

Федеральный исследовательский центр
«Карельский научный центр Российской академии наук»



ТРУДЫ

КАРЕЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

№ 7, 2024

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

Петрозаводск
2024

Главный редактор

А. Ф. ТИТОВ, член-корр. РАН, д. б. н., проф.

Редакционный совет

А. М. АСХАБОВ, академик РАН, д. г.-м. н., проф.; О. Н. БАХМЕТ (зам. главного редактора), член-корр. РАН, д. б. н.; А. В. ВОРОНИН, д. т. н., проф.; И. В. ДРОБЫШЕВ, доктор биологии (Швеция – Канада); Э. В. ИВАНТЕР, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; Х. ЙООСТЕН, доктор биологии, проф. (Германия); А. М. КРЫШЕНЬ, д. б. н.; Е. В. КУДРЯШОВА, д. флс. н., проф.; О. Л. КУЗНЕЦОВ, д. б. н.; Н. В. ЛУКИНА, член-корр. РАН, д. б. н., проф.; В. В. МАЗАЛОВ, д. ф.-м. н., проф.; Н. Н. НЕМОВА, академик РАН, д. б. н., проф.; О. ОВАСКАЙНЕН, доктор математики, проф. (Финляндия); О. Н. ПУГАЧЕВ, академик РАН, д. б. н.; С. А. СУББОТИН, доктор биологии (США); Д. А. СУБЕТТО, д. г. н.; Н. Н. ФИЛАТОВ, член-корр. РАН, д. г. н., проф.; Т. Э. ХАНГ, доктор географии (Эстония); П. ХЁЛЬТТЯ, доктор геологии, проф. (Финляндия); К. ШАЕВСКИЙ, доктор математики, проф. (Польша); В. В. ЩИПЦОВ, д. г.-м. н., проф.

Редакционная коллегия серии «Экспериментальная биология»

А. М. АНДРЕЕВА, д. б. н.; Т. О. ВОЛКОВА, д. б. н.; Н. А. ГАЛИБИНА, д. б. н.; Е. П. ИЕШКО, д. б. н., профессор; Н. В. ИЛЬМАСТ, д. б. н., доцент; В. А. ИЛЮХА (отв. редактор), д. б. н., доцент; Н. М. КАЗНИНА, д. б. н.; Н. М. КАЛИНКИНА, д. б. н.; Е. М. МАТВЕЕВА, к. б. н.; А. Ю. МЕЙГАЛ, д. м. н., проф.; С. А. МУРЗИНА, д. б. н.; Н. Н. НЕМОВА (зам. отв. редактора), академик РАН, д. б. н., проф.; Л. В. ТОПЧИЕВА (отв. секретарь), к. б. н.; Н. П. ШАРОВА, д. б. н.; Т. Г. ШИБАЕВА, д. б. н.

Издается с января 2009 г.

Адрес редакции: 185910, Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Тел. (8142)762018; факс (8142)769600

E-mail: trudy@krc.karelia.ru

Электронная полнотекстовая версия: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2024

© Институт биологии КарНЦ РАН, 2024

© Институт леса КарНЦ РАН, 2024

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences



TRANSACTIONS

**of the KARELIAN RESEARCH CENTRE
of the RUSSIAN ACADEMY of SCIENCES**

No. 7, 2024

EXPERIMENTAL BIOLOGY

Petrozavodsk
2024

Editor-in-Chief

A. F. TITOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.

Editorial Council

A. M. ASKHABOV, RAS Academician, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; O. N. BAKHMET (Deputy Editor-in-Chief), RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.); I. V. DROBYSHEV, PhD (Biol.) (Sweden – Canada); N. N. FILATOV, RAS Corr. Fellow, DSc (Geog.), Prof.; T. E. HANG, PhD (Geog.) (Estonia); P. HÖLTTÄ, PhD (Geol.), Prof. (Finland); E. V. IVANTER, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; H. JOOSTEN, Dr. (Biol.), Prof. (Germany); A. M. KRYSHEN', DSc (Biol.); E. V. KUDRYASHOVA, DSc (Phil.), Prof.; O. L. KUZNETSOV, DSc (Biol.); N. V. LUKINA, RAS Corr. Fellow, DSc (Biol.), Prof.; V. V. MAZALOV, DSc (Phys.-Math.), Prof.; N. N. NEMOVA, RAS Academician, DSc (Biol.), Prof.; O. OVASKAINEN, PhD (Math.), Prof. (Finland); O. N. PUGACHYOV, RAS Academician, DSc (Biol.); V. V. SHCHIPTSOV, DSc (Geol.-Miner.), Prof.; S. A. SUBBOTIN, PhD (Biol.) (USA); D. A. SUBETTO, DSc (Geog.); K. SZAJEWSKI, PhD (Math.), Prof. (Poland); A. V. VORONIN, DSc (Tech.), Prof.

Editorial Board of the Experimental Biology Series

A. M. ANDREEVA, DSc (Biol.); N. A. GALIBINA, DSc (Biol.); E. P. IESHKO, DSc (Biol.), Prof.; N. V. IL'MAST, DSc (Biol.), Assistant Prof.; V. A. ILYUKHA (Editor-in-Charge), DSc (Biol.), Assistant Prof.; N. M. KALINKINA, DSc (Biol.); N. M. KAZNINA, DSc (Biol.); E. M. MATVEEVA, PhD (Biol.); A. Yu. MEIGAL, DSc (Med.), Prof.; S. A. MURZINA, DSc (Biol.); N. N. NEMOVA (Deputy Editor-in-Charge), RAS Academician, DSc (Biol.); N. P. SHAROVA, DSc (Biol.); T. G. SHIBAEVA, DSc (Biol.); L. V. TOPCHIEVA (Executive Secretary), PhD (Biol.); T. O. VOLKOVA, DSc (Biol.).

Published since January 2009

8 issues a year

Editorial Office address: 11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
Tel. (8142)762018; fax (8142)769600
E-mail: trudy@krc.karelia.ru
Full-text electronic version: <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

© Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024
© Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024
© Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, 2024

УДК 599 : 591.147.5 : 591.542

ВЛИЯНИЕ СВЕТОВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Е. П. Антонова^{1*}, В. А. Илюха²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *antonova88er@mail.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (п. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия, 152742)

Благодаря развитию новых технологий освещения, их удешевлению и быстрому внедрению уровень искусственной освещенности в ночное время (Artificial Light At Night, ALAN) во всем мире увеличивается. Анализ современной научной литературы показывает, что ALAN и, как следствие, световое загрязнение оказывают значительное влияние на эндогенные циркадные ритмы физиологических, биохимических и поведенческих функций у млекопитающих. Информация о свете фиксируется светочувствительными нервными клетками сетчатки глаза и поступает в центральные циркадные биологические часы – супрахиазматические ядра (СХЯ) передней части гипоталамуса. Сигналы от СХЯ поступают во все клетки организма, в том числе в пинеальную железу, которая, в свою очередь, участвует в регуляции биологических ритмов посредством гормона мелатонина. Выявлено, что ALAN, ингибируя синтез мелатонина, приводит к нарушению поведения и смещению сроков размножения у диких млекопитающих. Несмотря на активные исследования в данной области, вопрос о роли пинеальной железы и мелатонина в механизмах адаптивных реакций у млекопитающих при воздействии света в ночное время изучен недостаточно. В настоящем обзоре обсуждается необходимость дальнейших комплексных исследований воздействия ALAN на млекопитающих.

Ключевые слова: световое загрязнение; воздействие света ночью; биологические ритмы; циркадные ритмы; мелатонин

Для цитирования: Антонова Е. П., Илюха В. А. Влияние светового загрязнения на биологические ритмы млекопитающих // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 5–15. doi: 10.17076/eb1964

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0003) и ИБВВ (№ 124032500016-4).

E. P. Antonova^{1*}, V. A. Ilyukha². EFFECTS OF LIGHT POLLUTION ON BIOLOGICAL RHYTHMS IN MAMMALS

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *antonova88ep@mail.ru

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (Borok, 152742, Necouz Region, Yaroslavl Oblast, Russia)

Artificial light at night (ALAN) is increasing worldwide due to advancements in lighting technologies, reduction in their cost, and their rapid adoption. ALAN and the resulting light pollution can significantly affect the endogenous circadian rhythms of physiological, biochemical and behavioral functions in mammals. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells (ipRGC) receive the light information and forward it to the central pacemaker of the circadian timing system – the suprachiasmatic nucleus (SCN), located in the anterior part of the hypothalamus. The SCN relays timing information to all cells of the body, including the pineal gland, which secretes the hormone melatonin, involved in the regulation of biological rhythms. Exposure to ALAN inhibits melatonin synthesis and leads to behavioral disturbances and shifts in the timing of reproduction in wild mammals. Despite active research in this area, the role of the pineal gland and melatonin in the mechanisms of adaptive responses in mammals when exposed to light at night has not been thoroughly studied. This review discusses the need for further comprehensive research of the effects of ALAN in mammals.

Keywords: light pollution; artificial light at night (ALAN); biological rhythm; circadian rhythm; melatonin

For citation: Antonova E. P., Ilyukha V. A. Effects of light pollution on biological rhythms in mammals. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 5–15. doi: 10.17076/eb1964

Funding. This study was carried out under state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0003) and IBIW RAS (No. 124032500016-4).

Введение

Световое загрязнение – это изменение уровня естественного ночного освещения, вызванное антропогенными источниками света [Falchi et al., 2019]. Доказано, что воздействие искусственного света в ночное время (Artificial Light At Night, ALAN) оказывает значительное влияние на экосистемы, вызывая изменения поведения и физиологических процессов у многих позвоночных [Robert et al., 2015; Grubisic et al., 2019; Falcon et al., 2020; Dimovski et al., 2023]. Это неслучайно, поскольку свет является главным сигналом окружающей среды, с помощью которого регулируется суточная и годовая активность животных [Hazlerigg et al., 2024].

У млекопитающих реакция организма на изменение световых условий окружающей среды обусловлена функцией центральных циркадных биологических часов (супрахиазматические ядра передней части гипоталамуса, СХЯ) [Chowdhury et al., 2019; Logan et al., 2019]. Световой сигнал, получаемый сетчаткой глаза, передается в СХЯ и затем распространяется по всему организму посредством автономной

нервной системы и гормона пинеальной железы (ПЖ) – мелатонина (N-ацетил-5-метокситриптамин) [Reiter et al., 2016; Logan et al., 2019]. Ритм синтеза мелатонина в ПЖ имеет высокоамплитудный характер: свет оказывает ингибирующее, а темнота, напротив, стимулирующее влияние на продукцию этого гормона [Reiter et al., 2016]. Мелатонин проявляет многочисленные эффекты в организме млекопитающих и участвует в регуляции суточных (циркадных) и годовых (цирканнуальных) эндогенных биологических ритмов [Tan et al., 2018; Ferlazzo et al., 2020; Hazlerigg et al., 2024]. На данный момент известно, что синтез мелатонина ингибируется ALAN у многих видов млекопитающих, в том числе у человека [Grubisic et al., 2019; Falcon et al., 2020]. Нарушение циркадной ритмичности разнообразных физиологических, биохимических и поведенческих функций может приводить к системной десинхронизации и пагубным для организма последствиям [Touitou et al., 2017; Grubisic et al., 2019; Logan et al., 2019]. Несмотря на активные исследования в данной области, вопрос о роли ПЖ и мелатонина в механизмах адаптивных реакций у млекопитающих при воздействии света в ночное

время изучен недостаточно, но, без сомнения, заслуживает самого пристального внимания. Вполне вероятно, это связано с методическими сложностями и наличием двух разных подходов – лабораторных физиологических исследований и полевых поведенческих наблюдений, которые очень редко сочетают [Robert et al., 2015; Dimovski et al., 2023]. Для понимания механизмов воздействия светового загрязнения необходимо использование комплексного подхода. Целью данного обзора являлось обобщение результатов по влиянию ALAN на физиолого-биохимические механизмы, лежащие в основе биологических ритмов поведения и размножения у млекопитающих, а также выявление существующих пробелов в знаниях и поиск направлений для будущих исследований.

Молекулярные механизмы восприятия света

Ежедневные циклы чередования света и темноты, создаваемые вращением Земли, – центральный фактор, влияющий на поведение живых организмов. Дневной свет необходим для регуляции режима повседневной активности у многих животных, при том что некоторые из них активны днем (дневные), в то время как другие – ночью (ночные, сумеречные). Свет считается наиболее мощным суточным регулятором ритмов у млекопитающих. Известно, что информация о световых условиях окружающей среды фиксируется светочувствительными нервными клетками сетчатки глаза (intrinsically photosensitive retinal ganglion cells, ipRGC), клеточные тела и аксоны которых образуют ретиногипоталамический тракт (RHT) (рис. 1) [Logan et al., 2019]. Восприятие света зависит от его интенсивности и продолжительности, а также спектральных свойств, поскольку ганглиозные клетки сетчатки глаза содержат меланопсин – светочувствительный пигмент фоторецепторов у млекопитающих. Показано, что пиковая спектральная чувствительность меланопсина находится в диапазоне коротких длин волн (480 ± 5 нм) (синяя область спектра), а к длинным волнам (около 600 нм) – чувствительность снижается [Prayag et al., 2019]. Это означает, что синий свет оказывает более сильное влияние на циркадную систему млекопитающих по сравнению с другими источниками света с большей длиной волны. Подобно другим рецепторным фотопигментам меланопсин содержит опсин (рецептор, связанный с G-белком) и хромофор (ретиаль) [Pickard, Sollars, 2012]. После поглощения фотона хромофор изомеризуется, вызывая конформационные

изменения молекулы меланопсина, что, в свою очередь, запускает каскад реакций и приводит к деполяризации клетки [Do, 2019]. Этот ответ противоположен реакции колбочек и палочек на свет, мембрана которых гиперполяризуется, но очень схож с таковым у рецепторов беспозвоночных (фруктовая дрозофила *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 и мечехвосты *Xiphosurida* R. & E. Richter, 1924) [Pickard, Sollars, 2012; Do, 2019].

Таким образом, после активации молекулы меланопсина информация о свете преобразуется в нервный сигнал, который по волокнам RHT, входящим в состав зрительного нерва, поступает в центральные циркадные биологические часы – супрахиазматические ядра (СХЯ, SCN) передней части гипоталамуса (рис. 1). Каждое из парных СХЯ состоит примерно из 10 000 взаимосвязанных нейронов, которые координируют периферические биологические часы тканей и органов [Touitou et al., 2017]. Сигналы от центральных биологических часов распространяются за пределы циркадианного ритмоводителя СХЯ по всему организму и синхронизируют периферические биологические часы – часовые гены и белки, присутствующие практически во всех тканях и органах (печень, почки, сердце, легкие, скелетные мышцы и другие) [Logan et al., 2019]. Такие физиологические функции и процессы, как сердцебиение, давление крови, температура тела, секреция гормонов, иммунитет, сон и бодрствование, подвержены влиянию суточной ритмики.

Молекулярный внутриклеточный механизм генерации циркадианных временных сигналов в СХЯ заключается в активации нескольких генов с различными паттернами экспрессии [Masri, Sassone-Corsi, 2018]. У млекопитающих автономные молекулярные биологические часы состоят из нескольких взаимосвязанных петель транскрипции/трансляции, работающих по механизму отрицательной обратной связи (рис. 2) [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. В состав основной петли входят четыре белка: два активатора – CLOCK (circadian locomotor output cycles kaput) и BMAL1 (brain and muscle arnt-like protein 1) и два репрессора – PER (period) и CRY (cryptochrome), а также киназы и фосфатазы, которые регулируют локализацию и стабильность этих интегральных часовых белков [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Белки CLOCK и BMAL1 являются субъединицами гетеродимерного фактора транскрипции CLOCK/BMAL1, который связывается с регуляторным участком ДНК E-бокс (E-box) и активирует транскрипцию репрессорных генов *Per* и *Cry*.

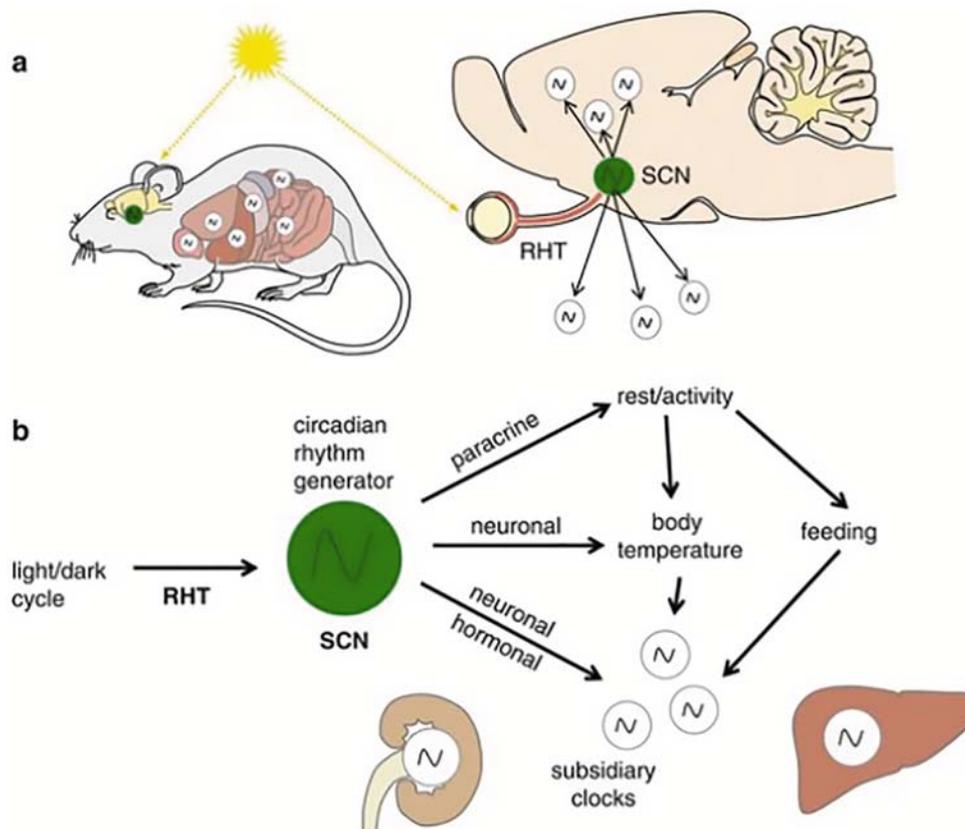


Рис. 1. Схема циркадной системы у млекопитающих [Korf, von Gall, 2013]

Fig. 1. Scheme of the circadian system in mammals [Korf, von Gall, 2013]

Образующиеся в результате этого мПНК транслируются в цитоплазме клеток СХЯ в белки (PER1-3, CRY1,2), которые накапливаются в течение циркадного дня. Достигнув критических уровней, белки PER и CRY соединяются в цитоплазме и проникают в ядра клеток для взаимодействия с гетеродимером CLOCK/BMAL1, ингибируя свою собственную транскрипцию. Поскольку периоды полураспада у белков PER и CRY относительно короткие, они разрушаются через убиквитин-зависимые пути, их связь с CLOCK/BMAL1 также разрушается – цикл начинается снова примерно с 24-часовой периодичностью. Вспомогательная петля включает ядерные рецепторы, связанные с ретиноевой кислотой (ROR α и ROR β) и REV-ERBs (REV-ERB α и REV-ERB β), транскрипция которых также регулируется гетеродимером CLOCK/BMAL1. Транскрипция гена *Bmal1* индуцируется белком PER2 и ингибируется белком REV-ERB α [Partch et al., 2014; Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Хотя общие черты этой системы определены, более тонкие молекулярные механизмы, с помощью которых эти белки генерируют самоподдерживающийся ритм с такой периодичностью и точностью,

до сих пор остаются предметом исследований [Crosby, Partch, 2020].

Описанный выше механизм характерен не только для СХЯ – каждая клетка млекопитающего представляет собой потенциальный осциллятор, так как в ней присутствуют все необходимые элементы – собственные (периферические) биологические часы [Masri, Sassone-Corsi, 2018]. Работа центральных осцилляторов «поднастраивается» непосредственно циклом свет/темнота, а периферических часов – с помощью ПЖ, которая осуществляет многочисленные модулирующие нейрогуморальные влияния на физиологические системы организма в основном посредством своих гормонов, одним из которых является мелатонин [Reiter et al., 2016]. Мелатонин синтезируется в ходе последовательных реакций: сначала N-ацетилирования серотонина (с помощью N-ацетилтрансферазы), а затем O-метилирования N-ацетилсеротонина (с помощью ацетилсеротонин-O-метилтрансферазы) [Ferlazzo et al., 2020]. У млекопитающих секреция мелатонина в кровь совпадает с часами сна – максимальный уровень этого гормона наблюдается в ночные часы, а минимальный – в утреннее

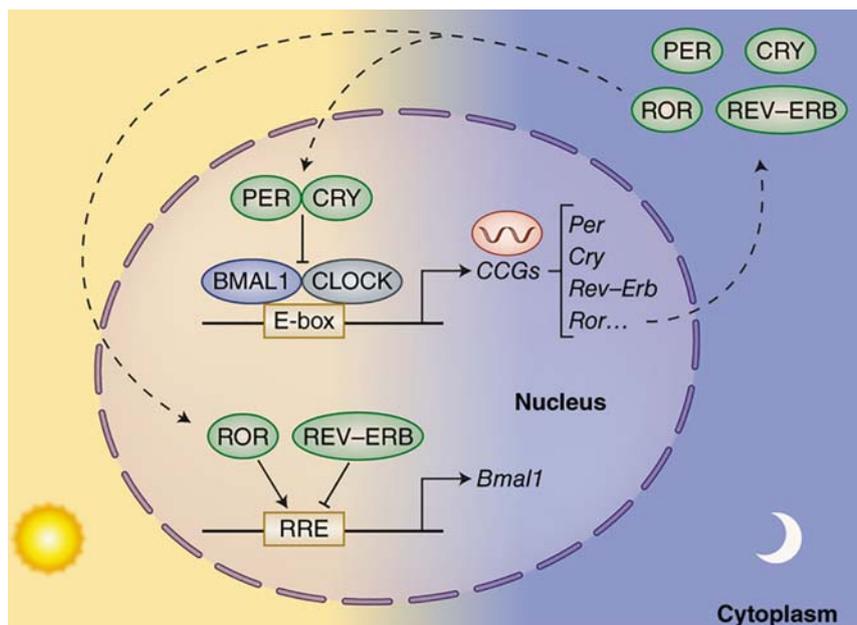


Рис. 2. Молекулярные биологические часы млекопитающих [Masri, Sassone-Corsi, 2018]

Fig. 2. The molecular components of the mammalian circadian clock [Masri, Sassone-Corsi, 2018]

и дневное время. Свет стимулирует транскрипцию часовых генов в СХЯ, нейроны которых посылают ингибирующие сигналы через верхний шейный симпатический ганглий и норадренергические волокна в эпифиз [Reiter et al., 2016]. Ритм синтеза мелатонина зависит от силы (интенсивность и спектральные свойства) световых воздействий, времени их начала и продолжительности [Touitou et al., 2017]. Именно с действием, приводящим к снижению уровня мелатонина в крови, связывают негативное влияние искусственного или естественного (полярный день или белые ночи на Севере) освещения ночью. Нарушение нормального режима выработки мелатонина вызывает сбой циркадных ритмов [Reiter et al., 2016]. Многочисленные функции мелатонина тесно связаны с его плеiotропными эффектами в ЦНС и периферических тканях [Tan et al., 2018; Ferlazzo et al., 2020; Hazlerigg et al., 2024]. Прежде всего гормон известен своими антиоксидантными, противовоспалительными и иммуномодулирующими свойствами [Anisimov et al., 2006; Tan et al., 2018]. Помимо этого, данный гормон участвует в регуляции энергетического баланса и скорости обменных процессов в организме млекопитающих [Reiter et al., 2016; Hazlerigg et al., 2024]. Мелатонин как «дирижер», изменяя уровень секреции других гормонов (концентрация которых зависит от времени суток), участвует в регуляции большинства суточных

и годовых ритмов у млекопитающих. Многочисленные эффекты мелатонина реализуются через рецептор-зависимые и рецептор-независимые пути. На данный момент известно несколько типов клеточных рецепторов этого гормона: мембранные (MT1 и MT2, связанные с G-белками), внутриклеточный (MT3 или фермент хинон-редуктаза 2) и ядерные (RZR/ROR – транскрипционные факторы, принадлежащие к семейству связанных с ретиноевой кислотой орфанных рецепторов) [Tagosso et al., 2019]. Благодаря наличию рецепторов во многих органах и тканях (мозг, сетчатка глаза, сердце, артерии, печень и желчный пузырь, почки, различные отделы кишечника, иммунные и репродуктивные клетки, кожа и плацента) мелатонин участвует в регуляции функционирования целого ряда систем – эндокринной, сердечно-сосудистой, репродуктивной, иммунной, пищеварительной и выделительной [Emet et al., 2016].

При отсутствии изменений внешней освещенности у млекопитающих наблюдается свободнотекущий ритм, отличный от 24-часового [Williams et al., 2015]. Интересные результаты были получены на обитателях Арктики – северных оленях (*Rangifer tarandus* Linnaeus, 1758) [Arnold et al., 2018]. Животные северных регионов подвергаются смене длительных периодов постоянного света в летний сезон (полярный день) и постоянной темноты зимой

(полярная ночь), тогда как цикл освещения 12 ч свет : 12 ч темнота (LD) наблюдается только в течение нескольких недель во время весеннего и осеннего равноденствия. Явное отсутствие циркадной ритмичности временной организации двигательной активности в периоды полярных дней и ночей было зарегистрировано для ряда арктических видов [Williams et al., 2015]. Предполагается, что «отключение» биологических часов может быть общей чертой для полярных позвоночных [van Oort et al., 2007]. Однако при исследовании физиологических показателей и поведения у северного оленя, проживающего на острове Шпицберген (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), была обнаружена круглогодичная циркадная ритмичность [Arnold et al., 2018]. Показано, что суточные эндогенные ритмы сохраняются в течение всего года, хотя и ослабляются постоянной темнотой или высокой доступностью пищи летом: в эти периоды временная организация двигательной активности и физиологии в значительной степени определялась ультрадианными ритмами кормодобывания [Arnold et al., 2018]. Существование противоречивых результатов по данной тематике ставит вопрос о биологических ритмах именно у млекопитающих Арктики в ряд актуальных и требующих дополнительного исследования.

Воздействие света в ночное время на физиологические, биохимические и поведенческие функции у млекопитающих

За последние годы проведено большое количество исследований воздействия ALAN на поведение и размножение животных различных таксонов [Dimovski et al., 2023], однако существует ограниченное число работ, целью которых являлась оценка влияния светового загрязнения на биологические ритмы физиологических систем млекопитающих с использованием как лабораторных физиологических исследований, так и полевых поведенческих наблюдений [Robert et al., 2015; Dimovski et al., 2023].

Известно, что фотопериодическая регуляция физиологии, морфологии и поведения имеет большое значение для сезонно размножающихся млекопитающих. Результаты лабораторных исследований по влиянию тусклого света ночью (dim light at night (dLAN)) на джунгарского хомяка (*Phodopus sungorus* Pallas, 1773) подтверждают эту закономерность [Ikono et al., 2014]. Так, при нормальном жизненном цикле у *P. sungorus* зимой наблюдается

снижение массы тела и гонад, мех становится более густым и белым, все эти изменения связаны с адаптацией к суровым зимним условиям. Однако при содержании хомяков в режиме dLAN (5 лк) эти приспособления не наблюдаются. Помимо этого, у хомяков отмечено изменение и других показателей: у животных из dLAN светового режима локомоторная активность ночью была ниже, а экспрессия гена *Per1* и рецептора мелатонина (*Mel-1a*) в *pars tuberalis* выше по сравнению с контролем [Ikono et al., 2014]. Эти результаты свидетельствуют о том, что dLAN нарушает функцию циркадных часов и влияет на молекулярные механизмы фотопериодической реакции. Схожие реакции выявлены у мышей (*Mus musculus* L., 1758), подвергнутых воздействию аналогичных условий [Fonken, Nelson, 2014].

В исследовании на слепышах (*Spalax ehrenbergi* Nehring, 1898) и степной полевке (*Microtus socialis* Pallas, 1773) обнаружены видоспецифические физиологические реакции на искусственное освещение ночью [Zubidat et al., 2011]. Показано, что у *M. socialis* наибольшие эффекты на уровень метаболитов мелатонина, адреналина и кортизола в моче оказывал синий свет (479 нм), тогда как аналогичные эффекты были обнаружены для *S. ehrenbergi* в ответ на красный свет (697 нм). Увеличение интенсивности искусственного освещения в ночное время приводило к дозозависимому снижению содержания 6-сульфатоксимелатонина в моче [Zubidat et al., 2011]. Полученные результаты указывают на то, что фотопериод является важным сигналом для синхронизации физиологических функций у «слепых» *S. ehrenbergi* (смещенной в «красную» сторону чувствительностью по сравнению с *M. socialis*) и существует сильное влияние ALAN на эндокринную функцию надпочечников, и это позволяет предположить, что ALAN является потенциальным экологическим стрессором. Схожие физиологические реакции на dLAN выявлены у кенгуру Евгении (*Macropus eugenii* Desmarest, 1817) [Dimovski, Robert, 2018]. Ученые исследовали влияние коротковолнового синего света (448 нм) и длинноволнового желтого света, 605 нм) на уровень мелатонина и антиоксидантную защиту у этого сезонно размножающегося вида млекопитающих. Выявлено, что воздействие белых светодиодов сильнее подавляло синтез гормона мелатонина по сравнению с влиянием желтых ламп и контрольным освещением, хотя различий по уровню перекисного окисления липидов между исследуемыми группами не наблюдалось [Dimovski, Robert, 2018].

У сезонно размножающихся млекопитающих мелатонин модулирует сезонную цикличность, воздействуя на гипоталамо-гипофизарно-гонадную ось. Посредством продукции гипоталамусом гонадотропин-рилизинг-гормона (ГнРГ) осуществляется регуляция суточных ритмов секреции лютеинизирующего (ЛГ) и фолликулостимулирующего (ФСГ) гормонов гипофиза, которые, в свою очередь, оказывают влияние на синтез половых стероидных гормонов гонадами. Важную роль в регуляции синтеза и секреции ГнРГ играют гонадотропины, половые стероидные гормоны, инсулин и мелатонин. У самок серых мышинных лемуруров (*Microcebus murinus* J. F. Miller, 1777), содержащихся в период полового покоя (5 недель зимой) в световых условиях dLAN, наблюдалось смещение наступления периода первого эструса: первый эструс у них наступал на 2 недели раньше, чем у контрольных животных [Le Tallec et al., 2015]. У самцов серых мышинных лемуруров, содержащихся в аналогичных световых условиях, выявлено изменение температуры тела, рост двигательной активности, уровня тестостерона и активизация сперматогенеза, а также значительное снижение концентрации метаболита мелатонина (6-сульфатоксимелатонина) в моче, связанное с изменениями суточного ритма и активацией репродуктивной функции [Le Tallec et al., 2016]. Необходимо подчеркнуть, что негативное влияние ALAN связано не только с дисбалансом сезонной фотопериодической регуляции физиологических функций, но и с воздействием на гормональный баланс беременных самок млекопитающих [Torres-Farfan et al., 2020].

Особого внимания заслуживают редкие исследования по влиянию ALAN на млекопитающих в природе [Falcon et al., 2020]. Искусственное освещение ночью влияет на ночную активность наземных позвоночных: обнаружена обратная корреляция между уровнем ALAN и разнообразием видов млекопитающих на обследуемой территории [Ciach, Frohlich, 2019; Rydell et al., 2020]. Мыши [Rotics et al., 2011] и другие мелкие млекопитающие тропических лесов [Bengsen et al., 2010] менее активны в условиях ALAN, чтобы минимизировать риск нападения хищников. Противоположные эффекты ALAN характерны для дневных и сумеречных видов: в условиях светового загрязнения наблюдалось увеличение двигательной активности животных, особенно тех, которые питаются насекомыми [Falcon et al., 2020].

Интересные результаты получены в 5-летнем исследовании двух популяций диких кенгуру Евгении, подвергавшихся воздействию

различных уровней искусственного освещения в ночное время [Robert et al., 2015]. Годовой цикл размножения у кенгуру Евгении обусловлен изменениями продолжительности дня. Рождение потомства происходит в конце января, ровно через шесть недель после южного летнего солнцестояния. Показано, что световое загрязнение в городских условиях сглаживает сезонные изменения окружающей среды, подавляя уровень мелатонина и задерживая роды у кенгуру. Так, уровень мелатонина в крови животных, обитающих в условиях искусственного освещения, был в два раза ниже, а роды происходили на 4 недели позже по сравнению с контрольными животными [Robert et al., 2015]. Эти результаты подчеркивают недооцененную ранее связь между ALAN и изменениями в репродуктивной физиологии диких млекопитающих.

Показано, что городские экосистемы с высокой плотностью населения особенно чувствительны к ALAN [Falchi et al., 2019]. Самая многочисленная документация по влиянию ALAN относится к отряду рукокрылые (Chiroptera). Как свидетельствуют экспериментальные данные, у насекомоядных рукокрылых (*Pipistrellus spp.* и *Nyctalus spp.*) пики активности наблюдаются в сумерках, и это поведение регулируется скорее присутствием пищи, чем уровнем освещенности (хотя *Pipistrellus* и избегают полетов при ярком свете) [Mathews et al., 2015]. Напротив, менее активные летучие мыши, питающиеся бабочками (например, *Barbastella barbastellus* Schreber, 1774; *Myotis nattereri* Kuhl, 1817; *M. bechsteinii* Kuhl, 1817), более чувствительны к освещению и предпочитают полную темноту. В исследовании австралийских ученых [Haddock et al., 2019] зафиксировано снижение активности летучих мышей в освещенных городских районах по сравнению с неосвещенными участками городских парков. Авторы также обнаружили, что замена уличных фонарей на светодиодные привела к еще большему снижению активности летучих мышей [Haddock et al., 2019]. Помимо этого, искусственный свет в ночное время негативно влияет на репродуктивную функцию рукокрылых, вызывая снижение половой активности и задержку вылета из колоний [Falcon et al., 2020].

Противоречивые результаты получены на летучих мышах *Chalinolobus gouldii* (Gray, 1841), подвергавшихся воздействию светодиодных ламп различного спектра [Dimovski et al., 2023]. Это австралийский вид насекомоядных рукокрылых, который обычно питается и гнездится в городских условиях [Dimovski et al., 2023].

Предыдущие поведенческие исследования показали, что особи *C. gouldii* не избегают искусственного освещения и могут поедать большое количество насекомых, привлеченных источниками света. Для исследования животные были отловлены и содержались в неволе. Самые высокие концентрации 6-сульфатоксимелатонина у *C. gouldii* обнаружены в ночных условиях окружающей среды (базовый диапазон), в то время как концентрации метаболита мелатонина в моче летучих мышей при воздействии светодиодных ламп разного спектра находились в пределах базового диапазона [Dimovski et al., 2023]. Статистический анализ не выявил корреляций между долей «синих» длин волн в спектре и степенью подавления синтеза мелатонина, что противоречит предыдущим исследованиям на сирийском хомяке (*Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839), степной полевке [Zubidat et al., 2011] и кенгуру Евгении [Dimovski, Robert, 2018].

Таким образом, вид суточной активности и световые условия, при которых происходила эволюционная трансформация видов млекопитающих, имеют большое значение при воздействии ALAN. В заключение необходимо подчеркнуть, что зачастую при оценке влияния ALAN внимание исследователей обращено только на конкретные показатели отдельных видов, тогда как важным аспектом работ в данной области является сравнительно-видовое изучение физиологических процессов и поведения у млекопитающих, учитывающее современные экологические особенности существования видов.

Литература

Anisimov V. N., Popovich I. G., Zabezhinski M. A., Anisimov S. V., Vesnushkin G. M., Vinogradova I. A. Melatonin as antioxidant, geroprotector and anticarcinogen // *Biochim. Biophys. Acta*. 2006. Vol. 1757, no. 5-6. P. 573–589. doi: 10.1016/j.bbabi.2006.03.012

Arnold W., Ruf T., Loe L. E., Irvine R. J., Ropstad E., Veiberg V., Albon S. D. Circadian rhythmicity persists through the Polar night and midnight sun in Svalbard reindeer // *Sci. Rep.* 2018. Vol. 8. Art. 14466. doi: 10.1038/s41598-018-32778-4

Bengsen A. J., Leung L. K.-P., Lapidge S. J., Gordon I. J. Artificial illumination reduces bait-take by small rainforest mammals // *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2010. Vol. 127. P. 66–72. doi: 10.1016/j.applanim.2010.08.006

Chowdhury D., Wang C., Lu A.-P., Zhu H.-L. Understanding quantitative circadian regulations are crucial towards advancing chronotherapy // *Cells*. 2019. Vol. 8, no. 8. Art. 883. doi: 10.3390/cells8080883

Ciach M., Frohlich A. Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment // *Urban*

Ecosyst. 2019. Vol. 22. P. 513–523. doi: 10.1007/s11252-019-00840-2

Crosby P., Partch C. L. New insights into non-transcriptional regulation of mammalian core clock proteins // *J. Cell Sci.* 2020. Vol. 133, no. 18. Art. jcs241174. doi: 10.1242/jcs.241174

Dimovski A. M., Griffiths S. R., Fanson K. V., Eastick D. L., Robert K. A. A light-exploiting insectivorous bat shows no melatonin disruption under lights with different spectra // *R. Soc. Open Sci.* 2023. Vol. 10, no. 3. Art. 221436. doi: 10.1098/rsos.221436

Dimovski A. M., Robert K. A. Artificial light pollution: Shifting spectral wavelengths to mitigate physiological and health consequences in a nocturnal marsupial mammal // *J. Exp. Zool. A Ecol. Integr. Physiol.* 2018. Vol. 329, no. 8-9. P. 497–505. doi: 10.1002/jez.2163

Do M. T. H. Melanopsin and the intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: biophysics to behavior // *Neuron*. 2019. Vol. 104, no. 2. P. 205–226. doi: 10.1016/j.neuron.2019.07.016

Emet M., Ozcan H., Ozel L., Yayla M., Halici Z., Hacimuftuoglu A. A review of melatonin, its receptors and drugs // *Eurasian J. Med.* 2016. Vol. 48, no. 2. P. 135–141. doi: 10.5152/eurasianjmed.2015.0267

Falchi F., Furgoni R., Gallaway T. A., Rybnikova N. A., Portnov B. A., Baugh K., Cinzano P., Elvidge C. D. Light pollution in USA and Europe: The good, the bad and the ugly // *J. Environ. Manage.* 2019. Vol. 248. Art. 109227. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.06.128

Falcon J., Torriglia A., Attia D., Viénot F., Gronfier C., Behar-Cohen F., Martinsons C., Hicks D. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna and ecosystems // *Front. Neurosci.* 2020. Vol. 14. Art. 602796. doi: 10.3389/fnins.2020

Ferlazzo N., Andolina G., Cannata A., Costanzo M. G., Rizzo V., Currò M., Ientile R., Caccamo D. Is melatonin the cornucopia of the 21st century? // *Antioxidants (Basel)*. 2020. Vol. 9, no. 11. Art. 1088. doi: 10.3390/antiox9111088

Fonken L. K., Nelson R. J. The effects of light at night on circadian clocks and metabolism // *Endocr. Rev.* 2014. Vol. 35. P. 648–670. doi: 10.1210/er.2013-1051

Grubisic M., Haim A., Bhusal P., Dominoni D. M., Gabriel K. M. A., Jechow A., Kupprat F., Lerner A., Marchant P., Riley W., Stebelova K., van Grunsven R. H. A., Zeman M., Zubidat A. E., Hölker F. Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates // *Sustainability*. 2019. Vol. 11, no. 22. Art. 6400. doi: 10.3390/su11226400

Haddock J. K., Threlfall C. G., Law B., Hochuli D. F. Light pollution at the urban forest edge negatively impacts insectivorous bats // *Biol. Conserv.* 2019. Vol. 236. P. 17–28. doi: 10.1016/j.biocon.2019.05.016

Hazlerigg D. G., Simonneaux V., Dardente H. Melatonin and seasonal synchrony in mammals // *J. Pineal Res.* 2024. Vol. 76, no. 5. Art. e12996. doi: 10.1111/jpi.12996

Ikeno T., Weil Z. M., Nelson R. J. Dim light at night disrupts the short-day response in Siberian hamsters // *Gen. Comp. Endocrinol.* 2014. Vol. 197. P. 56–64. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.12.005

Korf H. W., von Gall C. Circadian physiology // *Neuroscience in the 21st Century* / Ed. D. W. Pfaff. New York:

Springer, 2013. P. 1813–1845. doi: 10.1007/978-1-4614-1997-6_65

Le Tallec T., Marc T., Martine P. Effects of light pollution on seasonal estrus and daily rhythms in a nocturnal primate // *J. Mammal.* 2015. Vol. 96, no. 2. P. 438–445. doi: 10.1093/jmammal/gyv047

Le Tallec T., Théry M., Perret M. Melatonin concentrations and timing of seasonal reproduction in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*) exposed to light pollution // *J. Mammal.* 2016. Vol. 97. P. 753–760. doi: 10.1093/jmammal/gyw003

Logan R. W., McClung C. A. Rhythms of life: circadian disruption and brain disorders across the lifespan // *Nat. Rev. Neurosci.* 2019. Vol. 20. P. 49–65. doi: 10.1038/s41583-018-0088-y

Masri S., Sassone-Corsi P. The emerging link between cancer, metabolism, and circadian rhythms // *Nat. Med.* 2018. Vol. 24. P. 1795–1803. doi: 10.1038/s41591-018-0271-8

Mathews F., Roche N., Aughney T., Jones N., Day J., Baker J. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland // *Philos. Trans. R. Soc. B.* 2015. Vol. 370. Art. 20140124. doi: 10.1098/rstb.2014.0124

Partch C. L., Green C. B., Takahashi J. S. Molecular architecture of the mammalian circadian clock // *Trends Cell Biol.* 2014. Vol. 24, no. 2. P. 90–99. doi: 10.1016/j.tcb.2013.07.002

Pickard G. E., Sollars P. J. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells // *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 2012. Vol. 162. P. 59–90. doi: 10.1007/112_2011_4

Prayag A. S., Münch M., Aeschbach D., Chellappa S. L., Gronfier C. Light modulation of human clocks, wake, and sleep // *Clocks & Sleep.* 2019. Vol. 1, no. 1. P. 193–208. doi: 10.3390/clocksleep1010017

Reiter R. J., Mayo J. C., Tan D. X., Sainz R. M., Alatorre-Jimenez M., Qin L. Melatonin as an antioxidant: under promises but over delivers // *J. Pineal Res.* 2016. Vol. 61. P. 253–278. doi: 10.1111/jpi.12360

Robert K. A., Lesku J. A., Partecke J., Chambers B. Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal // *Proc. Biol. Sci.* 2015. Vol. 282, no. 1816. Art. 20151745. doi: 10.1098/rspb.2015.1745

Rotics S., Dayan T., Kronfeld-Schor N. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice // *J. Mammal.* 2011. Vol. 92. P. 159–168. doi: 10.1644/10-mamm-A-112.1

Rydell J., Elfström M., Eklöf J., Sánchez-Navarro S. Dramatic decline of northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden over 30 years // *R. Soc. Open Sci.* 2020. Vol. 7. Art. 191754. doi: 10.1098/rsos.191754

Tan D. X., Xu B., Zhou X., Reiter R. J. Pineal calcification, melatonin production, aging, associated health consequences and rejuvenation of the pineal gland // *Molecules.* 2018. Vol. 23, no. 2. P. 301. doi: 10.3390/molecules23020301

Tarocco A., Caroccia N., Morciano G., Wieckowski M. R., Ancora G., Garani G., Pinton P. Melatonin as a master regulator of cell death and inflammation: molecular mechanisms and clinical implications for newborn care // *Cell Death Dis.* 2019. Vol. 10, no. 4. Art. 317. doi: 10.1038/s41419-019-1556-7

Torres-Farfan C., Mendez N., Ehrenfeld P., Seron-Ferre M. In utero circadian changes; facing light pollution // *Curr. Opin. Physiol.* 2020. Vol. 13. P. 128–134. doi: 10.1016/j.cophys.2019.11.005

Touitou Y., Reinberg A., Touitou D. Association between light at night, melatonin secretion, sleep deprivation, and the internal clock: Health impacts and mechanisms of circadian disruption // *Life Sci.* 2017. Vol. 173. P. 94–106. doi: 10.1016/j.lfs.2017.02.008

van Oort B. E. H., Tyler N. J. C., Gerkema M. P., Folkow L., Stokkan K.-A. Where clocks are redundant: weak circadian mechanisms in reindeer living under polar photic conditions // *Naturwissenschaften.* 2007. Vol. 94. P. 183–194. doi: 10.1007/s00114-006-0174-2

Williams C. T., Barnes B. M., Buck C. L. Persistence, entrainment, and function of circadian rhythms in Polar vertebrates // *Physiology.* 2015. Vol. 30. P. 86–96. doi: 10.1152/physiol.00045.2014

Zubidat A. E., Nelson R. J., Haim A. Spectral and duration sensitivity to light-at-night in 'blind' and sighted rodent species // *J. Exp. Biol.* 2011. Vol. 214, no. 19. P. 3206–3217. doi: 10.1242/jeb.058883

References

Anisimov V. N., Popovich I. G., Zabezhinski M. A., Anisimov S. V., Vesnushkin G. M., Vinogradova I. A. Melatonin as antioxidant, geroprotector and anticarcinogen. *Biochim. Biophys. Acta.* 2006;1757(5-6):573–89. doi: 10.1016/j.bbabi.2006.03.012

Arnold W., Ruf T., Loe L. E., Irvine R. J., Ropstad E., Veiberg V., Albon S. D. Circadian rhythmicity persists through the Polar night and midnight sun in Svalbard reindeer. *Sci. Rep.* 2018;8:14466. doi: 10.1038/s41598-018-32778-4

Bengsen A. J., Leung L. K.-P., Lapidge S. J., Gordon I. J. Artificial illumination reduces bait-take by small rainforest mammals. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 2010;127:66–72. doi: 10.1016/j.applanim.2010.08.006

Chowdhury D., Wang C., Lu A.-P., Zhu H.-L. Understanding quantitative circadian regulations are crucial towards advancing chronotherapy. *Cells.* 2019;8(8):883. doi: 10.3390/cells8080883

Ciach M., Frohlich A. Ungulates in the city: light pollution and open habitats predict the probability of roe deer occurring in an urban environment. *Urban Ecosyst.* 2019;22:513–523. doi: 10.1007/s11252-019-00840-2

Crosby P., Partch C. L. New insights into non-transcriptional regulation of mammalian core clock proteins. *J. Cell Sci.* 2020;133(18):jcs241174. doi: 10.1242/jcs.241174

Dimovski A. M., Griffiths S. R., Fanson K. V., Eastick D. L., Robert K. A. A light-exploiting insectivorous bat shows no melatonin disruption under lights with different spectra. *R. Soc. Open Sci.* 2023;10(3):221436. doi: 10.1098/rsos.221436

Dimovski A. M., Robert K. A. Artificial light pollution: Shifting spectral wavelengths to mitigate physiological and health consequences in a nocturnal marsupial mammal. *J. Exp. Zool. A Ecol. Integr. Physiol.* 2018;329(8-9):497–505. doi: 10.1002/jez.2163

- Do M. T. H. Melanopsin and the intrinsically photosensitive retinal ganglion cells: biophysics to behavior. *Neuron*. 2019;104(2):205–226. doi: 10.1016/j.neuron.2019.07.016
- Emet M., Ozcan H., Ozel L., Yayla M., Halici Z., Hacimuftuoglu A. A review of melatonin, its receptors and drugs. *Eurasian J. Med.* 2016;48(2):135–141. doi: 10.5152/eurasianjmed.2015.0267
- Falchi F., Furgoni R., Gallaway T. A., Rybnikova N. A., Portnov B. A., Baugh K., Cinzano P., Elvidge C. D. Light pollution in USA and Europe: The good, the bad and the ugly. *J. Environ. Manage.* 2019;248:109227. doi: 10.1016/j.jenvman.2019.06.128
- Falcon J., Torriglia A., Attia D., Viénot F., Gronfier C., Behar-Cohen F., Martinsons C., Hicks D. Exposure to artificial light at night and the consequences for flora, fauna and ecosystems. *Front. Neurosci.* 2020;14:602796. doi: 10.3389/fnins.2020
- Ferlazzo N., Andolina G., Cannata A., Costanzo M. G., Rizzo V., Currò M., Ientile R., Caccamo D. Is melatonin the cornucopia of the 21st century? *Antioxidants (Basel)*. 2020;9(11):1088. doi: 10.3390/antiox9111088
- Fonken L. K., Nelson R. J. The effects of light at night on circadian clocks and metabolism. *Endocr. Rev.* 2014;35:648–670. doi: 10.1210/er.2013-1051
- Grubisic M., Haim A., Bhusal P., Dominoni D. M., Gabriel K. M. A., Jechow A., Kupprat F., Lerner A., Marchant P., Riley W., Stebelova K., van Grunsven R. H. A., Zeman M., Zubidat A. E., Hölker F. Light pollution, circadian photoreception, and melatonin in vertebrates. *Sustainability*. 2019;11(22):6400. doi: 10.3390/su11226400
- Haddock J. K., Threlfall C. G., Law B., Hochuli D. F. Light pollution at the urban forest edge negatively impacts insectivorous bats. *Biological conservation*. 2019;236:17–28. doi: 10.1016/j.biocon.2019.05.016
- Hazlerigg D. G., Simonneaux V., Dardente H. Melatonin and seasonal synchrony in mammals. *J. Pineal Res.* 2024;76(5):e12996. doi: 10.1111/jpi.12996
- Ikeno T., Weil Z. M., Nelson R. J. Dim light at night disrupts the short-day response in Siberian hamsters. *Gen. Comp. Endocrinol.* 2014;197:56–64. doi: 10.1016/j.ygcen.2013.12.005
- Korf H. W., von Gall C. Circadian physiology. *Neuroscience in the 21st Century*. New York Springer; 2013. P. 1813–1845. doi: 10.1007/978-1-4614-1997-6_65
- LeTallec T., Marc T., Martine P. Effects of light pollution on seasonal estrus and daily rhythms in a nocturnal primate. *J. Mammal.* 2015;96(2):438–445. doi: 10.1093/jmammal/gyv047
- LeTallec T., Théry M., Perret M. Melatonin concentrations and timing of seasonal reproduction in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*) exposed to light pollution. *J. Mammal.* 2016;97:753–760. doi: 10.1093/jmammal/gyw003
- Logan R. W., McClung C. A. Rhythms of life: circadian disruption and brain disorders across the lifespan. *Nat. Rev. Neurosci.* 2019;20:49–65. doi: 10.1038/s41583-018-0088-y
- Masri S., Sassone-Corsi P. The emerging link between cancer, metabolism, and circadian rhythms. *Nat. Med.* 2018;24:1795–1803. doi: 10.1038/s41591-018-0271-8
- Mathews F., Roche N., Aughney T., Jones N., Day J., Baker J. Barriers and benefits: implications of artificial night-lighting for the distribution of common bats in Britain and Ireland. *Philos. Trans. R. Soc. B.* 2015;370:20140124. doi: 10.1098/rstb.2014.0124
- Partch C. L., Green C. B., Takahashi J. S. Molecular architecture of the mammalian circadian clock. *Trends Cell Biol.* 2014;24(2):90–99. doi: 10.1016/j.tcb.2013.07.002
- Pickard G. E., Sollars P. J. Intrinsically photosensitive retinal ganglion cells. *Rev. Physiol. Biochem. Pharmacol.* 2012;162:59–90. doi: 10.1007/112_2011_4
- Prayag A. S., Münch M., Aeschbach D., Chellappa S. L., Gronfier C. Light modulation of human clocks, wake, and sleep. *Clocks & Sleep*. 2019;1(1):193–208. doi: 10.3390/clockssleep1010017
- Reiter R. J., Mayo J. C., Tan D. X., Sainz R. M., Alatorre-Jimenez M., Qin L. Melatonin as an antioxidant: under promises but over delivers. *J. Pineal Res.* 2016;61:253–278. doi: 10.1111/jpi.12360
- Robert K. A., Lesku J. A., Partecke J., Chambers B. Artificial light at night desynchronizes strictly seasonal reproduction in a wild mammal. *Proc. Biol. Sci.* 2015;282(1816):20151745. doi: 10.1098/rspb.2015.1745
- Rotics S., Dayan T., Kronfeld-Schor N. Effect of artificial night lighting on temporally partitioned spiny mice. *J. Mammal.* 2011;92:159–168. doi: 10.1644/10-mamm-A-112.1
- Rydell J., Elfström M., Eklöf J., Sánchez-Navarro S. Dramatic decline of northern bat *Eptesicus nilssonii* in Sweden over 30 years. *R. Soc. Open Sci.* 2020;7:191754. doi: 10.1098/rsos.191754
- Tan D. X., Xu B., Zhou X., Reiter R. J. Pineal calcification, melatonin production, aging, associated health consequences and rejuvenation of the pineal gland. *Molecules*. 2018;23(2):301. doi: 10.3390/molecules23020301
- Tarocco A., Caroccia N., Morciano G., Wieckowski M. R., Ancora G., Garani G., Pinton P. Melatonin as a master regulator of cell death and inflammation: molecular mechanisms and clinical implications for newborn care. *Cell Death Dis.* 2019;10(4):317. doi: 10.1038/s41419-019-1556-7
- Torres-Farfan C., Mendez N., Ehrenfeld P., Seron-Ferre M. In utero circadian changes; facing light pollution. *Curr. Opin. Physiol.* 2020;13:128–134. doi: 10.1016/j.cophys.2019.11.005
- Touitou Y., Reinberg A., Touitou D. Association between light at night, melatonin secretion, sleep deprivation, and the internal clock: Health impacts and mechanisms of circadian disruption. *Life Sci.* 2017;173:94–106. doi: 10.1016/j.lfs.2017.02.008
- van Oort B. E. H., Tyler N. J. C., Gerkema M. P., Folkow L., Stokkan K.-A. Where clocks are redundant: weak circadian mechanisms in reindeer living under polar photic conditions. *Naturwissenschaften*. 2007;94:183–194. doi: 10.1007/s00114-006-0174-2
- Williams C. T., Barnes B. M., Buck C. L. Persistence, entrainment, and function of circadian rhythms in Polar vertebrates. *Physiology*. 2015;30:86–96. doi: 10.1152/physiol.00045.2014
- Zubidat A. E., Nelson R. J., Haim A. Spectral and duration sensitivity to light-at-night in 'blind' and sighted rodent species. *J. Exp. Biol.* 2011;214(19):3206–3217. doi: 10.1242/jeb.058883

Поступила в редакцию / received: 08.10.2024; принята к публикации / accepted: 29.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Антонова Екатерина Петровна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник, руководитель
лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: antonova88ep@mail.ru

Илюха Виктор Александрович

д-р биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: ilyukha.62@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Antonova, Ekaterina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Head of the Laboratory

Ilyukha, Viktor

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 577.21 : 616.1

ЭКСПРЕССИЯ ДЛИННЫХ НЕКОДИРУЮЩИХ РНК *MALAT1*, *GAS5*, *TUG1* ПРИ АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИИ

Л. В. Топчиева^{1*}, И. В. Курбатова¹, В. А. Корнева²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *topchieva@ya.ru

² Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Проведен сравнительный анализ относительного уровня экспрессии длинных некодирующих РНК (днРНК) в лейкоцитах периферической крови больных артериальной гипертензией (АГ) I-II стадии и условно здоровых людей. Относительный уровень транскриптов *MALAT1* был значительно выше в ЛПК пациентов с АГ, которые не принимали антигипертензивные препараты по сравнению с условно здоровыми людьми ($p = 0,023$). Содержание днРНК *GAS5* в ЛПК гипертоников без антигипертензивной терапии, напротив, было меньше, чем в группе условно здоровых людей ($p < 0,001$). Относительный уровень экспрессии днРНК *TUG1* в ЛПК людей из контрольной группы и группы пациентов с артериальной гипертензией не различался ($p > 0,05$). Впервые показано, что прием пациентами с АГ антигипертензивных препаратов (метопролола или бисопролола) способствует нормализации относительного уровня экспрессии данных типов днРНК (т. е. достижению уровня, характерного для условно здоровых людей). Показано, что содержание днРНК *GAS5* в ЛПК здоровых людей отрицательно коррелирует с экспрессией гена *NR3C2*, кодирующего минералокортикоидный рецептор ($r = -0,79$; $p = 0,018$). Выявлена тесная связь содержания *MALAT1* с относительным уровнем экспрессии гена *MTOR* ($r = 0,77$; $p = 0,022$) и с относительным уровнем экспрессии гена *NLRP3* ($r = 0,52$; $p = 0,007$) в ЛПК гипертоников. Таким образом, формирование АГ сопровождается изменением относительного уровня экспрессии днРНК *MALAT1* и *GAS5* в лейкоцитах периферической крови. Выявленная тесная связь содержания *MALAT1* и *GAS5* с относительным уровнем экспрессии генов *NR3C2*, *MTOR* и *NLRP3*, по всей вероятности, указывает на их участие в регуляции воспаления при артериальной гипертензии.

Ключевые слова: артериальная гипертензия; длинные некодирующие РНК; *MALAT1*; *GAS5*; *TUG1*

Для цитирования: Топчиева Л. В., Курбатова И. В., Корнева В. А. Экспрессия длинных некодирующих РНК *MALAT1*, *GAS5*, *TUG1* при артериальной гипертензии // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 16–27. doi: 10.17076/eb1973

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (№ FMEN-2022-0009).

L. V. Topchieva^{1*}, I. V. Kurbatova¹, V. A. Korneva². EXPRESSION OF LONG NON-CODING RNAs MALAT1, GAS5, AND TUG1 IN ARTERIAL HYPERTENSION

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva@ya.ru

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The expression levels of long non-coding RNAs (lncRNAs) in peripheral blood leukocytes were comparatively analyzed in patients with arterial hypertension (stages I-II) and in healthy individuals. The level of *MALAT1* transcripts was significantly higher in the PBL of patients with arterial hypertension who did not take antihypertensive drugs compared to healthy individuals ($p = 0.023$). The content of *GAS5* lncRNA in the PBL of hypertensive patients without antihypertensive therapy, on the contrary, was lower than in healthy individuals ($p < 0.001$). The PBL levels of *TUG1* lncRNA did not differ between individuals from the control group and the group of patients with arterial hypertension ($p > 0.05$). We show for the first time that antihypertensive drug therapy (metoprolol or bisoprolol) helps normalize the expression of these lncRNAs in patients with hypertension (bringing it to a level characteristic of formally healthy individuals). The *GAS5* lncRNA content in the PBL of healthy people was found to negatively correlate with the expression of the mineralocorticoid receptor-coding *NR3C2* gene ($r = -0.79$; $p = 0.018$). *MALAT1* content proved to correlate closely with *MTOR* gene expression ($r = 0.77$; $p = 0.022$) and the level of *NLRP3* gene transcripts ($r = 0.52$; $p = 0.007$) in the PBL of hypertensive patients. Thus, the development of hypertension is accompanied by a change in the levels of *MALAT1* and *GAS5* lncRNA expression in peripheral blood leukocytes. The close relationship revealed between the content of *MALAT1* and *GAS5* and the expression levels of the *NR3C2*, *MTOR* and *NLRP3* genes most likely indicates their participation in the regulation of inflammation in arterial hypertension.

Keywords: arterial hypertension; long non-coding RNA; *MALAT1*; *GAS5*; *TUG1*

For citation: Topchieva L. V., Kurbatova I. V., Korneva V. A. Expression of long non-coding RNAs *MALAT1*, *GAS5*, and *TUG1* in arterial hypertension. *Trudy Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 16–27. doi: 10.17076/eb1973

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (№ FMEN-2022-0009).

Введение

В эпигенетической регуляции давления крови участвуют длинные некодирующие РНК (днРНК). ДнРНК имеют длину более 200 нуклеотидов. Они классифицируются в соответствии с их геномным расположением или способом действия: межгенные днРНК, интронные днРНК, двунаправленные днРНК, энхансерные днРНК, смысловые днРНК и, наконец, антисмысловые днРНК [Busscher et al., 2022]. Они могут взаимодействовать как с различными белками, так и с другими нуклеиновыми кислотами, модулируя их структуру и функцию, что приводит к изменению процессов передачи сигналов в клетках [Guha et al., 2024; Nickerson, Momen-Heravi, 2024; Poltronieri, 2024]. ДнРНК участвуют также в регуляции экспрессии генов посредством эпигенетических механизмов, которые включают ремоделирование хроматина, регуляцию сплайсинга и уровня экспрессии микроРНК (конкурентные днРНК) [Poltronieri, 2024].

Нарушение их экспрессии связано с риском формирования большого числа патологий, в том числе сердечно-сосудистых заболеваний [Singh et al., 2023; Guha et al., 2024].

Эндотелий сосудов играет важную роль в регуляции давления крови. Клетки эндотелия (ЭК) непрерывно вырабатывают огромное количество важнейших биологически активных веществ, ряд вазоактивных факторов, в том числе оксид азота (NO) [Naderi-Meshkin, Setyaningsih, 2024]. Нарушение целостности ЭК или их функциональных свойств приводит к дисфункции эндотелия (ЭД) и развитию артериальной гипертензии (АГ). В эндотелиальных клетках многие днРНК, включая *TUG1* (taurine upregulated gene 1), *MEG3* (maternally expressed gene 3) и *MALAT1* (metastasis-associated lung adenocarcinoma transcript 1), экспрессируются на высоком уровне, что указывает на их участие в регуляции физиологических параметров эндотелия [Michalik et al., 2014]. Скрининг профилей экспрессии днРНК в аорте спонтанно

гипертензивных крыс (SHR) и крыс Wistar-Kyoto (WKY) с использованием микрочиповых технологий позволил выявить 68 днРНК с повышенным и 167 днРНК с пониженным уровнем экспрессии в аорте SHR по сравнению с крысами WKY [Yao et al., 2017]. В модулировании пролиферации, гибели эндотелиальных и гладкомышечных клеток (ГМК) сосудов важную роль играют днРНК *MALAT1*, *GAS5* (growth arrest-specific transcript 5), *TUG1* [Shi et al., 2018; Liu et al., 2019; Correia et al., 2021; Esawy et al., 2023]. Оказалось, что днРНК *MALAT1* тесно связана с микрососудистой дисфункцией, вызванной диабетом [Liu et al., 2014]. Ингибирование *MALAT1* в клетках пупочной вены человека (HUVEC) вызывало усиление их миграции с одновременным снижением пролиферативных способностей при культивировании [Michalik et al., 2014]. У мышей с нокаутом *MALAT1* (*MALAT1^{-/-}*) при гипоксии, вызванной перевязкой бедренной артерии и вены, наблюдали переключение фенотипа эндотелиальных клеток на промиграционный, антипролиферативный, что приводило к снижению роста сосудов сетчатки глаза [Michalik et al., 2014]. Shi с соавторами обнаружили, что днРНК *TUG1* экспрессируется на высоком уровне в аорте SHR и способствует пролиферации и миграции ГМК сосудов [Shi et al., 2018]. ДнРНК *GAS5*, напротив, способна ослаблять пролиферацию и миграцию ГМК, таким образом, играть положительную роль в защите от АГ [Liu et al., 2019]. Указанные днРНК могут модулировать не только выживаемость и пролиферацию ЭК и ГМК, но и процессы воспаления при АГ. Так, уровень днРНК *MALAT1* положительно коррелирует с содержанием провоспалительных цитокинов и растворимых маркеров ЭД [Li et al., 2022]. Сверхэкспрессия *GAS5* связана со снижением уровня транскриптов генов, вовлеченных в регуляцию активности воспалительных процессов в кардиомиоцитах, в частности, *TLR4* (Toll-подобный рецептор 4), *RELA* (p65 субъединица транскрипционного фактора NF-κB), гена *NLRP3* (криопирин) [Fu et al., 2024]. У мышей днРНК *TUG1* при индуцированном липополисахаридом воспалении гепатоцитов усиливает экспрессию гена *Tnf* посредством взаимодействия с микроРНК-140 [Liu et al., 2021]. Следовательно, указанные днРНК могут участвовать в регуляции давления крови, влияя на процессы апоптоза и пролиферации ЭК и ГМК, а также контролируя уровень воспаления в сосудистом русле и стенках сосудов. В связи с этим днРНК *MALAT1*, *TUG1*, *GAS5* могут выступать как терапевтические мишени, а их уровень – служить в качестве биомаркера кардиоваскулярных рас-

стройств, в том числе и АГ [Correia et al., 2021; Zhang et al., 2021; Ali et al., 2023].

В представленной работе уровень экспрессии днРНК изучали в лейкоцитах периферической крови (ЛПК). Лейкоциты периферической крови в условиях воспаления за счет усиления трансэндотелиальной миграции проникают в интиму сосудов, почки, секретируют провоспалительные цитокины и хемокины, привлекают нейтрофилы и моноциты в места повреждения, индуцируют воспаление, окислительный стресс. Таким образом, они вносят существенный вклад в формирование ЭД и АГ.

Важно отметить, что исследования профиля экспрессии днРНК при артериальной гипертензии по-прежнему малочисленны и в основном выполнены на модельных животных.

Цель исследования – изучить относительный уровень транскриптов днРНК *MALAT1*, *GAS5*, *TUG1* в лейкоцитах периферической крови (ЛПК), содержание в плазме крови растворимых форм VCAM, ICAM, а также выявить корреляционную связь между этими показателями при артериальной гипертензии.

Материалы и методы

В исследовании приняли участие 25 здоровых индивидов без вредных привычек (курение табака, алкогольная зависимость), с индексом массы тела < 30 кг/м², и 43 пациента с АГ I-II стадии (из них 20 человек до назначения антигипертензивных препаратов и 23 человека, принимающих более года метопролол (25 мг/сут) или бисопролол (5–10 мг/сут)). Средний возраст здоровых людей составил 41,41 ± 3,65 года, пациентов с АГ – 52,42 ± 4,25 года. Диагноз АГ (I-II стадии) установлен врачами ГБУЗ Республики Карелия «Республиканская больница скорой и экстренной медицинской помощи» с учетом существующих клинических рекомендаций по артериальной гипертензии для взрослых Российского кардиологического общества [Кобалова и др., 2020]. Венозная кровь здоровых людей получена при их добровольном согласии в ходе обычного медицинского обследования. Пациенты с аутоиммунными заболеваниями, сахарным диабетом, перенесшие в последний месяц инфекционно-воспалительные заболевания, с индексом массы тела ≥ 30 кг/м² были исключены из исследования. Информированное согласие на исследование также получено от пациентов. Данное исследование проведено в соответствии с принципами Хельсинкской декларации. Одобрение предоставлено Комитетом по этике Минздравсоцразвития РК и ПетрГУ.

Обследованные люди являлись жителями Республики Карелия, преимущественно города Петрозаводска.

Относительный уровень транскриптов генов оценивали в лейкоцитах периферической крови (ЛПК) с помощью ПЦР в режиме реального времени на приборе Light Cycler (Roche, Германия) с использованием набора qPCRMix-HS SYBR («Евроген», Россия). Тотальную РНК из ЛПК выделяли с помощью реагента PureZole (BioRad, США), обрабатывали ДНКазой (1 о. е.). Для синтеза кДНК использовали набор MMLV RT kit («Евроген», Россия). ПЦР повторяли не менее 3 раз. Эффективность ПЦР оценивали с помощью стандартной кривой. В качестве референсных генов использовали гены *GAPDH* и *18S rRNA*. Относительный уровень транскриптов оценивали по ΔCt ($\Delta Ct = 2(Ct \text{ референсного гена} - Ct \text{ гена интереса})$, где Ct – значение порогового цикла).

Данные о нуклеотидной последовательности анализируемых днРНК заимствовали из базы данных NCBI GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) в разделе Gen. Дизайн праймеров, расчет температуры плавления, анализ вторичных структур выполняли с помощью программы Beacon Designer 5. Использованные в работе праймеры представлены в таблице 1.

Содержание в плазме крови растворимых форм VCAM, ICAM (пг/мл) определяли мето-

дом иммуноферментного анализа, используя наборы Human ICAM1 ELISA Kit (ELK Biotechnology, Китай), Human sVCAM ELISA Kit (ELK Biotechnology, Китай), согласно протоколам производителя на микропланшетном ридере CLARIOstar (BMG Labtech, Германия). Измерения проводили в двукратной аналитической повторности.

Определение концентрации малонового диальдегида (МДА) (мкм/мл) в сыворотке крови проводили по реакции с тиобарбитуровой кислотой [Senthilkumar et al., 2021]. Концентрацию МДА определяли спектрофотометрически при длине волны 532 нм на микропланшетном ридере CLARIOstar (BMG Labtech, Германия) в трехкратной аналитической повторности.

Статистическую обработку данных проводили в программе GraphPad Prism v.7. При сравнении уровня экспрессии генов в ЛПК, содержания растворимых форм молекул адгезии, МДА в плазме использован непараметрический критерий *U* Вилкоксона – Манна – Уитни. Данные на рисунках и в таблице представлены в виде медианы (Me), 25% и 75% перцентилей (Q1; Q3). Проведен корреляционный анализ по Спирмену. Возраст индивидов, включенных в исследование, представлен в виде средних значений и ошибки среднего ($M \pm m$). Различия считали достоверными при уровне значимости $p < 0,05$.

Таблица 1. Праймеры для проведения ПЦР в режиме реального времени

Table 1. Primers for real-time PCR

Ген Gene	Forward (F), Reverse (R)	Нуклеотидная последовательность праймера 5'....3' Primer nucleotide sequence 5'....3'
<i>GAPDH</i>	F	GAAGGTGAAGGTCGGAGTC
	R	GAAGATGGTGATGGGATTTTC
<i>18S rRNA</i>	F	AGAAACGGCTACCACATCCA
	R	CACCAGACTTGCCCTCCA
<i>NLRP3</i>	F	GGACAATGACAGCATCGGGT
	R	TGGTCAGTTAATAGAAAGATAGCGG
<i>MTOR</i>	F	TTGCTTGAGGTGCTACTG
	R	GGGCCATACAGGACACGAAG
<i>NR3C2</i>	F	AACTGAGGAAGATGGTAACTAAG
	R	GGACTCTCGGAAGGTGTAG
<i>MALAT1</i>	F	ACGAGTTGTGCTGCTATCTTAG
	R	GATTCTGTGTTATGCCTGGTTAG
<i>GAS5</i>	F	GACTCCTGTGAGGTATGGTG
	R	GCTATTCTCATCCTTCCTGGG
<i>TUG1</i>	F	CGGAGGATGGTTGGTTGTG
	R	TACAGAGTGACTCGCCTAAGG

Результаты

Относительный уровень экспрессии днРНК *MALAT1* оказался выше в ЛПК пациентов с АГ без гипотензивной терапии, чем в ЛПК условно здоровых людей и больных, принимающих метопролол или бисопролол ($p = 0,003$ и $0,005$ соответственно) (рис. 1).

Содержание транскриптов *GAS5* было ниже в ЛПК пациентов с АГ до назначения гипотензивных препаратов, чем людей из контрольной группы ($p = 0,0008$) (рис. 2). Количество транскриптов *GAS5* в ЛПК условно здоровых людей и

пациентов, принимающих метопролол или бисопролол, не отличалось ($p = 0,650$) (рис. 2).

Относительный уровень экспрессии днРНК *TUG1* в ЛПК людей из всех групп исследования не различался ($p > 0,05$) (рис. 3).

Для изучения роли анализируемых днРНК в развитии воспаления, регуляции клеточного цикла (пролиферации/апоптоза) и ответа на стресс нами проанализирована связь относительного уровня экспрессии с содержанием транскриптов генов, продукты которых участвуют в реализации этих процессов, а также с уровнем биохимических маркеров ЭД.

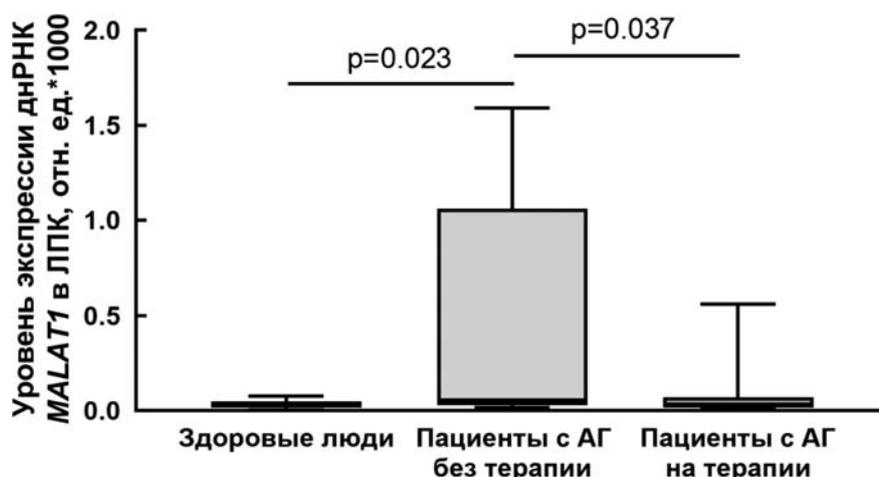


Рис. 1. Относительный уровень экспрессии днРНК *MALAT1* в ЛПК условно здоровых людей и пациентов с АГ

Fig. 1. Relative expression level of the *MALAT1* lncRNA in PBL of conditionally healthy individuals and patients with hypertension

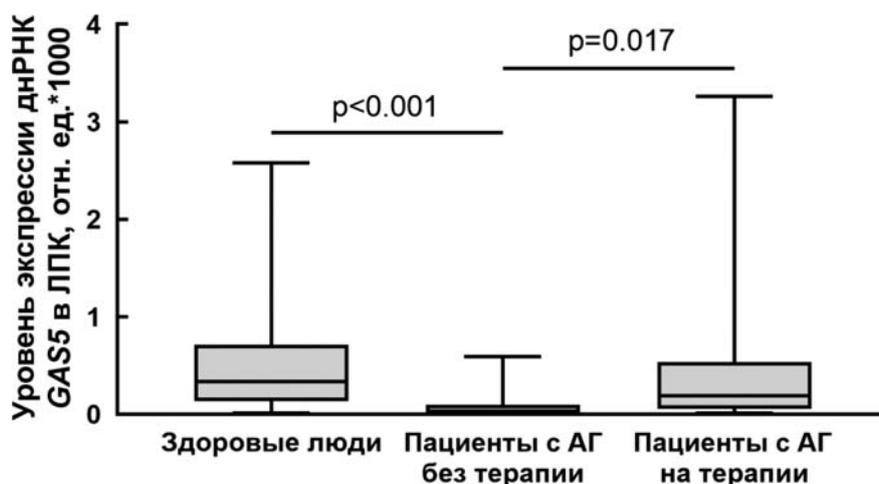


Рис. 2. Относительный уровень экспрессии днРНК *GAS5* в ЛПК условно здоровых людей и пациентов с АГ

Fig. 2. Relative expression level of the *GAS5* lncRNA in PBL of conditionally healthy individuals and patients with hypertension

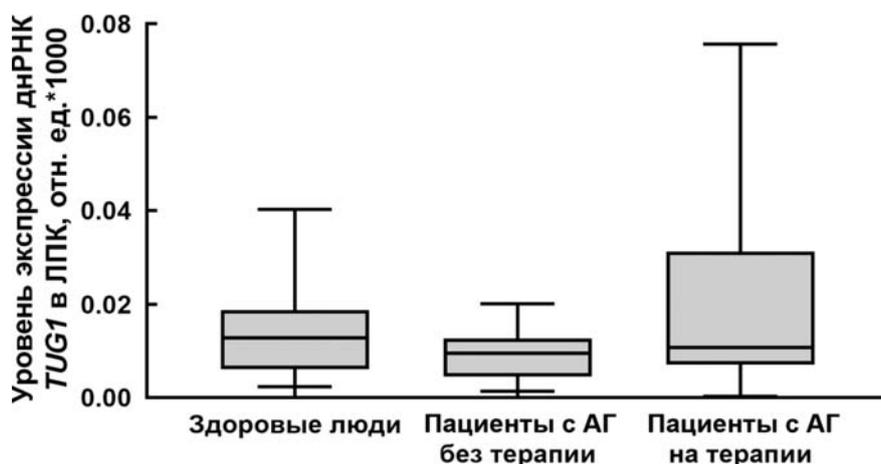


Рис. 3. Относительный уровень экспрессии днРНК *TUG1* в ЛПК условно здоровых людей и пациентов с АГ

Fig. 3. Relative expression level of the *TUG1* lncRNA in PBL of conditionally healthy individuals and patients with hypertension

Уровень относительной экспрессии транскриптов гена *MTOR* (mechanistic target of rapamycin kinase) в ЛПК условно здоровых людей и пациентов с АГ был практически одинаковым ($p > 0,05$) (табл. 2). Содержание мРНК генов *NLRP3* (криопирин) и *NR3C2* (рецептор минералокортикоидов) было значительно выше в ЛПК пациентов с АГ без антигипертензивной

терапии ($p = 0,0004$ и $0,002$ соответственно) (табл. 2). Уровень биохимических маркеров ЭД (МДА, sICAM, sVCAM) в плазме крови пациентов с АГ без терапии был выше, чем у здоровых людей (табл. 2). У пациентов, принимающих метопролол или бисопролол, содержание в плазме МДА, sVCAM было ниже, чем у пациентов до назначения гипотензивных препаратов (табл. 2).

Таблица 2. Относительный уровень экспрессии генов *MTOR*, *NR3C2*, *NLRP3* в ЛПК и содержание sVCAM, sICAM и АДМА в плазме крови условно здоровых людей и пациентов с АГ

Table 2. Relative expression level of the *MTOR*, *NR3C2*, *NLRP3* genes in PBL and the content of the sVCAM, sICAM and ADMA in the blood plasma of conditionally healthy people and patients with hypertension

Показатель Parameter	Условно здоровые люди (n=25) Control (n=25)	Пациенты с АГ без терапии (n=20) Patients with hypertension without therapy (n=20)	Пациенты с АГ на терапии (n=23) Patients with hypertension on therapy (n=23)
Уровень транскриптов гена <i>MTOR</i> , отн. ед. The <i>MTOR</i> gene transcript level, rel. units	0,0075 (0,0037–0,0095)	0,0074 (0,0037–0,0083)	0,0065 (0,0054–0,0076)
Уровень транскриптов гена <i>NR3C2</i> , отн. ед. The <i>NR3C2</i> gene transcript level, rel. units	0,0025 (0,0015–0,0031)	0,0076 ^a (0,0022–0,0088)	0,0023 ^b (0,0017–0,0029)
Уровень транскриптов гена <i>NLRP3</i> , отн. ед. The <i>NLRP3</i> gene transcript level, rel. units	0,0025 (0,0016–0,0042)	0,0230 ^a (0,0032–0,0570)	0,0059 (0,0003–0,0788)
МДА, мкМ/мл MDA, $\mu\text{M}/\text{ml}$	26,31 (21,67–31,58)	31,40 ^a (27,14–34,79)	25,61 ^b (22,46–29,86)
sVCAM, пг/мл sVCAM, pg/ml	0,427 (0,198–0,534)	0,560 ^a (0,412–0,768)	0,424 ^b (0,363–0,538)
sICAM, пг/мл sVICAM, pg/ml	606,42 (340,76–876,39)	981,79 ^a (800,00–1258,52)	1002,46 ^a (638,25–1161,55)

Примечание. Данные представлены в виде медианы и значений нижнего и верхнего квартилей в скобках. ^aРазличия значимы при сравнении групп условно здоровых людей и пациентов с АГ без терапии. ^bРазличия значимы при сравнении групп пациентов с АГ без гипотензивной терапии и пациентов с АГ, принимающих кардиоселективные блокаторы β -адренорецепторов.

Note. Data are presented as median and lower and upper quartile values in brackets. ^aDifferences are significant when comparing groups of conditionally healthy individuals and patients with hypertension without therapy. ^bDifferences are significant when comparing groups of patients with hypertension without antihypertensive therapy and patients with hypertension taking cardioselective β -adrenergic receptor blockers.

Проведен корреляционный анализ уровня экспрессии генов *NR3C2*, *NLRP3*, *MTOR* с содержанием днРНК *MALAT1*, *GAS5*, *TUG1*. Относительный уровень экспрессии *MALAT1* в ЛПК гипертоников коррелировал с содержанием транскриптов гена *MTOR* ($r = 0,77$; $p = 0,022$) и с уровнем относительной экспрессии *GAS5* ($r = -0,79$; $p = 0,018$). Содержание транскриптов *GAS5* в ЛПК больных АГ людей обратно коррелировало с уровнем относительной экспрессии гена *NR3C2* ($r = -0,79$; $p = 0,018$). В группе условно здоровых людей выявлена положительная корреляция уровня относительной экспрессии *MALAT1* с содержанием транскриптов гена *NLRP3* ($r = 0,52$; $p = 0,007$) и количеством днРНК *TUG1* ($r = 0,54$; $p = 0,008$). Корреляция уровней относительной экспрессии транскриптов днРНК с содержанием в плазме крови растворимых молекул адгезии (sVCAM, sICAM) и малонового диальдегида не выявлена.

Обсуждение

Согласно результатам нашего исследования, формирование АГ сопровождается изменением относительного уровня экспрессии днРНК *MALAT1* и *GAS5*. Прием пациентами с АГ метопролола или бисопролола, вероятно, способствует нормализации относительного уровня экспрессии этих днРНК. Полученные нами результаты согласуются с данными других исследований. Так, показано, что количество днРНК *GAS5* негативно коррелирует с возрастом, показателями систолического и диастолического давления крови [Esawy et al., 2023]. Указанные днРНК могут участвовать в регуляции давления крови, вероятнее всего, через модулирование свойств эндотелиальных и гладкомышечных клеток сосудов. ДнРНК *GAS5* моделирует WNT/ β -catenin сигнальный путь [Esawy et al., 2023]. Дисрегуляция WNT сигналинга является патогенетической чертой сердечно-сосудистых заболеваний [Богданова и др., 2020; Kasacka et al., 2022]. WNT сигнальный путь, регулируя межклеточные контакты, играет важную роль в контроле роста и функций эндотелиальных клеток [Cheng et al., 2003]. На клеточном уровне активность WNT характеризуется аккумуляцией в цитоплазме и ядрах внутриклеточного мессенджера β -катенина [Wang et al., 2018]. Передача сигналов WNT/ β -катенин играет ключевую роль в поддержании гомеостаза, который нарушается при гипертонии. Экспрессия генов *Wnt4*, *Wnt10a*, β -катенина в надпочечниках крыс со спонтанной гипертензией (SHR) снижена по сравнению с крысами с нормальным давлением крови, что свидетель-

ствует о нарушении канонического пути WNT сигналинга в надпочечниках гипертонических крыс [Kasacka et al., 2022]. Модулируя активность WNT сигналинга, *GAS5* регулирует пролиферацию гладкомышечных клеток и эндотелиальных клеток сосудов [Wang et al., 2016].

