obilor A. F., Pacella M., Wilson A., Silberschmidt V. V. (2022) Micro-texturing of polymer surfaces using lasers: a review. *The International Journal of Advanced Manufacturing Technology*, 120(1–2): 103–135
- Ortiz R., Basnett P., Roy I., Quintana I. (2020) Picosecond laser ablation of polyhydroxyalkanoates (PHAs): comparative study of neat and blended material response. *Polymers*, 12(1): 127
- Tan J., Jia S., Ramakrishna S. (2023) Accelerating plastic circularity: a critical assessment of the pathways and processes to circular plastics. *Processes*, 11(5): 1457
- Wang Z., Graziano F., Tortora C., Olivieri F., Castaldo R., Lavorgna M., Gentile G., Miccio L., Vespini V., Bianco V., Ferraro P., Coppola S., Maffettone P. L. (2023) Multimodal quantitative phase contrast characterization of thin polymeric film. *Optical Engineering*, 62(4): 041405
- Volova T. G., Golubev A. I., Nemtsev I. V., Lukyanenko A. V., Dudaev A. E., Shishatskaya E. I. (2021) Laser processing of polymer films fabricated from PHAs differing in their monomer composition. *Polymers*, 13(10): 1553
- Zhang Z., Quinn E. C., Olmedo-Martínez J. L., Caputo M. R., Franklin K. A., Müller A. J., Chen E. Y.-X. (2023) Toughening brittle bio-P3HB with synthetic P3HB of engineered stereomicrostructures. *Angewandte Chemie International Edition*, 62(49): e202311264

EDN: TZZIGO

УДК 579

Biological Value of Microbial Biomass Derived from *Cupriavidus necator* Cultivated on Fish Processing Waste Oil

Natalia O. Zhila^{a, b*},
Evgeniy G. Kiselev^{a, b}, Kristina Yu. Sapozhnikova^{a, b},
Vladimir V. Volkov^c and Tatiana G. Volova^{a, b}

^a*Institute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^c*Kaliningrad State Technical University*

Kaliningrad, Russian Federation

Received 14.04.2026, received in revised form 02.06.2026, accepted 08.06.2026

Abstract. The research aimed to determine biological value of microbial biomass synthesised by wild-type strains of *Cupriavidus necator* bacteria grown on oil derived from fish processing waste. This is the first reported synthesis of biomass samples by two strains of *C. necator*, B-10646 and B-15081, cultivated on oil extracted from the heads of Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*), a waste stream obtained from the Department of Food Technology at Kaliningrad State Technical University. Cultivation was conducted under continuous mode in an automated Bio-Flo 115 fermentation system at a dilution rate of 0.25 h⁻¹. A preliminary assessment of the biological value of the resulting microbial biomass was performed, focusing on its suitability as single-cell protein (SCP). Key evaluation parameters included: (i) nutritional value (biochemical composition of the biomass, protein content and amino acid profile, including essential amino acids) and (ii) digestibility. The protein content in the biomass exceeded 60 % in both *C. necator* strains. The amino acid profiles of both strains were complete, containing all essential amino acids. Furthermore, the fractional composition of the protein – a critical indicator of its quality – was analysed. Fractions I and II, which are most susceptible to proteolytic degradation, constituted 41–42 % of the total protein, while Fractions III and IV accounted for about 55 %. *In vitro* digestibility assays using pepsin and trypsin confirmed the optimal distribution of protein fractions in

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: nzhila@mail.ru

ORCID: 0000-0002-6256-0025 (Zhila N.); 0000-0003-4472-7087 (Kiselev E.); 0000-0001-6054-4200 (Sapozhnikova K.); 0000-0001-5560-7131 (Volkov V.); 0000-0001-9392-156X (Volova T.)

the SCP from *C. necator* in comparison with reference animal and plant proteins – casein and wheat flour, respectively. Collectively, these findings demonstrate that the SCP produced by the examined strains on fish processing waste oil possesses high biological value. This novel, sustainable substrate enables the production of a high-quality SCP with strong potential for use as a protein supplement in livestock and aquaculture feeds.

Keywords: microbiological synthesis, fish processing waste, microbial biomass, single-cell protein, amino acid score, digestibility.

Acknowledgements. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23–64–10007.

Citation: Zhila N. O., Kiselev E. G., Sapozhnikova K. Yu., Volkov V. V., Volova T. G. Biological value of microbial biomass derived from *Cupriavidus necator* cultivated on fish processing waste oil. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 333–344. EDN: TZZIGO



Биологическая ценность биомассы *Cupriavidus necator*, синтезированной на жировых отходах рыбопереработки

Н. О. Жила^{а, б}, Е. Г. Киселев^{а, б},
К. Ю. Сапожникова^{а, б}, В. В. Волков^в, Т. Г. Волова^{а, б}

^аИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

^вКалининградский государственный технический университет

Российская Федерация, Калининград

Аннотация. Цель исследований – определение биологической ценности микробной биомассы, синтезируемой природными штаммами бактерий *Cupriavidus necator* на жировых отходах рыбопереработки. Впервые синтезированы образцы биомассы двух штаммов *C. necator* В-10646 и В-15081, выращиваемых на жире из отходов рыбопереработки (головы скумбрии атлантической (*Scomber scombrus*)), который был получен на кафедре пищевых технологий в Калининградском государственном техническом университете. Бактерии выращивали в автоматизированном ферментационном комплексе Bio-Flo 115 в непрерывном режиме культивирования при скорости потока среды 0,25 ч⁻¹. Проведена первичная оценка биологической ценности микробной биомассы, включающая исследование соответствия полученных образцов требованиям, предъявляемым к белку одноклеточных, среди которых основными служат питательность (биохимический состав биомассы, содержание белка и распределение в нем аминокислот, включая незаменимые) и переваримость. Содержание белка в биомассе вне зависимости от штамма превышает 60 %. Образцы биомассы обоих штаммов *C. necator* полноценны по аминокислотному составу с полным набором аминокислот, включая незаменимые. Изучен фракционный состав белка, являющийся

важным показателем его качества. На долю белков I и II фракций, наиболее доступных действию протеолитических ферментов, суммарно приходится 41–42 %, на долю III и IV фракций – несколько выше (на уровне 55 %). Благоприятное распределение белковых фракций в образцах биомассы подтверждено исследованием атакуемости пепсином и трипсином *in vitro* в сравнении с белком животного и растительного происхождения, соответственно, казеином и пшеничной мукой. Показано, что белок одноклеточных, синтезированный исследованными штаммами на новом возобновляемом субстрате, полученном из отходов рыбопереработки, характеризуется высокой биологической ценностью и перспективен для дальнейших исследований в качестве белковой добавки в составе кормов сельскохозяйственных животных и аквакультуры.

Ключевые слова: микробиологический синтез, отходы рыбопереработки, микробная биомасса, белок одноклеточных, аминокислотный скор, переваримость пепсином и трипсином *in vitro*.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23–64–10007.

Цитирование: Жила Н. О. Биологическая ценность биомассы *Cupriavidus necator*, синтезированной на жировых отходах рыбопереработки / Н. О. Жила, Е. Г. Киселев, К. Ю. Сапожникова, В. В. Волков, Т. Г. Волова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 333–344. EDN: TZZIGO

Введение

Анализ обеспеченности населения продуктами питания показывает существенный дефицит белка, потребность в котором в настоящее время удовлетворяется на уровне 40 % (Colgrave et al., 2021). Снижение существующего дефицита полноценного белка животного происхождения напрямую связано с повышением продуктивности животноводства, развитие которого невозможно без увеличения производства растительного белка. Однако наращивание объемов получения растительного белка в традиционных технологиях растениеводства лимитировано наличием доступных дополнительных пахотных земель, воды и энергоресурсов. С ростом потребностей в белке возрастает роль альтернативных способов его получения, среди которых – съедобные насекомые, растительные альтернативы белка, культивируемое мясо, белок одноклеточных организмов (single-cell protein, SCP) (Van der Weele et al., 2019; Lähteenmäki-Uutela et al.,

2021). Грибы, бактерии, дрожжи и водоросли способны синтезировать белок одноклеточных на различных субстратах (Sharif et al., 2021). Использование белка, полученного в результате микробиологического синтеза, в животных кормах повышает ценность и биодоступность обычного растительного рациона. Это ведет к росту показателей продуктивности в животноводстве, поскольку по своему составу такие белки близки животным (Nyüssölä et al., 2022; Rehm, Wibowo, 2022).

Масштабы дефицита белка оцениваются в десятки миллионов тонн в год. Это выдвигает в число ключевых проблему обеспечения биотехнологических производств SCP соответствующими по масштабам стабильными и доступными источниками сырья, в первую очередь углеродного. Экономическая эффективность производства белковой биомассы микробиологическим путем во многом зависит от расходов на углеродсодержащий субстрат. Его доля в себестоимости достигает 50 %, что

значительно выше затрат на электроэнергию (15–30 %) (Rehm, Wibowo, 2022). В связи с этим ключевым этапом создания технологий биосинтеза становится подбор недорогого сырья в промышленных масштабах.

В исследованиях в области SCP, активно проводившихся с конца 60-х до начала 90-х годов прошлого века, субстраты, используемые для синтеза белка одноклеточных, подразделяли следующим образом: субстраты первого поколения – сахара и сахаросодержащие отходы; субстраты второго поколения – жидкие углеводороды; субстраты третьего поколения – оксидаты и газообразные углеводороды, углекислый газ, смеси углекислого газа с водородом. Созданные в тот период производства кормового белка экономически оказались не конкурентными, и последний завод по производству белковой биомассы на метаноле был закрыт в Англии в 1985 году. В настоящее время в связи с глобальным изменением климата и необходимостью снижения парниковых газов, накапливающихся в биосфере, актуализируются исследования, направленные на разработку и реализацию технологий синтеза белка одноклеточных с использованием субстратов третьего поколения, так называемого газового биосинтеза с привлечением в качестве основного углеродного субстрата природного газа, а также смесей водорода с углекислотой (Woern, Grossmann, 2023). Производства по получению кормового белка на природном газе в настоящее время создаются повсеместно в мире, включая Российскую Федерацию. Не теряет актуальности и водородный биосинтез с использованием быстрорастущих бактерий рода *Cupriavidus* (прежние систематические названия этого таксона – *Wautersia*, *Ralstonia*, *Alcaligenes*, *Hydrogenomonas*), синтезирующих высокобелковую биомассу на водороде, биологическая ценность которой

была доказана в производственных условиях при включении в состав комбикормов различных сельскохозяйственных животных, птицы и пушных зверей (Волова и др., 1981; Волова, 2004). Несмотря на большую привлекательность и перспективы газового биосинтеза белка одноклеточных, используемый в этих процессах труднорастворимый и взрывоопасный субстрат (смеси метана или водорода с кислородом) делает необходимым разработку специализированной ферментационной техники для обеспечения безопасности этих технологий. В случае применения хорошо растворимых органических субстратов процесс синтеза белка одноклеточных более продуктивен и не требует сложного ферментационного оборудования.

В биотехнологических процессах синтеза белка одноклеточных возможно использование не только «чистого» сырья постоянного химического состава, но также и комплексных соединений, включая отходы производств. Последнее наиболее выгодно экономически и имеет огромное значение для охраны окружающей среды, внося вклад в замкнутую экономику. В настоящее время наблюдается возрастание интереса к белку одноклеточных на комплексных субстратах, представляющих собой отходы техносферы различного происхождения (гидролизаты растительного сырья, отходы сахарной, молочной, спиртовой, гидролизной, целлюлозно-бумажной, фармацевтической промышленности) (Ahuja, Kumari, 2019; Salazar-López et al., 2022; Thiviya et al., 2022a, 2022b; Tropea et al., 2022).

Высокий потенциал для производства кормового белка представляют пищевые отходы, образуемые в больших количествах (Salazar-López et al., 2022), значительная доля среди которых (свыше 29 млн т в год) приходится на отработанный жир, утилизация которого требует больших затрат (Maddikeri

et al., 2012). Проблема утилизации жиросо-
держащих отходов актуальна для рыбопере-
рабатывающей промышленности, где в про-
цессе переработки до 50 % и более рыбного
сырья уходит в отходы, значительная часть
которых уносится с промывными водами
и создает экологические проблемы (Ghaly et
al., 2013). Отходы рыбоперерабатывающей
отрасли представляют собой потенциально
новый, но малоизученный источник углерод-
ного сырья, который может стать крупномас-
штабным и возобновляемым субстратом для
биотехнологических процессов получения
различных целевых продуктов, включая про-
изводство белка одноклеточных.

Для реализации процессов биосинтеза
на отходах различного происхождения необ-
ходим поиск и применение штаммов с широ-
ким органотрофным потенциалом. При этом
синтезируемая биомасса, как любой пищевой
или кормовой продукт, должна содержать
в значительных количествах белок полноцен-
ного аминокислотного состава (Ritala et al.,
2017; Thiviya et al., 2022a, 2022b). Цель иссле-
дования – определение биологической цен-
ности микробной биомассы, синтезируемой
бактериями *Cupriavidus necator* на жировых
отходах рыбопереработки.

Материалы и методы

Исследованы образцы биомассы, син-
тезированные природными штаммами
Cupriavidus necator. Штаммы *C. necator*
B-10646 и *C. necator* B-15081 зарегистриро-
ваны в Национальном Биоресурсном Центре
Всероссийской коллекции промышленных
микроорганизмов (ВКПМ) НИЦ «Курчатов-
ский институт». Способ и условия выращи-
вания штаммов запатентованы (патент РФ
на изобретение № 2439143; патент РФ на изоб-
ретение № 2053292). За основу принята
минерально-солевая среда Шлегеля (Schlegel

et al., 1961). В качестве основного и един-
ственного источника углерода использовали
жир рыбопереработки в концентрации 15–20
г/л, полученный из голов скумбрии атланти-
ческой (*Scomber scombrus*) на кафедре пище-
вых технологий в Калининградском государ-
ственном техническом университете (КГТУ)
(Мезенова и др., 2025), представляющий со-
бой крупнотоннажные отходы рыбоконсерв-
ной промышленности.

Бактерии выращивали в автоматизиро-
ванном ферментационном комплексе Bio-Flo
115 при скорости потока среды 0,25 ч⁻¹ в сте-
рильных условиях. Контроль микробиологи-
ческой чистоты осуществляли периодически,
высеивая культуру на чашки Петри, содержа-
щие мясопептонный агар. Биомассу бакте-
рий выделяли из культуральной среды цен-
трифугированием 15 мин при 5000 об/мин,
лиофильно высушивали. Определяли хими-
ческий состав образцов биомассы (в % от аб-
солютно сухой биомассы (АСБ)) общеприня-
тыми методами (Ермаков и др., 1987).

Показателем биологической ценности об-
разцов биомассы служили общее содержание
белка и его аминокислотный состав. Амино-
кислотный состав белка определяли, исполь-
зуя анализатор аминокислот LA8080 (Hitachi,
Токио, Япония) по методам Мура и Стейна
(Moore, Stein, 1954) и Спакмана (Spackman et
al., 1958). Содержание незаменимых амино-
кислот в образцах белка сравнивали со стан-
дартным белком (стандартная шкала ФАО/
ВОЗ (Продовольственная и сельскохозяй-
ственная организация/Всемирная организа-
ция здравоохранения), 1973 г.) вычислением
аминокислотного сора, характеризующего
уровень аминокислот в исследуемом белке
в сравнении с принятым идеальным белком
(стандартная шкала ФАО/ВОЗ), выражаемом
в процентах. Фракционный состав образцов
белка определяли по результатам раствори-

мости в различных растворах, рекомендованных для этого метода: серия растворов солей (0,03 и 0,6 моль KCl; 0,01 и 0,1 моль NaHCO₃) и щелочи (0,1 и 1,0 моль NaOH) (Ткаченко и др., 1969; Ткаченко и др., 1971). Исследование доступности (переваримости) белков биомассы бактерий действию протеолитических ферментов выполнено в сравнении с казеином (общепринятый стандарт животного белка сравнения) и пшеничной мукой “Макфа” (общепринятый стандарт растительного белка сравнения) в эксперименте *in vitro* по известной методике (Слонимский и др., 1970). Были взяты протеолитические ферменты: пепсин (ООО «Завод эндокринных ферментов», Россия) и трипсин (ООО «Самсон-Мед», Россия). Предварительно были получены кислотные гидролизаты тестируемых образцов. Для этого 200 мг каждого образца помещали в стеклянные ампулы, добавляли 5,0 мл 6-нормальной H₂SO₄; ампулы запаивали и нагревали при 110 °C в течение 22 ч. Гидролизаты переносили в специальные сосуды с мембраной для диализа продуктов протеолиза. Процесс проводили при 37 °C. Первый этап с пепсином продолжался 3 ч при pH 1,3. Далее в пробы добавляли трипсин, повышали pH до 8,2 и продолжали процесс протеолиза еще 3 ч. О степени протеолиза белков (показатель переваримости, Р, %) судили по количе-

ству аминного азота в переваре, выраженном в процентах относительно исходного содержания белка в биомассе бактерий и образцах сравнения. За 100 % принимали количество аминного азота, образованного при кислотном гидролизе исследуемых образцов. Аминный азот определяли формальным титрованием согласно Методическим указаниям (МУК 4.2.2316–08. Методы контроля бактериологических питательных сред).

Все эксперименты проводились в трех биологических повторах. Статистический анализ выполнялся с использованием стандартного программного пакета Microsoft Excel 2013 (Версия 15.0.4420.1017). Были рассчитаны средние арифметические значения и стандартные отклонения. Для сравнения групп использовали критерий Манна-Уитни при уровне значимости $p < 0,05$. Отдельные статистические расчеты проводили в программе STATISTICA Trial Ver. 13.0 с использованием прикладных пакетов анализа.

Результаты и обсуждение

Химический состав образцов биомассы бактерий, синтезированной двумя исследуемыми штаммами *C. necator* В-10646 и В-15081 на жире рыбопереработки, дан в табл. 1.

Первичная оценка биологической ценности микробной биомассы, синтезированной

Таблица 1. Химический состав биомассы исследуемых штаммов *C. necator*, синтезированной на рыбном жире при скорости потока 0,25 ч⁻¹ (в % к АСБ)

Table 1. Chemical composition of biomass of *C. necator* strains cultivated on waste fish oil at a flow rate of 0.25 h⁻¹ (as % of the CDW)

Азот общий	Азот аминный	«Сырой» протеин	Белок	РНК+ДНК	Углеводы	Липиды	ПГА
<i>C. necator</i> В-10646							
11,9±0,3	10,4±0,2	74,4±3,2	63,9±2,2	10,7±0,1	6,0±0,2	14,5±1,0	0,5±0,1
<i>C. necator</i> В-15081							
11,5±0,3	10,1±0,2	72,4±3,1	62,3±1,6	11,1±0,2	6,1±0,4	15,2±0,8	0,6±0,1

на рыбном жире из отходов рыбопереработки, включала исследование соответствия полученных образцов требованиям, предъявляемым к белку одноклеточных (SCP), среди которых основными служат показатели питательности и переваримости. Потенциальная питательность SCP определяется биохимическим составом биомассы, содержанием белка и распределением в нем аминокислот, включая незаменимые. Образцы биомассы клеток, полученные при удельной скорости роста $0,25 \text{ ч}^{-1}$, характеризовались сопоставимым и высоким содержанием аминного азота (не менее 10 % к АСБ) и валового содержания как «сырого» протеина (72–74 %), так и истинного белка (62–64 %).

Важность определения аминокислотного состава белка связана с тем, что восемь аминокислот (изолейцин, лейцин, лизин, метионин,

треонин, триптофан, валин, фенилаланин) незаменимы для человека. Для сельскохозяйственных животных этот список дополняют гистидин и аргинин, а для молодняка птицы – еще и пролин. Незаменимые аминокислоты человек и животные должны получать, соответственно, в составе пищевого рациона или кормов. Образцы биомассы обоих штаммов *C. necator* полноценны по аминокислотному составу с полным набором аминокислот, включая незаменимые, и по этим показателям близки к казеину (общепринятый стандарт животного белка сравнения) (Покровский, 1971). Суммарное содержание аминокислот в исследуемых образцах составило более 60 % ($66,9 \pm 1,3$ и $64,0 \pm 1,6$ % соответственно, для штаммов *C. necator* В-10646 и *C. necator* В-15081), с полным набором незаменимых аминокислот (табл. 2).

Таблица 2. Аминокислотный состав белков биомассы исследуемых штаммов *C. necator*, синтезированной на рыбном жире при скорости потока $0,25 \text{ ч}^{-1}$ (г/100 г белка)

Table 2. Amino acid composition of proteins in the biomass of *C. necator* strains cultivated on waste fish oil at a flow rate of 0.25 h^{-1} (g/100 g of protein)

Аминокислота, % АСБ	<i>C. necator</i> В-10646	<i>C. necator</i> В-15081
Лизин	$5,1 \pm 0,2$	$4,9 \pm 0,3$
Гистидин	$2,7 \pm 0,3$	$1,4 \pm 0,3^*$
Аргинин	$5,3 \pm 0,4$	$3,6 \pm 0,5^*$
Аспарагиновая кислота	$5,4 \pm 0,4$	$5,7 \pm 0,6$
Треонин	$3,5 \pm 0,3$	$3,8 \pm 0,2$
Серин	$1,8 \pm 0,2$	$2,8 \pm 0,4^*$
Глутаминовая кислота	$7,8 \pm 0,6$	$8,1 \pm 0,7$
Пролин	$2,5 \pm 0,2$	$2,5 \pm 0,2$
Глицин	$4,2 \pm 0,4$	$4,0 \pm 0,4$
Аланин	$7,2 \pm 0,5$	$6,4 \pm 0,4^*$
Цистеин	$0,7 \pm 0,0$	$1,5 \pm 0,1^*$
Валин	$3,9 \pm 0,2$	$4,4 \pm 0,3^*$
Метионин	$2,1 \pm 0,2$	$1,1 \pm 0,1^*$
Изолейцин	$4,0 \pm 0,3$	$3,7 \pm 0,4$
Лейцин	$5,1 \pm 0,3$	$4,7 \pm 0,3$
Тирозин	$2,7 \pm 0,3$	$2,4 \pm 0,2$

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Аминокислота, % АСБ	<i>C. necator</i> В-10646	<i>C. necator</i> В-15081
Фенилаланин	2,9±0,2	3,0±0,3
Сумма незаменимых аминокислот, % к АСБ	26,6±0,6	25,6±0,4
Сумма аминокислот, % к АСБ	66,9±1,3	64,0±1,6

* указывает на достоверное различие при сравнении групп по критерию Манна-Уитни на уровне $p < 0,05$.

Вычисление аминокислотного сора, характеризующего уровень аминокислот в исследуемом белке в сопоставлении с принятым идеальным белком (стандартная шкала ФАО/ВОЗ), выражаемом в процентах, показало, что содержание более половины незаменимых аминокислот, включая изолейцин, лизин, фенилаланин + тирозин, треонин, сопоставимо со шкалой ФАО/ВОЗ (их содержание определено на уровне 90–100 %). Несбалансированными по содержанию и дефицитными определены серосодержащие аминокислоты (метионин и цистеин), а также лейцин и валин (табл. 3), что в общем типично для микробных белков.

Качество белка, синтезированного исследуемыми штаммами бактерий *C. necator* с ис-

пользованием жира из рыбных отходов, сопоставимо с данными о белках, полученных ранее в автотрофных культурах *Alcaligenes eutrophus* Z-1 и *A. eutrophus* H-16 на газовом субстрате (смесь $\text{CO}_2 + \text{O}_2 + \text{H}_2$) и высоко оцененных по результатам химических анализов и экспериментов на лабораторных животных (Calloway, Kumar, 1969; Volova, 2009).

Следует отметить, что информация об общем содержании белка и аминокислотном составе не дает полного представления о питательной ценности исследуемого белка. Микробная биомасса питательна, если ее компоненты перевариваются ферментами пищеварительного тракта высших животных или человека. При этом анализ аминокис-

Таблица 3. Скор аминокислот белков биомассы исследуемых штаммов *C. necator*, синтезированной на рыбном жире при скорости потока 0,25 ч⁻¹ (в % к стандартной шкале ФАО/ВОЗ, 1973 г.)Table 3. Amino acid score of proteins in the biomass of *C. necator* strains cultivated on waste fish oil at a flow rate of 0.25 h⁻¹ (as % of the standard FAO/WHO scale, 1973)

Аминокислота	Стандартный белок (ФАО/ВОЗ), г в 100 г белка	Скор, %	
		<i>C. necator</i> В-10646	<i>C. necator</i> В-15081
Изолейцин	4,0	100,0	92,5
Лейцин	7,0	72,9	67,1
Лизин	5,5	92,7	89,1
Метионин + цистеин	3,5	80,0	74,3
Фенилаланин + тирозин	6,0	93,3	90,0
Треонин	4,0	87,5	95,0
Валин	5,0	78,0	88,0

лотного состава дает сведения только о потенциальной пригодности белка в качестве белкового продукта, так как не все аминокислоты, содержащиеся в белке, перевариваются под действием протеолитических ферментов желудочно-кишечного тракта человека и животных. Это связано с неоднородностью микробного белка, в котором, наряду с растворимыми белками типа альбуминов и глобулинов, присутствуют структурные белки, связанные с липопротеидами, гликопротеидами и входящие в состав клеточных стенок. Атакуемость таких белков протеолитическими ферментами, как правило, низкая (Ткаченко и др., 1969). Поэтому важным показателем качества белка служит его фракционный состав. Суммарное содержание белков I и II фракций и белков III и IV фракций отличается незначительно и в целом сопоставимо (табл. 4).