С другой стороны, повышенная экспрессия *GAS5* может способствовать увеличению скорости апоптоза клеток других тканей, например нейронов, таким образом влияя на площадь поражения в результате инфаркта мозга [Deng et al., 2020]. Как оказалось, днРНК *GAS5* взаимодействует с MAP4K4 (митоген-активируемая протеинкиназа-киназа-киназа-киназа 4). Ген *DNMT3B* (метилтрансфераза) был идентифицирован как прямой ген-мишень *GAS5*. Введение днРНК *GAS5* подавляло экспрессию MAP4K4 за счет рекрутирования *DNMT3B* в первичных кортикальных нейронах мышей [Deng et al., 2020]. Сайленсинг *GAS5* способствовал ингибированию метилирования гена *MAP4K4* и снижал повреждение нейронов при экспериментально вызванном инфаркте мозга [Deng et al., 2020]. Обнаружено прямое взаимодействие между *GAS5* и метилтрансферазой гистонов EZH2, что способствует EZH2-опосредованной репрессии транскрипции генов *NRF2* (nuclear factor erythroid 2-related factor 2) и *SOCS3* (suppressor of cytokine signaling 3) в клетках микроглии [Li et al., 2022a]. Транскрипционный фактор NRF2 регулирует транскрипцию генов антиоксидантных и детоксифицирующих ферментов, которые представляют собой мощную защитную систему клетки, а белок SOCS3 является компонентом супрессии передачи сигналов цитокинов. Таким образом, в клетках микроглии повышение экспрессии *GAS5*, напротив, имеет негативный эффект на их функции.

Уровень экспрессии днРНК *MALAT1* при гипертонии в клетках эндотелия и гладкомышечных клетках сосудов, в плазме крови увеличивается по сравнению с нормальными физиологическими условиями [Luo et al., 2020; Yang et al., 2023]. ДнРНК *MALAT1*, вероятно, может участвовать в формировании ЭД за счет влияния на продукцию воспалительных цитокинов IL-6 и TNF α . Так, показано, что у пациентов с инфарктом миокарда количество днРНК *MALAT1* положительно коррелирует с уровнем TNF α , IL-6, IL-17A, содержанием молекулы адгезии сосудистых клеток-1 и молекулы межклеточной адгезии-1 [Li et al., 2022b]. Установленная в нашем исследовании корреляционная связь уровня экспрессии *MALAT1* с содержанием транскриптов гена *NLRP3* свидетельствует о вовлечении этой днРНК в развитие процессов воспаления при АГ, вероятно, посредством

регулирования содержания мРНК *NLRP3*. Так, согласно данным литературы, увеличение транскриптов днРНК *MALAT1* имеет решающее значение для *NLRP3*-индуцированного пироптоза и фиброза при эндометриозе [Xu et al., 2023]. Обнаружена молекулярная мишень *MALAT1*, связанная с регуляцией количества мРНК гена *NLRP3*. Ею оказалась микроРНК-141-3р [Xu et al., 2023]. Снижение экспрессии микроРНК-141-3р за счет связывания с *MALAT1* способствует увеличению уровня экспрессии транскриптов *NLRP3* [Xu et al., 2023].

Длинные некодирующие РНК участвуют в ремоделировании сосудов и развитии эндотелиальной дисфункции через взаимодействие с микроРНК. *MALAT1* связывает miP-145-5р, которая, в свою очередь, может напрямую нацеливаться на мРНК гексокиназы 2 (*HK2*) [Yang et al., 2023]. Нокадаун гена *HK2* значительно ингибировал эффекты сверхэкспрессии *MALAT1* на пролиферацию, миграцию и фенотипическую трансформацию ГМК, индуцированную Ang II [Yang et al., 2023]. Таким образом, ось *MALAT1*/miR-145-5р/*HK2* может играть решающую регуляторную роль в ремоделировании сосудов при гипертонии.

Рассматривается также значение взаимодействия *MALAT1* с мРНК гена *SIRT6* для функций сердечно-сосудистой системы. Как оказалось, у мышей развитие миокардита после инфицирования вирусом Коксаки (CVB3) сопровождалось повышением экспрессии *MALAT1* и снижением уровня транскриптов *SIRT6* [Zeng et al., 2024]. *SIRT6* – член семейства эволюционно консервативных НАД-зависимых белков, обладающих деацетилазной или АДФ-рибозилтрансферазной активностью, участвует в эпигенетической регуляции экспрессии генов и в устранении повреждений ДНК. Снижение содержания *MALAT1* или сверхэкспрессия гена *SIRT6* способствовали подавлению воспаления и пироптоза клеток миокарда мышей, ингибированию активации сигнального пути WNT/ β -катенин. Показано, что *MALAT1* может связывать UPF1. РНК-хеликаза и АТФаза UPF1 является частью постсплайсингового мультипротеинового комплекса, участвующего как в ядерном экспорте мРНК, так и в обнаружении и деградации aberrантных транскриптов, содержащих преждевременные терминирующие кодоны. UPF1 опосредует распад мРНК *SIRT6* и активирует сигнальный путь WNT/ β -катенин [Zeng et al., 2024].

ДнРНК *MALAT1* может непосредственно участвовать в ремоделировании хроматина. Показано, что она рекрутирует метилтрансферазу гистона H3 Suv39h1, что приводит к

триметилированию гистона (H3K9me3) и снижению экспрессии ряда генов, в том числе и генов, участвующих в ремоделировании сердечной мышцы [Li et al., 2019]. *MALAT1* может действовать как конкурирующая РНК, «спонжируя» микроРНК-26а-5р, мишенью которой является мРНК гена TET1 (метилцитозин деоксигеназа 1), регулируя, таким образом, метилирование CpG-богатых областей гена и воспалительный ответ, пролиферацию, миграцию и процессы эпителиально-мезенхимального перехода клеток [Hu et al., 2023].

Ремоделирование сосудов и формирование ЭД тесно связаны с гибелью ЭК и избыточной пролиферацией ГМК [Intengan, Schiffrin, 2001]. Экспрессия указанных днРНК может регулировать апоптоз и пролиферацию ряда клеток. О влиянии *GAS5* на апоптоз нейронов уже указывалось выше. Оказалось, что днРНК *MALAT1* регулирует пролиферацию и апоптоз клеток эндотелия пупочной вены человека посредством регуляции оси hsa-миР-124-3р/NR3C2 и/или оси hsa-миР-135а-5р/NR3C2 [Luo et al., 2020]. Обнаруженная нами корреляция уровня транскриптов *MALAT1* и гена *MTOR* свидетельствует о вероятном поддержании воспалительного статуса при АГ посредством негативного влияния на процессы аутофагии Т-лимфоцитов. Белок *MTOR* – серин-треониновая протеинкиназа, которая регулирует метаболизм, рост и выживание клеток. Он является одним из компонентов PI3K/AKT/mTOR сигнального пути, ответственного за пролиферацию клеток и уход от апоптоза. Активация PI3K/AKT/mTOR-опосредованного сигнального пути подавляет аутофагию [Zhou et al., 2015].

Мы не выявили различий в уровне относительной экспрессии днРНК *TUG1* в ЛПК здоровых людей и пациентов с АГ. Тем не менее, по данным литературы, *TUG1* участвует в формировании ЭД. Так, в активированных Ang II клетках пупочной вены человека и клетках брюшной аорты крыс SHR наблюдали усиление экспрессии *TUG1* [Shi et al., 2024]. При этом ее снижение в HUVEC повышало жизнеспособность клеток, уменьшало интенсивность апоптоза и способность вырабатывать воспалительные факторы [Shi et al., 2024]. В клетках брюшной аорты SHR снижение экспрессии *TUG1* способствовало их пролиферации и ингибированию апоптоза. В повреждении клеток сосудов существенную роль, вероятно, играет активация оси *TUG1*/miR-9-5р/CXCR4 [Shi et al., 2024]. Показано увеличение количества *TUG1* в плазме пожилых гипертоников с установленным диагнозом сердечная недостаточность с сохраненной фракцией выброса [Zhang et al., 2021].

Вероятно, противоречивость результатов связана с тем, что мы исследовали относительный уровень экспрессии данной днРНК в лейкоцитах периферической крови, а в цитируемых работах авторы использовали культуры эндотелиальных клеток, клетки брюшной аорты или плазму крови.

Заключение

Таким образом, при артериальной гипертензии отмечается изменение относительно уровня экспрессии днРНК *GAS5* и *MALAT1*. Выявленная обратная корреляция между относительным уровнем экспрессии *GAS5* с количеством транскриптов гена *NR3C2* может указывать на вовлечение *GAS5* в регуляцию функций ренин-ангиотензин-альдостероновой системы. Отмеченная нами тесная корреляционная связь между содержанием *MALAT1* и относительным уровнем экспрессии гена *MTOR*, а также положительная корреляция с относительным уровнем экспрессии транскриптов гена *NLRP3*, вероятно, свидетельствует об участии днРНК *MALAT1* в регуляции процессов воспаления при АГ.

Литература

- Богданова Е. О., Береснева О. Н., Зубина И. М., Иванова Г. Т., Парастаева М. М., Галкина О. В., Добронравов В. А. Канонический WNT сигналинг и ремоделирование миокарда при артериальной гипертензии и хронической дисфункции почек // Нефрология. 2020. Т. 24, № 6. С. 85–92. doi: 10.36485/1561-6274-2020-24-6-85-92
- Кобалова Ж. Д., Конради А. О., Недогода С. В., Шляхто Е. В., Арутюнов Г. П., Баранова Е. И., Барбараш О. Л., Бойцов С. А., Вавилова Т. В., Виллевальде С. В., Галявич А. С., Глезер М. Г., Гринева Е. Н., Гринштейн Ю. И., Драпкина О. М., Жернакова Ю. В., Звартау Н. Э., Кисляк О. А., Козилова Н. А., Космачева Е. Д., Котовская Ю. В., Либис Р. А., Лопатин Ю. М., Небиеридзе Д. В., Недошивин А. О., Остроумова О. Д., Ощепкова Е. В., Ратова Л. Г., Скибицкий В. В., Ткачева О. Н., Чазова И. Е., Чесникова А. И., Чумакова Г. А., Шальнова С. А., Шестакова М. В., Якушин С. С., Янишевский С. Н. Артериальная гипертензия у взрослых. Клинические рекомендации 2020 // Российский кардиологический журнал. 2020. Т. 25, № 3. Р. 3786. doi: 10.15829/1560-4071-2020-3-3786
- Ali M. A., Shaker O. G., Khalifa A. A., Ezzat E. M., Elghobary H. A., Mawla T. S. A., Elkhateeb A. F., Elbiary A. M. A., Elamir A. M. LncRNAs NEAT1, HOTAIR, and GAS5 expression in hypertensive and non-hypertensive associated cerebrovascular stroke patients, and its link to clinical characteristics and severity score of the disease // Non-coding RNA Research. 2023. Vol. 8. P. 96–108. doi: 10.1016/j.ncrna.2022.10.004
- Busscher D., Boon R. A., Juni R. P. The multifaceted actions of the lncRNA H19 in cardiovascular biology and diseases // Clin. Sci. 2022. Vol. 136. P. 1157–1178. doi: 10.1042/CS20210994
- Cheng C., Smith S. K., Charnock-Jones D. S. Wnt-1 signaling inhibits human umbilical vein endothelial cell proliferation and alters cell morphology // Exp. Cell Res. 2003. Vol. 291, no. 2. P. 415–425. doi: 10.1016/j.yexcr.2003.07.006
- Correia C. C. M., Rodrigues L. F., de Avila Pelozin B. R., Oliveira E. M., Fernandes T. Long non-coding RNAs in cardiovascular diseases: potential function as biomarkers and therapeutic targets of exercise training // Non-coding RNA. 2021. Vol. 7, no. 4. P. 65. doi: 10.3390/ncrna7040065
- Deng Y., Chen D., Gao F., Lv H., Zhang G., Sun X., Liu L., Mo D., Ma N., Song L., Huo X., Yan T., Zhang J., Luo Y., Miao Z. Silencing of long non-coding RNA GAS5 suppresses neuron cell apoptosis and nerve injury in ischemic stroke through inhibiting DNMT3B-dependent MAP4K4 methylation // Transl. Stroke Res. 2020. Vol. 11. P. 950–966. doi: 10.1007/s12975-019-00770-3
- Esawy M. M., Abd-Elhameed A., Gomaa A. F., Baioumy S. A., ElKot M. A., Hegab M. A., Alazzoumi A. S., Thagtan F. A., Abdel-Gaber R., Dkhil M. A., Shabana M. A. LncRNA-GAS5 and β -catenin as independent predictors of asymptomatic organ damage in nondiabetic hypertensive patients // ASC Omega. 2023. Vol. 8. P. 6009–6015. doi: 10.1021/acsomega.2c07960
- Fu W., Cao Y., Liu J., Huang C., Shu K., Zhu N. Xinfeng capsule inhibits pyroptosis and ameliorates myocardial injury in rats with adjuvant arthritis via the GAS5/miR-21/TLR4 axis // Drug Design, Development and Therapy. 2024. Vol. 18. P. 2421–2433. doi: 10.2147/DDDT.s456783
- Guha P., Chini A., Rishi A., Mandal S. S. Long non-coding RNAs in ubiquitination, protein degradation, and human diseases // Biochim. Biophys. Acta. Gene. Regul. Mech. 2024. Vol. 1867, no. 4. P. 195061. doi: 10.1016/j.bbaggm.2024.195061
- Hu Y., Han X., Chen Y., Cai J., Li J., Fan Y., Wang J., Xie S. Regulation of the inflammatory response, proliferation, migration, and epithelial-mesenchymal transition of human lens epithelial cells by the lncRNA-MALAT1/miR-26a-5p/TET1 signaling axis // J. Ophthalmol. 2023. Art. ID 9942880. doi: 10.1155/2023/9942880
- Intengan H. D., Schiffrin E. L. Vascular remodeling in hypertension: roles of apoptosis, inflammation, and fibrosis // Hypertension. 2001. Vol. 38, no. 3. P. 581–587. doi: 10.1161/hy09t1.096249
- Kasacka I., Piotrowska Ż., Domian N., Lewandowska A. Wnt/ β -catenin signaling in the adrenal glands of rats in various types of experimental hypertension // Endocrine Connections. 2022. Vol. 11. e220121. doi: 10.1530/EC-22-0121
- Li J., Gao W., Zhao Z., Li Y., Yang L., Wei W., Ren F., Li Y., Yu Y., Duan W., Li J., Dai B., Guo R. Ginsenoside Rg1 reduced microglial activation and mitochondrial dysfunction to alleviate depression-like behaviour via the GAS5/EZH2/SOCS3/NRF2 axis // Mol. Neurobiol. 2022a. Vol. 59. P. 2855–2873. doi: 10.1007/s12035-022-02740-7

Li D., Zhang C., Li J., Che J., Yang X., Xian Y., Li X., Cao C. Long non-coding RNA MALAT1 promotes cardiac remodeling in hypertensive rats by inhibiting the transcription of MyoD // *Aging*. 2019. Vol. 11, no. 20. P. 8792–8809. doi: 10.18632/aging.102265

Li R., Jin J., Liu E., Zhang J. A novel circulating biomarker lnc-MALAT1 for acute myocardial infarction: Its relationship with disease risk, features, cytokines, and major adverse cardiovascular events // *J. Clin. Lab. Anal.* 2022b. Vol. 36. e24771. doi: 10.1002/jcla.24771.

Liu J. Y., Yao J., Li X. M., Song Y. C., Wang X. Q., Li Y. J., Yan B., Jiang Q. Pathogenic role of lncRNA-MALAT1 in endothelial cell dysfunction in diabetes mellitus // *Cell Death Dis.* 2014. Vol. 5. e1506. doi: 10.1038/cddis.2014.466

Liu K., Liu C., Zhang Z. lncRNA GAS5 acts as a ceRNA for miR-21 in suppressing PDGF-bb-induced proliferation and migration in vascular smooth muscle cells // *J. Cell Biochem.* 2019. Vol. 120. P. 15233–15240. doi: 10.1002/jcb.28789

Liu Q., Liu L., Li X., Tian P., Xu H., Li Z., Wang L. Silencing lncRNA TUG1 alleviates LPS-induced mouse hepatocyte inflammation by targeting miR-140/TNF // *Front. Cell Dev. Biol.* 2021. Vol. 8. Art. 616416. doi: 10.3389/fcell.2020.616416

Luo L., Wang Y., Hu P., Wu J. Long non-coding RNA Metastasis Associated Lung Adenocarcinoma Transcript 1 (MALAT1) promotes hypertension by modulating the Hsa-miR-124-3p/Nuclear Receptor Subfamily 3, Group C, Member 2 (NR3C2) and Hsa-miR-135a-5p/NR3C2 Axis // *Med. Sci. Monit.* 2020. Vol. 26. e920478. doi: 10.12659/MSM.920478

Michalik K. M., You X., Manavski Y., Doddaballapur A., Zörnig M., Braun T., John D., Ponomareva Y., Chen W., Uchida S. Long noncoding RNA MALAT1 regulates endothelial cell function and vessel growth // *Circ. Res.* 2014. Vol. 114. P. 1389–1397. doi: 10.1161/CIRCRESAHA.114.303265

Naderi-Meshkin H., Setyaningsih W. A. W. Endothelial cell dysfunction: onset, progression, and consequences // *Fron. Biosci.* 2024. Vol. 29, no. 6. P. 223. doi: 10.31083/j/fbi2906223

Nickerson J. A., Momen-Heravi F. Long non-coding RNAs: roles in cellular stress responses and epigenetic mechanisms regulating chromatin // *Nucleus*. 2024. Vol. 15, no. 1. Art. 2350180. doi: 10.1080/19491034.2024.2350180

Poltronieri P. Regulatory RNAs: role as scaffolds assembling protein complexes and their epigenetic deregulation // *Explor. Target. Antitumor. Ther.* 2024. Vol. 5. P. 841–876. doi: 10.37349/etat.2024.00252

Senthilkumar M., Amaran N., Sankaranarayanan A. Estimation of Malondialdehyde (MDA) by Thiobarbituric Acid (TBA) Assay // *Plant-Microbe Interactions. Springer Protocols Handbooks*. New York: Humana Press, 2021. doi: 10.1007/978-1-0716-1080-0-25

Shi L., Li H., Sun L., Tian C., Li H. Alleviation of angiotensin II-induced vascular endothelial cell injury through long non-coding RNA TUG1 inhibition // *Comb. Chem. High Throughput Screen.* 2024. Vol. 27, no. 10. P. 1523–1532. doi: 10.2174/0113862073265220231004071645

Shi L., Tian C., Sun L., Cao F., Meng Z. The lncRNA TUG1/miR-145-5p/FGF10 regulates proliferation and migration in VSMCs of hypertension // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2018. Vol. 501. P. 688–695. doi: 10.1016/j.bbrc.2018.05.049

Singh D. D., Kim Y., Choi S. A., Han I., Yadav D. K. Clinical significance of microRNAs, long non-coding RNAs, and circRNAs in cardiovascular diseases // *Cells*. 2023. Vol. 12. Art. 1629. doi: 10.3390/cells12121629

Wang Y., Zhou C. J., Liu Y. Wnt signaling in kidney development and disease // *Prog. Mol. Biol. Transl. Sci.* 2018. Vol. 153. P. 181–207. doi: 10.1016/bs.pmbts.2017.11.019

Wang Y.-Z., Shan K., Yao M. D., Yao J., Wang J.-J., Li X., Liu B., Zhang Y.-Y., Ji Y., Jiang Q., Yan B. Long noncoding RNA-GAS5. A novel regulator of hypertension-induced vascular remodeling // *Hypertension*. 2016. Vol. 68, no. 3. P. 736–748. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.116.07259.

Xu Y., Liu H., Xiong W., Peng Y., Li X., Long X., Jin J., Liang J., Weng R., Liu J., Zhang L., Liu Y. A novel mechanism regulating pyroptosis-induced fibrosis in endometriosis via lnc-MALAT1/miR-141-3p/NLRP3 pathway // *Biol. Reprod.* 2023. Vol. 109, no. 2. P. 156–171. doi: 10.1093/biolre/ioad057

Yang J., Jiang G., Huang L., Liu Z., Jiang R., Cao G. The Long non-coding RNA MALAT1 functions as a competing endogenous RNA to regulate vascular remodeling by sponging miR-145-5p/HK2 in hypertension // *Clin. Exp. Hypertens.* 2023. Vol. 45, no. 1. Art. 2284658. doi: 10.1080/10641963.2023.2284658

Yao Q., Xie Z., Wang K., Zhang P., Han Y., Qi Y., Jiang Z. Profiles of long noncoding RNAs in hypertensive rats: long noncoding RNA XR007793 regulates cyclic strain-induced proliferation and migration of vascular smooth muscle cells // *J. Hypertens.* 2017. Vol. 35. P. 1195–1203. doi: 10.1097/HJH.0000000000001304

Zeng M., Chen Z., Wang Y., Yang Z., Xiang J., Wang X., Wang X. lncRNA MALAT1 to enhance pyroptosis in viral myocarditis through UPF1-mediated SIRT6 mRNA decay and Wnt- β -catenin signal pathway // *Cardiovasc. Toxicol.* 2024. Online First. doi: 10.1007/s12012-024-09922-w

Zhang S., Jin R., Li B. Serum NT-pro BNP and TUG1 as novel biomarkers for elderly hypertensive patients with heart failure with preserved ejection fraction // *Exp. Ther. Med.* 2021. Vol. 446, no. 21. Art. 446. doi: 10.3892/etm.2021.98.74

Zhou Z.-W., Li X.-X., He Z., Pan S., Yang T., Zhou Q., Tan J., Wang D., Zhou S. Induction of apoptosis and autophagy via sirtuin1- and PI3K/Akt/mTOR-mediated pathways by plumbagin in human prostate cancer cells // *Drug Des. Devel. Ther.* 2015. Vol. 9, no. 3. P. 1511–1554. doi: 10.2147/DDDT.S75976

References

Ali M. A., Shaker O. G., Khalifa A. A., Ezzat E. M., Elghobary H. A., Mawla T. S. A., Elkhateeb A. F., Elbiary A. M. A., Elamir A. M. lncRNAs NEAT1, HOTAIR, and GAS5 expression in hypertensive and non-hypertensive associated cerebrovascular stroke patients, and its link to clinical characteristics and severity score of the

disease. *Non-coding RNA Research*. 2023;8(1):96–108. doi: 10.1016/j.ncrna.2022.10.004

Bogdanova E. O., Beresneva O. N., Zubina I. M., Ivanova G. T., Parastaeva M. M., Galkina O. V., Dobronravov V. A. Canonical WNT signaling and myocardial remodeling in arterial hypertension and chronic kidney dysfunction. *Nefrologiya = Nephrology*. 2020;24(6): 85–92. (In Russ.). doi: 10.36485/1561-6274-2020-24-6-85-92

Busscher D., Boon R. A., Juni R. P. The multifaceted actions of the lncRNA H19 in cardiovascular biology and diseases. *Clin. Sci*. 2022;136(15): 1157–1178. doi: 10.1042/CS20210994

Cheng C., Smith S. K., Charnock-Jones D. S. Wnt-1 signaling inhibits human umbilical vein endothelial cell proliferation and alters cell morphology. *Exp. Cell Res*. 2003;291(2):415–425. doi: 10.1016/j.yexcr.2003.07.006

Correia C. C. M., Rodrigues L. F., de Avila Pelozin B. R., Oliveira E. M., Fernandes T. Long non-coding RNAs in cardiovascular diseases: potential function as biomarkers and therapeutic targets of exercise training. *Non-coding RNA*. 2021;7(4):65. doi: 10.3390/ncrna7040065

Deng Y., Chen D., Gao F., Lv H., Zhang G., Sun X., Liu L., Mo D., Ma N., Song L., Huo X., Yan T., Zhang J., Luo Y., Miao Z. Silencing of long non-coding RNA GAS5 suppresses neuron cell apoptosis and nerve injury in ischemic stroke through inhibiting DNMT3B-dependent MAP4K4 methylation. *Transl. Stroke Res*. 2020;11(5):950–966. doi: 10.1007/s12975-019-00770-3

Esawy M. M., Abd-Elhameed A., Gomaa A. F., Baioumy S. A., Elkot M. A., Hegab M. A., Alazzoumi A. S., Thagtan F. A., Abdel-Gaber R., Dkhal M. A., Shabana M. A. LncRNA-GAS5 and β -catenin as independent predictors of asymptomatic organ damage in nondiabetic hypertensive patients. *ASC Omega*. 2023;8(6): 6009–6015. doi: 10.1021/acsomega.2c07960

Fu W., Cao Y., Liu J., Huang C., Shu K., Zhu N. Xinfeng capsule inhibits pyroptosis and ameliorates myocardial injury in rats with adjuvant arthritis via the GAS5/miR-21/TLR4 axis. *Drug Design, Development and Therapy*. 2024;18:2421–2433. doi: 10.2147/DDDT.s456783

Guha P., Chini A., Rishi A., Mandal S. S. Long noncoding RNAs in ubiquitination, protein degradation, and human diseases. *Biochim. Biophys. Acta. Gene. Regul. Mech*. 2024; 1867(4):195061. doi: 10.1016/j.bbagr.2024.195061

Hu Y., Han X., Chen Y., Cai J., Li J., Fan Y., Wang J., Xie S. Regulation of the inflammatory response, proliferation, migration, and epithelial-mesenchymal transition of human lens epithelial cells by the lncRNA-MALAT1/miR-26a-5p/TET1 signaling axis. *J. Ophthalmol*. 2023;9942880. doi: 10.1155/2023/9942880

Intengan H. D., Schiffrin E. L. Vascular remodeling in hypertension: roles of apoptosis, inflammation, and fibrosis. *Hypertension*. 2001;38(3):581–587. doi: 10.1161/hy09t1.096249

Kasacka I., Piotrowska Ż., Domian N., Lewandowska A. Wnt/ β -catenin signaling in the adrenal glands of rats in various types of experimental hypertension.

Endocrine Connections. 2022;11(8):e220121. doi: 10.1530/EC-22-0121

Kobalava Zh. D., Konradi A. O., Nedogoda S. V., Shlyakhto E. V., Arutyunov G. P., Baranova E. I., Barbarash O. L., Boitsov S. A., Vavilova T. V., Villevalde S. V., Galyavich A. S., Glezer M. G., Grineva E. N., Grinstein Yu. I., Drapkina O. M., Zhernakova Yu. V., Zvartau N. E., Kislyak O. A., Koziolova N. A., Kosmacheva E. D., Kotovskaya Yu. V., Libis R. A., Lopatin Yu. M., Nebiridze D. V., Nedoshivin A. O., Ostroumova O. D., Oschepkova E. V., Ratova L. G., Skibitsky V. V., Tkacheva O. N., Chazova I. E., Chesnikova A. I., Chumakova G. A., Shalnova S. A., Shestakova M. V., Yakushin S. S., Yanishevsky S. N. Arterial hypertension in adults. Clinical guidelines 2020. *Russian Journal of Cardiology*. 2020;25(3):3786. (In Russ.). doi: 10.15829/1560-4071-2020-3-3786

Li J., Gao W., Zhao Z., Li Y., Yang L., Wei W., Ren F., Li Y., Yu Y., Duan W., Li J., Dai B., Guo R. Ginsenoside Rg1 reduced microglial activation and mitochondrial dysfunction to alleviate depression-like behaviour via the GAS5/EZH2/SOCS3/NRF2 axis. *Mol. Neurobiol*. 2022;59(5):2855–2873. doi: 10.1007/s12035-022-02740-7

Li D., Zhang C., Li J., Che J., Yang X., Xian Y., Li X., Cao C. Long non-coding RNA MALAT1 promotes cardiac remodeling in hypertensive rats by inhibiting the transcription of MyoD. *Aging*. 2019;11(20):8792–8809. doi: 10.18632/aging.102265

Li R., Jin J., Liu E., Zhang J. A novel circulating biomarker lnc-MALAT1 for acute myocardial infarction: Its relationship with disease risk, features, cytokines, and major adverse cardiovascular events. *J. Clin. Lab. Anal*. 2022;36(12):e24771. doi: 10.1002/jcla.24771

Liu J. Y., Yao J., Li X. M., Song Y. C., Wang X. Q., Li Y. J., Yan B., Jiang Q. Pathogenic role of lncRNA-MALAT1 in endothelial cell dysfunction in diabetes mellitus. *Cell Death Dis*. 2014;5(10):e1506. doi: 10.1038/cddis.2014.466

Liu K., Liu C., Zhang Z. lncRNA GAS5 acts as a ceRNA for miR-21 in suppressing PDGF-bb-induced proliferation and migration in vascular smooth muscle cells. *J. Cell Biochem*. 2019;120(9):15233–15240. doi: 10.1002/jcb.28789

Liu Q., Liu L., Li X., Tian P., Xu H., Li Z., Wang L. Silencing lncRNA TUG1 alleviates LPS-induced mouse hepatocyte inflammation by targeting miR-140/TNF. *Front. Cell Dev. Biol*. 2021;8:616416. doi: 10.3389/fcell.2020.616416

Luo L., Wang Y., Hu P., Wu J. Long non-coding RNA Metastasis Associated Lung Adenocarcinoma Transcript 1 (MALAT1) promotes hypertension by modulating the Hsa-miR-124-3p/Nuclear Receptor Subfamily 3, Group C, Member 2 (NR3C2) and Hsa-miR-135a-5p/NR3C2 Axis. *Med. Sci. Monit*. 2020;26:e920478. doi: 10.12659/MSM.920478

Michalik K. M., You X., Manavski Y., Doddabalapur A., Zörnig M., Braun T., John D., Ponomareva Y., Chen W., Uchida S. Long noncoding RNA MALAT1 regulates endothelial cell function and vessel growth. *Circ. Res*. 2014;114(9):1389–97. doi: 10.1161/CIRCRESAHA.114.303265

Naderi-Meshkin H., Setyaningsih W. A. W. Endothelial cell dysfunction: onset, progression, and consequences. *Fron. Biosci.* 2024;29(6):223. doi: 10.31083/j/fbi2906223

Nickerson J. A., Momen-Heravi F. Long non-coding RNAs: roles in cellular stress responses and epigenetic mechanisms regulating chromatin. *Nucleus.* 2024;15(1):2350180. doi: 10.1080/19491034.2024.2350180

Poltronieri P. Regulatory RNAs: role as scaffolds assembling protein complexes and their epigenetic de-regulation. *Explor. Target. Antitumor. Ther.* 2024;5(4):841–876. doi: 10.37349/etat.2024.00252

Senthilkumar M., Amaesan N., Sankaranarayanan A. Estimation of Malondialdehyde (MDA) by Thio-barbituric Acid (TBA) Assay. *Plant-Microbe Interactions.* Springer Protocols Handbooks. New York: Humana Press; 2021. doi: 10.1007/978-1-0716-1080-0-25

Shi L., Li H., Sun L., Tian C., Li H. Alleviation of angiotensin II-induced vascular endothelial cell injury through long non-coding RNA TUG1 Inhibition. *Comb. Chem. High Throughput Screen.* 2024;27(10):1523–1532. doi: 10.2174/0113862073265220231004071645

Shi L., Tian C., Sun L., Cao F., Meng Z. The lncRNA TUG1/miR-145-5p/FGF10 regulates proliferation and migration in VSMCs of hypertension. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2018;501(3):688–695. doi: 10.1016/j.bbrc.2018.05.049

Singh D. D., Kim Y., Choi S. A., Han I., Yadav D. K. Clinical significance of microRNAs, long non-coding RNAs, and circRNAs in cardiovascular diseases. *Cells.* 2023;12(12):1629. doi: 10.3390/cells12121629

Wang Y., Zhou C. J., Liu Y. Wnt signaling in kidney development and disease. *Prog. Mol. Biol. Transl. Sci.* 2018;153:181–207. doi: 10.1016/bs.pmbts.2017.11.019

Wang Y.-Z., Shan K., Yao M. D., Yao J., Wang J.-J., Li X., Liu B., Zhang Y.-Y., Ji Y., Jiang Q., Yan B. Long noncoding RNA-GAS5. A novel regulator of

hypertension-induced vascular remodeling. *Hypertension.* 2016;68(3):736–48. doi: 10.1161/HYPERTENSIONAHA.116.07259

Xu Y., Liu H., Xiong W., Peng Y., Li X., Long X., Jin J., Liang J., Weng R., Liu J., Zhang L., Liu Y. A novel mechanism regulating pyroptosis-induced fibrosis in endometriosis via lnc-MALAT1/miR-141-3p/NLRP3 pathway. *Biol. Reprod.* 2023;109(2):156–171. doi: 10.1093/biolre/ioad057

Yang J., Jiang G., Huang L., Liu Z., Jiang R., Cao G. The Long non-coding RNA MALAT1 functions as a competing endogenous RNA to regulate vascular remodeling by sponging miR-145-5p/HK2 in hypertension. *Clin. Exp. Hypertens.* 2023;45(1):2284658. doi: 10.1080/10641963.2023.2284658

Yao Q., Xie Z., Wang K., Zhang P., Han Y., Qi Y., Jiang Z. Profiles of long noncoding RNAs in hypertensive rats: long noncoding RNA XR007793 regulates cyclic strain-induced proliferation and migration of vascular smooth muscle cells. *J. Hypertens.* 2017;35(6):1195–1203. doi: 10.1097/HJH.0000000000001304

Zeng M., Chen Z., Wang Y., Yang Z., Xiang J., Wang X., Wang X. LncRNA MALAT1 to enhance pyroptosis in viral myocarditis through UPF1-mediated SIRT6 mRNA decay and Wnt- β -catenin signal pathway. *Cardiovasc. Toxicol.* 2024. Online First. doi: 10.1007/s12012-024-09922-w

Zhang S., Jin R., Li B. Serum NT-pro BNP and TUG1 as novel biomarkers for elderly hypertensive patients with heart failure with preserved ejection fraction. *Exp. Ther. Med.* 2021;21(5):446. doi: 10.3892/etm.2021.98.74

Zhou Z.-W., Li X.-X., He Z., Pan S., Yang T., Zhou Q., Tan J., Wang D., Zhou S. Induction of apoptosis and autophagy via sirtuin 1- and PI3K/Akt/mTOR-mediated pathways by plumbagin in human prostate cancer cells. *Drug Des. Devel. Ther.* 2015;9:1511–1554. doi: 10.2147/DDDT.S75976

Поступила в редакцию / received: 16.10.2024; принята к публикации / accepted: 24.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Топчиева Людмила Владимировна

канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории генетики

e-mail: topchieva67@mail.ru

Курбатова Ирина Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории генетики

e-mail: irina7m@yandex.ru

Корнева Виктория Алексеевна

канд. мед. наук, доцент кафедры факультетской терапии, фтизиатрии, инфекционных болезней и эпидемиологии Медицинского института

e-mail: vikkorneva@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Topchieva, Lyudmila

Cand. Sci. (Biol.), Leading Researcher

Kurbatova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Korneva, Viktoria

Cand. Sci. (Med.), Associate Professor

УДК 599.35/.38 + 591.133.16 (470.22)

ВИТАМИНЫ А И Е У НАСЕКОМОЯДНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ В КАРЕЛИИ

Т. Н. Ильина, И. В. Баишникова*, А. Е. Якимова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *iravbai@mail.ru

Изучено содержание витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) у обитающих в условиях северной периферии ареала пяти видов отряда Насекомоядные (Eulipotyphla), отловленных в летне-осенний период – бурозубок обыкновенной (*Sorex araneus*), средней (*S. caecutiens*) и малой (*S. minutus*), куторы обыкновенной (*Neomys fodiens*) и крота европейского (*Talpa europea*). В органах (печень, почки, сердце, скелетная мышца) сеголеток определяли содержание ретинола и токоферола методом высокоэффективной жидкостной хроматографии. Наибольшее содержание витамина А у всех видов обнаружено в печени, тогда как в почках, сердечной и скелетной мышцах уровень ретинола был значительно ниже. Максимальные значения витамина А обнаружены в печени куторы. Достоверных различий в содержании ретинола между видами не выявлено. Минимальное содержание витамина Е установлено в печени малой бурозубки. Содержание витамина Е в сердце куторы было достоверно выше, чем у других видов землероек и крота. Низкий уровень токоферола в скелетной мышце куторы и крота может быть связан с экологическими особенностями животных. Таким образом, выявленный в тканях исследованных видов мелких насекомоядных млекопитающих уровень витаминов А и Е в значительной степени зависит от экологической специализации и эволюционной организации вида, являясь одним из физиологических показателей адаптации животных к условиям среды обитания.

Ключевые слова: токоферол; ретинол; насекомоядные; сеголетки; антиоксиданты; метаболизм

Для цитирования: Ильина Т. Н., Баишникова И. В., Якимова А. Е. Витамины А и Е у насекомоядных млекопитающих, обитающих в Карелии // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 28–36. doi: 10.17076/eb1959

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (FMEN-2022-0003).

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova*, A. E. Yakimova. VITAMINS A AND E IN INSECTIVOROUS MAMMALS LIVING IN KARELIA

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *iravbai@mail.ru

The study investigated the content of vitamins A (retinol) and E (α -tocopherol) in 5 species of the order Eulipotyphla captured in the summer-autumn period in the northern

periphery of the range: the common shrew (*Sorex araneus*), the Laxman's shrew (*Sorex caecutiens*), the pygmy shrew (*Sorex minutus*), the Eurasian water shrew (*Neomys fodiens*), and the European mole (*Talpa europea*). The retinol and tocopherol content in the organs (liver, kidney, heart, skeletal muscle) of underyearlings was determined by high-performance liquid chromatography. The highest vitamin A content in all species was found in the liver, while the retinol level in kidneys, cardiac and skeletal muscles was significantly lower. The highest values were found in the liver of the water shrew. No significant differences in the retinol content were found between the species. The lowest vitamin E content was found in the liver of the pygmy shrew. The vitamin E content in the heart of the water shrew was significantly higher than in other shrew species and the mole. The low tocopherol level in the skeletal muscle of the water shrew and the mole may be associated with the ecological characteristics of the animals. Thus, the vitamin A and E levels in tissues of small insectivorous mammals largely depend on the ecological characteristics and evolutionary organization of the species, being one of the physiological indicators of animal adaptation to the environmental conditions.

Keywords: tocopherol; retinol; insectivores; underyearlings; antioxidants; metabolism

For citation: Ilyina T. N., Baishnikova I. V., Yakimova A. E. Vitamins A and E in insectivorous mammals living in Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 28–36. doi: 10.17076/eb1959

Funding. This study was carried out under state assignment (project № FMEN-2022-0003).

Введение

Благодаря своему широкому распространению в природе мелкие млекопитающие часто являются модельными объектами эколого-физиологических исследований, так как известна их высокая чувствительность к изменениям среды, широкий набор адаптаций и способность к быстрой их реализации в меняющихся условиях. Среда обитания в районах субарктики подвержена глубоким сезонным изменениям, что представляет серьезную проблему для выживания мелких эндотермических позвоночных, так как низкие температуры увеличивают энергетические затраты [Nieminen, Huvärinen, 2000; Schaeffer et al., 2020]. В то же время отмечается, что различия в жизненном цикле между видами мелких млекопитающих особенно проявляются в местообитаниях с высокой сезонностью и обусловлены поведенческими, анатомическими и физиологическими характеристиками животных [Gliwicz, Taylor, 2002].

Малые размеры определяют наиболее общие экологические и физиологические особенности этой группы животных и влияют на многие функции организма [Пантелеев, 1983; Tarakhtii, Davydova, 2007; Frafjord, 2008; Истомин, 2014]. Для оценки их состояния могут применяться различные физиолого-биохимические показатели, среди которых – содержание витаминов в органах и тканях. Витамины А и Е являются органическими компонентами, которые не синтезируются в организме животных и поэтому должны поступать с пищей. В то же время эти витамины играют важ-

ную роль в метаболизме, характеризуются разносторонними физиологическими эффектами и биохимическим действием и составляют неферментативное звено антиоксидантной системы. Витамин Е в организме играет роль основного природного антиоксиданта, является регулятором энергетического метаболизма, обладает выраженным синергизмом с витамином А и предохраняет его от окисления. Содержание витаминов в тканях животных является одним из биохимических показателей адаптации к окружающей среде и в значительной степени зависит от таксономической принадлежности, экологической специализации вида и целого ряда других факторов.

Мелкие насекомоядные млекопитающие являются одними из самых многочисленных представителей фауны позвоночных животных и обладают высоким адаптивным и конкурентным потенциалом. Различные представители отряда насекомоядных могут в значительной степени отличаться друг от друга как по своим биологическим характеристикам, так и по особенностям адаптивных стратегий, обеспечивающих поддержание постоянства внутренней среды организма [Юрчинский, 2022]. Целью исследования было изучение содержания витаминов А и Е в тканях мелких насекомоядных млекопитающих разных видов, обитающих на северной периферии ареала.

Материалы и методы

Объектами изучения послужили представители двух семейств насекомоядных – земле-

ройковых (Soricidae) и кротовых (Talpidae). Исследовали неполовозрелых (сеголетки) представителей следующих видов: бурозубка обыкновенная (*Sorex araneus*) (n = 23), бурозубка средняя (*Sorex caecutiens*) (n = 11), бурозубка малая (*Sorex minutus*) (n = 11), кутора обыкновенная (*Neomys fodiens*) (n = 22), крот европейский (*Talpa europea*) (n = 5), которые были добыты в природных условиях в Республике Карелия (61–63° с. ш., 30–36° в. д.). Отлов животных проводили на экспедиционной базе Института биологии КарНЦ РАН (Республика Карелия, Пряжинский район, деревня Каскеснаволоок) в летне-осенний период – с конца июля по ноябрь. Животных отлавливали стандартными методами [Карасева и др., 2008] в основных типах биотопов, используя стандартные ловушки (давилки) фабричного производства и ловчие канавки, на 1/3 заполненные водой, которые проверялись однократно в течение суток. После этого животных взвешивали и отбирали образцы тканей, которые замораживали до проведения анализа.

Содержание витаминов А (ретинол) и Е (α -токоферол) определяли в печени, почках, сердце и скелетной мышце методом высокоэффективной жидкостной хроматографии [Скурихин, Двинская, 1989]. Детектирование проводили при 292 нм для α -токоферола и 324 нм для ретинола. При построении калибровочных кривых использовали стандартные растворы ретинола и α -токоферола (Sigma-Aldrich, США). Полученные данные обрабатывали с использованием пакетов программ MS Excel 2007 и Statgraphics 5.0. Для статистического анализа применяли критерий Краскела – Уоллиса с последующим попарным сравнением с помощью критерия Манна – Уитни, использовали поправку на множественность сравнений. Данные на графиках представлены в виде индивидуальных значений, медианы и минимального и максимального наблюдаемых значений. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$. Данные по самцам и самкам анализировали в совокупности.

Исследования выполнены с использованием научного оборудования Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра «Карельский научный центр Российской академии наук».

Результаты

Исследованные нами насекомоядные различаются как по систематической принадлежности, так и по своему экогенезу и ведут наземный, полуводный или подземный образ жизни. Для мелких насекомоядных выявлено

характерное для многих других видов млекопитающих распределение витаминов А и Е в органах и тканях. Наиболее высокое содержание обоих витаминов обнаруживается в печени, которая является основным депонирующим органом. Достоверных различий по уровню ретинола в печени между сеголетками исследуемых видов насекомоядных не обнаружено, в то время как наиболее высокие значения выявлены у куторы и малой бурозубки (рис. 1). В почках, сердечной и скелетной мышцах уровень витамина А у всех насекомоядных был невысокий или ниже границы определения.

В печени малой бурозубки установлен наиболее низкий уровень витамина Е, который достоверно ниже такового у средней бурозубки и водяной куторы. В почках малой бурозубки содержание токоферола также было ниже, чем у куторы. Содержание витамина Е в сердце куторы было достоверно выше по сравнению с другими видами землероек и кротом. У ряда исследуемых видов высокий уровень витамина Е выявлен в сердечной мышце (рис. 2). Так, статистический диапазон был наиболее широким у куторы и средней бурозубки. Относительно низкий уровень токоферола обнаружен в скелетной мышце крота, что, вероятно, связано с экологическими особенностями вида.

Одним из важнейших физиологических параметров является вес животных. Интенсивность метаболизма обратно пропорциональна массе тела, поэтому у таких мелких млекопитающих, как землеройки, скорость метаболизма очень высокая. Исследуемые нами животные значительно различались по массе тела. Так, средний вес особей малой бурозубки (одного из самых мелких существующих животных) не превышал 3 г, тогда как масса тела отдельных особей крота была больше 60 г (рис. 3). Среди землероек наибольший вес был у водяной куторы, которая является самой крупной землеройкой Европы.

Обсуждение

Исследование мелких насекомоядных млекопитающих выявило значительную вариабельность содержания витаминов А и Е в тканях, что, помимо видовых особенностей, может быть обусловлено физиологическим состоянием животных, уровнем питания, возрастом, сезоном и многими другими факторами. Представители двух исследуемых семейств насекомоядных характеризуются разными стратегиями выживания и различаются по интенсивности метаболизма и активности в среде обитания. Эти различия также находят отражение в содержании антиоксидантов в тканях и органах.

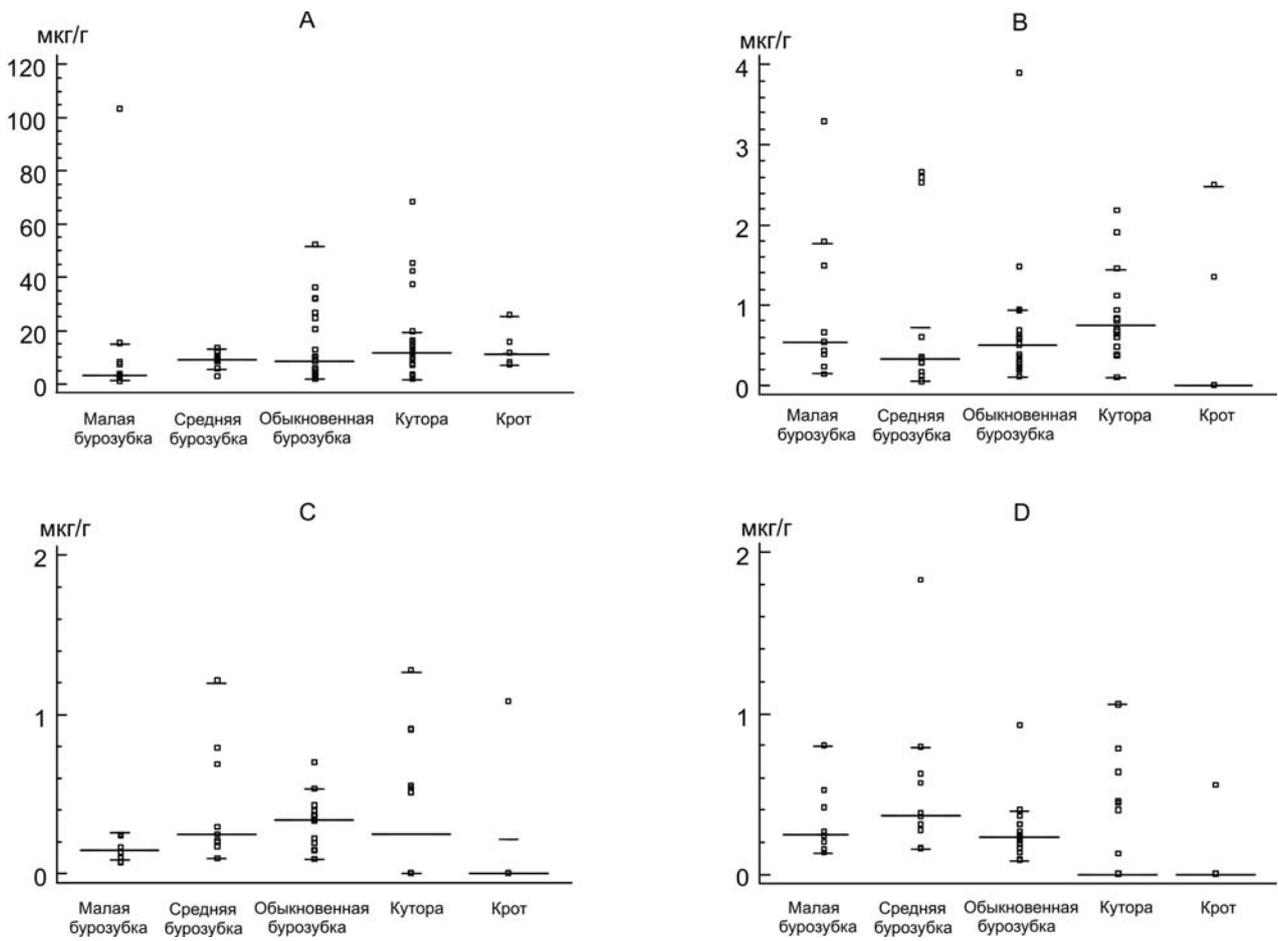


Рис. 1. Содержание витамина А в органах мелких насекомоядных млекопитающих.

Здесь и на рис. 2: А – печень; В – почки; С – сердце; D – скелетная мышца; ° – индивидуальные значения; (—) – медиана; (–) – минимальное и максимальное наблюдаемые значения; в почках, сердце и скелетной мышце у кроты значения содержания ретинола у большинства особей группировались около нуля, поэтому медиана равна нулю

Fig. 1. Vitamin A content in organs of small insectivorous mammals.

Here and in Fig. 2: A – liver; B – kidneys; C – heart; D – skeletal muscle; ° – individual values; (—) – median; (–) – minimum and maximum observed values; in the kidneys, heart and skeletal muscle of the mole, as well as in the skeletal muscle of the water shrew, the retinol content values in most individuals were grouped around zero, so the median is zero

Уровень питания играет фундаментальную роль в обменных процессах, при этом от состава потребляемого корма зависит обеспеченность животных витаминами. Насекомоядные животные питаются малокалорийной пищей, которая состоит из различных мелких беспозвоночных (насекомые, черви), а также мелких позвоночных. При этом мелкие насекомоядные имеют, с одной стороны, низкий уровень питания, при котором накопление витаминов в тканях ограничено, а с другой – чрезвычайно высокий уровень метаболизма, связанный с высокой активностью, при которой уровень потребления кислорода во много раз выше, чем у мелких грызунов [Gliwicz, Taylor, 2002; McNab, 2008]. Окислительный метаболизм является основой аэробной жизни, при этом

питательные вещества служат для производства энергии путем окислительного фосфорилирования [Sies et al., 2005]. Чем меньше размер животного, тем больше у него стоимость энергетических затрат на локомоции и тем больше интенсивность обмена [Шмидт-Ниельсен, 1987]. Мелкие животные на поддержание нормальной температуры тела затрачивают энергии во много раз больше, чем крупные млекопитающие [Пантелеев, 1983], что обуславливает разницу в обменных процессах.

Витамин А и его природные производные участвуют в важных физиологических процессах, а также в качестве физиологических антиоксидантов с большой потенциальной ролью в профилактике состояний, связанных с окислительным стрессом. Липидная природа

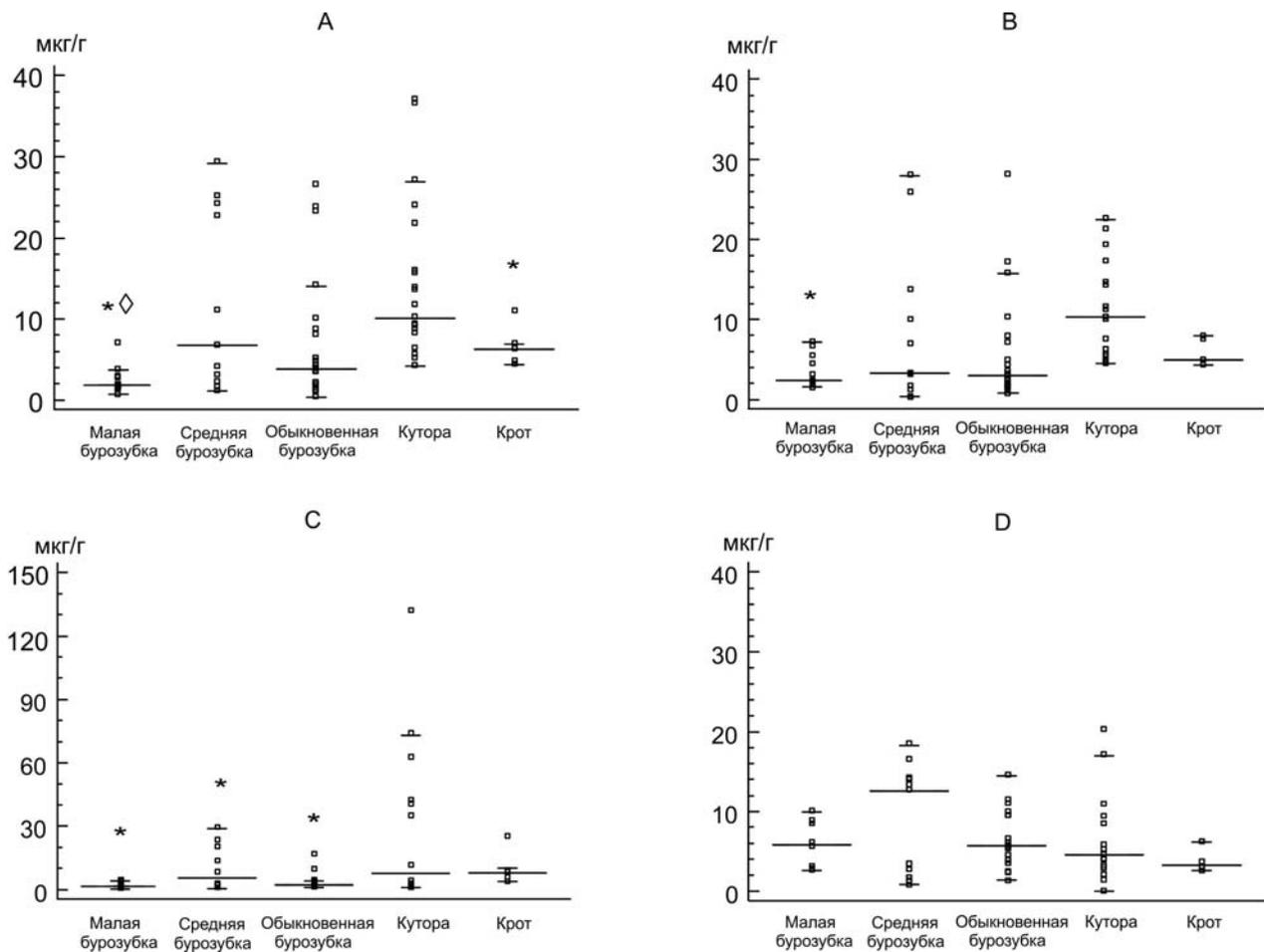


Рис. 2. Содержание витамина Е у мелких насекомоядных млекопитающих.

Различия достоверны при сравнении с данным показателем: * – у куторы; \diamond – у средней бурозубки

Fig. 2. Vitamin E content in small insectivorous mammals.

Differences are significant in comparison with this indicator: * – in water shrew; \diamond – in Laxmann's shrew

витамина А и локализация в мембранах и липопротеинах, где сосредоточены жирорастворимые витамины, делают ретинол эффективным антиоксидантом, способствующим снижению перекисного окисления липидов [Estornell et al., 2000]. Содержание витаминов А и Е зависит от типа ткани, и у большинства млекопитающих наиболее высокий уровень витаминов обнаруживается в печени, откуда они транспортируются в другие органы и ткани. Общий уровень витамина А в печени пропорционален его количеству, поступающему с пищей. При низком потреблении витамина А его резервирование в печени низкое, так как большая часть поступающего в организм витамина используется для выполнения его биологических функций. У всех видов насекомоядных наиболее высокий уровень витамина А также был обнаружен в печени. Более высокое медианное значение содержания ретинола

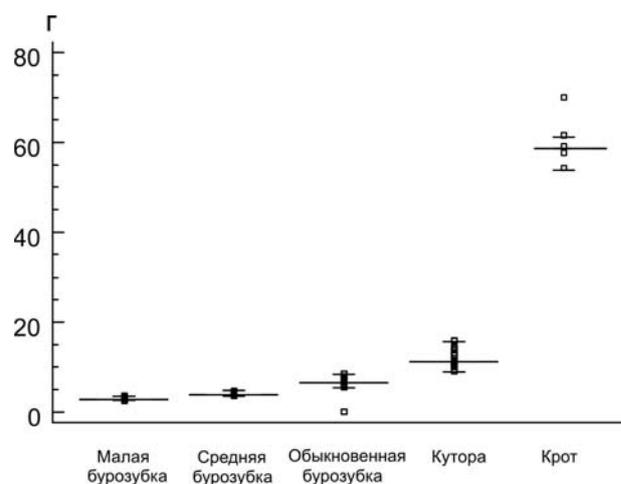


Рис. 3. Масса тела мелких насекомоядных млекопитающих, обитающих в Карелии

Fig. 3. Body mass of small insectivorous mammals living in Karelia

в почках куторы может быть связано с усиленной функциональной нагрузкой на эти органы у полуводных животных при гипоксии.

Разный уровень экологической специализации видов оказывает влияние на уровень витамина E – основного природного антиоксиданта. В нашем исследовании водяная кутора и крот – это виды, испытывающие периодическую гипоксию, связанную с их образом жизни. Кутора подвергается гипоксии при нырянии, большая часть жизни крота проходит под землей, где он кроме гипоксии может испытывать также гипоксанию. Все аспекты аэробной жизни связаны со свободными радикалами и антиоксидантами. Недостаток кислорода в организме может приводить к продукции избытка свободных радикалов, защита от которых включает повышение активности системы антиоксидантной защиты. Кровь многих ныряющих животных отличается повышенной кислородной емкостью, при этом в первую очередь она направляется к мозгу и сердцу – органам, наиболее чувствительным к недостатку кислорода, что способствует более экономному использованию кислорода другими тканями и увеличению длительности апноэ [Галанцев, 1977; Ramirez et al., 2007]. Так, у куторы и водяной полевки зарегистрировано наибольшее количество эритроцитов даже по сравнению с высокоспециализированными ныряющими животными [Галанцев, 1977]. Считается, что именно адаптивные реакции в сердечной мышце отражают уровень приспособления вида к условиям существования и находятся в тесной связи с видовыми особенностями и экологической специализацией вида. В нашем исследовании уровень токоферола в сердце куторы был достоверно выше, чем у наземных видов землероек. У животных, адаптированных к нырянию, изменения по сравнению с наземными видами обнаруживаются во всех органах, однако наиболее существенные различия отмечаются в первую очередь в сердце, которое продолжает оставаться в режиме аэробного метаболизма даже в условиях недостатка кислорода. Гипоксия, так же как и метаболические сдвиги, способна приводить к продукции избытка кислородных радикалов, превышающих возможности обычной антиоксидантной защиты [Elsner et al., 1998]. Очевидно, кутора при нырянии испытывает большее напряжение антиоксидантной системы по сравнению не только с другими землеройками, но и с кротом, регулярно подвергающимся гипоксии и затрачивающим много энергии на подземные работы. Баланс компонентов антиоксидантной системы в тканях полуводных осуществляется, вероятно,

за счет повышенного уровня низкомолекулярных антиоксидантов.

Наиболее малочисленным видом землероек, обитающим на территории Карелии, является средняя бурозубка, у которой обнаружена высокая вариабельность содержания витамина E в тканях. Несмотря на то что видоспецифичность интенсивности обмена на уровне клеток или тканей не вызывает сомнений, на уровень витаминов в органах и тканях могут влиять и другие факторы. Так, по сравнению с южными регионами млекопитающие северных широт имеют более высокие уровни обмена [Gliwicz, Taylor, 2002; McNab, 2008]. Уровень метаболизма диктуется в основном энергозатратами. С такой закономерностью связаны относительные размеры внутренних органов. Индексы сердца и почек увеличиваются не только с уменьшением размера тела, но также с продвижением на север или при подъеме в горы, т. е. в случаях увеличения теплоотдачи [Пантелеев, 1983]. В отличие от обыкновенной и малой бурозубок, типичных западных палеарктов, средняя бурозубка является видом с транспалеарктическим ареалом [Бобрецов, 2016], что, вероятно, обуславливает видовые различия.

Результаты проведенного дискриминантного анализа показали, что наибольшие различия по сумме признаков по сравнению с основной группой исследуемых животных обнаружены у водяной куторы (рис. 4). Очевидно, что эти различия связаны с таксономической принадлежностью и экологическими особенностями вида. Исследования свидетельствуют о существовании биологических различий между представителями рода *Sorex* и рода *Neomys*, связанных с адаптацией к условиям или наземного, или околководного образа жизни [Юрчинский, 2022]. Кроме того, имеющиеся особенности в составе кормов наземных и околководных бурозубок вызывают различия в обмене веществ у этих групп животных [Käkelä, Hyyärinen, 1995]. Адаптация к полуводному образу жизни не ограничивается только морфологическими или физиологическими изменениями, а затрагивает в том числе и биохимический уровень [Галанцев, 1977; Hochachka, Somero, 2002]. Так, в сердце куторы обнаружена более высокая активность антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутаза, каталаза) по сравнению с наземными видами мелких млекопитающих, что является приспособительной реакцией, обеспечивающей защиту органов и тканей при реоксигенации после ныряния, а также необходимым условием для выработки дополнительного кислорода [Антонова и др., 2013]. В то же время для защиты от активных форм кислорода

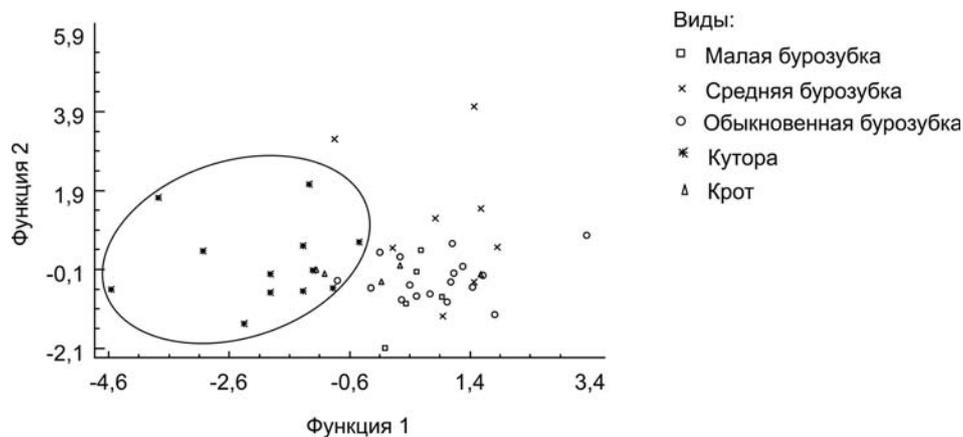


Рис. 4. Расположение видов мелких насекомоядных млекопитающих на плоскости двух дискриминантных функций

Fig. 4. Position of species of small insectivorous mammals on the plane of two discriminant functions

и формирования компенсаторно-приспособительной реакции к условиям среды необходима мобилизация всех активно функционирующих систем, что обеспечивается в том числе и за счет системы антирадикальной защиты клетки, где немаловажное место занимают низкомолекулярные антиоксиданты.

Таким образом, характерные для разных видов животных экологические и физиологические особенности определяют адаптивный потенциал вида и влияют на содержание витаминов А и Е в органах и тканях. Выявленный у насекомоядных уровень витаминов А и Е можно считать фактором биохимического гомеостаза, обусловленным различием в уровне обменных процессов у разных видов мелких млекопитающих.

Заключение

На примере мелких насекомоядных разных видов показано влияние их биологических особенностей на содержание витаминов А и Е в тканях и органах. Устойчивость обитающих на севере млекопитающих к действию условий среды связана не только с морфологическими или физиологическими изменениями, но также обеспечивается при участии биохимических адаптаций, способствующих оптимальному функционированию метаболических систем организма. Установленный в тканях и органах исследованных мелких насекомоядных млекопитающих уровень витаминов А и Е следует, очевидно, рассматривать как отражение эволюционно сложившейся потребности организма для поддержания высокой эффективности обменных процессов. Уровень ретинола

и токоферола в значительной степени зависит от экологической специализации вида и является одним из физиолого-биохимических показателей адаптации мелких насекомоядных животных, обитающих на территории Карелии.

Литература

- Антонова Е. П., Хижкин Е. А., Якимова А. Е., Илюха В. А. Антиоксидантные ферменты у природно-адаптированных к дефициту кислорода млекопитающих // Принципы экологии. 2013. Т. 2, № 1. С. 21–32.
- Бобрецов А. В. Популяционная экология мелких млекопитающих равнинных и горных ландшафтов северо-востока европейской части России. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 381 с.
- Галанцев В. П. Эволюция адаптаций ныряющих животных. Эколого- и морфофизиологические аспекты. Л.: Наука, 1977. 191 с.
- Истомин А. В. Мелкие млекопитающие в биомониторинге лесных экосистем: комплексный подход // Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2014. № 4. С. 95–113.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Изд-во ЛКИ; 2008. 416 с.
- Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. Адаптация грызунов и насекомоядных к температурным условиям среды. М.: Наука, 1983. 271 с.
- Скурихин В. Н., Двинская Л. М. Определение α -токоферола и ретинола в плазме крови сельскохозяйственных животных методом микроколоночной высокоэффективной жидкостной хроматографии // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 4. С. 127–129.
- Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они так важны?: пер. с англ. М.: Мир, 1987. 259 с.
- Юрчинский В. Я. Некоторые различия в морфологии тимуса у неполовозрелых насекомоядных: *Sorex*

araneus, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus* // Зоологический журнал. 2022. Т. 101, № 8. С. 905–913. doi: 10.31857/S0044513422060125

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals // *Comp. Biochem. Physiol.* 1998. Vol. 119A, no. 4. P. 975–980.

Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J., Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficiency on mitochondrial function in rat liver and heart // *Br. J. Nutr.* 2000. Vol. 84. P. 927–934. doi: 10.1017/S0007114500002567

Frafjord K. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? // *Mamm. Biol.* 2008. Vol. 73(6). P. 415–422. doi: 10.1016/j.mambio.2007.08.007

Galantsev V. P. Evolution of adaptations of diving animals. Ecological and morphophysiological aspects. Leningrad: Nauka; 1977. 191 p. (In Russ.)

Glivicz J., Taylor J. R. E. Comparing life histories of shrews and rodents // *Acta Theriol.* 2002. Vol. 47, no. 1. P. 185–208. doi: 10.1007/BF03192487

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press, 2002. 466 p.

Käkelä R., Hyvärinen H. Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*). *Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* 1995. Vol. 112, no. 1. P. 71–81.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* 2008. Vol. 151, no. 1. P. 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

Nieminen P., Hyvärinen H. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew (*Sorex araneus*) // *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* 2000. Vol. 55, no. 5-6. P. 455–460. doi: 10.1515/znc-2000-5-623

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic // *Annu. Rev. Physiol.* 2007. Vol. 69, no. 1. P. 113–43. doi: 10.1146/annurev.physiol.69.031905.163111

Schaeffer P. J., O'Mara M. T., Breiholz J., Keicher L., Lázaro J., Muturi M., Dechmann D. K. N. Metabolic rate in common shrews is unaffected by temperature, leading to lower energetic costs through seasonal size reduction // *R. Soc. Open Sci.* 2020. Vol. 7, no. 4. Art. 191989. doi: 10.1098/rsos.191989

Sies H., Stahl W., Sevanian A. Nutritional, dietary and postprandial oxidative Stress // *Journal of Nutrition.* 2005. Vol. 135, no. 5. P. 969–972. doi: 10.1093/jn/135.5.969

Tarakhtii E. A., Davydova Yu. A. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in different reproductive states // *Biol. Bull.* 2007. Vol. 34, no. 1. P. 9–19.

References

Antonova E. P., Khizhkin E. A., Yakimova A. E., Ilyukha V. A. Antioxidant enzymes in mammals naturally adapted to oxygen deficiency. *Printsipy ekologii = Principles of Ecology.* 2013;2(1): 21–32. (In Russ.)

Bobretsov A.V. Population ecology of small mammals of flat and mountain landscapes of the North-East of the European part of Russia. Moscow: KMK; 2016. 381 p. (In Russ.)

Elsner R., Oyaseter S., Almaas R., Saugstad O. D. Diving seals, ischemia-reperfusion and oxygen radicals. *Comp. Biochem. Physiol.* 1998;119A(4): 975–980.

Estornell E., Tormo J. R., Mañin P., Renau-Piqueras J., Timoneda J., Barber T. Effects of vitamin A deficiency on mitochondrial function in rat liver and heart. *Br. J. Nutr.* 2000;84:927–934. doi: 10.1017/S0007114500002567

Frafjord K. Can environmental factors explain size variation in the common shrew (*Sorex araneus*)? *Mamm. Biol.* 2008;73(6):415–422. doi: 10.1016/j.mambio.2007.08.007

Galantsev V. P. Evolution of adaptations of diving animals. Ecological and morphophysiological aspects. Leningrad: Nauka; 1977. 191 p. (In Russ.)

Glivicz J., Taylor J. R. E. Comparing life histories of shrews and rodents. *Acta Theriol.* 2002;47(1):185–208. doi: 10.1007/BF03192487

Hochachka P. W., Somero G. N. Biochemical adaptation: mechanisms and process in physiological evolution. N.Y.: Oxford University Press; 2002. 466 p.

Istomin A. V. Small mammals in biomonitoring of forest ecosystems: An integrated approach. *Vestnik TvGU. Ser. Biologiya i ekologiya = Vestnik of Tver State University. Ser. Biology and Ecology.* 2014;(4):95–113. (In Russ.)

Käkelä R., Hyvärinen H. Fatty acids in the triglycerides and phospholipids of the common shrew (*Sorex araneus*) and the water shrew (*Neomys fodiens*). *Biochem. Physiol. Part B: Biochem. Mol. Biol.* 1995;112(1):71–81.

Karaseva E. V., Telitsyna A. Yu., Zhigal'skii O. A. Methods for studying rodents in the field. Moscow: LKI; 2008. 416 p. (In Russ.)

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol.* 2008;151(1): 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

Nieminen P., Hyvärinen H. Seasonality of leptin levels in the BAT of the common shrew (*Sorex araneus*). *Z. Naturforsch. C. J. Biosci.* 2000;55(5-6):455–460. doi: 10.1515/znc-2000-5-623

Panteleev P. A. Bioenergetics of small mammals. Adaptation of rodents and insectivores to ambient temperature conditions. Moscow: Nauka; 1983. 271 p. (In Russ.)

Ramirez J. M., Folkow L. P., Blix A. S. Hypoxia tolerance in mammals and birds: from the wilderness to the clinic. *Annu. Rev. Physiol.* 2007;69(1):113–143. doi: 10.1146/annurev.physiol.69.031905.163111

Schaeffer P. J., O'Mara M. T., Breiholz J., Keicher L., Lázaro J., Muturi M., Dechmann D. K. N. Metabolic rate in common shrews is unaffected by temperature, leading to lower energetic costs through seasonal size reduction. *R. Soc. Open Sci.* 2020;7(4):191989. doi: 10.1098/rsos.191989

Schmidt-Nielsen K. Scaling. Why is animal size so important? London: Cambridge University Press; 1984. 241 p. doi: 10.1017/CBO9781139167826

Sies H., Stahl W., Sevanian A. Nutritional, dietary and postprandial oxidative Stress. *J. Nutr.* 2005;135(5): 969–972. doi: 10.1093/jn/135.5.969

Skurikhin V. N., Dvinskaya L. M. Determination of α -tocopherol and retinol in the blood plasma of farm animals by microcolumn high-performance liquid chromatography. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 1989;(4):127–129. (In Russ.)

Tarakhtii E. A., Davydova Yu. A. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys*

glareolus) in different reproductive states. *Biol. Bull.* 2007;34(1):9–19.

Yurchinskii V. Ya. Some differences in thymus morphology in immature insectivorous mammals: *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Neomys fodiens*, *Erinaceus roumanicus*. *Zool. Zhurn.* 2022;101(8):905–913. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044513422060125

Поступила в редакцию / received: 01.10.2024; принята к публикации / accepted: 02.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ильина Татьяна Николаевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: ilynatn59@mail.ru

Баишникова Ирина Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: iravbai@mail.ru

Якимова Алина Евгеньевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии

e-mail: angelina73@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Ilyina, Tatyana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Baishnikova, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Yakimova, Alina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

УДК 577.112.854 : 618.36-007.2 : 636.2

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕТАЛЛОПРОТЕИНАЗ МЕЖКЛЕТОЧНОГО МАТРИКСА ВОРСИН АЛЛАНТОХОРИОНА КОТИЛЕДОНОВ И КРИПТ КАРУНКУЛОВ КОРОВ С ПЛАЦЕНТАРНОЙ НЕДОСТАТОЧНОСТЬЮ

В. С. Авдеенко*, **М. Е. Горбаков**, **А. И. Мороз**

*Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины
(ул. Черниговская, 5, Санкт-Петербург, Россия, 196084), *avdeenko0106@mail.ru*

Анализировалось по 15 образцов плацентом размером 1×1 см², полученных от каждой из 10 коров голштинской породы, возраст которых колебался от 3 до 5 лет, с весом в диапазоне от 650 до 750 кг и удоем от 13 000 до 15 000 литров за лактацию. Плацентарные образцы были разделены на две категории: от 5 коров с физиологической беременностью (ФБ) и от 5 коров с осложненной беременностью, страдающих плацентарной недостаточностью (ПН). Диагностика ПН проводилась на основе лабораторных анализов крови и мочи, а также морфологического изучения плодных оболочек после родов. Выявлено, что в плаценте коров с ПН на поздних сроках беременности отмечаются структурные изменения в тканях карункулов, приводящие к деградации соединительного матрикса крипт, что связано с отсутствием упорядоченности межклеточного вещества. Транслокация матриксных металлопротеиназ MMP-1 и MMP-3 наблюдалась в пространстве между эпителием ворсин аллантохориона котиледона и эпителиоцитами крипт карункулов. В цитоплазме клеток синцитиотрофобластов располагались MMP-2 и MMP-9. Особенности структуры плаценты при ПН выражаются в образовании аллантохориональной организации с нарушением структуры ворсин котиледонов. Более того, если при ФБ MMP-9 с TIMP-1 и MMP-2 с TIMP-2 можно рассматривать как мембранные белки, то в случае ПН они обычно локализуются в цитоплазме. Это указывает на низкую экспрессию коллагена в центральной части плаценты и ее нестабильность. Коллаген III типа неравномерно распределен в плаценте от коров с ПН, особенно в парацентральных и краевых зонах, где его экспрессия полностью отсутствует.

Ключевые слова: плацента; коровы; ворсины аллантохориона котиледонов; крипты карункулов; межклеточный матрикс; иммуногистохимический и иммунофлуоресцентный методы; плацентарная недостаточность

Для цитирования: Авдеенко В. С., Горбаков М. Е., Мороз А. И. Распределение металлопротеиназ межклеточного матрикса ворсин аллантохориона котиледонов и крипт карункулов коров с плацентарной недостаточностью // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 37–46. doi: 10.17076/eb1970

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда 23-26-00284 (<https://rscf.ru/project/23-26-00284/>).

V. S. Avdeenko*, M. E. Gorbakov, A. I. Moroz. METALLOPROTEINASE DISTRIBUTION IN THE INTERCELLULAR MATRIX OF CHORIOALLANTOIC VILLI AND CARUNCULAR CRYPTS IN COWS WITH PLACENTAL INSUFFICIENCY

St. Petersburg State University of Veterinary Medicine (5 Chernigovskaya St., 196084 St. Petersburg, Russia), *avdeenko0106@mail.ru

Fifteen placental samples measuring 1.0×1.0 cm² were analyzed, obtained from each of 10 Holstein cows, whose age ranged from 3 to 5 years, with a weight in the range of 650 to 750 kg and a milk yield of 13,000 to 15,000 liters per lactation. Placental samples were divided into two categories: from 5 cows with physiological pregnancy (PP) and from 5 cows with complicated pregnancy, suffering from placental insufficiency (PI). The diagnosis of PI was based on laboratory blood and urine tests, as well as morphological examination of the fetal membranes after delivery. The placenta of cows with PI in late pregnancy exhibited structural changes in caruncular tissues, leading to degradation of the connective matrix of crypts, which is associated with a lack of interstitial substance structure. Translocation of matrix metalloproteinases MMP-1 and MMP-3 was observed in the space between the epithelium of chorioallantoic villi of the cotyledon and the epithelial cells of caruncular crypts. MMP-2 and MMP-9 were located in the cytoplasm of syncytiotrophoblast cells. A structural feature of the placenta in cows with PI is the formation of a chorioallantoic configuration with a disrupted structure of cotyledon villi. Moreover, where in the PP case MMP-9 with TIMP-1 and MMP-2 with TIMP-2 can be considered as membrane proteins, in the case of PI they are usually localized in the cytoplasm. This indicates collagen underexpression in the central part of the placenta and its instability. Type III collagen is unevenly distributed over the placenta in cows with PI, especially in the paracentral and marginal regions, where it is not expressed at all.

Keywords: placenta; cows; chorioallantoic villi of the cotyledon; caruncular crypts; intercellular matrix; immunohistochemical and immunofluorescence methods; placental insufficiency

For citation: Avdeenko V. S., Gorbakov M. E., Moroz A. I. Metalloproteinase distribution in the intercellular matrix of chorioallantoic villi and caruncular crypts in cows with placental insufficiency. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 37–46. doi: 10.17076/eb1970

Funding. The research was funded by Russian Science Foundation grant #23-26-00284 (<https://rscf.ru/project/23-26-00284/>).

Введение

Важным профилактическим мероприятием для предупреждения развития осложнений стельности на последних сроках гестации высокопродуктивных молочных коров является точная и своевременная диагностика. Трудность диагностики ввиду отсутствия диагностических тест-систем и регламентированного алгоритма является проблемой практической ветеринарии. Ряд исследователей, а именно В. Д. Новиков с соавторами [1992], тридцать лет назад в результате работы «...по изучению строения плаценты предложили в качестве критерия прогноза репродуктивных патологий использовать морфологические особенности состояния последа» [Новиков и др., 1992]. Ввиду трудоемкости данной технологии и невозможности заранее предупредить состояние плацентарной недостаточности высокоценных коров молочные предприятия и ветеринарные

специалисты не смогли принять ее к практическому применению [Приходько и др., 2021]. Следовательно, более оптимальным способом диагностики, как показывают результаты работ [Черницкий и др., 2019; Кочарян и др., 2022], является определение специфических признаков – маркеров плацентарной недостаточности. В данном случае видят перспективность «...определения показателей эндогенной интоксикации в сыворотке крови и белка в моче у коров в период с 25 по 32 сутки до отела, что позволяет прогнозировать развитие репродуктивных патологий у животных-матерей и неонатальных заболеваний у телят» [Castro et al., 2020]. Некоторые исследователи утверждают, что «...маркером служит нарушение микроциркуляции в тканях плаценты, приводящее к диффузно-перфузионной недостаточности плаценты» [Farias et al., 2023]. В то же время другие [Folgueras et al., 2004; Johnson et al., 2023] выделяют реологический фактор,

то есть повышение агрегации эритроцитов и тромбоцитов, изменения коагуляционных свойств крови в системе «мать–плацента–плод». Кроме того, современные исследователи [Gaffney et al., 2015; Sarli et al., 2021] утверждают, что оптимальным диагностическим признаком служит определение иммунолокализации матриксных репродуктивных металлопротеиназ, обладающих предиктивной способностью, что позволит создать диагностические тест-системы для экспресс-диагностики. Из результатов исследований М. Tesi с соавторами [2020] следует, что «...вклад MMP в ремоделирование матрикса чрезвычайно сложен, так как данные эндопептидазы обладают широким набором функций» [Sanches et al., 2019]. MMP – цинк-зависимые ферменты, принадлежащие к подсемейству металлопептидаз M10A и являющиеся основными эффекторами деградации внеклеточного матрикса в плаценте, модулируют активность различных биологически активных медиаторов либо прямым расщеплением, либо разрушая их связь с внеклеточным матриксом, что обуславливает гистохимические процессы. В работе [Seo et al., 2024] была предложена «...серия изображений с помощью электронной микроскопии, подтверждающая классификацию плацентации у овец как син-эпителиохориальной, поскольку клетки эпителия просвета матки сохраняются на границе раздела матка-плацента за счет включения в синцитиальные бляшки трофобласта». Многочисленные исследования G. A. Johnson с соавторами [2023] показали, что «...активность MMP регулируется на нескольких уровнях, начиная с транскрипционной регуляции экспрессии генов через факторы роста, цитокины, гормоны, а также клеточно-внеклеточные и клеточно-клеточные взаимодействия» [Seo et al., 2024]. Исследования [Davenport et al., 2023] показывают, что «...после транскрипции активация зимогена различных MMP может происходить как внутриклеточно, так и на поверхности клетки или во внеклеточном пространстве» [Johnson et al., 2023]. Кроме того, активность MMP регулируется через ингибирование семейства белков TIMP (тканевые ингибиторы металлопротеиназ), α 2-макроглобулина и мембраносвязанного белка RECK (индуцирующий реверсию цистеин-обогащенный белок с мотивами Kazal). По наблюдениям М. Laskowska [2017], повышенный уровень MMP-1, известной как интерстициальная коллагеназа, является наиболее изучаемым при различных патологических состояниях различной этиологии [Davenport et al., 2023]. Это обусловлено тем, что MMP-1 синтезируется фибробластами, хон-

дроцитами, макрофагами, кератиноцитами, эндотелиальными клетками и, в свою очередь, может также расщеплять другие субстраты: казеин, желатин, энтактин и линкпротектин [Laskowska, 2017]. По результатам работы [Tesi et al., 2021] получены новые данные, свидетельствующие о высокой степени деградации многих компонентов соединительной ткани, включая протеогликаны, которые, возможно, являются маркерами процессов ремоделирования. Активность MMP ингибируется TIMP, который взаимодействует в стехиометрическом соотношении 1:1. Авторы работы [Pereira, Lourenço, 2022] полагают, что равновесие между MMP и TIMP является определяющим фактором в разрушении межклеточного матрикса. Экспрессия MMP-9 отмечалась «...при различных патологических состояниях, характеризующихся избыточным фиброзом» [Tesi et al., 2020]. Как показали исследования [Pereira, Lourenço, 2022; Seo et al., 2024], большинство MMP являются секретлируемыми ферментами, хотя существуют также MMP мембранного типа (MT-MMP), а некоторые виды, например MMP-2, были обнаружены во внутриклеточных органеллах, включая ядро, где они выступают в качестве факторов транскрипции. На сегодняшний день отсутствуют результаты исследований иммунолокализации MMP-2 в плаценте крупного рогатого скота в норме и патологии как важного диагностического признака.