На долю белков I и II фракций, наиболее доступных действию протеолитических ферментов (пепсин и трипсин), суммарно приходится 42,4 и 41,0 %, на долю III и IV фракций – несколько выше (55,2 и 54,8 %) для штаммов *C. necator* B-10646 и B-15081 соответственно.

Благоприятное распределение белковых фракций в образцах биомассы подтверждено исследованием атакуемости пепсином и трипсином *in vitro* (рис. 1) в сравнении

с белком животного и растительного происхождения, соответственно, казеином и пшеничной мукой. О степени протеолиза белков (показатель переваримости, Р, %) судили по количеству аминного азота в переваре, выраженном в процентах относительно исходного содержания белка в биомассе бактерий и образцах сравнения (100 %). Под воздействием пепсина при pH 1,3 переваримость белков составила в течение первого часа порядка 45 % и в течение последующих двух часов практически не изменялась. Добавление на четвертом часе к анализируемым пробам трипсина при повышении pH среды до 8,2 в течение последующих трех часов протеолиза повысило показатель переваримости незначительно (до 50–52 %). Это несколько уступает переваримости казеина (на уровне 55 %) и значительно превосходит показатель переваримости для пшеничной муки, составляющий порядка 30 %. Таким образом, по переваримости протеолитическими ферментами белки биомассы бактерий исследуемых штаммов *C. necator* B-10646 и B-15081, синтезированные на отходах рыбопереработки, занимают промежуточное положение между белками животного и растительного происхождения и в целом по изученным показателям характеризуются высокой биологической ценностью.

Таблица 4. Фракционный состав белков биомассы исследуемых штаммов *C. necator*, синтезированной на рыбном жире при скорости потока 0,25 ч⁻¹ (в % к АСБ)

Table 4. Fractional composition of proteins in the biomass of *C. necator* strains cultivated on waste fish oil at a flow rate of 0.25 h⁻¹ (as % of the CDW)

Содержание белка в биомассе клеток, в% к АСБ	Содержание белка по фракциям, % от общего количества белка			
	I	II	III	IV
<i>C. necator</i> B-10646				
63,9±2,2	28,4±0,5	14,0±0,7	51,1±1,0	4,1±0,4
<i>C. necator</i> B-15081				
62,3±1,6	27,6±0,8	13,4±0,5	50,9±1,0	3,9±0,4

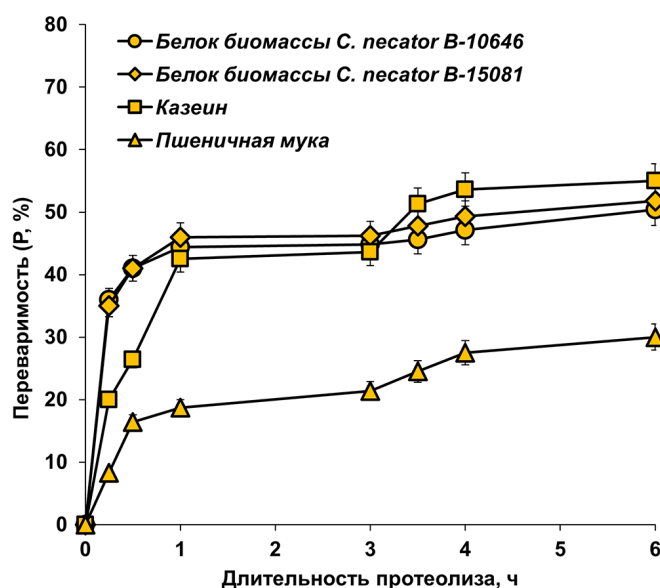


Рис. 1. Переваримость (P, %) белков биомассы исследуемых штаммов *C. necator* B-10646 и B-15081, синтезированной на рыбном жире при скорости потока 0,25 ч⁻¹ в сравнении с казеином (эталонный животный белок) и пшеничной мукой (эталонный растительный белок). Стрелкой обозначена подача трипсина

Fig. 1. Digestibility (P, %) of proteins in the biomass of *C. necator* B-10646 and B-15081 strains cultivated on waste fish oil at a flow rate of 0.25 h⁻¹ in comparison with casein (reference animal protein) and wheat flour (reference plant protein). The arrow indicates trypsin addition

Близкие результаты были получены ранее в подобных работах, которые включали исследование фракционного состава белка и переваримость протеолитическими ферментами образцов биомассы, синтезированной *A. eutrophus* Z-1 на газовых смесях CO₂+O₂+H₂ (Volova, Barashkov, 2010). Было показано, что у белка, синтезированного на водороде, на долю I и II фракций приходилось 52,8 %, что незначительно превышает результаты, полученные для образцов биомассы исследуемых штаммов *C. necator* B-10646 и B-15081, синтезированных на жировых отходах в данной работе, а переваримость белка пепсином и трипсином *in vitro* составила близкие 44 %.

Заключение

Реализован биотехнологический процесс синтеза высокобелковой биомассы с исполь-

зованием в качестве единственного источника углерода в составе питательной среды жира, извлеченного из многотоннажных рыбных отходов, образуемых при переработке скумбрии атлантической (*Scomber scombrus*). Синтезированы партии биомассы бактерий *C. necator* B-10646 и *C. necator* B-15081 с высоким содержанием белка (свыше 60 %) полноценного аминокислотного состава. Методом аминокислотного скора показано высокое содержание и благоприятное распределение незаменимых аминокислот в синтезированном белке, сопоставимое по большинству аминокислот со стандартной шкалой ФАО/ВОЗ. Атакуемость исследуемых белков протеолитическими ферментами *in vitro* близка казеину и превосходит переваримость белка пшеницы пепсином и трипсином. Результаты показали, что белок одноклеточных,

синтезированный на новом возобновляемом субстрате, обладает высокой биологической ценностью и перспективен для исследований в качестве белковой добавки в составе кормов сельскохозяйственных животных и аквакультуры.

Список литературы / References

Волова Т.Г. (2004) *Биосинтез на водороде*. Новосибирск, Издательство СО РАН, 397 с. [Volova T. G. (2004) *Hydrogen-based biosynthesis*. Novosibirsk, Publishing House of the SB RAS, 397 p. (in Russian)]

Волова Т.Г., Окладников Ю.Н., Сидько Ф.Я., Терсков И.А., Трубачев И.Н., Федорова Я.В. (1981) *Производство белка на водороде*. Новосибирск, Наука, 151 с. [Volova T. G., Okladnikov Yu. N., Sidko F. Ya., Terskov I. A., Trubachev I. N., Fedorova Ya. V. (1981) *Hydrogen-based protein production*. Novosibirsk, Nauka, 151 p. (in Russian)]

Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В. (1987) *Методы биохимического исследования растений*. Ленинград, Агропромиздат, 143 с. [Ermakov A. I., Arasimovich V. V., Yarosh N. P., Peruanskii Yu. V. (1987) *Biochemical methods for plant*. Leningrad, Agropromizdat, 143 p. (in Russian)]

Мезенова О.Я., Агафонова С.В., Романенко Н.Ю., Калинина Н.С., Волков В.В. (2025) Сравнительная оценка способов извлечения из вторичного рыбного сырья жира, предназначенного для синтеза продуктов биотехнологии. *Научные труды Дальрыбвтуза*, 71(1): 59–71 [Mezenova O. Ya., Agafonova S. V., Romanenko N. Yu., Kalinina N. S., Volkov V. V. (2025) Comparative evaluation of methods for extracting fat from secondary fish raw materials intended for the synthesis of biotechnology products. *Scientific Journal of the Far East State Technical Fisheries University* [Nauchnye trudy Dal'rybvtuza], 71(1): 59–71 (in Russian)]

Покровский А.А. (1971) *Белки одноклеточных. Медико-биологическая оценка и перспективы использования*. Москва, АМН СССР, 83 с. [Pokrovskiy A. A. (1971) *Single-cell proteins: biomedical evaluation and potential applications*. Moscow, AMS USSR, 83 p. (in Russian)]

Слонимский Г.Л., Браудо Е.Е., Ертанов И.Д., Толстогузов В.Б., Бондарева Е.С., Васильев И.Г. (1970) Атакуемость белков в составе новых пищевых продуктов протеолитическими ферментами. *Вопросы питания*, 6: 25–31 [Slonimsky G. L., Braudo E. E., Ertanov I. D., Tolstoguzov V. B., Bondareva E. S., Vasilev I. G. (1970) Susceptibility of proteins in new foods to proteolytic enzymes. *Problems of Nutrition* [Voprosy pitaniya], 6: 25–31 (in Russian)]

Ткаченко В.В., Махов А.А., Ткаченко А.В. (1969) Фракционный состав дрожжевых белков. *Известия АН СССР: Серия биологическая*, 2: 285–290 [Tkachenko V. V., Makhov A. A., Tkachenko A. V. (1969) Fractional composition of yeast proteins. *Bulletin of the USSR Academy of Sciences. Biological Sciences* [Izvestiya AN SSSR: Seriya biologicheskaya], 2: 285–290 (in Russian)]

Ткаченко В.В., Рылкин С.С., Шкидченко А.Н., Стеркин В.Э. (1971) Влияние условий культивирования на фракционный состав белков микроорганизмов. *Микробиология*, 40(3): 651–655 [Tkachenko V. V., Rylkin S. S., Shkidchenko A. N., Sterkin V. E. (1971) The effects of cultivation conditions on fractional composition of microbial proteins. *Microbiology* [Mikrobiologiya], 40(3): 651–655 (in Russian)]

Ahuja S., Kumari P. (2019) Production of single cell protein from fruit and vegetable waste using *Saccharomyces cerevisiae*. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 8(2): 114–124

Calloway D. H., Kumar A. M. (1969) Protein quality of the bacterium *Hydrogenomonas eutropha*. *Applied Microbiology*, 17(1): 176–178

- Colgrave M. L., Dominik S., Tobin A. B., Stockmann R., Simon C., Howitt C. A., Belobrajdic D. P., Paull C., Vanhercke T. (2021) Perspectives on future protein production. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 69(50): 15076–15083
- Ghaly A. E., Ramakrishnan V. V., Brooks M. S., Budge S. M., Dave D. (2013) Fish processing wastes as a potential source of proteins, amino acids and oils: a critical review. *Journal of Microbial and Biochemical Technology*, 5(4): 107–129
- Lähteenmäki-Uutela A., Rahikainen M., Lonkila A., Yang B. (2021) Alternative proteins and EU food law. *Food Control*, 130: 108336
- Maddikeri G. L., Pandit A. B., Gogate P. R. (2012) Adsorptive removal of saturated and unsaturated fatty acids using ion-exchange resins. *Industrial and Engineering Chemistry Research*, 51(19): 6869–6876
- Moore S., Stein W. H. (1954) A modified ninhydrin reagent for the photometric determination of amino acids and related compounds. *Journal of Biological Chemistry*, 211(2): 907–913
- Nyyssölä A., Suhonen A., Ritala A., Oksman-Caldentey K. M. (2022) The role of single cell protein in cellular agriculture. *Current Opinion in Biotechnology*, 75: 102686
- Rehm B. H. A., Wibowo D. (2022) *Microbial production of high-value products*. New York, Springer, 355 p.
- Ritala A., Häkkinen S. T., Toivari M., Wiebe M. G. (2017) Single cell protein – state-of-the-art, industrial landscape and patents 2001–2016. *Frontiers in Microbiology*, 8: 2009
- Salazar-López N. J., Barco-Mendoza G. A., Zuñiga-Martínez B. S., Domínguez-Avila J. A., Robles-Sánchez R. M., Ochoa M. A. V., González-Aguilar G. A. (2022) Single-cell protein production as a strategy to reincorporate food waste and agro by-products back into the processing chain. *Bioengineering*, 9(11): 623
- Schlegel H. G., Kaltwasser H., Gottschalk G. (1961) A submersion method for culture of hydrogen-oxidizing bacteria: growth physiological studies. *Archiv für Mikrobiologie*, 38: 209–222
- Sharif M., Zafar M. H., Aqib A. I., Saeed M., Farag M. R., Alagawany M. (2021) Single cell protein: sources, mechanism of production, nutritional value and its uses in aquaculture nutrition. *Aquaculture*, 531: 735885
- Spackman D. H., Stein W. H., Moore S. (1958) Automatic recording apparatus for use in chromatography of amino acids. *Analytical Chemistry*, 30(7): 1190–1206
- Thiviya P., Gamage A., Gama-Arachchige N. S., Merah O., Madhujith T. (2022a) Seaweeds as a source of functional proteins. *Phycology*, 2(2): 216–243
- Thiviya P., Gamage A., Kapilan R., Merah O., Madhujith T. (2022b) Single cell protein production using different fruit waste: a review. *Separations*, 9(7): 178
- Tropea A., Ferracane A., Albergamo A., Potortì A. G., Lo Turco V., Di Bella G. (2022) Single cell protein production through multi food-waste substrate fermentation. *Fermentation*, 8(3): 91
- Van der Weele C., Feindt P., van der Goot A. J., van Mierlo B., van Boekel M. (2019) Meat alternatives: an integrative comparison. *Trends in Food Science and Technology*, 88: 505–512
- Volova T. G. (2009) *Hydrogen-based biosynthesis*. New York, Nova Science Publishers Inc., 287 p.
- Volova T. G., Barashkov V. A. (2010) Characteristics of proteins synthesized by hydrogen-oxidizing microorganisms. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 46(6): 574–579
- Woern C., Grossmann L. (2023) Microbial gas fermentation technology for sustainable food protein production. *Biotechnology Advances*, 69: 108240

EDN: QDVXIE

УДК 615.46.015

Scaled-Up Technologies for the Synthesis of Polyhydroxyalkanoates in Pilot Production Conditions on Various Substrates, Including Waste

Evgeniy G. Kiselev*

Institute of Biophysics SB RAS

Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

Siberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 23.12.2025, received in revised form 15.06.2026, accepted 16.06.2026

Abstract. The study describes investigation and implementation of the synthesis of degradable bioplastics – polyhydroxyalkanoates (PHAs), which was scaled up to conditions of pilot production in a 150-liter fermenter. Sugar-containing hydrolysates of *Jerusalem artichoke* tubers, purified and crude glycerol, and two types of fatty waste from fish processing (*Baltic sprat* and *Atlantic mackerel*) were studied as the sole carbon substrates, compared with fructose and glucose. High PHA yields (75 ± 5 %) were obtained on all substrates, with varying productivity and C-substrate efficiency. The highest total biomass and polymer yields, 3.7–3.8 and 3.2–3.5 g/L·h, respectively, were produced using two sources of fish processing fat, with the highest yield coefficients (0.62–0.66 and 0.57–0.59 g/g), which exceeded the outcomes from all other substrates by 1.5 to 2.0 times. The results of PHA synthesis are superior to all known data obtained using glycerol and fish processing fat waste and form the basis for the development of Initial data and scaling up the technology to the pilot industrial level.

Keywords: degradable polyhydroxyalkanoates, biosynthesis, various carbon substrates, pilot production, production parameters, carbon substrate consumption efficiency.

Acknowledgements. The study was funded by State Assignment of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (project No. FWES-2026–0006).

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: evgeniygek@gmail.com

ORCID: 0000-0003-4472-7087 (Kiselev E.)

Citation: Kiselev E. G. Scaled-up technologies for the synthesis of polyhydroxyalkanoates in pilot production conditions on various substrates, including waste. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 345–357. EDN: QDVXIE



Масштабированные технологии синтеза полигидроксиалканоатов в условиях опытного производства на различных субстратах, включая отходы

Е. Г. Киселев

*Институт биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск
Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Реализованы и исследованы процессы синтеза разрушаемых биопластиков полигидроксиалканоатов (ПГА), масштабированные в условиях опытного производства в ферментере объемом 150 л. В качестве единственного углеродного субстрата исследованы сахаросодержащие гидролизаты клубней топинамбура, очищенный и сырой глицерин, два вида жировых отходов рыбопереработки кильки балтийской и скумбрии атлантической в сопоставлении с фруктозой и глюкозой. На всех субстратах получены высокие выходы ПГА (75 ± 5 %) при различных показателях продуктивности и эффективности использования С-субстрата. Самые высокие показатели продуктивности по общему урожаю биомассы и полимера, соответственно, 3,7–3,8 и 3,2–3,5 г/л·ч получены на двух источниках жира рыбопереработки при наиболее высоких значениях экономического коэффициента (0,62–0,66 и 0,57–0,59 г/г), что превосходит результаты на всех остальных субстратах от 1,5 до 2,0 раз. Результаты синтеза ПГА превосходят все известные данные, полученные при использовании глицерина и жировых отходов рыбопереработки, и являются основой разработки Исходных данных и масштабирования технологии до опытно-промышленного уровня.

Ключевые слова: разрушаемые полигидроксиалканоаты, биосинтез, различные углеродные субстраты, опытное производство, продукционные показатели, эффективность использования углеродного субстрата.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (проект № FWES-2026–0006).

Цитирование: Киселев Е. Г. Масштабированные технологии синтеза полигидроксиалканоатов в условиях опытного производства на различных субстратах, включая отходы / Е. Г. Киселев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 345–357. EDN: QDVXIE

Введение

Освоение новых полимерных материалов, обладающих способностью включаться в биосферные круговоротные циклы, является одним из высокорейтинговых направлений критических технологий XXI века и актуализирует исследования, направленные на поиск и разработку биоразлагаемых пластиков нового поколения в качестве альтернативы синтетическим полимерным материалам (Mannina et al., 2019; Huang et al., 2020). Микробные полимеры гидроксипроизводных алкановых кислот, полигидроксиалканоаты (ПГА) – истинные продукты биотехнологии, так называемые зеленые пластики. Это семейство полимеров различного химического состава, различающихся основными свойствами (Koller, Mukherjee, 2020). Устойчивость к УФ-лучам, отсутствие гидролиза в жидких средах, термопластичность позволяют перерабатывать ПГА в специализированные изделия доступными способами из различных фазовых состояний (Tarrahi et al., 2020). Эти полезные свойства в сочетании с биоразрушаемостью и высокой биологической совместимостью выдвигают ПГА в разряд перспективных материалов XXI века и позволяют рассматривать их в качестве конкурента известных биоразлагаемых пластиков (полилактид, полиэтилентерефталат, полиамиды и др.) для применения в различных сферах – от коммунального и сельского хозяйства до фармакологии и биомедицины (Ansari et al., 2021; Hinchliffe et al., 2021).

Ключевая проблема ПГА – снижение стоимости, что возможно главным образом за счет привлечения новых доступных субстратов и штаммов-продуцентов, способных метаболизировать сложные углеродсодержащие соединения. К наиболее перспективным продуцентам ПГА относят штаммы рода *Cupriavidus* (прежние систематические названия *Wautersia*, *Ralstonia*, *Alcaligenes*,

Hydrogenomonas (Vandamme, Coenye, 2004)).

Представителей этого таксона широко используют в научных исследованиях, а также в промышленных процессах, благодаря высокой скорости роста, широкому органотрофному потенциалу и способности синтезировать широкий спектр полимеров различного состава с различными базовыми свойствами. Потенциально в качестве субстратов для синтеза ПГА дикими и генетически модифицированными бактериями *Cupriavidus* применимы смеси $\text{CO}_2/\text{O}_2/\text{H}_2$ и широкий спектр органических соединений с различной степенью восстановленности, энергосодержанием и стоимостью; среди них – индивидуальные соединения, а также комплексные субстраты, включая отходы. При этом из спектра сахаров, утилизация которых у этих микроорганизмов реализуется по пути Этнера-Дудорова, они способны к росту только на фруктозе, при этом достаточно легко подвержены мутациям с образованием глюкозоусваивающих мутантных штаммов (Collins, 1987). Сахаросодержащие отходы промышленности и сельского хозяйства, гидролизаты растительных отходов являются перспективным и доступным субстратом для синтеза ПГА (Dalsasso et al., 2019; Saratale et al., 2021). В качестве потенциальных сахаросодержащих субстратов для производства ПГА исследованы сахарная и тростниковая мелассы (Ertan et al., 2021), гидролизаты древесины (Dietrich et al., 2013), стеблей подсолнечника (Kim et al., 2016), ячменя, мискантуса (Bhatia et al., 2019), соломы пшеницы (Soto et al., 2019), рисовой соломы (Ahn et al., 2016) и др. Эффективный синтез ПГА показан на растительных маслах (Budde et al., 2011; Park, Kim, 2011), фритюрном масле (Pernicova et al., 2019; Flores-Sánchez et al., 2020), низкосортных жирах животного происхождения (Saad et al., 2021), глицерине (отход производства биодизеля) (da Silva et al., 2009) и др.

Цель работы – исследование и масштабирование эффективных процессов биосинтеза ПГА в условиях опытного производства на новых и доступных субстратах, включая отходы техносферы.

Материалы и методы

Исследован штамм из коллекции бактерий лаборатории хемоавтотрофного биосинтеза ИБФ СО РАН *Cupriavidus eutrophus* (C. eutrophus) В 10646. За основу принята среда Шлегеля (Schlegel et al., 1961), представляющая собой сильный фосфатный буфер следующего состава: $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ – 9,1; KH_2PO_4 – 1,5; $\text{MgSO}_4 \times \text{H}_2\text{O}$ – 0,2; $\text{Fe}_3\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,025; NH_4Cl – 1,0 (г/л). Источником железа служил раствор железа лимоннокислого (5 г/л), который вводили из расчета 5 мл/л. Микроэлементы вносили в среду по прописи Хоагленда из расчета 3 мл стандартного раствора на один литр среды. В качестве источника азота использовали NH_4Cl или $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ из расчета 1,0 г на 1,0 г синтезированной биомассы клеток. Стартовая концентрация источника углерода составляла 10–15 г/л.

В качестве С-субстрата исследованы: фруктоза (производства EU, чистота 99 %), глюкоза (производство Китай, чистота 98 %); очищенный глицерин («Corporate Oleon», Швеция). Состав очищенного глицерина: содержание глицерина – 99,3; хлориды – 0,0001; соли (NH_4) – 0,005; Fe – 0,0005; Ar – 0,00004; влажность – 0,09; жирные кислоты и эфиры – 0,25 (% масс.); тяжелые металлы до 0,00005 мкг/г. Сырой глицерин («M.V.R. PINA Consultoria Tecnica», Бразилия), содержание глицерина – 82,07; хлориды – 4,35; метанол – 0,13; зола – 6,59; влажность – 9,88 (% масс.); pH 5,8. Гидролизат клубней топинамбура сорта «Интерес» урожая 2020 года, выращенного на приусадебном участке в окрестностях г. Красноярск; кислотный гидролиз сахаров

проводили при 80 °С, состав гидролизатов: редуцирующие вещества (РВ) 73,2 %, моносахариды 66 % от РВ, глюкоза 7,8 %, фруктоза 58,2 %, подробно описано ранее (Volova et al., 2022); жир из отходов рыбопереработки, извлеченный оптимизированным методом (Kiselev et al., 2025).

Процесс синтеза ПГА реализован на Опытном производстве, его структура, технология ферментации и экстракции полимеров подробно описаны ранее (Киселев и др., 2014). Регистрировали общий урожай биомассы бактерий, внутриклеточное содержание полимера, продуктивность процесса и экономический коэффициент культуры по С-субстрату.

Статистический анализ результатов выполнен общепринятыми методами с использованием стандартного пакета программ Microsoft Excel. Для выявления достоверных отличий влияния типа субстрата на урожай биомассы, продуктивность и экономические коэффициенты использовали однофакторный дисперсионный анализ.

Результаты и обсуждение

Промышленная реализация новых технологий в соответствии с принятыми законами масштабирования требует обязательного прохождения серии последовательных этапов – от камерального до опытного и опытно-промышленного уровня. Масштабные многоцентровые исследования, выполненные в Институте биофизики СО РАН и Сибирском федеральном университете, позволили разработать процессы синтеза ПГА на различных субстратах (Zhila et al., 2021) и реализовать их на камеральном уровне. Среди них – автотрофные процессы биосинтеза ПГА на газовых смесях $\text{CO}_2/\text{O}_2/\text{H}_2$, а также водородсодержащих газовых субстратах, содержащих монооксид углерода, получаемых конверсией

природного газа и газификацией бурых углей, разработанные ИБФ СО РАН совместно с Институтом химии и Институтом физики им. Л.В. Киренского СО РАН (Volova, 2009; Volova et al., 2013). Автотрофный процесс характеризуется независимостью от органических субстратов, позволяет выращивать бактерии без соблюдения правил стерильности, однако требует применения специализированной ферментационной техники с высокими массообменными характеристиками для растворения труднорастворимых водорода и кислорода, а также соблюдение мер безопасности в связи с использованием взрывоопасного субстрата.