Материалы и методы

Объектом исследования служила плацента 10 коров с нормальной беременностью (ФБ) и с беременностью, осложненной плацентарной недостаточностью (ПН). Проанализировано по 15 фрагментов размером 1×1 см², полученных от каждой из 10 коров голштинской породы, возрастом от 3 до 5 лет и массой от 650 до 750 кг, с удоем от 11 000 до 15 000 литров за лактацию. Образцы плаценты были классифицированы на две группы – от 5 коров при ФБ и от 5 коров с осложненной ПН беременностью; диагностика ПН у коров проведена авторами статьи по функциональному состоянию новорожденных телят (шкала Апгар) и лабораторным данным крови и мочи у сухостойных коров и новорожденных телят. Изучение гистологических препаратов проводили с использованием светооптического микроскопа Микмед-5 ЛОМО во всю толщину плацентом от аллантохориона до эндометрия. Для обзорной микроскопии срезы окрашивали гематоксилином Карazzi с эозином по общепринятой методике.

Нейтральные гликозаминогликаны (ГАГ) выявляли с помощью ШИК-реакции, для изучения межклеточного матрикса, распределения элементов соединительной ткани в плаценте использовали окраску по Массону с анилиновым синим, кислые ГАГ определяли альциановым синим (рН 2,5). Полученные образцы плацентом толщиной 5 мм с общей площадью до 3 см² фиксировали в 10% растворе нейтрального забуференного формалина. Обезвоживали в батарее спиртов восходящей крепости, просветляли в хлороформе с использованием гистопроцессора Cytadel 2000 (Shendon, Великобритания). Уплотнение осуществляли в двух сериях гистологического парафина (Histomix, Биовитрум, РФ) по 60 минут. На ротационном микротоме «Ротмик-2» плацентомы от аллантохориона до эндометрия получали срезы толщиной 5 мкм и монтировали их на предметные стекла, обработанные поли-L-лизинном (Menzel). Использовали антитела к металлопротеиназам: Recombinant Bovine anti-MMP-1; Recombinant Bovine anti-MMP-2; Recombinant Anti-MMP-3 antibody; Recombinant Anti-MMP-9 antibody; Anti-TIMP-1 Recombinant Anti-TIMP-1 и Anti-TIMP-2 Recombinant Anti-TIMP-2. Постановку иммуногистохимических реакций проводили с помощью пероксидаза-полимерной системы согласно инструкции производителя (LabVision, Thermo, США). После процесса депарафинизации срезы подвергали инкубации в растворе глицина для снижения автофлуоресценции, а затем фиксировали и окрашивали антителами, конъюгированными с флуорохромом, для идентификации конкретных клеточных популяций. Из полученных блоков готовили серии срезов на ротационном микротоме «Ротмик-2» толщиной 4 мкм, которые впоследствии окрашивали гематоксилином Джилла с эозином по Маллори по общепринятым методикам. Срезы толщиной 5 мкм подвергли иммуногистохимическому анализу. Эти срезы были прикреплены к предметным стеклам, покрытым поли-L-лизинном (Menzel, Германия). После депарафинизации эндогенную пероксидазу ингибировали путем 20-минутной инкубации в 3% растворе перекиси водорода. Микрофотографирование выполняли при помощи цифровой камеры Touptek Photonic FMA050.

Результаты и обсуждение

В образцах плаценты, полученных от здоровых животных при ФБ, установлены вытянутые участки интерстиция, содержащего клеточные элементы рыхлой неоформленной соединительной ткани, идентифицируемые по

овальным ядрам и цитоплазматическим отросткам, что соответствует синэпителиохориальной плаценте крупного рогатого скота на последних сроках гестации перед родами в норме (рис. 1, А).

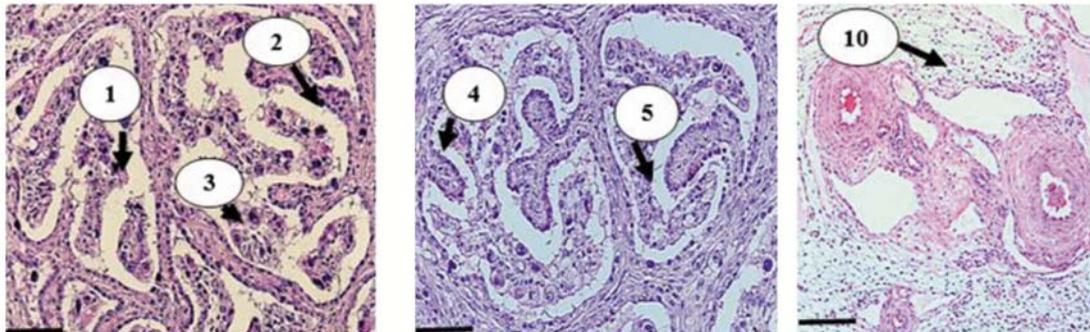
В гистопрепаратах (рис. 1, Б) карункулов и котиледонов плаценты, полученных от коров с ПН, идентифицируются относительно большие зоны дистрофически измененного эпителия ворсин аллантохориона. Среди них располагаются фибробласты, макрофагоподобные клетки с пенистой цитоплазмой и фестончатыми краями. На этом фоне происходит увеличение числа гигантских клеток Кащенко – Гофбауэра, располагающихся неравномерными скоплениями и топографически связанных с эпителием аллантохориона. При ФБ иммунолокализация MMP-1 отмечалась исключительно в строме крипт карункулов, гиперплазированные эпителиальные клетки которых активно продуцировали MMP-1 (рис. 2, а). Кроме того, иммунопозитивная реакция на MMP-1 также регистрировалась в околомембранном пространстве синцитиотрофобластов и в цитоплазме щеточной каемки. Локализация MMP-3 определялась в основном вокруг сосудов материнской части плаценты (рис. 2, а). Диффузное распределение матриксных металлопротеиназ типа MMP-3 (рис. 2, а) присутствовало в цитоплазме эпителиоцитов в перегородках крипт карункулов.

Значительная иммунопозитивная реакция MMP-3 регистрировалась в гибридных трехъядерных клетках, локализованных в деградируемых ворсинах. При ПН происходила транслокация MMP-1 и MMP-3 в полость крипт, где ворсины аллантохориона в таких крипах были полностью редуцированными. В строме дефрагментированных крипт карункулов иммунопозитивные клетки MMP-1 определялись только вокруг сосудов, в то время как гиперплазированные эпителиальные клетки крипт активно продуцировали MMP-3.

Локализация MMP-2 и MMP-9 присутствовала в цитоплазме синцитиотрофобласта и трофобласта, за исключением гигантских двуъядерных клеток. При этом наблюдается равномерное распределение MMP-2 и MMP-9 в ворсинах аллантохориона. В эпителиальных клетках крипт карункулов отмечается выраженная экспрессия MMP-2 и MMP-9 (рис. 2, а). Кроме того, слабовыраженная экспрессия MMP-2 и MMP-9 отмечалась в цитоплазме эпителиоцитов материнской части плаценты (рис. 2, б). Соотношение исследуемых типов металлопротеиназ в плацентарных структурах коровы при ПН смещалось в сторону MMP-1 и MMP-3.

Результатами изучения распределения MMP-2 и MMP-9 в плацентарной структуре у коров, больных ПН, установили ее значительное снижение (рис. 2), особенно в материнской части плаценты. Остаточное присутствие MMP-2 и MMP-9 наблюдали не только в деградируемых эпителиальных клетках крипт карункулов, а также вокруг сосудов (рис. 2).

Анализ содержания TIMP-1 и TIMP-2 исследуемых типов MMP-1, TIMP-2 – MMP-3 и MMP-9 в плаценте коров продемонстрировал отсутствие явно выраженных изменений в экспрессии данных металлопротеиназ в плацентарных структурах на последних сроках гестации в норме. Однако обращало на себя внимание снижение TIMP-1 в цитоплазме гибридных

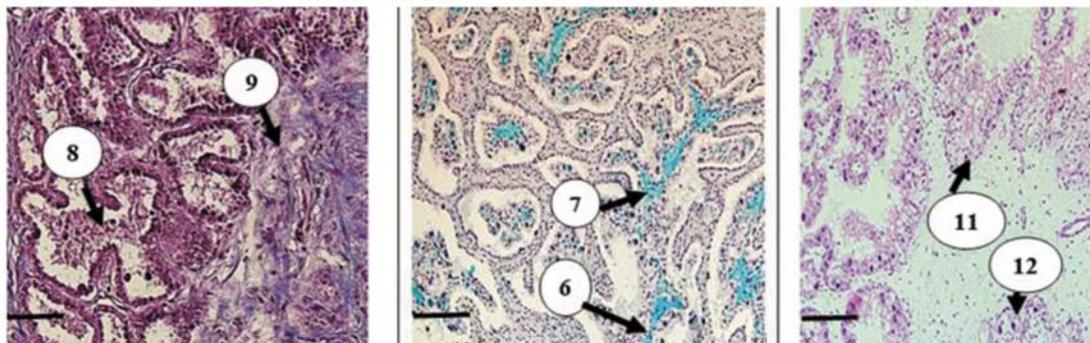


А – Плацентомы у коровы при физиологической беременности

ШИК-реакция. Доокраска гематоксилином.
Общее увеличение $\times 200$

Окраска гематоксилином и эозином.
Общее увеличение $\times 200$

Окраска альтиановым синим.
Общее увеличение $\times 200$



А – Плацентомы у коровы при патологии

Трихромная окраска по Masson.
Общее увеличение $\times 200$

Окраска альтиановым синим.
Общее увеличение $\times 200$

Окраска гематоксилином и эозином.
Общее увеличение $\times 200$

Рис. 1. Локализация эпителиальных и мезенхимальных элементов в плацентарных структурах крупного рогатого скота. Масштабная линейка 20 мкм.

1 – терминальные ворсины; 2 – ШИК-позитивные компоненты в строме маточных крипт; 3 – ШИК в цитоплазме клеток Кашченко – Гофбауэра; 4 – маточные крипты, разделяющие ворсины хориона; 5 – терминальные ворсинки расположены в криптах; 6 – набухание коллагеновых волокон крупной маточной септы; 7 – дезорганизация кислых ГАГ в центральной части стволовой ворсины. ШИК-реакция по Мак-Манусу; 8 – набухание и расплавление коллагеновых волокон фрагмента крупной маточной септы; 9 – аморфная структура промежуточного вещества, представленного нейтральными ГАГ; 10 – маточные септы; 11 – вакуолярная дистрофия ворсин хориона, расположенных в плодной части плаценты; 12 – фокальный колликвационный некроз клеток

Fig. 1. Localization of epithelial and mesenchymal elements in placental structures of cattle. Scale bars: 20 μm .

1 – terminal villi; 2 – PAS-positive components in the stroma of uterine crypts; 3 – PAS in the cytoplasm of Kashchenko – Hofbauer cells; 4 – uterine crypts separating chorionic villi; 5 – terminal villi located in the crypts; 6 – swelling of the collagen fibers of the large uterine septum; 7 – disorganization of acidic GAGs in the central part of the stem villi. A PAS reaction by McManus; 8 – swelling and straightening of collagen fibers of a fragment of a large uterine septum; 9 – amorphous structure of the intermediate substance, represented by neutral GAGs; 10 – uterine septa; 11 – vacuolar dystrophy of chorionic villi located in the fetal part of the placenta; 12 – focal colliquation necrosis of cells

трехядерных клеток в образцах плаценты, полученной от коров, больных ПН (рис. 2).

При изучении соотношения MMP-1/TIMP-1, MMP-2/TIMP-2, MMP-3/TIMP-1 и MMP-9/TIMP-1 в плаценте коров с помощью двойного иммунофлуоресцентного окрашивания выявлены

особенности распределения металлопротеиназ и их ингибитора (рис. 3).

Так, если в плаценте при ФБ исследуемые MMP-1 и -9 к TIMP-1 и MMP-2 к TIMP-2 можно было отнести к мембранно-связанным белкам, то при ПН они имели, как правило, цито-

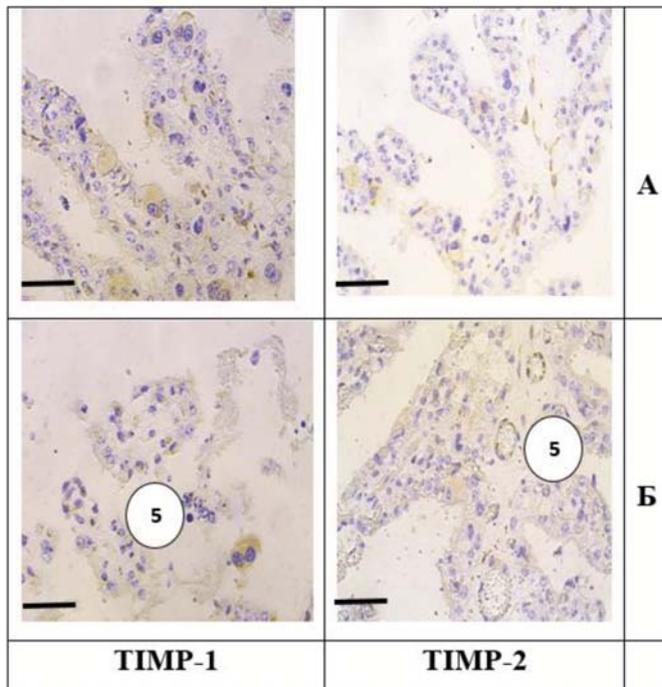
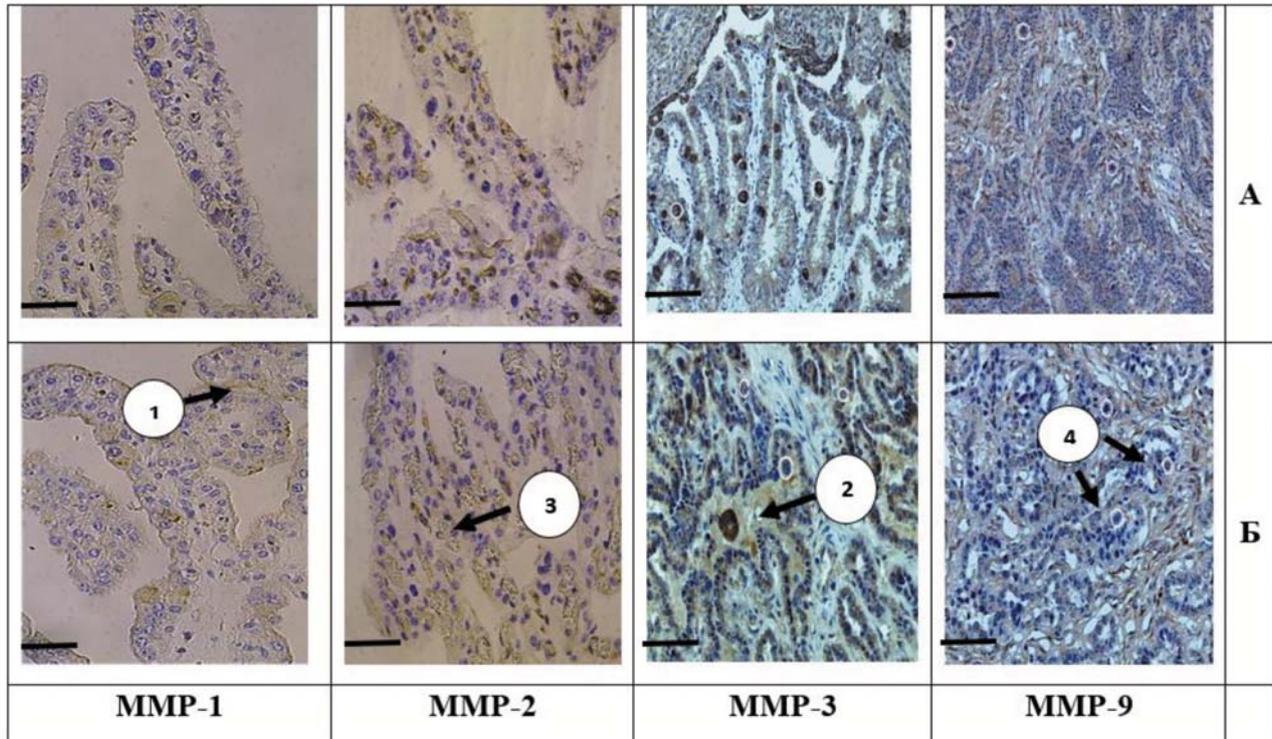


Рис. 2. Иммулокализация матричных металлопротеиназ и их ингибиторов в плаценте крупного рогатого скота: А – ФБ; Б – ПН.

Антитела: Recombinant Bovine anti-MMP-1; Recombinant Bovine anti-MMP-2; Recombinant Anti-MMP-3 antibody; Recombinant Anti-MMP-9 antibody; Recombinant Anti-TIMP-1 и Recombinant Anti-TIMP-2. ПАП-метод. Доокраска гематоксилином Майера. Здесь и на рис. 3: общее увеличение $\times 200$; масштабная линейка 20 мкм.

1 – транслокация матричной MMP-1 в полость крипт; 2 – распределение MMP-3 в редуцированных ворсинках аллантахориона; 3 – диффузное распределение MMP-2; 4 – слабовыраженная экспрессия MMP-9 в цитоплазме эпителиоцитов плаценты; 5 – Ко-экспрессия TIMP-1 и TIMP-2 в ворсинках аллантахориона отсутствует

Fig. 2. Immunolocalization of matrix metalloproteinases and their inhibitors in the placenta of cattle: А – FB; В – PN.

Antibodies: Recombinant Bovine anti-MMP-1; Recombinant Bovine anti-MMP-2; Recombinant Anti-MMP-3 antibody; Recombinant Anti-MMP-9 antibody; Recombinant Anti-TIMP-1 и Recombinant Anti-TIMP-2. The PAP method. Before staining with Mayer's hematoxylin. Here and in Fig. 3: Total magnification $\times 200$; Scale bars: 20 μm .

1 – translocation of matrix MMP-1 into the crypt cavity; 2 – distribution of MMP-3 into reduced villi of allantochorion; 3 – diffuse distribution of MMP-2; 4 – weakly expressed expression of MMP-9 in the cytoplasm of placental epithelial cells; 5 – Co-expression of TIMP-1 and TIMP-2 in villi of allantochorion is absent

плазматическую локализацию. Все это свидетельствует о недостаточной экспрессии коллагена в центральной части плаценты и о нестабильности ее структуры в этом участке. Коллаген III типа распределен в участках плаценты, полученной от коров с ПН, крайне неравномерно как в парацентральных, так и в краевых зонах, где его экспрессия полностью отсутствовала. В научных исследованиях представлено множество аргументов о том, что для нормального внутриутробного развития плода необходим сбалансированный уровень матриксных металлопротеиназ и их ингибиторов [Sanches et al., 2019]. Некоторые исследователи [Gaffney et al., 2015] отмечали повышенную активность MMP в плаценте собак, что свидетельствовало о распаде внутриклеточного матрикса материнской части плаценты. Это может косвенно указывать на возможные нарушения в целостности клеточных мембран как эпителиальных, так и мезенхимальных компонентов крипт карункулов. Как выяснили исследователи [Johnson и др., 2023], MMP-1, MMP-2, MMP-3 и MMP-9 имеют свою клеточно-специфическую экспрессию. В дополнение к этому MMP-1, известная как коллагеназа-1 и коллагеназа

фибробластов, имеет способность деградировать фибриллярные коллагены типов I и III, которые составляют основной компонент мезенхимального слоя материнских крипт [Davenport et al., 2023]. Полученные результаты [Tesi et al., 2021], которые во многом коррелируют с нашими находками, свидетельствуют о том, что распределение матриксных металлопротеиназ в плаценте коров различается как в нормальных условиях, так и при патологиях. Это распределение проявляется значительной неравномерностью в парацентральных и краевых зонах, где отметка их экспрессии отсутствовала. В исследовании [Pereira, Lourenço, 2022] подчеркивается, что матриксные металлопротеиназы (MMPs) и тканевые ингибиторы матриксных металлопротеиназ (TIMPs) играют важную роль в процессе ремоделирования мезенхимальных клеток плаценты в эпителиальные. В тканях плаценты наблюдается распределение MMP-1, MMP-3 и MMP-9 к TIMP-1 и MMP-2 к TIMP-2, что было подтверждено с помощью иммуногистохимии и иммунофлуоресцентной микроскопии изменений в плаценте крупного рогатого скота и межплацентарной ткани. Исследования [Tesi et al., 2020]

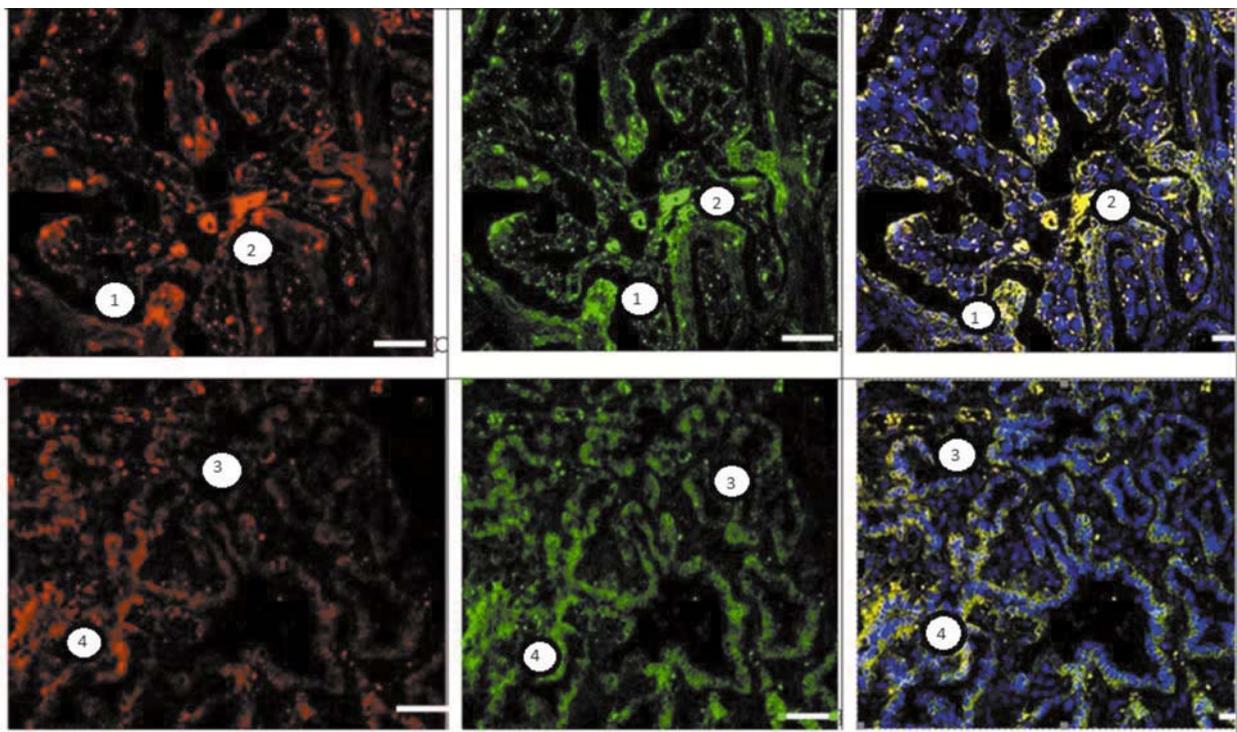


Рис. 3. Соотношение MMP-1/TIMP-1, MMP-2/TIMP-2 и MMP-9/TIMP-1 в плацентарных структурах крупного рогатого скота:

верхний ряд – ФБ; нижний ряд – ПН. Иммунофлуоресцентный метод. Ядра доокрашены DAPI

Fig. 3. The ratio of MMR-1/TIMP-1, MMR-2/TIMP-2, and MMR-9/TIMP-1 in placental structures of cattle: the upper row is FB; the lower row is PN. Immunofluorescence method. The nuclei are DAPI-colored

показали, что соотношение между протеоазами, их активаторами и ингибиторами играет ключевую роль для нормального функционирования плаценты, и это было подтверждено в ходе наших экспериментов вплоть до момента родов. Экспрессия TIMP-1 и TIMP-2 в трехядерных гибридных клетках подчеркивает значимую роль ингибирующих факторов в последние месяцы беременности и непосредственно перед родами. Наши наблюдения показывают, что экспрессия MMP-2 и MMP-9 выявлена в эпителии ворсин аллантохориона, за исключением гигантских двуядерных клеток. Кроме того, согласно данным [Pereira, Lourenço, 2022], материнский эпителий и строма карункула демонстрируют иммунореактивность к MMP-2 и MMP-9 в центральной области плаценты, что отображает ее неравномерное распределение и указывает на нестабильность структуры в данной зоне. Итак, результаты нашего исследования показали специфическую клеточную локализацию матриксных металлопротеиназ в плацентарных тканях коров. При этом уровень экспрессии MMP-2 и MMP-9 оказался заметно выше по сравнению с MMP-1 и MMP-3, в сравнении с ПН наблюдалось снижение содержания MMP-2 и MMP-9. Изменения в структуре плаценты у жвачных в поздние сроки беременности, согласно данным [Seo et al., 2024], основанным на результатах иммунофлуоресцентной микроскопии, дополняют и расширяют, а не заменяют понимание синцитиализации у овец, что подтверждается и нашими исследованиями. По нашему мнению, это обусловлено тем, что у коров на последних сроках гестации для установления более плотного контакта между фетальной и материнской частью плаценты необходима частичная деградация не только базальных, но и фибриллярных коллагеновых волокон, при этом тканевой ингибитор TIMP-2 в основном выполняет регуляторную роль через изменение соотношения MMP2/TIMP-2 в отношении матриксных металлопротеиназ. Таким образом, повышенная активность матриксных металлопротеиназ в карункулах и котиледонах у коров при ПН незадолго до родов способствует деградации внутриклеточного матрикса материнской части плаценты, что провоцирует репродуктивную патологию в последующем.

Выводы

В плаценте коров с ПН наблюдалось снижение активности иммунолокализации матриксных металлопротеиназ MMP-2 и MMP-9.

Остаточные количества этих металлопротеиназ фиксировались исключительно в деградирующих крипах материнской плаценты и межклеточном пространстве вокруг сосудов ворсин аллантохориона в фетальной части. В тканях маточной области плаценты коров, у которых развились осложнения беременности ПН, отмечена деградация соединительнотканного матрикса в крипах карункулов, что свидетельствует о потере структуры межклеточного вещества. В фетальной части плаценты здоровых коров MMP-2 и MMP-9 распределялись равномерно в цитоплазме синцитиотрофобластов и трофобласта, за исключением случаев с тремя ядрами в клетках.

Литература

- Кочарян О. К., Приходько С. А., Авдеенко В. С., Лощинин С. О., Высокородная Ю. И. Локализация эпителиальных и мезенхимальных элементов в плацентарных структурах коров в норме и при развитии состояния эклампсии // Ученые записки Витебской ордена «Знак Почета» государственной академии ветеринарной медицины. 2022. Т. 58, № 4. С. 47–52. doi: 10.52368/2078-0109-2022-58-4-47-52
- Новиков В. Д., Ясакова Н. Т., Авдеенко В. С., Машак С. В., Цыцорина Т. Н., Герасимова Ю. В. Эпителиостромальные взаимоотношения в котиледонной плаценте жвачных в нормальных и патологических условиях // Морфология. 1992. Т. 1. С. 97–103.
- Приходько С. А., Шаронов Д. С., Великородная Ю. И., Антонов В. А. Распределение металлопротеиназ 1 и 9 в плаценте коров при физиологической и осложненной преэклампсией беременности // Эпоха науки. 2021. Т. 25. С. 41–46. doi: 10.24412/2409-3203-2021-25-41-46
- Черницкий А. Е., Шабунин С. В., Сафонов В. А. Преэклампсия у коров: функциональные нарушения в системе мать-плацента-плод и их последствия для здоровья потомства // Сельскохозяйственная биология. 2019. Vol. 54, no. 2. P. 246–258. doi: 10.15389/agrobiology.2019.2.246rus
- Castro C., Diessler M., Barbeito C., Merkis C. Caracterización del vascular y estudio de la angiogenesis en la placenta de la gata // Investigación Joven. 2020. Vol. 7, no. 2. P. 453–454.
- Davenport K. M., Ortega M. S., Johnson G. A., Seo H., Spencer T. E. Review: Implantation and placentation in ruminants // Theriogenology. 2023. Vol. 1. P. 783–796. doi: 10.1016/j.animal.2023.100796
- Farias S. F. S. T., Barbosa H. T. S., Pinheiro B. Q., Xavier Júnior F. A. F., de Moraes G. B., Evangelista J. S. A. M., da Silva L. D. M. Macro and microscopic characteristics of the placenta and its relationship with the weight and the Apgar score of canine neonates // Theriogenology. 2023. Vol. 202. P. 21–27. doi: 10.1016/j.theriogenology.2023.02.018

Folgueras A. R., Pendas A. M., Sanchez L. M., Lopez-Otin C. Matrix metalloproteinases in cancer: from new functions to improved inhibition strategies // *Int. J. Dev. Biol.* 2004. Vol. 48. P. 411–424.

Gaffney J., Solomonov I., Zehorai E., Sagi I. Multilevel regulation of matrix metalloproteinases in tissue homeostasis indicates their molecular specificity in vivo // *Matrix Biol.* 2015. Vol. 44, no. 46. P. 191–199. doi: 10.1016/j.matbio.2015.01.012

Johnson G. A., Bazer F. W., Seo H., Burghardt R. C., Wu G., Pohler K. G., Cain J. W. Understanding placentation in ruminants: a review focusing on cows and sheep // *Reprod. Fertil. Dev.* 2023. Vol. 36, no. 2. P. 93–111. doi: 10.1071/RD23119

Laskowska M. Altered maternal serum Matrix Metalloproteinases MMP-2, MMP-3, MMP-9, and MMP-13 in severe early- and late-onset preeclampsia // *BioMed Res. Int.* 2017. Vol. 3. P. 235–241. doi: 10.1155/2017/6432426

Pereira K. H. N. P., Lourenço M. L. Reanimação neonatal de cães e gatos ao nascimento // *Rev. Bras. Reprod. Anim.* 2022. Vol. 46. P. 3–16. doi: 10.21451/1809-3000.RBRA2022.001

Sanches B. V., Zangirolamo A. F., Seneda M. M. Intensive use of IVF by large-scale dairy programs // *Anim. Reprod.* 2019. Vol. 16, no. 3. P. 394–401. doi: 10.21451/1984-3143-AR2019-0058

Sarli G., Castagnetti C., Bianco C., Ballotta G., Tura G., Caporaletti M., Zambelli F. Canine placenta histological findings and microvascular density: the histological basis of a negative neonatal outcome? // *Animals.* 2021. Vol. 11, no. 5. P. 1418–1400. doi: 10.3390/ani11051418

Seo H., Bazer F. W., Johnson G. A. Early syncytialization of the ovine placenta revisited // *Syncytia: Origin, Structure, and Functions.* 2024. Vol. 71. P. 127–142. doi: 10.1007/978-3-031-37936-9_7

Tesi M., Miragliotta V., Scala L., Aronica E., Lazzarini G., Fanelli D., Abramo F., Rota A. Gross and histological findings in the canine placenta and amnion at term: what's normal, abnormal or pathological? // *Reprod. Domest. Anim.* 2021. Vol. 56, no. 5. P. 691–702. doi: 10.1111/rda.13905

Tesi M., Miragliotta V., Scala L., Aronica E., Lazzarini G., Fanelli D., Abramo F., Rota A. Relationship between placental characteristics and puppies' birth weight in toy and small sized dog breeds // *Theriogenology.* 2020. Vol. 141. P. 1–8. doi: 10.1016/j.theriogenology.2019.08.017

References

Castro C., Diessler M., Barbeito C., Merkis C. Caracterización del vascular y estudio de la angiogenesis en la placenta de la gata. *Investigación Joven.* 2020;7(2):453–454. (In Span.)

Chernitskii A. E., Shabunin S. V., Safonov V. A. Multiple effects of preeclampsia in cows on postnatal growth and health of offspring. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology.* 2019;54(2):246–258. (In Russ.). doi: 10.15389/agrobiol.2019.2.246rus

Davenport K. M., Ortega M. S., Johnson G. A., Seo H., Spencer T. E. Review: Implantation and placen-

tation in ruminants. *Theriogenology.* 2023;1:783–796. doi: 10.1016/j.animal.2023.100796

Farias S. F. S. T., Barbosa H. T. S., Pinheiro B. Q., Xavier Júnior F. A. F., de Moraes G. B., Evangelista J. S. A. M., da Silva L. D. M. Macro and microscopic characteristics of the placenta and its relationship with the weight and the Apgar score of canine neonates. *Theriogenology.* 2023;202:21–27. doi: 10.1016/j.theriogenology.2023.02.018

Folgueras A. R., Pendas A. M., Sanchez L. M., Lopez-Otin C. Matrix metalloproteinases in cancer: from new functions to improved inhibition strategies. *Int. J. Dev. Biol.* 2004;48:411–424.

Gaffney J., Solomonov I., Zehorai E., Sagi I. Multilevel regulation of matrix metalloproteinases in tissue homeostasis indicates their molecular specificity in vivo. *Matrix Biol.* 2015;44(46):191–199. doi: 10.1016/j.matbio.2015.01.012

Johnson G. A., Bazer F. W., Seo H., Burghardt R. C., Wu G., Pohler K. G., Cain J. W. Understanding placentation in ruminants: a review focusing on cows and sheep. *Reprod. Fertil. Dev.* 2023;36(2):93–111. doi: 10.1071/RD23119

Kocharyan O. K., Prikhod'ko S. A., Avdeenko V. S., Loshchinin S. O., Vysokorodnaya Yu. I. Localization of epithelial and mesenchymal elements in cow placental structures under normal and eclamptic conditions. *Uchenye zapiski Vitebskoi ordena Znak Pocheta gosudarstvennoi akademii veterinarnoi meditsiny = Proceed. Vitebsk State Academy of Veterinary Medicine.* 2022;58(4):47–52. (In Russ.). doi: 10.52368/2078-0109-2022-58-4-47-52

Laskowska M. Altered maternal serum Matrix Metalloproteinases MMP-2, MMP-3, MMP-9, and MMP-13 in severe early- and late-onset preeclampsia. *BioMed Res. Int.* 2017;3:235–241. doi: 10.1155/2017/6432426

Novikov V. D., Yasakova N. T., Avdeenko B. C., Mashak C. B., Tsytsorina T. N., Gerasimova Yu. V. Epithelial-stromal relationships in the cotyledonary placenta of ruminants under normal and pathological conditions. *Morfologiya = Morphology.* 1992;1:97–103. (In Russ.)

Pereira K. H. N. P., Lourenço M. L. Reanimação neonatal de cães e gatos ao nascimento. *Rev. Bras. Reprod. Anim.* 2022;46:3–16. (In Span.). doi: 10.21451/1809-3000.RBRA2022.001

Prikhod'ko S. A., Sharonov D. S., Velikorodnaya Yu. I., Antonov V. A. Distribution of metalloproteinases 1 and 9 in cow placenta during physiological and preeclamptic pregnancies. *Epokha nauki = The Age of Science.* 2021;25:41–46. (In Russ.). doi: 10.24412/2409-3203-2021-25-41-46

Sanches B. V., Zangirolamo A. F., Seneda M. M. Intensive use of IVF by large-scale dairy programs. *Anim. Reprod.* 2019;16(3):394–401. doi: 10.21451/1984-3143-AR2019-0058

Sarli G., Castagnetti C., Bianco C., Ballotta G., Tura G., Caporaletti M., Zambelli F. Canine placenta histological findings and microvascular density: the histological basis of a negative neonatal outcome? *Animals.* 2021;11(5):1418–1400. doi: 10.3390/ani11051418

Seo H., Baser F. W., Johnson G. A. Early syncytialization of the ovine placenta revisited. *Syncytia: Origin, Structure, and Functions*. 2024;71:127–142. doi: 10.1007/978-3-031-37936-9_7

Tesi M., Miragliotta V., Scala L., Aronica E., Lazzarini G., Fanelli D., Abramo F., Rota A. Gross and histological findings in the canine placenta and amnion at term: what's normal, abnormal or pathological? *Reprod.*

Domest. Anim. 2021;56(5):691–702. doi: 10.1111/rda.13905

Tesi M., Miragliotta V., Scala L., Aronica E., Lazzarini G., Fanelli D., Abramo F., Rota A. Relationship between placental characteristics and puppies' birth weight in toy and small sized dog breeds. *Theriogenology*. 2020;141:1–8. doi: 10.1016/j.theriogenology.2019.08.017

Поступила в редакцию / received: 14.10.2024; принята к публикации / accepted: 05.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Авдеенко Владимир Семенович

д-р вет. наук, профессор кафедры генетических и репродуктивных биотехнологий

e-mail: avdeenko0106@mail.ru

Горбаков Максим Евгеньевич

студент 4 курса факультета ветеринарной медицины

e-mail: maxgorbakov@gmail.com

Мороз Александра Игоревна

аспирант кафедры генетических и репродуктивных биотехнологий

e-mail: sashamoroz.shuramoroz@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Avdeenko, Vladimir

Dr. Sci. (Vet.), Professor

Gorbakov, Maxim

Student

Moroz, Alexandra

Doctoral Student

УДК 599.323.4

ХАРАКТЕРИСТИКА СИСТЕМЫ «КРАСНОЙ» КРОВИ ГРЫЗУНОВ НА СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ КОСТРОМСКОЙ ОБЛАСТИ

А. С. Климова^{1*}, М. В. Сиротина^{1,2}

¹ Костромской государственной университет (ул. Дзержинского, 17, Кострома, Россия, 156005), *klimova.a.s.ecology@yandex.ru

² Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М. Г. Сеницына (ул. Некрасова, 48, Кологрив, Костромская область, Россия, 157440)

Впервые изучены эколого-физиологические и видовые особенности системы «красной» крови рыжей полевки *Myodes glareolus* Schreber, 1780 и малой лесной мыши *Apodemus uralensis* Pallas, 1811 на сопредельных территориях Кологривского и Костромского районов Костромской области. Установлено, что изученные показатели (количество эритроцитов в крови, содержание гемоглобина, уровень гематокрита, диаметр эритроцитов) исследуемых грызунов видоспецифичны и значительно отличаются у особей одного вида, обитающих на территориях биосферного резервата «Кологривский лес» и опытно-производственного хозяйства «Минское». Установлена сопряженность данных показателей с полом, годом исследований, локацией отлова, долей лимфоцитов и нейтрофилов в крови, массой тела особей, индексом селезенки, репродуктивной стратегией грызунов, плотностью популяции и стадией популяционного цикла.

Ключевые слова: эритроциты; рыжая полевка; малая лесная мышь; адаптация; экологическая физиология; гематологические показатели; Костромская область

Для цитирования: Климова А. С., Сиротина М. В. Характеристика системы «красной» крови грызунов на сопредельных территориях Костромской области // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 47–61. doi: 10.17076/eb1894

A. S. Klimova^{1*}, M. V. Sirotnina^{1,2}. CHARACTERISTICS OF THE “RED” BLOOD SYSTEM IN RODENTS IN ADJACENT AREAS OF THE KOSTROMA REGION

¹ Kostroma State University (17 Dzerzhinskiy St., 156005 Kostroma, Russia), *klimova.a.s.ecology@yandex.ru

² Kologrivsky Les State Nature Reserve (48 Nekrasova St., 157440 Kologriv, Kostroma Region, Russia)

The eco-physiological and species-specific features of the “red” blood system of the bank vole *Myodes glareolus* Schreber, 1780 and the Ural field mouse *Apodemus uralensis* Pallas, 1811 in adjacent areas of the Kologriv and Kostroma Districts of the Kostroma Region were studied for the first time. The studied parameters (RBC count, hemoglobin content, hematocrit level, erythrocyte diameter) were found to be species-specific and differed significantly in individuals from the Kologrivsky Les Biosphere

Reserve versus Minskoe pilot farm. These indices proved to correlate with sex, year of survey, sampling location, proportions of lymphocytes and neutrophils in blood, body weight of individuals, spleen index, the rodents' reproductive strategy, population density, and population cycle phase.

Keywords: erythrocytes; bank vole; Ural field mouse; adaptation; ecological physiology; hematological parameters; Kostroma Region

For citation: Klimova A. S., Sirotina M. V. Characteristics of the "red" blood system in rodents in adjacent areas of the Kostroma Region. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 47–61. doi: 10.17076/eb1894

Введение

В настоящее время одной из центральных тем в области экологии является понимание того, как различные факторы среды влияют на распространение и состояние популяций диких животных [Williams et al., 2002]. Особое внимание уделяется пониманию адаптивных физиологических особенностей, направленных на приспособление популяций к постоянно изменяющимся условиям окружающей среды. Верификация данных механизмов, которые могут отражаться на количественных и качественных особенностях состава циркулирующей крови, позволяет проводить оценку степени воздействия среды обитания и составления экологического «портрета» как отдельных особей, так и популяций в целом, что имеет первостепенное значение в раскрытии многих общебиологических закономерностей [Козинец и др., 2007; Тарахтий, Давыдова, 2007; Сабанова, 2008, 2010; Моисеева, 2016; Емжуева и др., 2021].

Одной из основных составляющих ответных реакций организма на различные факторы являются реакции газотранспортной функции крови [Тарахтий и др., 2009]. Эритроциты играют ведущую роль в снабжении тканей кислородом, являются жизненно важной физиологической характеристикой здоровья и физической формы организма [Кижина и др., 2019; Brown et al., 2021]. Величина красных клеток является видоспецифической характеристикой, которая сформировалась эволюционно [Ruiz et al., 2004; Кижина и др., 2019; Kizhina et al., 2020]. При этом их количество и размер значительно различаются у разных видов животных в зависимости от ряда факторов. Так, установлена связь показателей системы «красной» крови с размером тела [Kostelecka-Myrcha, 1973, 2002; Кижина и др., 2019; Kizhina et al., 2020], географическим расположением [Сабанова, 2010; Емжуева, 2013; Боттаева, 2017], сезонной динамикой [Ruiz et al., 2004; Сабанова, 2008;

Тарахтий и др., 2009; Емжуева и др., 2023], популяционными волнами [Тарахтий и др., 2007; Huitu et al., 2007], наличием техногенных загрязнений [Тарахтий, Жигальский, 2014; Tete et al., 2015; Orekhova, 2018], погодными условиями, в частности с температурой окружающей среды [Ruiz et al., 2004; Тарахтий, Давыдова, 2007; Beldomenico et al., 2008; Kusumoto, 2015]. Воздействие в природных условиях одновременно множества факторов на млекопитающих затрудняет интерпретацию получаемых результатов по изменчивости дыхательной способности их крови и все еще остается предметом обсуждений [Тарахтий и др., 2007].

Микромаммалии – одна из наиболее предпочитаемых модельных териологических групп для проведения подобных исследований благодаря их многочисленности, широкому географическому и биотопическому распространению, высокой плодовитости и способности к быстрому половому созреванию при относительно короткой продолжительности жизни.

На сопредельных территориях Костромской области, которая относится к группе южнотаежных природных комплексов, в качестве доминирующих видов среди мышевидных грызунов выступают рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber, 1780 и малая лесная мышь *Apodemus uralensis* Pallas, 1811 [Климова, Сиrotина, 2022].

Цель настоящей работы – оценить влияние физиологических (масса тела особей, пол, репродуктивная стратегия) и экологических (стадия популяционного цикла, локация отлова, наличие инфекций) факторов на параметры эритроцитов в крови особей популяций доминирующих видов мышевидных грызунов, обитающих на охраняемых и антропогенно трансформированных территориях Костромской области.

Материалы и методы

Гематологические исследования проводили в летний период 2021–2023 гг. на территории

государственного природного заповедника «Кологривский лес» (южнотаежный ельник, Костромская область, Кологривский район) и Костромского лесничества ОПХ «Минское» (смешанный лес, Костромская область, Костромской район). Отлов микромаммалий проводили с безвозвратным изъятием с помощью живоловок, принцип расположения которых основан на методе ловушко-линий [Шефтель, 2018]. Всего исследовано 260 мышевидных грызунов: 161 особь рыжей полевки (92 грызуна на территории Кологривского леса – 47 самцов и 45 самок; 69 грызунов на территории Костромского лесничества – 34 самца и 35 самок) и 99 особей малой лесной мыши (53 – в Кологривском лесу: 27 самцов и 26 самок; 46 – в Костромском лесничестве: 23 самца и 23 самки).

Забор крови у объектов исследования осуществлялся путем пункции сердца после слабого наркоза эфиром [Diehl et al., 2001; Сорокина и др., 2019; Амиров и др., 2020]. Для сохранения образцов крови с целью последующего анализа использовали вакуумные пробирки с антикоагулянтом (ЭДТА). Все манипуляции с мелкими млекопитающими проводили в соответствии с Международными рекомендациями (этическим кодексом) по проведению медико-биологических исследований с использованием животных (1985 г.), а также этическими стандартами, утвержденными правовыми актами РФ и международными принципами Базельской декларации о гуманном отношении к животным и правил проведения работ с использованием экспериментальных животных (2010 г.).

У каждой особи определяли пол, массу тела (с точностью до 0,01 г), морфометрические и морфофизиологические показатели, репродуктивный статус [Шварц и др., 1968; Карасева и др., 2008; Оленев, 2009; Оленев, Григоркина, 2019]. Изготовление мазков крови проводили по стандартной методике [Лабораторные..., 1987]. Для каждой особи приготовлены препараты крови не менее чем в трех повторностях. Идентификация форменных элементов крови проводилась по атласам клеток крови сельскохозяйственных и лабораторных животных [Риган и др., 2000; Theml et al., 2004].

Количество эритроцитов и лейкоцитов определяли в камере Горяева, их морфологические особенности – на мазках крови, окрашенных по Паппенгейму красителем-фиксатором Мая – Грюнвальда и красителем Романовского (MiniMed, Россия). Измерение диаметра эритроцитов (мкм) проводили прямым микрометрическим методом с помощью винтового окуляр-микрометра МАВ при увеличении 100х

на сухих окрашенных препаратах крови, с использованием микроскопа Биомед-3 с масляной иммерсией.

Уровень гемоглобина в крови измеряли с помощью портативного анализатора крови EasyTouch GCHb (Тайвань, Китай). Гематокрит определяли, используя метод центрифугирования, по числу делений в гематокритном капилляре, занимаемых форменными элементами. Цветной показатель (в ед.) вычисляли путем деления утроенного числа гемоглобина (г/л) на первые три цифры числа эритроцитов (млн). Средний объем эритроцитов рассчитывали путем деления гематокритной величины 1 мм³ крови на число эритроцитов (10¹²/л). Среднее содержание гемоглобина в эритроците (в %) вычисляли делением величины гемоглобина (г/л) на число эритроцитов (10¹²/л). Среднюю концентрацию гемоглобина в эритроците (в %) рассчитывали путем деления гемоглобина крови (г/л) на гематокрит (%) [Theml et al., 2004; Тарахтий, Давыдова, 2007; Тарахтий и др., 2007; Сабанова, 2008, 2010; Гудова и др., 2017; Полозюк, Ушакова, 2019; Сорокина и др., 2019; Амиров и др., 2020; Емкужева и др., 2021]. Для установления наличия долговременных стрессовых воздействий на организм грызунов вычисляли показатель «отношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам» [Davis et al., 2008; Климова, Сиротина, 2024].

Статистическая обработка данных проведена с применением пакета программ Microsoft Office Excel и Statistica 10 [Усманов, 2020]. Описательная статистика включала в себя среднее арифметическое (\bar{X}), ошибку среднего арифметического ($S_{\bar{x}}$), коэффициент вариации (Cv). Степень достоверности межгрупповых различий определена с помощью непараметрического дисперсионного анализа Краскела – Уоллиса (Kruskal-Wallis H-теста), с post-hoc тестом по Манну – Уитни, использовали поправку на множественность сравнений FDR (false discovery rate) [Унгурияну, Гржибовский, 2014; Баврина, 2021]. Различия считались статистически достоверными при $p < 0,05$. Для оценки скоррелированности изученных показателей применяли ранговый непараметрический коэффициент Спирмена (r_s) при уровнях значимости $p < 0,05$ [Гржибовский, 2008]. Для определения силы и значимости влияния различных факторов на исследуемые показатели крови применялся метод многофакторного дисперсионного анализа (MANOVA), статистически достоверными считались результаты при $p < 0,05$ [Коросов, Горбач, 2017].

Результаты и обсуждение

Рыжая полевка и малая лесная мышь, будучи систематически близкими видами, различаются по уровню базального метаболизма, который в значительной степени определяется кислород-транспортными возможностями крови и зависит от многих факторов: массы тела, особенностей питания, таксономии, климата, среды обитания. Филогенез определяет границы ответной реакции «красной» крови. При этом выраженность физиологического ответа на различные факторы будет определяться условиями окружающей среды [McNab, 2008]. Так, различия в степени влияния массы тела на размер эритроцитов зависят и от других эндогенных и экзогенных факторов [Kizhina et al., 2020]. Например, согласно последним сообщениям, размер эритроцитов фенотипически пластичен и существенно зависит от температуры и времени года [Тарахтий, Давыдова, 2007; Goodman, Neah, 2010].

По результатам многофакторного дисперсионного анализа установлено, что наибольший вклад в дисперсию содержания эритроцитов и гематокрита в крови исследуемых видов грызунов вносит локация отлова, в содержание гемоглобина – пол, в диаметр эритроцитов – вид (табл.).

Данные факторы, а также специфика репродуктивной стратегии грызунов, масса тела особей, стадия популяционного цикла и их взаимо-

действие на 40–75 % объясняют дисперсию показателей системы «красной» крови грызунов.

Существенное влияние на количество эритроцитов оказывает такой фактор, как локация отлова, на их диаметр – масса тела особей. Кроме того, установлено, что видовая принадлежность грызуна влияет на количество и диаметр эритроцитов, содержание гемоглобина в крови. Половая принадлежность также значительно влияла на три указанных выше показателя и на уровень гематокрита. Особенность репродуктивной стратегии оказывала влияние только на количество и диаметр эритроцитов. Стадия популяционного цикла влияла на все исследуемые показатели.

Также отмечено, что значимое ($p < 0,001$) совместное действие представленных факторов на показатели системы «красной» крови в ряде случаев превышает 10 %.

Графическая иллюстрация межпопуляционных различий показателей крови рыжей полевки и малой лесной мыши, обитающих на территории заповедника и опытно-производственного хозяйства, в зависимости от пола приведена на рис. 1 и 2.

Половой диморфизм по исследуемым характеристикам «красной» крови более выражен у грызунов обоих видов, обитающих на территории ОПХ «Минское». На территории Костромского лесничества установлено, что у самцов рыжей полевки такие показатели крови, как содержание гемоглобина ($p = 0,001$ при $U = 35$),

Результаты анализа влияния различных факторов на показатели «красной» крови цикломорфных грызунов на территории Костромской области методом MANOVA (type III)

Results of the analysis of various factors influence on the «red» blood counts of cyclomorphic rodents in the Kostroma Region by the MANOVA method (type III)

Фактор Factor	Показатели крови Blood counts			
	Содержание эритроцитов в крови, млн в мкл Content of red blood cells in the blood, million in μ l	Содержание гемоглобина в крови, г/л Hemoglobin content in the blood, g/l	Уровень гематокрита в крови, % Hematocrit level in the blood, %	Диаметр эритроцитов, мкм Erythrocyte diameter, μ m
А	$\eta^2 = 2,14 \%$ F = 11,39 $p < 0,001$	$\eta^2 = 5,19 \%$ F = 73,9 $p < 0,001$	-	$\eta^2 = 9,63 \%$ F = 38,03 $p < 0,001$
Б	$\eta^2 = 1,33 \%$ F = 7,08 $p < 0,01$	$\eta^2 = 11,89 \%$ F = 169,3 $p < 0,001$	$\eta^2 = 0,99 \%$ F = 12,10 $p < 0,001$	$\eta^2 = 1,48 \%$ F = 5,83 $p < 0,05$
В	$\eta^2 = 5,00 \%$ F = 3,47 $p < 0,01$	$\eta^2 = 1,89 \%$ F = 2,36 $p < 0,05$	-	$\eta^2 = 4,30 \%$ F = 2,99 $p < 0,01$
Г	$\eta^2 = 21,74 \%$ F = 115,84 $p < 0,001$	$\eta^2 = 5,70 \%$ F = 81,2 $p < 0,001$	$\eta^2 = 5,30 \%$ F = 64,87 $p < 0,001$	-

Окончание табл.
Table (continued)

Фактор Factor	Показатели крови Blood counts			
	Содержание эритроцитов в крови, млн в мкл Content of red blood cells in the blood, million in μl	Содержание гемоглобина в крови, г/л Hemoglobin content in the blood, g/l	Уровень гематокрита в крови, % Hematocrit level in the blood, %	Диаметр эритроцитов, мкм Erythrocyte diameter, μm
Д	$\eta^2 = 3,32\%$ F = 14,79 $p < 0,001$	-	-	$\eta^2 = 2,50\%$ F = 8,92 $p < 0,01$
Е	$\eta^2 = 5,72\%$ F = 15,24 $p < 0,001$	$\eta^2 = 0,96\%$ F = 6,8 $p < 0,01$	$\eta^2 = 2,16\%$ F = 13,18 $p < 0,001$	$\eta^2 = 3,84\%$ F = 7,59 $p < 0,001$
А-Б	-	$\eta^2 = 16,74\%$ F = 238,5 $p < 0,001$	-	-
А-В	$\eta^2 = 3,09\%$ F = 2,15 $p < 0,05$	-	-	-
Б-В	-	-	$\eta^2 = 5,73\%$ F = 2,36 $p < 0,05$	-
А-Г	$\eta^2 = 4,57\%$ F = 24,34 $p < 0,001$	$\eta^2 = 1,17\%$ F = 16,70 $p < 0,001$	$\eta^2 = 18,76\%$ F = 229,44 $p < 0,001$	$\eta^2 = 10,12\%$ F = 39,97 $p < 0,001$
Г-Е	$\eta^2 = 1,07\%$ F = 5,71 $p < 0,05$	$\eta^2 = 0,97\%$ F = 13,8 $p < 0,001$	$\eta^2 = 0,62\%$ F = 7,62 $p < 0,01$	$\eta^2 = 1,09\%$ F = 11,16 $p < 0,001$
А-Е	-	$\eta = 1,49\%$ F = 10,6 $p < 0,001$	$\eta^2 = 7,89\%$ F = 48,22 $p < 0,001$	-
Б-Е	-	-	$\eta^2 = 4,39\%$ F = 26,89 $p < 0,001$	-
Д-Е	$\eta^2 = 2,79\%$ F = 6,21 $p < 0,01$	-	$\eta^2 = 3,32\%$ F = 6,77 $p < 0,01$	-
В-Г	$\eta^2 = 1,45\%$ F = 3,87 $p < 0,05$	$\eta^2 = 1,04\%$ F = 7,4 $p < 0,001$	$\eta^2 = 1,50\%$ F = 26,86 $p < 0,001$	-
А-Б-Г	$\eta^2 = 1,23\%$ F = 6,54 $p < 0,05$	$\eta^2 = 0,53\%$ F = 7,6 $p < 0,01$	$\eta^2 = 10,82\%$ F = 132,32 $p < 0,001$	$\eta^2 = 2,83\%$ F = 11,16 $p < 0,001$
А-Б-Е	-	-	$\eta^2 = 0,75\%$ F = 4,58 $p < 0,05$	-
А-Г-Е	-	$\eta^2 = 1,01\%$ F = 7,20 $p < 0,001$	$\eta^2 = 8,50\%$ F = 51,99 $p < 0,001$	-
Б-Г-Е	-	-	$\eta^2 = 1,84\%$ F = 11,24 $p < 0,001$	-
А-Д-Е	-	-	-	$\eta^2 = 4,07\%$ F = 7,28 $p < 0,001$

Примечание. η^2 – степень влияния фактора; F – коэффициент; p – уровень значимости различий; факторы: А – видовая принадлежность; Б – пол; В – масса тела особей; Г – локация отлова; Д – репродуктивная стратегия особей; Е – стадия популяционного цикла; А-Б, А-В, Б-В, А-Г, Г-Е, А-Е, Б-Е, Д-Е, А-Б-Г, А-Б-Е, А-Г-Е, Б-Г-Е, А-Д-Е – совместное действие факторов; представлено только достоверное влияние факторов по данным дисперсионного анализа.

Note. η^2 – degree of the factor influence; F – coefficient; p – level of the differences significance; factors: А – species; Б – sex; В – body weight of individuals; Г – capture location; Д – reproductive strategy of individuals; Е – stage of the population cycle; А-Б, А-В, Б-В, А-Г, Г-Е, А-Е, Б-Е, Д-Е, А-Б-Г, А-Б-Е, А-Г-Е, Б-Г-Е, А-Д-Е – combined effect of the factors; the table provides only significant influences of the factors according to the data of analysis of variance.

уровень гематокрита ($p = 0,001$ при $U = 655$), диаметр эритроцитов ($p = 0,001$ при $U = 948,50$), средний объем эритроцитов ($p = 0,001$ при $U = 909$), достоверно выше по сравнению с самками (рис. 1). При этом средняя концентрация гемоглобина в эритроците, напротив, выше у самок ($p < 0,004$ при $U = 683$). На территории заповедника у самцов достоверно выше содержание гемоглобина ($U = 39,50$; $Z = 7,95$; $p = 0,001$), цветной показатель ($U = 737$; $Z = 2,50$; $p = 0,012$), среднее содержание гемоглобина в эритроците ($U = 382$; $Z = 5,27$; $p < 0,001$) и средняя концентрация гемоглобина в эритроците ($U = 683$; $Z = 2,92$; $p < 0,004$). В то время как диаметр эритроцитов, напротив, выше у самок ($U = 736,5$; $Z = -2,50$; $p = 0,012$). Поскольку в основе изменчивости показателей «красной» крови лежит энергетический механизм [Калабухов, 1969], следует предположить, что высокая кислородная емкость крови у самцов обусловлена повышенной их активностью и подверженностью влиянию различных факторов по сравнению с самками в период исследования [Геодакян, 1974; Грищенко, 2002].

Межпопуляционные достоверные различия грызунов установлены для шести исследуемых признаков. Значения таких показателей, как количество эритроцитов ($U = 1640,5$; $Z = 5,24$; $p = 0,001$), содержание гемоглобина ($U = 1889,5$; $Z = 4,39$; $p = 0,001$), диаметр эритроцитов ($U = 2109,5$; $Z = 3,64$; $p = 0,001$) и средняя концентрация гемоглобина в эритроците ($U = 1872$; $Z = 4,45$; $p = 0,001$), значимо выше у грызунов, обитающих на территории заповедника. Средний объем эритроцитов ($U = 1354$; $Z = -6,22$; $p = 0,001$) и среднее содержание гемоглобина в эритроците ($U = 2347,5$; $Z = -2,82$; $p = 0,005$), напротив, достоверно выше у грызунов, обитающих на территории Костромского лесничества. Уменьшение количества эритроцитов в крови грызунов при высоком их насыщении гемоглобином является одним из механизмов повышения кислородной емкости крови для обеспечения кислородного запроса рыжей полевки в условиях ОПХ «Минское» [Скоркина, 2003; Емкужева, 2013; Емкужева и др., 2021; Волошан и др., 2023].

Аналогичный анализ гематологических параметров проведен для субдоминантного вида цикломорфных грызунов Кологривского и Костромского района Костромской области – малой лесной мыши (рис. 2). Установлено, что на территории опытно-производственного хозяйства такие показатели, как количество эритроцитов ($U = 130$; $Z = -2,94$; $p = 0,003$), уровень гематокрита ($U = 81$; $Z = -4,02$; $p = 0,001$) и диаметр эритроцитов ($U = 133,5$; $Z = -2,87$;

$p = 0,004$), достоверно выше у самок популяции по сравнению с самцами. В данном случае высокий уровень гематокрита у самок по сравнению с самцами обусловлен повышением количества и объема эритроцитов [Емкужева, 2013]. Цветной показатель ($U = 140,5$; $Z = 2,71$; $p = 0,007$), среднее содержание гемоглобина в эритроците ($U = 140,5$; $Z = 2,71$; $p = 0,007$) и средняя концентрация гемоглобина в эритроците ($U = 90$; $Z = 3,82$; $p = 0,001$), напротив, выше у самцов по сравнению с самками, которые обеспечивают большую кислородную емкость крови. На территории же Кологривского заповедника у самцов достоверно выше уровень гематокрита ($U = 111$; $Z = 4,26$; $p = 0,001$), а также средний объем эритроцитов ($U = 175$; $Z = 3,12$; $p = 0,002$), в то время как средняя концентрация гемоглобина в эритроците ($U = 92$; $Z = -4,60$; $p = 0,001$) выше у самок. По остальным приведенным признакам достоверных различий не установлено.

Межпопуляционные достоверные различия у малой лесной мыши установлены для 7 признаков из 8 исследуемых. У грызунов, обитающих на территории биосферного резервата, количество эритроцитов в крови ($U = 20$; $Z = 8,41$; $p = 0,001$), содержание гемоглобина ($U = 644,5$; $Z = 4,03$; $p = 0,001$) и уровень гематокрита ($U = 71$; $Z = 8,05$; $p = 0,001$) достоверно выше по сравнению с особями, обитающими на территории ОПХ «Минское». Цветной показатель, диаметр эритроцитов, среднее содержание гемоглобина в эритроците и средняя концентрация гемоглобина в эритроците, напротив, достоверно выше у мышевидных грызунов на территории лесничества ($p < 0,001$).

В связи с достоверными видовыми различиями показателей крови у грызунов ($p < 0,05$) корреляции рассчитывались отдельно для каждого вида.

Цветной показатель, средний объем эритроцитов, среднее содержание и концентрация гемоглобина в эритроцитах при оценке сопряженности не брались в учет, так как зависят от указанных выше показателей системы «красной» крови.

Установлены достоверные корреляционные связи показателей системы «красной» крови (количество эритроцитов, содержание гемоглобина, уровень гематокрита, диаметр эритроцитов) грызунов с полом, годом исследований, локацией отлова, долей лимфоцитов и нейтрофилов в крови, массой тела особей, индексом селезенки, репродуктивной стратегией грызунов, плотностью популяции и стадией популяционного цикла (рис. 3 и 4).

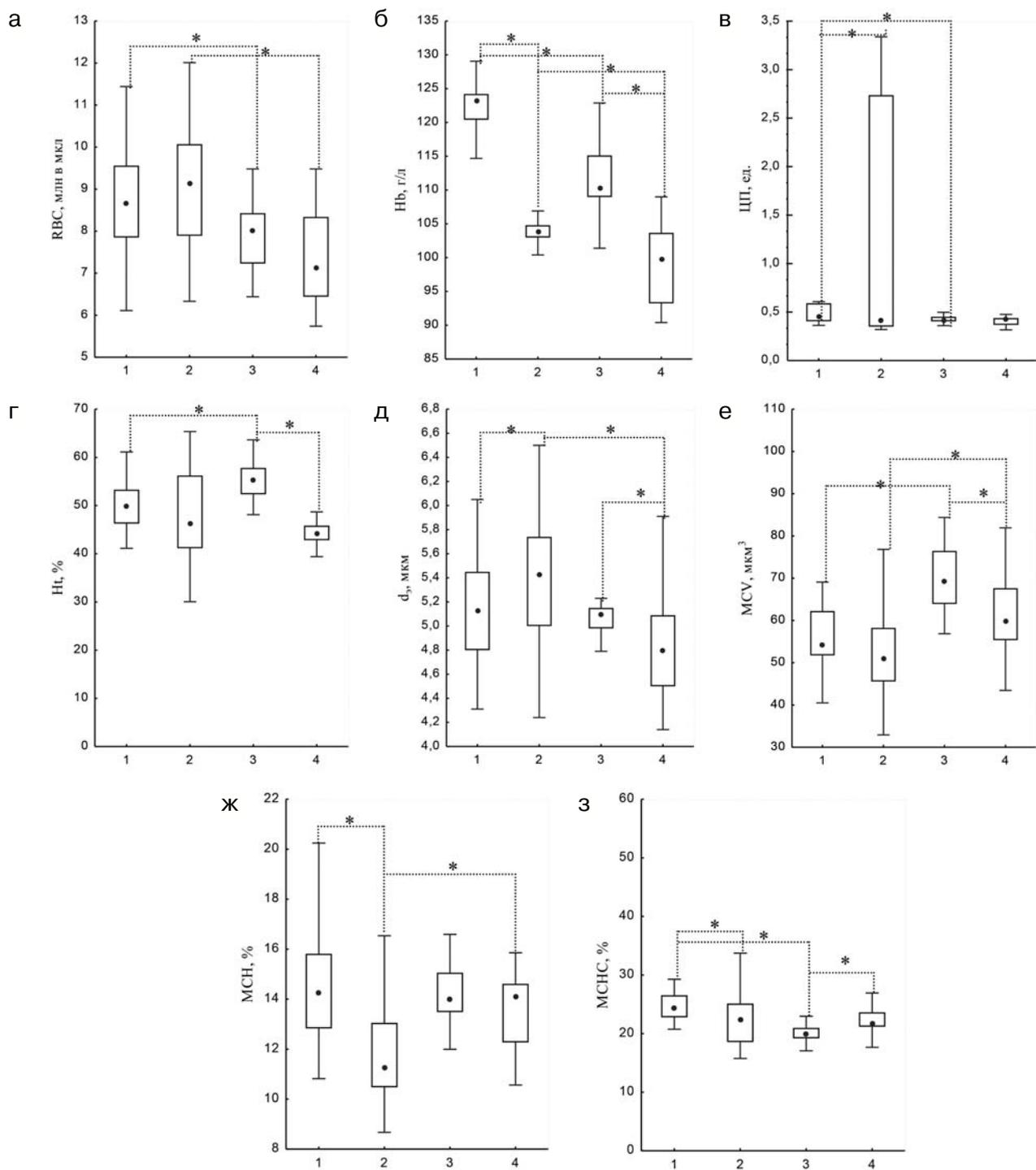


Рис. 1. Значения параметров «красной» крови самцов и самок рыжей полевки на сопредельных территориях Костромской области.

Здесь и на рис. 2: 1, 2 – самцы и самки на территории заповедника; 3, 4 – самцы и самки на территории лесничества; а – количество эритроцитов; б – гемоглобин; в – цветной показатель; г – гематокрит; д – диаметр эритроцитов; е – средний объем эритроцитов; ж – среднее содержание гемоглобина в эритроците; з – средняя концентрация гемоглобина в эритроците; точка – медиана; вертикальная черта – пределы колебаний; \square – 25%–75% кватили; * – достоверные различия ($p < 0,05$), критерий Манна – Уитни

Fig. 1. Values of the parameters of the «red» blood of male and female red voles in the adjacent territories of the Kostroma Region.

Here and in Fig. 2: 1, 2 – males and females on the territory of the reserve; 3, 4 – males and females on the territory of the forestry; а – red blood cells; б – hemoglobin; в – color indicator; г – hematocrit; д – erythrocyte diameter; е – average volume of red blood cells; ж – mean hemoglobin concentration; з – mean corpuscular hemoglobin concentration; dot – median; vertical line – limits of fluctuations; \square – 25%–75% quartiles; * – significant differences ($p < 0.05$), Mann – Whitney U test

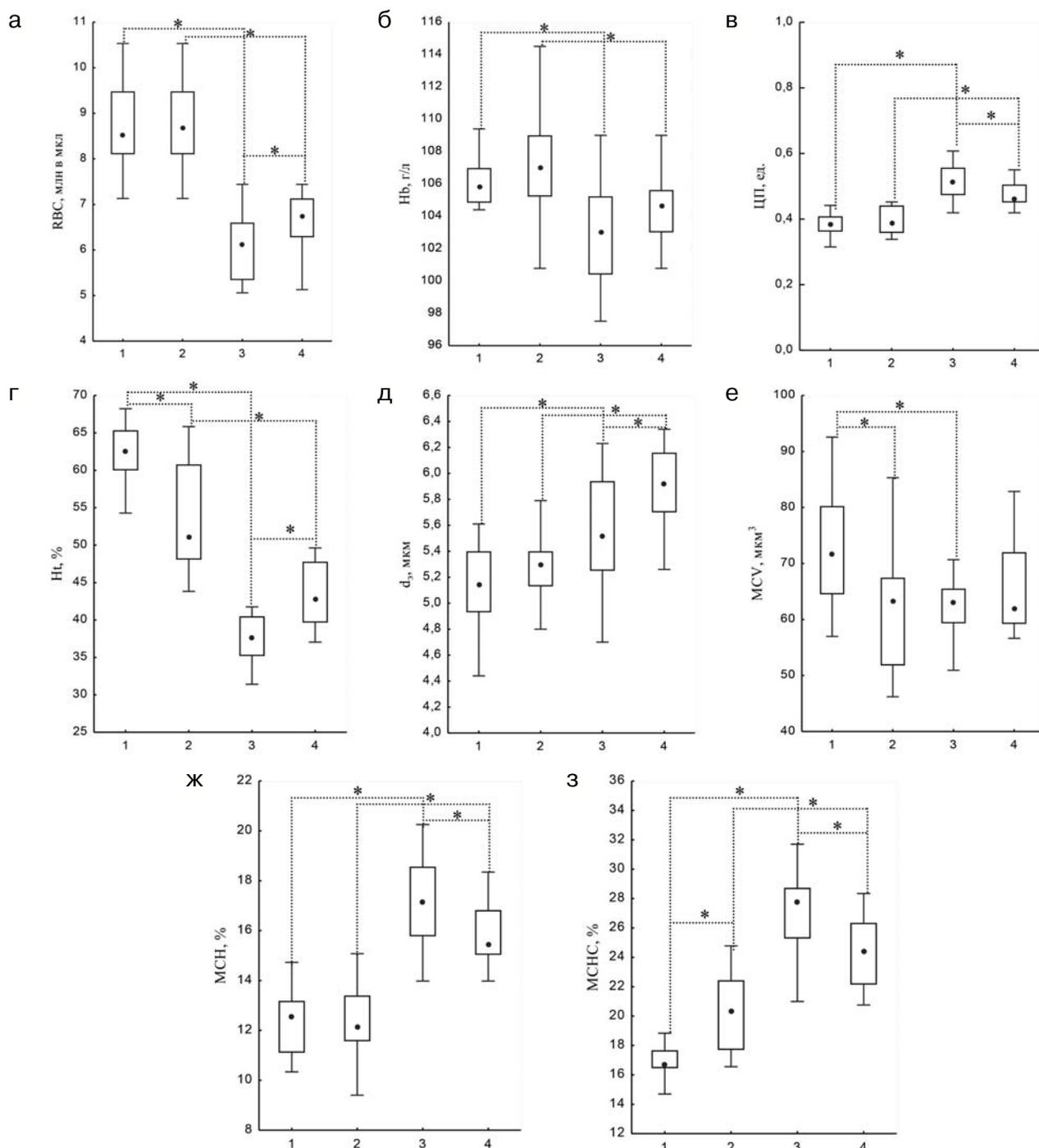
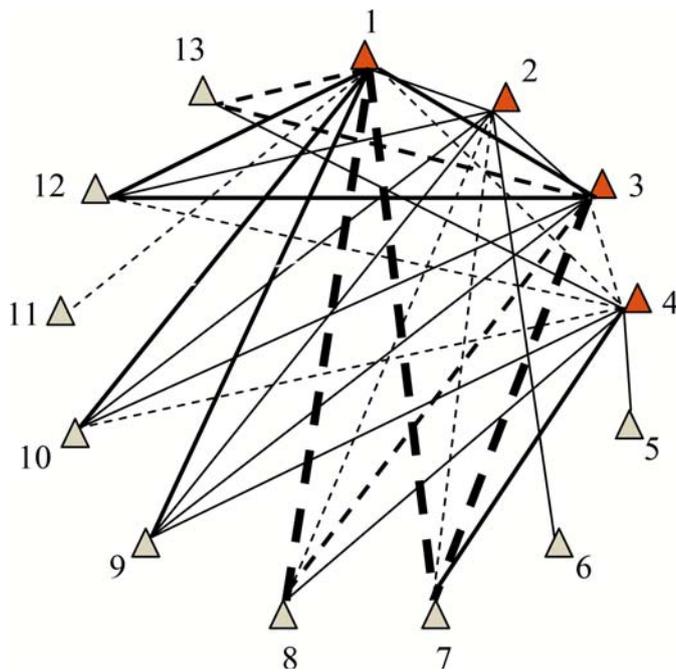


Рис. 2. Значения параметров «красной» крови самцов и самок малой лесной мыши на сопредельных территориях Костромской области

Fig. 2. Values of the parameters of the «red» blood of male and female lesser forest mice in the adjacent territories of the Kostroma Region

При оценке степени сопряженности показателей системы «красной» крови между собой установлено высокое количество зависимостей. Так, отмечено наличие прямой корреляционной связи содержания гемоглобина и уровня гематокрита в крови от количества эритроцитов (для рыжей полевки коэффициенты

корреляции Спирмена равны 0,26 и 0,21 соответственно, для малой лесной мыши – 0,39 и 0,70). Зависимость данных показателей от диаметра эритроцитов для рыжей полевки прямая (коэффициенты корреляции равны 0,19 и 0,33 соответственно), для малой лесной мыши – обратная ($r_s = -0,09$ и $-0,43$).



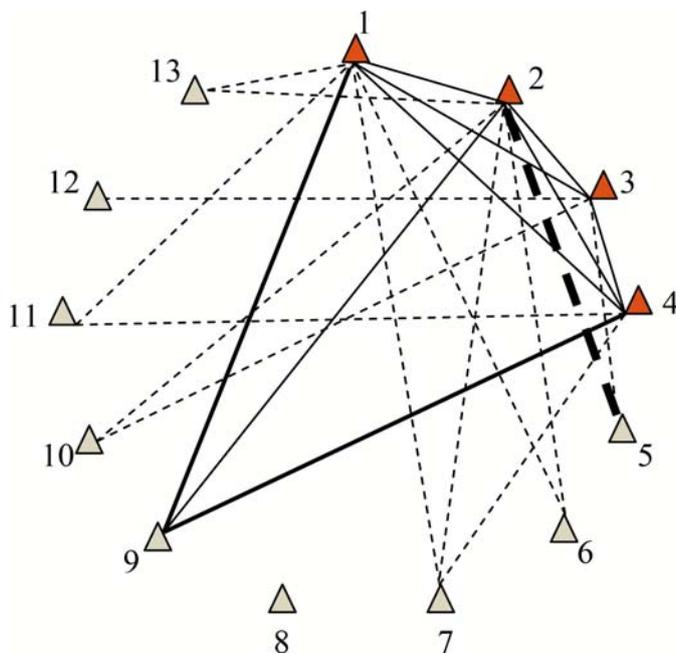
- 1 – Количество эритроцитов / Red blood cells
- 2 – Содержание гемоглобина в крови / Hemoglobin content in the blood
- 3 – Уровень гематокрита в крови / Hematocrit level in the blood
- 4 – Диаметр эритроцитов / Erythrocyte diameter
- 5 – Пол / Sex
- 6 – Год исследований / Year of research
- 7 – Локация отлова / Capture location
- 8 – Соотношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам / Ratio of segmented neutrophils to lymphocytes
- 9 – Масса тела особей / Body weight of individuals
- 10 – Индекс селезенки / Spleen index
- 11 – Репродуктивная стратегия / Reproductive strategy
- 12 – Плотность популяции / Population density
- 13 – Стадия популяционного цикла / Stage of the population cycle

Рис. 3. Корреляция параметров «красной» крови рыжей полевки на сопредельных территориях Костромской области.

Здесь и на рис. 4: красные треугольники – показатели «красной» крови; серые треугольники – факторы. Сплошная линия – положительная корреляция; пунктирная линия – отрицательная корреляция. Толщина линии отражает силу связи – слабые ($|r_s| < 0,50$), средние ($0,50 < |r_s| < 0,75$) и сильные ($|r_s| > 0,75$). Отражены только значимые зависимости ($p < 0,05$)

Fig. 3. Correlation of the parameters of the «red» blood of the red vole in the adjacent territories of the Kostroma Region.

Here and in Fig. 4: red triangles – indicators of «red» blood; gray triangles – factors. The solid line is a positive correlation; the dotted line is a negative correlation. The line thickness reflects the strength of the connection – weak $|r_s| < 0.50$, medium ($0.50 < |r_s| < 0.75$) and strong ($|r_s| > 0.75$). Only significant dependencies are presented ($p < 0.05$)



- 1 – Количество эритроцитов / Red blood cells
- 2 – Содержание гемоглобина в крови / Hemoglobin content in the blood
- 3 – Уровень гематокрита в крови / Hematocrit level in the blood
- 4 – Диаметр эритроцитов / Erythrocyte diameter
- 5 – Пол / Sex
- 6 – Год исследований / Year of research
- 7 – Локация отлова / Capture location
- 8 – Соотношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам / Ratio of segmented neutrophils to lymphocytes
- 9 – Масса тела особей / Body weight of individuals
- 10 – Индекс селезенки / Spleen index
- 11 – Репродуктивная стратегия / Reproductive strategy
- 12 – Плотность популяции / Population density
- 13 – Стадия популяционного цикла / Stage of the population cycle

Рис. 4. Корреляция параметров «красной» крови малой лесной мыши на сопредельных территориях Костромской области

Fig. 4. Correlation of the parameters of the «red» blood of a small wood mouse in the adjacent territories of the Kostroma Region

Сопряженность содержания эритроцитов в крови и их диаметра представлена достоверной прямой корреляцией у рыжей полевки ($r_s = 0,57$) и обратной у малой лесной мыши ($r_s = -0,23$). Уменьшение доли «маленьких» эритроцитов у малой лесной мыши можно рассматривать как один из подходов к аэрации крови путем достижения более высокой степени насыщения клеток гемоглобином (коэффициент корреляции количества эритроцитов и среднего содержания гемоглобина в эритроците равен $-0,99$, диаметра эритроцитов и среднего содержания гемоглобина – $0,24$). Рыжая полевка демонстрирует иную стратегию достижения насыщения крови кислородом: у нее более мелкие эритроциты с более высоким содержанием гемоглобина ($r_s = -0,71$), при этом в периферической крови их меньше ($r_s = -0,85$).

В свою очередь, исследования, проведенные Н. А. Ореховой, Ю. А. Давыдовой и Г. Ю. Смирновым, выявили у полевок обратную корреляцию между количеством эритроцитов и их размером [Orekhova et al., 2022]. Расхождение результатов может быть связано с различием в половозрастной структуре выборок.

Так, установлена обратная корреляционная связь содержания гемоглобина в крови у рыжей полевки с полом ($r_s = -0,43$). При этом для малой лесной мыши данной корреляции между показателями не обнаружено. В работе [Kostelecka-Myrcha, 2002] при исследовании отношения количества гемоглобина к общей площади поверхности эритроцитов млекопитающих зависимости концентрации гемоглобина (Hb, %) от массы тела мелких млекопитающих не выявлено, в то время как настоящими исследованиями установлена достоверная слабая прямая корреляция данных показателей.

Данные литературы о влиянии пола на размеры эритроцитов у млекопитающих довольно противоречивы: одни исследователи указывают на их отсутствие [Sealander, 1965], другие отмечают более крупные клетки у самок по сравнению с самцами [Miller et al., 1961]. Настоящими исследованиями установлена достоверная корреляция диаметра эритроцитов и пола только у малой лесной мыши ($r_s = 0,27$), у рыжей полевки она не выявлена.

Кроме того, для популяции малой лесной мыши установлены сильные обратные корреляции количества эритроцитов и уровня гематокрита с местом отлова ($r_s = -0,85$ и $-0,81$ соответственно). Для полевки установлены слабые корреляционные связи ($|r_s| < 0,41$), при этом уровень гематокрита находится в прямой зависимости от локации отлова ($r_s = 0,12$).

Данный результат связан с различными метаболическими потребностями, в частности, с изменением у грызунов потребности переносить большое количество кислорода во время поиска кормов [Koteja, Weiner, 1993; McNab, 2008; Orekhova et al., 2022].

Для оценки наличия длительного стресса нами было рассмотрено соотношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам, увеличение которого обусловлено возможным увеличением частоты встреч особей друг с другом, усилением конкуренции за убежища и кормовые ресурсы, увеличением среди грызунов доли гельминтозов и инфекционных заболеваний [Климова, Сиротина, 2024].

В популяции малой лесной мыши установлены достоверные отрицательные корреляции содержания эритроцитов и уровня гематокрита в крови грызунов с показателем «отношение сегментоядерных нейтрофилов к лимфоцитам» ($r_s = -0,72$ и $-0,67$ соответственно), в то время как для рыжей полевки достоверных корреляций не выявлено. Сопряженность содержания эритроцитов и различных форм лейкоцитов подтверждают также исследования зарубежных авторов [Feldman et al., 2000; Stockham, Scott, 2002], которые установили, что длительный стресс не приводит к изменению содержания эритроцитов в крови грызунов, в то время как острые бактериальные инфекции, хронические бактериальные и протозойные инфекции, вирусы и протеобактерии приводят к снижению числа «красных» клеток, а выброс адреналина, напротив, к их повышению (в зависимости от вида).

Рядом авторов отмечаются высокие параметры эритроцитов преимущественно у половозрелых сеголеток и перезимовавших особей, что обусловлено более высокими энергетическими потребностями для роста и размножения данных групп [Orekhova, 2022; Patel et al., 2024]. В настоящей работе выявлена преимущественно обратная корреляционная связь рассматриваемых показателей системы «красной» крови со спецификой репродуктивной стратегии особей. Так, для доли эритроцитов коэффициенты корреляции составляют $-0,17$ (у рыжей полевки) и $-0,42$ (у малой лесной мыши).

При этом количество и диаметр эритроцитов в крови грызунов исследуемых видов находятся в прямой зависимости от массы тела особей (коэффициенты корреляции для данных показателей равны у рыжей полевки $0,68$ и $0,72$, у малой лесной мыши – $0,51$ и $0,23$ соответственно). Аналогичный результат получен при исследовании морфометрических параметров эритроцитов у некоторых видов отряда Rodentia А. Г. Кижиной с соавт. [2019].

Среди основных факторов, оказывающих влияние на размер эритроцитов, авторы отмечали размеры тела, местообитание и филогенетическое положение животных.