В случае применения хорошо растворимых органических субстратов процесс синтеза ПГА более продуктивен и не требует сложного ферментационного оборудования. Процессы синтеза полимеров были реализованы в укрупненном камеральном уровне на фруктозе, а также на более доступной глюкозе специально полученным глюкозоусваивающим мутантным штаммом (Волова и др., 2006; Volova et al., 2006, 2014), а также на отходах и растительных гидролизатах, включая сахарную мелассу и гидролизаты топинамбура (Volova et al., 2022; Kiselev et al., 2022). Появившиеся сообщения о возможности синтеза ПГА на глицерине (крупнотоннажный отход производства биодизеля, получаемого периферификацией низкосортных растительных масел), стимулировали исследования этого нового субстрата. Был проведен скрининг среди имеющихся продуктивных штаммов в коллекции ИБФ СО РАН, исследован и разработан процесс синтеза полимеров не только на очищенном глицерине, но также и на самом дешевом «сыром» глицерине с содержанием примесей до 16 % (Volova et al., 2019a, b). С недавних пор в качестве субстрата для синтеза целевых продуктов, включая ПГА,

рассматривают жировые субстраты. Связано это с тем, что ежегодно в пищевой и перерабатывающей промышленности генерируется порядка 29 млн т отработанного и низкосортного жира, накопление которого создает экологические проблемы и делает необходимым поиск способов утилизации и обезвреживания. Для синтеза ПГА в ИБФ СО РАН исследованы жиросодержащие субстраты различного происхождения – отдельные жирные кислоты (Zhila et al., 2024), подсолнечное и пальмовое масла (Volova et al., 2020), отходы рыбоконсервной промышленности (Kiselev et al., 2025), низкосортные животные жиры (Сапожникова, 2025). Разработанные устойчивые и эффективные процессы исследованы, их реализация в ферментерах объемом от 8–12 до 30 л позволила определить производственные показатели, наработать партии полимеров, изучить их состав и физико-химические свойства, получить исходные данные для последующего масштабирования.

Наиболее результативные процессы, полученные при использовании различных углеродных субстратов для синтеза полимеров (ПГА), масштабированы и исследованы в условиях Опытного производства. Опытное производство (ОП) является обязательным этапом в процессе разработки и реализации новой технологии, занимает промежуточное положение между лабораторно-камеральным и опытно-промышленным уровнями и необходимо для последующей реализации промышленного производства. Исследование технологии в условиях ОП позволяет уточнить физико-химические параметры процесса ферментации, составить материально-энергетический баланс, разработать технологический регламент и получить партии продукта, необходимые для проведения комплекса необходимых испытаний. Опытное производство разрушаемых ПГА,

уникальное для РФ, создано и функционирует в Сибирском федеральном университете (Киселев и др., 2014). Технологическая часть проекта ОП разработана Е. Г. Киселевым (Киселев, 2012; Киселев и др., 2012); проект прошел государственную экспертизу (положительное заключение экспертизы № 24–1–50196–12). Опытное производство введено в строй в 2014 г.

Масштабирована и исследована серия процессов синтеза ПГА с использованием следующих углеродных субстратов: кристаллических сахаров (фруктоза, глюкоза), гидролизатов клубней топинамбура, очищенного и «сырого» глицерина, жировых отходов рыбопереработки, полученных из крупнотоннажных отходов, образующихся при переработке кильки балтийской и скумбрии атлантической. Процесс в условиях Опытного производства включал получение инокулята из музейной культуры и наращивание его в посевном ферментере объемом 30 л в течение 10–12 ч на полной питательной среде. При достижении требуемой концентрации клеток в культуре посевной материал по стерильной линии перекачивали из посевного ферментера в производственный ферментер объемом 150 л, который содержит 50 л питательной солевой среды, не содержащей источника азота. Общая длительность процесса выращивания бактерий в производственном ферментере составляла в зависимости от типа исследуемого С-субстрата от 30 до 60 ч. Процесс реализуется в две стадии. На первой стадии рост бактерий лимитировали дефицитом азота, подача которого в ферментер осуществлялась насосом-дозатором в непрерывном режиме и составляла 50 % от физиологической потребности клеток (0,5 г/г синтезированной биомассы). Все необходимые компоненты питательной среды, а также исследуемый С-субстрат и стерильный воздух подаются

в ферментер в зависимости от изменения концентрации биомассы (X , г/л). На этом этапе имело место как деление клеток, несмотря на лимитированный рост бактерий, при котором удельная скорость роста клеток постепенно снижается, так и накопление полимера в клетках. В конце этапа полученный урожай биомассы клеток составлял по исследованным вариантам порядка 70–90 г/л, внутриклеточная концентрация полимера – на уровне 40–50 %. На второй стадии процесс продолжают в безазотной среде (дефицит азота – фактор, обеспечивающий суперпродукцию ПГА у бактерий исследуемого таксона *Cupriavidus*). В течение этой стадии деление клеток постепенно прекращается, удельная скорость роста падает. В клетках происходило накопление ПГА в результате преобразования и полимеризации метаболитов, образованных на первой стадии процесса. Увеличение показателя общего урожая биомассы в культуре на этом этапе отражает главным образом увеличение внутриклеточного пула полимера. На этой стадии закономерно падает потребление углеродного субстрата клетками, равно как и потребности в кислороде, их подачу в ферментер сокращают по ходу реализации этапа. Полученную на стадии ферментации культуру объемом до 80–100 л концентрируют на ультрафильтрационной установке и высушивают в лиофильной сушилке до остаточной влажности 5–7 %, после чего она поступает в блок экстракции и очистки полимера. Выделенный и высушенный полимер анализируют и затаривают в полиэтиленовые пакеты для последующих исследований и переработки в специализированные полимерные изделия.

Результаты сравнительного анализа продукционных показателей синтеза полимеров на различных субстратах и их удельных затрат иллюстрирует рис. 1.

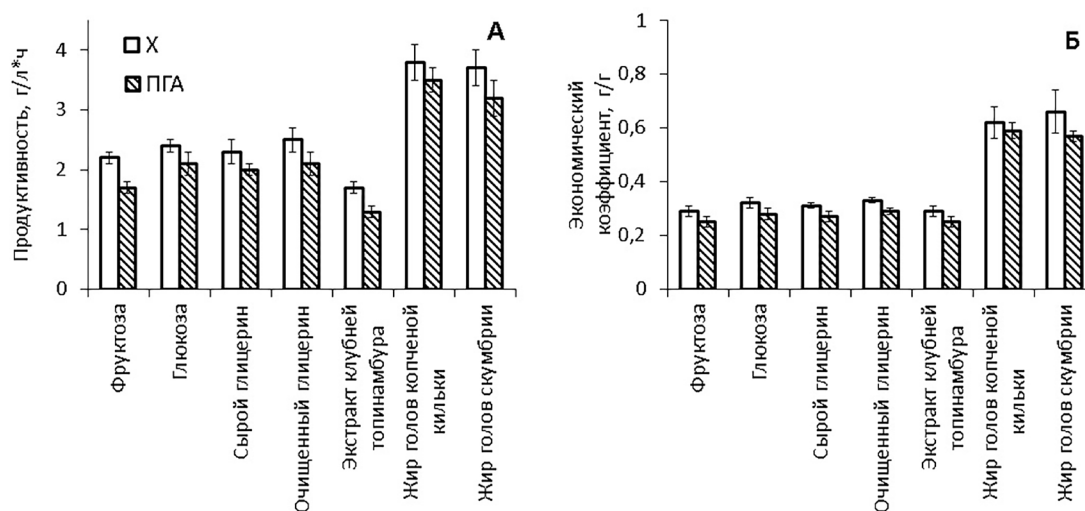


Рис. 1. Продукционные характеристики процесса синтеза ПГА бактериями *C. eutropha* B 10646 на различных субстратах. А – продуктивность процесса; Б – экономический коэффициент

Fig. 1. Production characteristics of the PHA synthesis by *C. eutropha* B 10646 bacterium on various substrates. A – process productivity; B – yield coefficient

Процесс культивирования микроорганизмов в режиме синтеза резервных ПГА установлен исходя из ранее полученных данных о его динамике. Процесс останавливали при достижении внутриклеточной концентрации полимера порядка 70–80 % к абсолютно сухой биомассе (АСБ) к середине стационарной фазы развития культуры. Продолжение процесса не целесообразно, так как в поздней стационарной фазе активизируются процессы эндогенного распада полимера, и его концентрация резко снижается. Естественно, что длительность активного периода накопления полимера в клетках зависит от условий процесса и типа субстрата, которые влияют на удельную скорость роста клеток и активность ферментов синтеза ПГА. Длительность исследованных процессов синтеза ПГА на различных субстратах варьировала и определялась накоплением полимера в клетках порядка 80 %, составив для сахаров, гидролизата топинамбура и глицерина 60 ч, для жировых отходов рыбопереработки 30 ч, т.е. вдвое короче. Максимальный урожай био-

массы бактерий получен на глюкозе и очищенном глицерине (150–160 г/л) и несколько ниже – на остальных субстратах (120–130 г/л). С учетом сопоставимого выхода ПГА и различной длительности процесса продуктивность исследованных бактерий *C. eutropha* по урожаю биомассы (P_x , г/л·ч) и полимеру ($P_{\text{ПГА}}$, г/л·ч) варьировала (рис. 1А). Самые высокие показатели продуктивности получены при использовании жировых отходов рыбопереработки, соответственно, 3,7–3,8 и 3,2–3,5 г/л·ч, что превышает результаты, полученные на всех остальных субстратах, в 1,5 раза.

Оценка эффективности биотехнологического получения целевых продуктов включает не только производственные показатели выхода продукта. Важным показателем служит эффективность трансформации субстрата в получаемый продукт, так как сырьевые затраты напрямую влияют на экономику процесса. Показателем этого служат удельные затраты субстрата на получаемый продукт, выраженные через экономический коэффициент культуры (Y , г/г) – удельный выход про-

дукта с единицы субстрата. Сравнительный анализ экономических коэффициентов бактерий *C. eutropha* по урожаю биомассы (Y_x , г/г) и полимеру ($Y_{\text{ПГА}}$, г/г) показал, что самые высокие выходы получены также на жировых субстратах, соответственно, 0,62–0,66 и 0,57–0,59 г/г (рис. 1Б). Это в два раза превышает полученные значения экономических коэффициентов при использовании для синтеза ПГА сахаросодержащих субстратов и глицерина. Результаты подтверждают сложившиеся представления о том, что жировые субстраты различной природы (жирные кислоты, растительные и животные жиры) в силу высокой восстановленности и высокого содержания углерода имеют более высокие экономические коэффициенты по субстрату (до 0,7–0,8 г/г) по сравнению с сахарами (0,3–0,4 г/г) (Jiang et al., 2016). Обработка результатов с использованием дисперсионного анализа ANOVA подтвердила, что отличия показателей между исследованными субстратами достоверны ($p < 0,05$). Самые высокие результаты синтеза ПГА и эффективности усвоения субстрата получены при использовании жировых отходов рыбопереработки.

Следует отметить высокую эффективность превращения углеродного субстрата

в получаемый целевой продукт (разрушаемые ПГА) при использовании для синтеза ПГА жировых отходов рыбопереработки – нового крупнотоннажного и возобновляемого субстрата. Исходя из экспериментально полученных значений экономического коэффициента на исследованных видах С-субстрата, на синтез 1,3 кг биомассы бактерий расходуется около 2,0 кг жирового субстрата. При внутриклеточном содержании ПГА 75 ± 5 % удельные затраты на синтез полимера не превышают 2,5 кг/кг. Это значительно меньше по сравнению с показателями, получаемыми в процессах на глюкозе, гидролизатах и глицерине, когда экономический коэффициент по углеродному субстрату составляет 0,30–0,33 кг/кг, и на 1,0 кг биомассы с аналогичным содержанием полимера расходуется до 4,0 кг С-субстрата.

Свойства синтезированных образцов ПГА представлены в табл. 1. Синтезированные образцы полимеров по своему составу представляют поли-3-гидроксibuтират (П(ЗГБ)), с минорными включениями мономеров валериановой и гексановой кислоты у образцов, полученных с использованием отходов рыбопереработки.

Анализ молекулярно-массовых характеристик показал выраженную зависимость параметра

Таблица 1. Физико-химические свойства ПГА синтезированных на разных субстратах

Table 1. Physicochemical properties of PHAs synthesized on different substrates

Наименование / субстрат	M_n , кДа	M_w , кДа	D	$T_{\text{плав}}$, °C	$T_{\text{дестр}}$, °C	C_x , %
П(ЗГБ) / Фруктоза	247±5	692±70	2,8±0,1	177±1	298±5	74
П(ЗГБ) / Глюкоза	256±8	744±60	2,7±0,2	178±1	299±4	72
П(ЗГБ) / Сырой глицерин	108±6	372±90	3,6±0,2	174±2	295±4	52
П(ЗГБ) / Очищенный глицерин	106±4	397±70	3,7±0,1	176±1	293±3	53
П(ЗГБ) / Экстракт клубней топинамбура	111±9	430±11	4,0±0,1	171±2	285±4	72
П(ЗГБ) / Жир голов копченой кильки	130±5	484±60	3,7±0,2	167±1	284±5	47
П(ЗГБ) / Жир голов скумбрии	125±4	477±80	3,8±0,1	168±1	275±4	48

Примечание: M_n – среднечисловая молекулярная масса; M_w – средневесовая молекулярная масса; D – коэффициент полидисперсности; $T_{\text{плав}}$ – температура плавления; $T_{\text{дестр}}$ – температура деструкции; C_x – степень кристалличности.

тров полимера от природы источника углерода. Наиболее высокие значения среднemasсовой молекулярной массы (M_n) были зафиксированы при культивировании продуцента на классических углеводных субстратах – фруктозе (692 ± 70 кДа) и глюкозе (744 ± 60 кДа), что обеспечило получение образцов с относительно низким индексом полидисперсности 2,7–2,8. Использование более дешевых и доступных промышленных отходов, таких как сырой глицерин и жиры голов рыб (кильки и скумбрии), привело к закономерному снижению молекулярной массы П(ЗГБ) до диапазона 372–484 кДа. При этом очистка сырого глицерина способствовала росту M_n с 372 ± 90 до 397 ± 70 кДа и сужению молекулярно-массового распределения, что указывает на частичное нивелирование ингибирующего действия примесей.

Важным технологическим аспектом полученных полимеров является их термическое поведение, определяющее возможности последующей переработки в изделия. Для всех исследованных образцов П(ЗГБ) характерно узкое «технологическое окно», обусловленное близостью температур плавления ($T_{\text{плав}}$) $167\text{--}178^\circ\text{C}$ и термической деструкции ($T_{\text{дестр}}$) $275\text{--}299^\circ\text{C}$. Образцы, синтезированные на сахарах, продемонстрировали наибольшую термическую стабильность, сохраняя структуру вплоть до $298\text{--}299^\circ\text{C}$. Использование липидных субстратов (рыбных жиров) привело к смещению начала деструкции полимера в область более низких температур $275\text{--}284^\circ\text{C}$. Тем не менее показатели степени кристалличности (C_x) полимеров, полученных на альтернативных субстратах, в частности 72 % для экстракта топинамбура и 53 % для очищенного глицерина, подтверждают принципиальную возможность эффективной утилизации данных отходов для получения целевого биопластика с удовлетворительными физико-механическими свойствами.

В целом полученные результаты синтеза ПГА в масштабированном до опытного уровня варианте биотехнологического процесса сопоставимы с известными продуктивными процессами синтеза ПГА на сахаросодержащих гидролизатах и превосходят все известные данные, полученные при использовании глицерина (Wen et al., 2020; de Oliveira Schmidt et al., 2022; Koller, Obrůca, 2022) и жировых субстратов, включая отходы рыбопереработки (Loan et al., 2022; Ehsan-nasab et al., 2026).

Уникальный комплекс физико-химических свойств, синергетически сочетающих экологическую безопасность и технологическую пластичность, обуславливает перспективы практического внедрения технологии микробного синтеза ПГА. С позиций концепции циркулярной экономики данная технология позволяет утилизировать возобновляемые субстраты (сельскохозяйственные и пищевые отходы), снижая углеродный след производств. Высокая биосовместимость макромолекул ПГА открывает широкие возможности для их применения в биомедицине: от абсорбируемых шовных материалов до матриц для тканевой инженерии. Коммерческий потенциал технологии подтверждается высокой динамикой мирового рынка ПГА, объем которого, по прогнозам аналитических агентств, увеличится со 123,8 млн долл. США в 2025 г. до 265,2 млн долл. США к 2030 г. при совокупном среднем темпе годового роста 16,5 %. Столь интенсивный рост делает масштабирование биосинтеза ПГА стратегически важным направлением для создания конкурентоспособных упаковочных и конструкционных биоматериалов нового поколения (Globe Newswire).

Заключение

Исследованы процессы синтеза разрушаемых ПГА с использованием в качестве

единственного углеродного субстрата гидролизатов клубней топинамбура, глицерина различной очистки и жировых отходов рыбопереработки в сопоставлении с общепринятыми фруктозой и глюкозой, масштабированные в условиях опытного производства в ферментере объемом 150 л. На всех субстратах получены высокие выходы полимера (75 ± 5 %) при различных показателях продуктивности и эффективности использования

C-субстрата. Самые высокие показатели продуктивности по общему урожаю биомассы и полимера и затратам субстрата получены при использовании жировых отходов рыбопереработки, которые превосходят результаты на всех остальных субстратах от 1,5 до 2,0 раз. Полученные результаты являются основой разработки Исходных данных и последующего масштабирования биосинтеза полимеров до опытно-промышленного уровня.

Список литературы / References

Волова Т. Г., Войнов Н. А., Муратов В. С., Бубнов Н. В., Гурулев К. В., Калачева Г. С., Горбунова Н. В., Плотников В. Ф., Жила Н. О., Шишацкая Е. И., Беляева О. Г., Кожевников И. В. (2006) Опытное производство разрушаемых биополимеров. *Биотехнология*, 6: 28–34 [Volova T. G., Voinov N. A., Muratov V. S., Bubnov N. V., Gurulev K. V., Kalacheva G. S., Gorbunova N. V., Plotnikov V. F., Zhila N. O., Shishatskaya E. I., Belyayeva O. G. (2006) Pilot production of biodegradable polymers. *Biotechnology in Russia*, 6: 38–47]

Киселев Е. Г. (2012) *Технико-технологические основы биосинтеза резервных полигидроксисалканоатов водородными бактериями. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата технических наук*. Красноярск, 19 с. [Kiselev E. G. (2012) *Technical and technological principles of the biosynthesis of storage polyhydroxyalkanoates by hydrogen bacteria. Abstract of a dissertation for the degree of Candidate of Technical Sciences*. Krasnoyarsk, 19 p. (in Russian)]

Киселев Е. Г., Шишацкий О. Н., Сински Э. Дж. (2012) Технико-технологические основы производства разрушаемых полигидроксисалканоатов. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 5(3): 300–310 [Kiselev E. G., Shishatsky O. N., Sinskey A. J. (2012) Technical and technological foundation of the production of degradable polyhydroxyalkanoates. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 5(3): 300–310 (in Russian)]

Киселев Е. Г., Демиденко А. В., Барановский С. В., Волова Т. Г. (2014) Масштабирование технологии синтеза биodeградируемых полигидроксисалканоатов в условиях опытного производства. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 7(2): 134–147 [Kiselev E. G., Demidenko A. V., Baranovskiy S. V., Volova T. G. (2014) Scaling of biodegradable polyhydroxyalkanoates synthesis technology in pilot production conditions. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 7(2): 134–147 (in Russian)]

Сапожникова К. Ю. (2025) Оценка низкосортных животных жиров в качестве нового субстрата для биосинтеза разрушаемых биопластиков. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 18(4): 423–431 [Sapozhnikova K. Yu. (2025) Evaluation of low-grade animal fats as a novel substrate for the biosynthesis of degradable bioplastics. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 18(4): 423–431 (in Russian)]

- Ahn J., Jho E.H., Nam K. (2016) Effect of acid-digested rice straw waste feeding methods on the 3HV fraction of bacterial poly(3-hydroxybutyrate-co-3-hydroxyvalerate) production. *Process Biochemistry*, 51(12): 2119–2126
- Ansari S., Sami N., Yasin D., Ahmad N., Fatma T. (2021) Biomedical applications of environmental friendly poly-hydroxyalkanoates. *International Journal of Biological Macromolecules*, 183: 549–563
- Bhatia S.K., Gurav R., Choi T.R., Jung H.R., Yang S.Y., Moon Y.M., Song H.S., Jeon J.M., Choi K.Y., Yang Y.H. (2019) Bioconversion of plant biomass hydrolysate into bioplastic (polyhydroxyalkanoates) using *Ralstonia eutropha* 5119. *Bioresource Technology*, 271: 306–315
- Budde C.F., Riedel S.L., Hübner F., Risch S., Popović M.K., Rha C., Sinskey A.J. (2011) Growth and polyhydroxybutyrate production by *Ralstonia eutropha* in emulsified plant oil medium. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 89(5): 1611–1619
- Collins S.H. (1987) Choice of substrate in polyhydroxybutyrate synthesis. *Special Publications of the Society for General Microbiology*, 21: 161–168
- Dalsasso R.R., Pavan F.A., Bordignon S.E., de Aragão G.M. F., Poletto P. (2019) Polyhydroxybutyrate (PHB) production by *Cupriavidus necator* from sugarcane vinasse and molasses as mixed substrate. *Process Biochemistry*, 85: 12–18
- da Silva G.P., Mack M., Contiero J. (2009) Glycerol: a promising and abundant carbon source for industrial microbiology. *Biotechnology Advances*, 27(1): 30–39
- de Oliveira Schmidt V.K., Santos E.F. d., de Oliveira D., Ayub M.A. Z., Cesca K., Cortivo P.R. D., de Andrade C.J., Hickert L.R. (2022) Production of polyhydroxyalkanoates by *Bacillus megaterium*: prospecting on rice hull and residual glycerol potential. *Biomass*, 2(4): 412–425
- Dietrich D., Illman B., Crooks C. (2013) Differential sensitivity of polyhydroxyalkanoate producing bacteria to fermentation inhibitors and comparison of polyhydroxybutyrate production from *Burkholderia cepacia* and *Pseudomonas pseudoflava*. *BMC Research Notes*, 6(1): 219
- Ehsan-nasab Z., Taheri A., Dehghani Soufi M. (2026) Valorization of fishmeal wastewater for polyhydroxyalkanoate (PHA) production by *Bacillus cereus*: process optimization and scale-up. *Polymers*, 18(9): 1044
- Ertan F., Keskinler B., Tanriseven A. (2021) Exploration of *Cupriavidus necator* ATCC 25207 for the production of poly(3-hydroxybutyrate) using acid treated beet molasses. *Journal of Polymers and the Environment*, 29(7): 2111–2125
- Flores-Sánchez A., Rathinasabapathy A., del Rocío López-Cuellar M., Vergara-Porras B., Pérez-Guevara F. (2020) Biosynthesis of polyhydroxyalkanoates from vegetable oil under the co-expression of *fadE* and *phaJ* genes in *Cupriavidus necator*. *International Journal of Biological Macromolecules*, 164: 1600–1607
- Globe Newswire. Polyhydroxyalkanoate industry research report 2025: market to surge to \$ 265 million at a CAGR of 16.5 % by 2030 – opportunities in emergence of new raw materials and growth in Asia-Pacific. URL: https://finance.yahoo.com/news/polyhydroxyalkanoate-industry-research-report-2025-103200087.html?guccounter=1&guce_referrer=aHR0cHM6Ly93d3cuZ29vZ2x1LmNvbS8&guce_referrer_sig=AQAAAH6cXot3xAgAvf8q6IaRtb8MfRTzdifPwJCzGW7dzBBYwVwYHapJVJdL4-V40crEHZTUsX92tNCt_nfJ6KZv-GEqld3EFJlyUOryMqPJS5bSsYR2CnMNJxLERQjrM4rgzwwNKUjkFvsf9j_Kcn7SDuBih0Yh2FmAcyt8ILkzQ55S (Date of access 30.05.2026)

- Hinchliffe J.D., Parassini Madappura A., Syed Mohamed S.M. D., Roy I. (2021) Biomedical applications of bacteria-derived polymers. *Polymers*, 13(7): 1081
- Huang L., Chen Z., Wen Q., Ji Y., Wu Z., Lee D.J. (2020) Toward flexible regulation of polyhydroxyalkanoate composition based on substrate feeding strategy: insights into microbial community and metabolic features. *Bioresource Technology*, 296: 122369
- Jiang G., Hill D.J., Kowalczyk M., Johnston B., Adamus G., Irorere V., Radecka I. (2016) Carbon sources for polyhydroxyalkanoates and an integrated biorefinery. *International Journal of Molecular Sciences*, 17(7): 1157
- Kim H.S., Oh Y.H., Jang Y.A., Kang K.H., David Y., Yu J.H., Song B.K., Choi J.I., Chang Y.K., Joo J.C., Park S.J. (2016) Recombinant *Ralstonia eutropha* engineered to utilize xylose and its use for the production of poly(3-hydroxybutyrate) from sunflower stalk hydrolysate solution. *Microbial Cell Factories*, 15(1): 95
- Kiselev E.G., Demidenko A.V., Zhila N.O., Shishatskaya E.I., Volova T.G. (2022) Sugar beet molasses as a potential C-substrate for PHA production by *Cupriavidus necator*. *Bioengineering*, 9(4): 154
- Kiselev E.G., Demidenko A.V., Zhila N.O., Volkov V.V., Volova T.G. (2025) Waste fish oil is a promising substrate for productive synthesis of degradable polyhydroxyalkanoates. *Journal of Polymers and the Environment*, 33(2): 1022–1034
- Koller M., Mukherjee A. (2020) Polyhydroxyalkanoates—linking properties, applications, and end-of-life options. *Chemical and Biochemical Engineering Quarterly*, 34(3): 115–129
- Koller M., Obruča S. (2022) Biotechnological production of polyhydroxyalkanoates from glycerol: a review. *Biocatalysis and Agricultural Biotechnology*, 42: 102333
- Loan T.T., Trang D.T. Q., Huy P.Q., Ninh P.X., Van Thuoc D. (2022) A fermentation process for the production of poly(3-hydroxybutyrate) using waste cooking oil or waste fish oil as inexpensive carbon substrate. *Biotechnology Reports*, 33: e00700
- Mannina G., Presti D., Montiel-Jarillo G., Suárez-Ojeda M. E. (2019) Bioplastic recovery from wastewater: a new protocol for polyhydroxyalkanoates (PHA) extraction from mixed microbial cultures. *Bioresource Technology*, 282: 361–369
- Park D.H., Kim B.S. (2011) Production of poly(3-hydroxybutyrate) and poly(3-hydroxybutyrate-co-4-hydroxybutyrate) by *Ralstonia eutropha* from soybean oil. *New Biotechnology*, 28(6): 719–724
- Pernicova I., Kucera D., Nebesarova J., Kalina M., Novackova I., Koller M., Obruča S. (2019) Production of polyhydroxyalkanoates on waste frying oil employing selected *Halomonas* strains. *Bioresource Technology*, 292: 122028
- Saad V., Gutschmann B., Grimm T., Widmer T., Neubauer P., Riedel S.L. (2021) Low-quality animal by-product streams for the production of PHA-biopolymers: fats, fat/protein-emulsions and materials with high ash content as low-cost feedstocks. *Biotechnology Letters*, 43(3): 579–587
- Saratale R. G., Cho S. K., Saratale G. D., Kadam A. A., Ghodake G. S., Kumar M., Bharagava R. N., Kumar G., Kim D. S., Mulla S. I., Shin H. S. (2021) A comprehensive overview and recent advances on polyhydroxyalkanoates (PHA) production using various organic waste streams. *Bioresource Technology*, 325: 124685
- Schlegel H. G., Kaltwasser H., Gottschalk G. (1961) A submersion method for culture of hydrogen-oxidizing bacteria: growth physiological studies. *Archiv für Mikrobiologie*, 38: 209–222

- Soto L. R., Byrne E., van Niel E. W. J., Sayed M., Villanueva C. C., Hatti-Kaul R. (2019) Hydrogen and polyhydroxybutyrate production from wheat straw hydrolysate using *Caldicellulosiruptor* species and *Ralstonia eutropha* in a coupled process. *Bioresource Technology*, 272: 259–266
- Tarrahi R., Fathi Z., Seydibeyoğlu M. Ö., Doustkhah E., Khataee A. (2020) Polyhydroxyalkanoates (PHA): from production to nanoarchitecture. *International Journal of Biological Macromolecules*, 146: 596–619
- Vandamme P., Coenye T. (2004) Taxonomy of the genus *Cupriavidus*: a tale of lost and found. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 54(6): 2285–2289
- Volova T. G. (2009) *Hydrogen-based biosynthesis*. New York, Nova Science Publishers Inc., 287 p.
- Volova T. G., Trusova M. Y., Kalacheva G. S., Kozhevnikov I. V. (2006) Physiological-biochemical properties and the ability to synthesize polyhydroxyalkanoates of the glucose-utilizing strain of the hydrogen bacterium *Ralstonia eutropha* B 8562. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 73(2): 429–433
- Volova T. G., Kiselev E. G., Shishatskaya E. I., Zhila N. O., Boyandin A. N., Syrvacheva D. A., Vinogradova O. N., Kalacheva G. S., Vasiliev A. D., Peterson I. V. (2013) Cell growth and accumulation of polyhydroxyalkanoates from CO₂ and H₂ of a hydrogen-oxidizing bacterium, *Cupriavidus eutrophus* B-10646. *Bioresource Technology*, 146: 215–222
- Volova T., Kiselev E., Vinogradova O., Nikolaeva E., Chistyakov A., Sukovaty A., Shishatskaya E. (2014) A glucose-utilizing strain, *Cupriavidus eutrophus* B-10646: growth kinetics, characterization and synthesis of multicomponent PHAs. *PLoS ONE*, 9(2): e87551
- Volova T., Demidenko A., Kiselev E., Baranovskiy S., Shishatskaya E., Zhila N. (2019a) Polyhydroxyalkanoate synthesis based on glycerol and implementation of the process under conditions of pilot production. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 103(1): 225–237
- Volova T., Kiselev E., Zhila N., Shishatskaya E. (2019b) Synthesis of polyhydroxyalkanoates by hydrogen-oxidizing bacteria in a pilot production process. *Biomacromolecules*, 20(9): 3261–3270
- Volova T., Sapozhnikova K., Zhila N. (2020) *Cupriavidus necator* B-10646 growth and polyhydroxyalkanoates production on different plant oils. *International Journal of Biological Macromolecules*, 164: 121–130
- Volova T. G., Kiselev E. G., Demidenko A. V., Zhila N. O., Nemtsev I. V., Lukyanenko A. V. (2022) Production and properties of microbial polyhydroxyalkanoates synthesized from hydrolysates of Jerusalem artichoke tubers and vegetative biomass. *Polymers*, 14(1): 132
- Wen Q., Liu B., Li F., Chen Z. (2020) Substrate strategy optimization for polyhydroxyalkanoates producing culture enrichment from crude glycerol. *Bioresource Technology*, 311: 123516
- Zhila N. O., Sapozhnikova K. Y., Kiselev E. G., Vasiliev A. D., Nemtsev I. V., Shishatskaya E. I., Volova T. G. (2021) Properties of degradable polyhydroxyalkanoates (PHAs) synthesized by a new strain, *Cupriavidus necator* IBP/SFU-1, from various carbon sources. *Polymers*, 13(18): 3142
- Zhila N. O., Sapozhnikova K. Y., Kiselev E. G., Shishatskaya E. I., Volova T. G. (2024) Biosynthesis of polyhydroxyalkanoates in *Cupriavidus necator* B-10646 on saturated fatty acids. *Polymers*, 16(9): 1294

EDN: VXDNCO

УДК 613.27:543.635.353:543.544.3

Contents of Eicosapentaenoic and Docosahexaenoic Acids in Commercial Dietary Supplements

Michail I. Gladyshev^{a, b*} and Nadezhda N. Sushchik^{a, b}

^a*Institute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*
^b*Siberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 08.06.2025, received in revised form 15.09.2025, accepted 22.09.2025, published online 20.11.2025

Abstract. Using gas chromatography-mass spectrometry, the contents of eicosapentaenoic acid (20:5n-3, EPA) and docosahexaenoic acid (22:6n-3, DHA) were quantified in 15 commercially available soft gel capsules from 13 Russian and 2 international manufacturers. Comparison of the analytical results with the label information revealed that the actual EPA and DHA contents matched the labeled amounts in two cases only. In all the other cases, the measured contents ranged from 16 % to 85 % of the stated quantities. Therefore, it is recommended to verify the EPA and DHA contents of commercial soft gel capsules – biologically active dietary supplements – before consumption for preventive, health-promoting, or research purposes.

Keywords: eicosapentaenoic acid, docosahexaenoic acid, biologically active dietary supplements.

Acknowledgements. The work was supported by Federal Tasks for Institute of Biophysics SB RAS No. FWES-2024–0024.

Citation: Gladyshev M. I., Sushchik N. N. Contents of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids in commercial dietary supplements. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 358–367. EDN: VXDNCO



Содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в коммерческих пищевых добавках

М. И. Гладышев^{а, б}, Н. Н. Сущик^{а, б}

^аИнститут биофизики СО РАН

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^бСибирский федеральный университет

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. Методом газовой хроматографии – хромато-масс-спектрометрии проанализировано содержание эйкозапентаеновой кислоты (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновой кислоты (22:6n-3, ДГК) в 15 различных препаратах (желатиновых капсулах) от 13 российских и 2 иностранных производителей. Сравнение результатов анализов с информацией, заявленной на этикетках, показало, что лишь в двух случаях количество ЭПК или ДГК, обозначенное на этикетках, соответствовало их содержанию в препаратах, тогда как в остальных оно колебалось от 16 до 85 % от заявленного значения. Таким образом, перед употреблением коммерческих препаратов – биологически активных добавок в виде капсул для профилактических, оздоровительных и научных целей, рекомендуется перепроверка содержания в них ЭПК и ДГК.

Ключевые слова: эйкозапентаеновая кислота, докозагексаеновая кислота, биологически активные добавки.

Благодарности. Работа выполнялась в рамках государственного задания Институту биофизики СО РАН № FWES-2024–0024.

Цитирование: Гладышев М. И. Содержание эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот в коммерческих пищевых добавках / М. И. Гладышев, Н. Н. Сущик // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 358–367. EDN: VXDNC0

Введение

Полиненасыщенные длинноцепочечные жирные кислоты (ПНЖК) семейства омега-3, а именно эйкозапентаеновая кислота (20:5n-3, ЭПК) и докозагексаеновая кислота (22:6n-3, ДГК), как известно, играют важную роль в организме животных и человека, участвуя в обеспечении нормального функционирования органов и тканей, в том числе сердечно-сосудистой и нервной системы (Adkins, Kelley, 2010; Calder, 2018; Bernasconi et al., 2021; Harris et al., 2021; McBurney et al., 2021; Yuan et al., 2021; Petermann et al., 2022). Основную часть ЭПК и ДГК чело-

век получает с пищей, а именно с рыбой и морепродуктами (Robert, 2006; Adkins, Kelley, 2010; Tacon, Metian, 2013; Gladyshev et al., 2015; Gladyshev, Sushchik, 2019; Tocher et al., 2019; Hamilton et al., 2020). Всемирная организация здравоохранения, ряд национальных медицинских организаций для профилактики сердечно-сосудистых заболеваний рекомендуют ежедневное персональное потребление 0,5–1,0 г ЭПК+ДГК (Harris et al., 2009; Kris-Etherton et al., 2009; Casula et al., 2013; Nagasaka et al., 2014; Calder, 2018; Tocher et al., 2019; Vianna et al., 2020; Yuan et al., 2021).

В последние десятилетия значительным источником ЭПК и ДГК для человека стали пищевые добавки «рыбьего жира», вырабатываемые в основном из морских рыб, криля и культур микроорганизмов и выпускаемые чаще всего в форме гелевых капсул как биологически активные добавки (БАД) и лекарственные препараты (Kleiner et al., 2015; Лопатин, Фетисова, 2018; Сусеков, 2020; Bannenberg et al., 2020). Поскольку в глобальном масштабе менее 5 % населения получает с пищей достаточное количество ЭПК и ДГК (Bannenberg et al., 2020), их дозированное потребление в виде БАД, очевидно, имеет свои преимущества. Однако во всем мире остро стоит проблема несоответствия содержания ЭПК и ДГК, заявленного производителем на этикетке препарата, и их реальным содержанием в капсулах (Kleiner et al., 2015; Bannenberg et al., 2020). В России бурно развивающийся рынок фармакологических препаратов и лекарственных форм ЭПК и ДГК, ежегодно получающий их новые наименования, также требует определенного контроля для более обоснованного выбора тех или иных капсул к применению в оздоровительных целях (Круглова, Давидян, 2017).

Таким образом, целью нашей работы был анализ состава и содержания жирных кислот (ЖК), включая ЭПК и ДГК, в коммерческих препаратах БАД различных российских производителей и сравнение полученных результатов с информацией, заявленной на этикетках.

Материалы и методы

Для анализа было закуплено 15 различных препаратов от 13 российских и 2 иностранных производителей. Все они были зашифрованы под порядковыми номерами, как это принято в научной литературе во избежание конфликта интересов. Препараты россий-

ских производителей обозначены номерами с 1 по 13, иностранные препараты имели номера 14 и 15.

Для анализа каждого препарата было отобрано по 3 капсулы. Каждую из капсул нумеровали, взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. Затем прокалывали гелевую оболочку капсул с помощью микрошприца, отбирали из них по 8–10 мг содержимого. Отобранную аликвоту помещали в предварительно взвешенную стеклянную колбу и взвешивали на аналитических весах с точностью до 0,1 мг. Вскрытые капсулы опорожняли от содержимого. Пустую оболочку капсулы промывали несколько раз этиловым спиртом, подсушивали при 40 °С и взвешивали. Массу внутреннего содержимого капсул рассчитывали как разницу между массой целой капсулы и массой её промытой и подсушенной оболочки. Следует отметить, что в некоторых случаях (препараты № 4 и 5) общая масса капсулы была заметно меньше, на 13,5 %, а для препарата № 1 – больше на 38,4 % заявленной на этикетке.

К взвешенным пробам содержимого капсул добавляли аликвоты растворенного в хлороформе внутреннего стандарта, а именно метиловые эфиры 19:0 и 21:0 ЖК (Sigma-Aldrich, США) с концентрацией обоих веществ 1 мг/мл. Поскольку подавляющее большинство содержимого капсул было смесью рыбьего и иного жира, т.е., триацилглицеринов, проводили его метанолит по двухступенчатой схеме (Gladyshev et al., 2020). Первоначально выполняли гидролиз смеси в метанольном растворе гидроксида натрия, 8 мг/мл, при рефраксе под обратными холодильниками в течение 10 мин при 90 °С. Затем в смесь добавляли 3 % метанольный раствор H_2SO_4 до формирования кислой реакции и выдерживали 12 мин при 90 °С под обратными холодильниками. Метиловые эфиры жир-

ных кислот (МЭЖК) извлекали из реакционной смеси экстракцией, после добавления 5–6 мл 1 % раствора NaCl и 5–10 мл гексана. Смесь интенсивно встряхивали в течение 2–3 мин, полученную гексановую фазу, содержащую МЭЖК, промывали солевым раствором и осушали пропусканием через безводный Na₂SO₄. Затем гексан удаляли из раствора под вакуумом при 35 °С.

Анализы МЭЖК выполняли на газовом хроматографе с масс-спектрометрическим детектором (6890/5975С, Agilent Technologies, США). Условия анализа подробно описаны ранее (Gladyshev et al., 2020). Пики МЭЖК на хроматограммах идентифицировали по полученным масс-спектрам, сравнением со спектрами, имеющимися в базе данных NIST-2005 (Agilent Technologies, США), а также сравнением времен удерживания с таковы-

ми стандартов (Supelco, США). Количественное содержание индивидуальных ЖК (мг/г содержимого капсулы) определяли вычислением относительно площадей пиков внутренних стандартов, 19:0 и 21:0 ЖК.

Содержание ЭПК и ДГК (мг) на 1 капсулу каждого препарата рассчитывали на основе известных данных о содержании ЭПК и ДГК на единицу массы содержимого капсулы.

Результаты

Среднее содержание ЭПК на 1 капсулу БАД существенно варьировало – от 20 до 689 мг, а среднее содержание ДГК – от 17 до 222 мг (табл.). Минимальные значения обеих ПНЖК отмечены для капсул препарата № 13, а максимальные – для капсул препарата № 15. Таким образом, препараты № 13 и № 15 содержали минимальную и максимальную

Таблица. Среднее содержание (мг, ± стандартная ошибка; число измерений $n = 6$) эйкозапентаеновой (ЭПК) и докозагексаеновой (ДГК) кислоты в 1 капсуле различных производителей № 1 – № 15, содержание, заявленное на этикетках (Заявленное) и доля измеренного содержания от заявленного (%)

Table. Average content (mg, ± standard error; number of samples, $n = 6$) of eicosapentaenoic acid (EPA, ЭПК) and docosahexaenoic acid (DHA, ДГК) in 1 soft gel capsule from manufactures Nos. 1–15; stated contents on labels (Labeled, Заявленное) and measured contents relative to stated contents (%)

№	ЭПК	Заявленное	%	ДГК	Заявленное	%
1	427 ± 23	550	77,6	183 ± 8	230	79,7
2	85 ± 1	63	136,1	191 ± 2	250	76,4
3	491 ± 19	600	81,9	206 ± 5	240	85,8
4	131 ± 5	740	17,7	93 ± 3	590	15,7
5	126 ± 5	740	17,0	95 ± 3	590	16,2
6	261 ± 8	396	66,0	179 ± 6	264	67,9
7	270 ± 3	396	68,2	191 ± 3	264	72,2
8	230 ± 17	396	58,1	158 ± 13	264	59,8
9	271 ± 12	396	68,5	190 ± 8	264	72,0
10	272 ± 10	396	68,8	173 ± 8	264	65,5
11	310 ± 23	500	62,0	166 ± 13	250	66,5
12	31 ± 1			21 ± 1		
13	20 ± 0			17 ± 0		
14	367 ± 12	400	91,8	206 ± 7	200	103,1
15	689 ± 11	750	91,9	222 ± 3	250	88,9

суммы ЭПК+ДГК, 37 и 911 мг соответственно. У отечественных производителей максимальное среднее содержание ЭПК и ДГК 491 и 206 мг на капсулу соответственно обнаружено в препарате № 3 (табл.), где их сумма составила 697 мг.

По сравнению со значениями, заявленными на этикетках 11 российских и 2 зарубежных препаратов, экстремально низкое среднее значение ЭПК, 17,0 % от заявленного, обнаружено в препарате № 5, тогда как в препарате № 2 измеренное содержание ЭПК было максимально высоким: 136,1 % от заявленного (табл.). Для ДГК экстремально низкое значение, 15,7 % от заявленного, обнаружено в препарате № 4, тогда как в препарате № 14 содержание ДГК в среднем соответствовало заявленному на этикетке и составило 103,1 % (табл.). Среди отечественных препаратов максимальное соответствие содержания ДГК, 85,8 % от заявленного, было в препарате № 3 (табл.).

Обсуждение

В результате проведенного исследования БАД 11 российских производителей обнаружено несоответствие между заявленным на этикетке и реальным количеством содержащихся в капсулах ЭПК и ДГК, как это было установлено ранее в аналогичных исследованиях зарубежных БАД (Kleiner et al., 2015; Bannenberg et al., 2020). В нашем исследовании реальное содержание этих ЖК было ниже заявленного на 14,2–84,3 %, за исключением единичного случая для ЭПК, и в двух случаях содержание не указывалось. Очевидно, что подобное несоответствие препятствует расчетам врачами и пациентами адекватных количеств БАД для ежедневного приема с целью профилактики сердечно-сосудистых заболеваний.

Незнание точного количества ЭПК и ДГК в препаратах может иметь отрицательные последствия не только для профилактической,

но и для спортивной медицины. В последние два десятилетия растет понимание важной роли ДГК не только в функционировании нервной и сердечно-сосудистой системы, но и в обеспечении работы мышечного каркаса. В скелетных мышцах наибольшее содержание ДГК отмечено в саркоплазматическом ретикулуле и в митохондриях (Infante et al., 2001). ДГК считается “пейсмейкером” (pacemaker) – водителем ритма, задающим темп биохимических реакций, протекающих в клетках мышц (Turner et al., 2003). Молекула ДГК с шестью двойными связями, пространственно закрученная в спираль, имеет низкие потенциальные барьеры вращения вокруг повторяющихся углерод-углеродных связей в винильных группах (то есть по обе стороны от двойных связей) и создает в липидном бислое высокое латеральное давление, повышая тем самым активность мембраносвязанных ферментов Na^+ , K^+ -АТФазы и Ca^{2+} -АТФазы (SERCA), обеспечивающих потенциал действия мышечных волокон, а также увеличивая активность ионных каналов и компонентов электрон-транспортной цепи митохондрий (Infante et al., 2001; Hulbert, 2007; Gawrisch et al., 2008; Gorjão et al., 2009; Weber, 2011; Peoples, McLennan, 2014; Hishikawa et al., 2017; Wang et al., 2020; Pilecky et al., 2021). В мембранах клеток скелетных мышц содержание ДГК оказалось значительно выше, чем в продуктах питания и в крови, то есть эта ПНЖК избирательно накапливается в миоцитах, в отличие от ЭПК (Peoples, McLennan, 2014). Тем не менее некоторые авторы полагают, что точные биологические механизмы положительного воздействия ДГК на клетки мышц еще неизвестны (Turner et al., 2003; Hishikawa et al., 2017; Ochi, Tsuchiya, 2018; McGlory et al., 2019; Chen et al., 2022).

После установления положительного воздействия ДГК на функционирование скелетных мышц стал наблюдаться рост приме-

нения этой ПНЖК в составе БАД и в спортивной медицине. В ходе исследований, проведенных как на животных, так и на людях, были обнаружены положительные эффекты приема ДГК, такие как повышение выносливости (Сидорова и др., 2015; Le Guen et al., 2016; Hishikawa et al., 2017; Morishima et al., 2020; Thielecke, Blannin, 2020; Chen et al., 2022; Tsuji et al., 2023), снижение утомляемости (Wang et al., 2020; Tsuchiya et al., 2021), увеличение потребления кислорода и эффективности его утилизации мышечной тканью (Peoples, McLennan, 2014; Le Guen et al., 2016; López-Román et al., 2019; Ávila-Gandía et al., 2020; de Salazar et al., 2020; Morishima et al., 2020). Также установлено, что потребление значительного количества ДГК при питании способствовало сдвигу мышечного метаболизма в направлении более эффективного использования внеклеточных запасов энергии и лучшей сохранности мышечной массы при голодании, то есть ДГК препятствовала атрофии мышц за счет меньшей индукции убиквитин-протеасомной системы (УПС) и аутофагии (Deval et al., 2016; Ochi, Tsuchiya, 2018, 2019). Однако в ряде работ показано, что наряду с положительными эффектами приема ЭПК и ДГК на функции мышц наблюдалось также и отсутствие какого-либо эффекта

(Peoples, McLennan, 2014; Ochi, Tsuchiya, 2018; McGlory et al., 2019; Ávila-Gandía et al., 2020; Thielecke, Blannin, 2020; Людина и др., 2021; Tsuchiya et al., 2021; Chen et al., 2022; Martínez-Gayo et al., 2022; Tsuji et al., 2023).

Причиной противоречивых результатов исследований влияния ДГК и ЭПК на функционирование мышц могли быть различия доз и продолжительности потребления (Peoples, McLennan, 2014; de Salazar et al., 2020; Ávila-Gandía et al., 2020; Thielecke, Blannin, 2020; Wang et al., 2020), в том числе, вероятно, вызванные тем фактом, что многие исследователи полагались на информацию о содержании ДГК и ЭПК, указанную на этикетках применяемых препаратов (капсул), и, как правило, не подтверждали его содержание собственными измерениями (Ávila-Gandía et al., 2020; Morishima et al., 2020).

Таким образом, в исследовании установлено несоответствие содержания эссенциальных ЖК, таких как ЭПК и ДГК, заявленному в составе БАД, практически во всех исследованных образцах как российского, так и зарубежного производства. В связи с этим перед употреблением коммерческих препаратов – БАД в виде капсул для профилактических, оздоровительных и иных целей, рекомендуется предварительный анализ содержания в них этих ЖК.