Заключение

Таким образом, количественные и качественные показатели системы «красной» крови грызунов видоспецифичны и могут выступать в качестве интегральных показателей состояния популяций, а их изменения демонстрируют процесс адаптации грызунов к постоянно изменяющимся условиям внешней среды. Проведенный многофакторный анализ позволил установить влияние физиологических (масса тела особей, пол, репродуктивная стратегия) и экологических (стадия популяционного цикла, локация отлова, наличие инфекций) факторов на количество эритроцитов в крови, содержание гемоглобина, уровень гематокрита, диаметр эритроцитов. Совместное действие представленных факторов на показатели системы «красной» крови в ряде случаев может превышать 10 %. Наиболее сильное влияние на характеристики «красной» крови оказывают особенности местообитания животных (локация отлова).

Настоящие исследования расширяют знания о роли факторов окружающей среды в дыхательной функции крови, их результаты могут быть полезны в экологическом мониторинге природных и антропогенно трансформированных экосистем, а также при изучении влияния антропогенных факторов на параметры кровеносной системы и состояние организмов и популяций в целом у мышевидных грызунов.

Литература

- Амиров Д. Р., Тамимдаров Б. Ф., Шагеева А. Р. Клиническая гематология животных: Учебное пособие. Казань: Центр информационных технологий КГАВМ, 2020. 134 с.
- Баврина А. П. Современные правила применения параметрических и непараметрических критериев в статистическом анализе медико-биологических данных // Медицинский альманах. 2021. Т. 1, № 66. С. 64–73.
- Боттаева З. Х. Сравнительная характеристика эритронов двух видов полевок в условиях субальпийского пояса терского варианта поясности на Центральном Кавказе // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 5. С. 30–35.
- Волошан О. А., Горшков Д. А., Петрова О. В., Иванов П. А., Никулина Д. М. Определение показателей крови лабораторных крыс с формированием регионального протокола для экспериментальных исследований // Астраханский медицинский журнал. 2023. Т. 18, № 2. С. 47–54. doi: 10.29039/1992-6499-2023-2-47-54
- Геодакян В. А. Дифференциальная смертность и нормы реакции мужского и женского пола. Онтогенетическая и филогенетическая пластичность // Журнал общей биологии. 1974. Т. 34, № 3. С. 376–385.
- Гржибовский А. М. Корреляционный анализ // Экология человека. 2008. № 9. С. 50–60.
- Грищенко А. Е. Особенности экологии рыжей полевки в северо-восточном Приладожье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 21 с.
- Гудова М. С., Берсекова З. А., Емжуева М. М., Боттаева З. Х., Чапаев А. Х., Дышекова Л. С. Популяционная изменчивость малой лесной мыши (Mammalia, Rodentia) в трех вариантах поясности Центрального и Западного Кавказа // Известия Самарского научного центра РАН. 2017. Т. 19, № 5. С. 48–50.
- Емжуева М. М. Сравнительный анализ адаптивных реакций системы крови и интерьерных признаков дикоживущих и синантропных грызунов семейства Muridae к условиям гор центральной части Северного Кавказа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2013. 20 с.
- Емжуева М. М., Темботова Ф. А., Берсекова З. А., Боттаева З. Х., Чапаев А. Х. Сезонная динамика системы красной крови малой лесной мыши (*Apodemus uralensis*) в горах Центрального Кавказа // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2021. Т. 57, № 5. С. 392–401. doi: 10.31857/S0044452921040033
- Емжуева М. М., Пузаченко А. Ю., Темботова Ф. А., Боттаева З. Х., Берсекова З. А., Чапаев А. Х. Разнообразие параметров системы красной крови у малой лесной и домовый мышей (Rodentia, Muridae) в Приэльбрусье: многомерный и информационный анализ // Известия РАН. Сер. биол. 2023. № 8. С. 69–83. doi: 10.31857/S1026347023600681
- Калабухов Н. И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю., Жигальский О. А. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Наука, 2008. 416 с.
- Кижина А. Г., Сергина С. Н., Узенбаева Л. Б., Илюха В. А., Печорина Э. Ф., Антонова Е. П., Якимова А. Е., Панченко Д. В. Морфометрические параметры эритроцитов у некоторых видов отряда Rodentia // Труды Карельского научного центра РАН. 2019. № 6. С. 123–132. doi: 10.17076/eb940
- Климова А. С., Сиротина М. В. Сравнительная характеристика популяционной организации *Myodes glareolus* Schreber и *Apodemus uralensis* Pallas на территории государственного природного заповедника «Кологривский лес» имени М. Г. Синицына // Самарский научный вестник. 2022. № 11(3). С. 69–78. doi: 10.55355/snvt2022113108
- Климова А. С., Сиротина М. В. Лейкоциты крови грызунов на территории заповедника «Кологривский лес» и Костромского лесничества // Трансформация экосистем. 2024. Т. 7, № 2. С. 189–207. doi: 10.23859/estr-231021
- Козинец Г. И., Высоцкий В. В., Захаров В. В., Оприщенко С. А., Погорелов В. М. Кровь и экология. М.: Практическая медицина, 2007. 432 с.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных: Учебное электронное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2017. 97 с.

Лабораторные методы исследования в клинике. Справочник / Ред. В. В. Меньшиков. М.: Медицина, 1987. 368 с.

Моисеева Т. А. Показатели белой крови рыжих полевок, обитающих на территории Северного Приладожья // Ученые записки Петрозаводского государственного университета. 2016. Т. 4, № 157. С. 76–77.

Оленев Г. В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115.

Оленев Г. В., Григоркина Е. Б. Метод морфофизиологических индикаторов и функционально-онтогенетический подход при решении экологических задач (на примере спленомагалии у грызунов) // Экология. 2019. № 2. С. 112–124. doi: 10.1134/S0367059719020082

Полозюк О. Н., Ушакова Т. М. Гематология: Учебное пособие. Персиановский: Донской ГАУ, 2019. 159 с.

Риган В., Сандерс Т., Деникола Д. Атлас ветеринарной гематологии. М.: Аквариум ЛТД, 2000. 136 с.

Сабанова Р. К. Сезонные изменения гематологических показателей у грызунов, отражающие их адаптационные возможности // Сельскохозяйственная биология. 2008. Т. 43, № 4. С. 117–119.

Сабанова Р. К. Изменчивость гематологических параметров лесной мыши в зависимости от среды обитания // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Сер. Естественные науки. 2010. № 2(156). С. 104–106.

Скоркина М. Ю. Компенсаторно-приспособительные реакции системы эритрона у птиц при стрессовых воздействиях: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Белгород, 2003. 20 с.

Сорокина А. В., Алексеева С. В., Еремина Н. В., Дурнев А. Д. Опыт проведения клинико-лабораторных исследований в доклинической оценке безопасности лекарств (ч. 1: Гематологические исследования) // Ведомости Научного центра экспертизы средств медицинского применения. 2019. Т. 9, № 3. С. 197–206. doi: 10.30895/1991-2919-2019-9-3-197-206

Тарахтий Э. А., Давыдова Ю. А. Сезонная изменчивость показателей системы крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) разного репродуктивного состояния // Известия РАН. Сер. биол. 2007. № 1. С. 14–25.

Тарахтий Э. А., Давыдова Ю. А., Кшнясев И. А. Межгодовая изменчивость показателей системы крови флуктуирующей популяции европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) // Известия РАН. Сер. биол. 2007. № 6. С. 755–764.

Тарахтий Э. А., Сумин М. Н., Давыдова Ю. А. Изменчивость показателей «красной» крови рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) в зависимости от сезона и репродуктивного состояния особей // Успехи современной биологии. 2009. Т. 129, № 2. С. 191–197.

Тарахтий Э. А., Жигальский О. А. Исследование системы крови мелких млекопитающих, обитающих на территориях с низкой плотностью радиационного

загрязнения // Успехи современной биологии. 2014. Т. 134. № 4. С. 424–432.

Унгурияну Т. Н., Гржибовский А. М. Сравнение трех и более независимых групп с использованием непараметрического критерия Краскела – Уоллиса в программе STATA // Экология человека. 2014. Т. 24. № 6. С. 55–58. doi: 10.17816/humeco17232

Усманов Р. Р. Статистическая обработка данных агрономических исследований в программе «Statistica»: учебно-методическое пособие. М.: РГАУ – МСХА имени К. А. Тимирязева, 2020. 177 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1968. 378 с.

Шефтель Б. И. Методы учета численности мелких млекопитающих // Экология. 2018. Т. 3, № 3. С. 1–21. doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

Beldomenico P. M., Telfer S., Gebert St., Lukomski L., Bennett M., Begon M. The dynamics of health in wild field vole populations: a haematological perspective // Journal of Animal Ecology. 2008. Vol. 77, no. 5. P. 984–997. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01413.x

Brown T. J., Hammers M., Taylor M., Dugdale H. L., Komdeur J., Richardson D. S. Hematocrit, age, and survival in a wild vertebrate population // Ecol. Evol. 2021. Vol. 11, no. 1. P. 214–226. doi: 10.1002/ece3.7015

Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists // Funct. Ecol. 2008. Vol. 22, no. 5. P. 760–772. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x

Diehl K., Morton D., Pfister R., Rabemampianina Y., Smith D., Vidal J., Vorstenbosch C. Good practice guide to the administration of substances and removal of blood, including routes and volumes // J. Appl. Toxicol. 2001. Vol. 21, no. 1. P. 15–23. doi: 10.1002/jat.727

Feldman B. F., Zinkl J. G., Jain N. C. Schalm's veterinary hematology. Philadelphia: Lippincot, 2000. 1344 p.

Goodman R. M., Heah T. P. Temperature-induced plasticity at cellular and organismal levels in the lizard *Anolis carolinensis* // Integr. Zool. 2010. Vol. 5. P. 208–217. doi: 10.1111/j.1749-4877.2010.00206.x

Huitu O., Jokinen I., Korpimäki E., Koskela E., Mappes T. Phase dependence in winter physiological condition of cyclic voles // Oikos. 2007. Vol. 116, no. 4. P. 565–577. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15488.x

Kizhina A. G., Kalinina S. N., Uzenbaeva L. B., Panchenko D. V., Lapinski St., Ilyukha V. A., Pechorina E. F., Fokina V. O. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in Rodentia species // Russian Journal of Theriology. 2020. Vol. 19, no. 2. P. 161–171. doi: 10.15298/rusjtheriol.19.2.06

Kostelecka-Myrcha A. Regularities of variations of the hematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals // Acta Theriol. 1973. Vol. 18. P. 1–6. doi: 10.4098/AT.ARCH.73-1

Kostelecka-Myrcha A. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals // Acta Theriol. 2002. Vol. 47. P. 209–220. doi: 10.1007/BF03192488

Koteja P., Weiner J. Mice, voles and hamsters: Metabolic rates and adaptive strategies in muroid rodents // Oikos. 1993. Vol. 66, no. 3. P. 505–514.

Kusumoto K. Humoral immune response of overwintered gray red-backed voles (*Myodes rufocanus bedfordiae*) under cold stress in spring // Bulletin of the Faculty of Agriculture, Saga University. 2015. Vol. 100. P. 15–26.

McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR // Comp. Biochem. Physiol. A. 2008. Vol. 151, no. 1. P. 5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008

Miller E. R., Ullrey D. E., Ackermann I., Schmidt D. A., Luecke R. W., Hoefler J. A. Swine hematology from birth to maturity. II. Erythrocyte population, size and hemoglobin concentration // J. Anim. Sci. 1961. Vol. 20, no. 4. P. 890–897. doi: 10.2527/jas1961.204890x

Orekhova N. A. Hematological indicators in pygmy wood mouse *Apodemus uralensis* (Muridae, Rodentia) populations as markers of the environmental radiation exposure: East Urals radioactive trace (Russia) // Environ. Sci. Pollut. Res. 2018. Vol. 25, no. 16. P. 16144–16166. doi: 10.1007/s11356-018-1787-7

Orekhova N. A., Davydova Y. A., Smirnov G. Yu. A discriminating ability of haematological indicators: a comparative blood test of sympatric rodent species (*Myodes glareolus*, *Myodes rutilus* and *Craseomys rufocanus*) // Russian Journal of Theriology. 2022. Vol. 21, no. 1. P. 24–37. doi: 10.15298/rusjtheriol.21.1.03

Patel S., Patel S., Kotadiya A., Patel S., Shrimali B., Joshi N., Patel T., Trivedi H., Patel J., Joharapurkar A., Jain M. Age-related changes in hematological and biochemical profiles of *Wistar rats* // Lab. Anim. Res. 2024. Vol. 40, no. 7. P. 1–12. doi: 10.1186/s42826-024-00194-7

Ruiz G., Rosenmann M., Cortes A. Thermal acclimation and seasonal variations of erythrocyte size in the Andean mouse *Phyllotis xanthopygus rupestris* // Comp. Biochem. Physiol. A: Molecular and Integrative Physiology. 2004. Vol. 139. P. 405–409. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.03.003

Sealander J. A. The influence of body size, season, sex, age and other factors upon some blood parameters in small mammals // J. Mammal. 1965. Vol. 45, no. 4. P. 598–616. doi: 10.2307/1377331

Stockham S., Scott M. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Iowa: State Press, 2002. 610 p.

Tete N., Afonso E., Bouguerra G., Scheiffler R. Blood parameters as biomarkers of cadmium and lead exposure and effects in wild wood mice (*Apodemus sylvaticus*) living along a pollution gradient // Chemosphere. 2015. Vol. 138. P. 940–946. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.12.031

Thieml H. K., Diem H., Haferlach T. Color Atlas of Hematology. Germany: Thieme, Stuttgart, 2004. 198 p.

Williams B. K., Nichols J. D., Conroy M. J. Analysis and management of animal populations. San Francisco: Acad. Press, 2002. 817 p.

References

Amirov D. R., Tamimdarov B. F., Shageeva A. R. Clinical hematology of animals: A textbook. Kazan': Tsentri informatsionnykh tekhnologii KGAVM; 2020. 134 p. (In Russ.)

Bavrina A. P. Modern rules for the use of parametric and nonparametric tools in the statistical analysis of

biomedical data. *Meditsinskii al'manakh = Medical Almanac*. 2021;1(66):64–73. (In Russ.)

Beldomenico P. M., Teffer S., Gebert St., Lukomski L., Bennett M., Begon M. The dynamics of health in wild field vole populations: a haematological perspective. *Journal of Animal Ecology*. 2008;77(5):984–997. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01413.x

Bottaeva Z. Kh. Comparative characteristic of eritron of two species of vole under the conditions of the subalpine zone of the tersky variant of zonality in the Central Caucasus. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN = Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(5):30–35. (In Russ.)

Brown T. J., Hammers M., Taylor M., Dugdale H. L., Komdeur J., Richardson D. S. Hematocrit, age, and survival in a wild vertebrate population. *Ecol. Evol.* 2021;11(1):214–226. doi: 10.1002/ece3.7015

Davis A. K., Maney D. L., Maerz J. C. The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: a review for ecologists. *Funct. Ecol.* 2008;22(5):760–772. doi: 10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x

Diehl K., Morton D., Pfister R., Rabemampianina Y., Smith D., Vidal J., Vorstenbosch C. Good practice guide to the administration of substances and removal of blood, including routes and volumes. *J. Appl. Toxicol.* 2001;21(1):15–23. doi: 10.1002/jat.727

Emkuzheva M. M. Comparative analysis of adaptive reactions of the blood system and interior features of wild-living and synanthropic rodents of the family Muridae to the conditions of the mountains of the central part of the North Caucasus: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Saratov; 2013. 20 p. (In Russ.)

Emkuzheva M. M., Tembotova F. A., Bersekova Z. A., Bottaeva Z. Kh., Chapaev A. Kh. Seasonal dynamics of erythropoiesis in the pygmy wood mouse (*Apodemus uralensis*) of the Central Caucasus mountains. *Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii = Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*. 2021;57(5):392–401. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044452921040033

Emkuzheva M. M., Puzachenko A. Iu., Tembotova F. A., Bottaeva Z. Kh., Bersekova Z. A., Chapaev A. Kh. Diversity of the red blood parameters system in the pigmy field mouse and the house mouse (Rodentia, Muridae) in the Elbrus region: multivariate and information analyses. *Izvestiya RAN. Ser. biol. = Biology Bulletin*. 2023;8:69–83. (In Russ.). doi: 10.31857/S1026347023600681

Feldman B. F., Zinkl J. G., Jain N. C. Schalm's veterinary hematology. Philadelphia: Lippincott; 2000. 1344 p.

Geodakian V. A. Differential mortality and reaction norm of males and females. Ontogenetic and phylogenetic plasticity. *Zhurnal obshchei biologii = Journal of General Biology*. 1974;35(3):376–385. (In Russ.)

Goodman R. M., Heah T. P. Temperature-induced plasticity at cellular and organismal levels in the lizard *Anolis carolinensis*. *Integrative Zoology*. 2010;5:208–217. doi: 10.1111/j.1749-4877.2010.00206.x

Grishchenko A. E. Features of the ecology of the red vole in the northeastern Ladoga region: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Petrozavodsk; 2002. 21 p. (In Russ.)

Grijbovski A. M. Correlation analysis. *Ekologiya che-loveka = Human Ecology*. 2008;9:50–60. (In Russ.)

- Gudova M. S., Bersekova Z. A., Emkuzheva M. M., Bottaeva Z. Kh., Chapaev A. Kh., Dyshekova L. S. Population variation of *Apodemus uralensis* (Mammalia, Rodentia) in three variants of vertical zonation in the Central and Western Caucasus. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk = Izvestiya of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2017;19(5):48–50. (In Russ.)
- Huitu O., Jokinen I., Korpimäki E., Koskela E., Mappes T. Phase dependence in winter physiological condition of cyclic voles. *Oikos*. 2007;116(4):565–577. doi: 10.1111/j.0030-1299.2007.15488.x
- Kalabukhov N. I. Periodic (seasonal and annual) changes in the body of rodents, their causes and consequences. Leningrad: Nauka; 1969. 249 p. (In Russ.)
- Karaseva E. V., Telitsyna A. Iu., Zhigal'skii O. A. The methods of studying rodents in the wild nature. Moscow: Nauka; 2008. 416 p. (In Russ.)
- Kizhina A. G., Kalinina S. N., Uzenbaeva L. B., Panchenko D. V., Lapinski St., Ilyukha V. A., Pechorina E. F., Fokina V. O. Comparative study of erythrocyte morphology and size in relation to ecophysiological adaptations in Rodentia species. *Russian Journal of Theriology*. 2020;19(2):161–171. doi: 10.15298/rusjtheriol.19.2.06
- Kizhina A. G., Sergina S. N., Uzenbaeva L. B., Ilyukha V. A., Pechorina E. F., Antonova E. P., Iakimova A. E., Panchenko D. V. Morphometric parameters of erythrocytes in several Rodentia species. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2019;6:123–132. (In Russ.). doi: 10.17076/eb940
- Klimova A. S., Sirotnina M. V. Comparative characteristics of the population organization of *Myodes glareolus* Schreber and *Apodemus uralensis* Pallas on the territory of the Kologrivsky Forest State Nature Reserve named after M. G. Sinitsyn. *Samarskii nauchnyi vestnik = Samara Journal of Science*. 2022;11(3):69–78. (In Russ.). doi: 10.55355/snv2022113108
- Klimova A. S., Sirotnina M. V. White blood cells of rodents in the territory of the Kologrivsky Forest Reserve and Kostroma Forestry. *Transformatsiya ekosistem = Ecosystem Transformation*. 2024;7(2): 189–207. (In Russ.). doi: 10.23859/estr-231021
- Korosov A. V., Gorbach V. V. Computer processing of biological data: An electronic textbook. Petrozavodsk: PetrGU; 2017. 97 p. (In Russ.)
- Kostelecka-Myrcha A. Regularities of variations of the hematological values characterizing the respiratory function of blood in mammals. *Acta Theriologica*. 1973;18:1–6. doi: 10.4098/AT.ARCH.73-1
- Kostelecka-Myrcha A. The ratio of amount of haemoglobin to total surface area of erythrocytes in mammals. *Acta Theriologica*. 2002;47:209–220. doi: 10.1007/BF03192488
- Koteja P., Weiner J. Mice, voles and hamsters: Metabolic rates and adaptive strategies in murid rodents. *Oikos*. 1993;66(3):505–514.
- Kozinets G. I., Vysotskii V. V., Zakharov V. V., Oprishchenko S. A., Pogorelov V. M. Blood and ecology. Moscow: Prakticheskaja meditsina; 2007. 432 p. (In Russ.)
- Kusumoto K. Humoral immune response of overwintered gray red-backed voles (*Myodes rufocanus* bedfordiae) under cold stress in spring. *Bulletin of the Faculty of Agriculture, Saga University*. 2015;100:15–26.
- Men'shikov V. V. (ed.). Laboratory research methods in the clinic. Guide. Moscow: Meditsina; 1987. 368 p. (In Russ.)
- McNab B. K. An analysis of the factors that influence the level and scaling of mammalian BMR. *Comp. Biochem. Physiol. A*. 2008;151(1):5–28. doi: 10.1016/j.cbpa.2008.05.008
- Miller E. R., Ullrey D. E., Ackermann I., Schmidt D. A., Luecke R. W., Hofer J. A. Swine hematology from birth to maturity. II. Erythrocyte population, size and hemoglobin concentration. *J. Anim. Sci.* 1961;20(4):890–897. doi: 10.2527/jas1961.204890x
- Moiseeva T. A. White blood indicators in red voles, inhabiting the Northern Ladoga region. *Uchenye zapiski Petrozavodskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Petrozavodsk State University*. 2016;4(157):76–77. (In Russ.)
- Olenev G. V. Determining the age of cyclomorphic rodents: functional-ontogenetic determination, ecological aspects. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2009;2:103–115. (In Russ.)
- Olenev G. V., Grigorkina E. B. The method of morphophysiological indicators and functional-ontogenetic approach to solving ecological problems (based on the example of splenomegaly in rodents). *Ekologiya = Russian Journal of Ecology*. 2019;2:112–124. (In Russ.). doi: 10.1134/S0367059719020082
- Orehova N. A. Hematological indicators in pygmy wood mouse *Apodemus uralensis* (Muridae, Rodentia) populations as markers of the environmental radiation exposure: East Urals radioactive trace (Russia). *Environ. Sci. Pollut. Res.* 2018;25(16):16144–16166. doi: 10.1007/s11356-018-1787-7
- Orehova N. A., Davydova Y. A., Smirnov G. Yu. A discriminating ability of haematological indicators: a comparative blood test of sympatric rodent species (*Myodes glareolus*, *Myodes rutilus* and *Craseomys rufocanus*). *Russian Journal of Theriology*. 2022;21(1): 24–37. doi: 10.15298/rusjtheriol.21.1.03
- Patel S., Patel S., Kotadiya A., Patel S., Shrimali B., Joshi N., Patel T., Trivedi H., Patel J., Joharapurkar A., Jain M. Age-related changes in hematological and biochemical profiles of Wistar rats. *Lab. Anim. Res.* 2024;40(7):1–12. doi: 10.1186/s42826-024-00194-7
- Polozhiuk O. N., Ushakova T. M. Hematology: a textbook. Persianovskii: Donskoi GAU, 2019. 159 p. (In Russ.)
- Rigan V., Sanders T., Denikola D. Veterinary hematology: Atlas of common domestic species. London: Manson; 1998. 136 p.
- Ruiz G., Rosenmann M., Cortes A. Thermal acclimation and seasonal variations of erythrocyte size in the Andean mouse *Phyllotis xanthopygus rupestris*. *Comp. Biochem. Physiol. A: Molecular and Integrative Physiology*. 2004;139:405–409. doi: 10.1016/j.cbpb.2004.03.003
- Sabanova R. K. Seasonal changes in rodent hematologic parameters reflecting their adaptive ability. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 2008;43(4):117–119. (In Russ.)
- Sabanova R. K. Variability of hematological parameters of the wood mouse depending on the habitat.

Izvestiya vuzov. Severo-Kavkazskii region. Ser. Estestvennyye nauki = Bulletin of Higher Education Institutes. North Caucasus Region. Natural Sciences. 2010;2(156): 104–106. (In Russ.)

Sealander J. A. The influence of body size, season, sex, age and other factors upon some blood parameters in small mammals. *J. Mammal.* 1965;45(4):598–616. doi: 10.2307/1377331

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. N. The method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk: Ural. fil. AN SSSR; 1968. 378 p. (In Russ.)

Sheftel' B. I. Methods for estimating the abundance of small mammals. *Ekologiya = Russian Journal of Ecology.* 2018;3(3):1–21. (In Russ.) doi: 10.21685/2500-0578-2018-3-4

Skorkina M. Y. Compensatory and adaptive reactions of the erythron system in birds under stress: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Belgorod; 2003. 20 p. (In Russ.)

Sorokina A. V., Alekseeva S. V., Eremina N. V., Durnev A. D. Summary of clinical laboratory studies performed during preclinical safety evaluation of medicinal products (Part I: Haematological studies). *Vedomosti Nauchnogo tsentra ekspertizy sredstv meditsinskogo primeneniya = The Bulletin of the Scientific Centre for Expert Evaluation of Medicinal Products.* 2019;9(3):197–206. (In Russ.). doi: 10.30895/1991-2919-2019-9-3-197-206

Stockham S., Scott M. Fundamentals of veterinary clinical pathology. Iowa: State Press; 2002. 610 p.

Tarakhtii E. A., Davydova Iu. A. Seasonal variation in hematological indices in bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in different reproductive states. *Biology Bulletin.* 2007;34(1):9–19. doi: 10.1134/S1062359007010025

Tarakhtii E. A., Davydova Iu. A., Kshniasev I. A. Annual variation in hematological indices in a fluctuating population of bank vole (*Clethrionomys glareolus*).

Biology Bulletin. 2007;34(6):635–643. doi: 10.1134/S1062359007060155

Tarakhtii E. A., Sumin M. N., Davydova Iu. A. Variability of the indicators of the “red” blood of the red vole (*Clethrionomys glareolus*) depending on the season and the reproductive state of individuals. *Uspekhi sovremennoi biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2009;129(2): 191–197. (In Russ.)

Tarakhtii E. A., Zhigal'skii O. A. Investigation of the blood system in small mammals from terrains with low radioactive pollution. *Uspekhi sovremennoi biologii = Biology Bulletin Reviews.* 2014;134(4):424–432. (In Russ.)

Tete N., Afonso E., Bouguerra G., Scheifler R. Blood parameters as biomarkers of cadmium and lead exposure and effects in wild wood mice (*Apodemus sylvaticus*) living along a pollution gradient. *Chemosphere.* 2015;138:940–946. doi: 10.1016/j.chemosphere.2014.12.031

Theml H. K., Diem H., Haferlach T. Color Atlas of Hematology. Stuttgart: Thieme; 2004. 198 p.

Unguryanu T. N., Grjibovski A. M. Analysis of three independent groups using non-parametric Kruskal-Wallis test in STATA software. *Ekologiya cheloveka = Human Ecology.* 2014;06:55–58. (In Russ.)

Usmanov R. R. Statistical processing of agronomic research data in the Statistica program: an educational and methodological guide. Moscow: RGAU; 2020. 177 p. (In Russ.)

Voloshan O. A., Gorshkov D. A., Petrova O. V., Ivanov P. A., Nikulina D. M. Determination of blood parameters of laboratory rats with the formation of a regional protocol for experimental studies. *Astrakhanskii meditsinskii zhurnal = Astrakhan Medical Journal.* 2023;18(2):47–54. (In Russ.). doi: 10.29039/1992-6499-2023-2-47-54

Williams B. K., Nichols J. D., Conroy M. J. Analysis and management of animal populations. San Francisco: Acad. Press; 2002. 817 p.

Поступила в редакцию / received: 10.04.2024; принята к публикации / accepted: 31.05.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Климова Алена Сергеевна

аспирант кафедры биологии и экологии
e-mail: klimova.a.s.ecology@yandex.ru

Сиротина Марина Валерьевна

д-р биол. наук, доцент, заведующая кафедрой биологии и экологии КГУ; научный сотрудник ГПЗ «Кологривский лес»
e-mail: mvsirotnina@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Klimova, Alena

Doctoral Student

Sirotnina, Marina

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Head of Biology and Ecology Department, Kostroma State University; Researcher, Kologrivsky Les State Nature Reserve

УДК 598.288.6 : 591.16 + 591.521

УСПЕХ РАЗМНОЖЕНИЯ КОНСПЕЦИФИКОВ НЕ ВЛИЯЕТ НА ВЫБОР ГНЕЗДОВОГО УЧАСТКА В СЛЕДУЮЩЕМ ГОДУ У ТРЕХ ВИДОВ ПЕНОЧЕК (PASSERIFORMES, PHYLLOSCOPIDAE)

А. Ю. Кретьова

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)
Нижне-Свирский государственный природный заповедник (ул. Правый берег р. Свирь, 1, Лодейное Поле, Ленинградская область, Россия, 187700)

Ранее предполагалось, что выбор гнездового участка перелетными птицами происходит весной перед размножением, однако имеется достаточно свидетельств, что они могут искать места для гнездования и после сезона размножения в конце лета, чтобы вернуться на них в следующем году. В этом случае наиболее привлекательными для птиц территориями становятся те, на которых в прошлом году поселилось больше конспецификов, успешно завершивших гнездование. Мы предположили, что в послегнездовой период у пеночек из рода *Phylloscopus* может происходить запоминание мест, где птицы провели большую часть времени перед отлетом на зимовку. Таким образом, на данные территории возвращаются не птицы, гнездившиеся здесь ранее, а особи, прилетевшие после размножения в других местах. Чтобы привлечь последних, мы создавали видимость успешного гнездования конспецификов: в июле–августе 2021–2024 гг. проигрывали голоса слетков и взрослых птиц трех видов – пеночки-трещотки, зеленой пеночки и пеночки-теньковки. Из 122 окольцованных на опытных площадках пеночек-трещоток (2021–2024 гг.) и 8 зеленых пеночек (2023 г.) на следующий год вернулся лишь один самец. Численность всех трех видов не отличалась значимо между контрольными площадками и теми, на которых в послегнездовой период мы проигрывали голоса холостых самцов, гнездящихся пар или слетков. Успешное гнездование конспецификов не повлияло на запоминание пеночками территории в конце сезона размножения и на их возврат на следующий год. Нам не удалось доказать, что выбор гнездового участка пеночками может происходить в послегнездовой период.

Ключевые слова: конспецифичное привлечение; выбор гнездового участка; послегнездовая вокализация; послегнездовой период; пеночка-трещотка; *Phylloscopus sibilatrix*; зеленая пеночка; *Phylloscopus trochiloides*; пеночка-теньковка; *Phylloscopus collybita*

Для цитирования: Кретьова А. Ю. Успех размножения конспецификов не влияет на выбор гнездового участка в следующем году у трех видов пеночек (Passeriformes, Phylloscopidae) // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 62–75. doi: 10.17076/eb1971

Финансирование. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00415 (<https://rscf.ru/project/23-24-00415/>).

A. Yu. Kretova. CONSPECIFIC BREEDING SUCCESS DOES NOT GUIDE NEST-SITE CHOICE FOR THE NEXT YEAR IN THREE LEAF WARBLER SPECIES (PASSERIFORMES, PHYLLOSCOPIDAE)

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)
Nizhne-Svirsky State Nature Reserve (1 Pravyi Bereg R. Svir St., 187700 Lodeynoye Pole, Leningrad Region, Russia)*

Contrary to the widespread belief that nest site selection takes place prior to the onset of breeding, substantial evidence suggests that migratory birds may gather information about the territory quality during the post-breeding season and subsequently return to those locations in the following year. This decision may be influenced by the density of conspecifics settled in the previous season or by their reproductive success. We hypothesized that during the post-breeding period, *Phylloscopus* leaf warblers might have the most favorable areas, where they spent a significant portion of their time prior to migrating to their wintering grounds, imprinted on their memory. Between July and August of 2021–2022, we broadcast fledgling begging calls, adult calls, and songs across plots to simulate the successful nesting of three species: Wood Warbler (*Phylloscopus sibilatrix*), Greenish Warbler (*Phylloscopus trochiloides*), and Common Chiffchaff (*Phylloscopus collybita*). In 2022, we simulated the presence of Wood Warbler breeding pairs or single males on the plots, while in 2023, only single males of the Wood Warbler—exhibiting either high or low singing activity – and Greenish Warbler males with varied song repertoires were broadcast. To monitor the return of individuals previously nesting in the study area, we captured and ringed 122 Wood Warblers from 2021 to 2024, along with 8 Greenish Warblers in 2023. However, only a single male Wood Warbler (0.8 %) and no Greenish Warblers were recaptured in the subsequent years. Furthermore, the abundance of all three species did not vary significantly between the experimental plots, regardless of whether we simulated the presence of fledglings, breeding pairs, or single males during the post-breeding season. These findings contradict our hypothesis that post-breeding cues reflecting a breeding success of conspecifics could influence nest site selection by leaf warblers. This outcome may stem from the species' tendency to abandon nesting habitats shortly after fledging, relocating to areas less suitable for future breeding. Thus, reliance on post-breeding cues may represent a maladaptive strategy for nest site selection.

Keywords: conspecific attraction; nest site choice; post-nesting vocal cues; post-breeding season; Wood Warbler; *Phylloscopus sibilatrix*; Greenish Warbler; *Phylloscopus trochiloides*; Common Chiffchaff; *Phylloscopus collybita*

For citation: Kretova A. Yu. Conspecific breeding success does not guide nest-site choice for the next year in three leaf warbler species (Passeriformes, Phylloscopidae). *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 62–75. doi: 10.17076/eb1971

Funding. The study was supported by the Russian Science Foundation grant No. 23-24-00415 (<https://rscf.ru/project/23-24-00415/>).

Введение

Выбор места размножения животными требует значительных затрат времени и сил, так как качество выбранного участка напрямую влияет на их репродуктивный успех. Большинство перелетных птиц предпочитают каждый год возвращаться в одно и то же место, где они гнездились раньше, что позволяет им не тратить время на поиск нового участка и повышает вероятность удачного гнездования на уже знакомой территории [Naas,

1998; Мальчевский, 2005; Schlossberg, 2009]. Нередко именно взрослые особи первыми возвращаются на свои участки весной [McKinnon et al., 2014; Neate-Clegg, Tingley, 2023]. Таким образом, гнездовой консерватизм характерен прежде всего для птиц, у которых уже есть опыт размножения, в то время как птенцы практически не возвращаются в район своего рождения [Greenwood, Harvey, 1982]. С другой стороны, птицы без опыта размножения или сменившие участок, оказавшись на новой территории, могут намеренно поселяться рядом с особями

своего вида (конспецификами), которые прилетели раньше и, предположительно, выбрали лучшие участки для размножения. Это явление получило название «consppecific attraction» (далее – «конспецифичное привлечение») и известно не только для птиц [Valente et al., 2021], но и для других территориальных животных, в жизненном цикле которых есть стадия активного расселения [Buxton et al., 2020]. Таким образом, поселяясь поблизости от конспецификов, вновь прилетевшие особи, вероятно, тратят меньше времени и сил на поиск пригодного местообитания [Nocera, Betts, 2010; Luepold et al., 2023]. Можно предположить, что это также позволяет птицам раньше приступать к гнездованию и синхронизировать сроки размножения в случае растянутого прилета с зимовок. В пользу этой гипотезы говорит тот факт, что конспецифичное привлечение часто подтверждается именно для перелетных птиц [Valente et al., 2021], время пребывания которых в гнездовом ареале ограничено, и значительно реже – для оседлых видов [Pérez-Granados, Traba, 2019; Merrill et al., 2020].

Присутствие птиц определенного вида на территории может говорить не только о наличии здесь подходящих для них условий, но и нести дополнительную информацию о качестве данного участка – например, о неясных рисках и выгодах при поселении здесь (частота посещения территории хищниками, вероятность привлечь самку и др.). Это так называемая социальная информация, которую конспецифики целенаправленно или ненамеренно передают друг другу [Danchin et al., 2004]. Таким образом птицы могут снизить вероятность собственной ошибки при оценке качества участка, если поселятся рядом с особями, у которых было больше времени на обследование территории.

Чтобы увеличить свои шансы на успешное размножение, птицы также могут оценивать качество конспецификов и избирательно поселяться рядом лишь с некоторыми из них [Nocera, Betts, 2010; Kelly, Schmidt, 2017; Kelly, Ward, 2017]. Например, они могут выбирать менее конкурентоспособных особей, оценивая их по активности пения [Szymkowiak et al., 2016] или наблюдая за агрессивными столкновениями конспецификов с их соседями [Otter et al., 1999; Peake et al., 2001]. И напротив, молодые субдоминантные самцы могут чаще поселяться рядом с доминантным самцом и таким образом повышать свои шансы на привлечение самки на лучшей территории, куда не допускаются другие доминантные особи [Greene et al., 2000]. Так как самка нередко выбирает партнеров, оценивая участок,

который они занимают [Qvarnström et al., 2000; Robinson et al., 2012], ее присутствие может быть маркером лучших условий для размножения. Поэтому для некоторых видов отмечено, что конспецифики стремятся поселяться рядом с парой, начавшей гнездование ранее [Kelly, Ward, 2017].

Несмотря на сформировавшееся представление о том, что выбор гнездового участка происходит весной, в настоящее время накопились свидетельства, что птицы могут выбирать территорию в конце сезона размножения, чтобы вернуться на нее в следующем году [Nocera et al., 2006; Valente et al., 2021]. Так, на выбор территории может влиять не только собственный успех гнездования, но и успех гнездования конспецификов в прошлом году [Tolvanen et al., 2020]. На примере бурого короткоклювого дрозда *Catharus fuscescens* (Stephens, 1817) было показано, что проигрывание призывных криков слетков в послегнездовой сезон увеличивало вероятность заселения территории на следующий год [Kelly, Schmidt, 2017]. На подходящие условия для размножения может указывать не только присутствие птенцов, но и общая численность взрослых птиц. Так, проигрывание видовой песни в послегнездовой период увеличивало количество птиц, поселившихся здесь на следующий год, для двух видов – рисовой птицы *Dolichonyx oryzivorus* (Linnaeus, 1758) [Nocera et al., 2006] и синеспинного лесного певуна *Setophaga caerulea* (Gmelin, 1789) [Betts et al., 2008], при этом качество самой территории не имело значения и наименее благоприятные участки заселялись так же активно, как и лучшие участки. Можно предположить, что выбор территории в конце сезона гнездования позволяет птицам получить дополнительную информацию о качестве участка и не тратить время на его поиск весной, чтобы иметь возможность сразу приступить к размножению после прилета.

В настоящее время модельным объектом изучения конспецифичного привлечения среди европейских перелетных видов птиц стала пеночка-трещотка *Phylloscopus sibilatrix* (Bechstein, 1793). Серией экспериментов удалось подтвердить, что весной трещотки намеренно выбирают гнездовой участок поблизости от конспецификов [Grendelmeier et al., 2016; Szymkowiak et al., 2016; Broughton et al., 2020; Luepold et al., 2023]. Однако не все полученные результаты можно интерпретировать однозначно, так как оказалось, что качество участка имело решающее значение при поселении трещоток, а присутствие конспецификов не всегда влияло на их выбор [Luepold et al., 2023].

На севере ареала вовсе не удалось обнаружить взаимосвязи между присутствием конспецификов весной и количеством гнездящихся впоследствии птиц [Кретова, Лапшин, 2023]. Характерно, что конспецифичное привлечение у данного вида иногда можно наблюдать только при рассмотрении больших территорий (более 200 га), тогда как на меньших масштабах этот эффект нередко замаскирован территориальностью птиц [Broughton et al., 2020]. Во всех вышеперечисленных экспериментах присутствие конспецификов имитировалось при помощи проигрывания видовой песни весной. Однако мы предположили, что для пеночки-трещотки может существовать дополнительный период, когда птицы могут выбирать гнездовую территорию – в конце лета в период послегнездовых кочевков (послебрачной и ювенальной миграции в соответствии с [Миграции..., 2020]).

Смена территории в конце сезона размножения направлена на поиск мест с обильным кормом, достаточным, чтобы покрыть затраты на линьку и подготовку к перелету на места зимовки. Таким образом, в этот период может происходить запоминание наиболее благоприятных территорий, где птицы провели большую часть времени перед отлетом. Сравнение годовых циклов у близкородственных видов птиц позволяет помочь в понимании того, в какой период и при каких условиях может происходить данный выбор. У молодых зеленых пеночек *Phylloscopus trochiloides viridanus* (Blyth, 1843) постювенальная линька проходит не в гнездовом ареале, как у пеночки-трещотки, а на путях миграции на зимовку. Данный вид постепенно расселяется на северо-западе России [Миграции..., 2020], и его численность может значительно меняться в разные годы [Лапшин, 2004]. Мы предполагаем, что году с их высокой численностью может предшествовать год, когда во время ювенальной миграции в данный регион прилетает большое количество молодых зеленых пеночек после успешного размножения популяции в других частях ареала. С другой стороны, интересно сравнение пеночки-трещотки и зеленой пеночки с видом, у которого перед отлетом на зимовку есть длительный период остановки на линьку, которая происходит в гнездовом ареале. Таким образом, для эксперимента мы выбрали еще один близкий вид из того же рода – пеночку-теньковку *Phylloscopus collybita* (Vieillot, 1817), численность которой на северо-западе России невысока, но стабильна год от года [Миграции..., 2020].

Наблюдение за окольцованными птицами в послегнездовой сезон затруднительно из-за

их регулярных перемещений и более скрытного образа жизни. Таким образом, чтобы убедиться, что пеночки прилетают на выбранную нами территорию в конце гнездового сезона, мы приманивали их, имитируя присутствие здесь слетков и взрослых особей. На следующий год мы сравнивали численность каждого вида на опытных и контрольных площадках, чтобы проверить, возвращаются ли пеночки на выбранные в конце сезона участки.

Методы

Сбор данных и проведение экспериментов. Все работы проведены в 2021–2024 гг. на территории Нижне-Свирского государственного природного заповедника, расположенного в Юго-Восточном Приладожье (60°34' с.ш. 33°00' в.д.). На основании обследований, проведенных в предыдущие годы, были выбраны территории, где последние несколько лет регулярно отмечались пеночка-трещотка, – это сосняк-зеленомошник (СЗ) и смешанный лиственный-еловый лес (ЛЕ), а также зеленая пеночка и пеночка-теньковка – лиственный-еловый лес (ЛЕ). Каждый год эксперимент проводился только в одном типе биотопа. В 2021–2023 гг. мы заложили 34 опытных площадки и ежегодно использовали их в разных комбинациях. Каждая площадка представляла собой участок леса площадью 6 га для экспериментов с проигрыванием голосов слетков и 9 га – с проигрыванием голосов взрослых птиц. Соответственно, центры этих площадок располагались на расстоянии 400 м друг от друга (2021–2022 гг.) при трансляции записей голосов слетков, а при использовании видовой песни – 600 м (2022–2023 гг.) для пеночки-трещотки и 800 м (2023 г.) для зеленой пеночки.

В центре экспериментальных площадок мы установили станции акустического привлечения, каждая из которых имитировала присутствие одной взрослой птицы либо взрослой птицы и слетков. Каждая станция ежедневно проигрывала видовую песню или призывные крики птенцов, имитируя близкую к естественной вокальную суточную активность птиц. Воспроизведение голосов слетков в 2021–2022 гг. продолжалось с 15 июля по 25 августа. В 2022 и 2023 гг. воспроизведение видовой песни пеночки-трещотки и зеленой пеночки было начато с первых чисел мая, так как являлось продолжением весенних экспериментов с использованием песен обоих видов, и длилось до 15 августа (2023 г.) или 25 августа (2022 г.), таким образом охватывая период послегнездовых кочевков птиц. На контрольных площадках

ничего не проигрывалось. На следующий год после проведения каждого эксперимента на той же территории (СЗ, ЛЕ) использовались или записи голосов птиц другого вида (2022–2023 гг.), или ничего не воспроизводилось (2024 г.), чтобы избежать искажения результатов разных экспериментов.

Каждая станция акустического привлечения состояла из одного (2021 и 2023 гг.) или двух (2022 г.) аудиодинамиков DEXP P390 (>75 дБ, 50–20 000 Гц) или Stereo BT speakers TG-143 (>90 дБ, 120–20000 Гц) с загруженными на карту памяти звуковыми дорожками. В каждом эксперименте использовали только один тип аудиоколонок. Динамик питался от портативного аккумулятора DEXP SS15BK, время заряда контролировали при помощи реле времени XY-J02 SONGLE SRD-05VDC-SL-C. Станции были установлены на дереве на высоте 1,5 м и спрятаны в водонепроницаемом пластиковом корпусе камуфляжной расцветки.

Поскольку у нас не было точных данных, на территории какого размера держатся пеночки в послегнездовой сезон (вне периода миграции), мы взяли за основу методику экспериментов, проведенных ранее на других представителях воробьиных птиц. В этих исследованиях показано положительное влияние проигрывания голосов птиц в послегнездовой сезон на заселение тех же площадок на следующий год. В эксперименте с проигрыванием голосов слетков короткоклювых дроздов в послегнездовой сезон расстояние между станциями акустического привлечения было 200 м [Kelly, Schmidt, 2017]. Такое же расстояние между площадками выбрано в эксперименте с рисовыми птицами, где воспроизводилась песня взрослых птиц [Nocera et al., 2006]. В эксперименте на синеспинных лесных певунах, где также проигрывалась песня самца [Betts et al., 2008], расстояние между станциями акустического привлечения было не менее 250 м. В экспериментах с привлечением пеночек мы брали в расчет то, что в гнездовой сезон они перемещаются на расстояние до 100 м (неполитеритальные самцы пеночки-трещотки) или до 400 м (зеленая пеночка и пеночка-теньковка), и предположили, что в послегнездовой сезон пеночки держатся на участке аналогичного размера. Таким образом, мы взяли за основу площадки от 6 до 9 га и считали, что успех размножения пары птиц отражает только качество их гнездового участка, а не территории в целом.

Колонки включали на одинаковой громкости около 70–80 дБ, что соответствовало упомянутым выше протоколам эксперимента [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017].

В лесу проигрывание записи песни можно было слышать на расстоянии около 150–200 м от источника, записи позывок – до 100 м. Самая удаленная от источника звука точка площадки находилась на расстоянии от 200 до 300–400 м соответственно, т. е. далее зоны слышимости человеком. Площадки были расположены линейно и граничили друг с другом. Таким образом, даже при поселении на краю каждой экспериментальной площадки, перемещаясь, птицы могли слышать запись только одной колонки на границе своей территории. Расположение станций акустического привлечения также менялось в разных экспериментах.

Поскольку пеночки являются ночными мигрантами, воспроизведение песни начиналось за 1–1,5 часа до восхода солнца, чтобы охватить весь период дневных перемещений и момент, когда птицы утром останавливаются после ночной миграции. Каждая станция акустического привлечения проигрывала 15-минутную MP3-запись с видовой песней или записью голосов птенцов, после которой следовала 5-минутная запись «тишины» (пустая звуковая дорожка), затем снова 15-минутная запись вокализации и т. д. Однако были добавлены дополнительные 3–4 часа записи «тишины» в период с 13 до 17 часов днем и 6 часов «тишины» ночью, чтобы имитировать естественную активность птиц на севере. Для того чтобы станции воспринимались птицами как присутствие на территории одних и тех же особей, записи в течение эксперимента не менялись. Голоса, которые мы использовали в эксперименте, были записаны от местных самцов в те же годы или скачаны на сайте xeno-canto.org.

В 2021 г. мы имитировали успешное гнездование на территории пеночки-трещотки и зеленой пеночки, одновременно проигрывая призывные крики нескольких слетков, а также позывки взрослых птиц, таким образом имитируя родителей у выводков. В этот год площадки с записями голосов зеленой пеночки были контрольными для пеночки-трещотки, и наоборот. Записи распределялись следующим образом:

1) площадки, где проигрывались голоса слетков пеночек-трещоток и позывки взрослых птиц: $n = 9$ площадок, контроль: $n = 11$ площадок;

2) площадки, где проигрывались голоса слетков зеленых пеночек и позывки взрослых птиц: $n = 9$, контроль: $n = 10$.

В 2022 г. мы имитировали успешное гнездование на территории пеночки-теньковки, проигрывая призывные крики нескольких слетков,

а также позывки и песни взрослых птиц двух форм (подвидов), встречающихся в Ю-В Приладожье – *Ph. (collybita) abietinus* (Nilsson, 1819) и *Ph. (collybita) tristis* (Blyth, 1843):

1) контрольные участки без воспроизведения звука: $n = 12$;

2) площадки, где проигрывались голоса слетков и позывки взрослых птиц: $n = 7$.

Так как позывки относительно тихие и, возможно, не очень заметны для пролетающих мимо птиц, в 2022–2023 гг. мы также использовали весенние песни самцов для привлечения птиц на площадки. Несмотря на то что в норме самцы не поют в конце сезона размножения, данный метод был испробован на других видах птиц и показал значимые результаты [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017]. В 2023 г. мы имитировали присутствие взрослых самцов зеленой пеночки на площадках, проигрывая их видовую песню. Так как в песенном репертуаре зеленых пеночек присутствует несколько типов песен, каждая из которых имеет как длинный, так и короткий вариант, мы использовали записи от 8 разных самцов, в репертуаре которых было от 3 до 5 типов песен:

1) контрольные площадки без воспроизведения звука: $n = 4$;

2) площадки, где проигрывалась видовая песня зеленых пеночек: $n = 8$.

Пеночки-трещотки при рекламировании территории используют два типа песни: трель и свистовую песню. Пение самца существенно меняется после образования пары с самкой [Temrin, 1984]: свистовая песня практически перестает использоваться, а длительность трели сокращается в 1,5–2 раза. Эти изменения в песенной активности являются сигналом появления у самца самки и начала гнездования. Поэтому в 2022 г. на одних площадках мы имитировали присутствие гнездящейся пары птиц, проигрывая характерное для образовавших пару самцов пение (2 трели в минуту и 1 свистовая песня раз в 5 минут), а на других площадках проигрывали пение холостых самцов (5 трелей в минуту и 1 свистовая песня в минуту). Площадки были распределены на три группы:

1) контрольные участки без воспроизведения звука: $n = 5$;

2) экспериментальные участки, где проигрывалось пение сформировавших пару самцов: $n = 4$;

3) экспериментальные участки, где проигрывалось пение холостых самцов: $n = 4$.

Известно также, что частота исполнения трели самцами пеночки-трещотки отражает

их последующий успех в привлечении самки [Szymkowiak et al., 2016] и в то же время является сигналом агрессии при взаимодействиях между самцами [Szymkowiak, Kuczyński, 2017]. Поэтому в 2023 г. мы использовали для акустического привлечения стимулы с высокой активностью пения (6 трелей и 1 свистовая песня в минуту) и стимулы с низкой частотой исполнения (2 трели и 1 свистовая песня в минуту):

1) контрольные площадки без воспроизведения звука: $n = 6$;

2) экспериментальные площадки, где проигрывали пение с частотой исполнения 6 трелей/мин, имитирующей присутствие самцов с высокой активностью пения: $n = 5$;

3) экспериментальные площадки, где проигрывали пение с частотой исполнения 2 трели/мин, имитируя присутствие самцов с низкой активностью пения: $n = 6$.

На каждой площадке мы проводили подсчет всех увиденных или услышанных пеночек-трещоток, пеночек-теньковок и зеленых пеночек методом абсолютного учета с 3 часов (после рассвета) до 9 часов утра при благоприятных погодных условиях (при отсутствии сильного ветра, дождя или тумана). В 2022 г. мы посетили каждую площадку 9 раз в мае и 2 раза в июне, чтобы оценить результат привлечения в конце сезона 2021 г. В 2023 и 2024 гг. каждую площадку посещали не реже 1 раза каждые 3–4 дня в утренние часы с 25 апреля по 15 августа.

Чтобы проследить возврат взрослых птиц на следующий год, все гнездящиеся пеночки-трещотки в 2021–2023 гг. и зеленые пеночки в 2023 г. были отловлены и окольцованы индивидуальной комбинацией из алюминиевого и цветных колец. Пеночек-теньковок мы не кольцевали. Для отлова птиц использовали паутинные сети и метод «звуковой ловушки», когда на территории птиц проигрывается песня незнакомого самца, что, как правило, побуждало их к защите своей территории, в результате чего они попадали в установленную рядом сеть. Передвижения окольцованных самцов по площадкам и прилегающей территории (общая площадь 5,4 км²) отслеживали на протяжении всего сезона размножения. Мы измеряли расстояние от песенного поста самца до станции акустического привлечения с помощью портативных GPS-устройств.

Статистический анализ данных. Для статистического анализа и визуализации данных использовали среды программирования R 4.3.1 [R Core Team..., 2014] и RStudio-2023.12.1-402 [Arel-Bundock, 2022]. Для проверки выборки

на нормальность использовали тест Шапиро – Уилка. Наличие корреляции между рядами данных анализировали методом ранговой корреляции Спирмена. Для проверки наличия совместной корреляции между несколькими параметрами и выборками использовали обобщенные линейные модели (generalized linear models, GLM). Для всех моделей мы также применяли пакет DHARMA (версия 0.4.6) в качестве подхода, основанного на моделировании и создании легко интерпретируемых масштабированных (квантильных) остатков для проверки правильности предположений о распределении подобранных моделей [Hartig, 2022].

Чтобы оценить заселение участков в ответ на акустическое привлечение, мы проверили различия численности самцов и количества гнезд между разными типами площадок с помощью обобщенной линейной модели с распределением Пуассона (табл.):

```
glm(formula = Number_of_males ~  
~Treatment, family = poisson);
```

```
glm(formula = Number_of_nests ~  
~Treatment, family = poisson).
```

Переменными ответа были общее число самцов на площадке (Number_of_males) или количество гнезд (Number_of_nests). Тип площадки, на которой в предыдущем году проигрывалась или не проигрывалась запись, выбран в качестве предиктора (Treatment). Чтобы выявить, есть ли корреляция между численностью пеночек на площадках в текущий и предыдущие годы, мы использовали метод ранговой корреляции Спирмена.

Результаты

Абсолютная суммарная численность основного объекта нашего исследования – пеночки-трещотки – на площадках в 2021–2024 гг. составляла от 75 до 132 самцов ежегодно. Локальная плотность населения в 2021–2024 гг. составляла 52,0; 37,5; 29,3 и 16,8 самца на 1 км² подходящего местообитания соответственно. Однако более половины самцов оставались холостыми в течение всего сезона и часто оставляли свои участки, поэтому основное внимание было уделено самцам, размножившимся на данной территории. В 2021–2023 гг. мы обнаружили на опытных площадках 71 гнездо пеночки-трещотки, и еще 19 гнезд были разорены на стадии откладки яиц или насиживания. В 2021–2023 гг. мы отловили и окольцевали индивидуальной комбинацией алюминиевых

и цветных колец 122 пеночки-трещотки. В разные годы кольцевали: в 2021 г. – 23 самца, в 2022 г. – 20 самцов, в 2023 г. – 79 самцов. За 2022–2024 гг. повторно на территорию исследования вернулся лишь один самец, процент возвратов составил 0,8 %.

Абсолютная численность зеленой пеночки на наших площадках была низкой: в 2022 г. – 6 самцов, в 2023 г. – 18, в 2024 г. – 15 самцов на общую площадь исследования в 3 км². В 2023 г. также 8 самцов зеленых пеночек из местных пар были отловлены и окольцованы алюминиевыми и цветными кольцами, ни один из них не вернулся в 2024 г. Численность пеночек-теньковок в 2022 и 2023 г. составляла 20 и 18 самцов на ту же площадь.

В 2022 г. значимой разницы в численности самцов пеночки-трещотки и зеленой пеночки между площадками, где проигрывались голоса слетков одного или другого вида, не наблюдалось (табл., модели 1а и 2). В 2023 г. также не было статистически значимых отличий в численности самцов (табл., модель 1а) или количестве гнезд (табл., модель 1б) пеночек-трещоток между площадками, где мы проигрывали песню самца после образования пары с самкой или песню холостого самца по сравнению с контрольными площадками. Также в 2024 г. не было отличий на площадках, где мы проигрывали песню холостого самца пеночки-трещотки с высокой или низкой активностью пения по сравнению с контрольными площадками (табл., модели 1а и 1б). Проигрывание песен зеленых пеночек тоже не оказало влияние на численность самцов, поселившихся на площадках на следующий год (табл., модель 2). Не было и статистически значимых отличий в численности пеночек-теньковок между площадками, где в 2022 г. мы проигрывали голоса слетков, позывки и песни взрослых птиц (табл., модель 3).

Общее число самцов пеночек на площадках положительно коррелировало с числом самцов того же вида, поселившихся на них в предыдущий год (до акустического привлечения), для пеночки-трещотки (Spearman's correlation: $S = 35350$; $\rho = 0,43$; $p < 0,000$; $n = 73$) (рис.) и зеленой пеночки ($S = 85,858$; $\rho = 0,70$; $p = 0,01$; $n = 12$), но не для пеночки-теньковки ($S = 1192,2$; $\rho = -0,045$; $p = 0,85$; $n = 12$). Так как пеночки-трещотки и зеленые пеночки практически не возвращаются на гнездование в одно и то же место, мы считали, что положительная корреляция между числом самцов в текущий и предыдущий год отражала прежде всего качество самой площадки, а не количество вернувшихся птиц.

Краткое описание обобщенных линейных моделей (GLM), оценивающих взаимосвязь между переменными ответа и предикторами

A short description of the generalized linear models (GLM) assessing the relationship between the response variables and the predictor variables

№	Переменная ответа Response variable	Предиктор Predictors	Incidence Rate Ratios	95% CI	P value	n	Годы Years	
1a	Численность самцов пеночки-трещотки на следующий год Number of <i>Ph. sibilatrix</i> males next year	[Intercept]	1,45	0,85–2,29	0,134	20	2021–2022	
		<i>Ph. sibilatrix</i> слетки (fledgling)	0,53	0,21–1,25	0,167			
		Контроль [Intercept]	4,40	2,81–6,50	< 0,001	13	2022–2023	
			<i>Ph. sibilatrix</i> П♂	0,62	0,29–1,26			0,203
			<i>Ph. sibilatrix</i> X♂	1,36	0,76–2,45			0,293
			<i>Ph. sibilatrix</i> HA♂	1,21	0,66–2,25			0,538
1б	Количество гнезд пеночки-трещотки на следующий год Number of <i>Ph. sibilatrix</i> nests next year	Контроль [Intercept]	2,00	1,00–3,51	0,028	13	2022–2023	
		<i>Ph. sibilatrix</i> П♂	0,75	0,26–2,02	0,577			
		<i>Ph. sibilatrix</i> X♂	1,62	0,71–3,81	0,248			
		Контроль [Intercept]	1,17	0,50–2,26	0,683	17	2023–2024	
			<i>Ph. sibilatrix</i> BA♂	1,20	0,41–3,50			0,733
			<i>Ph. sibilatrix</i> HA♂	1,86	0,76–4,94			0,187
2	Численность самцов зеленой пеночки на следующий год Number of <i>Ph. trochiloides</i> males next year	[Intercept]	0,20	0,03–0,62	0,023	19	2021–2022	
		<i>Ph. trochiloides</i> слетки (fledgling)	2,22	0,43–16,03	0,356			
		Контроль [Intercept]	0,75	0,19–1,94	0,618	12	2023–2024	
			<i>Ph. trochiloides</i> ♂	1,67	0,51–7,43			0,438
3	Численность самцов пеночки-теньковки на следующий год Number of <i>Ph. collybita</i> males next year	Контроль [Intercept]	0,83	0,42–1,46	0,564	19	2021–2022	
		<i>Ph. collybita</i> слетки+♂ (fledgling+♂)	1,37	0,52–3,48	0,505			

Примечание. Incidence Rate Ratios – отношение ожидаемого числа событий для единичного увеличения объясняющей переменной к ожидаемому числу событий; 95% CI – 95% доверительный интервал; n – количество площадок; годы – начала эксперимента и учета численности самцов; *Phylloscopus sibilatrix* / *Ph. trochiloides* слетки – площадки, на которых проигрывали записи призывных криков птенцов одного из двух видов; *Ph. sibilatrix* П♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов, образовавших пару с самкой (гнездящаяся пара); *Ph. sibilatrix* X♂ – площадки, на которых имитировали присутствие холостых самцов; *Ph. sibilatrix* BA♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов с высокой активностью пения; *Ph. sibilatrix* HA♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов с низкой активностью пения; *Ph. trochiloides* ♂ – площадки, на которых имитировали присутствие самцов зеленой пеночки; *Ph. collybita* слетки – площадки, на которых проигрывали записи призывных криков птенцов и песни взрослых самцов; контроль – площадки без звукового привлечения.

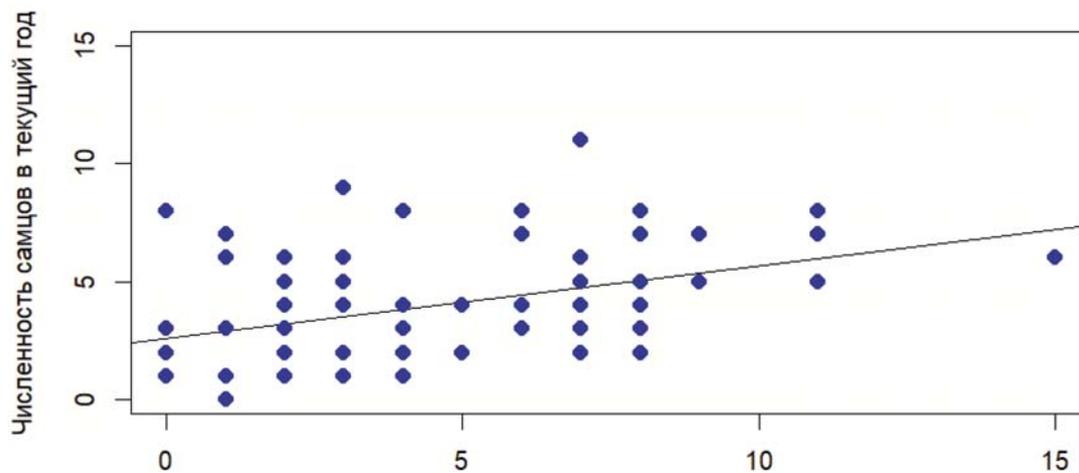
Note. Incidence Rate Ratios – the ratio of the expected number of events for a unit increase in the explanatory variable; 95% CI – 95% confidence interval; n – number of plots; year – year of the song playback and year of male census; *Phylloscopus sibilatrix* / *Ph. trochiloides* (fledglings) – plots on which recordings of fledglings begging calls from one of the two species were broadcasted; *Ph. sibilatrix* П♂ – plots on which the presence of males paired with a female (nesting pair) was simulated; *Ph. sibilatrix* X♂ – plots on which the presence of single males was simulated; *Ph. sibilatrix* BA♂ – plots on which the presence of males with high singing activity was simulated; *Ph. sibilatrix* HA♂ – plots where the presence of males with low singing activity was simulated; *Ph. trochiloides* ♂ – plots where the presence of greenish warbler males was simulated; *Ph. collybita* (fledglings+♂) – plots on which recordings of fledglings begging calls and songs of adult male of common chiffchaff was simulated; control [intercept] – control plots without song broadcast.

Обсуждение

Мы не нашли подтверждения тому, что пеночки могут выбирать гнездовой участок в конце сезона размножения и возвращаться на него в следующем году. Численность всех трех видов пеночек не отличалась значимо между площадками, независимо от того, имитировали мы присутствие здесь холостых самцов, гнездящихся пар или слетков в конце сезона размножения. Это также опровергает нашу

гипотезу о том, что сигналы, указывающие на успешное гнездование конспецификов, могут влиять на выбор пеночками гнездового участка в конце сезона размножения.

Прогноз успешности гнездования на следующий год возможен, только если качество территорий не меняется значительно год от года. Если предсказать условия на следующий год невозможно, то и выбор участка заблаговременно не имеет никакого преимущества. Чтобы проверить, оставались ли условия



Численность самцов пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в текущем и предшествующем году на площадках за период 2021–2024 гг., n = 73

The abundance of the male wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* this year (abscissa axis) and in the previous year (ordinate axis) on the plots for the period 2021–2024, n = 73

гнездования на наших площадках неизменными, мы сравнили численность самцов каждого вида, поселившихся на каждой площадке в текущем и предыдущем году, и обнаружили положительную корреляцию для пеночки-трещотки и зеленой пеночки. Связь численности птиц в предыдущий и текущий год не была результатом того, что сюда прилетали ранее гнездившиеся птицы, так как окольцованные здесь пеночки не возвращались повторно в 2022–2024 гг. Каждый год на площадки прилетали разные особи, которые предпочитали поселяться на одних и тех же площадках чаще, чем на других, независимо от того, имитировали ли мы присутствие конспецификов на них. Таким образом, мы можем утверждать, что хотя для пеночек привлекательность площадок между собой могла различаться, качество каждой из них было относительно неизменным в течение четырех лет. Мы обнаружили, что частота заселения площадок примерно одинакова каждый год только для двух видов – пеночки-трещотки и зеленой пеночки. Однако мы не кольцевали пеночек-теньковок и можем лишь предположить, что отсутствие схожей корреляции между численностью разных лет может быть результатом низкой плотности населения на площадках.

Выбор места для поселения на основе оценки успеха размножения конспецификов в прошлом году имеет преимущество, только если птицы выбирали конкретный участок гнездившейся здесь ранее пары или поселялись поблизости от него. Возвращаясь на следующий год, пеночки также могли поселяться не на изначально выбранной площадке, а на со-

седних. Тем не менее наши результаты показали, что привлекательность территории для пеночек может значительно варьировать уже на расстоянии 400 м. Результат заселения каждой площадки в год эксперимента и до него повторялся, что отразилось в положительной корреляции численности пеночек между годами. Это говорит о том, что даже если птицы возвращались сюда вновь, гнездовую территорию они выбирали независимо от присутствия здесь конспецификов в прошлом году. Качество площадки оставалось основным фактором выбора места для размножения. Важно отметить, что весной пеночки-трещотки также избегали поселяться на участках низкого качества, независимо от того, было ли использовано на них акустическое привлечение [Luepold et al., 2023], на других видах пеночек конспецифичное привлечение ранее не изучалось.

Отдельное внимание в данном исследовании получила пеночка-трещотка в связи с ее номадным поведением. Данные кольцевания показывают, что птенцы трещоток практически не возвращаются на место рождения, а взрослые птицы, как правило, не возвращаются на место гнездования прошлого года [Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020], поэтому принято считать, что пеночка-трещотка проявляет слабо выраженную филопатрию, или слабый гнездовой консерватизм. После прилета трещотки могут поселяться на расстоянии до 100 и более километров от места предыдущего размножения [Herremans, 1993], что снижает вероятность их повторного обнаружения. В наиболее оптимальных местообитаниях процент возврата трещоток

может достигать 28 % [Norman, 1994], тогда как в остальных частях ареала уровень возврата взрослых птиц значительно ниже [Herremans, 1993; Соколов и др., 1996; Лапшин, 2020]. В частности, в нашем исследовании доля возвратов самцов за три года составила всего 0,8 %. Тем не менее для района Восточного Приладожья нам известно несколько случаев, когда птицы вновь возвращались на свои прошлогодние участки с точностью до десятка метров даже через три года после кольцевания [Лапшин, 2020; неопубл. данные]. Это говорит о том, что пеночки-трещотки обладают достаточными ориентационными способностями, чтобы запомнить и найти свой участок повторно, но по каким-то причинам обычно не возвращаются на него. Ежегодная смена гнездовой территории могла бы иметь преимущество, если бы выбор нового участка осуществлялся заранее – в конце сезона предыдущего года. Таким образом, мы предположили, что лабильная территориальная стратегия может изначально быть результатом того, что птицы выбирали гнездовую территорию не весной, а в конце сезона. Однако подтверждения этому мы не нашли.

Оценка успеха размножения конспецификов на других территориях возможна, только если птицы начинают гнездование не одновременно и могут наблюдать за размножением тех, кто загнездился позже. Из-за разорения гнезд и повторных попыток размножения откладка первого яйца пеночками в районе Юго-Восточного Приладожья происходит со второй декады мая до второй декады июля – в период до двух месяцев [Лапшин, 2004, 2020]. Таким образом, уже в июле взрослые и молодые птицы из ранних выводков начинают перемещаться по территории других птиц [Миграции..., 2020] и могут наблюдать за их размножением.

Мы ожидали, что успешное гнездование конспецификов является честным сигналом качества территории, поэтому имитировали присутствие гнездящихся пар или слетков на опытных площадках в конце сезона размножения, но получили отрицательные результаты. Соответственно, мы предположили, что присутствие взрослых птиц и слетков в данном случае не было связано с тем, подходит ли данная территория для гнездования на следующий год. После вылета птенцов из гнезда взрослые птицы совместно с выводком начинают перемещаться и вскоре могут перелететь на другую территорию, богатую кормом, но менее подходящую для размножения, таким образом, отдаляясь от первоначального гнездового участка. Например, пеночки ищут корм в кронах деревьев, но перед началом размножения они должны также

оценивать наличие мест для постройки гнезда на земле или в выворотнях стволов деревьев, что становится неактуально в послегнездовой сезон. Таким образом, возможно, что период нахождения выводка на гнездовом участке недостаточно продолжительный, чтобы можно было связать его присутствие на любой территории с ее качеством и общим успехом гнездования здесь.

С другой стороны, после размножения взрослые и молодые птицы старше 29–33 суток начинают послебрачную и ювенальную миграции [Миграции..., 2020], направленные на расселение и поиск территории, на которой они проведут период наиболее интенсивной линьки. Однако для пеночки-трещотки характерна лишь частичная послебрачная или ювенальная линька в данный период, а у зеленой пеночки происходит частичная линька только у взрослых птиц, тогда как полная линька протекает на зимовке или на путях миграции [Миграции..., 2020]. Период частичной линьки пеночки могут совмещать с послегнездовыми кочевками и началом отлета на зимовку. Если в данный период не происходит длительной остановки, то запоминания территории, возможно, вовсе не происходит. Более точные данные о длительности остановок в гнездовом ареале и также о возможном возврате птиц на эти территории могли бы дать сведения с геолокаторов, однако их использование для столь маленьких птиц сильно ограничено [Tøttrup et al., 2018; Burgess et al., 2022]. Из-за скрытного образа жизни в послегнездовое время наблюдение за кольцеванными птицами также не дает достаточно информации об их перемещениях [Лапшин, 2004, 2020; Миграции..., 2020].

Сравнение с близкородственными видами все же позволяет сделать некоторые предположения. В отличие от пеночки-трещотки и зеленой пеночки на северо-западе России у пеночки-теньковки есть период остановки между ювенальной миграцией и отлетом на зимовку, когда птицы перестают перемещаться и останавливаются на линьку. Этот период является наиболее подходящим для заблаговременного выбора территории, на которую можно вернуться на следующий год, если такой выбор имеет место. Однако имитация присутствия слетков и взрослых птиц подвидов *Ph. collybita tristis* и *Ph. collybita abietinus* в послегнездовой сезон также не оказала никакого влияния на поселение пеночек-теньковок в следующем году.

Другой причиной отрицательного результата привлечения пеночки-трещотки и зеленой пеночки в конце сезона размножения могло стать то, что их численность в Ю-В Приладожье была низкой в годы исследований и что

не происходит притока на данную территорию новых особей из более северных регионов в послегнездовой период [Миграции..., 2020]. Тем не менее нельзя сказать того же о пеночке-теньковке, так как этот вид является относительно многочисленным здесь в период миграции, в том числе за счет притока новых птиц из других регионов [Миграции..., 2020].

Таким образом, причина отсутствия выбора мест размножения в конце сезона, вероятно, связана со скорым перемещением пеночек из гнездовых станций в другие. С другой стороны, подобное поведение у данных видов может отсутствовать вовсе, несмотря на его кажущуюся адаптивность. Большинство исследований, показавших возможность выбора территории для гнездования в предшествующий год, проведены на американских видах птиц [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008; Kelly, Schmidt, 2017], и лишь одна работа посвящена европейскому виду воробьиных – мухоловке-пеструшке *Ficedula hypoleuca* (Pallas, 1764) [Tolvanen et al., 2020]. Также имитация присутствия взрослых птиц или их слетков привлекала конспецификов на территорию независимо от ее качества [Nocera et al., 2006; Betts et al., 2008], но это не удалось продемонстрировать на трех видах пеночек в Ю-В Приладожье. Очевидно, что наши знания в данной области в настоящий момент значительно ограничены, чтобы делать однозначные выводы о том, насколько широко распространено это явление среди птиц.

Заключение

Имитирование успешного размножения путем проигрывания записей призывных сигналов слетков, имитации присутствия гнездящейся пары или холостых самцов с разной активностью и репертуаром пения никак не влияли на количество пеночек, поселившихся на площадках на следующий год. Таким образом, нам не удалось доказать, что выбор гнездового участка, на котором успешно гнездились конспецифики, в конце сезона размножения является адаптивной стратегией поведения для пеночек в Юго-Восточном Приладожье.

Автор благодарит сотрудника ИБ КарНЦ РАН Д. Н. Толстова и сотрудников Нижне-Свирского заповедника Т. А. Рымкевич, Д. А. Старикова, В. А. Рыженкову и Д. А. Васильева за научные консультации и помощь в подготовке оборудования для проведения экспериментов. Автор также искренне признателен рецензентам за конструктивную критику, которая помогла улучшить статью.

Литература

- Кретьева А. Ю., Лапшин Н. В. Акустическое привлечение как метод для изучения социальных механизмов выбора гнездовой территории у птиц // Труды ЗИН РАН. 2023. Т. 327, № 2. С. 170–182. doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.170
- Лапшин Н. В. Биология и демография пеночки-трещотки *Phylloscopus sibilatrix* в Карелии и на севере Ленинградской области // Русский орнитологический журнал. 2020. Т. 29, № 1951. С. 3301–3335.
- Лапшин Н. В. Биология зеленой пеночки, *Phylloscopus trochylodes* (Passeriformes, Sylviidae), в Карелии // Зоологический журнал. 2004. Т. 83, № 6. С. 715–724.
- Мальчевский А. С. Явление гнездового консерватизма у воробьиных птиц // Русский орнитологический журнал. 2005. Т. 14, № 305. С. 1051–1066.
- Миграции птиц Северо-Запада России. Воробьиные / Под ред. Г. А. Носкова, Т. А. Рымкевич, А. Р. Гaginской. СПб.: Реноме, 2020. 532 с.
- Соколов Л. В., Паевский В. А., Марковец М. Ю., Морозов Ю. Г. Сравнительный анализ уровня филопатрии, дисперсии и численности у двух видов пеночек (*Aves*, *Salvidae*) – веснички *Phylloscopus collybita* и трещотки *Phylloscopus sibilatrix* на Куршской косе Балтийского моря // Зоологический журнал. 1996. Т. 75, № 4. С. 565–578.
- Arel-Bundock V. Modelsummary: data and model summaries // J. Stat. Softw. 2022. Vol. 103. P. 1–23. doi: 10.18637/jss.v103.i01
- Betts M. G., Hadley A. S., Rodenhouse N., Nocera J. J. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird // Proc. Roy. Soc. B. 2008. Vol. 275, no. 1648. P. 2257–2263. doi: 10.1098/rspb.2008.0217
- Broughton R. K., Bubnicki J. W., Maziarz M. Multi-scale settlement patterns of a migratory songbird in a European primaeval forest // Behav. Ecol. and Sociobiol. 2020. Vol. 74, no. 10. P. 128. doi: 10.1007/s00265-020-02906-0
- Burgess M., Castello J., Davis T., Hewson C. Loop-migration and non-breeding locations of British breeding wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* // Bird Study. 2022. Vol. 69, no. 1-2. P. 1–11. doi: 10.1080/00063657.2022.2138825
- Buxton V. L., Enos J. K., Sperry J. H., Ward M. P. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa // Ecol. Evol. 2020. Vol. 10, no. 23. P. 12690–12699. doi: 10.1002/ece3.6922
- Danchin E., Giraldeau L. A., Valone T. J., Wagner R. H. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution // Science. 2004. Vol. 305, no. 5683. P. 487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Greene E., Lyon B. E., Muehler V. R., Ratcliffe L., Oliver S. J., Boag P. T. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird // Nature. 2000. Vol. 407, no. 6807. P. 1000–1003. doi: 10.1038/35039500
- Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 1982. Vol. 13. P. 1–21. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.000245

Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance // *Behav. Ecol.* 2016. Vol. 28, no. 1. P. 174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144

Haas C. A. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach // *The Auk.* 1998. Vol. 115, no. 4. P. 929–936. doi: 10.2307/4089511

Hartig F. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/ mixed) regression models. R package version 0.4.6. 2022. URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/> (accessed: 04.04.2024).

Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* // *Bird Study.* 1993. Vol. 40, no. 1. P. 12–23. doi:10.1080/00063659309477124

Kelly J. K., Schmidt K. A. Fledgling calls are a source of social information for conspecific, but not heterospecific, songbird territory selection // *Ecosphere.* 2017. Vol. 8, no. 2. e01512. doi: 10.1002/ecs2.1512

Kelly J. K., Ward M. P. Do songbirds attend to song categories when selecting breeding habitat? A case study with a wood warbler // *Behaviour.* 2017. Vol. 154, no. 11. P. 1123–1144. doi: 10.1163/1568539X-00003461

Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? // *J. Anim. Ecol.* 2023. Vol. 92, no. 1. P. 195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844

McKinnon E. A., Fraser K. C., Stanley C. Q., Stutchbury B. J. Tracking from the tropics reveals behaviour of juvenile songbirds on their first spring migration // *PLOS One.* 2014. Vol. 9, no. 8. e105605. doi: 10.1371/journal.pone.0105605

Merrill L., Tyndel S. A., Ward M. P., Benson T. J., Sperry J. H. Effect of conspecific attraction on the presence of Northern Bobwhites // *J. Field Ornithol.* 2020. Vol. 91, no. 2. P. 189–198. doi: 10.1111/jfo.12331

Neate-Clegg M. H. C., Tingley M. W. Adult male birds advance spring migratory phenology faster than females and juveniles across North America // *Glob. Change Biol.* 2023. Vol. 29, no. 2. P. 341–354. doi: 10.1111/gcb.16492

Nocera J. J., Betts M. G. The role of social information in avian habitat selection // *The Condor.* 2010. Vol. 112, no. 2. P. 222–224. doi: 10.1525/cond.2010.100005

Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds // *Proc. Roy. Soc. B.* 2006. Vol. 273, no. 1584. P. 349–355. doi: 10.1098/rspb.2005.3318

Norman D. The return rate of adult male wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* to a peripheral breeding area // *Ring. & Migration.* 1994. Vol. 15, no. 2. P. 79–83.

Otter K., McGregor P. K., Terry A. M. R., Burford F. R., Peake T. M., Dabelsteen T. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback // *Proc. Roy. Soc. B.* 1999. Vol. 266, no. 1426. P. 1305–1309. doi: 10.1098/rspb.1999.0779

Pérez-Granados C., Traba J. Testing the conspecific attraction hypothesis with Dupont's Larks, a resident spe-

cies of songbird in central Spain // *J. Field Ornithol.* 2019. Vol. 90, no. 3. P. 277–285. doi: 10.1111/jfo.12306

Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K., Dabelsteen T. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions // *Proc. Roy. Soc. B.* 2001;268(1472):1183–1187. doi: 10.1098/rspb.2001.1648

Qvarnström A., Pärt T., Sheldon B. C. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort // *Nature.* 2000. Vol. 405, no. 6784. P. 344–347. doi: 10.1038/35012605

R Core Team R: a language and environment for statistical computing // R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria, 2014. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 04.04.2024).

Robinson M. R., Sander van Doorn G., Gustafsson L., Qvarnström A. Environment-dependent selection on mate choice in a natural population of birds // *Ecol. Lett.* 2012. Vol. 15, no. 6. P. 611–618. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01780.x

Schlossberg S. Site fidelity of shrubland and forest birds // *The Condor.* 2009. Vol. 111, no. 2. P. 238–246. doi: 10.1525/cond.2009.080087

Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler // *Journal of Avian Biology.* 2017. Vol. 48, no. 2. P. 275–283. doi: 10.1111/jav.00969

Szymkowiak J., Thomson R. L., Kuczyński L. Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: support for the tradeoff between the benefit of social information use and competition avoidance // *Oikos.* 2016. Vol. 125, no. 11. P. 1561–1569. doi: 10.1111/oik.03052

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? // *Ann. Zool. Fenn.* 1984. Vol. 21, no. 3. P. 243–247.