Список литературы / References

- Круглова И.В., Давидян О.В. (2017) Оценка эффективности применения Омега-3-полиненасыщенных жирных кислот у спортсменов в комплексе восстановительных мероприятий. *Вопросы диетологии*, 7(3): 20–27 [Kruglova I. V., Davidyan O. V. (2017) Effectiveness of omega-3 polyunsaturated fatty acids in a complex of recovery measures for athletes. *Nutrition [Voprosy dietologii]*, 7(3): 20–27 (in Russian)]
- Лопатин В.В., Фетисова А.Н. (2018) Сравнительный анализ химического состава рыбьего жира и ассортимента лекарственных препаратов и биологически активных добавок на его основе. *Вопросы обеспечения качества лекарственных средств*, 2: 34–44 [Lopatin V. V., Fetisova A. N. (2018) Comparative analysis of fish oil chemical composition and assortment of medicines and biologically active supplements on its basis. *Journal of Pharmaceuticals Quality Assurance Issues [Voprosy obespecheniya kachestva lekarstvennykh sredstv]*, 2: 34–44 (in Russian)]

Людина А. Ю., Гарнов И. О., Бойко Е. Р. (2021) Незаменимые жирные кислоты в рационе лыжников-гонщиков: роль в повышении физической работоспособности. *Экология человека*, 9: 27–33 [Lyudinina A. Yu., Garnov I. O., Bojko E. R. (2021) Essential fatty acids in diet and their role in improving physical performance of ski racers. *Ekologiya Cheloveka (Human Ecology)*, 9: 27–33 (in Russian)]

Сидорова Ю. С., Зорин С. Н., Петров Н. А., Макаренко М. А., Саркисян В. А., Мазо В. К., Коденцова В. М., Бессонов В. В., Кочеткова А. А. (2015) Физиолого-биохимическая оценка обогащения рациона крыс докозагексаеновой кислотой и астаксантином. *Вопросы питания*, 84(5): 46–55 [Sidorova Yu. S., Zorin S. N., Petrov N. A., Makarenko M. A., Sarkisyan V. A., Mazo V. K., Kodentsova V. M., Bessonov V. V., Kochetkova A. A. (2015) Enrichment of the rats diet with docosahexaenoic acid and astaxanthin: physiological and biochemical efficiency. *Voprosy Pitaniia*, 84(5): 46–55 (in Russian)]

Сусеков А. В. (2020) Место ω 3-полиненасыщенных жирных кислот при лечении больных с атеросклерозом и нарушениями липидного обмена. *Лечебное дело*, 2: 32–45 [Susekov A. V. (2020) ω 3-polyunsaturated fatty acids for the treatment of patients with atherosclerosis and lipid metabolism disorders. *Medical Practice [Lechebnoe delo]*, 2: 32–45 (in Russian)]

Adkins Y., Kelley D. S. (2010) Mechanisms underlying the cardioprotective effects of omega-3 polyunsaturated fatty acids. *Journal of Nutritional Biochemistry*, 21(9): 781–792

Ávila-Gandía V., Torregrosa-García A., Luque-Rubia A. J., Abellán-Ruiz M. S., Victoria-Montesinos D., López-Román F. J. (2020) Re-esterified DHA improves ventilatory threshold 2 in competitive amateur cyclists. *Journal of the International Society of Sports Nutrition*, 17(1): 51

Bannenber G., Rice H. B., Bernasconi A., Ferrari A., Mallon C., Navarrete L., Hughes R., Igarashi J., Persons K., Latynski L., Phung A., Wang S., Ismail A. (2020) Ingredient label claim compliance and oxidative quality of EPA/DHA omega-3 retail products in the U. S. *Journal of Food Composition and Analysis*, 88: 103435

Bernasconi A. A., Wiest M. M., Lavie C. J., Milani R. V., Laukkanen J. A. (2021) Effect of omega-3 dosage on cardiovascular outcomes: An updated meta-analysis and meta-regression of interventional trials. *Mayo Clinic Proceedings*, 96(2): 304–313

Calder P. C. (2018) Very long-chain n-3 fatty acids and human health: Fact, fiction and the future. *Proceedings of the Nutrition Society*, 77(1): 52–72

Casula M., Soranna D., Catapano A. L., Corrao G. (2013) Long-term effect of high dose omega-3 fatty acid supplementation for secondary prevention of cardiovascular outcomes: A meta-analysis of randomized, double blind, placebo controlled trials. *Atherosclerosis Supplements*, 14(2): 243–251

Chen W., Chen Y., Wu R., Guo G., Liu Y., Zeng B., Liao X., Wang Y., Wang X. (2022) DHA alleviates diet-induced skeletal muscle fiber remodeling via FTO/m6A/DDIT4/PGC 1 α signaling. *BMC Biology*, 20: 39

de Salazar L., Contreras C., Torregrosa-García A., Luque-Rubia A. J., Ávila-Gandía V., Domingo J. C., López-Román F. J. (2020) Oxidative stress in endurance cycling is reduced dose-dependently after one month of re-esterified DHA supplementation. *Antioxidants*, 9(11): 1145

Deval C., Capel F., Laillet B., Polge C., Béchet D., Taillandier D., Attaix D., Combaret L. (2016) Docosahexaenoic acid-supplementation prior to fasting prevents muscle atrophy in mice. *Journal of Cachexia, Sarcopenia and Muscle*, 7(5): 587–603

Gawrisch K., Soubias O., Mihailescu M. (2008) Insights from biophysical studies on the role of polyunsaturated fatty acids for function of G-protein coupled membrane receptors. *Prostaglandins, Leukotrienes and Essential Fatty Acids*, 79(3–5): 131–134

Gladyshev M.I., Makhutova O.N., Gubanenko G.A., Rechkina E.A., Kalachova G.S., Sushchik N.N. (2015) Livers of terrestrial production animals as a source of long-chain polyunsaturated fatty acids for humans: An alternative to fish? *European Journal of Lipid Science & Technology*, 117(9): 1417–1421

Gladyshev M.I., Sushchik N.N. (2019) Long-chain omega-3 polyunsaturated fatty acids in natural ecosystems and the human diet: Assumptions and challenges. *Biomolecules*, 9(9): 485

Gladyshev M.I., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., Kolmakova O.V., Trusova M.Y., Morgun V.N., Gribovskaya I.V., Sushchik N.N. (2020) The benefit-risk analysis of omega-3 polyunsaturated fatty acids and heavy metals in seven smoked fish species from Siberia. *Journal of Food Composition and Analysis*, 90: 103489

Gorjão R., Azevedo-Martins A. K., Rodrigues H.G., Abdulkader F., Arcisio-Miranda M., Procopio J., Curi R. (2009) Comparative effects of DHA and EPA on cell function. *Pharmacology & Therapeutics*, 122(1): 56–64

Hamilton H. A., Newton R., Auchterlonie N. A., Müller D. B. (2020) Systems approach to quantify the global omega-3 fatty acid cycle. *Nature Food*, 1(1): 59–62

Harris W.S., Mozaffarian D., Lefevre M., Toner C.D., Colombo J., Cunnane S.C., Holden J.M., Klurfeld D.M., Morris M.C., Whelan J. (2009) Towards establishing dietary reference intakes for eicosapentaenoic and docosahexaenoic acids. *Journal of Nutrition*, 139(4): 804S-819S

Harris W.S., Tintle N.L., Imamura F., Qian F., Ardisson Korat A.V., Marklund M., Djoussé L., Bassett J.K., Carmichael P.H., Chen Y.Y., Hirakawa Y., Küpers L.K., Laguzzi F., Lankinen M., Murphy R.A., Samieri C., Senn M.K., Shi P., Virtanen J.K., Brouwer I.A., Chien K.L., Eiriksdottir G., Forouhi N.G., Geleijnse J.M., Giles G.G., Gudnason V., Helmer C., Hodge A., Jackson R., Khaw K.T., Laakso M., Lai H., Laurin D., Leander K., Lindsay J., Micha R., Mursu J., Ninomiya T., Post W., Psaty B.M., Riserus U., Robinson J.G., Shadyab A.H., Snetselaar L., Sala-Vila A., Sun Y., Steffen L.M., Tsai M.Y., Wareham N.J., Wood A.C., Wu J.H. Y., Hu F., Sun Q., Siscovick D.S., Lemaitre R.N., Mozaffarian D., Fatty Acids and Outcomes Research Consortium (FORCE) (2021) Blood n-3 fatty acid levels and total and cause-specific mortality from 17 prospective studies. *Nature Communications*, 12: 2329

Hishikawa D., Valentine W.J., Iizuka-Hishikawa Y., Shindou H., Shimizu T. (2017) Metabolism and functions of docosahexaenoic acid-containing membrane glycerophospholipids. *FEBS Letters*, 591(18): 2730–2744

Hulbert A.J. (2007) Membrane fatty acids as pacemakers of animal metabolism. *Lipids*, 42(9): 811–819

Infante J.P., Kirwan R.C., Brenna J.T. (2001) High levels of docosahexaenoic acid (22:6n-3)-containing phospholipids in high-frequency contraction muscles of hummingbirds and rattlesnakes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, 130(3): 291–298

Kleiner A.C., Cladis D.P., Santerre C.R. (2015) A comparison of actual versus stated label amounts of EPA and DHA in commercial omega-3 dietary supplements in the United States. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 95(6): 1260–1267

- Kris-Etherton P. M., Grieger J. A., Etherton T. D. (2009) Dietary reference intakes for DHA and EPA. *Prostaglandins, Leukotrienes & Essential Fatty Acids*, 81(2–3): 99–104
- Le Guen M., Chaté V., Hininger-Favier I., Laillet B., Morio B., Pieroni G., Schlattner U., Pison C., Dubouchaud H. (2016) A 9-wk docosahexaenoic acid-enriched supplementation improves endurance exercise capacity and skeletal muscle mitochondrial function in adult rats. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, 310(3): E 213–E 224
- López-Román F. J., Ávila-Gandía V., Contreras-Fernández C. J., Luque-Rubia A. J., Villegas-García J. A. (2019) Effect of docosahexaenoic acid supplementation on differences of endurance exercise performance in competitive and non-competitive male cyclists. *Gazzetta Medica Italiana – Archivio per le Scienze Mediche*, 178(6): 411–416
- Martínez-Gayo A., Félix-Soriano E., Sáinz N., González-Muniesa P., Moreno-Aliaga M. J. (2022) Changes induced by aging and long-term exercise and/or DHA supplementation in muscle of obese female mice. *Nutrients*, 14(20): 4240
- McBurney M. I., Tintle N. L., Vasan R. S., Sala-Vila A., Harris W. S. (2021) Using an erythrocyte fatty acid fingerprint to predict risk of all-cause mortality: The Framingham Offspring Cohort. *American Journal of Clinical Nutrition*, 114(4): 1447–1454
- McGlory C., Calder P. C., Nunes E. A. (2019) The influence of omega-3 fatty acids on skeletal muscle protein turnover in health, disuse, and disease. *Frontiers in Nutrition*, 6: 144
- Morishima T., Tsuchiya Y., Ueda H., Ochi E. (2020) Muscular endurance and muscle metabolic responses to 8 weeks of omega-3 polyunsaturated fatty acids supplementation. *Physiological Reports*, 8(16): e14546
- Nagasaka R., Gagnon C., Swist E., Rondeau I., Massarelli I., Cheung W., Ratnayake W. M. N. (2014) EPA and DHA status of South Asian and white Canadians living in the National Capital Region of Canada. *Lipids*, 49(10): 1057–1069
- Ochi E., Tsuchiya Y. (2018) Eicosapentaenoic acid (EPA) and docosahexaenoic acid (DHA) in muscle damage and function. *Nutrients*, 10(5): 552
- Ochi E., Tsuchiya Y. (2019) Eicosapentaenoic acid and docosahexaenoic acid in endurance performance and cardiovascular function. *Exercise Science*, 28(4): 317–323
- Peoples G. E., McLennan P. L. (2014) Long-chain n-3 DHA reduces the extent of skeletal muscle fatigue in the rat in vivo hindlimb model. *British Journal of Nutrition*, 111(6): 996–1003
- Petermann A. B., Reyna-Jeldes M., Ortega L., Coddou C., Yévenes G. E. (2022) Roles of the unsaturated fatty acid docosahexaenoic acid in the central nervous system: molecular and cellular insights. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10): 5390
- Pilecky M., Zavorka L., Arts M. T., Kainz M. J. (2021) Omega-3 PUFA profoundly affect neural, physiological, and behavioural competences – implications for systemic changes in trophic interactions. *Biological Reviews*, 96(5): 2127–2145
- Robert S. S. (2006) Production of eicosapentaenoic and docosahexaenoic acid-containing oils in transgenic land plants for human and aquaculture nutrition. *Marine Biotechnology*, 8(2): 103–109
- Tacon A. G. J., Metian M. (2013) Fish matters: Importance of aquatic foods in human nutrition and global food supply. *Reviews in Fisheries Science*, 21(1): 22–38
- Thielecke F., Blannin A. (2020) Omega-3 fatty acids for sport performance – are they equally beneficial for athletes and amateurs? A narrative review. *Nutrients*, 12(12): 3712

Tocher D.R., Betancor M.B., Sprague M., Olsen R.E., Napier J.A. (2019) Omega-3 long-chain polyunsaturated fatty acids, EPA and DHA: Bridging the gap between supply and demand. *Nutrients*, 11(1): 89

Tsuchiya Y., Ueda H., Yanagimoto K., Kato A., Ochi E. (2021) 4-week eicosapentaenoic acid-rich fish oil supplementation partially protects muscular damage following eccentric contractions. *Journal of the International Society of Sports Nutrition*, 18(1): 18

Tsuji K., Tsuchiya Y., Yokoi K., Yanagimoto K., Ueda H., Ochi E. (2023) Eicosapentaenoic acid and medium-chain triacylglycerol structured lipids improve endurance performance. *Nutrients*, 15(17): 3692

Turner N., Else P.L., Hulbert A.J. (2003) Docosahexaenoic acid (DHA) content of membranes determines molecular activity of the sodium pump: implications for disease states and metabolism. *Naturwissenschaften*, 90(11): 521–523

Vianna G.M. S., Zeller D., Pauly D. (2020) Fisheries and policy implications for human nutrition. *Current Environmental Health Reports*, 7(3): 161–169

Wang C.-C., Ding L., Zhang L.-Y., Shi H.-H., Xue C.-H., Chi N.-Q., Yanagita T., Zhang T.-T., Wang Y.-M. (2020) A pilot study on the effects of DHA/EPA-enriched phospholipids on aerobic and anaerobic exercises in mice. *Food & Function*, 11(2): 1441–1454

Weber J.-M. (2011) Metabolic fuels: regulating fluxes to select mix. *Journal of Experimental Biology*, 214(2): 286–294

Yuan M., Zhang Y., Hua T., Liu X.-L., Liu T., Yuan R.-Y., Li G.-P., Zhu Y., Zhang X. (2021) Omega-3 polyunsaturated fatty acid supplementation improves lipid metabolism and endothelial function by providing a beneficial eicosanoid-pattern in patients with acute myocardial infarction: A randomized, controlled trial. *Clinical Nutrition*, 40(2): 445–459

EDN: GUBVJK

УДК 543.368.8 + 543.345.6

Development of an Aptamer-Based Lateral Flow Biosensor for Rapid Detection of Cardiac Troponin I

Vasilisa V. Krasitskaya^{a, b}, Elisaveta P. Morozova^{a, b},
Anna V. Lukyanenko^c and Ludmila A. Frank^{a, b*}

*^aInstitute of Biophysics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation
^cKirensky Institute of Physics SB RAS
Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 15.07.2025, received in revised form 24.06.2026, accepted 25.06.2026

Abstract. Coronary heart disease, heart attacks, and strokes are the most common and dangerous diseases that increase the mortality rate of a population. In Russia, cardiovascular diseases are the leading cause of death among people aged from 25 to 64 years. These diseases are often asymptomatic and, therefore, timely and reliable diagnostics is crucial for the success of therapy. The development of highly sensitive and specific analytical systems suitable for point-of-care (POC) use, regardless of the availability of a special room, equipment or specially trained personnel, is an urgent task. POC diagnostic devices should be cost-effective, portable, easy to use, and disposable. Cardiac troponin I (cTnI, 24 kDa) is one of the early, highly specific markers, the appearance of which in the peripheral blood indicates cardiomyocyte injury during myocardial infarction. Immunoassay is routinely used to detect it. Aptamers are considered a promising alternative to immunoglobulins. They have comparable sensitivity and specificity but are free of such disadvantages as complexity of production, thermal instability, and variability between batches of immunoglobulins. Aptamers are produced by chemical synthesis; they are stable and easily modifiable. Previously, the authors of the present study produced a pair of anti-troponin I DNA aptamers that detected this marker with high sensitivity (40 pM, 1 ng/ml). The aim of this research was to develop a version of lateral flow analysis based on DNA aptamer sensors, suitable for rapid detection of cardiac troponin I. As a result of the study, a lateral flow analysis was designed using gold nanoparticles as an aptamer carrier and a visual signal generator, and model

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: lfrank@yandex.ru

ORCID: 0000-0001-7018-2581 (Krasitskaya V.); 0000-0001-7496-242X (Lukyanenko A.); 0000-0003-4462-1944 (Frank L.)

experiments were carried out to detect troponin I. The sensitivity of the model system was 24 ng/ml, and additional studies are required to enhance the detection signal.

Keywords: rapid diagnostics, cardiac troponin I, aptamers, gold nanoparticles, lateral analysis.

Acknowledgements. The work was supported by the state budget allocated for fundamental scientific research in the Russian Academy of Sciences, project No. FWES-2025–0001. The work on gold nanoparticles synthesis was carried out within the framework of the State task of the Institute of Physics of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences. The authors are grateful to Dr. S. A. Vorobyov (Institute of Chemistry and Chemical Technology SB RAS) for studying the produced nanoparticles using the dynamic light scattering method, as well as to Dr. I. V. Nemtsev (Center for Shared Use of the Federal Research Center KSC SB RAS) for studying the nanoparticles using scanning electron microscopy.

Citation: Krasitskaya V. V., Morozova E. P., Lukyanenko A. V., Frank L. A. Development of an aptamer-based lateral flow biosensor for rapid detection of cardiac troponin I. *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2026, 19(2), 368–384. EDN: GUBVJK



Разработка латерального проточного биотеста для быстрого выявления сердечного тропонина I на основе ДНК-аптамеров

**В. В. Красицкая^{а, б}, Е. П. Морозова^{а, б},
А. В. Лукьяненко^в, Л. А. Франк^{а, б*}**

*^аИнститут биофизики СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»*

*Российская Федерация, Красноярск
^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

*^вИнститут физики им. Л. В. Киренского СО РАН
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Ишемическая болезнь сердца, инфаркты и инсульты являются самыми частыми и опасными болезнями, повышающими уровень смертности населения. Нередко эти заболевания протекают бессимптомно, а потому своевременная достоверная диагностика становится главным фактором, определяющим успешность терапии. Разработка высокочувствительных и специфичных аналитических систем, пригодных для использования по месту ухода за пациентом (Point-of-Care, ПОС) вне зависимости от наличия специального помещения, оборудования или специально обученного персонала, является актуальной задачей. Сердечный тропонин I (сТnI, 24 кДа) является одним из ранних высокоспецифичных маркеров, появление которого в периферической крови свидетельствует о повреждении кардиомиоцитов при инфаркте миокарда. Ранее авторами

исследования была получена пара анти-тропонин I ДНК-аптамеров, выявляющих этот маркер с высокой чувствительностью (40 пМ, 0,9 нг/мл) в условиях твердофазного биолюминесцентного микроанализа. Целью данной работы было разработать вариант латерального проточного анализа на основе ДНК-аптамерной сенсорики, пригодный для быстрого выявления этого маркера. В результате исследования разработан дизайн анализа с использованием наночастиц золота в качестве носителя аптамера и генератора визуального сигнала и проведены модельные эксперименты по выявлению тропонина I. Чувствительность модельной системы составила 24 нг/мл и требуются дополнительные исследования по усилению детектирующего сигнала.

Ключевые слова: экспресс-диагностика, сердечный тропонин I, аптамеры, наночастицы золота, латеральный анализ.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке государственного бюджета, выделенного на фундаментальные научные исследования в Российской академии наук, проект № FWES-2025–0001.

Работа по синтезу наночастиц золота выполнена в рамках научной тематики госзадания Института физики им. Л. В. Киренского СО РАН. Авторы благодарны к.х.н. С. А. Воробьеву (Институт химии и химической технологии СО РАН) за исследование методом динамического светорассеяния полученных образцов НЧЗ, а также к.ф.-м.н. И. В. Немцеву (центр коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН) за исследование НЧЗ сканирующей электронной микроскопией.

Цитирование: Красицкая В. В. Разработка латерального проточного биотеста для быстрого выявления сердечного тропонина I на основе ДНК-аптамеров / В. В. Красицкая, Е. П. Морозова, А. В. Лукьяненко, Л. А. Франк // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 368–384. EDN: GUBVJK

Введение

В случае неотложного или экстренного состояния пациента важная роль принадлежит экспресс-исследованиям. Для этих целей все более широко используются системы быстрой диагностики по месту ухода (Point-of-Care, РОС-диагностика) (Дементьева и др., 2013; Soh et al., 2020). В отличие от исследований в медицинской лаборатории, РОС-тесты могут использоваться для выполнения быстрого анализа вне зависимости от наличия специального помещения, оборудования или специально обученного персонала, т.е. их могут использовать в том числе лица, осуществляющие уход за пациентом в домашних условиях. Диагностические устройства РОС должны быть экономичными, портативными, простыми в ис-

пользовании и одноразовыми. В литературе описано множество современных конструкций биосенсоров, основанных на использовании разнообразных аналитических и технологических стратегий для выявления различных мишеней от ионов и низкомолекулярных веществ до клеток и вирусов. Особый интерес представляют аналитические устройства на основе мембранных тест-полосок: они проще в разработке и использовании, экономичны в производстве, результат анализа оценивается невооруженным глазом (см., напр., обзор Bahadir, Sezgin, 2016). Одним из наиболее успешных примеров являются тест-полоски с продольным (латеральным) потоком (LFA, lateral flow assay) (например, тест-полоски на беременность, используемые в бытовых условиях).

Главное требование, предъявляемое к такому анализу, – специфичность и стабильность всех его компонентов. Как правило, в качестве распознающих и связывающих мишень элементов используют антитела (см., напр., обзоры Koczula, Gallotta, 2016; Banerjee, Jaiswal, 2018; Nan et al., 2023). Несмотря на то, что антитела, обладая высокой чувствительностью и специфичностью, успешно зарекомендовали себя в данном формате анализа, они имеют ряд недостатков: сложность получения, существенное различие свойств в зависимости от партии, подверженность денатурации при хранении, неспособность к ренатурации. Сравнительно недавно в качестве альтернативы антителам предложены аптамеры – короткие одноцепочечные последовательности ДНК или РНК, которые могут связываться с мишенями с трехмерной конформационной специфичностью и сродством. Длина аптамеров колеблется от 10 до 100 нуклеотидных оснований, их типичные структурные мотивы включают внутренние петли, богатые пуринами выпуклости, шпильковые структуры, псевдоузлы и G-квадруплексные структуры. В сравнении с антителами аптамеры более просты и экономичны в производстве, обладают высокой стабильностью, легко модифицируются функциональными группами ($-\text{NH}_2$, $-\text{SH}$, Cu^2+ , биотином) и конъюгируются с другими молекулами или частицами (белками, флуоресцентными метками, наночастицами и др.) (Liu et al., 2021). В последнее время аптамеры активно изучают в качестве молекул биораспознавания и специфического связывания для различных LFA. Сравнение анализа на основе антител и аптамеров приведены в ряде исследований, см., напр., обзор (Huang et al., 2021). Детекция в большинстве биосенсоров на основе аптамеров разрабатывается с применением флуоресценции, электрохимии, кварцевых микровесов (QCM), колориметрии. В качестве меток при колориметрическом об-

наружении часто используют наночастицы золота (например, Mao et al., 2009; Hu et al., 2013; Dalirirad, Steckl, 2019; Byzova et al., 2020). Конъюгаты аптамеров и этих наночастиц обеспечивают колориметрическое детектирование: их агрегация при образовании специфичных комплексов приводит к смене цвета раствора, что видно невооруженным глазом (Xu et al., 2009; Jin et al., 2018; Tripathi et al., 2020). Для предотвращения нежелательной агрегации используют специальные покрытия, в том числе аптамеры (Wang et al., 2009), отрицательные заряды которых из-за наличия фосфатных групп создают электростатическое отталкивание между наночастицами.

Сердечно-сосудистые заболевания лидируют среди причин смертности людей в возрасте от 25 до 64 лет в России. Ишемическая болезнь сердца, инфаркты и инсульты являются самыми частыми и опасными болезнями, повышающими уровень смертности населения. Нередко эти заболевания протекают бессимптомно, а потому своевременная достоверная диагностика становится главным фактором, определяющим успешность терапии. Сердечный тропонин I (cTnI, 24 кДа) – один из ранних высокоспецифичных маркеров, появление которого в периферической крови свидетельствует о повреждении кардиомиоцитов при инфаркте миокарда (Титов, 2016).

Целью данной работы было разработать вариант латерального проточного анализа на основе ДНК-аптамерной сенсорики, пригодный для быстрого выявления этого маркера.

Материалы и методы

Материалы

В работе использовали: золотохлористоводородную кислоту (HAuCl_4), цитрат натрия, бычий сывороточный альбумин (BSA)

(Sigma Aldrich, США), Tween 20 (AppliChem Pancreas, Германия).

Анти-сTnI антитела, клоны IC-19 и I-60 были получены от HyTest (Россия). Аптамеры TnAp10 и TnAp2t3 получены нами ранее (Krasitskaya et al., 2020). Рекомбинантный стрептавидин (St) получен по методу, описанному в работе (Башмакова и др., 2020).

Конъюгат BSA с биотином (BSA-Bio) получен взаимодействием белка с сукцинимидным эфиром биотина, как описано в (Krasitskaya et al., 2023). Конъюгат с олиготимидилатом (BSA-dT₃₀) получали конденсацией 5'-NH₂-(CH₂)₆-p-dT₃₀ (Biosan, Russia) с тионилированным производным BSA в присутствии сукцинимидного эфира 4-(N-малеимидометил) циклогексановой кислоты (SMCC, Thermo Scientific, США), как описано нами ранее в (Bashmakova et al., 2017). Конъюгат олиготимидилата с Ca²⁺-регулируемым фотопротеином обелином (Obe-dT₃₀) получали конденсацией 5'-NH₂-(CH₂)₆-p-dT₃₀ с мутантным вариантом обелина, несущим уникальный цистеиновый остаток Obe(D 12C), как описано нами в работе (Krasitskaya et al., 2013).

Наночастицы золота

Наночастицы золота (НЧЗ) получали методом Френса (Frens, 1973), смешивая растворы HAuCl₄ и цитрата натрия в разных соотношениях при активном перемешивании и нагревании до температуры кипения.

Размер полученных НЧЗ был установлен методом динамического светорассеяния к.х.н. С.А. Воробьевым (Институт химии и химической технологии СО РАН). Размер частиц (гидродинамический радиус) рассчитывался на основе данных о коэффициенте диффузии при установленных параметрах вязкости и температуры.

Концентрацию наночастиц рассчитывали по сигналу абсорбции на длине волны

пика, использовали коэффициенты экстинкции, равные $3,51 \times 10^9 \text{ M}^{-1} \text{ см}^{-1}$ для частиц с поглощением $\lambda_{\text{max}}=519 \text{ нм}$ и $3,35 \times 10^{10} \text{ M}^{-1} \text{ см}^{-1}$ для частиц с поглощением $\lambda_{\text{max}}=536 \text{ нм}$ (Dolinnyi, 2017).