Tolvanen J., Morosinotto C., Forsman J. T., Thomson R. L. Information collected during the post-breeding season guides future breeding decisions in a migratory bird // *Oecologia.* 2020. Vol. 192. P. 965–977. doi: 10.1007/s00442-020-04629-5

Tøttrup A. P., Pedersen L., Thorup K. Autumn migration and wintering site of a wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Denmark identified using geolocation // *Anim. Biotel.* 2018. Vol. 6, no. 1. P. 1–6. doi: 10.1186/s40317-018-0159-x

Valente J. J., LeGrande-Rolls C. L., Rivers J. W., Tucker A. M., Fischer R. A., Betts M. G. Conspecific attraction for conservation and management of terrestrial breeding birds: Current knowledge and future research directions // *The Condor.* 2021. Vol. 123, no. 2. P. 1–15. doi: 10.1093/ornithapp/duab007

References

Arel-Bundock V. Modelsummary: data and model summaries. *J. Stat. Softw.* 2022;103:1–23. doi: 10.18637/jss.v103.i01

Betts M. G., Hadley A. S., Rodenhouse N., Nocera J. J. Social information trumps vegetation structure in breeding-site selection by a migrant songbird. *Proc. Roy. Soc. B.* 2008;275(1648):2257–2263. doi: 10.1098/rspb.2008.021

- Broughton R. K., Bubnicki J. W., Maziarz M. Multi-scale settlement patterns of a migratory songbird in a European primeval forest. *Behav. Ecol. and Sociobiol.* 2020;74(10):128. doi: 10.1007/s00265-020-02906-0
- Burgess M., Castello J., Davis T., Hewson C. Loop-migration and non-breeding locations of British breeding wood warblers *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*. 2022;69(1-2):1–11. doi: 10.1080/00063657.2022.2138825
- Buxton V. L., Enos J. K., Sperry J. H., Ward M. P. A review of conspecific attraction for habitat selection across taxa. *Ecol. Evol.* 2020;10(23):12690–12699. doi: 10.1002/ece3.6922
- Danchin E., Giraldeau L. A., Valone T. J., Wagner R. H. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*. 2004;305(5683):487–491. doi: 10.1126/science.1098254
- Greene E., Lyon B. E., Muehler V. R., Ratcliffe L., Oliver S. J., Boag P. T. Disruptive sexual selection for plumage coloration in a passerine bird. *Nature*. 2000;407(6807):1000–1003. doi: 10.1038/35039500
- Greenwood P. J., Harvey P. H. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 1982;13:1–21. doi: 10.1146/annurev.es.13.110182.000245
- Grendelmeier A., Arlettaz R., Olano-Marin J., Pasinelli G. Experimentally provided conspecific cues boost bird territory density but not breeding performance. *Behav. Ecol.* 2016;28(1):174–185. doi: 10.1093/beheco/arw144
- Haas C. A. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: an experimental approach. *The Auk*. 1998;115(4): 929–936. doi: 10.2307/4089511
- Hartig F. DHARMA: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/ mixed) regression models. R package version 0.4.6. 2022. URL: <http://florianhartig.github.io/DHARMA/> (accessed: 04.04.2024).
- Herremans M. Clustering of territories in the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix*. *Bird Study*. 1993;40(1): 12–23. doi: 10.1080/00063659309477124
- Kelly J. K., Schmidt K. A. Fledgling calls are a source of social information for conspecific, but not hetero-specific, songbird territory selection. *Ecosphere*. 2017;8(2):e01512. doi: 10.1002/ecs2.1512
- Kelly J. K., Ward M. P. Do songbirds attend to song categories when selecting breeding habitat? A case study with a wood warbler. *Behaviour*. 2017;154(11): 1123–1144. doi: 10.1163/1568539X-00003461
- Kretova A. Yu., Lapshin N. V. Acoustic attraction as a method for studying social mechanisms of nesting territory selection in birds. *Trudy ZIN RAN = Proceedings of the Zoological Institute RAS*. 2023;327(2):170–182. (In Russ.). doi: 10.31610/trudyzin/2023.327.2.170
- Lapshin N. V. Biology and demography of the wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* in Karelia and in the north of the Leningrad Region. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2020;29(1951):3301–3335. (In Russ.). doi: 10.24412/FiirEdE8V-g
- Lapshin N. V. Biology of the greenish warbler, *Phylloscopus trochylodes* (Passeriformes, Sylviidae), in Karelia. *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 2004;83(6):715–724. (In Russ.)
- Luepold S. B., Kokko H., Grendelmeier A., Pasinelli G. Habitat detection, habitat choice copying or mating benefits: What drives conspecific attraction in a nomadic songbird? *J. Anim. Ecol.* 2023;92(1):195–206. doi: 10.1111/1365-2656.13844
- Mal'chevskii A. S. Phenomenon of nesting conservatism in passerine birds. *Russkii ornitologicheskii zhurnal = The Russian Journal of Ornithology*. 2005;14(305):1051–1066. (In Russ.)
- McKinnon E. A., Fraser K. C., Stanley C. Q., Stutchbury B. J. Tracking from the tropics reveals behaviour of juvenile songbirds on their first spring migration. *PLoS One*. 2014;9(8):e105605. doi: 10.1371/journal.pone.0105605
- Merrill L., Tyndel S. A., Ward M. P., Benson T. J., Sperry J. H. Effect of conspecific attraction on the presence of Northern Bobwhites. *J. Field Ornithol.* 2020;91(2):189–198. doi: 10.1111/jof.12331
- Neate-Clegg M. H. C., Tingley M. W. Adult male birds advance spring migratory phenology faster than females and juveniles across North America. *Glob. Change Biol.* 2023;29(2):341–354. doi: 10.1111/gcb.16492
- Nocera J. J., Betts M. G. The role of social information in avian habitat selection. *The Condor*. 2010; 112(2):222–224. doi: 10.1525/cond.2010.100005
- Nocera J. J., Forbes G. J., Giraldeau L. A. Inadvertent social information in breeding site selection of natal dispersing birds. *Proc. Roy. Soc. B*. 2006;273(1584): 349–355. doi: 10.1098/rspb.2005.3318
- Norman D. The return rate of adult male wood warblers *Phylloscopus sibilatrix* to a peripheral breeding area. *Ringing & Migration*. 1994;15(2):79–83.
- Noskov G. A., Rymkevich T. A., Gaginskaya A. R. (eds.). Bird migrations of the North-West of Russia. Passerines. St. Petersburg: Renome; 2020. 532 p. (In Russ.)
- Otter K., McGregor P. K., Terry A. M. R., Burford F. R., Peake T. M., Dabelsteen T. Do female great tits (*Parus major*) assess males by eavesdropping? A field study using interactive song playback. *Proc. Roy. Soc. B*. 1999;266(1426):1305–1309. doi: 10.1098/rspb.1999.0779
- Peake T. M., Terry A. M. R., McGregor P. K., Dabelsteen T. Male great tits eavesdrop on simulated male-to-male vocal interactions. *Proc. Roy. Soc. B*. 2001;268(1472):1183–1187. doi: 10.1098/rspb.2001.1648
- Pérez-Granados C., Traba J. Testing the conspecific attraction hypothesis with Dupont's Larks, a resident species of songbird in central Spain. *J. Field Ornithol.* 2019;90(3):277–285. doi: 10.1111/jof.12306
- Qvarnström A., Pärt T., Sheldon B. C. Adaptive plasticity in mate preference linked to differences in reproductive effort. *Nature*. 2000;405(6784):344–347. doi: 10.1038/35012605
- R Core Team R: a language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*. Vienna, Austria; 2014. URL: <http://www.R-project.org> (accessed: 04.04.2024).
- Robinson M. R., Sander van Doorn G., Gustafsson L., Qvarnström A. Environment-dependent selection on mate choice in a natural population of birds. *Ecol. Lett.* 2012;15(6):611–618. doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01780.x

Schlossberg S. Site fidelity of shrubland and forest birds. *The Condor*. 2009;111(2):238–246. doi: 10.1525/cond.2009.080087

Szymkowiak J., Kuczyński L. Song rate as a signal of male aggressiveness during territorial contests in the wood warbler. *Journal of Avian Biology*. 2017;48(2):275–283. doi: 10.1111/jav.00969

Szymkowiak J., Thomson R. L., Kuczyński L. Wood warblers copy settlement decisions of poor quality conspecifics: support for the tradeoff between the benefit of social information use and competition avoidance. *Oikos*. 2016;125(11):1561–1569. doi: 10.1111/oik.03052

Sokolov L. V., Payevsky V. A., Markovets M. J., Morozov Y. G. The comparative analysis of the levels of philopatry, postfledging dispersion and population changes in willow warbler (*Phylloscopus trochilus*) and wood warbler (*Ph. sibilatrix*) on Courish Spit (the Baltic Sea). *Zoologicheskii zhurnal = Russian Journal of Zoology*. 1996;75:565–578. (In Russ.)

Temrin H. Why are some wood warbler (*Phylloscopus sibilatrix*) males polyterritorial? *Ann. Zool. Fenn.* 1984;21(3):243–247.

Tolvanen J., Morosinotto, C., Forsman, J. T., Thomson, R. L. Information collected during the post-breeding season guides future breeding decisions in a migratory bird. *Oecologia*. 2020;192:965–977. doi: 10.1007/s00442-020-04629-5

Tøttrup A. P., Pedersen L., Thorup K. Autumn migration and wintering site of a wood warbler *Phylloscopus sibilatrix* breeding in Denmark identified using geolocation. *Anim. Biotel.* 2018;6(1):1–6. doi: 10.1186/s40317-018-0159-x

Valente J. J., LeGrande-Rolls C. L., Rivers J. W., Tucker A. M., Fischer R. A., Betts M. G. Conspecific attraction for conservation and management of terrestrial breeding birds: Current knowledge and future research directions. *The Condor*. 2021;123(2):1–15. doi: 10.1093/ornithapp/duab007

Поступила в редакцию / received: 15.10.2024; принята к публикации / accepted: 05.11.2024.
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Кретова Анна Юрьевна

инженер-исследователь ИБ КарНЦ РАН, научный сотрудник
ФГБУ «Нижне-Свирский государственный заповедник»

e-mail: anna.kretova.1995@mail.ru

CONTRIBUTOR:

Kretova, Anna

Research Engineer at IB KarRC RAS, Researcher at Nizhne-Svirsky State Nature Reserve

УДК 582.632.1 (1-751.1) (470.22)

КАРЕЛЬСКАЯ БЕРЕЗА В ГОСУДАРСТВЕННОМ ПРИРОДНОМ ЗАПОВЕДНИКЕ «КИВАЧ»

Л. В. Ветчинникова^{1*}, А. Ф. Титов², К. А. Гудкова¹

¹ Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *vetchin@krc.karelia.ru

² Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Представлены результаты исследования популяции карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti в Государственном природном заповеднике (ГПЗп) «Кивач», создание которой началось в 1950–1970-е годы. На примере семенного и вегетативного (полученного путем клонального микро-размножения) потомств изучены ростовые показатели у деревьев шести разновозрастных групп, произрастающих на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, общей численностью 108 деревьев. Показано, что в семенном потомстве высота 24-летних молодых деревьев составила в среднем 12,5 м, а 52-летних – 16,0 м, в то время как высота 65-летних деревьев – только 11,6 м. Высказано предположение, что снижение уровня освещенности, отмеченное на ранее созданных участках и обусловленное разными причинами, оказало негативное влияние на рост в одном случае деревьев всех форм роста, а в другом – преимущественно короткоствольных и кустообразных. Дан сравнительный анализ изменчивости изученных ростовых показателей. В частности, показано, что коэффициент вариации для признака «высота растений» у семенного потомства колеблется от высокого или очень высокого (34–45 %) на стадии молодых генеративных растений (g_1) до повышенного (27 %) – у растений, находящихся на поздней генеративной стадии (g_3). У вегетативного потомства этот показатель находится на гораздо более низком (около 8 %) или среднем (около 16 %) уровне. В целом распределение деревьев по высоте и диаметру ствола соответствует нормальному распределению, а значения коэффициента вариации, как показывает анализ, зависят главным образом от возраста деревьев, их онтогенетического состояния, условий освещенности и в наибольшей степени – от уровня генетической гетерогенности каждой из шести изученных групп растений, обусловленной их происхождением. На основании проведенной работы сделан вывод, что условия, существующие на территории ГПЗп «Кивач», являются вполне благоприятными для роста карельской березы, а общее состояние ее популяции можно признать удовлетворительным, но требующим ликвидации нескольких «аварийных» деревьев и осуществления регулярных мероприятий по уходу на всех шести участках, деревья которых образуют данную популяцию.

Ключевые слова: карельская береза; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; популяция; семенное и вегетативное потомство; высота; диаметр; генофонд; узорчатая древесина

Для цитирования: Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Гудкова К. А. Карельская береза в государственном природном заповеднике «Кивач» // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 76–90. doi: 10.17076/eb1966

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (Институт леса КарНЦ РАН – № FMEN-2021-0018).

L. V. Vetchinnikova^{1*}, A. F. Titov², K. A. Gudkova¹. CURLY BIRCH IN THE KIVACH STATE NATURE RESERVE

¹ Forest Research Institute, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *vetchin@krc.karelia.ru

² Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

The article presents the results of studies on the population of curly (or Karelian) birch *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti created in the Kivach State Nature Reserve since the 1950s–1970s. Seed- and vegetative (produced by clonal micro-propagation) progenies were sampled (108 trees in total) to study growth parameters in six tree groups of different ages growing not far from one another. In seed progeny, the average height was 12.5 m in young, 24-year-old trees, 16.0 m in 52-year-old trees, and a mere 11.6 m in 65-year-old trees. It is hypothesized that the reduction in illumination in older plantations due to different reasons has affected the growth of trees of all growth forms in one case and primarily of short-stemmed and shrub-like forms in the other. The variability of the growth parameters was comparatively analyzed. Thus, the coefficient of variation of the “plant height” attribute in seed progeny ranged from high or very high (34–45 %) in young generative-stage plants (g_1) to elevated (27 %) in the late generative stage (g_3). This index in vegetative progeny was at a much lower (ca. 8 %) or an interim (ca. 16 %) level. The height and diameter distributions of trees generally conform to the normal law, while the coefficient of variation, as analysis has shown, mainly depends on the tree age, ontogenetic status, illumination and, most significantly, on the origin-controlled level of genetic heterogeneity in each of the six plant groups. A conclusion drawn from this study is that the conditions in the Kivach Nature Reserve are quite favorable for curly birch growth, and the general state of the population can be recognized as satisfactory except the need to remove some “hazardous” trees and implement regular tending in all the six sites harboring the trees that form this population.

Keywords: Curly (Karelian) birch; *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti; population; seed and vegetative progeny; height; diameter; gene pool; figured wood

For citation: Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Gudkova K. A. Curly birch in the Kivach State Nature Reserve. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 76–90. doi: 10.17076/eb1966

Funding. The research was funded from the Russian federal budget through state assignment to the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences (Forest Research Institute KarRC RAS – #FMEN-2021-0018).

Введение

Одним из наиболее эффективных способов сохранения ценных природных объектов и природных комплексов является организация особо охраняемых природных территорий (ООПТ). Созданные ООПТ полностью или частично исключаются из хозяйственного использования, и для каждой из них в зависимости от категории ООПТ устанавливается свой

особый режим охраны. В России ООПТ, в состав насаждений которых входит карельская береза, созданы и существуют главным образом на территории Республики Карелия [Холова и др., 2000; Особо..., 2017]. Кроме этого, имеются памятники природы карельской березы в Смоленской, Владимирской [Азбукина и др., 2010], Ульяновской областях и Удмуртской Республике. Генетический резерват карельской березы организован в Псковской области

(в границах национального парка «Себежский») [Николаева, Воробьев, 2017]. В Республике Карелия главными ООПТ, где сосредоточены основные ресурсы карельской березы, являются четыре государственных ботанических заказника регионального значения [Ветчинникова, Титов, 2024а] и два ООПТ федерального уровня – государственный природный заповедник (ГПЗп) «Кивач» и государственный природный заказник «Кижский» [Ветчинникова, Титов, 2024б]. Первый из них, ГПЗп «Кивач», появился в 1931 г. и является одним из старейших в России. Он располагается на территории Кондопожского района в 80 км севернее г. Петрозаводска, занимая в целом около 11 тысяч га (примерно 110 км²). На его территории, частично находящейся на побережье оз. Мунозеро, в начальный период создания заповедника уже имелись единичные деревья карельской березы [Андреев, 1962; Яковлев, 1963], поэтому при организации здесь дендрологического питомника она впервые в России была включена в список видов древесной и кустарниковой растительности, нуждающихся в охране и расширенном воспроизводстве [Педдер, 1931; Соколов, 1934; Андреев, 1962]. Учитывая, что в начале 20-го века карельская береза была еще малоизученной лесной древесной породой, среди первоочередных ставились задачи выявления мест ее произрастания, определения численности популяций и возможности наследования характерной для нее узорчатой древесины в семенном потомстве.

Первые поисковые работы карельской березы проводились по инициативе Н. О. Соколова одновременно с началом организации заповедника в августе 1931 г. [Ветчинникова и др., 2013]. Он же оказался одним из первых, кто наиболее подробно описал отличительные признаки карельской березы и предложил классифицировать ее по форме роста (высоко-, короткоствольная или кустообразная) [Соколов, 1950]. В 1949 г. появилась публикация Ф. С. Яковлева [1949], в которой впервые были представлены данные, характеризующие анатомо-морфологические особенности узорчатой древесины и ее отличия от обычной (прямоволокнистой) древесины, свойственной березе повислой. В 1950-е годы на территории ГПЗп «Кивач» были организованы полевые опыты, в результате которых определены агротехнические мероприятия, направленные на увеличение выживаемости сеянцев карельской березы [Яковлев, Романовская, 1959]. Выращенный тогда посадочный материал стал основой для создания дендропарка на территории самого ГПЗп. Работы по сохранению

и изучению карельской березы продолжают здесь и в настоящее время. Так, за последние 25 лет усилиями работников заповедника с участием ученых Института леса КарНЦ РАН созданная ранее популяция карельской березы дополнилась растениями, выращенными не только из семян, но и путем клонального микроразмножения (*in vitro*). В частности, благодаря этому карельская береза продолжает занимать важное место не только в дендрологической коллекции «Кивача», но и среди других объектов на туристических маршрутах в Карелии.

Целью данной работы явилось изучение современного состояния популяции карельской березы, созданной на территории ГПЗп «Кивач» с использованием как семенного, так и вегетативного потомства, полученного путем клонального микроразмножения.

Материалы и методы

Объектом исследований служила популяция карельской березы *Betula pendula* Roth var. *carelica* (Mercklin) Hämet-Ahti, находящаяся на территории ГПЗп «Кивач», преимущественно в центральной части экскурсионной зоны, на склоне, ведущем к водопаду Кивач (рис. 1; табл. 1). Она включает шесть групп деревьев (произрастающих на шести близкорасположенных по отношению друг к другу участках), которые различаются по возрасту, онтогенетическому состоянию и способу получения посадочного материала.

Началом современной популяции карельской березы стала группа деревьев (участок № 1), высаженная в 1959 г. в непосредственной близости от здания музея заповедника (табл. 1; рис. 1, 2, а). Исходные семена были собраны в 1956 г. в природной популяции карельской березы, находящейся в районе оз. Мунозеро, которое прилегает на юго-западе к охранной зоне ГПЗп «Кивач». Возраст деревьев к настоящему времени достиг 65 лет, и они находятся на поздней генеративной стадии (g_3).

Другая группа растений (участок № 2) также имеет семенное происхождение. Она создана в 1972 г. и располагается слева вдоль экскурсионного маршрута по направлению от основного входа на территорию заповедника к зданию музея (табл. 1; рис. 1, 2, б). К моменту проведения исследований возраст деревьев этой группы составил 52 года, что соответствует средневозрастной генеративной стадии (g_2).

К этой группе (участок № 2) со стороны входа вплотную примыкает группа карельской березы (участок № 4), деревья которой имеют вегетативное происхождение (получены путем клонального микроразмножения) (табл. 1; рис. 1).

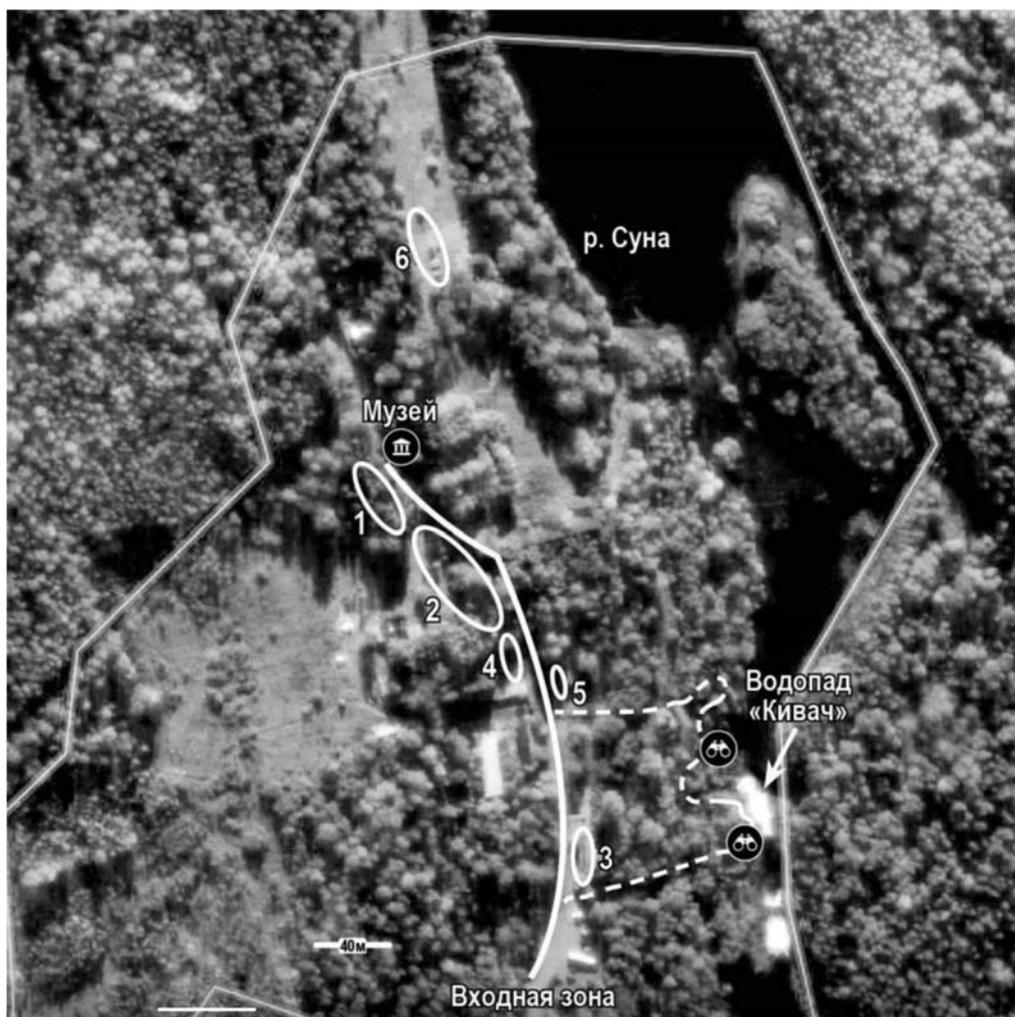


Рис. 1. Схема расположения участков, на которых произрастают деревья, образующие популяцию карельской березы в границах ГПЗп «Кивач»: на участках №№ 1–3 – семенное потомство, №№ 4–6 – вегетативное. Кондопожский район, Республика Карелия (масштабная линейка – 40 м)

Fig. 1. Layout of the plots with the trees forming a population of the curly birch within the boundaries of the Kivach State Nature Reserve: in plots no. 1–3 – seed progeny, no. 4–6 – vegetative. Kondopoga District, Republic of Karelia (scale bar – 40 m)

Таблица 1. Группы деревьев, образующие популяцию карельской березы на территории ГПЗп «Кивач» (по состоянию на август 2024 г.)

Table 1. Tree groups forming the curly birch population of the Kivach State Nature Reserve (as of August 2024)

№ группы Group number	Годы создания Years of establishment	Происхождение Genesis	Возраст, лет Age	Количество растений Number of trees
1	1959	семенное seeds	65	18
2	1972	«	52	45
3	2000	«	24	9
4	2015–2019	вегетативное (<i>in vitro</i>) vegetative (<i>in vitro</i>)	5–9	10
5	2021	«	3	6
6	2021	«	3	20

Примечание. Здесь и далее номер группы деревьев соответствует номеру участка.

Note. Here and below the tree group number corresponds to the plot number.

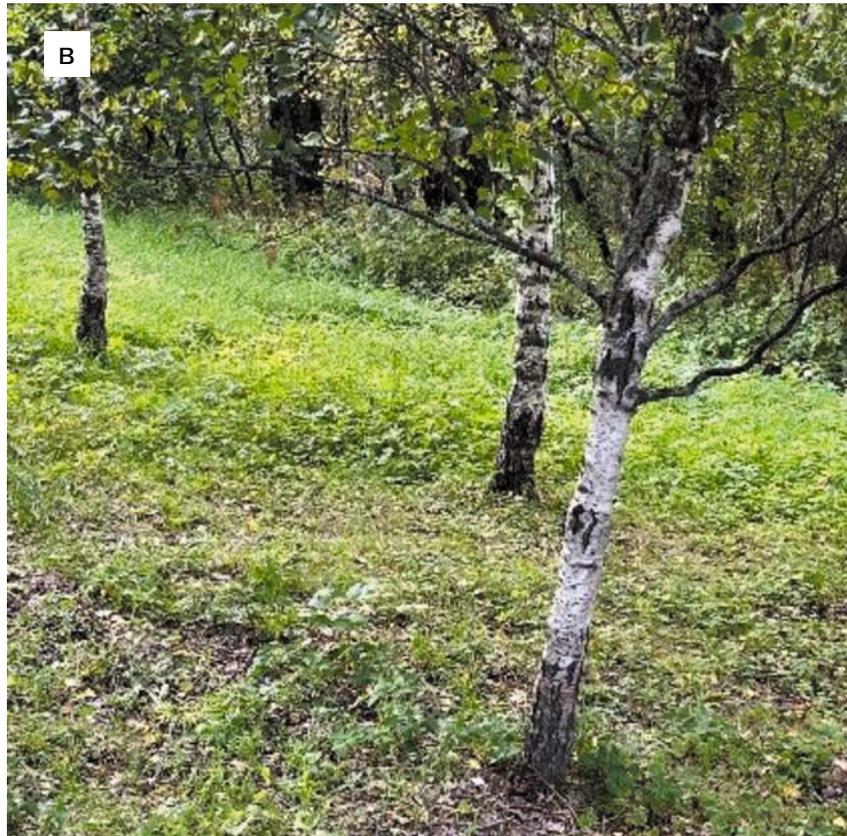
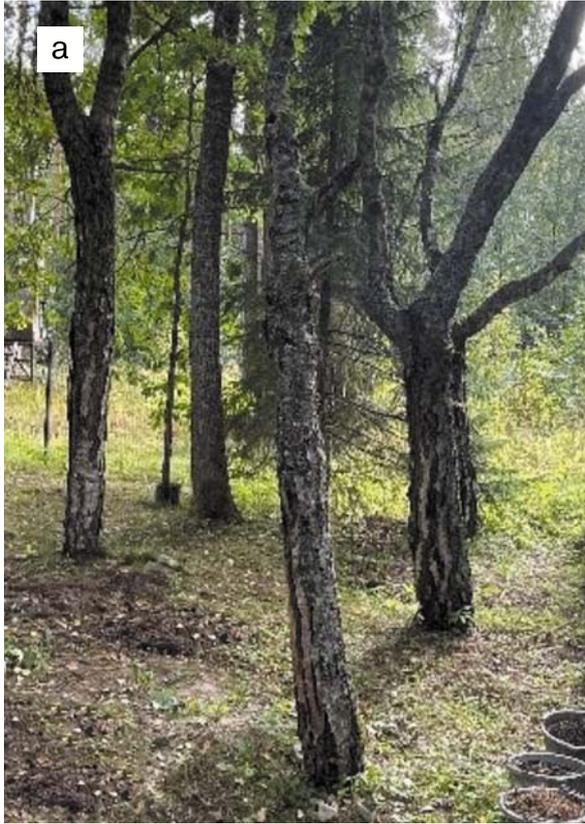


Рис. 2. Карельская береза на территории ГПЗп «Кивач», 2024 г.: участки №№ 1 (а), 2 (б), 3 (в)

Fig. 2. Curly birch in the Kivach State Nature Reserve, 2024: plots no. 1 (a), 2 (б), 3 (в)

Однако, учитывая неоднородность растений этой группы по возрасту и отсутствие информации об исходных деревьях, их ростовые показатели в данной работе не приводятся.

Участок № 3, расположенный у первого (от входа) обустроенного места спуска к водопаду Кивач, представлен группой деревьев, сформированной в 2000 г. с использованием семенного материала, полученного в результате различных вариантов контролируемого опыления карельской березы между собой, а также с березой повислой (табл. 1; рис. 1, 2, в). Информация о происхождении родительских деревьев, участвовавших в скрещивании, изначально отсутствовала, но растения, составляющие эту группу, являются одновозрастными, к настоящему времени они достигли 24 лет и соответствуют молодой генеративной стадии (g_1).

Группы деревьев, произрастающие на участках №№ 5 и 6, созданы в 2021 г. (табл. 1; рис. 1). При их формировании использовали вегетативное потомство, полученное путем клонального микроразмножения. В этом случае исходным материалом служила культура тканей 12 генотипов карельской березы, которая является частью коллекции клонов *in vitro*, созданной в Институте леса Карельского научного центра РАН [Коллекция ..., 2016]. Возраст растений к моменту проведения исследований составил 3 года, и они находятся на виргинильной стадии (v) онтогенетического развития. Группы №№ 5 и 6 занимают два участка, один из которых (№ 5) находится на склоне в непосредственной близости от второго (от входа) обустроенного места спуска к водопаду Кивач, а другой (№ 6) – примерно в 200 м дальше от него на левом берегу р. Суна вниз по течению.

В ходе выполнения полевых работ измеряли высоту и диаметр ствола индивидуально у каждого дерева. Высоту деревьев семенного происхождения определяли с помощью высоотомера Haglöf EC II (Швеция), диаметр ствола – мерной вилкой с двух сторон дерева на высоте 1,3 и 0,5 м, а также на уровне шейки корня у основания ствола. Высоту растений вегетативного происхождения (за исключением деревьев группы № 4) измеряли специальной линейкой с точностью $\pm 0,5$ см, а диаметр стволиков – мерной вилкой на высоте 0,1 м. При регистрации ростовых показателей определяли также форму роста: высоко-, короткоствольная или кустообразная [Соколов, 1950; Ветчинникова и др., 2013; Ветчинникова, Титов, 2023]. Наличие узорчатой текстуры в древесине устанавливали визуально по косвенным признакам, характерным для карельской березы, к которым прежде

всего относятся утолщения или выпуклости на поверхности ствола [Saarnio, 1976; Haggqvist, Mikkola, 2008; Ветчинникова и др., 2023]. Об уровне изменчивости ростовых показателей судили по размаху изменчивости и коэффициентам вариации (C , %), используя шкалу, предложенную для древесных растений [Мамаев, 1973], согласно которой: $C < 7$ % – очень низкий уровень изменчивости; $C = 8-12$ % – низкий; $C = 13-20$ % – средний; $C = 21-30$ % – повышенный; $C = 31-40$ % – высокий и $C > 40$ % – очень высокий.

Статистическую обработку данных осуществляли, используя пакет R (version 4.4.0). Для проверки нормальности распределения данных применяли критерий Шапиро – Уилка. Для оценки достоверности различий между средними значениями ростовых показателей деревьев, произрастающих на разных участках, использовали t -тест Стьюдента, дисперсионный анализ (ANOVA) и тест Тьюки HSD (Honestly Significant Difference). Все обсуждаемые в статье различия были значимы при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Ростовые показатели деревьев карельской березы семенного происхождения

Исследования показали, что к настоящему времени в популяции карельской березы, созданной на территории ГПЗп «Кивач» в конце 1950-х – начале 1970-х гг., среди растений семенного происхождения преобладают деревья с явно выраженными косвенными признаками наличия узорчатой древесины, однако их сохранность и состояние в разновозрастных группах, произрастающих на участках №№ 1 и 2, существенно различались. Группа № 1 состояла в 2003 г. из 20 деревьев [Ветчинникова, Ветчинникова, 2006], к 2024 г. из них осталось 18 (90 % от общего числа деревьев). Значительно ниже оказалась сохранность в группе № 2: из 65 деревьев к настоящему времени осталось 45 (69 %). По всей вероятности, это обусловлено изначально высокой плотностью посадки и, соответственно, высокой конкуренцией деревьев карельской березы между собой в тех случаях, когда другие сопутствующие породы были удалены при проведении уходов. В результате выживали те деревья, у которых скорость роста в высоту была выше. Таким образом, к 2024 г. высота деревьев карельской березы, сохранившихся на участке № 2, в среднем равнялась 16,0 м, варьируя от 4,9 до 24,3 м (табл. 2). На участке № 1, на котором деревья старше деревьев участка № 2 на 13 лет, их высота была ниже

и в среднем составила 11,6 м, а максимальная не превышала 15,8 м. Диаметр же ствола у деревьев был практически одинаковым на обоих участках (независимо от высоты, на которой проводили измерения, – 1,3, 0,5 м или у корневой шейки). Однако размах изменчивости по данному признаку оказался выше у деревьев на участке № 1, что нашло свое отражение и в величине коэффициента вариации (табл. 2).

Более низкие значения высоты деревьев на участке № 1 по сравнению с № 2, по всей вероятности, связаны не столько с их возрастом, сколько со значительным изменением уровня

освещенности деревьев карельской березы вследствие перехода сформированного рядом елового насаждения в верхний ярус. Добавим, что за последние 10 лет (с 2013 по 2024 г.) прирост в высоту у деревьев группы № 1 по сравнению с группой № 2 был в 2,5 раза ниже и составил в среднем 1,9 и 4,8 м соответственно. Из-за недостаточного уровня освещенности у части деревьев на обоих участках наблюдается также изменение направления роста ствола в виде его искривления в сторону открытых пространств и/или наибольшей освещенности.

Таблица 2. Ростовые показатели у разных групп деревьев карельской березы семенного происхождения, произрастающих на территории ГПЗп «Кивач»

Table 2. Growth parameters in different groups of seed-genesis curly birch trees growing in the Kivach State Nature Reserve

Показатель Parameter	Номер группы / Group number		
	1	2	3
	Высота, м / Height (H), m		
Число деревьев Number of trees	18	45	9
Среднее значение, м Mean, m	11,6 ± 0,7	16,0 ± 0,7	12,5 ± 1,9
Размах изменчивости, м Range, m	4,8–15,8	4,9–24,3	4,9–18,8
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	26,9	31,0	44,5
	Диаметр ствола на высоте 1,3 м Diameter at H = 1.3 m		
Число деревьев Number of trees	18	45	9
Среднее значение, см Mean, m	20,3 ± 1,7	20,5 ± 0,8	16,2 ± 1,6
Размах изменчивости, см Range, cm	9,0–32,5	9,75–34,0	11,0–24,0
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	38,9	26,9	28,9
	Диаметр ствола на высоте 0,5 м Diameter at H = 0.5 m		
Число деревьев Number of trees	18	45	9
Среднее значение, см Mean, m	22,5 ± 2,0	22,2 ± 0,8	18,6 ± 1,7
Размах изменчивости, см Range, cm	9,0–37,5	12,5–33,8	11,2–25,7
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	37,2	24,8	28,0
	Диаметр ствола у корневой шейки Diameter at root collar		
Число деревьев Number of trees	18	45	9
Среднее значение, см Mean, m	24,0 ± 2,0	26,3 ± 1,0	23,2 ± 2,4
Размах изменчивости, см Range, cm	8,5–42,0	14,5–42,0	12,8–32,0
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	35,8	25,4	30,5

Распределение деревьев по высоте и диаметру в группах №№ 1 и 2, представленных наибольшим числом деревьев, соответствует кривой нормального распределения. При этом на обоих участках доминируют деревья с высокоствольной формой роста (83 и 60 % на участках №№ 1 и 2 соответственно). По-видимому, это связано с особенностями роста карельской березы в зависимости от условий освещения, когда по мере усиления затенения в результате смыкания крон соседних деревьев (обычно в возрасте 25–30 лет) растения кустообразной формы роста, а затем и короткоствольной не выдерживают конкуренцию с высокоствольными деревьями и постепенно отмирают [Ветчинникова, Титов, 2020, 2021б]. По этой же причине на участках №№ 1 и 2 короткоствольные по форме роста деревья составляют 17 и 40 % соответственно, а кустообразные к настоящему времени вообще отсутствуют. Заметим, что в природных условиях, например, в Беларуси ведущая роль в формовом составе природных популяций карельской березы принадлежит короткоствольной форме роста – до 45–55 %, на долю кустообразной приходится 25–30 %, а высокоствольной – только 15–20 % [Барсукова, 1987].

Косвенными признаками наличия узорчатой древесины у карельской березы, как известно, являются выпуклости или неровности, визуально хорошо заметные на поверхности ствола (рис. 3, а, б). У деревьев, произрастающих на участках №№ 1 и 2, преобладают деревья карельской березы с мелкобугорчатым типом поверхности ствола (почти 80 % от общего числа деревьев), однако у многих из них уже произошло «сглаживание» или «заплывание» ранее выпуклой поверхности (рис. 3, в).

Следует также отметить, что к настоящему времени у части деревьев карельской березы на участках № 1 и 2 наблюдаются обломы ствола и ветвей первого порядка, наклон ствола более 45°, сильное поражение древесины гнилью, а также наличие плодовых тел дереворазрушающих грибов и наличие морозобоин в виде глубоких трещин на стволе, в разрезе которых просматриваются значительные некротические изменения древесины (рис. 4). Тем не менее в целом состояние деревьев в группах №№ 1 и 2, входящих в состав популяции карельской березы на территории ГПЗп «Кивач», можно оценить как удовлетворительное. Однако в обеих группах деревьев требуется проведение работ

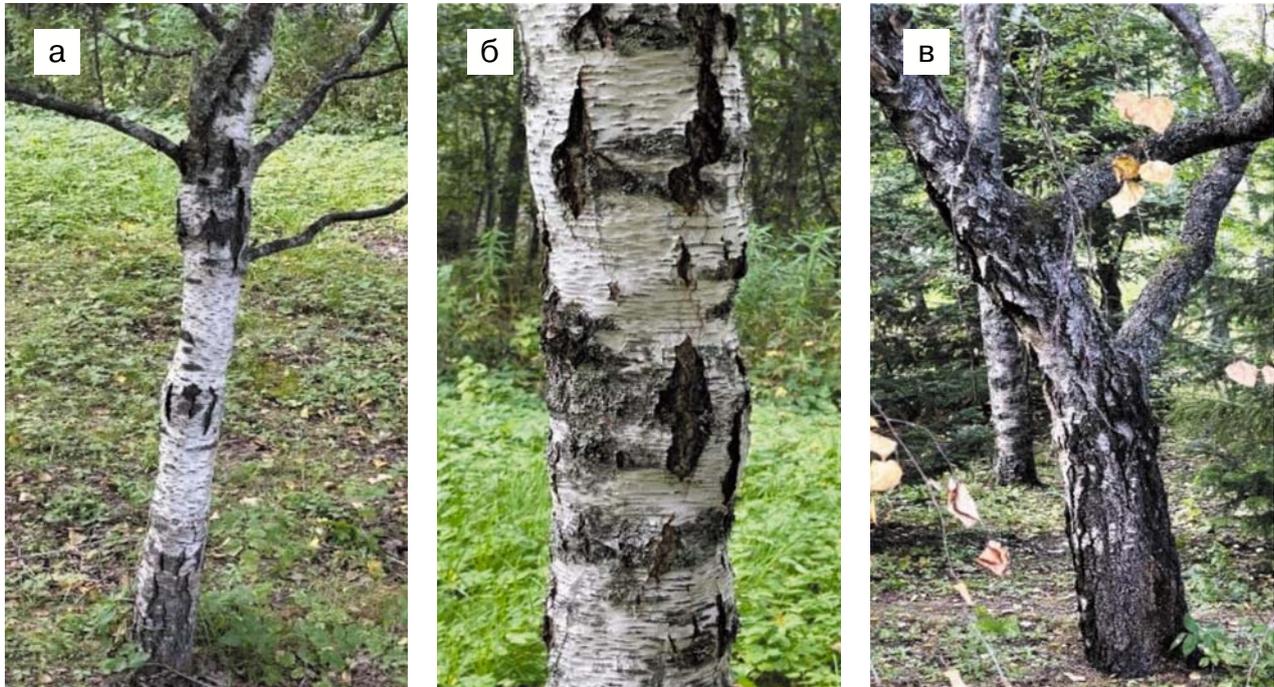


Рис. 3. Косвенные признаки, свидетельствующие о наличии узорчатой древесины, в виде выпуклостей и утолщений на поверхности ствола 24-летних деревьев карельской березы (участок № 3) (а, б) и пример их «заплывания» к 64 годам (участок № 1) (в). ГПЗп «Кивач», 2024 г.

Fig. 3. Signs indirectly indicating the presence of figured wood in the form of bulges and thickenings on the trunk surface of 24-year-old curly birch trees (plot no. 3) (а, б) and an example of their 'sagging' by 64 years of age (plot no. 1) (в). Kivach Sate Nature Reserve, 2024

по уходу, прежде всего направленных на удаление деревьев, имеющих явно выраженные признаки, соответствующие категориям аварийности.

В группе растений № 3 средние и максимальные значения высоты 24-летних молодых генеративных деревьев оказались меньше, чем 52-летних (участок № 2), на 3,5 и 5,5 м соответственно, а по сравнению с 65-летними (группа № 1), напротив, – выше соответственно на 0,9 и 3,0 м (табл. 2). При этом минимальные значения высоты деревьев во всех трех группах были примерно одинаковыми независимо от их возраста, онтогенетического состояния и условий произрастания. Высокий коэффициент вариации (44,5 %) свидетельствует о значительной вариабельности данного показателя в группе 24-летних деревьев (участок № 3), что, возможно, обусловлено в данном случае небольшой выборкой, а также биологическими особенностями карельской березы, которая характеризуется высоким полиморфизмом по ряду признаков, включая форму роста и тип поверхности ствола.

Наряду с высотой деревьев важным ростовым показателем является диаметр ствола. У 24-летних деревьев (участок № 3) неза-

висимо от высоты, на которой проводили измерения диаметра ствола, средние и максимальные значения были ниже, а минимальные – выше по сравнению с 65-летними деревьями (участок № 1) и лишь немногим уступали 52-летним (участок № 2) (табл. 2). Отметим также, что у молодых генеративных деревьев уже к возрасту 24 лет (участок № 3) средние значения диаметра ствола достигли 16,2, 18,6 и 23,2 см (на высоте 1,3, 0,5 м и у корневой шейки соответственно), а максимальные были от 24 до 32 см, что является вполне достаточным, например, для производства строганого шпона в случае, если бы речь шла о промышленной плантации.

Исследования также показали, что, несмотря на близость семенного потомства по ростовым показателям, абсолютные их значения внутри одновозрастных групп карельской березы могут заметно различаться. По всей вероятности, это связано с биологическими особенностями карельской березы и тем полиморфизмом, который отражает наличие генетической разнородности у деревьев, составляющих популяцию и ее отдельные группы, по ряду признаков, включая форму роста и тип поверхности ствола.

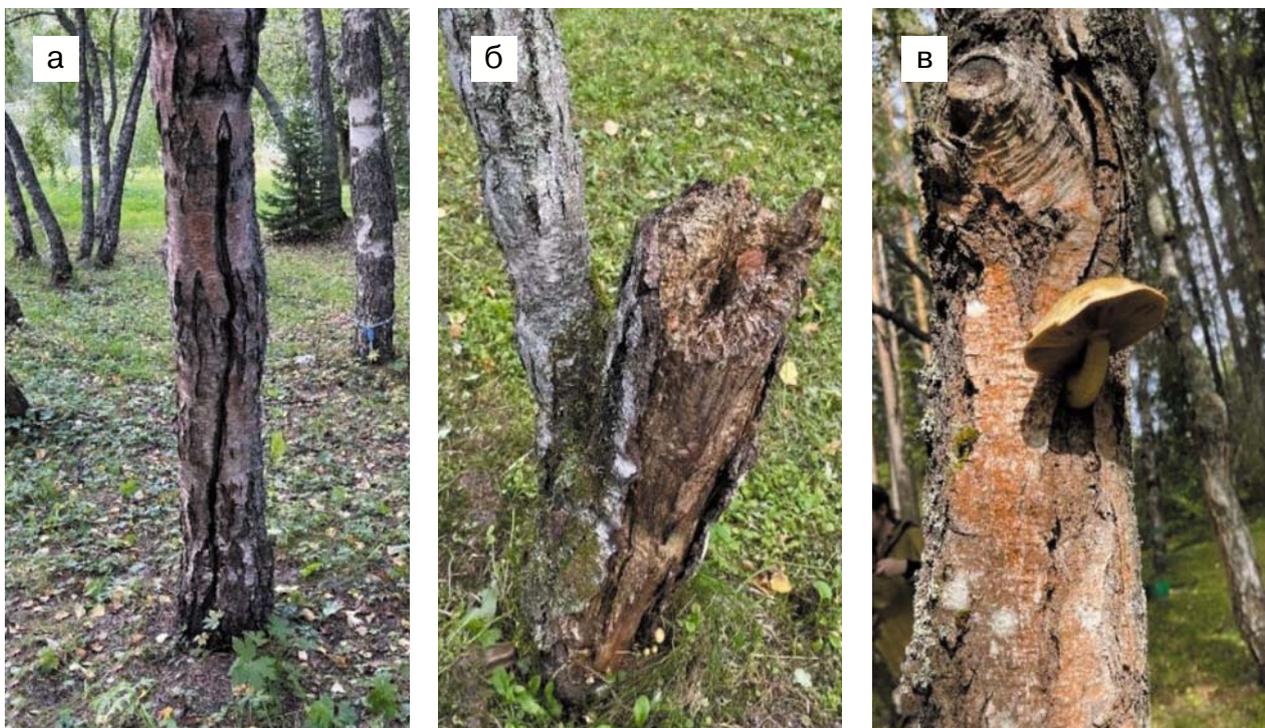


Рис. 4. Примеры повреждения стволов у отдельных деревьев карельской березы: а – морозобоины, б – облом ствола и ветвей первого порядка, в – наличие на стволе плодовых тел дереворазрушающих грибов. ГПЗп «Кивач», 2024 г.

Fig. 4. Examples of trunk damage in individual curly birch trees: а – frost damage, б – breakage of trunk and first-order branches, в – fruiting bodies of wood-decay fungi on the trunk. Kivach State Nature Reserve, 2024

Ростовые показатели деревьев карельской березы вегетативного происхождения

Учитывая общее состояние деревьев семенного происхождения, работы по сохранению, а также изучению карельской березы на территории ГПЗп «Кивач» продолжают на протяжении многих лет, а сама популяция периодически пополняется растениями, но уже не семенного, а вегетативного происхождения, полученными путем клонального микро-размножения (с использованием коллекции клонов *in vitro* [Коллекция..., 2016]), которое позволяет гарантированно сохранять в потомстве признаки, соответствующие исходным деревьям. Так, в 2021 г. сотрудниками ИЛ КарНЦ РАН совместно с работниками заповедника высажены две новые группы растений (участки №№ 5 и 6) (табл. 1), где 10 из 12 представленных клонов имеют карельское происхождение, а один из них генетически соответствует дереву, произрастающему на участке № 1 ГПЗп «Кивач». При этом растения группы № 5 соответствуют одному клону (генотипу), который включает 6 генетически однородных растений, а группа № 6 сформирована из 20 растений, соответствующих 11 клонам (генотипам).

Сравнительный анализ ростовых показателей растений вегетативного происхождения, представленных на участках №№ 5 и 6, показал, что уже спустя три года после посадки

они различались как по высоте, так и по диаметру ствола (табл. 3). Причем на участке № 6 растения характеризуются более высокими значениями по первому признаку, а на участке № 5 – по второму. Скорее всего, это связано с генетическими особенностями исходных генотипов, проявление которых мы наблюдаем у растений (клонов), полученных путем клонального микро-размножения, независимо от их возраста и места произрастания. Так, на участке № 5 представлены клоны, исходный растительный материал которых соответствует карельской березе, имеющей короткоствольную форму роста. К возрасту трех лет растения этой группы, являясь генетически однородными, сохранили близкие значения по высоте, и, соответственно, коэффициент вариации по этому показателю у них характеризуется низким уровнем (7,7 %) (табл. 3).

На участке № 6 растения представлены 11 клонами, среди которых большинство исходных генотипов имеют высокоствольную форму роста. У этого вегетативного потомства по сравнению с группой № 5 средние значения и размах изменчивости по высоте больше, а коэффициент вариации соответствует среднему уровню вариабельности (15,8 %). Обращает на себя внимание значительный размах изменчивости и очень высокий коэффициент вариации по диаметру ствола у растений группы № 5, которые, скорее всего, обусловлены

Таблица 3. Ростовые показатели у деревьев карельской березы вегетативного происхождения, произрастающих на территории ГПЗп «Кивач»

Table 3. Growth parameters of vegetative-genesis curly birch trees growing in the Kivach State Nature Reserve

Показатель Parameter	Номер группы / Group number	
	5	6
	Высота, м Height (H), m	
Число деревьев Number of trees	6	20
Среднее значение, м Mean, m	1,5 ± 0,1	1,8 ± 0,1
Размах изменчивости, м Range, m	1,4–1,7	1,3–2,4
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	7,7	15,9
	Диаметр ствола у корневой шейки Diameter at root collar	
Число деревьев Number of trees	6	20
Среднее значение, см Mean, cm	2,3 ± 0,4	1,3 ± 0,1
Размах изменчивости, см Range, cm	1,0–3,5	0,6–2,1
Коэффициент вариации, % Coefficient of variation, %	40,5	30,9

началом формирования у части из них утолщений на поверхности ствола, косвенно свидетельствующих об образовании узорчатой древесины (рис. 5).

Заключение

Карельская береза, как было отмечено, является одним из главных объектов дендрологической коллекции, созданной на территории ГПЗп «Кивач». Работы, начатые здесь в 1930-е годы, явились первыми в России и послужили началом целенаправленного изучения биологических особенностей тогда еще малоизученной древесной породы, обладающей высокоценной древесиной и уже имеющей спрос на мировом рынке в качестве древесного сырья. Последнее, наряду с уникальными биологическими особенностями карельской березы [Ветчинникова, Титов, 2019, 2021a], объясняет повышенный интерес к этому объекту, который наблюдается на протяжении многих лет в целом ряде стран.

В настоящее время популяция карельской березы, находящаяся на территории ГПЗп «Кивач», представлена шестью разновозрастными группами растений, расположенными на сравнительно небольшом расстоянии друг от друга, общей численностью 108 деревьев.

Три группы из шести имеют семенное происхождение (72 дерева, возраст от 24 до 65 лет), а три – вегетативное, полученное путем клонального микроразмножения *in vitro* (36 растений, возраст от 3 до 9 лет).

Исследования показали, что в целом условия, сложившиеся на территории ГПЗп «Кивач», можно считать вполне благоприятными для роста карельской березы, что следует из анализа данных по ростовым показателям. К сожалению, в момент создания участков в 1950–1970-е годы не были соблюдены нормы ее посадки, и к настоящему времени деревья короткоствольной формы роста оказались отчасти в угнетенном состоянии, а кустообразной – совсем утраченными, хотя именно они характеризуются наиболее насыщенной узорчатой текстурой древесины. Одним из главных факторов, лимитирующих рост растений в данных условиях, следует считать снижение уровня освещенности, которое произошло в одном случае в результате конкуренции деревьев карельской березы между собой, а в другом – из-за подросшего рядом елового насаждения. В дальнейшем при формировании новых групп растений подбирались уже участки с хорошей освещенностью, поэтому ростовые показатели (в частности, в высоту и по диаметру ствола у корневой шейки) у 24-летних деревьев превышают таковые у 65-летних.



Рис. 5. Проявление косвенных признаков наличия узорчатой древесины у растений вегетативного происхождения: а – в возрасте 8 лет (участок № 4); б, в – в возрасте 3 лет (участок № 5). ГПЗп «Кивач», 2024 г.

Fig. 5. Manifestation of indirect signs of figured wood in vegetative-genesis plants: а – at the age of 8 years (plot no. 4); б, в – 3 years (plot no. 5). Kivach State Nature Reserve, 2024.

Изменчивость изученных ростовых показателей деревьев в целом соответствует нормальному распределению (или близка к нему), а установленные значения коэффициента вариации в значительной степени зависят от возраста деревьев, их онтогенетического состояния, условий освещенности и особенно от уровня генетической гетерогенности каждой из шести изученных групп. Так, например, у деревьев семенного происхождения на стадии молодых генеративных растений (g_1) коэффициент вариации по высоте соответствует высокому или очень высокому уровню (34–45 %). Но с возрастом, начиная, как правило, со средневозрастной генеративной стадии (g_2) он постепенно снижается (31 %), достигая у растений в поздний генеративный период (g_3) величины в 27 %.

У вегетативного потомства к возрасту трех лет на этапе их виргинильного развития

величина коэффициента вариации по высоте у генетически однородных клонов находится на низком уровне (около 8 %), а у гетерогенных – на среднем (около 16 %). В то же время в обеих группах растений наблюдали высокий уровень изменчивости по диаметру ствола на уровне корневой шейки, что, по-видимому, обусловлено наличием неровностей и утолщений на его поверхности, свидетельствующих о начале формирования узорчатой текстуры в древесине.

Заметим, что по средним значениям высоты и размаху изменчивости по этому признаку деревья семенного происхождения в возрасте 52 лет, произрастающие на территории ГПЗп «Кивач», превышают одновозрастные деревья, расположенные, к примеру, в Ленинградской области [Ветчинникова и др., в печати] (табл. 4). При этом ростовые показатели,

Таблица 4. Сравнительные данные, характеризующие высоту деревьев карельской березы, произрастающих в искусственно созданных популяциях в Республике Карелия и Ленинградской области

Table 4. Comparative data on the height of curly birch trees growing in man-made populations in the Republic of Karelia and the Leningrad Region

Местонахождение и объект исследований Location and study object	Год создания Year of establishment	Возраст Age	Число деревьев Number of trees	Высота	
				среднее значение, м mean, m	размах изменчивости, м range, m
Семенное потомство / Seed progeny					
Карелия, ГПЗп «Кивач» Karelia, Kivach Nature Reserve группа деревьев № 1 tree group #1	1959	65	18	11,6 ± 0,7	4,8–15,8
группа деревьев № 2 tree group #2	1972	52	45	16,0 ± 0,7	4,9–24,3
группа деревьев № 3 tree group #3	2000	24	9	12,5–1,9	4,9–18,8
Ленинградская область* Leningrad Region*					
питомник Лисинского лесного колледжа Lisino Forest College nursery	1970	52	144	12,3 ± 4,2	3,4–21,3
Гатчинская ПЛСУ Gatchina PFSP	1971	51	151	13,2 ± 4,6	3,7–24,0
Вегетативное потомство / Vegetative progeny					
Карелия, ГПЗп «Кивач» Karelia, Kivach Nature Reserve группа деревьев № 5 tree group #5	2021	3	6	1,5 ± 0,1	1,4–1,7
группа деревьев № 6 tree group #6	2021	3	20	1,8 ± 0,1	1,3–2,4
Карелия, ГПЗк «Кижский»** Karelia, Kizhsky Nature Sanctuary					
участок «Южный» Yuzhnyi (Southern) site	2015	2 4	8	1,2 ± 0,1 2,0 ± 0,2	1,0–1,4 1,8–2,3
участок «Восточный» Vostochnyi (Eastern) site	2015	2 4	10 9	1,2 ± 0,3 1,8 ± 0,3	0,8–1,7 1,3–2,1

Примечание. ПЛСУ – постоянный лесосеменной участок; ГПЗк – государственный природный заказник. *По данным: Ветчинникова и др., в печати; **по данным: Ветчинникова, Титов, 2024б.

Note. PFSP – permanent forest seed plot. *According to: Vetchinnikova et al., in press; **according to: Vetchinnikova, Titov, 2024b.

зафиксированные у вегетативного потомства, указывают на то, что в условиях заповедника «Кивач» растения в возрасте трех лет сопоставимы по высоте или даже превышают таковые, участвующие в настоящее время в восстановлении популяции карельской березы в границах ГПЗк «Кижский» [Ветчинникова, Титов, 2024б].

Вместе с тем необходимо отметить, что определенные опасения вызывает состояние отдельных деревьев, высаженных на территории заповедника более 50 лет назад. Они еще не достигли критического возраста, но некоторые из них уже имеют явно выраженные признаки, соответствующие категориям аварийности, установленным Правилами санитарной безопасности в лесах. Согласно им деревья с углом наклона ствола $\geq 45^\circ$ относятся к I категории; с наличием плодовых тел дереворазрушающих грибов и признаками поражения гнилевыми болезнями, нарушающими прочность древесины, – к II; деревья с повреждениями и утратой целостности ствола (дупла, трещины, расщепление ствола, механические повреждения) – к III. Очевидно, что в самое ближайшее время требуется удалить все аварийные деревья, и лучше осуществить это в конце ближайшей зимы – начале весны, чтобы накопленные ранее в корнях органические вещества могли расходоваться на образование порослевых побегов, способных дать начало «новым» растениям с наступлением вегетационного периода в очередном календарном году.

В целом из результатов проведенного исследования и их анализа следует ряд выводов и соображений.

Во-первых, общее состояние популяции карельской березы, находящейся на территории ГПЗп «Кивач», можно признать удовлетворительным, хотя в ее составе имеются аварийные деревья, требующие ликвидации.

Во-вторых, несмотря на то что популяция карельской березы, созданная в границах ГПЗп «Кивач», представлена относительно небольшим количеством деревьев (чуть более 100), она является важной частью ценного генофонда карельской березы, составляющего, в свою очередь, часть природного наследия Карелии, а ее лучшие деревья (генотипы) могут быть источником для получения семян и пополнения коллекции клонов в культуре тканей, что может стать основой для осуществления практических работ по ее воспроизводству.

В-третьих, исследования карельской березы, ведущиеся в Институте леса КарНЦ РАН на протяжении уже почти 70 лет, доказали целесообразность и перспективность использования посадочного материала не только семенного

происхождения, но и вегетативного, полученного с привлечением клонального микроразмножения, в целях воспроизводства, в том числе расширенного, этого уникального представителя европейской аборигенной дендрофлоры и на территории Республики Карелия, и за ее пределами.

В-четвертых, в дальнейшем при создании плантаций карельской березы с коммерческими целями ООПТ с участием карельской березы, созданные в разные годы в Республике Карелия, могут рассматриваться как важный источник генетического разнообразия, а отдельные генотипы, отобранные здесь по тем или иным характеристикам, позволят вести селекционно-генетическую работу в разных направлениях и с разными целями.

В-пятых, подобно другим популяциям и насаждениям карельской березы популяция, созданная на территории ГПЗп «Кивач», является важным и интересным биологическим объектом, который позволяет проводить на его основе как фундаментальные, так и прикладные исследования.

Литература

Азбукина Р. Е., Быков Ю. А., Вахромеев И. В., Веселкин Г. А., Давыдова С. Н., Горькавый В. И., Карпинский А. Ю., Лавров И. А., Михлин В. Е., Петриченко Л. Н., Сергеев М. А., Серегин П. А., Скрипченко Л. С., Скрипченко Ф. А., Усков М. В., Цадкина А. А. Красная книга Владимирской области / Администрация Владим. обл., Департамент природопользования и охраны окружающей среды, Гос. автоном. учреждение «Единая дирекция особо охран. прир. территорий Владим. обл.». Владимир: Транзит-ИКС, 2010. С. 95.

Андреев К. А. Справка о заповеднике «Кивач». 1962 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 45. 7 с.

Барсукова Т. Л. Береза карельская в Беларуси // Интенсификация лесного хозяйства в Белорусской ССР. Сборник научных трудов. М.: ВНИИЛМ, 1987. С. 142–149.

Ветчинникова Л. В., Ветчинникова Т. Ю. Оценка состояния насаждений карельской березы на территории заповедника «Кивач» // Труды Карельского научного центра РАН. 2006. Вып. 10. С. 5–9.

Ветчинникова Л. В., Жигунов А. В., Гудкова К. А., Савельев О. А. Современное состояние насаждений карельской березы в Ленинградской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии (в печати).

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Ботанические заказники карельской березы в Республике Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2024а. № 1. С. 58–73. doi: 10.17076/bg1852

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: важнейшие результаты и перспективы исследований. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2021а. 243 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза: загадки остаются // Успехи современной биологии. 2023. Т. 143, № 1. С. 91–104. doi: 10.31857/S0042132423010118

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Карельская береза – уникальный биологический объект // Успехи современной биологии. 2019. Т. 139, № 5. С. 412–433. doi: 10.1134/S0042132419050107

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Костина Е. Э., Жигунов А. В. Сибсовое потомство карельской березы на Заонежской лесосеменной плантации // Известия вузов. Лесной журнал. 2023. № 5. С. 9–26. doi: 10.37482/0536-1036-2023-5-9-26

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф., Кузнецова Т. Ю. Карельская береза: биологические особенности, динамика ресурсов и воспроизводство. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 312 с.

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Особенности структуры популяций карельской березы // Успехи современной биологии. 2020. Т. 140, № 6. С. 601–615. doi: 10.31857/S0042132420050087

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Пространственная и возрастная структура популяций березы повислой и карельской березы // Труды Карельского научного центра РАН. 2021б. № 11. С. 22–38. doi: 10.17076/eb1501

Ветчинникова Л. В., Титов А. Ф. Реинтродукция и восстановление популяции *Betula pendula* var. *carelica* в государственном природном заказнике «Кижский» // Растительные ресурсы. 2024б. Т. 60, вып. 4. С. 69–85. doi: 10.31857/S0033994624040048

Коллекция *in vitro* клонов редких растений семейства Betulaceae // Научно-технологическая инфраструктура Российской Федерации: центры коллективного пользования научным оборудованием и уникальные научные установки [Электронный ресурс]. 2016. URL: <https://ckp-rf.ru/usu/465691/> (дата обращения: 09.10.2024).

Мамаев С. М. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 1973. 284 с.

Николаева Н. Н., Воробьев В. В. Современное состояние и структура генетического резервата карельской березы (национальный парк «Себежский», Псковская область) // Труды Кольского научного центра РАН. 2017. Т. 8, № 5. С. 53–66.

Особо охраняемые природные территории Республики Карелия / Министерство природных ресурсов и экологии Республики Карелия, Бюджетное природоохранное рекреационное учреждение Республики Карелия «Дирекция особо охраняемых природных территорий регионального значения Республики Карелия», Карельский научный центр РАН; сост. Кипрухин И. В. и др. СПб.: Свое изд-во, 2017. 432 с.

Педдер Ю. А. Государственный лесной заповедник «Кивач» КНИИ. 1931 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1, оп. 33, ед. хр. 272. 10 с.

Соколов Н. О. Госзаповедник «Кивач». 1934 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 1, оп. 33, ед. хр. 277. 14 с.

Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск: Гос. изд-во КФССР, 1950. 116 с.

Хохлова Т. Ю., Антипин В. К., Токарев П. Н. Особо охраняемые природные территории Карелии. Изд. 2-е, доп. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2000. 312 с.

Яковлев Ф. С. Анатомическое строение ствола карельской березы // Известия Карело-Финской научно-исследовательской базы АН СССР. 1949. № 1. С. 3–19.

Яковлев Ф. С. Заповедник «Кивач» (краткий справочник). 1963 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 3, ед. хр. 46. 7 с.

Яковлев Ф. С., Романовская М. М. Изучение влияния условий среды на рост и развитие карельской березы. 1959 г. (рукопись) // Архив КарНЦ РАН. Ф. 5, оп. 6, ед. хр. 9. 57 с.

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy, 2008. 168 s.

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatuja kehitys Etelä-Suomessa // Folia Forestalia. 1976. N 263. S. 3–28.

References

Andreev K. A. A brief report on the Kivach Nature Reserve. 1962 (manuscript). *Archive of the KarRC RAS*. F. 5, inv. 3, item 45. 7 p. (In Russ.)

Azbukina R. E., Bykov Yu. A., Vakhromeev I. V., Veselkin G. A., Davydova S. N., Gor'kavyi V. I., Karpinskiy A. Yu., Lavrov I. A., Mikhlin V. E., Petrichenko L. N., Sergeev M. A., Seregin P. A., Skripchenko L. S., Skripchenko F. A., Uskov M. V., Tsadkina A. A. The Red Data Book of the Vladimir Region. Vladimir: Tranzit-IKS; 2010. P. 95. (In Russ.)

Barsukova T. L. Curly birch in Belarus. *Intensifikatsiya lesnogo khozyaistva v Belorusskoi SSR. Sbornik nauchnykh trudov = Intensification of forestry in the Belarusian SSR. Proceedings*. Moscow: VNIILM; 1987. С. 142–149. (In Russ.)

Hagqvist R., Mikkola A. Visakoivun kasvatus ja käyttö. Metsäkustannus Oy; 2008. 168 p. (In Finn.)

In vitro collection of rare plant clones of Betulaceae family. *Nauchno-tekhnologicheskaya infrastruktura Rossiiskoi Federatsii: tsenyri kollektivnogo pol'zovaniya nauchnym oborudovaniem i unikal'nye nauchnye ustanovki = Scientific and technological infrastructure of the Russian Federation: Centers for collective use of scientific equipment and unique scientific facilities*. 2016. (In Russ.). URL: <https://ckp-rf.ru/usu/465691/> (accessed: 09.10.2024).

Khokhlova T. Yu., Antipin V. K., Tokarev P. N. Specially protected natural areas of Karelia. 2nd ed., enl. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2000. 312 p. (In Russ.)

Kiprukhin I. V. et al. (comp.). Specially protected natural areas of the Republic of Karelia. St. Petersburg: Svoe izd-vo; 2017. 432 p. (In Russ.)

Mamaev S. A. Forms of intraspecific variability of woody plants (the case of the Pinaceae family in the Urals). Moscow: Nauka; 1973. 284 p. (In Russ.)

Nikolaeva N. N., Vorobiev V. V. The current state and structure of Karelian birch genetic reserve (Sebezhsky National Park, Pskov Region). *Trudy Kol'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Kola Science Centre RAS*. 2017;8(6-5):53–66. (In Russ.)

Pedder Yu. A. Kivach State Forest Reserve KRI. 1931 (manuscript). *Archive of the KarRC RAS*. F. 1, inv. 33, item 272. 10 p. (In Russ.)

Saarnio R. Viljeltyjen visakoivikoiden laatuja kehitys Etelä-Suomessa. *Folia Forestalia*. 1976;263:3–28. (In Finn.)

Sokolov N. O. Curly birch. Petrozavodsk: Gos. izd-vo KFSSR; 1950. 116 p. (In Russ.)

Sokolov N. O. Kivach State Reserve. 1934 (manuscript). *Archive of the KarRC RAS*. F. 1, inv. 33, item 277. 14 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Botanical reserves of curly birch in the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2024a;1:58–73. (In Russ.). doi: 10.17076/bg1852

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: major research results and prospects for future research. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2021. 243 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Curly birch: some secrets remain. *Biol. Bull. Rev.* 2023;13(2):162–174. doi: 10.1134/S207908642302010X

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kostina E. E., Zhigunov A. V. Sibs progeny of curly birch at the Zaonezhye forest seed orchard. *Izvestiya vuzov. Lesnoi zhurnal = Russian Forestry Journal*. 2023;5:9–26. (In Russ.). doi: 10.37482/0536-1036-2023-5-9-26

Vetchinnikova L. V., Titov A. F., Kuznetsova T. Yu. Curly birch: biological characteristics, resource dynamics, and reproduction. Petrozavodsk: KarRC RAS; 2013. 312 p. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Reintroduction and restoration of the curly birch population in Kizhsky State Nature Sanctuary. *Rastitel'nye Resursy = Plant Resources*. 2024b;60(4):69–85. (In Russ.). doi: 10.31857/S0033994624040048

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Spatial and age structure of silver birch and curly birch populations. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2021;11:22–38. (In Russ.). doi: 10.17076/eb1501

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. Specific characteristics of Karelian birch population structure. *Biol. Bull. Rev.* 2021;4:414–427. doi: 10.1134/S2079086421040095

Vetchinnikova L. V., Titov A. F. The Karelian birch – a unique biological object. *Biol. Bull. Rev.* 2020;10:102–114. doi: 10.1134/S2079086420020085

Vetchinnikova L. V., Vetchinnikova T. Yu. Assessment of the curly birch plantings condition on the territory of the Kivach Nature Reserve. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of Karelian Research Centre RAS*. 2006;10:5–9. (In Russ.)

Vetchinnikova L. V., Zhigunov A. V., Gudkova K. A., Savel'ev O. A. Current state of curly birch plantations in Leningrad Oblast. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii* (in press). (In Russ.)

Yakovlev F. S. Anatomical structure of Karelian birch trunk. *Izvestiya Karelo-Finskoi nauchno-issledovatel'skoi bazy AN SSSR = Proceedings of the Karelo-Finnish Research Base of the Academy of Sciences of the USSR*. 1949;1:3–19. (In Russ.)

Yakovlev F. S. Kivach Reserve (a brief guide), 1963 (manuscript). *Archive of the KarRC RAS*. F. 5, inv. 3, item 46. 7 p.

Yakovlev F. S., Romanovskaya M. M. Study of the influence of environmental conditions on the growth and development of Karelian birch. 1959 (manuscript). *Archive of the KarRC RAS*. F. 5, inv. 6, item 9. 57 p.

Поступила в редакцию / received: 10.10.2024; принята к публикации / accepted: 22.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ветчинникова Лидия Васильевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: vetchin@krc.karelia.ru

Титов Александр Федорович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор, руководитель лаборатории экологической физиологии растений

e-mail: titov@krc.karelia.ru

Гудкова Ксения Александровна

стажер-исследователь лаборатории лесных биотехнологий

e-mail: gudkova@krc.karelia.ru

CONTRIBUTORS:

Vetchinnikova, Lidia

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher

Titov, Alexander

RAS Corr. Fellow, Dr. Sci. (Biol.), Professor, Head of Laboratory

Gudkova, Kseniya

Trainee Researcher

УДК 573

РОСТ И РАЗВИТИЕ РЕГЕНЕРАНТОВ ЗЕМЛЯНИКИ АНАНАСНОЙ (*FRAGARIA* × *ANANASSA* (WESTON) DUCHESNE EX ROZIER) НА РАЗЛИЧНЫХ ВЕРМИКУЛИТОВЫХ СУБСТРАТАХ ПРИ ПЕРЕВОДЕ ИЗ *IN VITRO* В *EX VITRO*

М. А. Ярцева^{1*}, А. Б. Хвостова², Л. А. Иванова^{1,3}, М. В. Слуковская^{4,5}

¹ Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина, ФИЦ «Кольский научный центр РАН» (Академгородок, 18а, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209), *468975@mail.ru

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова, Полярная опытная станция – филиал ВИР (ул. Козлова, 2, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209)

³ Институт проблем промышленной экологии Севера, ФИЦ «Кольский научный центр РАН» (Академгородок, 14а, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209)

⁴ Лаборатория природоподобных технологий и техносферной безопасности Арктики, ФИЦ «Кольский научный центр РАН» (ул. Ферсмана, 14, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209)

⁵ Институт химии и технологии редких элементов и минерального сырья им. И. В. Тананаева, ФИЦ «Кольский научный центр РАН» (Академгородок, 26а, Апатиты, Мурманская область, Россия, 184209)

Состав субстратов играет важную роль в адаптации растений-регенерантов при их дальнейшем выращивании в естественных условиях. Представлены результаты эксперимента по использованию термовермикулита Ковдорского месторождения марок Випон-2 и ТВ2-Н, различающихся по методу производства, для адаптации регенерантных растений земляники ананасной (*Fragaria* × *ananassa*) к нестерильным условиям. Исследовано влияние вермикулитовых субстратов и их смесей на приживаемость и рост растений. Использование субстратов ТВ2-Н и смеси ТВ2-Н с почвой способствовало повышению приживаемости растений по сравнению с растениями, выращенными в почве. Для растений, выращенных на данных субстратах, установлена стопроцентная приживаемость. При использовании смеси указанных субстратов с почвой наблюдали снижение этого показателя до 95–90 %, с наибольшими потерями количества прижившихся растений в варианте при выращивании в почве (приживаемость 76 %). Растения, выращенные на смешанном субстрате из термовермикулита ТВ2-Н и почвы, были на 40 % выше, чем выращенные в почве (контрольные растения). Также у них отмечались более высокие значения сырой биомассы (на 22 %) и массы корней (на 95 %), чем у контрольных растений. Прирост растений, выращенных на субстрате ТВ2-Н, и их сырой биомассы корней составил по сравнению с контрольными растениями 16 и 30 % соответственно; статистически значимых различий по показателю «сырая биомасса» не установлено. Применение субстратов Випон-2 и смеси Випон-2 с почвой при выращивании регенерантов оказалось менее эффективным (по сравнению с использованием

субстрата ТВ2-Н) для получения более высоких растений с большей биомассой. Тем не менее масса корней растений, выращенных на субстрате Випон-2 и смеси Випон-2 с почвой, была на 30 % больше, чем у контрольных растений. Полученные данные свидетельствуют о перспективности использования субстратов на основе термовермикулита для адаптации регенерантных растений земляники ананасной к нестерильным условиям при переходе из условий *in vitro* в *ex vitro*.

Ключевые слова: вермикулитовые субстраты; приживаемость регенерантов; клональное микроразмножение; земляника ананасная

Для цитирования: Ярцева М. А., Хвостова А. Б., Иванова Л. А., Слуковская М. В. Рост и развитие регенерантов земляники ананасной (*Fragaria* × *ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier) на различных вермикулитовых субстратах при переводе из *in vitro* в *ex vitro* // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 91–101. doi: 10.17076/eb1915

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания по теме № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции» и в рамках государственного задания по теме НИР «Стратегия развития и содержания коллекционных фондов ПАБСИ как базы для проведения научных изысканий в области интродукции и экологии в Арктической зоне РФ» (рег. № 1023032400462-1-1.6.19;1.6.20;1.6.4;1.6.11).

M. A. Yartseva^{1*}, A. B. Khvostova², L. A. Ivanova^{1,3}, M. V. Slukovskaya^{4,5}. GROWTH AND DEVELOPMENT OF REGENERANT STRAWBERRY (*FRAGARIA* × *ANANASSA* (WESTON) DUCHESNE EX ROZIER) PLANTS ON VARIOUS VERMICULITE SUBSTRATES DURING TRANSFER FROM *IN VITRO* TO *EX VITRO* CONDITIONS

¹ N. A. Avrorin Polar-Alpine Botanical Garden Institute, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (18a Akademgorodok, 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia), *468975@mail.ru

² N. I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Polar Experiment Station (2 Kozlova St., 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia)

³ Institute of North Industrial Ecology Problems, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (14a Akademgorodok, 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia)

⁴ Laboratory of Nature-Inspired Technologies and Environmental Safety of the Arctic, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (26a Akademgorodok, 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia)

⁵ I. V. Tananaev Institute of Chemistry and Technology of Rare Elements and Mineral Raw Materials, Kola Science Centre, Russian Academy of Sciences (14 Fersman St., 184209 Apatity, Murmansk Region, Russia)

Substrate composition plays an important role in the adaptation of regenerated plants during their further cultivation under natural conditions. The article presents the results of an experiment on using two brands of thermovermiculite from the Kovdor deposit (Vipon-2 and TV2-N, produced by different methods) for the adaptation of regenerated garden strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) plants to non-sterile conditions. The effect of vermiculite substrates and their mixtures on the survival rate and growth of plants was studied. The use of TV2-N substrates and TV2-N mix with soil enhanced the survival rate of plants compared to plants grown in soil. Plants cultivated on these substrates exhibited a 100 % survival rate. The survival rates on a mixture of these substrates with soil decreased to 95–90 %, and the greatest loss of plants occurred in the variant with cultivation in soil (76 % survival rate). Plants grown on a mix of thermovermiculite TV2-N and soil were 40 % taller than those grown in soil (control plants). They also had 22 % higher wet biomass and 95 % higher root mass than the control plants. The increase in the height and wet root biomass in plants grown on TV2-N substrate versus the control was 16 % and 30 %, respectively. No statistically significant differences between them were found as regards the wet biomass parameter. The use of Vipon-2 substrates and a Vipon-2 mix with soil proved to be less effective in growing taller and higher-biomass regenerant plants than the use of TV2-N substrate. Nevertheless, the root mass of plants grown on the Vipon-2 substrate and a mixture of Vipon-2 with soil was 30% greater than that of the control plants. Our data suggest indicate thermovermiculite-based substrates

have potential for the adaptation of regenerated garden strawberry plants to non-sterile environments during their transfer from *in vitro* to *ex vitro* cultivation.

Keywords: vermiculite substrates; survival of regenerant plants; clonal micropropagation; garden strawberry

For citation: Yartseva M. A., Khvostova A. B., Ivanova L. A., Slukovskaya M. V. Growth and development of regenerant strawberry (*Fragaria* × *ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier) plants on various vermiculite substrates during transfer from *in vitro* to *ex vitro* conditions. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 91–101. doi: 10.17076/eb1915

Funding. The activities were carried out within state-ordered theme No. FGEM-2022-0004: “Improving approaches and methods for ex situ preservation of the known gene pool of vegetatively propagated crops and their wild relatives; developing techniques for their efficient use in selective breeding” and within state-ordered theme “Strategy for the development and maintenance of PABGI collection stock as a basis for scientific research on introduction and ecology in the Arctic zone of the Russian Federation” (reg. No. 1023032400462-1-1.6.19; 1.6.20; 1.6.4; 1.6.11).

Введение

Земляника ананасная (*Fragaria* × *ananassa*) является одной из наиболее популярных ягодных культур открытого грунта Заполярья [Елсакова, Елсаков, 1999]. Продуктивность этой культуры в значительной степени зависит от качества посадочного материала, используемого при закладке плантации [Trejo-Tellez, Gomez-Merino, 2014]. Получение здоровых растений при вегетативном размножении сопряжено с трудностями; даже при строгом соблюдении агротехнических условий в почве со временем накапливаются вирусы и патогены, что ведет к потере сортовых качеств и к деградации сорта [Schiavon et al., 2022]. Одно из решений этой проблемы заключается в клональном микроразмножении растений [Trejo-Tellez, Gomez-Merino, 2014].

В условиях Арктической зоны Российской Федерации клональное микроразмножение является наиболее перспективным методом для получения здоровой рассады в необходимых количествах, для длительного сохранения сортовых особенностей растений. Однако внедрение этого метода требует персонализированного подхода к каждому виду растений [Cardoso et al., 2018].

Процесс клонального микроразмножения включает четыре основных этапа: введение в культуру, микроразмножение, укоренение и адаптация микроклонов к нестерильным условиям. Последний этап особенно важен, поскольку в этот период растения наиболее подвержены стрессу, что может привести к массовой их гибели и снижению эффективности работы [Мацнева, Ташматова, 2019]. Высокий уровень гибели клонов при переводе из *in vitro*

в *ex vitro* обусловлен прежде всего особенностями их роста и развития в стерильной среде, в частности особенностями формирования корней регенерантов на этапе размножения *in vitro* [Бородулина, Плаксина, 2015].

На данный момент отсутствует стандартизированная методика адаптации клонированных растений к природным почвенным условиям [Дедюхина и др., 2011; Teixeira da Silva et al., 2017; Галдина и др., 2018]. В то же время установлены основные требования к субстрату: он должен обеспечивать оптимальные условия для развития как наземной, так и корневой части растений и обладать такими характеристиками, как стерильность, влагоемкость и воздухопроницаемость [Иванова, 1996, 2008; Valasevich et al., 2009; Чудецкий и др., 2022].

Термовермикулит удовлетворяет этим требованиям, и его эффективность для адаптации растений подтверждена в ряде исследований [Крицкая и др., 2014; Erst et al., 2014; Шибанова, Орлова, 2018; Iwuagwu, Nwosu, 2018; Hoang et al., 2020]. В отличие от натуральной почвы он не требует обеззараживания, поскольку в процессе обжига при высоких температурах (500–700 °C) происходит полная стерилизация субстрата, что предотвращает размножение патогенов и микроорганизмов [Мосендз, Кременецкая, 2022]. Это позволяет существенно сократить затраты времени и снизить расходы на производство посадочного материала.

Однако следует учитывать высокую вариабельность физико-химических свойств термовермикулита, связанных с местом его добычи, составом руды и технологией обжига [Болотников, 1964]. Поэтому с появлением нового типа термовермикулита на рынке становится актуальным изучение его пригодности

в качестве субстрата-посредника при адаптации растений-регенерантов, переводимых из *in vitro* в *ex vitro*.

Цель исследования – изучить особенности роста и развития регенерантов земляники ананасной на различных вермикулитовых субстратах при переходе из условий *in vitro* в условия *ex vitro*.

Задачи исследования: 1) оценить влияние нового вермикулитового субстрата марки ТВ2-Н на рост и приживаемость растений-регенерантов земляники ананасной; 2) сравнить эффективность нового субстрата ТВ2-Н с ранее рекомендованным вермикулитом марки Випон-2; 3) оценить эффективность субстратов ТВ2-Н и Випон-2 в сочетании с автоклавированной почвой; 4) определить возможности применения этих субстратов для адаптации растений земляники ананасной при переходе из *in vitro* в *ex vitro*.

Объекты и методы

Эксперимент проводили в 2022 г. на базе лаборатории биотехнологии Полярной опытной станции – филиала Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР) и Кольского научного центра Российской академии наук (ФИЦ КНЦ РАН).

Объектами исследования явились растения-регенеранты земляники ананасной сорта Хибинская красавица, выращенные на различных субстратах. В качестве контрольных растений использованы регенеранты, выращенные в почве.

Сорт земляники ананасной Хибинская красавица является селекционным достижением ВИР, зарегистрирован в Государственном реестре в 2007 году и рекомендован для выращивания в условиях Мурманской и Архангельской областей, Республик Карелия и Коми. Сорт характеризуется ранним сроком созревания, высокой урожайностью, ягоды темно-красные с белым кончиком, средний вес ягод – 16 г, дегустационная оценка – 5 баллов, устойчив к болезням и вредителям [Елсакова, Елсаков, 1999].

Субстрат 1 (ТВ2-Н) – термовермикулит фракции 0,45–2,0 мм, полученный из ковдорского вермикулитового концентрата. Обжиг концентрата осуществлялся в электрической модульно-спусковой печи, разработанной на базе ООО «Квалитет» (г. Иркутск) под руководством А. И. Нижегородова из Национального исследовательского Иркутского государственного технического университета [Нижегородов, 2015]. Данный субстрат впервые

подвергается оценке в растениеводческих испытаниях на предмет его применения в агротехнологиях.

Субстрат 2 (Випон-2) – термовермикулит фракции 0,45–2,0 мм, был использован в качестве эталонного материала, ранее прошедшего испытания в растениеводстве и рекомендованного как универсальный субстрат для посева семян, укоренения черенков, выращивания рассады и зеленых культур [Иванова и др., 2020]. По сравнению с вермикулитом марки ТВ2-Н этот субстрат отличается меньшей щелочностью, а также обладает большей насыпной плотностью и влагоемкостью (табл.).

Субстрат 3 (ТВ2-Н + почва) – смесь термовермикулита марки ТВ2-Н и автоклавированной почвы, пропорции которых составляют 1:1 по объему.

Субстрат 4 (Випон-2 + почва) аналогично является смесью термовермикулита марки Випон-2 и автоклавированной почвы, также в соотношении 1:1 по объему.

Субстрат 5 (почва) представляет собой почвосмесь, приготовленную из поверхностного слоя почвы с добавлением речного песка и перегноя в соотношении 1:0,3:0,5 по объему. Данная смесь была измельчена, просеяна и прошла автоклавирование.

Для стерилизации почвы использовался автоклав Tuttnauer 3870ELV-wR-D/. Автоклавирование проводили при температуре 121 °C (250 °F), время стерилизации – 15 минут при давлении 1 атм.

Для получения однородного посадочного материала проведена предварительная работа по его подготовке (рис. 1). Эта работа включала в себя следующие этапы: выбор растения-донора (а), изолирование эксплантов (б), получение стерильной культуры (с), микроразмножение растений с целью получения меристематических клонов (д), а также черенкование и укоренение полученных побегов (е). Полный цикл, начиная с введения в культуру *in vitro* и заканчивая получением посадочного материала, составил 4,5 месяца. Для проведения эксперимента были выбраны растения с длиной корней от 3 до 4 см и с 3–5 листьями на каждом экземпляре. Процесс укоренения осуществлялся в течение четырех недель. Перед посадкой корни регенерантов земляники ананасной промывались от остатков агара в дистиллированной воде.

Для перевода растений из *in vitro* в *ex vitro* использовались пластиковые кассеты с ячейками размером 5,3×3,1×6,0 см, в каждую из которых помещался субстрат объемом 150 мл, предварительно увлажненный 75 мл воды.

Характеристика субстратов
Description of the substrates

Вариант Variant	Субстрат Substrate	Показатель Index				
		Насыпная плотность, г/дм ³ Bulkdensity, g/dm ³	Влагоемкость, мас. % Moisture capacity, wt. %	pH (H ₂ O)	pH (KCl)	*ОВП, мВ Eh, mV
1	ТВ2-Н TV2-H	300–320	100 ± 15	9,0–9,2	7,0–7,4	114 ± 1
2	Випон-2 Vipon-2	400–420	180 ± 10	8,5–8,8	6,9–7,1	176 ± 1
3	ТВ2-Н + почва TV2-H+ soil	350–380	60 ± 8	7,0–7,2	6,8–7,0	152 ± 2
4	Випон-2 + почва Vipon-2 + soil	400–420	80 ± 5	6,8–7,0	6,1–6,5	168 ± 2
5	Почва Soil	300–400	43 ± 5	6,4–6,8	6,0–6,3	200 ± 3

Примечание. *Окислительно-восстановительный потенциал.

Note. * Oxidation-reduction potential.

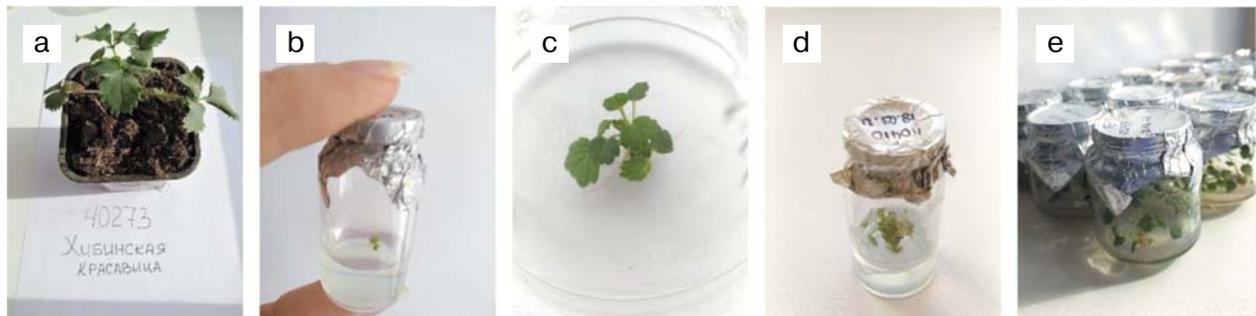


Рис. 1. Этапы подготовки растений земляники ананасной для использования в эксперименте (расшифровку см. в тексте)

Fig. 1. Stages of preparing pineapple strawberry plants for use in the experiment (for the legend see the text)

Затем в подготовленные кассеты высаживались растения, после чего производился полив водой в объеме 30 мл на каждую емкость. Посадки покрывались пленкой до появления новых листьев, затем пленка удалялась. Наблюдения за ростом и количеством прижившихся растений проводились регулярно с интервалом один раз в три дня. Общая продолжительность эксперимента составила 45 суток. Состояние растений оценивалось по ряду биометрических показателей (высота растений, вес сырой биомассы побегов и корней, количество листьев), а также по содержанию хлорофилла в листьях. Содержание хлорофилла ($a+b$) (мкг/см³) определяли с помощью ручного листового миниспектрометра CI-710s (CID Bio-Science, США).

Схема эксперимента включала пять вариантов, каждый выполнялся в трех повторностях по 7 растений в каждой (табл.).

Интенсивность освещения в помещении, в котором проводились эксперименты, варьировала в зависимости от погодных условий:

в пасмурные дни она составляла 6 кЛк, тогда как в солнечные дни достигала 20 кЛк. Установленный фотопериод – 16 часов света и 8 часов темноты, что способствовало оптимальному росту растений. Температурный режим поддерживался в диапазоне от 22 до 25 °С, а уровень влажности воздуха оставался на уровне 60 %.

Искусственное досвечивание осуществлялось с использованием белых светодиодных ламп марки ЗНР2, обладающих спектром в диапазоне 3800–4300 К. Данные условия освещения и температуры были выбраны для создания оптимальной среды, способствующей эффективной фотосинтетической активности растений.

Для анализа полученных данных использовались методы описательной статистики и однофакторного дисперсионного анализа. Обработка данных проводилась в программном обеспечении Microsoft Excel и Statistica 8. Использован критерий Стьюдента. Различия считались значимыми при $p < 0,05$. На диаграммах (рис. 2) приведены средние значения и ошибка среднего.

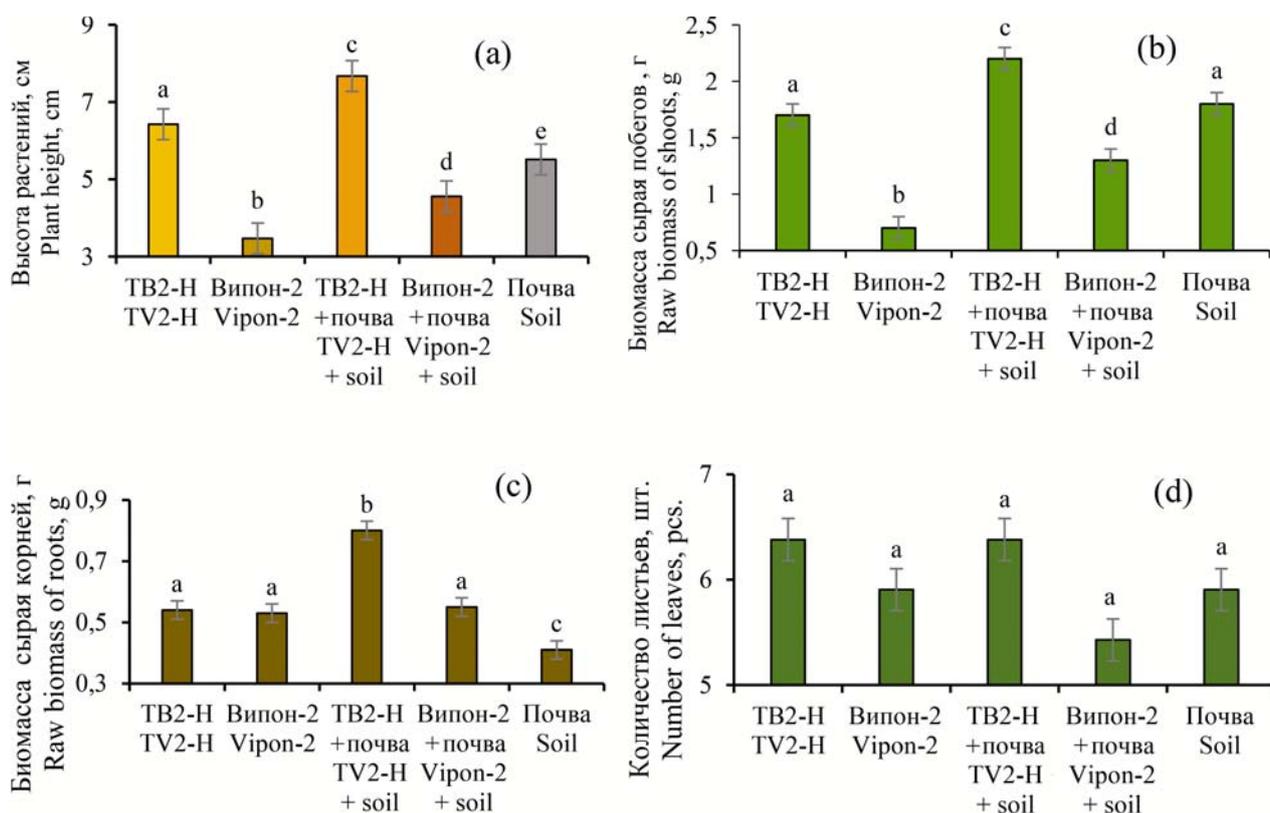


Рис. 2. Биометрические показатели растений земляники ананасной на 45-й день эксперимента: высота растений (а), сырая биомасса растений (б), сырая биомасса корней (с), количество листьев (д). Буквы над столбцами указывают статистически значимое различие между вариантами субстратов

Fig. 2. Biometric indicators of pineapple strawberry plants on day 45 of the experiment: plant height (a), raw biomass of plants (b), raw biomass of roots (c), number of leaves (d). The letters above the columns indicate a statistically significant difference between the substrate variants

Результаты

Наилучшие показатели приживаемости (100 %) зафиксированы у растений, высаженных в субстраты, содержащие термовермикулит марки ТВ2-Н, как в чистом виде, так и в комбинации с обычной почвой.

При применении Випон-2 у регенерантов наблюдался значительно меньший процент приживаемости (95–90 %), чем у растений, выращенных в субстрате ТВ2-Н, что указывает на существенно более низкую эффективность данного субстрата по сравнению с термовермикулитом ТВ2-Н. У растений, посаженных в обычную почву, эта цифра достигала 76 %.

Выявлены различия ($p < 0,05$) в высоте растений между всеми экспериментальными вариантами. В частности, растения, выращенные в субстратах на основе термовермикулита ТВ2-Н в сочетании с почвой, были на 40 и 16 % выше (рис. 2, а), чем растения контрольной группы, что подчеркивает заметное

влияние выбранного субстрата на рост. В то же время в вариантах с Випон-2 в сочетании с почвой высота растений была ниже по сравнению с контрольной группой на 16 и 36 % соответственно.

Результаты показали, что растения на субстрате ТВ2-Н на 45 % превосходили по высоте растения, высаженные в субстрат Випон-2, что подтверждает более благоприятные условия роста, создаваемые первым типом субстрата (рис. 3).

Установлено, что надземная биомасса растений земляники ананасной, выращенных в субстрате, составленном из вермикулита ТВ2-Н и почвы, была на 22 % больше, чем у растений из контрольной группы ($p < 0,05$). Различий в надземной биомассе между вариантами с использованием вермикулита ТВ2-Н и почвы не выявлено. Обнаружено заметное снижение накопления биомассы у регенерантов земляники ананасной при их выращивании в субстрате Випон-2 и его смеси с почвой по сравнению

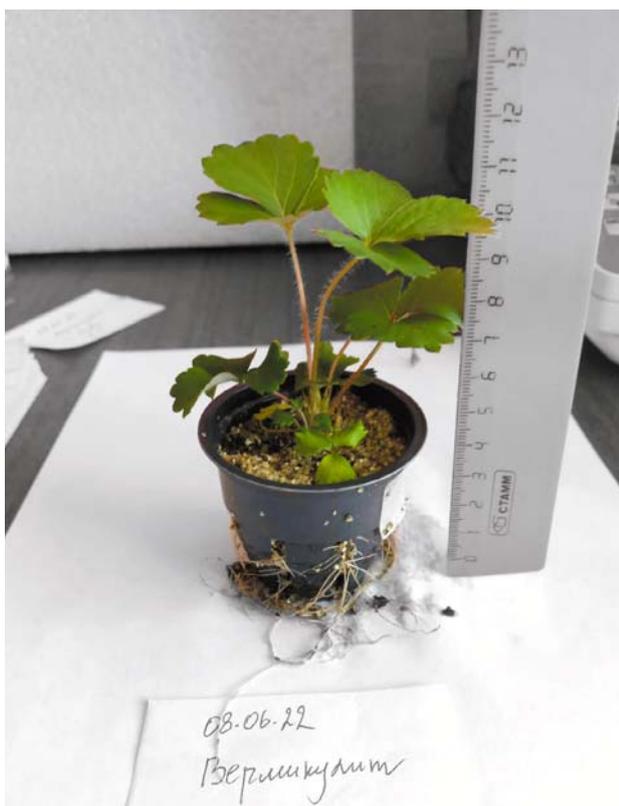


Рис. 3. Внешний вид растений земляники в вариантах ТВ2-Н и Випон-2 на 45-й день после посадки
 Fig 3. The appearance of strawberry plants in variants TV2-N and Vipon-2 on the 45th day after planting

с контрольными растениями (на 62 и 28 % соответственно) (рис. 2, b).

Анализ данных по биомассе корней показал, что во всех опытных вариантах она была статистически значимо выше, чем в контрольной группе. При этом среди экспериментальных вариантов не выявлено значительных различий, за исключением смеси вермикулита ТВ2-Н и почвы. В этом случае масса корней превышала контрольные показатели на 95 %. При использовании вермикулита ТВ2-Н без почвы, субстрата Випон-2, а также смеси Випон-2 с почвой наблюдалось увеличение корневой биомассы в среднем на 30 % по сравнению с контрольными растениями (рис. 2, c).

В течение экспериментального периода (45 дней) у растений земляники ананасной, размещенных во всех типах субстратов, сформировалось от 5 до 8 листьев. Различия в количестве листьев между разными вариантами не были статистически значимыми (рис. 2, d).

Общее содержание хлорофилла *a* и *b* у растений из всех экспериментальных групп между собой не различалось ($p > 0,05$).

Обсуждение

Результаты эксперимента продемонстрировали принципиальную возможность успешной адаптации растений, а также подтвердили положительное влияние выбранных субстратов на основные показатели, такие как приживаемость, высота и биомасса растений-регенерантов.

Отсутствие различий в общем содержании хлорофилла *a* и *b* может указывать на то, что фотосинтетический аппарат растений, выращенных на разных субстратах, функционирует примерно на схожем уровне.

Наилучшие результаты достигнуты при применении смеси почвы с вермикулитом марки ТВ2-Н, полученным путем обжига концентрата в электрической модульно-спусковой печи. Следует отметить, что, несмотря на более низкие показатели биомассы и высоты растений в других вариантах, уровень их выпадов оставался минимальным, а корневая система демонстрировала хорошее развитие. Это позволяет сделать вывод о высоком потенциале применения различных опытных субстратов для адаптации растений-регенерантов в процессе

клонального микроразмножения. В условиях отсутствия автоклавированной почвы термовермикулитовые субстраты могут служить эффективной альтернативой традиционным методам [de Souza Ferrari et al., 2020].

Важно подчеркнуть, что данный эксперимент проведен без использования минеральных удобрений, что, по всей видимости, негативно сказалось на качественных характеристиках растений после их перехода в рассадный период. Чистый термовермикулит, обладая относительно низким содержанием питательных веществ, ограничивал рост, особенно в варианте с использованием субстрата Випон-2, где повышенная плотность способствовала ухудшению условий для развития растений. Введение почвы в смеси с вермикулитом обеспечило необходимый пул питательных элементов, что, в свою очередь, оказало положительное влияние на рост и развитие растений [Галдина и др., 2018].

Тем не менее при использовании почвенных смесей для перевода растений из *in vitro* в *ex vitro* необходимо учитывать регламентированные процедуры по обеззараживанию данных субстратов методом автоклавирования, что представляет собой затратное и трудоемкое мероприятие. В связи с этим актуальными представляются дальнейшие исследования, направленные на изучение влияния различных типов стерильных термовермикулитов, обогащенных минеральными веществами, на процесс адаптации клонально размноженных растений земляники ананасной в рассадный период. Это может способствовать получению здоровой и продуктивной рассады без необходимости использования органических субстратов, которые могут оказаться потенциально опасными для развития молодых растений-регенерантов.

Полученные результаты подтверждают предположение о том, что сочетание различных субстратов может значительно повлиять на успешность адаптации растений [Дедюхина и др., 2011]. Применение термовермикулита в комбинации с почвой дало лучшие результаты в отношении прироста биомассы корней в сравнении с чистым термовермикулитом. Это согласуется с наблюдениями, представленными в литературе, где акцентируется внимание на необходимости обеспечивать растения достаточным количеством питательных веществ в переходный из *in vitro* в *ex vitro* период [Us-Camas et al., 2014].

Следует отметить, что вермикулит обладает уникальными свойствами удержания влаги и аэрации, что критически важно для здоровья

корневой системы при переходе растений в более экстремальные условия [Иванова, 2008]. Тем не менее даже такое полезное свойство, как удержание влаги, может не способствовать усилению адаптационных возможностей растений, если не обеспечить достаточное количество макро- и микроэлементов [Lakho et al., 2023].

Заключение

Новый вермикулитовый субстрат марки ТВ2-Н продемонстрировал свою эффективность в улучшении показателей роста и приживаемости растений-регенерантов земляники ананасной при переходе из *in vitro* в *ex vitro* по сравнению с обычной почвой. Более того, выращивание растений в субстрате ТВ2-Н обеспечило им более высокий прирост биомассы корней и процент приживаемости по сравнению с ранее рекомендованным вермикулитом марки Випон-2. Использование смесей субстратов ТВ2-Н и Випон-2 с автоклавированной почвой имело преимущество по сравнению с использованием чистого термовермикулита, предоставляя растениям более полноценный питательный профиль.

Таким образом, субстраты на основе термовермикулита показали возможность успешной адаптации земляники ананасной при изменении условий выращивания (переходе из *in vitro* в *ex vitro*). Тем не менее необходимы дальнейшие исследования, касающиеся оптимизации субстратов для перевода регенерантов в *ex vitro* при микроразмножении разных видов растений. Это позволит улучшить практику клонального размножения и адаптации плодово-ягодных, декоративных и экзотических культур, особенно в условиях Севера.

Литература

- Болотников Д. П. Вермикулит. Мурманск: Мурман. кн. изд-во, 1964. 50 с.
- Бородулина И. Д., Плаксина Т. В. Адаптация растений-регенерантов земляники садовой сорта Московский Деликатес к условиям *ex vitro* // Acta Biol. Sib. 2015. № 1-2. С. 74–84. doi: 10.14258/abs.v1i1-2.832
- Галдина Т. Е., Калошин В. П., Самошин С. Е. Применение методов биотехнологии в декоративном растениеводстве // Субтропическое и декоративное садоводство. 2018. Т. 66. С. 105–112. doi: 10.31360/2225-3068-2018-66-105-112
- Дедюхина О. Н., Константинова А. С., Баранова О. Г. Адаптация растений-регенерантов *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn. к почвенным условиям // Вестник Удмуртского университета. 2011. Вып. 3. С. 31–35.

Елсакова С. Д., Елсаков Г. В. Ягодный сад на Кольском Севере. Мурманск, 1999.

Иванова Л. А., Слуковская М. В., Кременецкая И. П., Горбачева Т. Т. Пора озеленять Арктику. Инновационные газонные технологии для создания травяного покрова различного назначения в условиях Заполярья. Апатиты: Изд-во ФИЦ КНЦ РАН, 2020. 37 с.

Иванова Л. А. Субстрат для культивирования растений-регенерантов при микроклональном размножении // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира: Мат-лы II Всерос. науч.-практ. конференции (г. Волгоград, 19–21 августа 2008 г.). Белгород: Изд-во БелГУ, 2008. С. 171–174.

Иванова Л. А. Технология выращивания альстромерии гибридной в Заполярье. Информ. листок № 152. Мурманск: Мурм. межотрасл. террит. ЦНТИ и пропаганды, 1996. С. 96.

Крицкая Т. А., Петрова Н. А., Кашин А. С. Подготовка регенерантов *Potentilla vulgarica* Juz. (Rosaceae) к высадке из культуры *in vitro* в природные условия // Бюллетень Ботанического сада Саратовского государственного университета. 2014. № 12. С. 143–148.

Мацнева О. В., Ташматова Л. В. Клональное микроразмножение земляники – перспективный метод современного питомниководства (обзор) // Современное садоводство. 2019. № 4. С. 113–119. doi: 10.24411/2312-6701-2019-10411

Мосендз И. А., Кременецкая И. П. Оценка влияния способов термообработки вермикулита для применения его в качестве гидропонного субстрата // Труды Ферсмановской научной сессии ГИ КНЦ РАН. 2022. № 19. С. 248–252. doi: 10.31241/FNS.2022.19.045

Нижегородов А. И. Электрические модульно-спусковые печи с системой рекуперации энергии для обжига вермикулитовых концентратов // Новые огнеупоры. 2015. № 10. С. 22–27. doi: 10.17073/1683-4518-2015-10-22-27

Чудецкий А. И., Родин С. А., Зарубина Л. В., Кузнецова И. Б., Тяк Г. В. Микроклональное размножение и особенности адаптации к условиям *ex vitro* лесных ягодных растений рода *Vaccinium* // Техника и технология пищевых производств. 2022. Т. 52, № 3. С. 570–581. doi: 10.21603/2074-9414-2022-3-2386

Шибанова Н. Л., Орлова М. В. Микроклональное размножение *Citrus limon* (L.) Osbeck сорта Павловский // Биотехнология. 2018. № 1. С. 57–61. doi: 10.17072/1994-9952-2018-1-57-61

Cardoso J. C., Sheng Gerald L. T., Teixeira da Silva J. A. Micropropagation in the twenty-first century // Plant Cell Culture Protocols. Methods in Molecular Biology. 2018. Vol. 1815. P. 17–46. doi: 10.1007/978-1-4939-8594-4_2

de Souza Ferrari M. P., da Cruz R. M. S., dos Santos Queiroz M., de Andrade M. M., Alberton O., Magalhães H. M. Efficient *ex vitro* rooting, acclimatization, and cultivation of *Curcuma longa* L. from mycorrhizal fungi // J. Crop Sci. Biotechnol. 2020. Vol. 23. P. 469–482. doi: 10.1007/s12892-020-00057-2

Erst A. A., Erst A. S., Shaulo D. N. *In vitro* propagation of *Dianthus mainensis*, an endemic plant from the West Sayan (North Asia) // Taiwan. 2014. Vol. 59(2). P. 106–110. doi: 10.6165/tai.2014.59.106

Hoang N. N., Kitaya Y., Shibuya T., Endo R. Effects of supporting materials in *in vitro* acclimatization stage on *ex vitro* growth of wasabi plants. *Scientia Hortic.* 2020. Vol. 261. Art. 109042. doi: 10.1016/j.scienta.2019.109042

Iwuagwu M. O., Nwosu N. N. Performance of *in vitro* cassava (*Manihot esculenta* Crantz) plantlets weaned with locally sourced substrates // International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology. 2018. Vol. 3(2). P. 663–669. doi: 10.22161/ijeab/3.2.47

Lakho M. A., Jatoi M. A., Solangi N., Abul-Soad A. A., Qazi M. A., Abdi G. Optimizing *in vitro* nutrient and *ex vitro* soil mediums-driven responses for multiplication, rooting, and acclimatization of pineapple // Scientific Reports. 2023. Vol. 13, no. 1. P. 1275. doi: 10.1038/s41598-023-28359-9

Schiavon A. V., Becker T. B., Delazeri E. E., Vignolo G. K., Mello-Farias P., Antunes L. E. C. Production and quality of strawberry plants produced from different nutrient solutions in soilless cultivation // Revista Ceres. 2022. Vol. 69, no. 3. P. 348–357. doi: 10.1590/0034-737X202269030013

Teixeira da Silva J. A., Dewir Y. H., Wicaksono A., Sahjiram L., Kim H., Zeng S., Chandler S. F., Hosokawa M. African violet (*Saintpaulia ionantha* H. Wendl.): Classical breeding and progress in the application of biotechnological techniques // Folia Hort. 2017. No. 29/2. P. 99–111. doi: 10.1515/fhort-2017-0010

Trejo-Téllez L. I., Gómez-Merino F. C. Nutrient management in strawberry: effects on yield, quality and plant health // Strawberries: Cultivation, Antioxidant Properties and Health Benefits. Hauppauge, NY: Nova Science Publ., 2014. P. 239–267.

Us-Camas R., Rivera-Solís G., Duarte-Aké F., De-la-Peña C. *In vitro* culture: an epigenetic challenge for plants // Plant Cell Tiss. Org. Cult. 2014. Vol. 118. P. 187–201.

Valasevich N., Kukharchyk N., Krasinskaya T. Influence of adaptation substrates on morphological development of raspberry plantlets during acclimatization *ex vitro* // Acta Hort. 2009. Vol. 812. P. 409–414. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.812.57

References

Bolotnikov D. P. Vermiculite. Murmansk: Murm. kn. izd-vo; 1964. 50 p. (In Russ.)

Borodulina I. D., Plaksina T. V. *Ex vitro* adaptation of regenerated strawberry (Moscow Delicacy variety). *Acta Biol. Sib.* 2015;1-2:74–84. (In Russ.). doi: 10.14258/abs.v1i1-2.832

Cardoso J. C., Sheng Gerald L. T., Teixeira da Silva J. A. Micropropagation in the twenty-first century. *Plant Cell Culture Protocols. Methods in Molecular Biology.* 2018;1815:17–46. doi: 10.1007/978-1-4939-8594-4_2

Chudetskii A. I., Rodin S. A., Zarubina L. V., Kuznetsova I. B., Tyak G. V. Clonal micropropagation and peculiarities of adaptation to *ex vitro* conditions of forest berry plants of the genus *Vaccinium*. *Tekhnika i tekhnologiya pishchevykh proizvodstv = Food Processing: Techniques and Technology.* 2022;52(3):570–581. (In Russ.). doi: 10.21603/2074-9414-2022-3-2386

Dedyukhina O. N., Konstantinova A. S., Baranova O. G. Adaptation of regenerated plants *Eremogone saxatilis* (L.) Ikonn. to soil conditions. *Vestnik Udmurtskogo universiteta = Bulletin of Udmurt University*. 2011;3:31–35. (In Russ.)

de Souza Ferrari M. P., da Cruz R. M. S., dos Santos Queiroz M., de Andrade M. M., Alberton O., Magalhães H. M. Efficient *ex vitro* rooting, acclimatization, and cultivation of *Curcuma longa* L. from mycorrhizal fungi. *J. Crop Sci. Biotechnol.* 2020;23:469–482. doi: 10.1007/s12892-020-00057-2

Elsakova S. D., Elsakov G. V. Berry orchard in the Kola North. Murmansk; 1999. (In Russ.)

Erst A. A., Erst A. S., Shaulo D. N. *In vitro* propagation of *Dianthus mainensis*, an endemic plant from the West Sayan (North Asia). *Taiwania*. 2014;59(2):106–110. doi: 10.6165/ta.2014.59.106

Galdina T. E., Kaloshin V. P., Samoshin S. E. Applying biotechnology techniques in ornamental horticulture. *Subtropicheskoe i dekorativnoe sadovodstvo = Subtropical and Ornamental Gardening*. 2018;66:105–112. (In Russ.). doi: 10.31360/2225-3068-2018-66-105-112

Hoang N. N., Kitaya Y., Shibuya T., Endo R. Effects of supporting materials in *in vitro* acclimatization stage on *ex vitro* growth of wasabi plants. *Scientia Hortic.* 2020;261:109042. doi: 10.1016/j.scienta.2019.109042

Ivanova L. A., Slukovskaya M. V., Kremenetskaya I. P., Gorbacheva T. T. It's time to green the Arctic. Innovative lawn technologies for creating grass for various purposes in the Arctic. Apatity: KSC RAS; 2020. 37 p. (In Russ.)

Ivanova L. A. Substrate for cultivating regenerated plants for microclonal propagation. *Biotehnologiya kak instrument sokhraneniya bioraznobraziya rastitel' nogo mira: Mat-ly II Vseros. nauch.-prakt. konferentsii (Volgograd, 19–21 avgusta 2008 g.) = Biotechnology as a tool for preserving the biodiversity of flora: Proceed. II All-Russian scientific and practical conference (Volgograd, August 19–21, 2008)*. Belgorod: BelGU, 2008. P. 171–174. (In Russ.)

Ivanova L. A. A technique for growing hybrid alstroemeria in the Arctic. *Inform. bull. No. 152. Murmansk: Murm. mezhotrasl. territ. TsNTI i prop.*; 1996. P. 96. (In Russ.)

Iwuagwu M. O., Nwosu N. N. Performance of *in vitro* cassava (*Manihot esculenta* Crantz) plantlets weaned with locally sourced substrates. *International Journal of Environment, Agriculture and Biotechnology*. 2018;3(2):663–669. doi: 10.22161/ijeab/3.2.47

Kritskaya T. A., Petrova N. A., Kashin A. S. Preparation of regenerated plants *Potentilla vulgarica* Juz. (Rosaceae) for landing from *in vitro* culture under natural conditions. *Byulleten' Botanicheskogo sada Saratovskogo*

gosuniversiteta = *Bulletin of the Botanical Garden of Saratov State University*. 2014;12:143–148. (In Russ.)

Lakho M. A., Jatoi M. A., Solangi N., Abul-Soad A. A., Qazi M. A., Abdi G. Optimizing *in vitro* nutrient and *ex vitro* soil mediums-driven responses for multiplication, rooting, and acclimatization of pineapple. *Scientific Reports*. 2023;13(1):1275. doi: 10.1038/s41598-023-28359-9

Matsneva O. V., Tashmatova L. V. Clonal micro-propagation of strawberries – a promising method of modern nursery breeding (review). *Sovremennoe sadovodstvo = Modern Horticulture*. 2019;4:113–119. (In Russ.). doi: 10.24411/2312-6701-2019-10411

Mosendz I. A., Kremenetskaya I. P. Evaluating the effect of vermiculite heat treatment methods for its application as a hydroponic substrate. *Trudy Fersmanovskoi nauchnoi sessii GI KNTs RAN = Proceedings of the Fersman Scientific Session of the GI KSC RAS*. 2022;19:248–252. (In Russ.). doi: 10.31241/FNS.2022.19.045

Nizhegorodov A. I. Electric modular firing furnaces with an energy recovery system for firing vermiculite concentrates. *Novye ognepory = New Refractories*. 2015;10:22–27. (In Russ.). doi: 10.17073/1683-4518-2015-10-22-27

Schiavon A. V., Becker T. B., Delazeri E. E., Vignolo G. K., Mello-Farias P., Antunes L. E. C. Production and quality of strawberry plants produced from different nutrient solutions in soilless cultivation. *Revista Ceres*. 2022;69(3):348–357. doi: 10.1590/0034-737X202269030013

Shibanova N. L., Orlova M. V. Microclonal propagation of *Citrus limon* (L.) Osbeck variety Pavlovsky. *Biotehnologiya = Biotechnology*. 2018;1:57–61. doi: 10.17072/1994-9952-2018-1-57-61

Teixeira da Silva J. A., Dewir Y. H., Wicaksono A., Sahijram L., Kim H., Zeng S., Chandler S. F., Hosokawa M. African violet (*Saintpaulia ionantha* H. Wendl.): Classical breeding and progress in the application of biotechnological techniques. *Folia Hortic.* 2017;29/2: 99–111. doi: 10.1515/fhort-2017-0010

Trejo-Téllez L. I., Gómez-Merino F. C. Nutrient management in strawberry: effects on yield, quality and plant health. *Strawberries: Cultivation, Antioxidant Properties and Health Benefits*. Hauppauge, NY: Nova Science Publ.; 2014. P. 239–267.

Us-Camas R., Rivera-Solis G., Duarte-Aké F., De-la-Peña C. *In vitro* culture: an epigenetic challenge for plants. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 2014;118:187–201.

Valasevich N., Kukharchyk N., Krasinskaya T. Influence of adaptation substrates on morphological development of raspberry plantlets during acclimatization *ex vitro*. *Acta Hortic.* 2009;812:409–414. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.812.57

Поступила в редакцию / received: 14.05.2024; принята к публикации / accepted: 05.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ярцева Мария Александровна

аспирант, ведущий инженер Лаборатории интродукции и акклиматизации растений

e-mail: 468975@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Yartseva, Maria

Doctoral Student, Leading Engineer

Хвостова Александра Борисовна

аспирант, специалист

e-mail: a.khvostova.k-2@mail.ru

Иванова Любовь Андреевна

д-р биол. наук, главный научный сотрудник
Лаборатории декоративного цветоводства
и озеленения ПАБСИ КНЦ РАН; ведущий научный
сотрудник ИППЭС КНЦ РАН

e-mail: ivanova_la@inbox.ru

Слуковская Марина Вячеславовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
Лаборатории природоподобных технологий
и техносферной безопасности Арктики ФИЦ
КНЦ РАН; научный сотрудник ИХТРЭМС КНЦ РАН

e-mail: m.slukovskaya@ksc.ru

Khvostova, Alexandra

Doctoral Student, Specialist

Ivanova, Lubov

Dr. Sci. (Biol.), Chief Researcher, PABGI KSC RAS;
Leading Researcher, INEP KSC RAS

Slukovskaya, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory
of Nature-Inspired Technologies and Environmental
Safety of the Arctic, KSC RAS; Researcher,
ICTREMRM KSC RAS

УДК 577.218

ОТБОР ЭТАЛОННЫХ ГЕНОВ ДЛЯ НОРМАЛИЗАЦИИ RT-qPCR У *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA: MUSCIDAE)

К. С. Крестовина*, А. Д. Мельничук

Всероссийский научно-исследовательский институт ветеринарной энтомологии и арахнологии – филиал Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра Тюменского научного центра Сибирского отделения РАН (ул. Институтская, 2, Тюмень, Россия, 625041), *krutko.k.s@hotmail.com

Насекомые-вредители являются одной из основных угроз для сельскохозяйственной деятельности. Традиционно противодействие им осуществляется химическими средствами защиты (инсектицидами). Однако в их применении находят множество недостатков, основным из которых является токсикологическое воздействие на нецелевые объекты, снижение биоразнообразия и развитие резистентности у насекомых-вредителей. Для комплексной борьбы с ними необходимо знать особенности популяций – их фенотипический и генотипический состав. Сегодня молекулярно-генетические исследования все чаще используются в оценке стабильности популяций, особенно методы RT-qPCR. Однако данный метод требует внимательного подбора референсных генов. В большинстве исследований обозначаются гены, экспрессия которых изменилась в ответ на некоторое воздействие, но практически не раскрывается, в отношении каких генов производилась нормализация генов-мишеней и проводилась ли предварительная оценка стабильности эталонных генов. Наше исследование осуществлялось на *Musca domestica*. Обладая коротким жизненным циклом и высоким репродуктивным потенциалом, комнатная муха часто служит модельным организмом для изучения популяционных процессов и механизмов инсектицидной устойчивости у насекомых. В настоящее время в научных базах данных мало информации о подборе референсных генов для исследования экспрессии генов указанного объекта. В настоящей работе было протестировано четыре гена-кандидата – *RPS18*, *EF-1*, *18S*, *GAPDH* для оценки уровня транскриптов на трех линиях модельного организма *Musca domestica*. Анализ наиболее стабильных эталонных генов для 55 образцов проводился в программе RefFinder, которая использует несколько алгоритмов оценки референсных генов: Delta Ct, BestKeeper, NormFinder и geNorm. По результатам исследования наиболее надежным признан ген *EF-1*.

Ключевые слова: популяция; экспрессия генов; референсные гены; *Musca domestica*; инсектициды; резистентность

Для цитирования: Крестовина К. С., Мельничук А. Д. Отбор эталонных генов для нормализации RT-qPCR у *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 102–111. doi: 10.17076/eb1870

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках проекта №122122800052-9.

K. S. Krestonoshina*, A. D. Melnichuk. SELECTION OF REFERENCE GENES FOR RT-qPCR NORMALIZATION IN *MUSCA DOMESTICA* L. (DIPTERA: MUSCIDAE)

All-Russian Scientific Research Institute of Veterinary Entomology and Arachnology – Branch of Federal State Institution, Federal Research Centre, Tyumen Scientific Centre of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (2 Institutskaya St., 625041 Tyumen, Russia), *krutko.k.s@hotmail.com

Insect pests are one of the major threats to agricultural activities. Chemical pesticides (insecticides) are commonly used to combat them. However, use of chemical pesticides has many disadvantages, the main ones are the toxicological effect on non-target objects, a decrease in biodiversity and resistance development in insect pests. A comprehensive insect pests control requires the knowledge of the populations features – their phenotypic and genotypic composition. Molecular genetic studies are becoming widely used in assessing populations stability, especially RT-qPCR methods. This method nevertheless needs careful selection of reference genes. Most studies identify genes which expression has changed in response to some stimulus, but little or no information is given about which genes were normalized to the target genes or whether the stability of the reference genes was previously assessed. This study was conducted on *Musca domestica*. With a short life cycle and high reproductive potential, the housefly often serves as a model organism for studying population processes and studying the mechanisms of insecticide resistance in insects. Current scientific databases lack information about the reference genes selection for studying the gene expression of the given object. In the study, four candidate-genes (*RPS18*, *EF-1*, *18S*, *GAPDH*) were tested to assess transcript levels in three lines of the model organism *Musca domestica*. Analysis of the most stable reference genes for 55 samples was carried out in the RefFinder program, which uses several reference gene evaluation algorithms: Delta Ct, BestKeeper, NormFinder and geNorm. According to the study results, the *EF-1* gene was found to be the most reliable.

Keywords: population; gene expression; reference genes; *Musca domestica*; insecticides; resistance

For citation: Krestonoshina K. S., Melnichuk A. D. Selection of reference genes for RT-qPCR normalization in *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 102–111. doi: 10.17076/eb1870

Funding. The study was carried out with financial support from the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation within the framework of project No. 122122800052-9.

Введение

Насекомые-вредители играют заметную роль в жизни человека. Они имеют фитосанитарное, санитарно-эпидемиологическое и даже экономическое значение, нанося ущерб экономике сельскохозяйственных предприятий – от поедания культур до распространения болезней [Замотайлов и др., 2009]. Существуют разные подходы для борьбы с вредителями. Так, одним из общепринятых методов является использование химических препаратов. Однако чрезмерное и неправильное использование приводит к развитию резистентности в популяциях вредителей, а также несет серьезные экологические риски. К экологическим рискам использования инсектицидов относят токсикологическое воздействие на нецелевые организмы [Горбатов и др., 2019].

Инсектициды наносят значительный ущерб окружающей среде и экосистемам, сокращая биоразнообразие и уничтожая виды, которые являются важными элементами трофических сетей [Джумаева и др., 2023]. Также остаточные вещества могут накапливаться в окружающей среде, в сельскохозяйственной продукции или питьевой воде и негативно воздействовать на здоровье человека и животных [Ананьева и др., 2021]. Разработка защитных мероприятий для прицельной борьбы с вредителями невозможна без знания эколого-генетических характеристик популяций вредителей и понимания их взаимодействия с окружающей средой. Учитывая специфику отдельных особей и целых популяций, внедряя новые знания, борьбу с вредителями можно сделать более эффективной и менее затратной, а также безопасной для нецелевых видов [Оберемок и др., 2015].

В настоящее время для оценки устойчивости популяций и их адаптивного потенциала все чаще используют молекулярно-генетические исследования. Особое внимание уделяется поиску генов и мутаций, ассоциированных с развитием резистентности в популяциях насекомых-вредителей [Menozzi et al., 2004; Riveron et al., 2014; Voaventura et al., 2020]. Большинство исследований основано на использовании разных подходов для изучения связей между фенотипом и генотипом. Анализ относительной экспрессии генов очень важен во многих областях биологических исследований. Понимание характера экспрессии генов обеспечивает наибольшую вероятность идентификации генов, связанных с новыми биологическими процессами, а также предоставляет возможность изучения сложных регуляторных сетей [Segal et al., 2003]. Полимеразная цепная реакция в реальном времени (RT-qPCR) широко используется сегодня для изучения и оценки уровня транскриптов, и для надежной количественной оценки важно правильно выбрать эталонные гены. Эталонные гены, их также называют референсные или гены домашнего хозяйства, включают в себя гены со стабильной и высокой экспрессией в разных экспериментальных условиях (разные группы, стадии развития, тип ткани и действие внешних стимулов). Наиболее часто используют гены β -актина (*ACTB*), 18S рРНК (*18S*), фактора элонгации 1 (*EF1*), тубулин (*TUB*) и глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (*GAPDH*) [Thellin et al., 1999; Zhong et al., 2013]. Однако экспрессия эталонных генов не всегда стабильна и может изменяться в зависимости от метода отбора проб или условий, что может быть причиной неверной интерпретации результатов и невозможности воспроизводимости экспериментов [Zhou et al., 2013].

Комнатная муха – *Musca domestica* Linnaeus, 1758 (Diptera: Muscidae) обладает коротким жизненным циклом и высоким репродуктивным потенциалом, реализуемым в лабораторных условиях, что делает ее удобным модельным объектом для изучения различных генетических и популяционных процессов [Никоноров, Беньковская, 2013]. Также данный объект часто используется для изучения молекулярно-генетических основ развития резистентности к инсектицидам. Помимо прочего она имеет медицинское, санитарное и ветеринарное значение, так как является механическим переносчиком более 300 видов опасных возбудителей инфекций человека и животных, таких как амёбная дизентерия, брюшной тиф, глистные и риккетсиозные инфекции и прочее [Hussam, 2015; Hassan et al., 2022; Olagunju, 2022;

Otu-Bassey et al., 2022; Monyama et al., 2022; Nayduch et al., 2023]. Поэтому контроль численности популяции данного вида имеет важное практическое значение. На сегодняшний день очень мало информации об отборе и стабильности референсных генов для *M. domestica*. С целью обнаружения стабильно экспрессирующихся референсных генов нами были проанализированы три различных линии *M. domestica* – две лабораторные линии и одна селективная.

Материалы и методы

Объектом исследования служили 10-дневные пупарии комнатной мухи *Musca domestica* двух лабораторных линий Lab TY и Lab UF, не подвергавшихся воздействию инсектицидами, и линии NikR_CI. Линия Lab TY была получена из Новосибирского аграрного университета в 2009 году, линия Lab UF – из лаборатории биохимии адаптивности насекомых Института биохимии и генетики УФИЦ РАН в 2023 году. Линия NikR_CI была получена нами из природной популяции Nik путем селекции инсектицидом (Пирафен КЭ, д. в. хлорфенапир, 360 г/л). Особи всех линий содержались в боксах с поддержанием постоянной температуры 27 ± 1 °C и относительной влажности воздуха 50 ± 5 %. В исследовании использовали тотальную РНК (тотРНК), выделенную из 24 особей Lab TY, 19 особей Lab UF и 12 особей NikR_CI.

Тотальную РНК выделяли с помощью микроколонок HiPure Total RNA Kit (Magen, Китай), дополнительно обрабатывая ДНКазой I. Количество и качество тотРНК оценивали спектрофотометрически на приборе Nano-500 Allsheng (Китай) по соотношению оптической плотности при длине волн 260/280 нм (коэффициент поглощения 1,9–2,1). Целостность фракций тотРНК проверяли в 1% агарозном геле-электрофорезе (рис. 1). Первую цепь кДНК синтезировали с помощью набора MMLV RT (Evrogen, Россия) согласно инструкции производителя. Праймеры были разработаны с использованием программного обеспечения Primer3 в сочетании с Beacon designer 5.0. ПЦР в реальном времени проводили, используя смесь BioMaster HS-qPCR SYBR Blue (Biolabmix, Россия), на амплификаторах iQ5 (Bio-Rad, США) и Gentier 96E (TianLong, Китай). Каждую реакцию проводили не менее чем в двух повторях, для исключения загрязнения реагентов использовали нематричный контроль и негативный контроль. Стандартную кривую строили для каждого отобранного гена *M. domestica* с использованием 10-кратных серийных разведений объединенной кДНК.

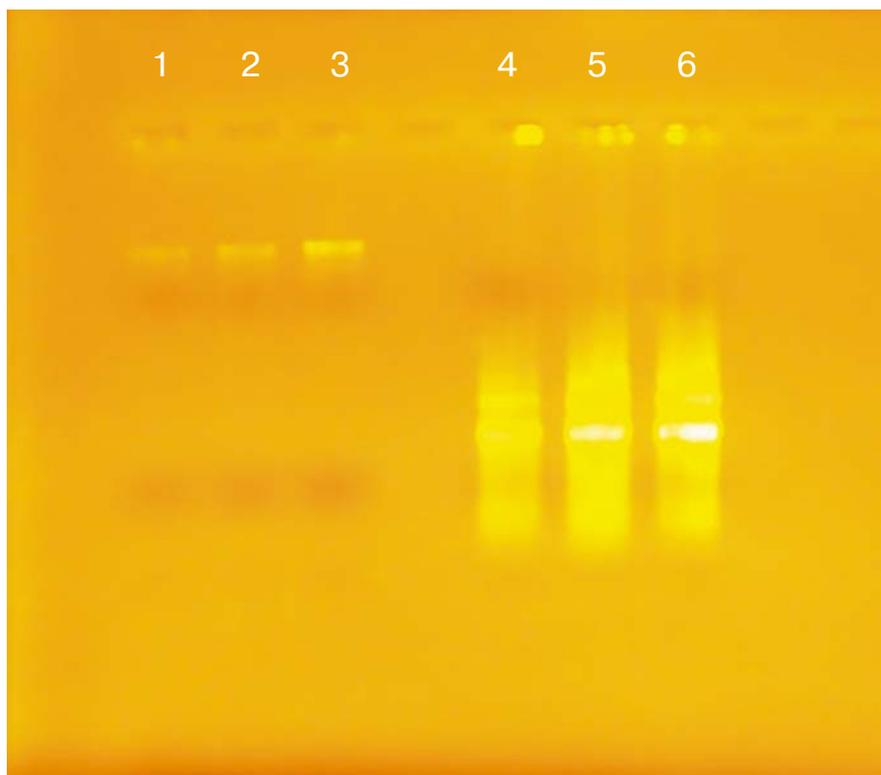


Рис. 1. Электрофореграмма образцов после одновременного выделения геномной ДНК и суммарной РНК, 1% агарозный гель:

1–3 – разные образцы выделенной ДНК; 4–6 – выделенная РНК из этих же образцов

Fig. 1. Electrophoregram of samples after simultaneous isolation of genomic DNA and total RNA, 1% agarose gel:

1–3 – different samples of isolated DNA; 4–6 – isolated RNA from the same samples

Проверка специфичности праймеров для RT-qPCR проводилась в несколько этапов:

1. Выравнивание последовательности праймера в BLAST NCBI;
2. Анализ кривых плавления продукта ПЦР (рис. 2);
3. Электрофорез продуктов ПЦР в 6% ПААГ-геле.

Условия амплификации были одинаковы для каждого праймера: на первом этапе преинкубация при 95 °С в течение 5 минут, далее 35 циклов денатурация по 1 минуте при 95 °С, отжиг 20 секунд при 58 °С и элонгация 20 секунд при 72 °С.

Статистическую обработку данных и ранжирование по коэффициенту нормализации проводили в программе RefFinder по необработанным значениям пороговых циклов (Ct). Анализ кривых плавления продукта ПЦР выполняли с помощью стандартного ПО амплификатора Gentier 96E (рис. 2). Значения Ct рассчитаны стандартным ПО амплификаторов при значении пороговой линии 50.

Результаты представлены в виде Box-plot с обозначением медиан, верхнего и нижнего квартилей, а также усов, обозначающих минимум и максимум. Построение графика делали при помощи программного обеспечения Python 3.11.

Результаты и обсуждение

Кандидаты в референсные гены отбирались по двум критериям: 1) наибольшая частота использования в аналогичных исследованиях и 2) разница в функциональном классе. Были выбраны гены 18SPHK, 18S (GeneBank: 1135100218) – цитозольная малая рибосомальная субъединица; GAPDH (GeneBank: DQ386609.1) – глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназа, оксидоредуктаза в гликолизе и глюконеогенезе; рибосомальный протеин S18, RPS18 (GeneBank: KC424479.1) – компонент 40S субъединицы рибосомы и фактор элонгации 1, EF-1 (GeneBank: GQ465788.1) – катализ GTP-зависимого связывания аминоксил-тРНК и рибосомы (табл.).

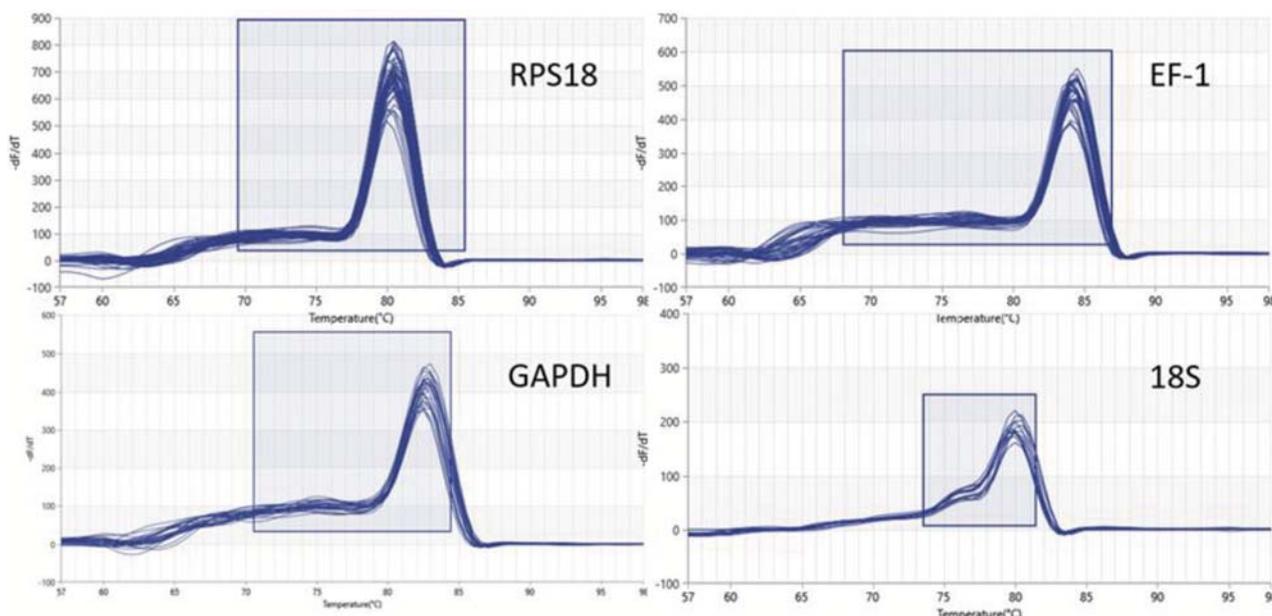


Рис. 2. Кривые плавления продуктов RT-qPCR (TianLong, Китай)
 Fig. 2. Melting curves of RT-qPCR products (TianLong, China)

Эталонные гены-кандидаты, оцененные в этом исследовании
 Reference candidate genes evaluated in this study

Символ гена Gene symbol	Название гена Gene name	Последовательность праймера (5' → 3') прямой/обратный Primer sequence (5' → 3') forward/reverse	T _m	Длина ампликона (bp) Amplicon size (bp)
<i>RPS18</i>	Рибосомальный белок s18 Ribosomal proteins 18	ATCGTCACCATCATCTCCAAC TTCTTCAAGCGTTCCAATCG	59	149
<i>EF-1</i>	Фактор элонгации Elongation factor	TAAGGAAGGTAACGCTGAAGG CAAGGGCAAACGCAAAGG	59	9
<i>18S</i>	18S рибосомальная РНК 18S ribosomal RNA	CTACAACGATGATGAAGCCAAG ACCAGAACCACAGCCAATATC	59.2	145
<i>GAPDH</i>	Глицеральдегид-3- фосфатдегидрогеназа Glyceraldehyde-3- phosphate dehydrogenase	GTCATCATCTCCGCTCCATC GTCTGGCTTGTAGGCATCC	57.4	85

Значения Ct, отражающие уровень экспрессии выбранных для исследования референсных генов, варьировали от 14 до 27 циклов (рис. 3). Для *RPS18* были характерны самые низкие значения пороговых циклов Ct (от 14,855), что говорит о наиболее высоком уровне транскриптов. Экспрессия гена *18S* характеризовалась поздними пороговыми циклами (> 25 Ct) и, следовательно, низким уровнем экспрессии, что не соответствует критериям для эталонных генов. Ранжирование по коэффициенту нормализации проводили в программе RefFinder, которая использует несколько алгоритмов оценки референсных генов: Delta Ct, BestKeeper, NormFinder и geNorm. На основе рейтингов

каждой программы присваивается соответствующий вес отдельному гену и рассчитывается среднее геометрическое их весов для общего итогового рейтинга.

Анализ Delta Ct представляет собой метод, при котором происходит сравнение относительной экспрессии «пар генов» в каждом образце. Принимая во внимание все гены и сравнивая все возможные комбинации генов, формируется закономерность, согласно которой гены имеют тенденцию ассоциироваться либо с повышенным, либо с пониженным уровнем отклонения ΔCt и, следовательно, с увеличением или со снижением уровня вариабельности экспрессии генов [Silver et al., 2006].

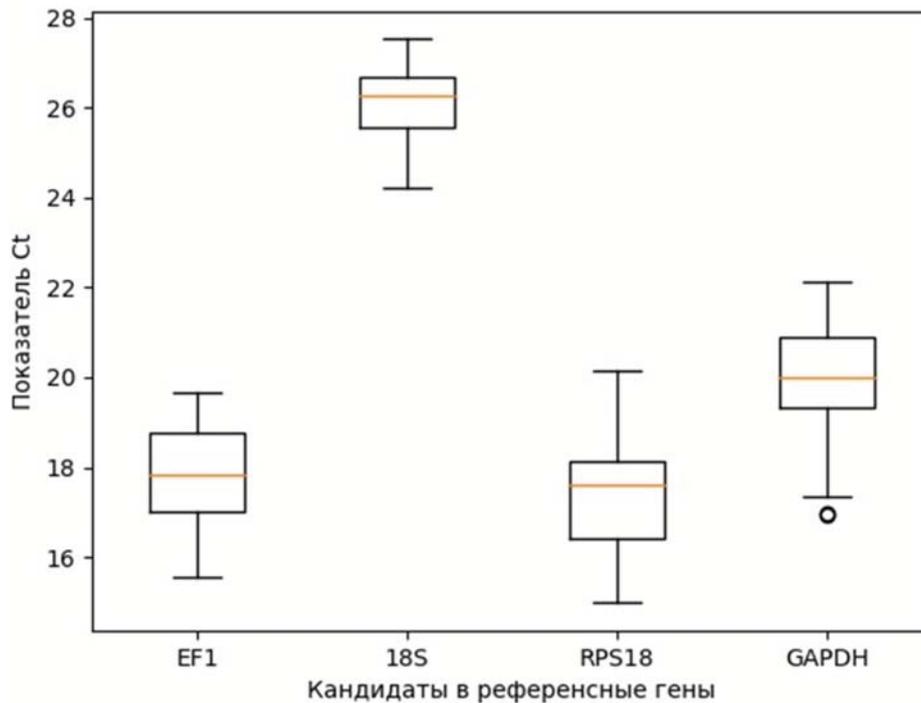


Рис. 3. Значения Ct референсных генов

Fig. 3. Ct values of reference genes

При соблюдении показателя меры стабильности экспрессии (M) не более 1,5 ген считается стабильным. В анализе этот показатель не выполнялся для двух генов: *GAPDH* (M = 1,94) и *RPS18* (M = 1,583) во всех трех популяциях (Lab TY, Lab UF и NikR_CL). *EF-1* демонстрировал наиболее стабильную экспрессию (M = 1,293) по отношению к остальным генам-кандидатам.

Анализ BestKeeper также оценивает взаимосвязи между возможными парами эталонных генов, проводя многократный анализ корреляций с использованием исходных значений Ct для каждого гена. BestKeeper присваивает собственный индекс, основанный на среднем геометрическом значении Ct всех потенциальных референсных генов, а также считает коэффициент вариации (CV) и стандартное отклонение (SD) каждого гена-кандидата на основе всех значений Ct. Алгоритм считает наиболее стабильными генами те, в которых был наименьший коэффициент вариации и стандартного отклонения (CV+SD). Гены со стандартным отклонением выше 1 рекомендуется отбрасывать [Pfaffl et al., 2004]. Учитывая данные показатели, алгоритм BestKeeper ранжировал гены-кандидаты в следующем порядке: *18S* (0,721), *EF-1* (0,993), *RPS18* (1,166), *GAPDH* (1,206), где *18S* наиболее стабильный ген.

Анализ NormFinder основан на математической модели, которая автоматически вычисляет

значение стабильности для всех генов – кандидатов на нормализацию, протестированных на наборе образцов, содержащем любое количество образцов, организованных в любое заданное количество групп. Более стабильные гены должны иметь более низкое среднее значение M [Andersen et al., 2004]. NormFinder ранжировал гены от наиболее стабильно экспрессирующихся к наименее в следующем порядке: *EF-1* (M = 0,185) > *18S* (M = 0,81) > *RPS18* (M = 1,216) > *GAPDH* (M = 1,757).

Анализ geNorm основан на том принципе, что соотношение экспрессии двух идеальных генов внутреннего контроля идентично во всех образцах, независимо от экспериментальных условий или типа клеток. Таким образом, изменение коэффициентов экспрессии двух реальных генов «домашнего хозяйства» отражает тот факт, что один (или оба) гена не экспрессируются (экспрессируются) постоянно, при этом увеличение вариации соотношения соответствует снижению стабильности экспрессии. Для каждого контрольного гена определяется парная вариация со всеми другими контрольными генами как стандартное отклонение логарифмически преобразованных коэффициентов экспрессии и определяется показатель стабильности внутреннего контрольного гена M как средняя парная вариация конкретного гена со всеми другими контрольными генами.

Гены с наименьшими значениями M имеют наиболее стабильную экспрессию. Предполагается, что контрольные гены не регулируются совместно, а следовательно, поэтапное исключение гена с самым высоким значением M приводит к комбинации двух конститутивно экспрессируемых генов домашнего хозяйства, которые имеют наиболее стабильную экспрессию в тестируемых образцах [Vandesompele et al., 2002]. Ранжирование генов-кандидатов по значению M привело к следующим результатам: $18S \mid EF-1$ ($M = 1,056$) $>$ $RPS18$ ($M = 1,19$) $>$ $GAPDH$ ($M = 1,565$), где гены $18S$ и $EF-1$ являются наиболее стабильно экспрессирующимися.

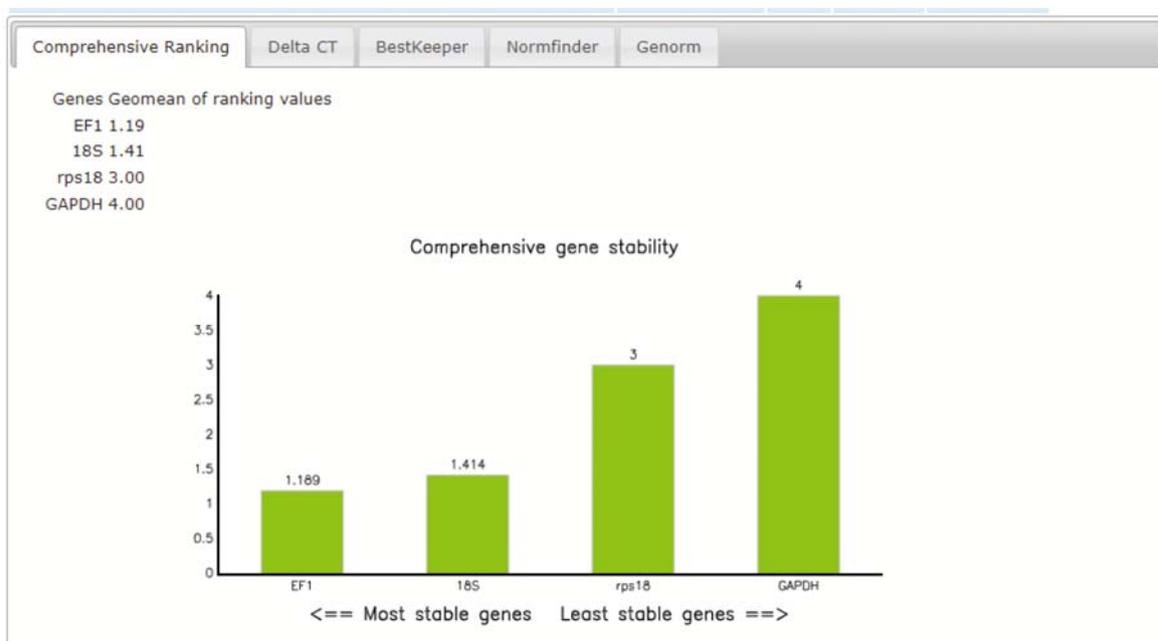
Результаты всех четырех алгоритмов несколько отличались между собой, а ранжирование по итоговому баллу всех алгоритмов в программе RefFinder представило следующий рейтинг: $EF-1$ ($M = 1,189$) $>$ $18S$ ($M = 1,414$) $>$ $RPS18$ ($M = 3$) $>$ $GAPDH$ ($M = 4$), где $EF-1$ – наиболее стабильный ген для всех трех исследуемых популяций *M. domestica*, а $GAPDH$ – наименее стабильный (рис. 4).

В 2000 году Судзуки с соавторами показали, что в исследованиях по оценке уровня экспрессии генов, результаты которых опубликованы во влиятельных журналах, использовали один ген домашнего хозяйства, и это до сих пор является обычной практикой [Suzuki et al., 2000].

Однако совершенно очевидно, что многие из этих контрольных генов могут демонстрировать значительную вариабельность экспрессии в зависимости от ткани, возраста объекта, экспериментальных условий и т. д. [Zhong, Simons, 1999; Deindl et al., 2002; Radonić et al., 2004]. Поэтому соответствующая проверка генов домашнего хозяйства в любой новой экспериментальной системе имеет решающее значение и использование более одного референсного гена приведет к более точным и воспроизводимым результатам в дальнейшем.

Заключение

В нашем исследовании с использованием нескольких алгоритмов наиболее стабильно экспрессирующимися генами признаны $EF-1$ и $18S$. Однако $18S$, несмотря на то, что экспрессируется с минимальной вариабельностью в разных группах, демонстрирует достаточно низкую экспрессию (> 25 Ct), что делает его неподходящим кандидатом для дальнейших исследований. $RPS18$ был исключен алгоритмами Delta Ct и BestKeeper, что наводит на сомнения в дальнейшем его использовании в качестве референсного гена. $GAPDH$ продемонстрировал наибольшую вариабельность экспрессии для всех четырех алгоритмов (Delta Ct, BestKeeper, NormFinder и geNorm),



References

Рис. 4. Ранжирование референсных генов по комплексному рейтингу программы RefFinder (скриншот программы RefFinder): слева наиболее стабильные гены, справа наименее стабильные гены

Fig. 4. Ranking of the reference genes by comprehensive ranking of the RefFinder program (screenshot of the RefFinder program): the most stable genes are shown on the left, the least stable genes – on the right

что делает его использование в качестве референсного гена невозможным. В результате мы можем использовать только один из рассмотренных эталонных генов – *EF-1*, что является недостаточным. Поэтому необходимо расширять исследование и изучать другие гены-кандидаты, например тубулин, β -актин и др.

Качественные исследования генетических и эпигенетических механизмов приспособления позволяют более точно оценить устойчивость популяционных генофондов и спрогнозировать направление эволюционных процессов. Опираясь на эти знания, можно разработать более точные стратегии по борьбе с вредителями, а значит, свести к минимуму экологические риски.

Авторы выражают благодарность коллективу лаборатории генетики Института биологии КарНЦ РАН за возможность проведения научной стажировки, обучения и выполнения части исследовательской работы на базе ЦКП КарНЦ РАН.

Литература

- Ананьева Е. Е., Мацкало Л. Л., Буторина А. А. Оценка токсического действия системных инсектицидов на мышевидных грызунов на примере степной пеструшки (*Lagurus lagurus*) // Проблемы биологии, зоотехнии и биотехнологии: Сборник трудов науч.-практ. конф. (Новосибирск, 14–18 декабря 2020 г.). Новосибирск, 2021. С. 60–65.
- Горбатов В. С., Астайкина А. А., Аптикаев Р. С., Тихонов В. В. Сравнительная оценка опасности и риска пестицидов для водных организмов // Агрехимия. 2019. № 11. С. 17–26. doi: 10.1134/S0002188119110061
- Джумаева М. К. Воздействие сельскохозяйственных пестицидов на окружающую среду // Central Asian Journal of Medical and Natural Science. 2023. Vol. 4. no. 1. P. 381–385.
- Замотайлов А. С., Попов И. Б., Белый А. И. Экология насекомых. Краткий курс лекций. Краснодар: КубГАУ, 2009. 184 с.
- Никонов Ю. М., Беньковская Г. В. Селекция на продолжительность жизни в лабораторных линиях комнатной мухи *Musca domestica* // Биомика. 2013. Т. 5, № 1-2. С. 44–47.
- Оберемок В. В., Зайцев А. С., Левченко Н. Н., Ниадар П. М. Краткий обзор наиболее популярных современных инсектицидов и перспективы создания ДНК-инсектицидов // Энтомологическое обозрение. 2015. Т. 94, № 3. С. 507–518.
- Andersen C. L., Jensen J. L., Ørntoft T. F. Normalization of real-time quantitative reverse transcription-PCR data: a model-based variance estimation approach to identify genes suited for normalization, applied to bladder and colon cancer data sets // Cancer Res. 2004. Vol. 64, no. 15. P. 5245–5250. doi: 10.1158/0008-5472.CAN-04-0496
- Boaventura D., Martin M., Pozzebón A., Mota-Sanchez D., Nauen R. Monitoring of target-site mutations conferring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda* // Insects. 2020. Vol. 11, no. 8. P. 545. doi: 10.3390/insects11080545
- Deindl E., Boengler K., van Royen N., Schaper W. Differential expression of GAPDH and beta3-actin in growing collateral arteries // Mol. Cell. Biochem. 2002. Vol. 236. P. 139–146. doi: 10.1023/a:1016166127465
- Hassan A. O., Obeagu E. I., Oluwasinmile B. O. Evaluation of different microbial pathogens associated with the external surfaces of houseflies and to determine the antibiotic susceptibility pattern of recovered bacterial pathogens in Owo // Int. J. Curr. Res. Med. Sci. 2022. Vol. 8, no. 1. P. 1–13. doi: 10.22192/ijcrms.2022.08.01.001
- Hussam S. A. Role of house flies (*Musca domestica*) as vector host for parasitic pathogens in Al-Diwaniya Province / Iraq // Int. J. Sci. Res. 2015. Vol. 4, iss. 4. P. 1961–1965.
- Menozzi P., Shi M. A., Lougarre A., Tang Z. H., Fournier D. Mutations of acetylcholinesterase which confer insecticide resistance in *Drosophila melanogaster* populations // BMC Evol. Biol. 2004. Vol. 4. P. 1–7. doi: 10.1186/1471-2148-4-4
- Monyama M. C., Onyiche E. T., Taioe M. O., Nkhebenyane J. S., Thekiso O. M. Bacterial pathogens identified from houseflies in different human and animal settings: A systematic review and meta-analysis // Vet. Med. Sci. 2022. Vol. 8, no. 2. P. 827–844. doi: 10.1002/vms3.496
- Nayduch D., Neupane S., Pickens V., Purvis T., Olds C. House flies are underappreciated yet important reservoirs and vectors of microbial threats to animal and human health // Microorganisms. 2023. Vol. 11, no. 3. P. 583. doi: 10.3390/microorganisms11030583
- Olagunju E. A. Housefly: Common zoonotic diseases transmitted and control // Journal of Zoonotic Diseases. 2022. Vol. 6, no. 1. P. 1–10. doi: 10.22034/jzd.2022.14378
- Otu-Basse I. B., Efreteui G. K., Mbah M. Gut Parasites of medical importance harboured by *Musca domestica* in Calabar, Nigeria // Trop. Parasitol. 2022. Vol. 12, no. 2. P. 99. doi: 10.4103/tp.tp_51_21
- Pfaffl M. W., Tichopad A., Prgomet C., Neuvians T. P. Determination of stable housekeeping genes, differentially regulated target genes and sample integrity: BestKeeper–Excel-based tool using pair-wise correlations // Biotechnol. Lett. 2004. Vol. 26. P. 509–515. doi: 10.1023/b:bile.0000019559.84305.47
- Radonić A., Thulke S., Mackay I. M., Landt O., Siebert W., Nitsche A. Guideline to reference gene selection for quantitative real-time PCR // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2004. Vol. 313, no. 4. P. 856–862. doi: 10.1016/j.bbrc.2003.11.177
- Riveron J. M., Yunta C., Ibrahim S. S., Djouaka R., Irving H., Menze B. D., Ismail H. M., Hemingway J., Ranson H., Albert A., Wondji C. S. A single mutation in the *GSTe2* gene allows tracking of metabolically based insecticide resistance in a major malaria vector // Genome Biol. 2014. Vol. 15, no. 2. P. 1–20. doi: 10.1186/gb-2014-15-2-r27
- Segal E., Shapira M., Regev A., Pe'er D., Botstein D., Koller D., Friedman N. Module networks: identifying

regulatory modules and their condition-specific regulators from gene expression data // *Nat. Genet.* 2003. Vol. 34, no. 2. P. 166–176. doi: 10.1038/ng1165

Silver N., Best S., Jiang J., Thein S. L. Selection of housekeeping genes for gene expression studies in human reticulocytes using real-time PCR // *BMC Mol. Biol.* 2006. Vol. 7, no. 1. P. 1–9.

Suzuki T., Higgins P. J., Crawford D. R. Control selection for RNA quantitation // *Biotechniques.* 2000. Vol. 29, no. 2. P. 332–337. doi: 10.2144/00292rv02

Thellin O., Zorzi W., Lakaye B., De Borman B., Coumans B., Hennen G., Grisar T., Igout A., Heinen E. Housekeeping genes as internal standards: use and limits // *J. Biotechnol.* 1999. Vol. 75. P. 291–295. doi: 10.1016/s0168-1656(99)00163-7

Vandesompele J., De Preter K., Pattyn F., Poppe B., Van Roy N., De Paepe A., Speleman F. Accurate normalization of real-time quantitative RT-PCR data by geometric averaging of multiple internal control genes // *Genome Biol.* 2002. Vol. 3, no. 7. P. 1–12. doi: 10.1186/gb-2002-3-7-research0034

Zhong H., Simons J. W. Direct comparison of GAPDH, β -actin, cyclophilin, and 28S rRNA as internal standards for quantifying RNA levels under hypoxia // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1999. Vol. 259, no. 3. P. 523–526. doi: 10.1006/bbrc.1999.0815

Zhong M., Wang X., Wen J., Cai J., Wu C., Aly S. M. Selection of reference genes for quantitative gene expression studies in the house fly (*Musca domestica* L.) using reverse transcription quantitative real-time PCR // *Acta Biochim. Biophys. Sin.* 2013. Vol. 45, no. 12. P. 1069–1073. doi: 10.1093/abbs/gmt111

Zhou C. F., Lin P., Yao X. H., Wang K. L., Chang J., Han X. J. Selection of reference genes for quantitative real-time PCR in six oil-tea *Camellia* based on RNA-seq // *Mol. Biol.* 2013. Vol. 47, no. 6. P. 836–851. doi: 10.1134/S0026893313060198

References

Anan'eva E. E., Matskalo L. L., Butorina A. A. Assessment of the toxic effect of systemic insecticides on mouse-like rodents on the example of the steppe lemming (*Lagurus lagurus*). *Problemy biologii, zootehnologii i biotekhnologii: Sbornik trudov nauch.-prakt. konf. (Novosibirsk, 14–18 dekabrya 2020 g.) = Problems of biology, animal science and biotechnology: Proceedings of the scientific and practical conference (Novosibirsk, Dec. 14-18, 2020)*. Novosibirsk; 2021. P. 60–65. (In Russ.)

Andersen C. L., Jensen J. L., Ørntoft T. F. Normalization of real-time quantitative reverse transcription-PCR data: a model-based variance estimation approach to identify genes suited for normalization, applied to bladder and colon cancer data sets. *Cancer Res.* 2004;64(15):5245–5250. doi: 10.1158/0008-5472.CAN-04-0496

Boaventura D., Martin M., Pozzebon A., Mota-Sanchez D., Nauen R. Monitoring of target-site mutations conferring insecticide resistance in *Spodoptera frugiperda*. *Insects.* 2020;11(8):545. doi: 10.3390/insects11080545

Deindl E., Boengler K., van Royen N., Schaper W. Differential expression of GAPDH and beta3-actin in growing collateral arteries. *Mol. Cell. Biochem.* 2002;236:139–146. doi: 10.1023/a:1016166127465

Dzhumaeva M. K. The impact of agricultural pesticides on the environment. *Central Asian Journal of Medical and Natural Science.* 2023;4(1):381–385. (In Russ.)

Gorbatov V. S., Astaikina A. A., Aptikaev R. S., Tikhonov V. V. Comparative assessment of the hazard and risk of pesticides to aquatic organisms. *Agrochemistry.* 2019;11:17–26. doi: 10.1134/S0002188119110061 (In Russ.)

Hassan A. O., Obeagu E. I., Oluwasinmile B. O. Evaluation of different microbial pathogens associated with the external surfaces of houseflies and to determine the antibiotic susceptibility pattern of recovered bacterial pathogens in Owo. *Int. J. Curr. Res. Med. Sci.* 2022;8(1):1–13. doi: 10.22192/ijcrms.2022.08.01.001

Hussam S. A. Role of house flies (*Musca domestica*) as vector host for parasitic pathogens in Al-Diwaniya Province / Iraq. *Int. J. Sci. Res.* 2015;4(4):1961–1965.

Menozzi P., Shi M. A., Lougarre A., Tang Z. H., Fournier D. Mutations of acetylcholinesterase which confer insecticide resistance in *Drosophila melanogaster* populations. *BMC Evol. Biol.* 2004;4:1–7. doi: 10.1186/1471-2148-4-4

Monyama M. C., Onyiche E. T., Taioe M. O., Nkhebenyane J. S., Thekisoe O. M. Bacterial pathogens identified from houseflies in different human and animal settings: A systematic review and meta-analysis. *Vet. Med. Sci.* 2022;8(2):827–844. doi: 10.1002/vms3.496

Nayduch D., Neupane S., Pickens V., Purvis T., Olds C. House flies are underappreciated yet important reservoirs and vectors of microbial threats to animal and human health. *Microorganisms.* 2023;11(3):583. doi: 10.3390/microorganisms11030583

Nikonorov Yu. M., Benkovskaya G. V. Selection by the life span in the *Musca domestica* laboratory strains. *Biomika = Biomics.* 2013;5(1-2):44–47. (In Russ.)

Oberemok V. V., Zaitsev A. S., Levchenko N. N., Niadar P. M. A brief overview of the most popular modern insecticides and prospects for the creation of DNA insecticides. *Entomologicheskoe obozrenie = Entomological Review.* 2015;94(3):507–518. (In Russ.)

Olagunju E. A. Housefly: Common zoonotic diseases transmitted and control. *Journal of Zoonotic Diseases.* 2022;6(1):1–10. doi: 10.22034/jzd.2022.14378

Otu-Basse I. B., Efreteui G. K., Mbah M. Gut Parasites of medical importance harboured by *Musca domestica* in Calabar, Nigeria. *Trop. Parasitol.* 2022;12(2):99. doi: 10.4103/tp.tp_51_21

Pfaffl M. W., Tichopad A., Prgomet C., Neuvians T. P. Determination of stable housekeeping genes, differentially regulated target genes and sample integrity: Best-Keeper–Excel-based tool using pair-wise correlations. *Biotechnol. Lett.* 2004;26:509–515. doi: 10.1023/b:bi.0000019559.84305.47

Radonić A., Thulke S., Mackay I. M., Landt O., Siegert W., Nitsche A. Guideline to reference gene selection for quantitative real-time PCR. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2004;313(4):856–862. doi: 10.1016/j.bbrc.2003.11.177

Riveron J. M., Yunta C., Ibrahim S. S., Djouaka R., Irving H., Menze B. D., Ismail H. M., Hemingway J., Ranson H., Albert A., Wondji C. S. A single mutation in the GSTe2 gene allows tracking of metabolically based insecticide resistance in a major malaria vector. *Genome Biol.* 2014;15(2):1–20. doi: 10.1186/gb-2014-15-2-r27

Segal E., Shapira M., Regev A., Pe'er D., Botstein D., Koller D., Friedman N. Module networks: identifying regulatory modules and their condition-specific regulators from gene expression data. *Nat. Genet.* 2003;34(2):166–176. doi: 10.1038/ng1165

Silver N., Best S., Jiang J., Thein S. L. Selection of housekeeping genes for gene expression studies in human reticulocytes using real-time PCR. *BMC Mol. Biol.* 2006;7(1):1–9.

Suzuki T., Higgins P. J., Crawford D. R. Control selection for RNA quantitation. *Biotechniques.* 2000;29(2):332–337. doi: 10.2144/00292rv02

Thellin O., Zorzi W., Lakaye B., De Borman B., Coumans B., Hennen G., Grisar T., Igout A., Heinen E. Housekeeping genes as internal standards: use and limits. *J. Biotechnol.* 1999;75:291–295. doi: 10.1016/s0168-1656(99)00163-7

Vandesompele J., De Preter K., Pattyn F., Poppe B., Van Roy N., De Paepe A., Speleman F. Accurate normalization of real-time quantitative RT-PCR data by geometric averaging of multiple internal control genes. *Genome Biol.* 2002;3(7):1–12. doi: 10.1186/gb-2002-3-7-research0034

Zamotailov A. S., Popov I. B., Bely A. I. Ecology of insects. A short course of lectures. Krasnodar: KubGAU; 2009. 184 p. (In Russ.)

Zhong H., Simons J. W. Direct comparison of GAPDH, β -actin, cyclophilin, and 28S rRNA as internal standards for quantifying RNA levels under hypoxia. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1999;259(3):523–526. doi: 10.1006/bbrc.1999.0815

Zhong M., Wang X., Wen J., Cai J., Wu C., Aly S. M. Selection of reference genes for quantitative gene expression studies in the house fly (*Musca domestica* L.) using reverse transcription quantitative real-time PCR. *Acta Biochim. Biophys. Sin.* 2013;45(12):1069–1073. doi: 10.1093/abbs/gmt111

Zhou C. F., Lin P., Yao X. H., Wang K. L., Chang J., Han X. J. Selection of reference genes for quantitative real-time PCR in six oil-tea *Camellia* based on RNA-seq. *Mol. Biol.* 2013;47(6):836–851. doi: 10.1134/S0026893313060198

Поступила в редакцию / received: 11.01.2024; принята к публикации / accepted: 08.02.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Крестовошина Ксения Сергеевна

заведующая лабораторией молекулярной биологии и биотехнологии насекомых

e-mail: krutko.k.s@hotmail.com

Мельничук Анастасия Дмитриевна

младший научный сотрудник лаборатории молекулярной биологии и биотехнологии насекомых

e-mail: melnichukad1999@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Krestonoshina, Ksenia

Head of Laboratory

Melnichuk, Anastasia

Junior Researcher

УДК 616.72-002.77 : 615.015.6 : 577.122

ИЗМЕНЕНИЕ ЭКСПРЕССИИ ДЛИННЫХ НЕКОДИРУЮЩИХ РНК В ЛЕЙКОЦИТАХ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ КРОВИ БОЛЬНЫХ РЕВМАТОИДНЫМ АРТРИТОМ НА ФОНЕ ПРИЕМА МЕТОТРЕКСАТА

О. В. Балан^{1*}, И. Е. Малышева¹, М. В. Зарецкая¹,
И. М. Марусенко², О. Ю. Барышева²

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *ovbalan@mail.ru

² Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Некодирующие РНК играют важную роль в регуляции врожденной и адаптивной иммунной системы в норме и при развитии различных патологий, в том числе аутоиммунных заболеваний. Некоторые некодирующие РНК были идентифицированы как перспективные биомаркеры для диагностики ревматоидного артрита. Тем не менее многие вопросы, связанные с механизмом действия, а также особенностями их функционирования при взаимодействии с различными лекарственными препаратами, все еще остаются нерешенными. В настоящей работе получены новые данные об особенностях экспрессии длинных некодирующих РНК BLACAT1, DANCR1, MALAT1 и GAS5 в лейкоцитах периферической крови пациентов с ревматоидным артритом до назначения терапии и на фоне приема базисного противовоспалительного антиревматического препарата метотрексат. Статистически значимое повышение уровня транскриптов BLACAT1, DANCR1 и MALAT1 и снижение GAS5 в лейкоцитах периферической крови выявлено у пациентов с ревматоидным артритом до назначения терапии и у пациентов, резистентных к метотрексату, в сравнении с контрольной группой здоровых доноров и больных ревматоидным артритом с положительным ответом на данный препарат ($p = 0,05$). Выявлена положительная корреляционная зависимость между содержанием днРНК DANCR1, уровнем экспрессии *IL6* ($r = 0,55$, $p = 0,01$) и концентрацией С-реактивного белка ($r = 0,48$, $p = 0,03$). Обнаружена корреляционная зависимость между исследуемыми днРНК и экспрессией генов, кодирующих мембранные транспортеры сем. ABC (*ABCB1*) и SLC (*RFC1*). Уровень экспрессии *ABCB1* находится в тесной положительной связи с MALAT1 и BLACAT1 ($r = 0,49$, $p < 0,001$; $r = 0,64$, $p < 0,05$), а гена *SLC19A1*, кодирующего фолатный переносчик RFC1, – с GAS5 ($r = 0,55$; $p < 0,001$). Таким образом, результаты исследований свидетельствуют не только о вовлечении днРНК MALAT1, BLACAT1 и GAS5 в патогенез ревматоидного артрита, но и о вероятном участии их в формировании ответа пациентов на базисный антиревматический препарат метотрексат.

Ключевые слова: ревматоидный артрит; метотрексат; лекарственная устойчивость; длинные некодирующие РНК; BLACAT1; DANCR1; MALAT1; GAS5

Для цитирования: Балан О. В., Малышева И. Е., Зарецкая М. В., Марусенко И. М., Барышева О. Ю. Изменение экспрессии длинных некодирующих РНК в лейкоцитах периферической крови больных ревматоидным артритом на фоне приема метотрексата // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 112–122. doi: 10.17076/eb1975

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (FMEN-2022-0009).