Данные сканирующей электронной микроскопии получены к.ф.-м.н. И.В. Немцевым в центре коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

Получение рекомбинантного сердечного тропонина I (сTnI)

Ген, кодирующий человеческий сердечный тропонин I, был получен методом ПЦР-синтеза с использованием плазмиды pMAL-сTnI (Krasitskaya et al., 2022) и праймеров с соответствующими сайтами рестрикции TrIpET22NdeUp: 5'-CAACATATGGCAGATGGCTCTAGCGAT и TrIpET22XhoStDn: 5'-GACTCGAGTCAGCTCTCAAACCTTCTTCTTG. ПЦР-фрагмент, разрезанный по сайтам рестрикции NdeI и XhoI, лигировали с соответствующим образом расщепленным вектором pET22b. Генетическая конструкция была подтверждена секвенированием (ЦКП «Геномика» ИХБиФМ, Новосибирск). Клетки *E. coli* BL21-CodonPlus (DE 3)-RIPL (Stratagene, США), трансформированные плазмидой (pET22b-сTnI), культивировали в среде LB, содержащей 0,2 мг/мл ампициллина, при 37 °C до достижения культурой OD₆₀₀ 0,5–0,7; затем добавляли 0,5 мМ ИПТГ и продолжали культивирование при 37 °C в течение 3 ч. Клетки собирали центрифугированием, осадок ресуспендировали в 20 мМ Трис-HCl pH 7,0 в соотношении 1:5 (w/v), разрушали ультразвуком (20 с × 8) при 0 °C, смесь центрифугировали. Белок очищали из телец включения, которые растворяли в 6М мочеvine, 20 мМ Трис-HCl pH 7,0, и хроматографировали на колонке HiTrapTM DEAE

FF в градиенте концентрации NaCl 50–250 мМ в том же буфере. Фракции, содержащие целевой белок, объединяли и переносили в буфер, содержащий 0,6 М мочевины, 20 мМ Трис-HCl pH 7,0, 0,15 М NaCl, путем диализа. Чистоту выделенного белка оценивали с помощью ДСН-ПААГ-электрофореза. Концентрацию белков измеряли с помощью набора DC Protein Assay (Bio-Rad, США).

Модифицированные аптамеры

Модифицированные аптамеры (табл. 1) были синтезированы фирмой Биосан (Россия); олигонуклеотид dT₃₀-SH (табл. 1) был синтезирован лабораторией химии РНК Института химической биологии и фундаментальной медицины СО РАН (г. Новосибирск).

Перед использованием образцы аптамеров инкубировали в течение 10 мин при 95 °С в буфере для связывания – 0,1 М K-Na фосфатный буфер pH 7,0, 0,15 М NaCl (PBS), 1 мМ MgCl₂, с последующим охлаждением при комнатной температуре в течение 20 мин.

Биолюминесцентный твердофазный анализ белков тропонинового комплекса

В лунки планшета (Costar, США) вносили по 75 мкл раствора стрептавидина (10

мкг/мл, в PBS pH 7,5), инкубировали в течение ночи при 4 °С и промывали (трижды, PBS pH 7,0, 5 мМ ЭДТА, Tween 20). Далее в лунки вносили по 50 мкл раствора биотинилированного производного аптамера TnAp10 (25 нМ в буфере для связывания) и инкубировали 30 мин при комнатной температуре (КТ). После промывки в лунки вносили по 50 мкл растворов тропонина (сердечная изоформа тропонина I – cTnI, фосфорилированная сердечная изоформа тропонина I – cTnI фосф., сердечная изоформа тропонина T – cTnT, сердечная изоформа тропонина C – cTnC, тропониновый комплекс – cTn I T C, скелетная изоформа тропонина I) с концентрациями от 9 до 0,01 нМ в буфере для связывания, инкубировали (1 ч при КТ) и промывали. Далее в лунки вносили по 50 мкл раствора TnAp2t3-dA₂₀ (50 нМ в буфере для связывания) и инкубировали 1 ч. Формирующийся на поверхности комплекс выявляли с помощью Obe-dT₃₀ (0,5 мкг/мл, в буфере для связывания, содержащем 0,1 % BSA, инкубировали 30 мин при КТ, затем промывали). Биолюминесцентный сигнал связавшегося на поверхности обелина измеряли с помощью планшетного люминометра LB 940 Multimode Reader Mithras (Berthold, Германия) сразу после впрыска раствора 0,1 М CaCl₂ в 0,1 М Tris-HCl pH 8,8. Сигнал интегрировали в течение 5 с.

Таблица 1. ДНК-олигонуклеотиды, использованные в работе

Table 1. DNA oligonucleotides used in the study

Название	5'→3'
TnAp10-[X]	[X]-GGCAGCAGGAAGACAAGACACCACATCTATGGGTGGGACGATGGGTGGGCCGAAACGACCTGGTTCTGTGGTTGCTCTGT
TnAp2t3-[X]	[X]-GCTCAAGGGTGGAGGGGTCGGGGAGGT
TnAp2t3-dA ₂₀	GCTCAAGGGTGGAGGGGTCGGGGAGGTAAAAAAAAAAAAAAAAAAAAA
dT ₃₀ -SH	TTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTTT-3'-(CH ₂) ₃ -SS-(CH ₂) ₃ -OH*
X = биотинил (Bio), NH ₂	

*Тиолпроизводное получали обработкой дитиотреитолом

Синтез образцов НЧЗ

с активированной поверхностью

А). Для получения НЧЗ-St к 1 мл образцов НЧЗ с диаметрами 20, 35 и 70 нм и концентрациями $14,24 \times 10^{15}$, $1,92 \times 10^{15}$, $0,384 \times 10^{15}$ частиц/мл, соответственно, добавили водный раствор стрептавидина до конечной концентрации 60 мкг/мл, инкубировали при 4 °C в течение суток, затем добавили BSA (до 1 % раствора) и инкубировали при 4 °C в течение ночи. Частицы четырехкратно промывали 50 мМ К-На фосфатным буфером pH 7,0, содержащим 0,1 % Tween 20, 0,1 % BSA (промывочный буфер). Осаждение частиц проводили центрифугированием (10000g, 4 °C, в течение 20 мин). Частицы диаметром 20 нм центрифугировали повторно в течение ещё 30 мин. Потерю НЧЗ при промывке оценивали по спаду интенсивности поглощения при $\lambda=550$ нм.

Для получения НЧЗ-TnAp10 или НЧЗ-TnAp2t3 к 200 мкл суспензии НЧЗ-St (61 о.е.) в промывочном буфере добавили 150 мкл 5 мкМ аптамера TnAp10-Bio или TnAp2t3-Bio и инкубировали в течение часа при комнатной температуре. Частицы промывали 3 раза тем же буфером, каждый раз осаждая центрифугированием при 11000 g, 7,5 мин.

Б). Для получения НЧЗ-dT₃₀ к водному раствору олигонуклеотида dT₃₀-3'-(CH₂)₃-

SS-(CH₂)₃-OH (5 о.е., 0,3 мг) добавили 50 мкл 200 мМ дитиотреитола (ДТТ) и инкубировали в течение часа при комнатной температуре. Удаление ДТТ проводили хроматографией на колонке HiTrap Desalting, уравновешенной ddH₂O с помощью хроматографической системы AKTA purifier (GE Healthcare). Аликвоту с 40 мкг SH-dT₃₀ добавили к суспензии НЧЗ с диаметром 30 нм (5 мл, 1×10^{11} частиц/мл), инкубировали в течение 30 мин при комнатной температуре и еще сутки при 4 °C, затем добавляли 1 % BSA. Полученный образец хранили при 4 °C в течение месяца.

Для получения НЧЗ-TnAp2t3 к 200 мкл НЧЗ-dT₃₀ (61 о.е.) в промывочном буфере добавляли 150 мкл 10 мкМ аптамера TnAp2t3-dA₂₀ и инкубировали в течение часа при комнатной температуре, далее промывали, как описано выше.

Изготовление тест-полосок

В работе использовали мембраны Fusion, FF120HP, FF80HP (Whatman, GE Healthcare Life Sciences, Великобритания). На рис. 1 показано как изготавливали тест-полоски (75 × 4 мм) – на фиксирующую подложку (Sealing Tape, Costar, USA) последовательно наклеивали мембрану для образца (Fusion), нитроцеллюлозную мембрану (FF120HP или FF80HP) и адсорбирующую мембрану (Fusion).

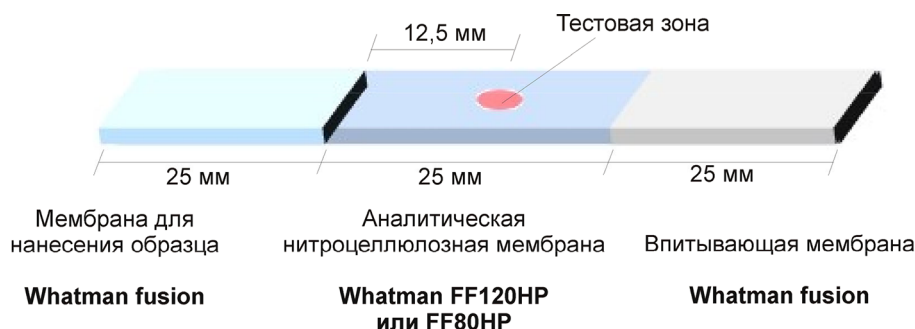


Рис. 1. Основные модули хроматографической тест-полоски

Fig. 1. The main modules of chromatographic test strip

Иммобилизация аптамера на аналитическую мембрану

А. Иммобилизация NH_2 -содержащего аптамера: на нитроцеллюлозную мембрану FF120HP собранной тест-полоски наносили по 1,5 мкл 25 мкМ NH_2 -TnAp10 или NH_2 -TnAp2t3 (в буфере для связывания) после процедуры рефолдинга. Исследовали разные условия сорбции: облучение ультрафиолетом 2, 5 или 10 мин; сорбция при 4 °C в течение суток, сорбция при комнатной температуре в течение 2 ч, сорбция при 37 °C в течение часа. Для анализа тест-полоску помещали в 150 мкл рабочего раствора, содержащего 500, 50 или 5 нМ cTnI и комплекс НЧЗ-St ~Bio-TnAp2t3 (1,2 о.е.) или НЧЗ-St ~Bio-TnAp10 (1,2–1,5 о.е.).

Б. Иммобилизация TnAp2t3-dA₂₀ аптамера на сорбированный конъюгат BSA-dT₃₀: на нитроцеллюлозную мембрану FF120HP собранной тест-полоски наносили по 1,5 мкл 10 мкг/мл конъюгата BSA-dT₃₀ в буфере для связывания аптамеров. Тест-полоски сушили при комнатной температуре в течение часа. Для анализа тест-полоску помещали в 150 мкл рабочего раствора, содержащего TnAp2t3-dA₂₀ (25, 5, 1 нМ), cTnI (250, 50, 5 нМ), TnAp10-Bio (25, 5, 1 нМ) и НЧЗ-St (1,5 о.е.).

В. Иммобилизация комплекса стрептавидина с биотинилированным аптамером: стрептавидин (3 мкл 10 мкМ раствора) смешивали с Bio-TnAp10 в молярном соотношении 1:1, 1:2 и 1:3, инкубировали 30 мин и наносили по 2 мкл полученной смеси на нитроцеллюлозную мембрану FF120HP собранной тест-полоски. Тест-полоски сушили при комнатной температуре в течение часа. Для анализа тест-полоску помещали в 150 мкл рабочего раствора, содержащего НЧЗ~TnAp2t3 (1,5 о.е.).

Проведение проточного латерального анализа

А. Модельный анализ Bio-BSA. На аналитическую мембрану (FF120HP или FF80HP) тест-полоски наносили раствор Bio-BSA в 50 мМ К-На фосфатного буфера pH 7,0 (1,5 мкл, 160, 32, 6,4 или 1,3 мкг/мл) и сушили ночь в холодильнике. Далее мембраны опускали в 150 мкл рабочего раствора, содержащего образцы НЧЗ-St диаметрами 20 нм ($4,5 \times 10^{15}$), 35 нм ($0,6 \times 10^{15}$) или 70 нм ($0,12 \times 10^{15}$). После хроматографии полоски высушивали и оценивали результат визуально либо количественно с помощью программы ImageJ по интенсивности окраски капли в аналитической зоне. При обработке пользовались руководством к программе. Плотность окраски всей капли сканировали и для расчетов использовали максимальное значение полученного в виде пика изображения.

Б. Модельный анализ cTnI. На мембрану FF120HP тест-полоски наносили по 1,5 мкл анти-cTnI антител (клон IC-19–3,6 мг/мл или клон I-60–5,6 мг/мл в PBS pH 7,4; 0,09 % NaN_3), высушивали при 37 °C в течение часа. Далее тест-полоску помещали в 150 мкл раствора 100 мМ К-На фосфатный буфер pH 7,5, 700 мМ NaCl, содержащий cTnI (10, 50, 100 и 200 нМ) и комплекс НЧЗ~TnAp2t3 (1,5 о.е.) или НЧЗ~TnAp10 (1,2 о.е.). После хроматографии полоски высушивали и анализировали, как описано выше.

Результаты и обсуждение

Ранее нами были получены анти-cTnI аптамеры, содержащие G-квадруплекс в своем составе, и найдена пара аптамеров (TnAp10, 80 н.о. и TnAp2t3, 27 н.о.), позволяющая определять cTnI твердофазным анализом сэндвич-формата с чувствительностью около 40 пМ (Krasitskaya et al., 2020). При этом аптамеры не связывали белки, пред-

ставленные в сыворотке – альбумин и иммуноглобулины. В рамках настоящего исследования показано, что детекция на основе этой пары аптамеров высокоспецифична и позволяет определять только сердечную форму свободного тропонина I, а другие тропонины и тропониновый комплекс эти аптамеры не связывают. Этот факт установлен с помощью биолюминесцентного твердофазного микроанализа, по схеме, представленной на рис. 2. В качестве метки использовали химический конъюгат Ca^{2+} -регулируемого фотопротейна обелина с политимидилатом. Поэтому для разработки латерального прочного анализа в качестве молекул, специфично связывающих мишень, использовали данную пару аптамеров.

При конструировании тест-системы, обеспечивающей максимальную чувствительность, необходимо: выяснить оптимальный размер наночастиц золота, а также тип аналитической мембраны, установить взаимное распределение аптамеров, иммобилизованных на частицах и мембране, и способ иммобилизации аптамеров. Все эти задачи решались путем эмпирического поиска.

Синтез и характеристика золотых наночастиц

Наночастицы золота получали методом Френса, который заключается в восстановлении золотохлористоводородной кислоты (HAuCl_4) цитратом натрия. При использовании различных соотношений окислитель-

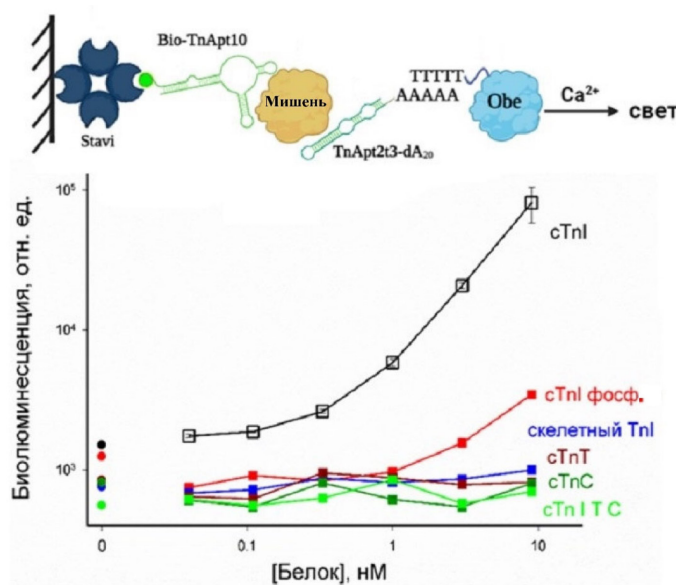


Рис. 2. Биолюминесцентный твердофазный анализ тропонинов и тропонинового комплекса. Вверху – образующийся на поверхности планшета комплекс и его биолюминесцентная реакция. Stavi – стрептавидин; Bio – остаток биотина; Obe – обелин. Мишени: красным, синим, коричневым, темно- и светло-зеленым показаны, соответственно, фосфорилированная сердечная изоформа тропонина I (cTnI фосф.), скелетная изоформа тропонина I, сердечные тропонины T и C (cTnT, cTnC), тропониновый комплекс (cTn I T C)

Fig. 2. Bioluminescent solid-phase assay of cardiac proteins of the troponin complex. At the top – the complex formed on the plate surface and its bioluminescence reaction. Stavi – streptavidin; Bio – biotin residue; Obe – obelin. Targets: cardiac phosphorylated troponin I, skeletal troponin, cardiac troponins T and C, and cardiac troponin complex are shown in red, blue, brown, dark green, and light green, respectively

Таблица 2. Условия получения и характеристика полученных НЧЗ

Table 2. Synthesis and properties of gold nanoparticles (GNP)

[HAuCl ₄], мМ, 100 мл	Цитрат Na %	Цитрат Na V, мл	Диаметр, нм	λ _{макс} нм
0,5	1	5	15–20	520
1	1	6	30–40	535
1	0,5	6	60–70	625

восстановитель были получены три препарата наночастиц золота (НЧЗ) (табл. 2). При увеличении диаметра частиц пик поглощения коллоидного раствора (λ_{макс}) сдвигался в более длинноволновую область. Особенно резкий сдвиг наблюдали в случае препарата с диаметром частиц 60–70 нм что, возможно, связано с образованием НЧЗ агрегатов.

Распределение синтезированных наночастиц в каждом образце, определенное методом динамического светорассеяния, показано на рис. 3 а-в. В результате синтеза было получено три образца наночастиц с диаметром 15–20 нм, 30–40 нм и 60–70 нм, условно обозначенные далее НЧЗ 20, НЧЗ 35, НЧЗ 70 соответственно.

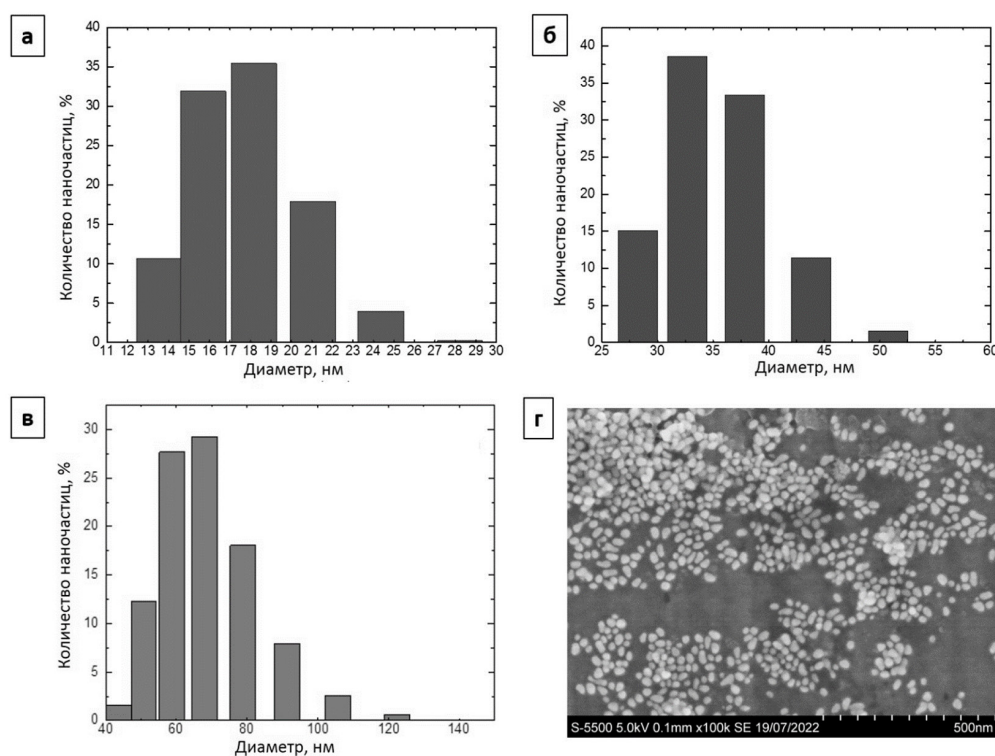


Рис. 3. Распределение синтезированных наночастиц золота по диаметру: 20 нм (а), 35 нм (б), 70 нм (в). Фотография наночастиц золота с диаметром 35 нм, полученная с помощью сканирующего электронного микроскопа (г)

Fig. 3. Distribution of synthesized gold nanoparticles by diameter: 20 nm (a), 35 nm (b), and 70 nm (c). Photograph of gold nanoparticles with a diameter of 35 nm, taken using a scanning electron microscope (d)

Как видно из рис. 3(г), наночастицы золота со средним диаметром 30–40 нм (НЧЗ 35) имеют сферическую форму и практически гомогенное распределение по размерам. Коллоидные растворы хранили при +4 °С в темном месте. В этих условиях растворы оставались стабильными в течение как минимум трех месяцев.

Получение НЧЗ, активированных стрептавидином, и определение оптимальных условий проведения латерального анализа

Для получения специфичных меток НЧЗ были конъюгированы со стрептавидином, образующим устойчивые комплексы с любыми молекулами, содержащими остаток биотина. Стрептавидин-активированные наночастицы (НЧЗ-St) получали адсорбцией этого белка со всеми типами исследуемых частиц, добавляя различные количества стрептавидина. Стабильность полученных образцов определяли спектрофотометрически по соотношению абсорбции образца при $\lambda=700$ нм (характерной полосой поглощения для агрегированных образцов) к абсорбции на $\lambda=550$ нм. Было показано, что стабильность наночастиц возрастает с увеличением количества

добавленного стрептавидина, а для получения стабильного к агрегации образца НЧЗ-St необходимо использовать концентрацию стрептавидина 60 мкг/мл с последующим добавлением 1 % BSA.

Полученные образцы использовали в модельном анализе, где сорбированный на полоске биотинилированный бычий сывороточный альбумин BSA-Bio образует окрашенные комплексы с НЧЗ-St. В эксперименте в качестве аналитической мембраны использовали нитроцеллюлозные мембраны двух сортов – FF120HP и FF80HP. BSA-Bio сорбировали в разном количестве. Подвижная фаза содержала растворы полученных образцов НЧЗ-St, которые образовывали окрашенные комплексы при взаимодействии с BSA-Bio. Данные по интенсивности окраски представлены в табл. 3. Результаты показывают, что НЧЗ-St с диаметром 30–40 нм при использовании в качестве аналитической мембраны FF120HP обладают лучшими аналитическими показателями: они позволяют детектировать 2 нг (около 30 фемтомолей) иммобилизованного белка BSA-Bio.

На основе полученных результатов частицы НЧЗ 35 использовали в последующих экспериментах как наиболее оптимальные.

Таблица 3. Интенсивность окраски полос, полученных при выявлении сорбированного на мембрану BSA-Bio

Table 3. Intensity of the color bands at the detection of BSA-Bio adsorbed on the membrane

НЧЗ	Мембрана	BSA-Bio, нг				
		0	2	9,6	48	240
		Интенсивность окраски				
20 нм	FF80HP	0	0	15	91	125
	FF120HP	0	0	43	111	113
35 нм	FF80HP	0	0	53	160	178
	FF120HP	0	5	142	155	165
70 нм	FF80HP	0	0	0	59	75
	FF120HP	0	0	57	90	90

Получение конъюгатов НЧЗ с анти-сТnI аптамерами

Иммобилизацию аптамеров на НЧЗ проводили в двух вариантах: а) биотинилированный аптамер TnAp10-Bio иммобилизовали на стрептавидин-модифицированные НЧЗ и б) аптамер, удлинённый полиаденилатом – TnAp2t3-dA₂₀, иммобилизовали на НЧЗ, активированные тио-производным политимидилата dT₃₀ (рис. 4). Полученные активированные аптамерами НЧЗ испытывали в качестве меток в условиях латерального анализа модельных образцов тропонина. Для иммобилизации исследуемых конъюгатов на мембране в аналитической зоне мембраны FF120HP сорбировали антитела к сТnI (клоны I-60 или IC-19, связывающие разные эпитопы тропонина). В подвижной фракции содержались сТnI в разной концентрации и соответствующие метки. Комплексы, образующиеся в аналитической

зоне, а также снимки полосок после анализа показаны на рис. 4. Зависимость интенсивности полос от концентрации сТnI в анализируемых растворах показана на рис. 5.

Полученные результаты показывают, что при использовании в качестве меток конъюгатов НЧЗ-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3 при всех концентрациях тропонина и в случае обоих антител наблюдается более интенсивный сигнал (рис. 4г), чем при использовании конъюгатов НЧЗ-St~BioTnAp10. Минимальная концентрация сТnI, детектируемая в модельном анализе с помощью метки НЧЗ-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3, составляет 5 нМ (рис. 5б).

Иммобилизация анти-сТnI аптамера на аналитическую мембрану

Были исследованы различные варианты иммобилизации анти-сТnI аптамера на нироцеллюлозную мембрану, а именно

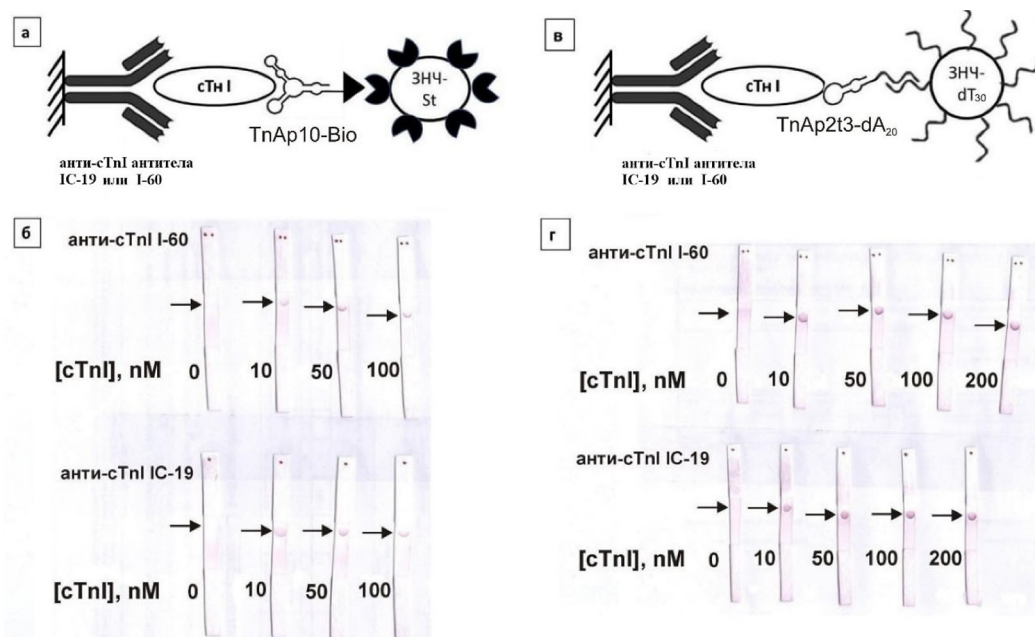


Рис. 4. Два вида комплексов, формирующихся в тестовой зоне при латеральном проточном анализе сТnI на основе первичной сорбции на аналитическую мембрану анти-сТnI антител (а, в). Фотография тест-полосок после анализа (б, г). Стрелками показаны окрашенные зоны биоспецифических комплексов

Fig. 4. Two types of complexes formed in the test zone during adsorption of antibodies to cTnI (a, v). Photographs of test strips after analysis (б, г). Colored zones are indicated by arrows

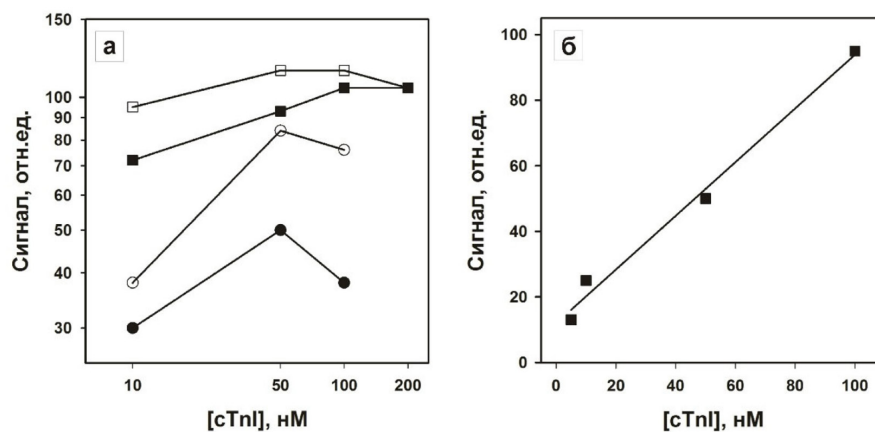


Рис. 5. а) Зависимость интенсивности окраски тестовых полосок от концентрации cTnI при использовании в качестве конъюгата НЧЗ-St~BioTnAp10 (-○-) или НЧЗ-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3 (-□-) и иммобилизованных на нитроцеллюлозной мембране анти-cTnI антител IC 19 (-●- или -■-) или I-60 (-○- или -□-). б) Зависимость интенсивности окраски тестовых полосок от концентрации cTnI при использовании конъюгата НЧЗ-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3 и анти-cTnI антитела IC 19, иммобилизованного в тестовой зоне

Fig. 5. (a) The cTnI concentration dependence of the test strip color intensity when using GNP-St~BioTnAp10 (-○-) or GNP-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3 (-□-) as a conjugate and anti-cTnI antibodies IC 19 (-●- or -■-) or I-60 (-○- or -□-) immobilized on a nitrocellulose membrane. (б) The cTnI concentration dependence of the test strip color intensity when using the GNP-dT₃₀~dA₂₀TnAp2t3 conjugate and anti-cTnI antibody IC 19 immobilized in the test zone

на мембрану сорбировали: 1) непосредственно один из аптамеров; 2) химический конъюгат бычьего сывороточного альбумина с политимидилатом BSA-dT₃₀, а затем аптамер dA₂₀TnAp2t3; 3) комплекс стрептавидин-биотинилированный аптамер St~BioTnAp10. Сорбцию проводили в различных условиях (см. раздел Материалы и методы). Эксперименты показали, что иммобилизация аптамеров напрямую на нитроцеллюлозную мембрану (вариант 1), а также с помощью сорбции комплекса с BSA-dT₃₀ (вариант 2) оказалась малоэффективной: при проведении модельного латерального проточного анализа cTnI в тестовой зоне тест-полоски видимый сигнал не регистрировали (данные не представлены). Оптимальным вариантом иммобилизации аптамера на мембрану оказалась сорбция комплекса стрептавидин-биотинилированный аптамер St~BioTnAp10.

Схема устройства тест-полоски, состав формирующегося комплекса, а также фото-

снимки полученных полосок и результаты измерений приведены на рис. 6. В тестовой зоне иммобилизован комплекс стрептавидин-биотинилированный аптамер TnAp10 (St~BioTnAp10), а в подвижной фазе находятся НЧЗ, несущие второй аптамер TnAp2t3, иммобилизованный через аденин-тимидиновый мостик, и молекула-мишень cTnI (рис. 6а).

Модельные эксперименты показали (рис. 6б), что такой дизайн анализа обеспечивает регистрацию тропонина в буферном растворе до концентрации 1 нМ (24 нг/мл) (рис 6в). Следует отметить, что диагностически значимая концентрация cTnI при инфаркте миокарда составляет 1 нг/мл. Таким образом, разработанный нами латеральный проточный аптасенсор требует дополнительных исследований по увеличению чувствительности анализа. В условиях твердофазного биолуминесцентного анализа выбранные для данного исследования аптамеры детектируют cTnI с чувствительностью, превосходящей диа-

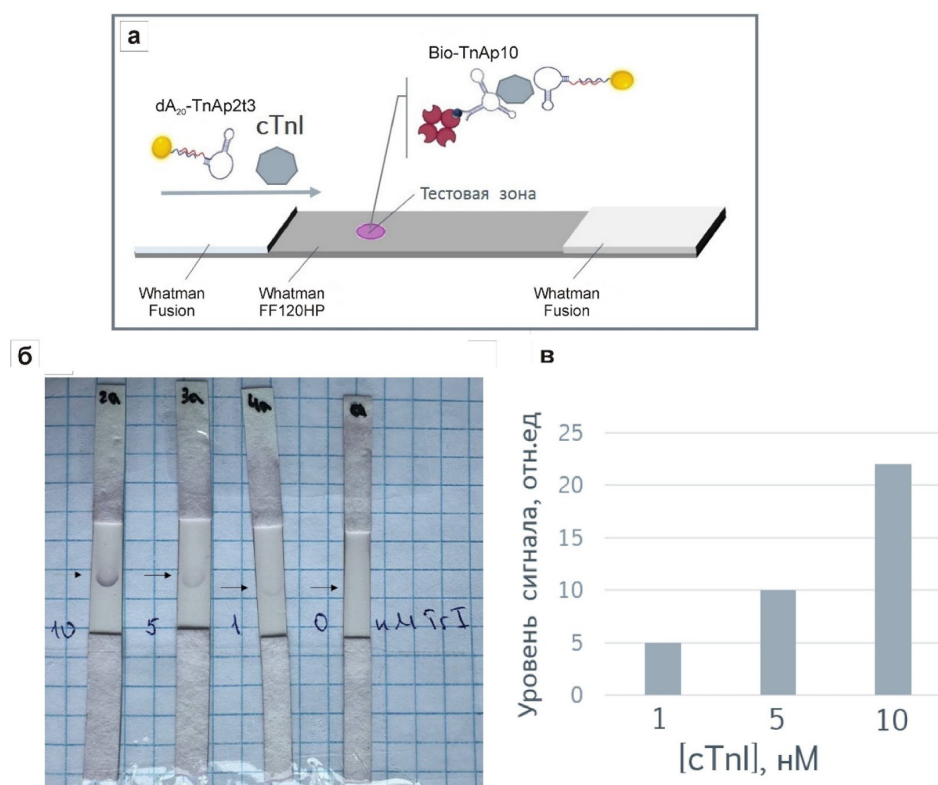


Рис. 6. (а) Дизайн тест-полоски для латерального анализа cTnI на основе аптамерной сенсорики. (б) Фотография тест-полосок после анализа. (в) Зависимость интенсивности окраски тестовых зон от концентрации cTnI

Fig. 6. (a) Design of a test strip for lateral cTnI analysis based on aptameric sensors. (б) Photograph of test strips after analysis. (v) The cTnI concentration dependence of test zone color intensity

гностический уровень – 40 пМ (Krasitskaya et al., 2020). Очевидно, что в нашем случае латерального формата анализа повышение чувствительности возможно лишь за счет усиления детектирующего сигнала. Литературный поиск выявил несколько вариантов его усиления как то: а) использование наноматериалов с более сильным сигналом – квантовые точки, другие наночастицы, коллоидный селен и др. (см., напр., Ye et al., 2020); б) амплификация визуального сигнала за счет увеличения массы специфического молекулярного комплекса (Hu et al., 2013; Cao et al., 2023; Ijäs et al., 2025); в) амплификация сигнала на основе ферментативных реакций или комбинаций наночастиц разных металлов (He et al., 2011;

Hendrickson et al., 2024). Следующим этапом работы будет выбор стратегии амплификации сигнала при проведении латерального проточного анализа на основе аптамерной сенсорики, который бы позволил улучшить диагностическую эффективность и в то же время не усложнять значительно процедуру проведения анализа и визуализацию результата.

Заключение

Настоящая работа представляет результаты первоначальных исследований, необходимых на пути создания латеральной проточной тест-системы для быстрого выявления раннего маркера инфаркта сердечного тропо-

нина I. В основе системы лежит способность наночастиц золота коагулировать с появлением специфической окраски, интенсивность которой пропорциональна содержанию аналита. Впервые нами получены НЧЗ, активированные высокоаффинными аптамерами, в качестве узнающих и связывающих мишень элементов.

В ходе работы определены: оптимальный размер НЧЗ, условия их модификации биоспецифичными молекулами для полу-

чения стабильных при хранении и использовании образцов, выбран наилучший вариант аналитической мембраны, разработан дизайн аналитической системы и проведены ее первоначальные испытания с использованием модельных растворов. Система требует дополнительных исследований, направленных на понижение детектируемой концентрации мишени, чтобы удовлетворять требованиям диагностики острых состояний сердечно-сосудистой системы.

Список литературы / References

Башмакова Е.Е., Кудрявцев А.Н., Франк Л.А. (2020) Разработка способа получения функционально активного рекомбинантного стрептавидина в клетках *Escherichia coli*. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 13(2): 218–229 [Bashmakova E.E., Kudryavtsev A.N., Frank L.A. (2020) Development of the method to produce functionally active recombinant streptavidin in *Escherichia coli* cells. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 13(2): 218–229 (in Russian)]

Дементьева И.И., Морозов Ю.А., Чарная М.А., Гончарова А.В. (2013) Технологии point of care в клинике неотложных состояний. *Клиническая лабораторная диагностика*, 7: 5–10 [Dementiyeva I.I., Morozov Yu. A., Tcharnaya M.A., Gontcharova A.V. (2013) The point-of-care technologies in clinic of emergency states. *Clinical Laboratory Diagnostics* [Klinicheskaya laboratornaya diagnostika], 7: 5–10 (in Russian)]

Титов В.Н. (2016) Диагностическое значение содержания в плазме крови тропонина и белка кардиомиоцитов, связывающего жирные кислоты при остром коронарном синдроме. *Клиническая лабораторная диагностика*, 61(10): 672–680 [Titov V.N. (2016) The diagnostic significance of the content in blood plasma of troponin and protein of cardiomyocytes binding fatty acids under acute coronary syndrome. *Clinical Laboratory Diagnostics* [Klinicheskaya laboratornaya diagnostika], 61(10): 672–680 (in Russian)]

Bahadir E.B., Sezginturk M.K. (2016) Lateral flow assays: principles, designs and labels. *TrAC Trends in Analytical Chemistry*, 82: 286–306

Banerjee R., Jaiswal A. (2018) Recent advances in nanoparticle-based lateral flow immunoassay as a point-of-care diagnostic tool for infectious agents and diseases. *Analytst*, 143(9): 1970–1996

Bashmakova E.E., Krasitskaya V.V., Kudryavtsev A.N., Grigorenko V.G., Frank L.A. (2017) Hybrid minimal core streptavidin-obelin as a versatile reporter for bioluminescence-based bioassay. *Photochemistry & Photobiology*, 93(2): 548–552

Byzova N.A., Zherdev A.V., Khlebtsov B.N., Burov A.M., Khlebtsov N.G., Dzantiev B.B. (2020) Advantages of highly spherical gold nanoparticles as labels for lateral flow immunoassay. *Sensors*, 20(12): 3608

- Cao M., Vial A., Minder L., Guédin A., Fribourg S., Azéma L., Feuillie C., Molinari M., Di Primo C., Barthélémy P., Leblond Chain J. (2023) Aptamer-based nanotrains and nanoflowers as quinine delivery systems. *International Journal of Pharmaceutics: X*, 5: 100172
- Dalirirad S., Steckl A.J. (2019) Aptamer-based lateral flow assay for point of care cortisol detection in sweat. *Sensors and Actuators B: Chemical*, 283: 79–86
- Dolinnyi A.I. (2017) Extinction coefficients of gold nanoparticles and their dimers. Dependence of optical factor on particle size. *Colloid Journal*, 79(5): 611–620
- Frens G. (1973) Controlled nucleation for the regulation of the particle size in monodisperse gold suspensions. *Nature Physical Science*, 241(105): 20–22
- He Y., Zhang S., Zhang X., Baloda M., Gurung A. S., Xu H., Zhang X., Liu G. (2011) Ultrasensitive nucleic acid biosensor based on enzyme-gold nanoparticle dual label and lateral flow strip biosensor. *Biosensors & Bioelectronics*, 26(5): 2018–2024
- Hendrickson O.D., Byzova N.A., Panferov V.G., Zvereva E.A., Xing S., Zherdev A.V., Liu J., Lei H., Dzantiev B.B. (2024) Ultrasensitive lateral flow immunoassay of fluoroquinolone antibiotic gatifloxacin using Au@Ag nanoparticles as a signal-enhancing label. *Biosensors*, 14(12): 598
- Hu J., Wang L., Li F., Han Y.L., Lin M., Lu T.J., Xu F. (2013) Oligonucleotide-linked gold nanoparticle aggregates for enhanced sensitivity in lateral flow assays. *Lab on a Chip*, 13(22): 4352–4357
- Huang L., Tian S., Zhao W., Liu K., Ma X., Guo J. (2021) Aptamer-based lateral flow assay on-site biosensors. *Biosensors & Bioelectronics*, 186: 113279
- Ijäs H., Trommler J., Nguyen L., van Rest S., Nickels P.C., Liedl T., Urban M.J. (2025) DNA origami signal amplification in lateral flow immunoassays. *Nature Communication*, 16(1): 3216
- Jin B., Yang Y., He R., Park Y.I., Lee A., Bai D., Li F., Lu T.J., Xu F., Lin M. (2018) Lateral flow aptamer assay integrated smartphone-based portable device for simultaneous detection of multiple targets using upconversion nanoparticles. *Sensors and Actuators B: Chemical*, 276: 48–56
- Krasitskaya V.V., Goncharova N.S., Biriukov V.V., Bashmakova E.E., Kabilov M.R., Baykov I.K., Sokolov A.E., Frank L.A. (2020) The Ca²⁺-regulated photoprotein obelin as a tool for SELEX monitoring and DNA aptamer affinity evaluation. *Photochemistry & Photobiology*, 96(5): 1041–1046
- Krasitskaya V.V., Efremov M.K., Frank L.A. (2023) Luciferase NLuc site-specific conjugation to generate reporters for in vitro assays. *Bioconjugate Chemistry*, 34(7): 1282–1289
- Krasitskaya V.V., Kudryavtsev A.N., Yaroslavtsev R.N., Velikanov D.A., Bayukov O.A., Gerasimova Y.V., Stolyar S.V., Frank L.A. (2022) Starch-coated magnetic iron oxide nanoparticles for affinity purification of recombinant proteins. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(10): 5410
- Krasitskaya V.V., Kudryavtsev A.N., Shimomura O., Frank L.A. (2013) Obelin mutants as reporters in bioluminescent dual-analyte binding assay. *Analytical Methods*, 5(3): 636–640
- Koczula K.M., Gallotta A. (2016) Lateral flow assays. *Essays in Biochemistry*, 60(1): 111–120
- Liu L.S., Wang F., Ge Y., Lo P.K. (2021) Recent developments in aptasensors for diagnostic applications. *ACS Applied Materials & Interfaces*, 13(8): 9329–9358
- Mao X., Ma Y., Zhang A., Zhang L., Zeng L., Liu G. (2009) Disposable nucleic acid biosensors based on gold nanoparticle probes and lateral flow strip. *Analytical Chemistry*, 81(4): 1660–1668
- Nan X., Yang L., Cui Y. (2023) Lateral flow immunoassay for proteins. *Clinica Chimica Acta*, 544: 117337

Soh J.H., Chan H.M., Ying J.Y. (2020) Strategies for developing sensitive and specific nanoparticle-based lateral flow assays as point-of-care diagnostic device. *Nano Today*, 30: 100831

Tripathi P., Kumar A., Sachan M., Gupta S., Nara S. (2020) Aptamer-gold nanozyme based competitive lateral flow assay for rapid detection of CA125 in human serum. *Biosensors and Bioelectronics*, 165: 112368

Wang J., Munir A., Li Z., Zhou H.S. (2009) Aptamer–Au NPs conjugates-enhanced SPR sensing for the ultrasensitive sandwich immunoassay. *Biosensors and Bioelectronics*, 25(1): 124–129

Xu H., Mao X., Zeng Q., Wang S., Kawde A.-N., Liu G. (2009) Aptamer-functionalized gold nanoparticles as probes in a dry-reagent strip biosensor for protein analysis. *Analytical Chemistry*, 81(2): 669–675

Ye H., Liu Y., Zhan L., Liu Y., Qin Z. (2020) Signal amplification and quantification on lateral flow assays by laser excitation of plasmonic nanomaterials. *Theranostics*, 10(10): 4359–4373

EDN: XJKMSA

УДК 616.858–008.6

An Analysis of Prevailing Pathogenic Variants in the *LRRK2* Gene within a Sample of Patients with Parkinson's Disease in Krasnoyarsk Krai

**Aleksandra A. Shalyova^{a, b*},
Tatiana N. Subbotina^{a, b}, Vladislav G. Abramov^b,
Denis D. Pokhabov^{b, c} and Dmitry V. Pokhabov^{b, c}**

^aSiberian Federal University

Krasnoyarsk, Russian Federation

*^bFederal Siberian Research and Clinical Center
of the Federal Medical and Biological Agency of Russia*

Krasnoyarsk, Russian Federation

^cVoino-Yasenetsky Krasnoyarsk State Medical University

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 07.02.2025, received in revised form 10.06.2026, accepted 11.06.2026

Abstract. The *LRRK2* gene and its pathogenic germline variants are among the most common genetic causes of Parkinson's disease. The prevalence of these variants in the gene remains poorly studied in Russian PD patients, particularly in those in Krasnoyarsk Krai. The study aimed to assess the prevalence of the *LRRK2* gene p.G2019S, p.R1441C and p.R1441G variants among PD patients in Krasnoyarsk Krai. The sample included a total of 70 patients: 66 patients with sporadic PD and 4 patients with familial PD. Additionally, three daughters of a familial PD patient who carried the p.G2019S variant in the *LRRK2* gene were examined. The screening for p.G2019S, p.R1441C and p.R1441G variants in the *LRRK2* gene was conducted using allele-specific real-time PCR, with variant confirmation performed via Sanger sequencing. The study identified the p.G2019S variant in only one familial PD patient and in one of the three daughters of that patient. The p.R1441C and p.R1441G variants were not detected within this sample. The observed prevalence of p.G2019S variant was 1.4 %, aligning with existing literature data. This analysis is clinically relevant for genetic counselling in PD patients.

Keywords: Parkinson's disease, *LRRK2*, p.G2019S, p.R1441C, p.R1441G.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: anellika@yandex.ru

ORCID: 0000-0002-2505-5978 (Shalyova A.); 0000-0001-7790-5033 (Subbotina T.); 0000-0002-4063-4951 (Abramov V.); 0000-0001-6970-1436 (Pokhabov D.); 0000-0003-3355-6278 (Pokhabov D.)

Acknowledgements. The team of authors expresses gratitude to Sofia Nikolaevna Pchelina, Doctor of Biological Sciences, for providing materials for developing test systems.

The study was carried out with financial support from the Federal Medical and Biological Agency of Russia's State Assignment "Using Molecular Genetic Analysis to Assess the Risk of Early Development of Neurodegenerative Diseases" and Siberian Federal University.

Citation: Shalyova A. A., Subbotina T. N., Abramov V. G., Pokhabov D. D., Pokhabov D. V. An analysis of prevailing pathogenic variants in the *LRRK2* gene within a sample of patients with Parkinson's disease in Krasnoyarsk Krai. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2026, 19(2), 385–394. EDN: XJKMSA



Анализ распространенности патогенных вариантов в гене *LRRK2* среди выборки пациентов с болезнью Паркинсона Красноярского края

**А. А. Шалёва^{а, б}, Т. Н. Субботина^{а, б},
В. Г. Абрамов^б, Д. Д. Похабов^{б, в}, Д. В. Похабов^{б, в}**

*^аСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

*^бФедеральный Сибирский научно-клинический центр
Федерального медико-биологического агентства России
Российская Федерация, Красноярск*

*^вКрасноярский государственный медицинский университет
имени профессора В. Ф. Войно-Ясенецкого
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Известно, что развитие болезни Паркинсона (БП) может быть ассоциировано с герминальными патогенными вариантами в различных причинных генах. Ген *LRRK2* и его варианты относятся к наиболее распространенным генетическим причинам развития заболевания. Распространенность вариантов в данном гене слабо изучена для пациентов с БП России и, в частности, для пациентов Красноярского края. Цель исследования – анализ распространенности вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G в гене *LRRK2* среди пациентов с БП, проживающих на территории Красноярского края. Обследованы 73 человека: 66 пациентов со спорадической и 4 пациента с семейной формами БП, а также 3 дочери пациента с семейной формой заболевания, у которого был выявлен вариант p.G2019S в гене *LRRK2*. Анализ вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G в гене *LRRK2* проводился методом аллель-специфичной ПЦР-РВ, наличие вариантов подтверждалось методом секвенирования по Сэнгеру. Проведенное исследование позволило выявить у 1 из 70 пациентов с семейной формой БП вариант p.G2019S в гене *LRRK2*, также выявленный у одной из трех дочерей пациента. Варианты p.R1441C и p.R1441G не были обнаружены среди данной выборки пациентов. Таким образом, выявленная распространенность варианта p.G2019S составила 1,4 %, что соответствует данным литературы. Анализ указанных вариантов актуален в рамках генетического консультирования пациентов с БП.

Ключевые слова: болезнь Паркинсона, *LRRK2*, p.G2019S, p.R1441C, p.R1441G.

Благодарности. Коллектив авторов выражает особую благодарность Пчелиной Софье Николаевне, д.б.н., заведующей лабораторией молекулярной генетики человека Петербургского института ядерной физики им. Б. П. Константинова, НИЦ «Курчатовский институт» и руководителю Отдела молекулярно-генетических и нанобиологических технологий НИЦ Первого Санкт-Петербургского Государственного медицинского университета им. И. П. Павлова за предоставление материалов, способствовавших созданию тест-систем, использованных в данной работе.

Исследование выполнено при финансовом обеспечении Государственного задания ФМБА России на тему: «Использование молекулярно-генетического анализа для оценки риска раннего развития нейродегенеративных заболеваний», а также с привлечением средств федерального бюджета Сибирского федерального университета.