**O. V. Balan^{1*}, I. E. Malysheva¹, M. V. Zaretskaya¹, I. M. Marusenko², O. Yu. Barysheva².
CHANGES IN THE EXPRESSION OF LONG NON-CODING RNAs IN PERIPHERAL BLOOD
LEUCOCYTES OF RHEUMATOID ARTHRITIS PATIENTS DURING METHOTREXATE
TREATMENT**

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ovbalan@mail.ru

² Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Non-coding RNAs play an important role in the regulation of the innate and adaptive immune system both in health and in the development of various pathologies, including autoimmune diseases. Some non-coding RNAs have been identified as promising biomarkers for the rheumatoid arthritis diagnosis. However, many issues related to the mechanism of action, as well as the features of their functioning during interaction with various drugs, still remain unresolved. In this study new data about the expression of long non-coding RNAs BLACAT1, DANCR1, MALAT1 and GAS5 in peripheral blood leukocytes of patients with rheumatoid arthritis before therapy and during treatment with the disease-modifying antirheumatic drug methotrexate were obtained. The BLACAT1, DANCR1 and MALAT1 transcripts in peripheral blood leukocytes were significantly overexpressed while GAS5 was underexpressed in patients with rheumatoid arthritis before therapy and in patients resistant to methotrexate compared to the control group of healthy donors and patients with rheumatoid arthritis with a positive response to this treatment ($p < 0.05$). A positive correlation was found between DANCR1 content, the level of IL6 expression ($r = 0.55$, $p = 0.01$) and the concentration of C-reactive protein ($r = 0.48$, $p = 0.03$). Also, the studied lncRNAs correlated with the expression of the genes encoding membrane transporters of the ABC (ABCB1) and SLC (RFC1) families. The expression level of ABCB1 was in close positive correlation with MALAT1 and BLACAT1 ($r = 0.49$, $p < 0.001$; $r = 0.64$, $p < 0.05$), and the expression of the *SLC19A1* gene, encoding the folate transporter RFC1, correlated with GAS5 ($r = 0.55$; $p < 0.001$). Thus, the results of this study indicate not only the involvement of lncRNAs MALAT1, BLACAT1 and GAS5 in the pathogenesis of rheumatoid arthritis, but also their probable participation in the formation of patients' response to the disease-modifying antirheumatic drug methotrexate.

Keywords: rheumatoid arthritis; methotrexate; drug resistance; long non-coding RNAs; BLACAT1; DANCR1; MALAT1; GAS5

For citation: Balan O. V., Malysheva I. E., Zaretskaya M. V., Marusenko I. M., Barysheva O. Yu. Changes in the expression of long non-coding RNAs in peripheral blood leukocytes of rheumatoid arthritis patients during methotrexate treatment. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 112–122. doi: 10.17076/eb1975

Funding. This study was carried out under state assignment to KarRC RAS (FMEN-2022-0009).

Введение

Ревматоидный артрит (РА) – хроническое аутоиммунное воспалительное заболевание соединительной ткани, характеризующееся преимущественным поражением периферических

суставов, развитием эрозивно-деструктивных изменений хрящевой и костной ткани, а также быстрым развитием внесуставных изменений [Насонов, 2006]. Современная концепция терапии ревматоидного артрита, «Treat to Target» – «лечение до достижения цели», стойкой

длительной ремиссии, предполагает использование как традиционных болезнь-модифицирующих препаратов в сочетании с противовоспалительными лекарственными средствами стероидной и нестероидной природы, так и биологических, а также таргетных синтетических препаратов (ингибиторы JAK, SYR). Несмотря на активное внедрение новых генно-инженерных биологических лекарственных средств, базисный антиревматический препарат метотрексат (MT) продолжает оставаться «золотым стандартом» лечения данного заболевания [Kreemer, 2004; Ranganathan, McLeod, 2006]. В терапии РА используются относительно низкие дозы (10–20 мг/нед) MT, тогда как при различных онкологических заболеваниях дозировка препарата существенно выше (100–1000 мг/м²). Однако и в том, и другом случае, действуя в качестве антагониста фолиевой кислоты, метотрексат ингибирует синтез ДНК, РНК и белка в клетке в результате конкурентного, относительно необратимого связывания с дигидрофолатредуктазой, что препятствует восстановлению дигидрофолата в тетрагидрофолат [Cutolo et al., 2001; Montesinos et al., 2003]. Мощная противовоспалительная активность MT реализуется за счет индукции образования эндогенного противовоспалительного медиатора аденозина, в результате чего происходит снижение синтеза интерлейкинов 1, 2, 6, 8 и фактора некроза опухоли (ФНО). Несмотря на длительное и весьма разностороннее применение метотрексата, весь спектр его эффектов до конца не ясен. Тем не менее понимание механизмов действия MT важно с точки зрения выявления пациентов с первичной и нередко возникающей в процессе терапии вторичной резистентностью к ранее эффективному препарату. Ответ пациентов на MT связан прежде всего с функционированием системы поглощения, внутриклеточного распределения и выведения лекарственных препаратов, ключевыми детерминантами которой являются трансмембранные белки семейства АТФ-связывающей кассеты (ABC) и переносчиков растворенных веществ (SLC). ABC-транспортеры, прежде всего MDR1 и MRP1 (кодируемые генами *ABCB1* и *ABCC1* соответственно), модулируют фармакокинетику MT посредством его выведения через клеточные мембраны, в то время как SLC-переносчики, преимущественно RFC1 (кодируемый геном *SLC19A1*), обеспечивают внутриклеточный транспорт MT [Puris et al., 2023]. Следует отметить, что наиболее распространенными механизмами приобретенной резистентности к MT являются нарушение транспорта основным его переносчиком RFC1 (Reduced folate carrier 1),

повышенные уровни дигидрофолатредуктазы (DHFR) и нарушение процессов полиглутамилирования [Ranganathan, McLeod, 2006]. На сегодняшний день идентифицировано множество полиморфных вариантов генов, кодирующих ферменты и транспортеры, метаболизирующие MT. Однако большие межиндивидуальные различия в ответе на лекарственный препарат не могут быть объяснены лишь генетическими факторами.

Все больше внимания в последние годы уделяется изучению роли эпигенетических механизмов в формировании терапевтического ответа пациентов. В отличие от генетических aberrаций, сохраняющихся на протяжении всей жизни, эпигенетические изменения крайне динамичны, строго индивидуальны и могут различаться на организменном, тканевом и клеточном уровнях, а также в одной и той же клетке в зависимости от микроокружения, позволяя быстро адаптироваться к меняющимся условиям среды. Как одни из важнейших эпигенетических факторов, участвующих в модификации хроматина, регуляции транскрипции и посттрансляционных изменений, длинные некодирующие РНК (днРНК) играют важную роль во многих биологических процессах, таких как пролиферация, рост, дифференцировка, апоптоз, в норме и при развитии различных патологий [Lipovich et al., 2010; Wang et al., 2020] и могут рассматриваться в качестве перспективных маркеров терапевтического ответа на тот или иной препарат, в том числе MT. Было высказано предположение, что модуляция воспалительных состояний различными дозами метотрексата действует посредством изменения активности сигнальных путей JAK/STAT, WNT/b-catenin AKT/mTOR, которые могут контролироваться непосредственно нкРНК. Например, WNT/b-catenin-сигнальный путь, приводящий к развитию ABCB1-опосредованной резистентности, может быть активирован повышением экспрессии и содержания днРНК MALAT1 [Li et al., 2019]. Помимо непосредственного связывания со своими целевыми мишенями днРНК могут выступать в роли конкурентных РНК при взаимодействии с миРНК, формируя так называемые эндогенные сети circRNA/lncRNA/miR/mRNA и модулируя экспрессию и активность миРНК и их целевых генов [Fabian et al., 2010]. Так, GAS5 участвует в формировании эндогенных сетей GAS5/miR-361-5p/PDK4 и GAS5/miR-103/FGF21/PI3/AKT в хондроцитах, снижая пролиферацию и стимулируя в них апоптоз, что приводит к ускорению разрушения хряща [Chen et al., 2020a; Gao et al., 2020; Zhang et al., 2021b].

Недавние исследования выявили связь между фенотипом лекарственной устойчивости и регуляцией экспрессии генов посредством днРНК. Показано, что днРНК могут динамически изменяться в ответ на различные лекарственные препараты и влиять на экспрессию генов, участвующих в остановке клеточного цикла, ингибировании апоптоза и восстановлении повреждений ДНК [Zhang et al., 2017]. Однако следует отметить, что большая часть данных, представленных в литературе, посвящены изучению роли днРНК в формировании лекарственной устойчивости опухолевыми клетками различного генеза и локализации. Так, в клетках гепатоцеллюлярной карциномы показана способность днРНК H19 взаимодействовать непосредственно с промоторной областью гена *ABCB1*, защищая его от метилирования и обеспечивая высокий уровень его экспрессии [Tsang, Kwok, 2007]. При колоректальном раке H19 активирует путь β -катенина путем секвестрации miR-141 [Ren et al., 2018], а TUG1 опосредует устойчивость к метотрексату через эндогенную ось miR-186/CPEB2 [Li et al., 2017]. Повышение уровня днРНК BLACAT1 в оксалиплатин-резистентных клетках рака желудка блокирует miR-361, способствуя экспрессии генов *ABCB1* и *ABCC1* [Wu et al., 2018]. В клетках рака легкого днРНК MALAT1, связывая miR-101, повышает экспрессию SOX9 через Wnt-сигнальный путь. В то же время SOX9 может напрямую взаимодействовать с промотором *MALAT1*, активируя его транскрипцию. Таким образом, MALAT1, miR-101 и SOX9 образуют петлю обратной связи, участвуя в развитии резистентности клеток рака легких к цисплатину [Chen et al., 2017]. Учитывая тот факт, что фибробластоподобные синовиальные клетки больных ревматоидным артритом подобно раковым клеткам характеризуются высокой пролиферативной активностью, повышенной миграционной и инвазивной способностью, а также устойчивостью к апоптозу, можно предположить, что спектр нкРНК и механизмы, посредством которых они участвуют в регуляции экспрессии генов, в том числе отвечающих за формирование фенотипа лекарственной устойчивости, могут быть сходны. Подтверждением этому служат исследования, проведенные Чжан и коллегами, которые продемонстрировали, что днРНК TUG1 способствует повышению скорости потребления глюкозы и снижению апоптоза в синовиальных фибробластах больных ревматоидным артритом посредством ингибирования miR-34a-5p и активации LHDA, ключевого фермента метаболизма глюкозы, подобно

тому, как это происходит в опухолевых клетках [Zhang et al., 2021a]. В связи с этим целью данного исследования является анализ экспрессии длинных некодирующих РНК BLACAT1, DANCR1, MALAT1 и GAS5 в лейкоцитах периферической крови больных ревматоидным артритом на фоне приема метотрексата.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили образцы периферической венозной крови здоровых доноров и больных ревматоидным артритом, полученные при содействии Центра медико-биологических исследований КарНЦ РАН и Кафедры госпитальной терапии Медицинского института им. профессора А. П. Зильбера ПетрГУ. Диагноз ревматоидный артрит устанавливался врачами отделения ревматологии на основании критериев ACR/EULAR 2010 г. Активность заболевания оценивали по индексу DAS28 (Disease Activity Score). Эффективность терапии оценивали на основании клинико-лабораторных показателей. Критерии исключения общие для доноров изучаемых групп: перенесенные в последний месяц инфекционно-воспалительные заболевания, курение, сахарный диабет, беременность и лактация, индекс массы тела ≥ 30 кг/м². Информационное согласие получено от всех участников исследования. Работа утверждена комитетом по медицинской этике при ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет» и Министерстве здравоохранения Республики Карелия (протокол № 2 от 09.09.2024 г.). Включенные в исследование пациенты (72 человека) были разделены на 4 группы: I гр. – контроль/здоровые доноры; II гр. – больные РА до назначения терапии, III гр. – больные РА с положительным ответом на терапию МТ в сочетании с фолиевой кислотой, IV гр. – больные РА с неэффективной терапией МТ. Подробное описание представлено в табл. 1. Содержание С-реактивного белка (СРБ-ИФА-БЕСТ высокочувствительный, «ВекторБест», Россия) и уровень антител к циклическому цитруллинированному пептиду (АЦЦП-ИФА-IgG-LP, «ЛабПэк», Россия) в сыворотке крови определяли методом иммуноферментного анализа по протоколам производителя. Измерения оптической плотности проводили на планшетном мультимодальном ридере SuPerMax3100 (Flash Spectrum, KHP).

Тотальную РНК выделяли из лейкоцитов периферической крови (ЛПК) с использованием реагента PureZOL (Bio-Rad, США) и обрабатывали ДНКазой (1 ед. а.) («Евроген», Россия).

Таблица 1. Клинико-лабораторные показатели пациентов, включенных в исследование

Table 1. Clinical and laboratory parameters of the patients enrolled in the study

Показатель Parameter	Условно здоровые доноры Conditionally healthy donors	Пациенты с ревматоидным артритом Patients with rheumatoid arthritis		
		Без терапии Without therapy	На терапии метотрексатом Methotrexate treatment	
			С положительной динамикой Methotrexate sensitive	Резистентные к метотрексату Methotrexate resistance
Количество Number	18	12	21	21
Средний возраст, л. Average age, yrs	46,56 ± 2,69	54,71 ± 3,19	58,14 ± 4,23	60,14 ± 1,95
Дозировка МТ, мг/нед MTX dose, mg/w	-	-	12,5 ± 1,32	6,25 ± 1,25
DAS28 DAS28	-	5,82 ± 1,38	4,07 ± 0,39	4,87 ± 0,79
СОЭ, мм/час ESR, mm per hour	7,17 ± 0,88	106,50 ± 5,73*	20,44 ± 4,78*	45,67 ± 7,89*Δ
СРБ, мг/л CRP, mg/L	1,2 ± 0,8	43,35 ± 4,73*	8,42 ± 4,92*	15,24 ± 8,67*Δ
АЦЦП, ед/мл ACCP, U/ml	2,63 ± 0,27	86,56 ± 13,15*	20,19 ± 2,45*	234,41 ± 8,87*Δ

Примечание. Данные представлены в М ± m. P < 0,05 по сравнению с: * – условно здоровыми донорами; Δ – больными РА с положительной динамикой на терапию МТ.

Note. Data are presented as M ± m. P < 0.05 compared with: * – conditionally healthy donors; Δ – RA patients with positive dynamics on MTX therapy.

Синтез комплементарной цепи ДНК проводили с применением готового набора реагентов M-MLV RT kit («Евроген», Россия). Контроль количества и качества выделенной РНК и синтезированной ДНК проводили на спектрофотометре Nano-500 (Allsheng, КНР). Нуклеотидные последователь-

ности праймеров сконструированы в программе Beacon Designer 5.0 и представлены в табл. 2.

Уровень экспрессии днРНК определяли в ЛПК методом полимеразной цепной реакции в режиме реального времени (ПЦР-РВ) с использованием LightCycler 96 (Roche, Швейцария).

Таблица 2. Нуклеотидные последовательности праймеров для ПЦР в реальном времени

Table 2. Oligonucleotide sequences of primers for Real-Time PCR

№ п/п No.	Название гена Gene name	Номер доступа в NCBI Accession number	Последовательности прямого и обратного праймеров Sequences of forward and reverse primers	Размер ПЦР фрагмент, н. п. PCR-fragment length, b. p.
1	<i>BLACAT1</i>	NM_001397426	5'-atcccctggagggaagtctga-3' 5'-cccacgaggaaaacccttga-3'	125
2	<i>DANCR1</i>	NR_024031.2	5'-agcgcaggttgacaactaca-3' 5'-ggacacgtggttgactacaag-3'	156
3	<i>MALAT1</i>	NR_144567.1	5'-acgagttgtcgtctatcttag-3' 5'-gattctgtttatgcctggttag-3'	180
4	<i>GAS5</i>	NR_002578.4	5'-gactcctgtgaggtatggtg-3' 5'-gctattctcatcctccttggg-3'	94
5	<i>ABCB1</i>	NM_001348945.2	5'-gaaagtgtgctgtgatggc-3' 5'-ggcatgatgttggcctcct-3'	194
6	<i>SLC19A1</i>	NM_194255.4	5'-gctaccttggctctacggc-3' 5'-gatctcgttcgtgacctgctc-3'	116
7	<i>IL6</i>	NM_000600.5	5'-ccaccgggaacgaaagagaa-3' 5'-gagaaggcaactggaccgaa-3'	92
8	<i>18s RNA</i>	NR_146119	5'-agaaacggctaccacatcca-3' 5'-caccagacttgcctcca-3'	169
9	<i>RPL19</i>	NM_000981.4	5'-aatcgccaatgccaactc-3' 5'-cctccgcttacctatgc-3'	155

В качестве референсных генов использовали 18s RNA и RPL19. Специфичность продуктов амплификации оценивали по кривым плавления ПЦР продуктов. Количество технических повторов не менее 2. Расчет относительного уровня экспрессии проводили по методу $\Delta\Delta Ct$. Все используемые в работе олигонуклеотиды синтезированы в компании «Синтол», Россия. Статистическую обработку данных проводили с использованием программы Statgraphics Centurion. Критерий Вилкоксона – Манна – Уитни применяли для сравнения показателей в исследуемых группах, коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r) использовали для выявления взаимосвязи исследуемых показателей. Различия считали достоверными при уровне статистической значимости $p < 0,05$.

Исследования выполнены на научном оборудовании ЦКП КарНЦ РАН.

Результаты и обсуждение

Известно, что снижение экспрессии гена *SLC19A1*, кодирующего основной транспортный белок RFC1, обеспечивающий перенос МТ внутрь клетки, и изменение транскрипционной активности *ABCB1* и *ABCC1* приводит к уменьшению внутриклеточной концентрации МТ и, как следствие, к снижению эффективности терапии [Ranganathan, McLeod, 2006]. Особенности экспрессии *ABCB1*, *SLC19A1* и *IL6* в лейкоцитах периферической крови условно здоровых доноров и пациентов с ревматоидным

артритом до назначения терапии и на фоне приема МТ представлены в табл. 3. В свою очередь, регуляция транскрипционной активности вышеуказанных генов может контролироваться как генетическими, так и эпигенетическими факторами. Участие днРНК в этом процессе обуславливается их способностью не только к непосредственному взаимодействию с ДНК, но и к формированию так называемых внутриклеточных эндогенных сетей, оказывающих регуляторное влияние на основные сигнальные пути, инициирующие экспрессию генов-мишеней.

В настоящей работе получены новые данные об особенностях экспрессии длинных некодирующих РНК BLACAT1, DANCR1, MALAT1 и GAS5 в лейкоцитах периферической крови пациентов с ревматоидным артритом до назначения терапии и на фоне приема базисного противовоспалительного антиревматического препарата метотрексат. Результаты исследования представлены на рисунке. Показано статистически значимое повышение уровня транскриптов днРНК BLACAT1, DANCR1, MALAT1 в ЛПК больных РА как в дебюте заболевания, так и в группе пациентов, не отвечающих на терапию МТ в сравнении с контрольной группой здоровых доноров и больных РА с положительным ответом на данный препарат.

С использованием электронной базы данных ENCORI (<https://rnasysu.com/encori>) для прогнозирования взаимодействия днРНК-миРНК были выявлены потенциальные

Таблица 3. Особенности экспрессии генов *ABCB1*, *SLC19A1* и *IL6* в лейкоцитах периферической крови условно здоровых доноров и пациентов с ревматоидным артритом

Table 3. Features of *ABCB1*, *SLC19A1* and *IL6* gene expression in peripheral blood leukocytes of the conditionally healthy donors and patients with rheumatoid arthritis

Показатель Parameter	Условно здоровые доноры (группа 1) Conditionally healthy donors (group 1)	Пациенты с ревматоидным артритом Patients with rheumatoid arthritis		
		Без терапии (группа 2) Without therapy (group 2)	На терапии метотрексатом Methotrexate treatment	
			С положительной динамикой (группа 3) Methotrexate sensitive (group 3)	Резистентные к метотрексату (группа 4) Methotrexate resistance (group 4)
<i>ABCB1</i> (<i>MDR1</i>)	0,013 (0,005 ± 0,055)	0,115* (0,083 ± 0,194)	0,031 (0,027 ± 0,060)	0,081*Δ (0,050 ± 0,101)
<i>SLC19A1</i> (<i>RFC1</i>)	0,066 (-0,041 ± 0,080)	0,036* (0,001 ± 0,083)	0,139* (0,055 ± 0,265)	0,042Δ (0,005 ± 0,072)
<i>IL6</i>	0,0013 (0,0008 ± 0,0014)	0,0193* (0,0152 ± 0,0259)	0,0025* (0,0018 ± 0,0038)	0,0100*Δ (0,0080 ± 0,0120)

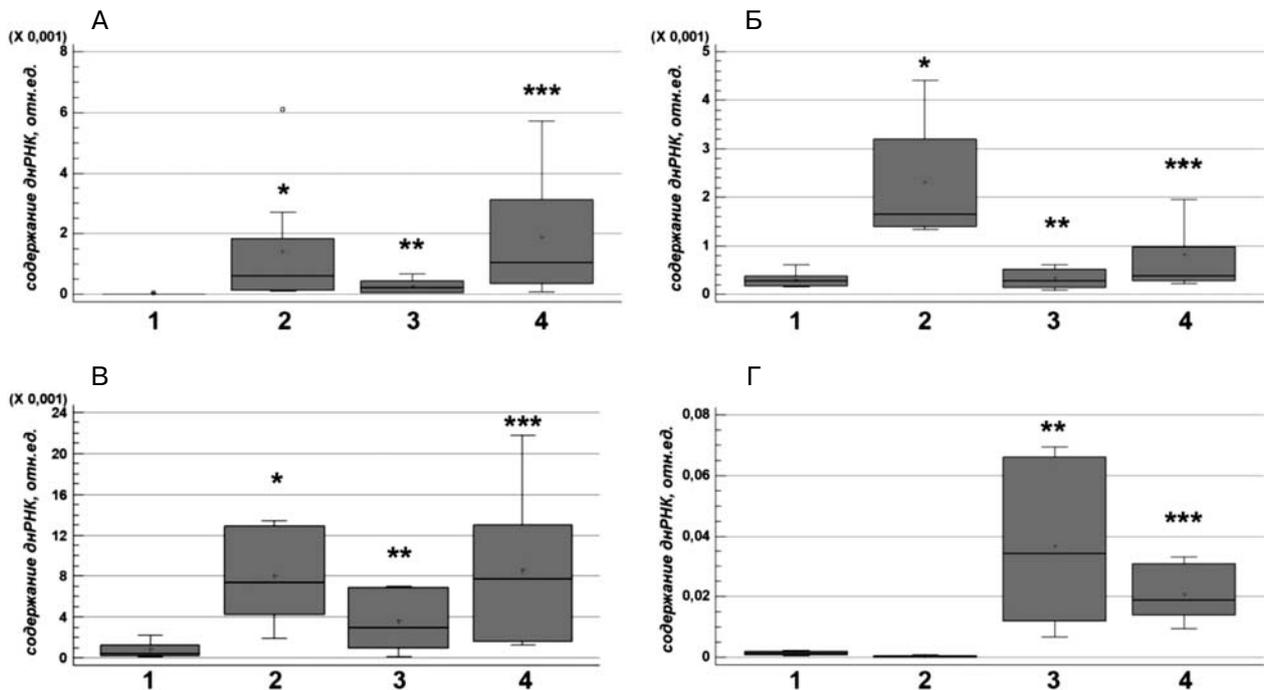
Примечание. Данные представлены в виде медианы, в скобках указаны первый и третий квартиль. Различия статистически значимы ($p < 0,01$) в сравнении с: * – группой 1; Δ – группой 3.

Note. Data are presented as median, first and third quartiles are given in brackets. Differences are statistically significant ($p < 0.01$) in comparison with: * – group 1; Δ – group 3.

мишени для исследуемых днРНК. Так, в отношении MALAT1 идентифицировано 18 сайтов связывания с *ABCB1*, 2 сайта – с RFC1 (*SLC19A1*); для GAS5 показаны 2 сайта связывания с *ABCC1* и 1 – с RFC1. Проанализировав влияние вышеуказанных днРНК на содержание мРНК генов, кодирующих мембранные транспортеры семейства ABC и SLC, мы обнаружили, что уровни экспрессии *ABCB1* и *SLC19A1* находятся в тесной положительной связи с MALAT1 и GAS5. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена $r = 0,49$ и $0,55$ соответственно, $p < 0,001$. Положительная корреляционная зависимость выявлена между уровнем экспрессии *ABCB1* и содержанием днРНК BLACAT1 ($r = 0,64$, $p < 0,05$), а также между DANCR1 и BLACAT1 ($r = 0,80$, $p < 0,05$). Как оказалось, днРНК DANCR1, взаимодействуя с РНК-связывающим белком QK, повышает стабильность нкРНК BLACAT1 [Xiong et al., 2021]. Следует отметить, что уровень экспрессии днРНК DANCR1 в ЛПК пациентов с РА до назначения терапии в несколько раз превышал значение этого показателя в контрольной

группе и в группе пациентов, находящихся на лечении. Выявленная положительная корреляционная зависимость между содержанием днРНК DANCR1, уровнем экспрессии *IL6* ($r = 0,55$, $p = 0,01$) и концентрацией С-реактивного белка ($r = 0,48$, $p = 0,03$) может указывать на вовлечение этой днРНК в патогенез РА.

Содержание транскриптов днРНК GAS5, напротив, было меньше в ЛПК пациентов с РА в дебюте заболевания по сравнению с контрольной группой. Понижение уровня этой нкРНК в синовиальных фибробластах больных РА показано и в работах других авторов [Peng et al., 2021; Yang et al., 2021]. Действуя как эндогенная конкурирующая РНК, GAS5 связывает miR-128-3p и miR-222-3p, снимая блок с мРНК генов *HDAC4* и *Sirt1*, участвующих в регуляции процессов пролиферации и апоптоза. Таким образом, GAS5 может принимать участие в формировании фенотипа синовиальных фибробластов, характерных для РА, – активно делящихся клеток с низким уровнем апоптотической активности. В группе пациентов с РА, находящихся на терапии МТ, количество



Содержание транскриптов днРНК BLACAT1 (А), DANCR1 (Б), MALAT1 (В) и GAS5 (Г) в ЛПК условно здоровых доноров (1) и пациентов с ревматоидным артритом: до назначения терапии (2), с положительной динамикой на терапию МТ (3) и резистентных к МТ (4):

различия достоверны в сравнении: * – с группой 1; ** – с группой 2; *** – с группой 3

Transcripts level of long non-coding RNAs BLACAT1 (A), DANCR1 (B), MALAT1 (C) and GAS5 (D) in PBL of the conditionally healthy donors (1) and patients with rheumatoid arthritis: before therapy (2), with positive dynamics on MTX therapy (3) and resistant to MTX (4):

the differences are significant in comparison: * – with group 1; ** – with group 2; *** – with group 3

транскриптов этой нкРНК значительно возросло по сравнению с контрольной группой и группой с РА до назначения препарата. Следует отметить, что только пациенты с положительной динамикой на данный вид терапии сохраняют высокий уровень GAS5. На примере клеток рака молочной железы показано, что понижение уровня данной нкРНК приводит к высвобождению miR-221-3p, последующему блокированию DKK2 и активации WNT/b-catenin-сигнального пути, способствующего развитию ABCB1-опосредованной устойчивости к адриамицину [Chen et al., 2020b].

WNT/b-catenin является одним из ключевых сигнальных путей в регуляции транскрипционной активности ABCB1, базальный (коровый) промотор которого имеет несколько участков связывания с β -катенином [Correa et al., 2012]. В регуляции экспрессии и ядерной локализации β -катенина может принимать участие и днРНК MALAT1. Действуя через фактор эпигенетической репрессии генов, MALAT1, как предполагается, запускает неканоническую функцию EZH2, вызывая гиперактивацию сигнала β -катенина и способствуя экспрессии его целевых генов, в том числе ABCB1 [Hirata et al., 2015]. Таким образом, демонстрируя повышенные уровни экспрессии, MALAT1 участвует не только в модуляции иммунных реакций и развитии воспалительных процессов, но и в формировании резистентности к лекарственным препаратам, в частности к МТ. Увеличение транскриптов днРНК BLACAT1, наблюдаемое в группе пациентов, не отвечающих на терапию МТ, также приводит к активации экспрессии ABCB1 и, как следствие, к увеличению транспортной активности и истощению внутриклеточных запасов МТ. Тогда как уменьшение днРНК GAS5 сопровождается снижением уровня МТ, поступающего в клетку опосредованно через фолатный переносчик RFC1, кодируемый геном SLC19A1.

Подводя итог, на основании полученных нами данных и данных, представленных в мировой литературе, можно сделать вывод о том, что длинные некодирующие РНК BLACAT1, DANCR1, MALAT1 и GAS5 не только вовлечены в патогенез ревматоидного артрита, но и могут принимать участие в формировании ответа пациентов на базисный антиревматический препарат метотрексат.

Заключение

Таким образом, длинные некодирующие гены могут рассматриваться в качестве ключевых участников формирования лекарственной

устойчивости, а также в качестве потенциальных биомаркеров эффективности терапии РА. Однако следует помнить, что эпигенетический профиль индивидуален в каждом типе клеток и может быть изменен как вследствие естественных физиологических реакций, протекающих в клетках, так и под воздействием различных факторов среды.

Литература

Насонов Е. Л. Ревматология 2006. Клинические рекомендации. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2006. 264 с.

Chen H., He C., Liu Y., Li X., Zhang C., Qin Q., Pang Q. lncRNA-GAS5 inhibits expression of miR 103 and ameliorates the articular cartilage in adjuvant-induced arthritis in obese mice // Dose-Response. 2020a. Vol. 18(4). Art. 1559325820942718. doi: 10.1177/1559325820942718

Chen W., Zhao W., Zhang L., Wang L., Wang J., Wan Z., Hong Y., Yu L. MALAT1-miR-101-SOX9 feedback loop modulates the chemo-resistance of lung cancer cell to DDP via Wnt signaling pathway // Oncotarget. 2017. Vol. 8, no. 55. P. 94317–94329. doi: 10.18632/oncotarget.21693

Chen Z., Pan T., Jiang D., Jin L., Geng Y., Feng X., Shen A., Zhang L. The lncRNA-GAS5/miR-221-3p/DKK2 axis modulates ABCB1-mediated Adriamycin resistance of breast cancer via the Wnt/ β -catenin signaling pathway // Mol. Ther. 2020b. Vol. 19. P. 1434–1448. doi: 10.1016/j.omtn.2020.01.030

Correa S., Binato R., Du Rocher B., Castelo-Branco M. T., Pizzatti L., Abdelhay E. Wnt/ β -catenin pathway regulates ABCB1 transcription in chronic myeloid leukemia // BMC Cancer. 2012. Vol. 12. P. 303. doi: 10.1186/1471-2407-12-303

Cutolo M., Sulli A., Pizzomi C., Serio B., Struob R. H. Anti-inflammatory mechanisms of methotrexate in rheumatoid arthritis // Ann. Rheum. Dis. 2001. Vol. 60, no. 8. P. 729–735.

Fabian M. R., Sonenberg N., Filipowich W. Regulation of mRNA translation and stability by microRNAs // Annu. Rev. Biochem. 2010. Vol. 79. P. 351–379. doi: 10.1146/annurev-biochem-060308-103103

Gao S. T., Yu Y. M., Wan L. P., Liu Z. M., Lin J. X. lncRNA GAS5 induces chondrocyte apoptosis by down-regulating miR-137 // Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci. 2020. Vol. 24. P. 10984–10991. doi: 10.26355/eurrev_202011_23582

Hirata H., Hinoda Y., Shahryari V., Deng G., Nakajima K., Tabatabai Z. L., Ishii N., Dahiya R. Long noncoding RNA MALAT1 promotes aggressive renal cell carcinoma through Ezh2 and interacts with miR-205 // Cancer Res. 2015. Vol. 75, no. 7. P. 1322–1331. doi: 10.1158/0008-5472.CAN-14-2931

Kreemer J. M. Toward a better understanding of methotrexate // Arthritis Rheum. 2004. Vol. 50, no. 5. P. 1357–1700. doi: 10.1002/art.20278

Li C., Gao Y., Li Y., Ding D. TUG1 mediates methotrexate resistance in colorectal cancer via miR-186/CPEB2 axis // Biochem. Biophys. Res. Commun.

2017. Vol. 491, no. 2. P. 552–557. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.03.042

Li G. Q., Fang Y. X., Liu Y., Meng F.-R., Wu X., Zhang Ch.-W., Zhang Y., Liu D., Gao B. MALAT1-driven inhibition of WNT signal impedes proliferation and inflammation in fibroblast-like synoviocytes through CTNNB1 promoter methylation in rheumatoid arthritis // *Hum. Gene Ther.* 2019. Vol. 30. P. 1008–1022. doi: 10.1089/hum.2018.212

Lipovich L., Johnson R., Lin C. Y. MacroRNA underdogs in a microRNA world: evolutionary, regulatory, and biomedical significance of mammalian long non-protein-coding RNA // *Biochim. Biophys. Acta.* 2010. Vol. 1799. P. 597–615. doi: 10.1016/j.bbagr.2010.10.001

Montesinos M. C., Desai A., Delano D., Chen J.-F., Fink J. S., Jacobson M. A., Cronstein B. N. Adenosine A2A or A3 receptors are required for inhibition of inflammation by methotrexate and its analog MX-68 // *Arthritis Rheum.* 2003. Vol. 48, no. 1. P. 240–247. doi: 10.1002/art.10712

Peng T., Ji D., Jiang Y. Long non-coding RNA GAS5 suppresses rheumatoid arthritis progression via miR-128-3p/HDAC4 axis // *Mol. Cell. Biochem.* 2021. Vol. 476. P. 2491–2501. doi: 10.1007/s11010-021-04098-1

Paris E., Fricker G., Gynther M. The role of solute carrier transporters in efficient anticancer drug delivery and therapy // *Pharmaceutics.* 2023. Vol. 15, no. 2. P. 364. doi: 10.3390/pharmaceutics15020364

Ranganathan P., McLeod H. L. Methotrexate pharmacogenetics: the first step toward individualized therapy in rheumatoid arthritis // *Arthritis Rheum.* 2006. Vol. 54, no. 5. P. 1366–1377. doi: 10.1002/art.21762

Ren J., Ding L., Zhang D., Shi G., Xu Q., Shen S., Wang Y., Wang T., Hou Y. Carcinoma-associated fibroblasts promote the stemness and chemoresistance of colorectal cancer by transferring exosomal lncRNA H19 // *Theranostics.* 2018. Vol. 8. P. 3932–3948. doi: 10.7150/thno.25541

Tsang W. P., Kwok T. T. Riboregulator H19 induction of MDR1-associated drug resistance in human hepatocellular carcinoma cells // *Oncogene.* 2007. Vol. 26, no. 33. P. 4877–4881. doi: 10.1038/sj.onc.1210266

Wang L. M., Zhang Y. W., Xin X. Y. Long non-coding RNA MALAT1 aggravates human retinoblastoma by sponging miR-20b-5p to upregulate STAT // *Pathol. Res. Pract.* 2020. Vol. 216, no. 6. P. 152977. doi: 10.1016/j.prp.2020.152977

Wu X., Zheng Y., Han B., Dong X. Long noncoding RNA BLACAT1 modulates ABCB1 to promote oxaliplatin resistance of gastric cancer via sponging miR-361 // *Biomed. Pharmacother.* 2018. Vol. 99. P. 832–838. doi: 10.1016/j.biopha.2018.01.130

Xiong M., Wu M., Dan Peng H., Huang W., Chen Z., Ke H., Chen Z., Song W., Zhao Y., Xiang A. P., Zhong X. LncRNA DANCR represses Doxorubicin-induced apoptosis through stabilizing MALAT1 expression in colorectal cancer cells // *Cell Death Dis.* 2021. Vol. 12, no. 1. P. 24. doi: 10.1038/s41419-020-03318-8

Yang Z., Lin S. D., Zhan F., Liu Y., Zhan Y. W. LncRNA GAS5 alleviates rheumatoid arthritis through regulating miR-222-3p/Sirt1 signalling axis // *Autoim-*

munity. 2021. Vol. 54. P. 13–22. doi: 10.1080/08916934.2020.1846183

Zhang H. J., Wei Q. F., Wang S. J., Zhang H.-J., Zhang X.-Y., Geng Q., Cui Y.-H., Wang X.-H. LncRNA HOTAIR alleviates rheumatoid arthritis by targeting miR-138 and inactivating NF-kappaB pathway // *Int. Immunopharmacol.* 2017. Vol. 50. P. 283–290. doi: 10.1016/j.intimp.2017.06.021

Zhang M., Lu N., Guo X. Y., Li H. J., Guo Y., Lu L. Influences of the lncRNA TUG1-miRNA-34a-5p network on fibroblast-like synoviocytes (FLSs) dysfunction in rheumatoid arthritis through targeting the lactate dehydrogenase A (LDHA) // *J. Clin. Lab. Anal.* 2021a. Vol. 35, no. 9. e23969. doi: 10.1002/jcla.23969

Zhang W., Li B., Xia N., Zhu L., Zhang Z., Ren Z., Zhang L., Xu P., Meng F., Feng L., Yang L. LncRNA GAS5 suppresses rheumatoid arthritis by inhibiting miR-361-5p and increasing PDK4 // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2021b. Vol. 583. P. 7–13. doi: 10.1016/j.bbrc.2021.10.040

References

Chen H., He C., Liu Y., Li X., Zhang C., Qin Q., Pang Q. LncRNA-GAS5 inhibits expression of miR-103 and ameliorates the articular cartilage in adjuvant-induced arthritis in obese mice. *Dose-Response.* 2020;18(4):1559325820942718. doi: 10.1177/1559325820942718

Chen W., Zhao W., Zhang L., Wang L., Wang J., Wan Z., Hong Y., Yu L. MALAT1-miR-101-SOX9 feedback loop modulates the chemo-resistance of lung cancer cell to DDP via Wnt signaling pathway. *Oncotarget.* 2017;8(55):94317–94329. doi: 10.18632/oncotarget.21693

Chen Z., Pan T., Jiang D., Jin L., Geng Y., Feng X., Shen A., Zhang L. The lncRNA-GAS5/miR-221-3p/DKK2 axis modulates ABCB1-mediated Adriamycin resistance of breast cancer via the Wnt/ β -catenin signaling pathway. *Mol. Ther.* 2020;19:1434–1448. doi: 10.1016/j.omtn.2020.01.030

Correa S., Binato R., Du Rocher B., Castelo-Branco M. T., Pizzatti L., Abdelhay E. Wnt/ β -catenin pathway regulates ABCB1 transcription in chronic myeloid leukemia. *BMC Cancer.* 2012;12:303. doi: 10.1186/1471-2407-12-303

Cutolo M., Sulli A., Pizzomi C., Serio B., Struob R. H. Anti-inflammatory mechanisms of methotrexate in rheumatoid arthritis. *Ann. Rheum. Dis.* 2001;60(8):729–735.

Fabian M. R., Sonenberg N., Filipowich W. Regulation of mRNA translation and stability by microRNAs. *Annu. Rev. Biochem.* 2010;79:351–379. doi: 10.1146/annurev-biochem-060308-103103

Gao S. T., Yu Y. M., Wan L. P., Liu Z. M., Lin J. X. LncRNA GAS5 induces chondrocyte apoptosis by down-regulating miR-137. *Eur. Rev. Med. Pharmacol. Sci.* 2020;24:10984–10991. doi: 10.26355/eurrev_202011_23582

Hirata H., Hinoda Y., Shahryari V., Deng G., Nakajima K., Tabatabai Z. L., Ishii N., Dahiya R. Long noncoding RNA MALAT1 promotes aggressive renal cell carcinoma through Ezh2 and interacts with

miR-205. *Cancer Res.* 2015;75(7):1322–1331. doi: 10.1158/0008-5472.CAN-14-2931

Kreemer J. M. Toward a better understanding of methotrexate. *Arthritis Rheum.* 2004;50(5):1357–1700. doi: 10.1002/art.20278

Li C., Gao Y., Li Y., Ding D. TUG1 mediates methotrexate resistance in colorectal cancer via miR-186/CPEB2 axis. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2017;491(2):552–557. doi: 10.1016/j.bbrc.2017.03.042

Li G. Q., Fang Y. X., Liu Y., Meng F.-R., Wu X., Zhang Ch.-W., Zhang Y., Liu D., Gao B. MALAT1-driven inhibition of WNT signal impedes proliferation and inflammation in fibroblast-like synoviocytes through CTNBN1 promoter methylation in rheumatoid arthritis. *Hum. Gene Ther.* 2019;30:1008–1022. doi: 10.1089/hum.2018.212

Lipovich L., Johnson R., Lin C. Y. MacroRNA underdogs in a microRNA world: evolutionary, regulatory, and biomedical significance of mammalian long non-protein-coding RNA. *Biochim. Biophys. Acta.* 2010;1799:597–615. doi: 10.1016/j.bbagr.2010.10.001

Montesinos M. C., Desai A., Delano D., Chen J.-F., Fink J. S., Jacobson M. A., Cronstein B. N. Adenosine A2A or A3 receptors are required for inhibition of inflammation by methotrexate and its analog MX-68. *Arthritis Rheum.* 2003;48(1):240–247. doi: 10.1002/art.10712

Nasonov E. L. Rheumatology 2006. Clinical guidelines. Moscow: GEOTAR-Media; 2006. 264 p. (In Russ.)

Peng T., Ji D., Jiang Y. Long non-coding RNA GAS5 suppresses rheumatoid arthritis progression via miR-128-3p/HDAC4 axis. *Mol. Cell. Biochem.* 2021;476:2491–2501. doi: 10.1007/s11010-021-04098-1

Puris E., Fricker G., Gynther M. The role of solute carrier transporters in efficient anticancer drug delivery and therapy. *Pharmaceutics.* 2023;15(2):364. doi: 10.3390/pharmaceutics15020364

Ranganathan P., McLeod H. L. Methotrexate pharmacogenetics: the first step toward individualized therapy in rheumatoid arthritis. *Arthritis Rheum.* 2006;54(5):1366–1377. doi: 10.1002/art.21762

Ren J., Ding L., Zhang D., Shi G., Xu Q., Shen S., Wang Y., Wang T., Hou Y. Carcinoma-associated fibroblasts promote the stemness and chemoresistance

of colorectal cancer by transferring exosomal lncRNA H19. *Theranostics.* 2018;8:3932–3948. doi: 10.7150/thno.25541

Tsang W. P., Kwok T. T. Riboregulator H19 induction of MDR1-associated drug resistance in human hepatocellular carcinoma cells. *Oncogene.* 2007;26(33):4877–4881. doi: 10.1038/sj.onc.1210266

Wang L. M., Zhang Y. W., Xin X. Y. Long non-coding RNA MALAT1 aggravates human retinoblastoma by sponging miR-20b-5p to upregulate STAT. *Pathol. Res. Pract.* 2020;216(6):152977. doi: 10.1016/j.prp.2020.152977

Wu X., Zheng Y., Han B., Dong X. Long noncoding RNA BLACAT1 modulates ABCB1 to promote oxaliplatin resistance of gastric cancer via sponging miR-361. *Biomed. Pharmacother.* 2018;99:832–838. doi: 10.1016/j.biopha.2018.01.130

Xiong M., Wu M., Dan Peng H., Huang W., Chen Z., Ke H., Chen Z., Song W., Zhao Y., Xiang A. P., Zhong X. LncRNA DANCR represses Doxorubicin-induced apoptosis through stabilizing MALAT1 expression in colorectal cancer cells. *Cell Death Dis.* 2021;12(1):24. doi: 10.1038/s41419-020-03318-8

Yang Z., Lin S. D., Zhan F., Liu Y., Zhan Y. W. LncRNA GAS5 alleviates rheumatoid arthritis through regulating miR-222-3p/Sirt1 signalling axis. *Autoimmunity.* 2021;54:13–22. doi: 10.1080/08916934.2020.1846183

Zhang H. J., Wei Q. F., Wang S. J., Zhang H.-J., Zhang X.-Y., Geng Q., Cui Y.-H., Wang X.-H. LncRNA HOTAIR alleviates rheumatoid arthritis by targeting miR-138 and inactivating NF-kappaB pathway. *Int. Immunopharmacol.* 2017;50:283–290. doi: 10.1016/j.intimp.2017.06.021

Zhang M., Lu N., Guo X. Y., Li H. J., Guo Y., Lu L. Influences of the lncRNA TUG1-miRNA-34a-5p network on fibroblast-like synoviocytes (FLSs) dysfunction in rheumatoid arthritis through targeting the lactate dehydrogenase A (LDHA). *J. Clin. Lab. Anal.* 2021a;35(9):e23969. doi: 10.1002/jcla.23969

Zhang W., Li B., Xia N., Zhu L., Zhang Z., Ren Z., Zhang L., Xu P., Meng F., Feng L., Yang L. LncRNA GAS5 suppresses rheumatoid arthritis by inhibiting miR-361-5p and increasing PDK4. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2021b;583:7–13. doi: 10.1016/j.bbrc.2021.10.040

Поступила в редакцию / received: 18.10.2024; принята к публикации / accepted: 05.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Балан Ольга Викторовна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: ovbalan@mail.ru

Малышева Ирина Евгеньевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: I.E.Malysheva@yandex.ru

Зарецкая Марина Витальевна

канд. биол. наук, научный сотрудник
e-mail: genmg@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Balan, Olga

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Malysheva, Irina

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Zaretskaya, Marina

Cand. Sci. (Biol.), Researcher

Марусенко Ирина Михайловна

д-р биол. наук, профессор кафедры госпитальной
терапии Медицинского института им. профессора
А. П. Зильбера

e-mail: imarusenko@yandex.ru

Барышева Ольга Юрьевна

д-р биол. наук, профессор кафедры госпитальной
терапии Медицинского института им. профессора
А. П. Зильбера

e-mail: barysheva@petsu.ru

Marusenko, Irina

Dr. Sci. (Biol.), Professor

Barysheva, Olga

Dr. Sci. (Biol.), Professor

УДК 598.252.2 : 574.34 + 591.52 (470.22)

ДИНАМИКА ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ И ЧИСЛЕННОСТИ ГУСЕОБРАЗНЫХ В АГРОЛАНДШАФТАХ КАРЕЛИИ В ПЕРИОД ВЕСЕННЕГО ПРОЛЕТА

С. А. Симонов*, **В. А. Артемьев**, **М. В. Матанцева**, **А. О. Толстогузов**

Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *ssaves@gmail.com

Агроландшафты Олонецкого района Карелии (Северо-Запад России) являются неотъемлемой и важной частью Беломоро-Балтийского миграционного пролетного пути гусеобразных птиц Европы. Значение этой миграционной стоянки особенно велико в период весеннего пролета, поскольку эффективность набора массы на пролете во многом определяет динамику и успешность гнездования гусей и казарок на севере России. При этом значительную часть открытых ландшафтов общей площадью около 180 км² занимают сельскохозяйственные угодья, активно эксплуатируемые охотниками в период охоты, за исключением участка в 49 км², отведенного под зону покоя дичи. В сообщении представлен анализ сезонной динамики численности и пространственного распределения гусеобразных в агроландшафтах Олонецкого района по данным последних 25 лет. Определены ключевые даты значимого изменения численности птиц разных видов в ответ на действие отдельных антропогенных факторов. Дана оценка изменения пространственного распределения птиц разных видов в течение трех последовательных этапов: до охоты, в период охоты и после периода охоты. Для белолобого гуся *Anser albifrons* выявлена прямая связь показателей относительной численности с площадью пахотных земель. Доказано, что изменение пространственного распределения птиц на полях до, во время и после охоты носит закономерный характер – до охоты птицы распределены практически равномерно, с началом охоты и после нее – выбирают открытые хорошо просматриваемые поля, практически лишенные окаймляющей древесно-кустарниковой растительности. Динамика численности птиц в течение сезона преимущественно обусловлена биологическими особенностями видов, отдельные значимые колебания соотносятся с разными аспектами деятельности человека на полях. Тяготение гусеобразных к угодьям определенного типа также может быть связано с тем, что мигрирующие птицы предпочитают поля с более интенсивным уходом, включающим своевременное обновление культур, ведущее к обогащению кормовой базы.

Ключевые слова: агроландшафты; мониторинг птиц; охраняемые территории; пространственное распределение птиц; гуси родов *Anser* и *Branta*

Для цитирования: Симонов С. А., Артемьев В. А., Матанцева М. В., Толстогузов А. О. Динамика пространственного распределения и численности гусеобразных в агроландшафтах Карелии в период весеннего пролета // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 123–131. doi: 10.17076/eb1969

Финансирование. Сообщение подготовлено в ходе реализации работ по проекту, поддержанному грантом Российского научного фонда (проект № 23-24-10049, <https://rscf.ru/project/23-24-10049/>) и Фонда венчурных инвестиций Республики Карелия (проект № 19-P23).

S. A. Simonov*, V. A. Artemyev, M. V. Matantseva, A. O. Tolstoguzov. SPATIAL DISTRIBUTION DYNAMICS AND POPULATION TRENDS OF ANSERIFORMES IN AGRICULTURAL LANDSCAPES OF KARELIA DURING THE SPRING MIGRATION

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *ssaves@gmail.com*

The agricultural landscapes of the Olonets District, Republic of Karelia (Northwest Russia), represent a critical component of the White Sea–Baltic flyway used by Anseriformes in Europe. This staging area is particularly important during the spring migration, as the efficiency of energy accumulation at these sites is a key determinant of the reproductive success of *Anser* and *Branta* geese in northern Russia. A majority of the approximately 180 km² of open landscapes is agricultural lands, which are heavily hunted during the hunting season, excluding a designated 49 km² of the prohibited hunting zone. This study presents an analysis of the seasonal population dynamics and spatial distribution of Anseriformes in the Olonets area agrolandscapes based on data from the last 25 years. We identified the key dates of significant abundance changes in different species in response to various human impacts. We also analysed changes in the spatial distributions of bird species during three distinct phases: the pre-hunting period, the hunting period, and the post-hunting period. For Greater White-fronted Geese *Anser albifrons*, we found a significant positive correlation between the relative population size and the area of arable land. The patterns of the spatial redistribution of birds in the fields before, during, and after the hunting season followed a consistent trend: before the start of hunting, birds were distributed uniformly, whereas during and after the hunting season, they preferred open fields with minimal surrounding tree and shrub vegetation providing high visibility. The intraseasonal fluctuations in relative bird numbers were mainly due to biological characteristics of the species but with notable changes induced by various aspects of human activity in the field. The tendency of Anseriformes towards certain types of fields may also be due to migratory birds preferring fields with more intensive tending, including timely crop renewal, which enriches the food supply.

Keywords: agricultural landscapes; avian monitoring; protected areas; bird spatial distribution; *Anser* and *Branta* geese

For citation: Simonov S. A., Artemyev V. A., Matantseva M. V., Tolstoguzov A. O. Spatial distribution dynamics and population trends of Anseriformes in agricultural landscapes of Karelia during the spring migration. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 123–131. doi: 10.17076/eb1969

Funding. This study was supported by the Russian Science Foundation (project # 23-24-10049, <https://rscf.ru/project/23-24-10049/>) and the Venture Capital Fund of the Republic of Karelia (project # 19-R23).

Введение

Характерной особенностью весеннего миграционного пролета гусеобразных в Карелии (Северо-Запад России) является формирование крупных миграционных скоплений птиц в пределах агроландшафтов, болот и акваторий озер. Наиболее важными местами остановок в весенний период на Беломоро-Балтийском пролетном пути в этом регионе являются агроландшафты в окрестностях г. Олонца [Зимин и др., 2007]. В связи с этим Олонецкие поля включены в список Ключевых орнитоло-

гических территорий России (<http://www.rbcu.ru/programs/93/>).

Основная масса гусей и казарок, использующих агроландшафты как место миграционной остановки, прибывает в Карелию в 20-х числах апреля и покидает поля в 20-х числах мая. В течение месяца отдельные стаи по мере накопления жировых запасов постепенно сменяют друг друга [Зимин и др., 2007; Артемьев и др., 2022; Симонов и др., 2024a, b]. От того, насколько эффективно птицы восполнили энергетические запасы, во многом зависит успешность их размножения [Drent et al., 2007].

При этом хозяйственная деятельность человека на полях беспокоит птиц, потенциально влияя на их поведение и возможность питаться и отдыхать [Зимин и др., 2007; Артемьев и др., 2022]. Не менее значимое влияние на птиц, останавливающихся на пролете, может оказывать охота, открытая с 1 по 10 мая на основной площади агроландшафтов Олонецкой равнины и в первую очередь направленная на гусеобразных [Зимин и др., 2007; Артемьев и др., 2019]. Несмотря на то что непосредственно в местах наших исследований охота закрыта, присутствие охотников на смежных территориях может вызывать беспокойство птиц и провоцировать их перемещения сюда из участков, открытых для охоты. В связи с этим основной целью настоящего сообщения является анализ зависимости численности и пространственного распределения гусеобразных на Олонецких полях от таких факторов, как охота на смежных территориях и характер хозяйственной деятельности человека.

Материалы и методы

Район и методы полевых исследований

Исследования проведены в 1999–2024 гг. по единой методике [Зимин и др., 2007] посредством автомобильных учетов (не реже 1 раза в 2 дня) с регистрацией видового состава, численности и распределения птиц на сельхозугодьях в окрестностях г. Олонца Республики Карелия (61.04°N, 32.93°E) в период с 20 апреля

по 20 мая. В анализ включены данные по гусям и казаркам, отмеченным на территории сезонного заказника «Зона покоя дичи» [Артемьев и др., 2022] площадью 49 км² (рис. 1), охота в котором запрещена. Во всех случаях, когда это было возможно, птиц определяли до вида. Если птицы перемещались слишком быстро или находились слишком далеко для видовой идентификации, отмечали их родовую принадлежность. Названия родов и видов птиц приведены в соответствии со Списком птиц Российской Федерации [Коблик и др., 2006] и Всемирными контрольными списками птиц [Avibase..., 2019].

Анализ данных

Для анализа влияния на поведение и распределение птиц на полях «Зоны покоя дичи» охоты на смежных территориях были определены такие показатели, как численность птиц разных видов в три последовательных периода: до охоты (20.04–30.04), во время охоты (1–10.05) и после нее (11–20.05). С целью оценки влияния характера хозяйственной деятельности человека отдельно проанализированы данные по участкам полей с разными подходами к их эксплуатации. Были выбраны две примыкающие друг к другу, но существенно различающиеся территории: поля в окрестностях д. Рыпушкалицы (территория ОАО «Совхоз «Аграрный», рис. 1, А) и сельхозугодья, примыкающие к д. Алексала (старейшее сельскохозяйственное предприятие Карелии – ОАО «Племенное хозяйство «Ильинское», рис. 1, В).

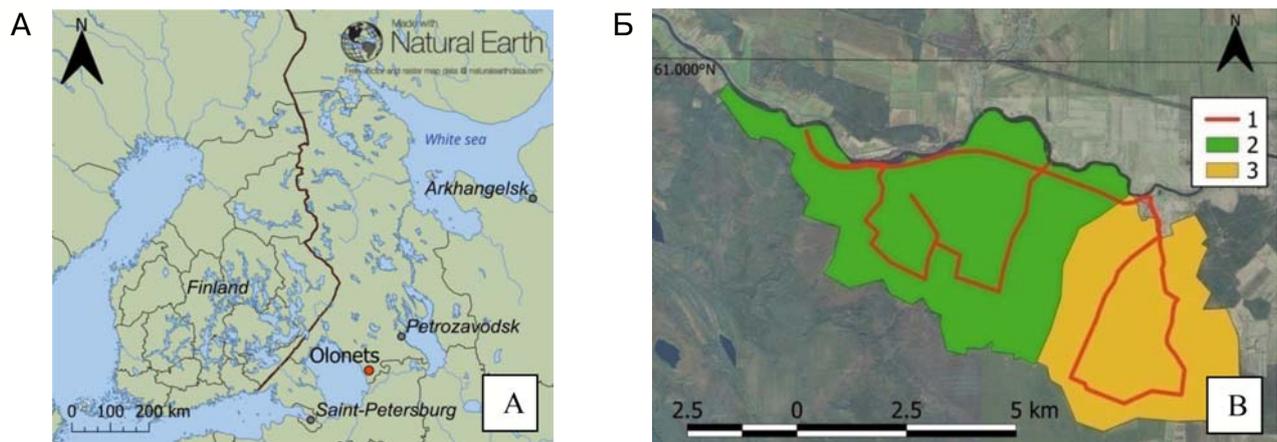


Рис. 1. Район исследований:

А – г. Олонец на карте Северо-Западной Европы, Б – район исследований (часть Олонецких полей, включающая «Зону покоя дичи»): 1 – учетный маршрут, 2 – сельхозугодья ОАО «Племенное хозяйство «Ильинское», 3 – сельхозугодья ОАО «Совхоз «Аграрный»

Fig. 1. Study area:

A – the town of Olonets on the map of North-Western Europe, B – research area (part of the Olonets fields, including 'Prohibited Hunting Zone'): 1 – line transect, 2 – Ilyinskoye agricultural farm, 3 – Agrarny agricultural farm

Все вычисления выполнены в среде программирования R версии 4.4.1 [R Core Team..., 2024]. Результирующие ряды данных проверены на нормальность с помощью теста Шапиро – Уилка и на отсутствие выбросов – с помощью пакета «outliers» [Komsta, 2022]. Для анализа взаимосвязей между рядами данных использовали ранговую корреляцию Спирмена, сравнение выборок осуществляли с помощью критерия Вилкоксона для парных рядов данных. Кроме того, чтобы оценить различия в колебаниях численности в течение сезона, нами был предложен параметр последовательной относительной однородности (O_{Δ}) для каждого сезона исследований по следующей формуле:

$$O_{\Delta} = \frac{\sum|\Delta x|}{\sum(x)},$$

где O_{Δ} – рассчитываемый параметр последовательной относительной однородности выборки, ΔX – разница между соседними значениями в ряду данных, X – значения в ряду данных.

В отличие от такого показателя, как дисперсия, предложенный нами параметр характе-

ризует не общую величину разброса всех значений, а величину смежных разбросов значений в последовательности, что позволяет судить о том, насколько резко колебалась численность в смежные дни в каждом сезоне.

Результаты и обсуждение

В исследуемый период (1999–2024 гг.) массовыми видами гусеобразных, останавливающихся на Олонецких полях, были три вида: белолобый гусь *Anser albifrons* (Scopoli, 1769), гуменник *Anser fabalis* (Latham, 1787) и белошековая казарка *Branta leucopsis* (Bechstein, 1803). Каждую весну через поля проходит от около 100 до 150 тыс. гусеобразных. Ежедневно на полях держались от нескольких тысяч до 10 тысяч особей, а в отдельные дни – до 40–45 тыс. Динамика относительной численности в течение сезона представлена на рисунках 2 и 3. При этом на разных стадиях периода пребывания птиц в агроландшафтах их численность на полях ОАО «Ильинское» была сопоставима с численностью на полях ОАО «Аграрный» или превышала ее (табл.).

Показатели критерия Вилкоксона при сравнении относительной численности птиц на двух модельных участках – в ОАО «Аграрный» и «Ильинское» (значимые различия выделены полужирным шрифтом и показывают достоверное превышение численности птиц на полях ОАО «Ильинское» над численностью птиц на полях ОАО «Аграрный»)

Indicators of the Wilcoxon test in the comparison of the relative numbers of birds on two model plots – in the Agrarny and Ilyinskoe farmlands (significant differences are shown in bold and represent a reliable number of birds on the fields of the Ilyinskoe farmland over the number of birds on the fields of the Agrarny farmland)

Параметр Parameter	До периода охоты Before the hunting period		Период охоты During the hunting period		После периода охоты After the hunting period	
	W	p	W	p	W	p
Численность гусей р. <i>Anser</i> , не определенных до вида Number of <i>Anser</i> geese undefined to the species level	140	0,27	61	< 0,01	68	0,01
Численность белолобых гусей Number of greater white-fronted geese	124	0,65	43	< 0,01	1	< 0,01
Численность гуменников Number of bean geese	-	-	99	0,12	57	< 0,01
Численность белошековых казарок Number of barnacle geese	75,5	0,13	82	0,03	21	< 0,01
Численность всех гусей и казарок на пашне Number of all <i>Anseriformes</i> geese on arable land	82	0,21	61	< 0,01	10	< 0,01
Численность всех гусей и казарок на стерне Number of all <i>Anseriformes</i> geese on the mown last year's dry grass	88	0,32	58	< 0,01	32	< 0,01
Численность всех гусей и казарок на сухой траве Number of all <i>Anseriformes</i> geese on the unmown last year's dry grass	140,5	0,25	70	0,01	65	0,01
Численность всех гусей и казарок на проростках озимых Number of all <i>Anseriformes</i> geese on the winter crops	83,5	0,13	87,5	0,02	83	0,01

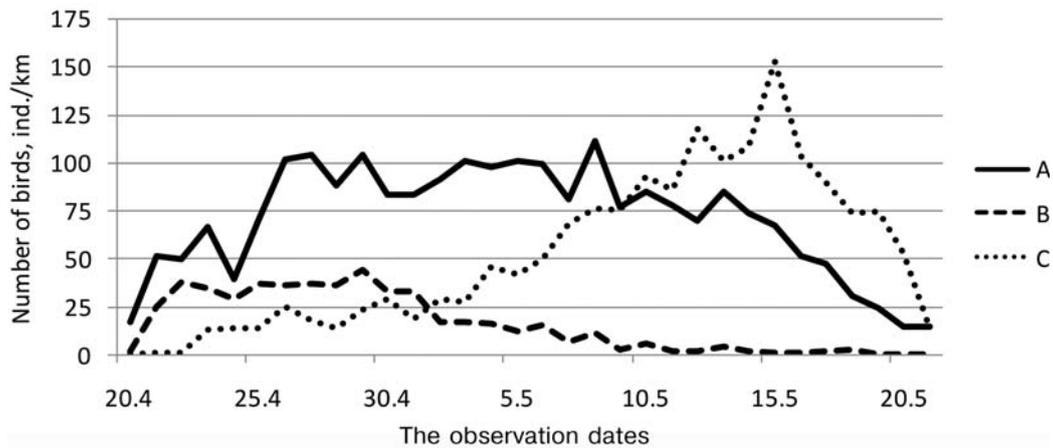


Рис. 2. Динамика средней численности гусей, кормящихся на полях, в течение сезона: A – *Anser albifrons*, B – *Anser fabalis*, C – *Branta leucopsis*
 Fig. 2. Average number of geese feeding in the fields during the season: A – *Anser albifrons*, B – *Anser fabalis*, C – *Branta leucopsis*

В результате исследований выявлено, что с началом охоты гуси всех видов покидают потенциально опасные участки полей, окаймленные развитой древесно-кустарниковой растительностью, большая часть которых сосредоточена на угодьях ОАО «Аграрный», и стараются держаться на хорошо просматриваемых полях ОАО «Ильинское» (табл.). Кроме того, в пределах обоих агропредприятий значительная часть гусей стремится держаться близко к региональной автотрассе и осевой асфальтированной дороге, посещаемой людьми, очевидно, ввиду минимального риска открытой стрельбы в этих местах. Нельзя также исключать влияния разного режима эксплуатации полей на распределение гусеобразных на более поздних стадиях пребывания птиц на миграционной стоянке (см. далее).

По субъективным наблюдениям, в период охоты в последние годы наблюдаются более резкие колебания численности гусей в смежные дни. Мы предполагали, что подобное обусловлено беспокойством гусей на используемых для ночевки болотах охотниками, у которых появляется вездеходная техника, позволяющая добраться до мест, ранее недоступных человеку. Именно для оценки того, действительно ли колебания численности между соседними датами стали более существенными, был введен параметр относительной последовательной однородности. Однако значимых изменений этого параметра в период с 1999 по 2024 г. выявить не удалось.

Отсутствие значимых колебаний численности в смежные дни в период охоты, вероятно, может быть обусловлено двумя причинами. Во-первых, при анализе динамики численно-

сти на основе обобщенных данных многолетних исследований колебания численности сглаживаются ввиду наложения результатов наблюдений разных лет. Во-вторых, при анализе динамики численности по отдельным годам эффект резких колебаний на настоящий момент может быть сглажен ввиду того, что повсеместное использование вездеходной техники охотниками и резкое повышение доступности прежде изолированных угодий, используемых гусями на отдыхе, появилось сравнительно недавно. Основные последствия изменения характера использования угодий, предположительно, проявятся в скором будущем.

Обобщающий анализ динамики численности белолобого гуся в течение сезона показывает плавное увеличение численности с последующим плавным снижением (рис. 2, A). Различия в динамике численности птиц разных сезонов, несмотря на большой интерквартильный размах и наличие эксцессов, в подавляющем большинстве последовательно расположенных дней учета не являются значимыми. Значимое изменение между соседними датами учетов происходит лишь с 24 на 25 апреля ($W = 164,5$; $p = 0,04$), что, по-видимому, отражает естественную динамику пролета птиц. Сроки пролета гуменника (рис. 2, B) смещены таким образом, что основное число птиц покидает Олонецкие поля к началу сезона охоты, уже 2 мая резкое сокращение численности представителей вида значимо отличается от показателей 1 мая ($W = 439$; $p = 0,02$), после чего численность гуменника остается в пределах минимальных значений.

Для третьей группы птиц рода *Anser*, включающей в себя представителей первых двух видов без уточнения видового статуса (рис. 2, C),

динамика численности в течение сезона также сравнительно стабильна. Однако в первый день охоты отмечено значимое повышение числа птиц в зоне покоя ($W = 329$; $p = 0,02$), что, по-видимому, связано с массовым перемещением птиц из охотничьих угодий в охраняемую зону.

Отдельно стоит отметить сезонную динамику численности локально перемещающихся гусей рода *Anser* (рис. 3, А). Интенсивность локальных перемещений отражает особенности поведения, связанные с беспокойством гусей со стороны людей. Показательно, что в основном массиве данных выделяются два пика относительной численности птиц этой группы – в начале и в конце десятидневного периода охоты. Первый пик может являться реакцией птиц на начало охоты и стрельбу на полях вне охраняемой зоны. Второй пик в конце периода охоты может быть связан с повышением беспокойства птиц ввиду активного посещения в это время охраняемой зоны охотниками с целью вспугивания стай гусей в надежде на то, что они перелетят из охраняемой зоны в неохраняемую. Для вспугивания птиц используют все доступные средства, включая личный автотранспорт, БПЛА и легкомоторную авиацию.

В отличие от гусей рода *Anser* белозецкие казарки в массе прибывают в район исследований позже (рис. 2), практически избегая охоты.

Динамика изменения численности представителей вида плавная (рис. 2, С), значимых резких колебаний в смежные даты не выявлено.

При оценке влияния характера сельскохозяйственной деятельности на численность и распределение гусеобразных на Олонецких полях параметр, выбранный в качестве показателя интенсивности сельскохозяйственной деятельности, – относительная площадь пахоты по данным исторических спутниковых снимков – показал значимую связь с численностью лишь одного вида, а именно белолобого гуся (рис. 4). Мы предполагали, что подобная картина будет наблюдаться для гуменников, питающихся преимущественно свежими всходами трав. На данный момент не выявлено явных причин отклонения полученных результатов от предполагаемых. Очевидно, что этот вопрос требует дальнейших исследований.

При этом численность гусеобразных всех изучаемых видов на полях ОАО «Ильинское» в целом была выше их численности на полях ОАО «Аграрный» (табл.). Эти сельхозугодья в целом сходны, за исключением того, что поля ОАО «Аграрный» отличаются эксплуатацией без надлежащего ухода. Культуры здесь редко обновляют и пересевают, обширные площади полей зачастую выглядят как залежи. Пищевая ценность трав в таких местах снижается.

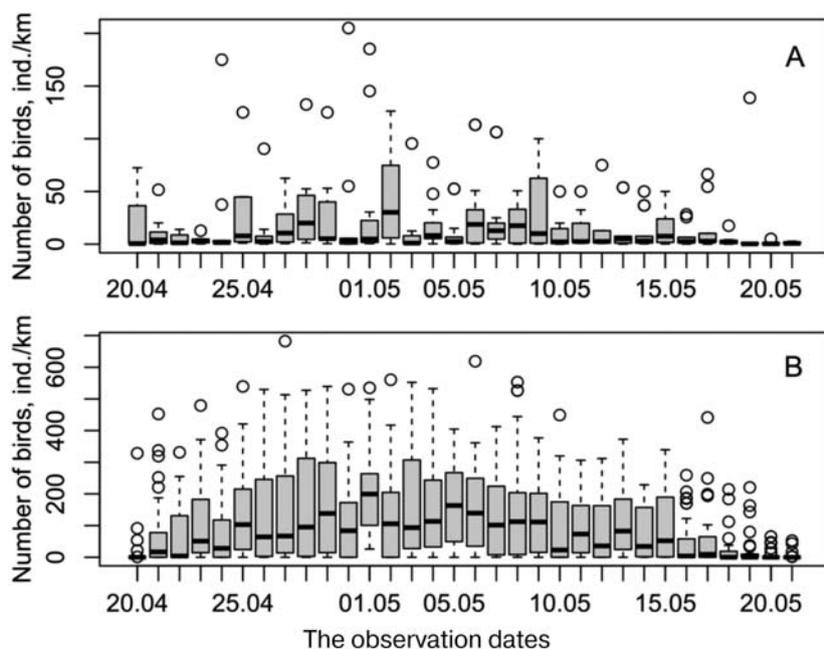


Рис. 3. Динамика средней численности гусей, наблюдаемых в течение сезона:

А – локально перелетающие гуси рода *Anser*, В – все гуси рода *Anser* (кормящиеся и перелетающие)

Fig. 3. Average geese population observed during the season:

A – locally relocating *Anser* geese, B – all *Anser* geese (foraging and migrating)

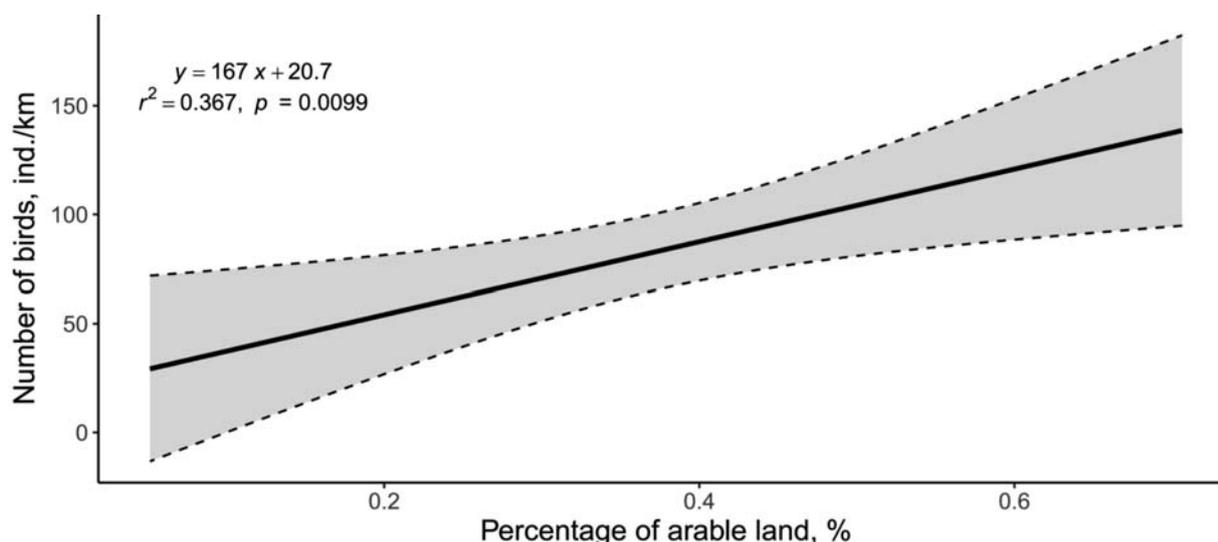


Рис. 4. Зависимость численности *Anser albifrons* от доли пахотных земель в районе исследований
 Fig. 4. The correlation between the *Anser albifrons* population and the percentage of arable land in the study area

Кроме того, эти поля разбиты на сравнительно небольшие участки с обилием древесно-кустарниковой растительности по их периметру, ухудшающей обзор, в результате птицам здесь сложнее следить за источниками опасности, что снижает привлекательность таких участков для кормящихся и отдыхающих гусеобразных [Зимин и др., 2006, 2007].

В ОАО «Ильинское», напротив, уголья поддерживаются в хорошем состоянии, культуры своевременно обновляются. Еще в 1999–2001 гг. в ходе специальных мероприятий на контролируемом участке была проведена рекультивация полей и изменено соотношение выращиваемых культур, восстановлена дренажная система и удалены кустарники [Зимин и др., 2006, 2007]. Совокупность перечисленных факторов делает поля ОАО «Ильинское» более привлекательными для мигрирующих птиц [Артемьев и др., 2014].

В целом динамика численности гусей на пролете по результатам многолетних наблюдений (рис. 2 и 3) в основном оказалась зависимой от биологических особенностей видов. Отдельные значимые изменения показателей численности совпадали с изменением активности деятельности человека на полях – открытие и закрытие сезона охоты, характер и интенсивность сельскохозяйственных работ. Тот факт, что разный режим эксплуатации полей влияет на выбор их птицами на миграционных остановках, свидетельствует об актуальности продолжения мониторинговых исследований птиц в связи с оценкой деятельности человека. Подобные исследования проводят на разных

участках миграционных трасс гусеобразных [Nichols et al., 2007; Anderson, Padding, 2015; Månsson et al., 2022], при этом орнитологи разных регионов признают их значимость как на региональном, так и на глобальном уровне и призывают к их интенсификации.

Заключение

Проведен сравнительный анализ динамики численности и пространственного распределения гусеобразных в агроландшафтах Олонецкого района Карелии в период весенней миграции. Результаты показали, что поля ОАО «Ильинское» более привлекательны для птиц, по-видимому, из-за меньшего количества окаймляющей древесно-кустарниковой растительности и лучшего состояния посевов. В ходе сезона охоты птицы перемещаются на более безопасные открытые участки, избегая участков, окаймленных древесно-кустарниковой растительностью. Основная масса гусей стремится держаться ближе к автодорогам из-за минимального риска стрельбы в людных местах.

В целом динамика численности гусеобразных в районе исследований оказалась зависящей от биологических особенностей видов и периода пролета. Гуменники преимущественно покидают регион к началу охоты, а белолобые гуси сохраняют показатели численности в течение всего сезона весенней миграции. Выявлены два пика изменения численности локально перемещающихся гусей, что, по-видимому, является реакцией на охоту. Динамика численности белошекой казарки более плавная,

без резких колебаний. Основные изменения в численности всех гусеобразных связаны с деятельностью человека, в том числе с открытием и закрытием охотничьего сезона. Также выявлено положительное влияние доли пахотных земель на численность белолобого гуся. Несомненно, исследования факторов, влияющих на численность и распределение этого и других видов гусеобразных в период весенних миграционных остановок, должны быть продолжены.

Прежде всего мы хотим почтить светлую память Н. В. Лапшина и В. Б. Зимина, посвятивших жизнь изучению птиц и долгие годы участвовавших в проведении мониторинговых исследований в Карелии. Мы также благодарны И. И. Логинову, оказывавшему постоянную помощь в наблюдениях за птицами Олонецкой равнины, и всем другим участникам полевых исследований в этом районе.

Литература

Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Симонов С. А. Пути управления размещением и численностью гусей и казарок на весенних миграционных стоянках // Вестник охотоведения. 2014. Т. 11, № 2. С. 244–248.

Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Симонов С. А., Матанцева М. В., Толстогузов А. О. Современные тенденции динамики скоплений гусей и казарок на Олонецкой весенней миграционной стоянке (Республика Карелия, Россия) // Казарка. 2022. Т. 24. С. 15–32.

Артемьев А. В., Матанцева М. В., Симонов С. А. Лесной гуменик на весенней миграционной стоянке гусей и казарок в окрестностях г. Олонца, Республика Карелия, Россия // Казарка. 2019. № 21. С. 81–89.

Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В. Управление численностью и размещением гусей и казарок на олонечских стоянках (Республика Карелия, Россия) во время весенней миграции // Динамика популяций охотничьих животных Северной Европы: Мат-лы 4-го Межд. симпозиума. Петрозаводск, 2006. С. 204–208.

Зимин В. Б., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Тюлин А. Р. Олонечские весенние скопления птиц: общая характеристика: гуси. М.: Наука, 2007. 299 с.

Коблик Е. А., Редькин Я. А., Архипов В. Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2006. 256 с.

Симонов С. А., Артемьев А. В., Лапшин Н. В., Толстогузов А. О., Матанцева М. В. Результаты учетов чибисов (*Vanellus vanellus*, Charadriiformes) на Олонечских полях Карелии (Северо-Запад России) в 1993–2023 гг. // Зоологический журнал. 2024. Т. 103, № 1. С. 52–57. doi: 10.31857/S0044513424010065

Anderson M. G., Padding P. I. The North American approach to waterfowl management: synergy of hunting and habitat conservation // *Int. J. Environ. Stud.* 2015. Vol. 72. P. 810–829. doi: 10.1080/00207233.2015.1019296

Avibase. Всемирные контрольные списки птиц. Европа. 2019. URL: <https://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=EUR> (дата обращения: 07.10.2024).

Drent R. H., Eichhorn G., Flagstad A., Van der Graaf A. J., Litvin K. E., Stahl J. Migratory connectivity in Arctic geese: spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding // *Journal of Ornithology*. 2007. Vol. 148, no. 2. P. 501–514.

Komsta L. outliers: Tests for Outliers. R package version 0.15. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=outliers> (дата обращения: 07.10.2024).

Månsson J., Lijebäck N., Nilsson L., Olsson C., Kruckenberg H., Elmberg J. Migration patterns of Swedish Greylag geese *Anser anser* – implications for flyway management in a changing world // *Eur. J. Wildl. Res.* 2022. Vol. 68. doi: 10.1007/s10344-022-01561-2

Nichols J. D., Runge M. C., Johnson F. A., Williams B. K. Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects // *Journal of Ornithology*. 2007. Vol. 148. P. 343–349.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2024. Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org> (дата обращения: 07.10.2024).

Simonov S. A., Artemyev A. V., Lapshin N. V., Tolstoguzov A. O., Matantseva M. V. Numenius arquata (Charadriiformes, Aves) abundance trends in agro-landscapes in the southern Republic of Karelia (North-west Russia) // *Nature Conservation Research*. 2024. Vol. 9(1). P. 30–44. doi: 10.24189/ncr.2024.004

References

Anderson M. G., Padding P. I. The North American approach to waterfowl management: synergy of hunting and habitat conservation. *Int. J. Environ. Stud.* 2015;72: 810–829. doi: 10.1080/00207233.2015.1019296

Artemyev A. V., Lapshin N. V., Simonov S. A. Number and distribution management of geese on spring migration stopover sites. *Vestnik okhotovedeniya = The Herald of Game Management*. 2014;11(2):244–248. (In Russ.)

Artemyev A. V., Lapshin N. V., Simonov S. A., Matantseva M. V., Tolstoguzov A. O. Current trends in the dynamics of goose congregations on the Olonets spring migration stopover site (Republic of Karelia, Russia). *Kazarka = Casarca*. 2022;24:15–32. (In Russ.)

Artemyev A. V., Matanzeva M. V., Simonov S. A. Taiga Bean Goose at the spring migration geese stopover in the outskirts of Olonets, Republic of Karelia, Russia. *Kazarka = Casarca*. 2019;21:81–89. (In Russ.)

Avibase. Bird Checklists of the World. Europe. 2019. URL: <https://avibase.bsc-eoc.org/checklist.jsp?region=EUR> (accessed: 07.10.2024).

Drent R. H., Eichhorn G., Flagstad A., Van der Graaf A. J., Litvin K. E., Stahl J. Migratory connectivity in Arctic geese: spring stopovers are the weak links in meeting targets for breeding. *Journal of Ornithology*. 2007;148(2):501–514.

Koblik E. A., Red'kin Ya. A., Arkhipov V. Yu. A checklist of the birds of the Russian Federation. Moscow: KMK; 2006. 256 p. (In Russ.)

Komsta L. outliers: Tests for Outliers. R package version 0.15. 2022. URL: <https://CRAN.R-project.org/package=outliers> (accessed: 07.10.2024).

Månsson J., Lijebäck N., Nilsson L., Olsson C., Kruckenberg H., Elmberg J. Migration patterns of Swedish Greylag geese *Anser anser* – implications for flyway management in a changing world. *Eur. J. Wildl. Res.* 2022;68. doi: 10.1007/s10344-022-01561-2

Nichols J. D., Runge M. C., Johnson F. A., Williams B. K. Adaptive harvest management of North American waterfowl populations: a brief history and future prospects. *Journal of Ornithology.* 2007;148:343–349.

R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2024. Vienna, Austria. URL: <https://www.R-project.org> (accessed: 07.10.2024).

Simonov S. A., Artemyev A. V., Lapshin N. V., Tolstoguzov A. O., Matantseva M. V. Census results of the Northern Lapwing (*Vanellus vanellus*, Charadriiformes) on the Olonets fields of Karelia, North-

Western Russia, in 1993–2023. *Zoologicheskii Zhurnal.* 2024; 103(1):52–57. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044513424010065

Simonov S. A., Artemyev A. V., Lapshin N. V., Tolstoguzov A. O., Matantseva M. V. *Numenius arquata* (Charadriiformes, Aves) abundance trends in agrolandscapes in the southern Republic of Karelia (Northwest Russia). *Nature Conservation Research.* 2024;9(1):30–44. doi: 10.24189/ncr.2024.004

Zimin V. B., Artemjev A. V., Lapshin N. V. Population management and allocation control of geese and brand geese on Olonets stopovers (Karelia, Russia) during spring migration. *Dinamika populyatsii okhotnich'ikh zivotnykh Severnoi Evropy: Mat-ly 4-go mezhd. simpoziuma = Dynamics of game animals populations in Northern Europe: Proceed. of the 4th Intern. symposium.* Petrozavodsk; 2006. P. 204–208. (In Russ.)