Цитирование: Шалёва А. А. Анализ распространенности патогенных вариантов в гене *LRRK2* среди выборки пациентов с болезнью Паркинсона Красноярского края /А. А. Шалёва, Т. Н. Субботина, В. Г. Абрамов, Д. Д. Похабов, Д. В. Похабов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2026. 19(2). С. 385–394. EDN: XJKMSA

Введение

В настоящее время известно, что точковые патогенные варианты в гене обогащенной лейциновыми повторами киназы 2 *LRRK2* являются причиной развития аутосомно-доминантной болезни Паркинсона (БП), а также редко могут ассоциироваться с развитием спорадических случаев БП (сБП). Более того, варианты *LRRK2* являются одной из наиболее распространенных генетических причин семейной формы БП. На сегодняшний день описано около 50 вариантов в гене *LRRK2* (Shulman et al., 2011), большая часть из которых представлена миссенс-вариантами. Вариант p.G2019S является наиболее распространенным для данного гена, на его долю приходится до 75 % всех вариантов *LRRK2*. ОНЗ (однонуклеотидная замена) p.R1441C находится на втором месте по частоте встречаемости среди вариантов в гене *LRRK2* (Пчелина и др., 2014). Согласно исследованию международного консорциума по *LRRK2*, частота встречаемости p.G2019S во всем мире составляет до 1 % среди пациентов с сБП и до 4 % среди семейных случаев (Healy et al., 2008); для европейских популяций эти частоты состав-

ляют 5–7 % случаев для семейной формы БП и 0,6–1,6 % среди сБП (Пчелина и др., 2014). Для пациентов с БП на территории России распространенность p.G2019S составила 0,7 % для сБП и 7,7 % для семейных случаев БП (Illarioshkin et al., 2007). Кроме вариантов p.G2019S и p.R1441C к развитию БП с аутосомно-доминантным типом наследования приводят также несколько более редких ОНЗ в гене *LRRK2*, а именно: p.N1437H, p.R1441G/H, p.Y1699C и p.I2020T.

Болезнь Паркинсона, связанная с вариантами в гене *LRRK2* (*LRRK2*-БП), имеет неполную пенетрантность, которая повышается с возрастом и зависит также от этнической принадлежности, что объясняет тот факт, что точковые варианты *LRRK2* встречаются среди 1–2 % идиопатических случаев БП (иБП). Помимо этого, пенетрантность *LRRK2*-БП варьирует (от 24 до 100 %) для различных вариантов *LRRK2* и в различных исследованиях. Например, вариант p.I2020T имеет высокую пенетрантность, но встречается очень редко. А вариант p.G2019S гораздо более распространен, но обладает умеренной пенетрантностью. Согласно данным международного консорциума по *LRRK2*, при

наличии варианта p.G2019S риск развития БП составляет примерно 28 % в возрасте 59 лет, 51 % в возрасте 69 лет и 74 % в возрасте 79 лет (Healy et al., 2008).

Фермент LRRK2 является многодоменной киназой, имеющей два ферментативных домена – GTPазный (GTP – гуанозинтрифосфат) и серин-треонинкиназный, связывающий их COR домен, а также концевые домены белок-белкового взаимодействия (LRR, ARM, ANK и WD-40). Было показано, что большая часть известных вариантов *LRRK2* приводит к повышению киназной активности LRRK2. Вариант p.G2019S расположен в сайте киназной петли активации, и считается, что он приводит к увеличению киназной активности LRRK2 посредством увеличения доступа субстрата к петле активации. При наличии же варианта p.R1441C/G происходит подавление гидролизной активности GTPазного домена LRRK2 и повышается сродство LRRK2 к GTP, вследствие чего активность киназы LRRK2 увеличивается в 3–4 раза (Usmani et al., 2021).

Киназа LRRK2 задействована в нормальном функционировании лизосом, регуляции иммунных функций, а также участвует в апоптозе и аутофагии. Помимо этого, LRRK2 на белковом или генетическом уровне опосредованно взаимодействует с рядом прочих генов БП (*GBA1*, *MAPT*, *PINK1*, *PARK2*, *SNCA*) (Usmani et al., 2021). Во многих работах показано, что экспрессия гена *LRRK2* со всеми патогенными вариантами приводит к нейротоксичности. Однако механизм патогенного влияния вариантов в гене *LRRK2* все еще находится на стадии изучения.

Скрининг патогенных вариантов в гене *LRRK2* имеет значение в рамках генетического консультирования пациентов с БП, поскольку киназа LRRK2 является перспективной мишенью для терапии LRRK2-БП,

и в настоящее время активно разрабатываются, а также проходят клинические испытания препараты, селективно ингибирующие патогенно повышенную активность LRRK2.

Целью настоящего исследования стал анализ встречаемости вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G в гене *LRRK2* среди пациентов с установленным диагнозом БП, проживающих на территории Красноярского края.

Материалы и методы

В исследование включались пациенты, имевшие возраст старше 18 лет, способные прочитать и добровольно подписать информированное согласие, имевшие установленный диагноз БП в соответствии с «United Kingdom Parkinson's Disease Society Brain Bank criteria».

В исследование были включены 70 пациентов (19 мужчин, 51 женщина) со sporadической (66 пациентов) и семейной (4 пациента) формами БП. Средний возраст дебюта заболевания составил 54 года (16–77), средний возраст пациентов на момент исследования составил 60 лет (23–85).

Геномную ДНК выделяли из лейкоцитов цельной крови пациентов с помощью набора «ДНК-Сорб-В» (АмплиСенс, Россия). Праймеры и условия проведения аллель-специфичных ПЦР в режиме реального времени (ПЦР-РВ) для анализа вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G были подобраны самостоятельно и представлены в табл. 1 и 2. ПЦР проводили с помощью набора «Для проведения ПЦР-РВ в присутствии EVA Green» (СИНТОЛ, Россия). Для проведения ПЦР и дальнейшего секвенирования участка гена *LRRK2* с вариантом p.G2019S использовали праймеры (Chen et al., 2020). Секвенирование проводили на генетическом анализаторе AB 3500 («Applied Biosystems»).

Таблица 1. Последовательности праймеров для анализа вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G методом аллель-специфичной ПЦР-ПВ

Table 1. Primer sequences for the analysis of p.G2019S, p.R1441C and p.R1441G variants by allele-specific real-time PCR

Название праймера	Последовательность
LRRK2 G2019S прямой (норма)	5'-ATTGCAAAGATTGCTGACTACG-3'
LRRK2 G2019S прямой (вариант)	5'-CATTGCAAAGATTGCTGACTACA-3'
LRRK2 G2019S обратный	5'-TTGATTTGCCTCACAAGTGC-3'
LRRK2 R1441G/C прямой (норма)	5'-GTGTCTTTCCCTCCAGGCTC-3'
LRRK2_R1441G прямой (вариант)	5'-GTGTCTTTCCCTCCAGGCTG-3'
LRRK2_R1441C прямой (вариант)	5'-GTGTCTTTCCCTCCAGGCTT-3'
LRRK2_R1441G/C обратный	5'-GGAACCCTCGCTTATTCAGGA-3'

Таблица 2. Условия проведения ПЦР-ПВ для анализа вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G

Table 2. Real-time PCR conditions for the analysis of p.G2019S, p.R1441C and p.R1441G variants

Программа амплификации			Реакционная смесь объемом 25 мкл (1 проба)		
95 °С	3 мин	1 цикл	ddH ₂ O		14,05 мкл
95 °С	10 сек	40/45** циклов	10x ПЦР буфер Б + EVA Green		2,5 мкл
			dNTP, 2,5 mM		2,5 мкл
			MgCl ₂ , 25 mM		1,5 мкл
64 °C/66 °C*	10 сек +считывание		Праймеры, 12,5 пмоль/мкл	Прямой	0,6 мкл
				Обратный	0,6 мкл
72 °С	30 сек		SynTaq ДНК-полимераза, 5Е/мкл		0,25 мкл
			Образец ДНК		3 мкл

* – температура отжига праймеров для анализа варианта p.G2019S составляет 64 °C, для анализа вариантов p.R1441C и p.R1441G – 66 °C

** – количество циклов амплификации для анализа варианта p.G2019S составляет 40 циклов, для анализа вариантов p.R1441C и p.R1441G – 45 циклов

Проведение исследования одобрено Локальным этическим комитетом при ФГБУ «Федеральный Сибирский научно-клинический центр Федерального медико-биологического агентства» (г. Красноярск) на заседании № 16 от 18.02.2019.

Результаты

По результатам проведенного исследования был выявлен вариант p.G2019S в гетерозиготном состоянии у 1 пациента из 70, имевшего семейную форму БП (рис. 1).

Поскольку среди кровных родственников пациента имелось несколько случаев БП, соответствующих менделирующей доминантной форме наследования, были генетически обследованы и осмотрены врачом-неврологом также три дочери пациента, т.е. родственники, для которых это оказалось возможным. Генотипирование выявило тот же вариант p.G2019S у одной из дочерей. Затем для верификации выявленного варианта пациенту-пробанду и трем его дочерям было проведено секвенирование по Сэнгеру (рис. 2).

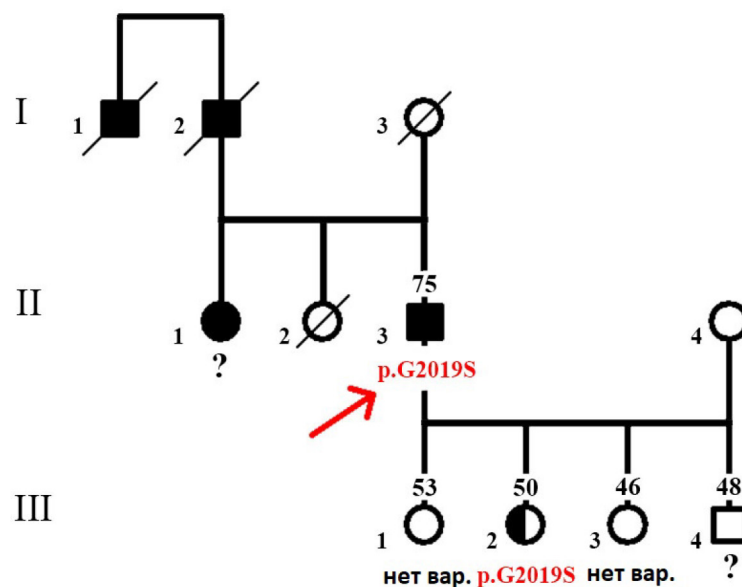


Рис. 1. Родословная пациента с болезнью Паркинсона, ассоциированной с вариантом p.G2019S. Обозначения: квадраты – мужчины, круги – женщины; зачеркнутые – умершие, полностью закрашенные – имеют (имели) БП, закрашенные наполовину – носители фактора риска БП (варианта p.G2019S), стрелка – пробанд; нет вар. – не имеют вариант p.G2019S, ? – статус варианта p.G2019S неизвестен. Для пробанда и его детей также указаны возрасты на момент исследования

Fig. 1. Pedigree of a Parkinson's disease patient associated with the p.G2019S variant. Symbols: squares – males, circles – females; crossed out – deceased, fully shaded – affected with PD, half-shaded – carriers of the p.G2019S PD risk factor, arrow – proband; нет вар. (=no variant) – no p.G2019S variant detected; ? – p.G2019S status unknown. The ages at the time of study are provided for the proband and his children

Результаты секвенирования подтвердили наличие варианта p.G2019S у пациента и одной из его дочерей, а также отсутствие варианта у двух других дочерей.

Варианты p.R1441C и p.R1441G не были выявлены ни у одного из 70 пациентов.

Обсуждение

Симптомы *LRRK2*-БП и сБП в основном практически не отличаются, однако *LRRK2*-связанная форма БП все же имеет некоторые особенности. В частности, считается, что *LRRK2*-БП характеризуется меньшей частотой развития когнитивных нарушений и гипосмии, а также и замедленным прогрессированием двигательной дисфункции (Goldwurm et al., 2006; Srivatsal et al., 2015; Gunzler et al., 2018). Пациент с вариантом

p.G2019S из представленной в настоящем исследовании выборки имеет смешанную форму БП 3 степени по шкале Хена и Яра, заболевание дебютировало в возрасте 66 лет и медленно прогрессирует в течение 10 лет. Дебют наблюдался асимметричный в виде замедленности и скованности в правой руке, с последующим присоединением тремора покоя. В дальнейшем появились нарушения ходьбы и равновесия, вплоть до падений. На сегодняшний день помимо гипокинезии, ригидности мускулатуры и тремора пациент также имеет вегетативные симптомы: учащение мочеиспускания, запоры и периодические резкие колебания артериального давления. Когнитивных симптомов (депрессия, деменция, галлюцинации и т.п.) не наблюдается.

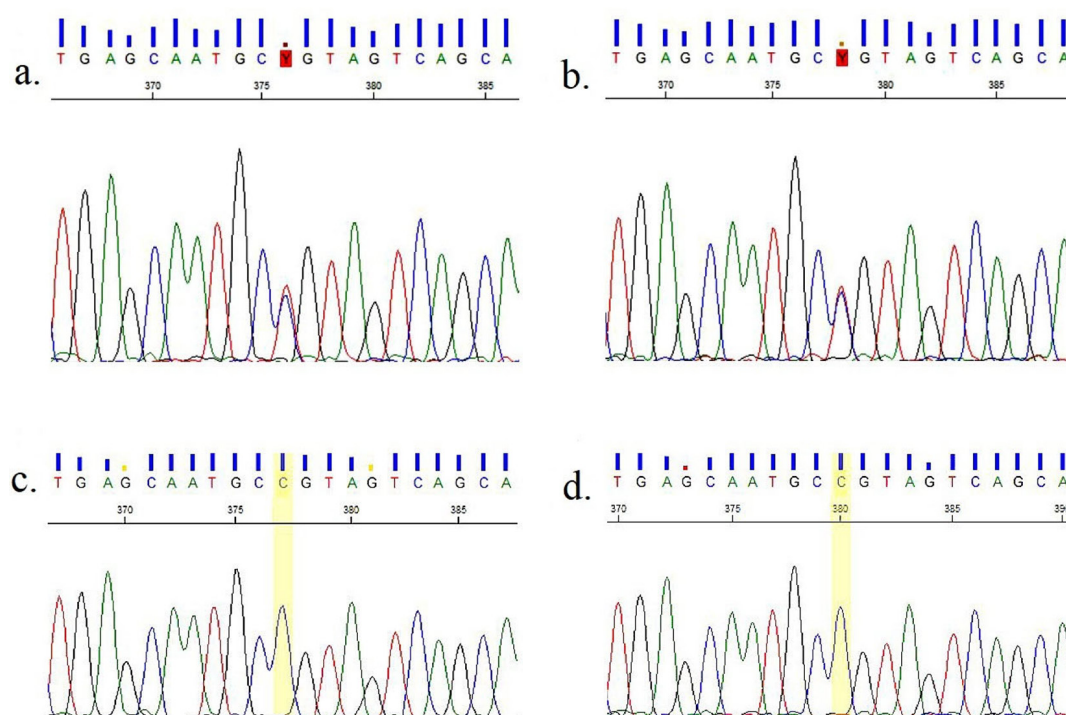


Рис. 2. Секвенсограммы пациента (a) и его дочери (b) с вариантом p.G2019S в гетерозиготном состоянии, а также дочерей (c, d), не имеющих данный вариант

Fig. 2. Sanger sequencing chromatograms of: (a) a patient with the p.G2019S variant in a heterozygous state; (b) his daughter carrying the same p.G2019S heterozygous variant; (c, d) two daughters without this variant

Возраст дочери данного пациента, также несущей вариант p.G2019S, на момент обследования составил 50 лет, диагноза БП на настоящий момент женщина не имеет, однако отмечает легкий тремор постурально-кинестического характера в руках, а также при тестировании обоняния у нее была выявлена гипосмия. При этом у ее сестер (в возрасте 53 и 46 лет на момент обследования), не имеющих вариант p.G2019S, при осмотре врачом-неврологом была выявлена только anosmia (у старшей сестры) и гипосмия (у младшей сестры), каких-либо других жалоб и симптомов у них не имелось. Поскольку нарушения обоняния наблюдаются у всех трех женщин, а вариант p.G2019S имеется лишь у одной из них, логично предполагать, что данные нарушения обоняния в этом случае не являются следствием наличия обозначенного варианта.

По данным работы Иллариошкина и др. (Illarioshkin et al., 2007), для пациентов с вариантом p.G2019S был характерен типичный леводопа-зависимый паркинсонизм с асимметричным началом симптомов, а также рано развивался и был существенным постуральный тремор. Кроме того, отсутствовали когнитивные нарушения и вегетативная дисфункция. Эти данные, как и описанный нами случай, согласуются с имеющимися в литературе сведениями о том, что *LRRK2*-БП в целом клинически схожа с иБП и не имеет исключительных особенностей в течении заболевания. Также приведенные исследования подтверждают имеющиеся в литературе сведения о сниженном риске развития когнитивных нарушений при *LRRK2*-БП.

Киназа *LRRK2* является перспективной мишенью для терапии БП, модифицирующей

болезнь, поскольку пациенты с *LRRK2*-БП представляют собой гомогенную подгруппу с общей патофизиологией (Tolosa et al., 2020). DNL201, первый в своем классе ингибитор ЦНС-киназы *LRRK2*, снижает активность *LRRK2* и восстанавливает лизосомную функцию в клеточных и животных моделях. У здоровых добровольцев и пациентов с болезнью Паркинсона DNL201 ингибировал активность киназы *LRRK2* и продемонстрировал влияние на лизосомную функцию при безопасных и обычно хорошо переносимых дозах. Эти работы 2022 года прямо предполагали необходимость дальнейшего изучения молекулы в качестве потенциального лекарственного средства (Jennings et al., 2022). Наконец в последние годы был открыт ряд соединений, потенциально пригодных в качестве лекарственных средств, способных ингибировать *LRRK2* и инициировать открытие нового лекарственного препарата при *LRRK2*-БП. На данный момент выделяют 4 поколения ингибиторов *LRRK2*. Первое поколение (поколение «0») – это H-1152, GW5074, стауроспорин и сунитиниб. Они неселективны и имеют низкую потенцию. Второе поколение (поколение «1») – *LRRK2*-IN-1, CZC-54252, CZC-25146 и TTT-3002, имеет улучшенную селективность, но минимальную способность проникать в мозг. Третье поколение (поколение «2») – это HG-10-102-1, JH-II-127, GSK2578215A, GNE-7915, GNE-0877, GNE-9605, PF-06447475 – обладают более высокой селективностью и эффективностью, а также возможностью перорального употребления, однако имеют короткий период полувыведения. Наконец, MLi-2 и PF-06685360 – это соединения последнего поколения (поколение

«4») с высокой эффективностью, проникающей способностью и большим периодом полувыведения (Karami et al., 2025). NEU-411 оценивается в клиническом испытании фазы 2, изучающей его эффективность и безопасность у лиц в возрасте от 40 до 80 лет с ранней БП, у которых было предсказано повышение активности *LRRK2* на основе их генетического профиля (NCT06680830) (Lang et al., 2026). Таким образом, патогенные варианты в гене *LRRK2* представляют собой повышенный интерес, поскольку, кроме научной составляющей, в ближайшие годы могут возникнуть и клинические причины, и четкое понимание распространенности будет влиять на формирование потребности в соответствующих лекарственных средствах.

Заключение

В представленном исследовании был проведен скрининг вариантов p.G2019S, p.R1441C и p.R1441G в гене *LRRK2* с помощью аллель-специфичной ПЦР-ПВ среди 70 пациентов с БП, проживающих на территории Красноярского края. По результатам скрининга был обнаружен вариант p.G2019S у 1 пациента из 70, и таким образом, выявленная распространенность данного варианта среди обследованной выборки пациентов Красноярского края составила 1,4 %. Клиническое описание течения заболевания у представленного пациента с семейной формой *LRRK2*-БП согласуется с имеющимися литературными данными о фенотипических характеристиках *LRRK2*-БП. Варианты p.R1441C и p.R1441G в гене *LRRK2* среди обследованных пациентов выявлены не были.

Список литературы / References

- Пчелина С.Н., Емельянов А.К., Усенко Т.С. (2014) Молекулярные основы болезни Паркинсона, обусловленной мутациями в гене LRRK2. *Молекулярная биология*, 48(1): 3–14 [Pchelina S.N., Emelyanov A.K., Usenko T.S. (2014) Molecular basis of Parkinson's disease linked to LRRK2 mutations. *Molecular Biology*, 48(1): 1–10 (in Russian)]
- Chen M., Maimaitili M., Buchholdt S. H., Jensen U. B., Febbraro F., Denham M. (2020) Generation of an induced pluripotent stem cell line (DANi-011A) from a Parkinson's disease patient with a LRRK2 p.G2019S mutation. *Stem Cell Research*, 45: 101781
- Goldwurm S., Zini M., Di Fonzo A., De Gaspari D., Siri C., Simons E. J., van Doeselaar M., Tesei S., Antonini A., Canesi M., Zecchinelli A., Mariani C., Meucci N., Sacilotto G., Cilia R., Isaia I. U., Bonetti A., Sironi F., Ricca S., Oostra B. A., Bonifati V., Pezzoli G. (2006) LRRK2 G2019S mutation and Parkinson's disease: a clinical, neuropsychological and neuropsychiatric study in a large Italian sample. *Parkinsonism & Related Disorders*, 12(7): 410–419
- Gunzler S. A., Riley D. E., Chen S. G., Tatsuka C. M., Johnson W. M., Mיעyal J. J., Walter E. M., Whitney C. M., Feng I. J., Owusu-Dapaah H., Mittal S. O., Wilson-Delfosse A. L. (2018) Motor and non-motor features of Parkinson's disease in LRRK2 G2019S carriers versus matched controls. *Journal of the Neurological Sciences*, 388: 203–207
- Healy D. G., Falchi M., O'Sullivan S. S., Bonifati V., Durr A., Bressman S., Brice A., Aasly J., Zabetian C. P., Goldwurm S., Ferreira J. J., Tolosa E., Kay D. M., Klein C., Williams D. R., Marras C., Lang A. E., Wszolek Z. K., Berciano J., Schapira A. H., Lynch T., Bhatia K. P., Gasser T., Lees A. J., Wood N. W.; International LRRK2 Consortium (2008) Phenotype, genotype, and worldwide genetic penetrance of LRRK2-associated Parkinson's disease: a case-control study. *The Lancet Neurology*, 7(7): 583–590
- Illarioshkin S. N., Shadrina M. I., Slominsky P. A., Beshpalova E. V., Zagorovskaya T. B., Bagyeva G. Kh., Markova E. D., Limborska S. A., Ivanova-Smolenskaya I. A. (2007) A common leucine-rich repeat kinase 2 gene mutation in familial and sporadic Parkinson's disease in Russia. *European Journal of Neurology*, 14(4): 413–417
- Jennings D., Huntwork-Rodriguez S., Henry A. G., Sasaki J. C., Meisner R., Diaz D., Solanoy H., Wang X., Negrou E., Bondar V. V., Ghosh R., Maloney M. T., Propson N. E., Zhu Y., Maciucia R. D., Harris L., Kay A., LeWitt P., King T. A., Kern D., Ellenbogen A., Goodman I., Siderowf A., Aldred J., Omidvar O., Masoud S. T., Davis S. S., Arguello A., Estrada A. A., de Vicente J., Sweeney Z. K., Astarita G., Borin M. T., Wong B. K., Wong H., Nguyen H., Searce-Levie K., Ho C., Troyer M. D. (2022) Preclinical and clinical evaluation of the LRRK2 inhibitor DNL201 for Parkinson's disease. *Science Translational Medicine*, 14(648): eabj2658
- Karami M., Sanaye P. M., Ghorbani A., Amirian R., Goleij P., Babamohamadi M., Izadi Z. (2025) Recent advances in targeting LRRK2 for Parkinson's disease treatment. *Journal of Translational Medicine*, 23(1): 754
- Lang A. E., Hauser R. A., Kalia L. V., Hersch B., Berger Z., Arenas R. L., Paisan-Ruiz C., Fraser K., Jennings D., Kluss J. H., Huntwork-Rodriguez S., Henry A. G., Greenamyre J. T. (2026) LRRK2 as a potential disease-modifying target in sporadic Parkinson's disease. *Movement Disorders*, 41(2): 297–314
- Shulman J. M., De Jager P. L., Feany M. B. (2011) Parkinson's disease: genetics and pathogenesis. *Annual Review of Pathology: Mechanisms of Disease*, 6: 193–222

Srivatsal S., Cholerton B., Leverenz J.B., Wszolek Z.K., Uitti R.J., Dickson D.W., Weintraub D., Trojanowski J.Q., Van Deerlin V.M., Quinn J.F., Chung K.A., Peterson A.L., Factor S.A., Wood-Siverio C., Goldman J.G., Stebbins G.T., Bernard B., Ritz B., Rausch R., Espay A.J., Revilla F.J., Devoto J., Rosenthal L.S., Dawson T.M., Albert M.S., Mata I.F., Hu S.C., Montine K.S., Johnson C., Montine T.J., Edwards K.L., Zhang J., Zabetian C.P. (2015) Cognitive profile of LRRK2-related Parkinson's disease. *Movement Disorders*, 30(5): 728–733

Tolosa E., Vila M., Klein C., Rascol O. (2020) LRRK2 in Parkinson disease: challenges of clinical trials. *Nature Reviews Neurology*, 16: 97–107

Usmani A., Shavarebi F., Hiniker A. (2021) The cell biology of LRRK2 in Parkinson's disease. *Molecular and Cellular Biology*, 41(5): e00660–20