Zimin V. B., Artemyev A. V., Lapshin N. V., Tyulin A. R. Olonets spring gatherings of birds. General description. Geese. Moscow: Nauka; 2007. 299 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 11.10.2024; принята к публикации / accepted: 16.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Симонов Сергей Александрович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: SSaves@gmail.com

Артемьев Александр Владимирович

докт. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник
e-mail: ficedul@gmail.com

Матанцева Мария Валерьевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник
e-mail: MariaMatantseva@gmail.com

Толстогузов Андрей Олегович

инженер-исследователь
e-mail: tolstoguzov_ib@mail.ru

CONTRIBUTORS:

Simonov, Sergey

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Artemyev, Alexander

Dr. Sci. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher

Matantseva, Maria

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Tolstoguzov, Andrey

Research-engineer

УДК 636.225.1

КОНКУРЕНТОСПОСОБНОСТЬ АЙРШИРСКОЙ ПОРОДЫ НА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРЕДПРИЯТИЯХ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

С. Г. Штеркель*, А. Е. Болгов

*Петрозаводский государственный университет (пр. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *shterkel@petrsu.ru*

Исследована конкурентоспособность коров айрширской породы на крупных сельскохозяйственных предприятиях России в масштабах всей страны. В работе использовались материалы Ежегодника по племенной работе в молочном скотоводстве в хозяйствах Российской Федерации за 2022 год. В выборку вошло 1435,4 тыс. пробонитированных коров пяти основных молочных пород – айрширской (в том числе тип Карельский), голштинской черно-пестрой масти, красно-пестрой, холмогорской и черно-пестрой. Учитывали следующие показатели молочной продуктивности коров за лактацию: удой, процентное содержание жира и белка в молоке, продукция молочного жира и белка. Изучены параметры воспроизводства коров: возраст при первом отеле, средний возраст в отелах, возраст выбытия коров в отелах, продолжительность сервис- и сухостойного периодов, выход телят на 100 коров. Установлено, что по валовым показателям молочной продуктивности за лактацию айрширы занимают второе место после лидирующих голштинов: удой 7545 кг молока, 316,9 кг молочного жира и 255,8 кг молочного белка против 9526, 370,6 и 314,4 кг соответственно у голштинов. Однако по этим показателям айрширы превосходят три другие основные российские молочные породы (черно-пеструю, холмогорскую и красно-пеструю). Зафиксировано существенное преимущество айрширских коров над животными всех сравниваемых пород, включая голштинов, по процентному содержанию в молоке жира (4,20 % против 3,89–4,02 %) и белка (3,39 % против 3,17–3,30 %). Айрширские коровы во всех категориях хозяйств превосходят голштинских по продолжительности хозяйственного использования (3,56 отела против 2,94). Отмечено, что айрширы – одна из немногих пород в России благодаря своей зоотехнической ценности избежала голштинизации. Представленные материалы свидетельствуют о высокой конкурентоспособности айрширской породы в масштабах всей России и указывают на целесообразность приоритетного увеличения численности и дальнейшего совершенствования айрширов в стране. Зона разведения айрширского скота может быть расширена за счет его интродукции в нетрадиционных регионах, в частности в Сибири (включая Азиатский Север и Арктическую зону) и на Дальнем Востоке. Для дальнейшего повышения конкурентоспособности айрширского скота необходимо повышать племенную ценность используемых айрширских быков, внедрять современные методы крупномасштабной геномной селекции.

Ключевые слова: айрширская и голштинская породы скота; молочная продуктивность; конкурентоспособность молочных пород; крупномасштабная селекция

Для цитирования: Штеркель С. Г., Болгов А. Е. Конкурентоспособность айрширской породы на сельскохозяйственных предприятиях Российской Федерации // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 132–138. doi: 10.17076/eb1963

S. G. Shterkel*, A. E. Bolgov. COMPETITIVENESS OF THE AYRSHIRE BREED IN AGRICULTURAL ENTERPRISES OF THE RUSSIAN FEDERATION

Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia),
*shterkel@petrsu.ru

The study investigated the competitiveness of Ayrshire cows in large agricultural enterprises in Russia nationwide. We used data from the 2022 Yearbook on pedigree work in dairy cattle husbandry in farms of the Russian Federation. The sample included 1435.4 thousand judged cows of five main dairy cattle breeds – Ayrshire (including Karelian type), Holstein black-and-white, red-and-white, Kholmogory, and black-and-white. The metrics of milk productivity per lactation were milk yield, percentages of fat and protein in milk, milk fat and protein production. Reproduction parameters were taken into account: age at first calving, average parity, end-of-breeding age, duration of service and dry periods, number of calves per 100 cows. In terms of gross milk productivity per lactation, Ayrshires come second after the leading Holsteins: milk yield of 7545 kg, 316.9 kg of milk fat and 255.8 kg of milk protein versus 9526, 370.6, 314.4 kg, respectively, in Holstein. All these parameters however are higher in Ayrshires than in three main Russian dairy cattle breeds (black-and-white, Kholmogory, and red-and-white). Ayrshire cows showed significant advantage over animals of all other breeds in the comparison, including Holstein, in terms of the percentage of fat (4.20 % versus 3.89–4.02 %) and protein (3.39 % versus 3.17–3.30 %) in milk. Ayrshire cows have a longer service life than Holstein cows in all categories of farms (3.56 versus 2.94 calvings). It is noted that the Ayrshire is one of the few breeds in Russia to have avoided Holsteinization due to its zootechnical value. The reported data prove that the Ayrshire breed is highly competitive throughout Russia and suggest it is expedient to prioritize the increase in Ayrshire numbers and further improvement of the breed the country. The geography of Ayrshire cattle breeding can be expanded by introducing it to new regions, such as Siberia (including the Asian North and Arctic zone) and the Far East. To further increase the competitiveness of Ayrshire cattle, it is necessary to enhance the breeding value of Ayrshire bulls and to introduce modern methods of large-scale, genomic selection.

Keywords: Ayrshire and Holstein cattle breeds; milk productivity; competitiveness of dairy cattle breeds; large-scale selective breeding

For citation: Shterkel S. G., Bolgov A. E. Competitiveness of the Ayrshire breed in agricultural enterprises of the Russian Federation. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 132–138. doi: 10.17076/eb1963

Введение

Интенсификация производства молока невозможна без использования высокопродуктивных пород скота, обладающих обильномолочностью, высоким качеством молока, хорошим здоровьем, стабильной плодовитостью, экономичностью, пригодностью к машинному обслуживанию. В настоящее время во многих странах мира производство молока базируется на использовании животных американской голштинской породы, характеризующихся наиболее высокой молочной продуктивностью, оплатой корма молоком. Все рекорды по обильномолочности принадлежат коровам этой породы, распространение которой по миру приобрело глобальный характер.

На ферме Т. Кистелл «Эва-Грин-Вью-Май» в штате Висконсин (США) в результате много-

летней селекции средняя продуктивность каждой из 130 коров голштинской породы составила 15 944 кг молока (613 кг жира, 491 кг белка). От лучшей коровы фермы Эва-Грин-Вью-Май 1326 с живой массой 816 кг получено за лактацию 32 735 кг молока с содержанием жира 3,86 % и белка – 2,96 %. При среднесуточном надое 89,8 кг в пик лактации она давала 102 кг молока в день [Ананьева, 2013]. В России численность голштинов резко выросла за последние десятилетия и в настоящее время стоит на первом месте среди молочных пород – 54,3 % общего поголовья [Ежегодник..., 2023].

Однако уникальная обильномолочность у голштинов часто сопровождается ухудшением показателей здоровья, воспроизводства, долголетия [Олексиевич, 2021]. В России массовая голштинизация молочного скотоводства

создает проблему, связанную со снижением у коров плодовитости, нарушением обмена веществ, болезнями конечностей, сокращением сроков продуктивного использования [Дашкевич, Семашко, 2007; Стекольников, 2011; Ненашев и др., 2015; Племяшов и др., 2024]. Поэтому научный и практический интерес представляют исследования, помимо голштинской, других молочных пород с точки зрения пригодности к интенсивному и рентабельному производству молока. Кроме того, огромное разнообразие природных и климатических условий в России обуславливает риск нарастания зоотехнических и экономических проблем при культивировании монопороды и также указывает на целесообразность использования других высокопродуктивных и выносливых молочных пород.

В первую очередь это касается известной специалистам молочной айрширской породы. Она выведена в конце XVIII века в Шотландии, в графстве Айр. В качестве самостоятельной породы зарегистрирована в 1826 году [Болгов, 2009].

Айрширы широко известны и популярны в мире из-за высокой продуктивности, особенно жирномолочности и белковомолочности, крепости здоровья, сочетания других ценных биологических, технологических, экономических, акклиматизационных качеств.

История разведения айрширского скота в России насчитывает более 130 лет. Эта порода показала высокие продуктивные и технологические качества в отдельных регионах, в частности на Европейском Севере (Республики Карелия и Коми, Мурманская и Вологодская области) [Тулинова и др., 2023]. Однако конкурентные качества айрширов на фоне главных молочных пород скота в масштабах всей страны исследованы недостаточно.

Цель работы: изучить конкурентоспособность айрширской породы в сравнении с другими молочными породами в условиях Российской Федерации.

Материалы и методы

В статье использовали материалы Ежегодника по племенной работе в молочном скотоводстве в хозяйствах Российской Федерации за 2022 год [2023]. Учитывали показатели молочной продуктивности коров основных молочных пород: удой, содержание жира и белка в молоке, продукцию молочного жира и белка. Изучены параметры воспроизводства коров: возраст при первом отеле, средний возраст в отелах, возраст выбытия коров в отелах, продолжительность сервис- и сухостойного периодов, выход телят на 100 коров. В выборку вошло 1435,4 тыс. пробонитированных коров пяти основных молочных пород – айрширской (в том числе тип Карельский), голштинской черно-пестрой масти, красно-пестрой, холмогорской и черно-пестрой.

При обработке данных использовали метод группировок, общепринятые методы зоотехнических исследований.

Результаты и обсуждение

Установлено, что численность айрширской породы скота в России невелика – 2,65 % от общей численности молочного скота в стране (табл. 1). Однако удельный вес айрширов сопоставим с долей в скотоводстве других местных молочных пород – холмогорской (3,55 %) и красно-пестрой (3,44 %). Первое место занимает голштинская порода (54,3 %), второе – черно-пестрая (25,3 %).

Таблица 1. Удельный вес скота основных молочных пород в РФ, %

Table 1. Share of livestock of basic dairy breeds in the Russian Federation, %

Порода Breed	Всего скота Total livestock			В том числе коров Including cows		
	2010	2015	2022	2010	2015	2022
Айрширская Ayrshire	2,8	2,79	2,65	3,1	3,06	2,84
Голштинская Holstein	4,65	12,26	54,3	5,2	13,09	55,9
Красно-пестрая Redandmotley	5,51	5,66	3,44	5,42	5,53	3,35
Холмогорская Kholmogorskaya	8,76	7,51	3,55	8,65	7,23	3,40
Черно-пестрая Black and motley	57,92	55,57	25,3	57,27	55,24	23,8

По валовым показателям молочной продуктивности за лактацию айрширы занимают второе место после голштинов: удой 7545 кг молока, 316,9 кг молочного жира и 255,8 кг молочного белка против 9526, 370,6 и 314,4 кг соответственно у голштинов (табл. 2). Однако по этим показателям айрширы превосходят три другие основные молочные породы (черно-пеструю, холмогорскую и красно-пеструю).

Зафиксировано существенное преимущество айрширских коров над животными всех сравниваемых пород, включая голштинов, по процентному содержанию в молоке жира (4,20 % против 3,89–4,02 %) и белка (3,39 % против 3,17–3,30 %).

Кроме того, айрширские коровы быстрее раздаиваются и более скороспелы, чем голштинские. Так, удой за первую лактацию у айрширских коров составляет 7526 кг молока – 93 % от удоя полновозрастных коров (8088 кг), тогда как у голштинов удой за первую лактацию был меньше по отношению к взрослым коровам – 91,8 % от удоя полновозрастных коров.

За период обследования (2010–2022 гг.) конкурентные способности айрширов прогрессировали по жирномолочности (+0,14 % жира против +0,10 % у сравниваемых пород) и

белкомолочности (+0,13 % белка против от +0,06 до +0,10 %).

Айрширские коровы во всех категориях хозяйств превосходили голштинских по продолжительности хозяйственного использования (3,56 отела против 2,94 отела соответственно, табл. 3), хотя у них несколько ниже выход телят на 100 коров (78,6 голов против 81,8).

Отмечено, что айрширы – одна из немногих пород благодаря своей зоотехнической ценности в России избежала голштинизации. Мало того, есть указания на то, что айрширы сами могут выступать улучшающей породой по отношению к голштинам. Так, на 11-м Мировом айрширском конгрессе в Финляндии отмечалось, что скрещивание с айрширами – хороший вариант для улучшения плодовитости, здоровья и получения легких отелов у голштинских коров [Болгов, 2015].

Успешная конкуренция айрширов с голштинами проявилась в фермерских хозяйствах Финляндии. По данным FAO [2010], айрширы в Финляндии намного превосходят голштинов по содержанию в молоке жира (4,28 % против 3,95) и белка (3,44 % против 3,31), мало уступают по суммарной продукции жира и белка (662 кг против 685, –3,4 %), скорректированному на сухое вещество количеству молока (8955 кг против 9409, –4,8 %), хотя значительно

Таблица 2. Молочная продуктивность коров основных молочных пород по последней законченной лактации
Table 2. Dairy productivity of cows of basic dairy breeds by last completed lactation

Показатели Indicators		Порода Breed					Все породы, среднее All breeds, average
		айрширская Ayrshire	голлштинская черно-пестрая Holsteinblack- mottled	красно-пестрая Redandmotley	холмогорская Kholmogor- skaya	черно-пестрая Black and motley	
2010 г.	удой, кг yield, kg	5359	6799	4816	4731	5177	4951
	жир, % fat, %	4,06	3,88	3,88	3,79	3,81	3,84
	жир, кг fat, kg	217,6	263,8	186,9	179,3	197,2	190,1
	белок, % protein, %	3,26	3,23	3,14	3,11	3,12	3,14
	белок, кг protein, kg	174,7	219,6	151,2	147,1	161,5	155,5
2022 г.	удой, кг yield, kg	7545	9526	7183	7482	7259	8301
	жир, % fat, %	4,20	3,89	4,02	3,90	3,90	3,94
	жир, кг fat, kg	316,9	370,6	288,8	291,8	283,1	327,1
	белок, % protein, %	3,39	3,30	3,24	3,17	3,20	3,28
	белок, кг protein, kg	255,8	314,4	232,7	237,2	232,3	272,3

Таблица 3. Производственное использование коров (все категории хозяйств)

Table 3. Production use of cows (all farm categories)

Порода Breed	Возраст стада Herd age			Длительность, дней Duration, days		Выход телят на 100 коров, голов Calves per 100 cows, heads
	При первом отеле, дней At the first calving, days	в отелах in calving	Выбытие коров из стада, отелов Disposal of cows from the herd, calving	сервис- периода service- period	сухостой- ного периода dry-resistant of the period	
Айрширская Ayrshire	771	2,66	3,56	136	63	78,6
Тип Карельский в айрширской породе Karelian type in Ayrshire breed	777	2,50	3,50	142	63	79,4
Голштинская черно-пестрая Holstein black-mottled	733	2,27	2,94	125	57	81,8
Красно-пестрая Red and motley	839	2,65	3,34	130	59	81,5
Холмогорская Kholmogorskaya	791	2,70	3,44	131	61	81,7
Черно-пестрая Black and motley	801	2,52	3,20	134	61	77,5
Все породы, среднее All breeds, average	765	2,45	3,12	128	59	80,7

уступают по удойности. Для финских айрширов характерно значительно меньшее распространение мертворождаемости в первую лактацию (4,51 %), чем в других породах – красной шведской (6,39 %) и красной датской (6,8 %). К этому следует добавить, что молочная продуктивность финских айрширов выше, чем английских, американских, канадских, норвежских, новозеландских, австралийских [ФАВА..., 2010].

Одним из факторов прогресса айрширской породы в России является выведение микропопуляций или типов. В частности, в карельской популяции айрширского скота выведен высокопродуктивный тип Карельский [Болгов, 2014, патент № 6764]. В 2022 году удойность животных Карельского типа составила 8813 кг молока против 7545 кг по всей породе [Ежегодник..., 2023]. Эти показатели коров указанного типа могут служить ориентиром для повышения продуктивности всей популяции айрширского скота в России.

Исследования показали, что сдерживающими факторами в дальнейшем развитии конкурентоспособности и увеличении численности айрширского скота в России являются недостаточно высокая племенная ценность быков-производителей, отставание в масштабах применения в породе индексной, крупномасштабной и геномной селекции.

Из 202 айрширских быков, имеющих спермопродукцию на племпредприятиях страны, 90 оценены по качеству потомства, из которых 11 быков в возрасте 6,0–9,99 года имели невысокую племенную ценность по удою (+235 кг), а их индекс племенной ценности по родословной был равен всего лишь +56 кг. Величина удою матерей быков в среднем по племпредприятиям РФ недостаточна и составляет 10 569 кг молока жирностью 4,53 % и белковостью 3,44 %, а матерей отцов – 10 514 кг, 4,50 и 3,48 % соответственно [Тулинова и др., 2023].

В мировом айршироведении имеются примеры организации высокоэффективной крупномасштабной селекции. В частности, в Финляндии широко используется индекс NTM (Nordic Total Merit). Это наиболее полный индекс племенной ценности в мире. При его расчетах учитывают более 60 параметров, объединенных в 14 главных показателей. В структуре NTM параметры здоровья и плодовитости имеют вес более 50 %, продуктивности – 30 %, экстерьера – 20 %. Повышение удельного веса параметров здоровья происходит в силу их большого влияния на затраты молочных хозяйств. Минимальные затраты на производство молока и максимальную прибыль приносят именно здоровые и плодовые коровы с высокой продуктивностью [Каталог..., 2021].

Заключение

По главному критерию конкурентоспособности – уровню молочной продуктивности – айрширы занимают вторую позицию после мирового лидера – голштинской породы и превосходят все другие молочные породы России.

Высокие конкурентные качества айрширской породы обуславливают целесообразность приоритетного увеличения численности и дальнейшего совершенствования айрширов в стране.

Следует расширить зоны разведения айрширского скота в нетрадиционных регионах, в частности в Сибири (включая Азиатский Север и Арктическую зону) и на Дальнем Востоке.

Необходимы дальнейшие исследования конкурентоспособности айрширской породы в условиях машинного обслуживания, роботизации, изменяющихся технологий кормления и заготовки кормов.

Актуальной проблемой является разработка и реализация в ближайшее время отечественной эффективной системы крупномасштабной и геномной селекции айрширского скота.

Литература

Ананьева Е. В. Экономическая эффективность биотехнологий в области воспроизводства крупного рогатого скота // Вестник РГАЗУ. 2013. Ч. 2 [Электронный ресурс]. URL: <http://edu.rgazu.ru/file.php/1/vestnikrgazu/data/20140519155400/ananeva/pdf> (дата обращения: 01.10.2024).

Болгов А. Е. Конкурентоспособность айрширской породы скота при интенсивном молочном производстве // Актуальные проблемы интенсивного развития животноводства: Сб. науч. тр. Вып. 12, ч. 2. Горки: Белорусская ГСХА, 2009. С. 338–344.

Болгов А. Е. Карельский тип айрширского скота // Зоотехния. 2014. № 10. С. 2–4.

Болгов А. Е. Айрширы в XXI веке / М-во образования и науки РФ, ФГБОУ ВПО Петрозавод. гос. ун-т. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2015. 99 с.

Дашкевич М. А., Семашко И. К. Влияние генотипа на характер проведения отела у коров белорусской черно-пестрой породы // Современные методы генетики и селекции в животноводстве. СПб.: ВНИИГРЖ, 2007. С. 217–221.

Ежегодник по племенной работе в молочном скотоводстве в хозяйствах Российской Федерации (2022 год). М.: ВНИИплем, 2023. 255 с.

Каталог быков айрширской породы. М.: Интернешнел Генетикс Рус, 2021. 23 с.

Ненасhev И. В., Мар'ин Е. М., Мар'ина О. Н. Ортопедическая заболеваемость голштинизированных коров в условиях беспривязного содержания // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2018. № 4(44). С. 190–194. doi: 10.18286/1816-4501-2018-4-190-194

Олексиевич Е. А. Основные показатели воспроизводства и причины выбытия животных из молочных стад Ленинградской области // Генетические ресурсы отечественных региональных популяций айрширского скота: Справочное пособие / Сост. О. В. Тулинова, Е. Н. Васильева, Е. А. Романова. СПб.: Аргус, 2021. С. 232–235.

Племяшов К. В., Мороз А. И., Авдеенко В. С., Кузнецова Т. Ш. Оценка встречаемости осложнений отелов у коров и нетелей в зависимости от предиктивной способности линий быков-производителей // Молочное и мясное скотоводство. 2024. № 2. С. 6–9.

Стекольников А. А. Заболевание конечностей у крупного рогатого скота при интенсивном ведении животноводства, пути профилактики и лечения // Актуальные проблемы ветеринарной хирургии: Матлы междунар. конф. Ульяновск: УГСХА, 2011. С. 3–7.

Тулинова О. В., Васильева Е. Н., Романова Е. А., Анистенок С. В., Петрова А. В., Позовникова М. В., Харькин Н. В., Логинов П. А., Кузнецов А. В., Абрамова Н. И., Хирамагомедова П. М., Мусаева И. В., Гаджимурадов Э. Т., Кузякина Л. И., Лукьянова А. Д., Виноградова Н. И., Трусова Л. Ю. Эффективность племенной работы в отечественной популяции айрширского скота: справочное пособие. СПб.: Аргус, 2023. 250 с.

FABA – Финляндская Ассоциация Племенного Скотоводства [Электронный ресурс]. 2010. URL: <http://www.faba.fi/ru/useful/articles> (дата обращения: 01.10.2024).

References

Anan'eva E. V. Economic efficiency of biotechnology in the field of cattle reproduction. *Vestnik RGZU = Herald of Russian State Agrarian Correspondence University*. 2013. Part 2. (In Russ.) URL: <http://edu.rgazu.ru/file.php/1/vestnikrgazu/data/20140519155400/ananeva/pdf> (accessed: 01.10.2024).

Ayrshire breed bull catalogue. Moscow: Interneshnel Genetiks Rus; 2021. 23 p. (In Russ.)

Bolgov A. E. Competitiveness of the Ayrshire cattle breed in intensive dairy production. *Aktual'nye problemy intensivnogo razvitiya zhivotnovodstva: Sb. nauch. tr. = Topical problems of intensive development of animal husbandry: Proceed.* Iss. 12, part 2. Gorki: Belorusskaya GSKhA; 2009. P. 338–344. (In Russ.)

Bolgov A. E. Karelian type of Ayrshire cattle. *Zootekhnika*. 2014;10:2–4. (In Russ.)

Bolgov A. E. Ayrshires in the XXI century. Petrozavodsk: PetrGU; 2015. 99 p. (In Russ.)

Dashkevich M. A., Semashko I. K. Influence of the genotype on the nature of calving in cows of the Belarusian black and motley breed. *Sovremennye metody genetiki i seleksii v zhivotnovodstve = Modern methods of genetics and breeding in animal husbandry*. St. Petersburg: VNIIGRZh; 2007. P. 217–221. (In Russ.)

FABA – Finnish Breeding Association. 2010. URL: <http://www.faba.fi/ru/useful/articles> (accessed: 01.10.2024)

Nenashev I. V., Mar'in E. M., Mar'ina O. N. Orthopedic morbidity of holsteinized cows in the conditions of loose housing. *Vestnik Ul'yanovskoi gosudarstvennoi*

sel'skokhozyaistvennoi akademii = Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy. 2018;4(44):190–194. (In Russ.). doi: 10.18286/1816-4501-2018-4-190-194

Oleksievich E. A. The main indicators of reproduction and the reasons for the disposal of animals from dairy herds of the Leningrad Region. *Geneticheskie resursy otechestvennykh regional'nykh populyatsii ayrshirskogo skota: Spravochnoe posobie = Genetic resources of domestic regional populations of Ayrshire cattle: A reference manual*. St. Petersburg: Argus; 2021. P. 232–235. (In Russ.)

Plemyashov K. V., Moroz A. I., Avdeenko V. S., Kuznetsova T. Sh. Assessment of the incidence of calving complications in cows and heifers depending on the predictive ability of sire lines. *Molochnoe i myasnoe skotovodstvo = Dairy and Meat Cattle Breeding*. 2024; 2:6–9. (In Russ.)

Stekol'nikov A. A. Disease of the extremities in cattle with intensive animal husbandry, ways of prevention and treatment. *Aktual'nye problemy veterinarnoi khirurgii: Mat-ly mezhdunar. konf. = Topical problems of veterinary surgery. Proceedings of int. conf.* Ul'yanovsk: UGSKhA; 2011. P. 3–7. (In Russ.)

Tulinova O. V., Vasil'eva E. N., Romanova E. A., Anistenok S. V., Petrova A. V., Pozovnikova M. V., Khar'kin N. V., Loginov P. A., Kuznetsov A. V., Abramova N. I., Khiramagomedova P. M., Musaeva I. V., Gadzhimuradov E. T., Kuzyakina L. I., Luk'yanova A. D., Vinogradova N. I., Trusova L. Yu. Efficiency of breeding in the domestic population of Ayrshire cattle: A reference manual. St. Petersburg: Argus; 2023. 250 p. (In Russ.)

Yearbook on pedigree work in dairy cattle breeding in the farms of the Russian Federation (2022). Moscow: VNIImplem; 2023. 255 p. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 07.10.2024; принята к публикации / accepted: 01.11.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Штеркель Светлана Геннадьевна

канд. с.-х. наук, доцент

e-mail: shterkel@petsu.ru

Болгов Анатолий Ефремович

д-р с.-х. наук, профессор

e-mail: bolg@petsu.ru

CONTRIBUTORS:

Shterkel, Svetlana

Cand. Sci. (Agr.), Associate Professor

Bolgov, Anatoly

Dr. Sci. (Agr.), Professor

УДК 637'7 (470.22)

ОЦЕНКА ПОТРЕБЛЕНИЯ ДИЧИ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ПРОМЫСЛА ОХОТНИЧЬИХ ВИДОВ В РЕСПУБЛИКЕ КАРЕЛИЯ

С. Н. Калинина^{1*}, В. А. Илюха², Д. В. Панченко¹, И. А. Зайцева¹

¹ Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»
(ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910),
*cvetnick@yandex.ru

² Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (пос. Борок, 109,
Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742)

Добыча диких животных для употребления в пищу распространена на всей территории России, включая Республику Карелия. Вместе с тем остается неизученным, насколько востребована продукция охоты среди населения этого региона. Цель работы состояла в анализе частоты потребления мяса и субпродуктов добытых диких млекопитающих и птиц. Исследование проводилось путем анкетирования охотников ($n = 84$), как непосредственных потребителей дичи. В анкету были включены вопросы о частоте потребления охотниками мяса и субпродуктов (печени, почек, сердца, легких) млекопитающих (бобр, заяц, кабан, лось, медведь) и птиц (вальдшнеп, глухарь, гусь, рябчик, тетерев, утка). Результаты свидетельствуют о том, что мясо-дичная продукция от птиц более востребована, чем от млекопитающих. Из птиц большинство опрошенных предпочитают тетерева, утку, гуся, из млекопитающих – лося и кабана. Мясо всех добываемых животных является наиболее популярным продуктом питания, также востребованы печень и сердце отдельных видов. Лось – единственный вид животных, от которого в качестве продуктов питания используются все указанные субпродукты. Большинство опрошенных охотников употребляют продукты добытых животных редко – от одного до десяти раз в год, и лишь небольшая доля опрошенных – один раз месяц или еженедельно. Полученные результаты могут быть использованы при изучении рынка охотничьей продукции и оценке ее продовольственной безопасности, при анализе риска для здоровья человека в эколого-токсикологических исследованиях, а также при исследовании освоения (промысла) ряда охотничьих видов.

Ключевые слова: мясо и субпродукты дичи; охотничьи животные; частота потребления

Для цитирования: Калинина С. Н., Илюха В. А., Панченко Д. В., Зайцева И. А. Оценка потребления дичи при исследовании промысла охотничьих видов в Республике Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. 2024. № 7. С. 139–145. doi: 10.17076/eb1967

Финансирование. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 23-24-10001, <https://rscf.ru/project/23-24-10001/>), проводимый совместно с Республикой Карелия с финансированием из Фонда венчурных инвестиций Республики Карелия).

S. N. Kalinina^{1*}, V. A. Ilyukha², D. V. Panchenko¹, I. A. Zaitseva¹. ESTIMATING WILD GAME CONSUMPTION WITHIN THE STUDY OF HUNTING IN THE REPUBLIC OF KARELIA

¹ Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *cvetnick@yandex.ru

² Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences (109 Borok, 152742 Yaroslavskaya oblast', Russia)

Game hunting for food is widespread throughout Russia, including the Republic of Karelia. However, the demand for game products among the population of this region remains unknown. The aim of this project was to analyze the frequency of consumption of meat and offal of hunted wild mammals and birds. The study was conducted by questioning hunters (n=84) as direct consumers of game. The questionnaire included questions about how frequently the hunters consumed the meat and offal (liver, kidneys, heart, lungs) of mammals (beaver, hare, wild boar, moose, brown bear) and wildfowl (woodcock, capercaillie, goose, hazel grouse, black grouse, duck). The results suggest that the meat and offal from wildfowl are in higher demand than from mammals. Among wildfowl, a majority of respondents preferred black grouse, ducks, geese, among mammals – moose and wild boars. The meat of all hunted animals is the most popular food product, while the liver and heart of certain species are also commonly consumed. Moose is the only species from which all of the above-listed innards are used as food products. Most of the surveyed hunters ate products from the animals they killed quite rarely – one to ten times a year, and only a small proportion of the respondents ate them once a month or weekly. The results can be used in studying the hunting product market and evaluating its food safety, in analyzing the risk to human health in ecological and toxicological studies, as well as in studying the use (hunting) of a number of game species.

Keywords: game meat and offal; game animals; frequency of consumption

For citation: Kalinina S. N., Ilyukha V. A., Panchenko D. V., Zaitseva I. A. Estimating wild game consumption within the study of hunting in the Republic of Karelia. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2024. No. 7. P. 139–145. doi: 10.17076/eb1967

Funding. This work was supported by the Russian Science Foundation (project no. 23-24-10001, <https://rscf.ru/project/23-24-10001/>), implemented jointly with the Republic of Karelia with funding from the Venture Capital Fund of the Republic of Karelia).

Введение

Охота на диких млекопитающих и птиц с целью употребления их в пищу повсеместно распространена на территории России, включая Республику Карелия, субъект РФ, входящий в состав Северо-Западного федерального округа и обладающий потенциалом для развития рынка охотничьей продукции. В Карелии осуществляется добыча млекопитающих: зайца-беляка *Lepus timidus* (L., 1758), европейского и канадского бобров *Castor sp.* (L., 1758), кабана *Sus scrofa* (L., 1758), лося *Alces alces* (L., 1758) и бурого медведя *Ursus arctos* (L., 1758). Среди пернатой дичи популярными объектами охоты являются: утки и гуси (отряд Гусеобразные *Anseriformes* (Wagler, 1831)), глухарь *Tetrao urogallus* (L., 1758), рябчик *Tetrastes bonasia* (L., 1758), тетерев *Lyrurus tetrix* (L., 1758), а также вальдшнеп *Scolopax rusticola* (L., 1758).

Мясо дичи – это альтернативный мясу домашних животных источник питательных

веществ, не содержащий гормонов и антибиотиков, что делает его более полезным и в некоторой степени экзотическим пищевым продуктом [Hoffman, Cawthorn, 2013; Kicińska et al., 2019; Soriano, Sánchez-García, 2021]. Принято считать, что мясо диких животных характеризуется высокой пищевой ценностью из-за низкого содержания жира, оптимального состава жирных кислот, высокого содержания белка, минеральных веществ и витаминов [Sevillano-Caño et al., 2020; Tarricone et al., 2020; Soriano, Sánchez-García, 2021; Женихова и др., 2022; Шелепов и др., 2022; Sampels et al., 2023]. Субпродукты (печень, почки, сердце и т. п.) дичи по сравнению с мясом менее ценны и считаются не столь привлекательными в качестве продуктов питания, хотя они также являются важным источником белка, жирных кислот, витаминов и минералов [Strazdina et al., 2012; Sales, Kotrba, 2013; Kicińska et al., 2019; Ludwiczak et al., 2020].

На сегодняшний день мясо и субпродукты дичи – это малоиспользуемые естественные ресурсы, за счет которых возможно улучшить качество питания населения при условии развития рынка охотничьей продукции, которое, в свою очередь, представляет собой одну из важных задач Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации (утверждена указом Президента РФ от 21.01.2020 г. № 20) [Указ..., 2020]. Кроме того, развитие рынка охотничьей продукции может способствовать увеличению самозанятости и самообеспечения сельского населения, а также снижению недоосвоения ряда охотничьих видов [Пушкин, Кирилловых, 2016].

Несмотря на большой потенциал охотничьих ресурсов Карелии, исследования востребованности продукции охоты в республике ранее не проводились. Цель настоящей работы состояла в анализе частоты потребления мяса и субпродуктов охотничьих видов млекопитающих и птиц Республики Карелия.

Материалы и методы

Данные по добыче охотничьих видов животных получены в Министерстве природных ресурсов и экологии Республики Карелия.

Исследование потребления мяса и субпродуктов животных одобрено региональным Комитетом по медицинской этике при ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет» и Министерстве здравоохранения

Республики Карелия (№1/2024). Опрос проводился путем анонимного анкетирования охотников (n = 84), анкеты распространялись при содействии Минприроды и Карельского общества охотников и рыболовов (КРООиР) в 2023–2024 гг. Анкеты были разработаны на основе работы норвежских ученых [Meltzer et al., 2013], содержали общие вопросы, характеризующие респондента (возраст, рост, вес и т. д.), а также вопрос о частоте потребления того или иного продукта добытой дичи за последние 2 года. На него предлагалось 4 варианта ответа: «никогда», «редко в течение года», «один–три раза в месяц» и «один или несколько раз в неделю». Таким образом, мы получили представление о частоте употребления мяса и субпродуктов дичи по трем общепринятым сценариям (редко, ежемесячно, часто). Вопросы касались употребления мяса и субпродуктов (печени, почек, сердца, легких) млекопитающих (бобр, заяц, кабан, лось, медведь) и птиц (вальдшнеп, глухарь, гусь, рябчик, тетерев, утка). Полученные данные обрабатывались статистически с помощью MS Excel.

Результаты исследования

По числу добываемых охотничьих видов животных среди птиц лидируют утка, рябчик и гусь (рис. 1), среди млекопитающих – заяц и лось (рис. 2). По сравнению с некоторыми другими регионами страны в Карелии добывается значительно меньше отдельных видов животных.

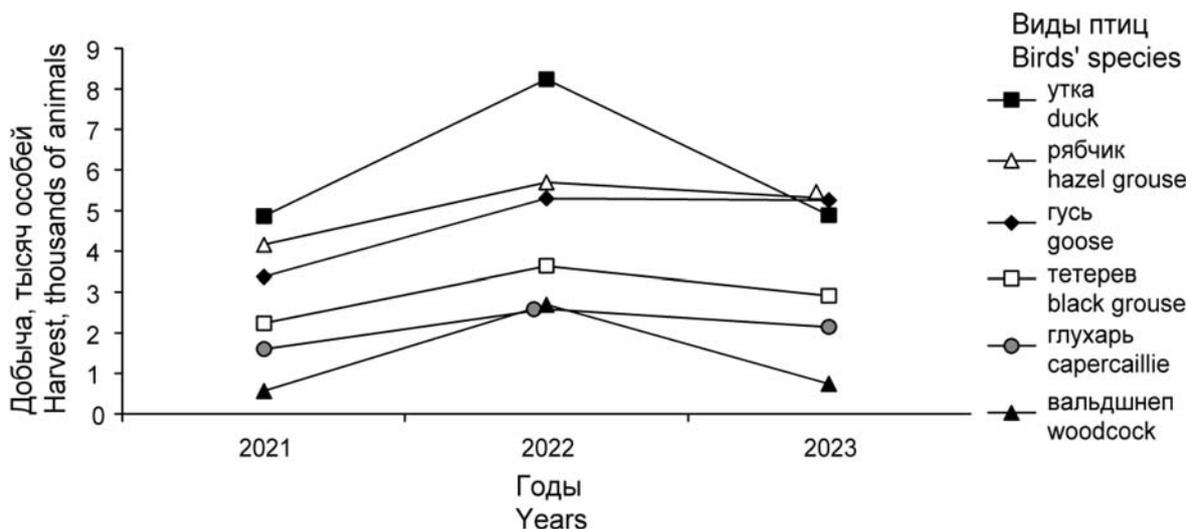


Рис. 1. Добыча пернатой дичи в Республике Карелия в 2021–2023 гг. (по данным Министерства природных ресурсов и экологии Республики Карелия)

Fig. 1. Game birds' harvest in the Republic of Karelia in 2021–2023 (according to the Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Karelia)

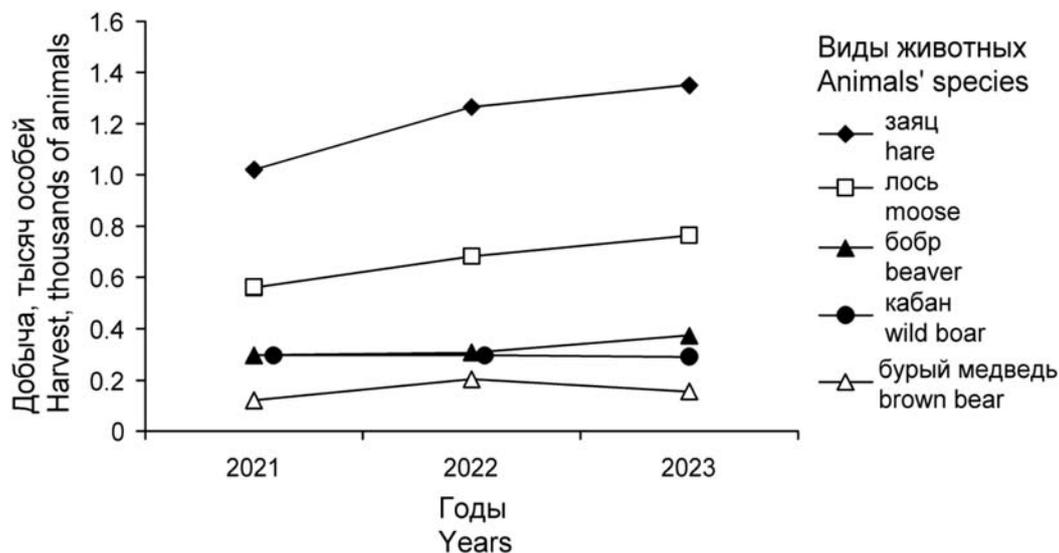


Рис. 2. Добыча охотничьих видов млекопитающих в Республике Карелия в 2021–2023 гг. (по данным Министерства природных ресурсов и экологии Республики Карелия)

Fig. 2. Game mammals' harvest in the Republic of Karelia in 2021–2023 (according to the Ministry of Natural Resources and Environment of the Republic of Karelia)

Так, например, в последние годы в Вологодской области в среднем добыто 2156 лосей и 1059 кабанов [Ельцова, 2023], в Новгородской области – 1360 кабанов [Глуценко, Ларичева, 2013], в Якутии – 45 тыс. гусей и 360 тыс. уток [Солоха, Блохин, 2023], в Кировской области – 81 тыс. особей зайца [Зарубин и др., 2021].

Результаты анкетирования отражены на рис. 3 и 4, которые дают представление о востребованности охотничьей продукции среди непосредственных потребителей – охотников Республики Карелия. Как и ожидалось, среди продуктов охотничьего промысла мясо добываемых животных является наиболее популярным продуктом питания, с меньшей частотой употребляются печень и сердце отдельных видов птиц и млекопитающих. Лось – единственный вид охотничьих животных, от которого в качестве продуктов питания помимо мяса используются все указанные субпродукты (печень, сердце, почки, легкие).

В целом среди охотников Карелии более востребована продукция от птиц, чем от млекопитающих. Более 50 % опрошенных предпочитают мясо тетерева, утки, гуся, рябчика, глухаря; около 20 % употребляют сердце и печень гуся, а также сердце тетерева, утки, глухаря.

Лось по сравнению с другими охотничьими животными потребляется большим числом респондентов: мясо, печень, сердце, почки и легкие лося присутствуют в рационе у 69, 32, 23, 16 и 6 % охотников соответственно, тогда как мясо других млекопитающих – у 23–25 %

опрошенных, а печень и сердце бобра и кабана – у 5–7 % охотников.

Наиболее часто встречающийся сценарий употребления мяса и субпродуктов как млекопитающих, так и птиц – «редко», т. е. несколько раз в год, хотя мясо лося, согласно анкетированию, используется в пищу третью опрошенных редко и третью респондентов – еженедельно.

Заключение

Проведенное исследование позволяет сделать вывод о том, что мясо дичи является предпочтительным продуктом питания, с меньшей частотой употребляются печень и сердце отдельных видов животных. Среди охотников Карелии более востребована продукция от птиц, чем от млекопитающих. Лось по сравнению с другими охотничьими животными потребляется большим числом респондентов. Что касается частоты потребления той или иной продукции, то в пищу используется в основном дичь и всего несколько раз в год.

В целом потребление продукции дичи, добытой на территории республики, в настоящее время развито слабо. Полученные результаты могут быть использованы при изучении рынка охотничьей продукции и оценке ее продовольственной безопасности, при анализе риска для здоровья человека в эколого-токсикологических исследованиях, а также при исследовании промысла ряда охотничьих видов.

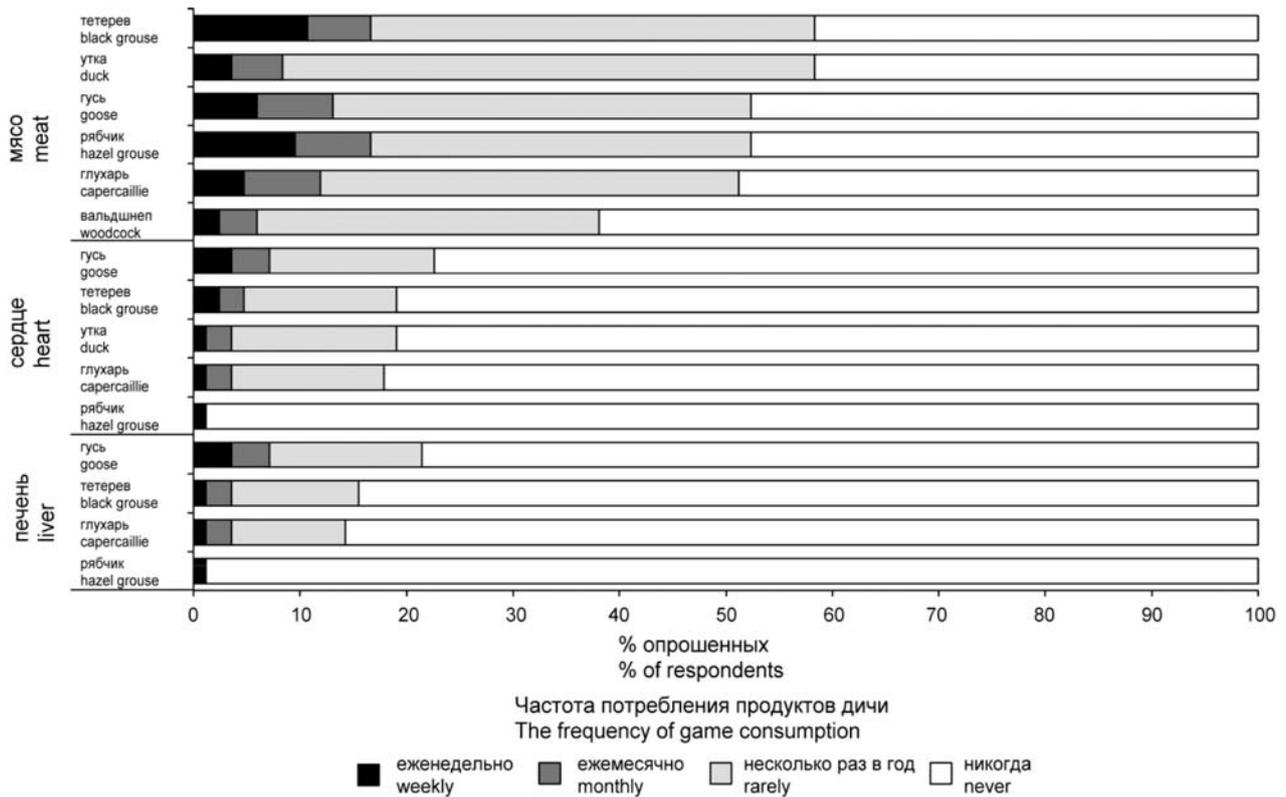


Рис. 3. Частота потребления (в % от всех опрошенных) мяса и субпродуктов диких птиц Республики Карелия
Fig. 3. Frequency of consumption (in % of all respondents) of meat and offal of wild birds of the Republic of Karelia

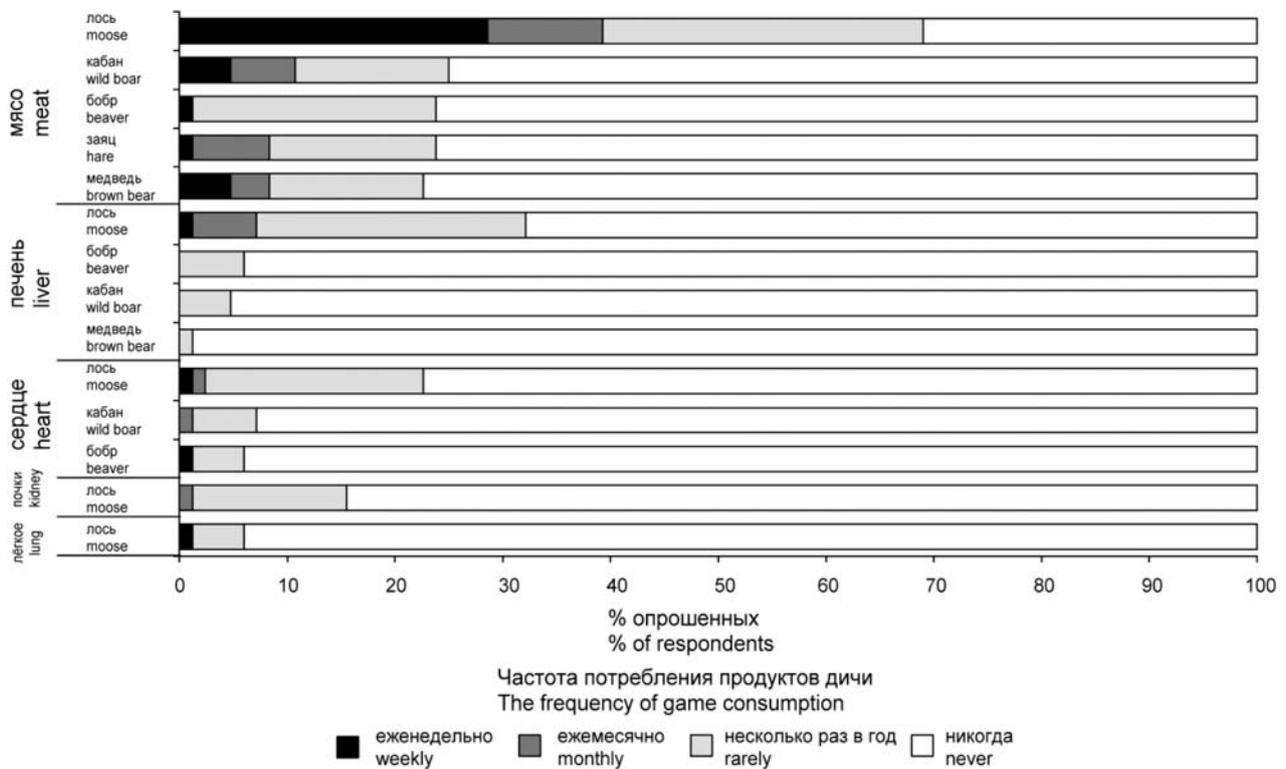


Рис. 4. Частота потребления (в % от всех опрошенных) мяса и субпродуктов диких млекопитающих Республики Карелия
Fig. 4. Frequency of consumption (in % of all respondents) of meat and offal of wild mammals of the Republic of Karelia

Авторы выражают благодарность главному охотоведу КРООиР А. В. Некрасову, главному специалисту отдела государственного мониторинга и использования охотничьих ресурсов Министерства природных ресурсов и экологии РК Л. Г. Савастьянову, государственному инспектору отдела государственного охотничьего надзора Министерства природных ресурсов и экологии РК М. Ю. Шиляеву за помощь в проведении анкетирования, а также всем охотникам, принявшим участие в опросе.

Литература

Глушченко Л. Ф., Ларичева К. Н. Резервы и пути повышения эффективности использования мяса дикого кабана // Вестник Новгородского государственного университета им. Ярослава Мудрого. 2013. Т. 2, № 71. С. 32–36.

Ельцова Л. С. Оценка поступления ртути в организм потребителей дикого мяса в Вологодской области // Научный аспект. 2023. Т. 17, № 5. С. 2173–2183.

Женихова Н. И., Телятникова Н. В., Корч М. А., Ерошенко Е. С., Шакиров В. Е. Пищевая ценность и продовольственная безопасность мяса диких животных // Вестник Кыргызского национального аграрного университета им. К. И. Скрябина. 2022. № 3(62). С. 26–32.

Зарубин Б. Е., Экономов А. В., Колесников В. В., Шевнина М. С., Сергеев А. А. Ресурсы зайца-беляка в Кировской области и их использование // Дальневосточный аграрный вестник. 2021. Т. 4, № 60. С. 87–102. doi: 10.22412/19996837-2021-4-87-102

Пушкин А. В., Кирилловых А. С. О некоторых проблемах, возникающих на пути развития рынка пищевой продукции охотничьего хозяйства, обусловленных ветеринарными требованиями // Гуманитарные аспекты охоты и охотничьего хозяйства: Сб. мат-лов 4-й междунар. науч.-практ. конф. (Иркутск, 28-31 октября 2016). Иркутск, 2016. С. 65–73.

Солоха А. В., Блохин Ю. Ю. Сведения по охотничьему использованию ресурсов водоплавающих птиц в Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. 2023. Т. 28, № 3. С. 464–476. doi: 10.31242/2618-9712-2023-28-3-464-476

Указ Президента РФ от 21 января 2020 г. № 20 «Об утверждении Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации». URL: https://minobrnauki.gov.ru/common/upload/library/2020/15/Doktrina_prodovalstvennoy_bezopasnosti.pdf (дата обращения: 10.10.2024).

Шелепов В. Г., Углов В. А., Бородай Е. В., Позняковский В. М. Мясо копытных животных – перспективный стратегический резерв производства мясной продукции массового и специализированного назначения // АПК России. 2022. Т. 29, № 1. С. 90–99.

Hoffman L. C., Cawthorn D. Exotic protein sources to meet all needs // Meat Sci. 2013. Vol. 95, no. 4. P. 764–771. doi: 10.1016/j.meatsci.2013.04.027

Kicińska A., Glichowska P., Matlak M. Micro- and macroelement contents in the liver of farm and wild animals and the health risks involved in liver consumption

// Environ. Monit. Assess. 2019. Vol. 191. P. 132. doi: 10.1007/s10661-019-7274-x

Ludwiczak A., Skladanowska-Baryza J., Stanisiz M. Effect of age and sex on the quality of offal and meat of the wild boar (*Sus scrofa*) // Animals. 2020. Vol. 10, no. 4. P. 660. doi: 10.3390/ani10040660

Meltzer H. M., Dahl H., Brantsæter A. L., Birgisdottir B. E., Knutsen H. K., Bernhoff A., Ydersbond T. A. Consumption of lead-shot cervid meat and blood lead concentrations in a group of adult Norwegians // Environ. Res. 2013. Vol. 127. P. 29–39. doi: 10.1016/j.envres.2013.08.007

Sales J., Kotrba R. Meat from wild boar (*Sus scrofa* L.): A review // Meat Sci. 2013. Vol. 94, no. 2. P. 187–201. doi: 10.1016/j.meatsci.2013.01.012

Sampels S., Jonsson M., Sandgren M., Karlsson A., Segerkvist K. A. Sustainable delicacy: variation in quality and sensory aspects in wild boar (*Sus scrofa*) meat and comparison to pork meat – a case study // Foods. 2023. Vol. 12, no. 8. Art. 1644. doi: 10.3390/foods12081644

Sevillano-Cañó J., Cámara-Martos F., Aguilar-Luque E. M., Cejudo-Góme M., Moreno-Ortega A., Sevillano-Morales J. S. Trace element concentrations in migratory game bird meat: contribution to reference intakes through a probabilistic assessment // Biol. Trace Elem. Res. 2020. Vol. 197. P. 651–659. doi: 10.1007/s12011-019-02014-9

Soriano A., Sánchez-García C. Nutritional composition of game meat from wild species harvested in Europe // Meat Nutr. 2021. P. 77–100. doi: 10.5772/intechopen.97763

Strazdina V., Jemelmanovs A., Sterna V. Fatty acids composition of elk, deer, roe deer and wild boar meat hunted in Latvia // Int. J. Anim. Vet. Sci. 2012. Vol. 6, no. 9. P. 765–768.

Tarricone S., Colonna M. A., Cosentino C., Gianico F., Ragni M. Meat quality and lipid fatty acid profile from wild thrush (*Turdus philomelos*), woodcock (*Scolopax rusticola*) and starling (*Sturnus vulgaris*): a preliminary comparative study // Lipids Health Dis. 2020. Vol. 19. P. 119. doi: 10.1186/s12944-020-01300-z

References

El'tsova L. S. Assessment of mercury intake by consumers of wild meat in the Vologda Region. *Nauchnyi aspekt = Scientific Aspect*. 2023;17(5):2173–2183. (In Russ.)

Food Security Doctrine of the Russian Federation. Decree of the President of the Russian Federation dated January 21, 2020 No. 20. 2020. (In Russ.) URL: https://minobrnauki.gov.ru/common/upload/library/2020/15/Doktrina_prodovalstvennoy_bezopasnosti.pdf (accessed: 10.10.2024).

Glushchenko L. F., Laricheva K. N. Reserves and ways to improve the efficiency of using wild boar meat. *Vestnik Novgorodskogo gosudarstvennogo universiteta im. Yaroslava Mudrogo = Vestnik of Yaroslav the Wise Novgorod State University*. 2013;2(71):32–36. (In Russ.)

Hoffman L. C., Cawthorn D. Exotic protein sources to meet all needs. *Meat Sci*. 2013;95(4):764–771. doi: 10.1016/j.meatsci.2013.04.027

Kicińska A., Glichowska P., Mamak M. Micro- and macroelement contents in the liver of farm and wild animals and the health risks involved in liver consumption. *Environ. Monit. Assess.* 2019;191(132). doi: 10.1007/s10661-019-7274-x

Ludwiczak A., Składanowska-Baryza J., Stanisz M. Effect of age and sex on the quality of offal and meat of the wild boar (*Sus scrofa*). *Animals*. 2020;10(4):660. doi: 10.3390/ani10040660

Meltzer H. M., Dahl H., Brantsæter A. L., Birgisdottir B. E., Knutsen H. K., Bernhoft A., Ydersbond T. A. Consumption of lead-shot cervid meat and blood lead concentrations in a group of adult Norwegians. *Environ. Res.* 2013;127:29–39. doi: 10.1016/j.envres.2013.08.007

Pushkin A. V., Kirillovykh A. S. On some problems arising on the way of development of the hunting food products market, caused by veterinary requirements. *Gumanitarnye aspekty okhoty i okhotnich'ego khozyaistva: Sb. materialov 4-i mezhdunar. nauch.-prakt. konf. (Irkutsk, 28-31 okt. 2016) = Humanitarian aspects of hunting and hunting industry: Proceedings of the 4th International scientific and practical conference (Irkutsk, Oct. 28-31, 2016)*. Irkutsk; 2016. P. 65–73. (In Russ.)

Sales J., Kotrba R. Meat from wild boar (*Sus scrofa* L.): A review. *Meat Sci.* 2013;94(2):187–201. doi: 10.1016/j.meatsci.2013.01.012

Sampels S., Jonsson M., Sandgren M., Karlsson A., Segerkvist K. A. Sustainable delicacy: variation in quality and sensory aspects in wild boar (*Sus scrofa*) meat and comparison to pork meat – a case study. *Foods*. 2023;12(8):1644. doi: 10.3390/foods12081644

Sevillano-Caño J., Cámara-Martos F., Aguilar-Luque E. M., Cejudo-Góme M., Moreno-Ortega A., Sevillano-Morales J. S. Trace element concentrations in migratory game bird meat: contribution to reference intakes through a probabilistic assessment.

Biol. Trace Elem. Res. 2020;197:651–659. doi: 10.1007/s12011-019-02014-9

Shelepov V. G., Uglov V. A., Borodai E. V., Poznyakovskii V. M. Ungulate meat as a promising strategic reserve for the production of mass-market and specialized meat products. *APK Rossii = AIC of Russia*. 2022;29(1):90–99. (In Russ.)

Solokha A. V., Blokhin Yu. Yu. Information on the hunting use of waterfowl resources in Yakutia. *Prirodnye resursy Arktiki i Subarktiki = Natural Resources of the Arctic and Subarctic*. 2023;28(3):464–476. (In Russ.). doi: 10.31242/2618-9712-2023-28-3-464-476

Soriano A., Sánchez-García C. Nutritional composition of game meat from wild species harvested in Europe. *Meat Nutr.* 2021:77–100. doi: 10.5772/intechopen.97763

Strazdina V., Jemeljanovs A., Sterna V. Fatty acids composition of elk, deer, roe deer and wild boar meat hunted in Latvia. *Int. J. Anim. Vet. Sci.* 2012;6(9):765–768.

Tarricone S., Colonna M. A., Cosentino C., Gianrico F., Ragni M. Meat quality and lipid fatty acid profile from wild thrush (*Turdus philomelos*), woodcock (*Scolopax rusticola*) and starling (*Sturnus vulgaris*): a preliminary comparative study. *Lipids Health Dis.* 2020;19:119. doi: 10.1186/s12944-020-01300-z

Zarubin B. E., Ekonomova A. V., Kolesnikov V. V., Shevnina M. S., Sergeev A. A. Resources of the white hare in the Kirov Region and their use. *Dal'nevostochnyi agrarnyi vestnik = Far Eastern Agrarian Bulletin*. 2021;4(60):87–102. (In Russ.). doi: 10.22412/19996837-2021-4-87-102

Zhenikhova N. I., Telyatnikova N. V., Korch M. A., Eroshenko E. S., Shakirov V. E. Nutritional value and food safety of wild animal meat. *Vestnik Kyrgyzskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta im. K. I. Skryabina = Bulletin of the Kyrgyz National Agrarian University named after K. I. Skryabin*. 2022;3(62):26–32. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 11.10.2024; принята к публикации / accepted: 29.10.2024.
Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов / The authors declare no conflict of interest.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Калинина Светлана Николаевна

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: cvetnick@yandex.ru

Илюха Виктор Александрович

д-р биол. наук, старший научный сотрудник

e-mail: ilyukha.62@mail.ru

Панченко Данила Владимирович

канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии

e-mail: danja@inbox.ru

Зайцева Ирина Алексеевна

аспирант КарНЦ РАН, ведущий биолог лаборатории экологической физиологии животных

e-mail: ira.irmita@yandex.ru

CONTRIBUTORS:

Kalinina, Svetlana

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Ilyukha, Viktor

Dr. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Panchenko, Danila

Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher

Zaitseva, Irina

Doctoral Student, Leading Biologist

ЕЛИЗАВЕТА МИХАЙЛОВНА МАТВЕЕВА (к 60-летию со дня рождения)

2 февраля 2024 года исполнилось 60 лет Елизавете Михайловне Матвеевой – кандидату биологических наук, ведущему научному сотруднику лаборатории паразитологии животных и растений, ученому секретарю Института биологии Карельского научного центра РАН. Елизавета Михайловна родилась в деревне Каршево Пудожского района Карельской АССР. С 1981 по 1986 г. обучалась в Карельском государственном педагогическом институте на естественно-географическом факультете по специальности «биология, химия». После окончания института работала лаборантом в кабинете химии, а затем – преподавателем биологии и географии в среднем профессиональном техническом училище № 18 г. Петрозаводска. В 1989 г. Елизавета Михайловна начала трудовую деятельность в Институте биологии Карельского научного центра РАН в качестве биолога лаборатории паразитологии животных и растений (в то время лаборатории фитонематологии).

Решив серьезно заниматься научными исследованиями, Елизавета Михайловна в 1997 г. сроком на 5 лет была утверждена в качестве соискателя степени кандидата наук в институте. Руководителем ее научной работы стал д. б. н., профессор Е. П. Иешко. В 1998 г. она досрочно защитила кандидатскую диссертацию на тему «Популяционные аспекты взаимодействия паразитической нематоды *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 и растений картофеля» по специальности «паразитология, гельминтология» в диссертационном совете Института паразитологии РАН (сейчас Центр паразитологии ИПЭЭ РАН).

В 2000–2001 гг. в рамках Программы сотрудничества между Российской Федерацией и Фламандским обществом Бельгии Е. М. Матвеева проходила научную стажировку по нематологии на факультете естественных



наук Гентского университета (Бельгия). Международные нематологические курсы Елизавета Михайловна окончила с отличием и по их окончании успешно защитила диссертацию на соискание ученой степени магистра в области естественных наук (нематологии) «Master of Science in Nematology». Обучение на курсах дало возможность перенять опыт нематологов высочайшего уровня Европы и США, заложить основу для обширных международных научных связей.

Елизавета Михайловна Матвеева – одна из ведущих специалистов-нематологов в России, высококвалифицированный паразитолог, достойный представитель карельской школы фитонематологии, которая была сформирована

к. б. н. Г. И. Соловьевой и к. б. н. Л. И. Груздевой. Область научных интересов Елизаветы Михайловны связана с вопросами экологической паразитологии, фитонематологии, почвенной зоологии. Особое внимание ею уделяется изучению популяционных аспектов паразито-хозяйных отношений, факторов и способов повышения устойчивости растений к заражению фитопаразитическими нематодами.

Главным модельным объектом научных исследований Е. М. Матвеевой является картофельная цистообразующая нематода – опасный вредитель картофеля, объект внешнего и внутреннего карантина. На примере паразитарной системы «картофель *Solanum tuberosum* L. – картофельная цистообразующая нематода *Globodera rostochiensis* Woll.» ею исследована математическая модель их взаимоотношений в различных, в т. ч. неблагоприятных, условиях среды для анализа процесса формирования агрегированного распределения *Globodera rostochiensis* на картофеле, выявлен дозозависимый характер паразито-хозяйных отношений; изучены особенности процесса вылупления инвазионных личинок как стартового этапа жизненного цикла нематоды, развитие личинок нематоды на корнях восприимчивых и устойчивых сортов картофеля в рамках изучения температуры как фактора, определяющего характер паразито-хозяйных отношений; проведена апробация различных способов регуляции численности нематоды.

Важным направлением исследований Е. М. Матвеевой является проведение мониторинга распространения картофельной цистообразующей нематоды на территории Республики Карелия. В рамках международного проекта «Citizen science» (2019–2021 гг.) по изучению инвазивных видов растений и животных с привлечением различных групп населения республики ею были выявлены новые места обитания этого вредителя на территориях, относящихся к частному сектору. Сведения по распределению картофельной нематоды на сельскохозяйственных землях республики внесены в международную базу данных биологического разнообразия, что дает возможность формировать актуальные карты встречаемости нематоды в Карелии для широкого использования в научных, научно-практических и образовательных целях (2021 г.).

Большой блок научных результатов посвящен изучению динамики численности и разнообразия почвенных свободноживущих и фитопаразитических нематод на фоне естественных процессов и антропогенных воздействий. В частности, совместно с коллегами выявлены

реакции сообществ почвенных нематод на воздействие ряда антропогенных факторов, таких как загрязнение окружающей среды поллютантами, вырубка лесов, рекультивация ландшафтов, интродукция древесных растений, внесение удобрений и др. Нематологические данные по естественным биоценозам Северо-Запада России, полученные Е. М. Матвеевой, включены в мировую сводку по разнообразию и численности почвообитающих нематод для выявления закономерностей их распределения в различных биомах планеты. Этот материал опубликован в высокорейтинговом журнале «Nature». Кроме того, экологические исследования показали перспективы использования фитонематологических данных и эколого-популяционных индексов, рассчитанных на основе сообществ нематод, для биоиндикации состояния почвенных экосистем.

Научные исследования выполняются Елизаветой Михайловной в тесном сотрудничестве с лабораториями экологической физиологии растений, экологии и географии почв ИБ КарНЦ РАН, ведущими научными академическими учреждениями России – Институтом проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (г. Москва), Всероссийским научно-исследовательским институтом фитопатологии (Московская обл.).

С 2006 года при сотрудничестве со специалистами в области физиологии растений (д. б. н. М. И. Сысоева, к. б. н. В. В. Лаврова (Займль-Бухингер), к. б. н. Е. Г. Шерудило, д. б. н. Т. Г. Шibaева) Елизаветой Михайловной проводятся исследования по влиянию температурных флуктуаций на взаимоотношения в системе «паразит – хозяин». Актуальность таких исследований во многом связана с усиливающейся тенденцией изменения климата, что на Северо-Западе Российской Федерации проявляется, в частности, в резких перепадах температуры от оптимальных к субоптимальным значениям, особенно в ранневесенний период. Это в сочетании с высокой поражаемостью растений патогенами может приводить к снижению их продуктивности, потере урожая сельскохозяйственных культур, а также изменениям в видовом составе фитоценозов. Полученные в результате комплексных исследований данные вносят важный вклад в разработку способов регуляции взаимоотношений в паразитарной системе, в том числе с использованием естественных механизмов, определяющих адаптивный потенциал растений. В последнее время Е. М. Матвеева занимается изучением нематотических свойств экстрактов морских водорослей Белого моря.

Перспективность такого рода исследований обусловлена развитием промышленного использования этого вида биоресурсов в Республике Карелия.

Е. М. Матвеева принимает активное участие в разработке фундаментальных основ инновационных технологий выращивания в условиях Карелии картофеля, устойчивого к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой. Полученные ею результаты исследований внедрялись в практику сельского хозяйства на Агробиологической станции КарНЦ РАН, сельскохозяйственной опытной станции «Вилга» и музее-заповеднике «Кижы» в виде современных эффективных средств защиты растений.

Совместно со специалистами лаборатории экологии и географии почв изучены долгосрочные изменения почв, растительности и их влияние на сообщества почвообитающих нематод в ходе постагрогенного развития сеяных лугов, сформированных на мелиорированных торфяных почвах. Установлено, что направление сукцессии фитоценоза при сельскохозяйственном использовании земель определяется видом вносимых в почву удобрений: происходит становление различных типов растительных сообществ, что, в свою очередь, оказывает влияние на сообщества почвообитающих нематод. Выявлено, что видовая структура травостоя определяет экологическую специализацию доминирующих таксонов фитопаразитических нематод.

Многолетний опыт изучения взаимоотношений растений с фитопаразитическими нематодами в условиях Севера, факторов их устойчивости к заражению, модуляции защитных реакций растений на заражение и поиска средств защиты растений от вредителей, изучения сообществ почвенных нематод, включая комплекс фитопаразитов, изложен Е. М. Матвеевой в многочисленных научных публикациях. Общий список научных трудов составляет более 300 работ; за последние 5 лет опубликовано 42 работы, включая 11 статей в рецензируемых отечественных и иностранных журналах, учебно-методическое пособие, монография «Инвазивные растения и животные Карелии» (в соавторстве). По результатам исследований получены патенты на изобретение, в том числе запатентованы альтернативные методы регуляции численности паразитической нематоды (2006 г.), представление которых на инновационных выставках и конференциях удостоено нескольких дипломов, в том числе Диплома Министерства природных ресурсов РФ; инновационные способы предпосевной обработки

семенного материала картофеля, позволяющей повысить холодоустойчивость картофеля и одновременно устойчивость к картофельной цистообразующей нематодой (2009 г.); методы повышения жизнеспособности и устойчивости меристемных растений к паразитическим организмам с использованием низкотемпературной обработки (2013 г.). Эти разработки позволяют расширить спектр экологически чистых технологий защиты культур, могут быть использованы в селекции и семеноводстве картофеля и способствуют решению вопросов биобезопасности (биологической, продовольственной и пищевой). Результаты научных исследований, проводимых Е. М. Матвеевой, опубликованы также в виде методических пособий и рекомендаций. Они активно внедряются в практику сельского хозяйства Республики Карелия. Так, ею разработаны методические вопросы по биологии нематод в учебно-методических пособиях по фитопаразитическим нематодам (2018 г.) и методам изучения зараженного нематодой растения (2012 г.), подготовлены рекомендации по регуляции численности картофельной цистообразующей нематоды на частных полях (для музея-заповедника «Кижы», 2020 г.). Помимо этого, проведена визуализация научных сведений по инвазивным видам нематод Карелии: опубликованы научно-популярные статьи, буклеты по картофельной нематодой, интервью, проводятся лекции и экскурсии в Музее экологических исследований КарНЦ РАН о фитопаразитических нематодах.

Елизавета Михайловна регулярно выступает с научными сообщениями на конференциях различного уровня. Ею представлено более 50 докладов на российских и международных конференциях, в том числе в Австралии, Австрии, Англии, Бельгии, Вьетнаме, Литве, Португалии, Турции, Финляндии, ЮАР и др. Исследования, проводимые Е. М. Матвеевой, постоянно поддерживаются грантами разных научных фондов и программ, среди которых РФФИ, РФФИ, Программа фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы», ФЦП, Программа приграничного сотрудничества России и Финляндии.

Елизавета Михайловна активно участвует в экспертной деятельности. Она является членом Ученого совета ИБ КарНЦ РАН, редколлегии научных журналов («Russian Journal of Nematology» и «Труды Карельского научного центра РАН», серия «Экспериментальная биология»). В течение многих лет (2005–2011 и 2017–2021 гг.) она была Президентом Российского общества нематологов.

В настоящее время является членом этого общества, а также Паразитологического общества (Россия) и Европейского общества нематологов, в рамках которых принимает участие в работе международных конгрессов, совещаний и семинаров в различных странах. Международные нематологические симпозиумы, являющиеся традиционной формой встреч российских и зарубежных нематологов, трижды проходили в г. Петрозаводске, становясь заметным событием в России, и их непосредственным организатором являлась Е. М. Матвеева.

На протяжении многих лет Елизавета Михайловна принимает активное участие в подготовке кадров высшей квалификации. Она являлась научным консультантом и руководителем аспирантов (под ее руководством защищена кандидатская диссертация Д. С. Калинкиной по специальности «Экология», при ее научном консультировании – кандидатская диссертация В. В. Лавровой по специальности «Физиология и биохимия растений»), руководителем учебной и производственной практики, курсовых и дипломных работ студентов ПетрГУ. В течение многих лет Е. М. Матвеева работает со школьниками, вовлекая их в научно-исследовательскую работу, консультирует подготовку тематических исследовательских работ для выступления школьников с докладами на городских, республиканских и всероссийских конкурсах. Участники отмечены дипломами за призовые места, и среди них даже есть лауреат Всероссийского конкурса юношеских работ им. В. И. Вернадского.

С 2006 г. и по настоящее время Е. М. Матвеева является ученым секретарем ИБ КарНЦ РАН, совмещая плодотворную научную деятельность с активной научно-организационной работой. Она координирует исследования, выполняемые разными лабораториями института, осуществляет регистрацию тем НИР, конкурсных проектов; обеспечивает подготовку отчетов о научной и научно-организационной деятельности института; организует работу по созданию результатов интеллектуальной деятельности; готовит материалы, связанные с проведением конкурсных процедур на замещение должностей научных работников и аттестацией научных работников, с защитой диссертаций сотрудников института и присвоением им ученых званий; участвует в организации и проведении научных мероприятий различного уровня в КарНЦ РАН. Е. М. Матвеева является секретарем Ученого совета ИБ КарНЦ РАН, секретарем конкурсной и аттестационной комиссий института, экспертной

комиссии института, членом комиссии по промежуточной аттестации аспирантов института. В 2023 году являлась секретарем государственной итоговой аттестации аспирантов по направлению «Биологические науки». С 2017 по 2019 г. в период реорганизации Карельского научного центра РАН (КарНЦ РАН) Е. М. Матвеева в должности заместителя председателя КарНЦ РАН по научно-организационной работе занималась координацией научной деятельности институтов и управлением планами НИР в информационной системе Министерства образования и науки Российской Федерации.

За большой вклад в развитие фундаментальных и прикладных научных исследований, плодотворную научно-организационную деятельность и многолетний добросовестный труд Елизавета Михайловна награждена Почетной грамотой РАН и Профсоюза работников РАН (2006 г.), Почетной грамотой РАН (2013 г.), Почетной грамотой КарНЦ РАН (2014, 2023 гг.).

Елизавета Михайловна Матвеева – активный, творческий и талантливый человек, вдохновляющий коллег и заряжающий своей энергией. Искренне поздравляем Елизавету Михайловну с юбилейной датой! Желаем ей крепкого здоровья, реализации всех намеченных планов, достойных учеников, счастья и удачи!

А. А. Суцук, Д. С. Калинкина, Н. М. Казнина

СПИСОК ОСНОВНЫХ НАУЧНЫХ ТРУДОВ Е. М. МАТВЕЕВОЙ

1997. Влияние патогенов на ростовые процессы картофеля // Вестник РАСХН. № 4. С. 29–32. (Совместно с Л. И. Груздевой, Л. П. Евстратовой.)

1999. Влияние коры хвойных деревьев на процесс вылупления личинок картофельной нематоды // Вестник РАСХН. № 3. С. 34–36. (Совместно с Л. И. Груздевой.)

2000. Экспериментальное изучение популяционных аспектов взаимодействия хозяина и паразита на примере «картофель – картофельная нематода» // Паразитология. № 5. С. 340–349. (Совместно с Е. П. Иешко, Л. И. Груздевой.)

2001. Почвенные нематоды как компонент материковых и островных экосистем // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 2. С. 110–118. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

2003. Влияние солей тяжелых металлов на сообщества почвообитающих нематод

// Почвоведение. № 5. С. 596–606. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

2004. Диагностика цистообразующих нематод рода *Globodera* (Nematoda: Tylenchida) // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука. С. 119–136.

Методика проведения экспериментальных исследований для скрининга сортов картофеля на устойчивость к картофельной цистообразующей нематоды (КЦН) // Паразитические нематоды растений и насекомых. М.: Наука. С. 137–140.

2005. Фауна нематод луговых ценозов островов Белого моря, Онежского и Ладожского озер // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 7. С. 36–43. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

2006. Фауна почвенных нематод различных типов леса заповедника «Кивач» // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 10. С. 14–21. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

2007. Изменения в комплексах почвенных нематод под влиянием удобрений // Почвоведение. № 6. С. 756–768. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

2008. Фауна нематод маршевой зоны Белого моря // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 14. С. 8–16. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко.)

Почвенные нематоды как биоиндикаторы техногенного загрязнения таежных экосистем // Труды Карельского научного центра РАН. Вып. 14. С. 63–75. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко, А. А. Сущук.)

2009. Современная технология выращивания и защиты картофеля от картофельной цистообразующей нематоды // Труды Российской школы «Наука и технологии. Итоги диссертационных исследований». М.: РАН. С. 292–299. (Совместно с М. И. Сысоевой, Е. Г. Шерудило.)

2010. Нематоды как индикаторы состояния и степени изменений почвенной экосистемы в условиях Северо-Запада России // Успехи современной биологии. Т. 130, № 1. С. 100–112. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко, А. А. Сущук.)

Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России // Труды Центра паразитологии. Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов. М.: Наука. С. 71–80. (Совместно с Л. И. Груздевой.)

Влияние сапротеля на фауну почвенных нематод и продуктивность сельскохозяйственных культур // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 10–16. (Совместно с Л. И. Груздевой, Т. Е. Коваленко, А. А. Сущук.)

Management practices for potato cyst nematode in the north-west of Russia // Aspects of Applied Biology. Vol. 103. P. 67–72. (Совместно с Л. И. Груздевой, М. И. Сысоевой, Е. Г. Шерудило.)

Hatching of potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* in host root leachates under different invasion conditions // Aspects of Applied Biology. Vol. 103. P. 35–43. (Совместно с Л. И. Груздевой, А. А. Сущук.)

2011. Введение в нематологию // Краткий спецкурс по нематологии. Учебно-методическое пособие / Ред. Матвеева Е. М., Сущук А. А., Иешко Е. П. Петрозаводск: ПИН. С. 5–16. (Совместно с А. А. Сущук, С. Э. Спиридоновым.)

Картофельная цистообразующая нематода – опасный вредитель картофеля // Краткий спецкурс по нематологии. Учебно-методическое пособие / Ред. Матвеева Е. М., Сущук А. А., Иешко Е. П. Петрозаводск: ПИН. С. 61–69.

Кросс-адаптация растений картофеля к действию низких температур и заражению картофельной цистообразующей нематодой // Физиология растений. Т. 58, № 6. С. 853–858. (Совместно с М. И. Сысоевой, В. В. Лавровой, Е. Г. Шерудило, Л. В. Топчиевой.)

Экспериментальное изучение действия ионов кадмия на вылупление личинок картофельной цистообразующей нематоды // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 39–44. (Совместно с Л. И. Груздевой, А. А. Сущук.)

Экспрессия генов *ci7* в листьях картофеля при действии кратковременных ежесуточных снижений температуры // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 73–77. (Совместно с В. В. Лавровой, М. И. Сысоевой, Е. Г. Шерудило, Л. В. Топчиевой.)

Responses of potato plants to the low temperature drop under different obligate plant parasite infestation levels // Russian Journal of Nematology. Vol. 19, no. 2. P. 197. (Совместно с М. И. Сысоевой, Е. Г. Шерудило, В. В. Лавровой.)

2012. Dispersal of potato cyst nematodes measured using historical and spatial statistical analyses // Phytopathology. 2012. Vol. 102, iss. 6. P. 620–626. (Совместно с N. C. Banks, M. Hodda, S. K. Singh.)

Potato Plant Responses to Temperature Drop and Phytonematode Infestation under Continuous Lighting // Acta Horticulturae. Vol. 956. P. 621–628. (Совместно с М. И. Сысоевой, В. В. Лавровой, Е. Г. Шерудило.)

Физиолого-биохимические и паразитологические методы исследования зараженного нематодой растения. Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН. 79 с. (Совместно с М. И. Сысоевой, В. В. Лавровой, Е. Г. Шерудило, Т. Г. Шибяевой, Е. Н. Икконен.)

2013. Способ микрклонального размножения картофеля // Бюллетень Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам. № 4. 5 с. (Совместно с М. И. Сыроевой, Е. Г. Шерудило, З. П. Котовой, В. В. Лавровой.)

Влияние кратковременных ежесуточных снижений температуры на содержание фотосинтетических пигментов в листьях зараженного нематодой картофеля // Труды Карельского научного центра РАН. № 3. С. 194–199. (Совместно с М. И. Сыроевой, В. В. Лавровой.)

2014. Влияние предпосевной обработки клубней картофеля ежесуточными кратковременными снижениями температуры на продуктивность и качество урожая при заражении облигатным паразитом // Сельскохозяйственная биология. № 1. С. 98–102. (Совместно с В. В. Лавровой.)

2015. Сообщества почвенных нематод агроценозов с монокультурами (на примере Республики Карелия) // Труды Карельского научного центра РАН. № 2. С. 16–32. (Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной.)

Экспериментальное изучение популяционных характеристик нематод-фитотрофов в течение вегетационного периода под воздействием тяжелых металлов // Труды Карельского научного центра РАН. № 12. С. 124–134. (Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной.)

2016. Features of soil nematode communities in various types of natural biocenoses: effectiveness of assessment parameters // Biology Bulletin. Vol. 43, iss. 5. P. 474–482. (Совместно с А. А. Suschuk.)

Characteristics of soil nematode communities under conditions of woody plant introduction // Russian Journal of Ecology. Vol. 47, no. 5. P. 473–479. (Совместно с D. S. Kalinkina, A. A. Suschuk.)

MI-1 gene expression in tomato plants under root-knot nematode invasion and treatment with salicylic acid // Doklady Biochemistry and Biophysics. Vol. 471, no. 1. P. 413–416. (Совместно с V. V. Lavrova, Z. V. Udalova, F. K. Khasanov, S. V. Zinovieva.)

2017. Activity of components of the anti-oxidant system in the roots of potato plants at short-term temperature drop and invasion with parasitic nematodes // Doklady Biochemistry and Biophysics. Vol. 476. P. 329–332. (Совместно с V. V. Lavrova, S. V. Zinovieva.)

Expression of PR-genes in tomato tissues infected by nematode *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White, 1919) Chitwood, 1949 //

Doklady Biochemistry and Biophysics. Vol. 476. P. 306–309. (Совместно с V. V. Lavrova, S. V. Zinovieva, Z. V. Udalova.)

Expression of Genes, Encoded Defense Proteins, in Potato Plants Infected with the Cyst-Forming Nematode *Globodera rostochiensis* (Wollenweber 1923) Behrens, 1975 and Modulation of Their Activity during Short-Term Exposure to Low Temperatures // Biology Bulletin. Vol. 44, iss. 2. P. 128–136. (Совместно с V. V. Lavrova, S. V. Zinovieva.)

Развитие фитопаразитической нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. на корнях дикого клубненосного вида картофеля *Solanum commersonii* Dun. // Труды Карельского научного центра РАН. № 12. С. 87–95. (Совместно с В. В. Лавровой.)

Сообщества почвообитающих нематод на начальном этапе формирования и при длительном функционировании агроценоза с монокультурой картофеля // Труды Карельского научного центра РАН. № 12. С. 96–107. (Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной, В. В. Лавровой.)

Почвенные нематоды лесных биоценозов особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Труды Карельского научного центра РАН. № 4. С. 49–61. (Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной.)

2018. Parasitic Nematode Abundance Aggregation as a Mechanism of the Adaptive Response of the Host Plant to Temperature Variations // Biology Bulletin. Vol. 45, no. 4. P. 345–350. (Совместно с E. P. Ieshko, V. V. Seiml-Buchinger, Y. L. Pavlov.)

Методические основы изучения фитопаразитических нематод: Учебно-методическое пособие. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 61 с. (Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной, В. В. Займль-Бухингер.)

2019. Soil nematode abundance and functional group composition at a global scale // Nature. Vol. 572. P. 194–198. (Совместно с J. van den Hoogen, S. Geisen, D. Routh и др.)

Jasmonic acid modulates *Meloidogyne incognita* – tomato plant interactions // Nematology. Vol. 21, iss. 2. P. 171–180. (Совместно с V. V. Seiml-Buchinger, S. V. Zinovieva, Zh. V. Udalova.)

Expression and functional characteristics of genes in the *Globodera rostochiensis* Woll. potato cyst nematode at different stages of its life cycle // Biology Bulletin. Vol. 46, iss. 3. P. 225–233. (Совместно с V. V. Seiml-Buchinger.)

Communities of soil nematodes in the sub-crown areas of trees introduced on the territory of the Polar-Alpine Botanical Garden

// Contemporary Problems of Ecology. Vol. 12, iss. 1. P. 59–70. (Совместно с D. S. Kalinkina, A. A. Suschuk, I. V. Zenkova.)

2020. A global database of soil nematode abundance and functional group composition // Scientific Data. Vol. 7(103). P. 1–8. (Совместно с J. van den Hoogen, S. Geisen, D. H. Wall и др.)

Changes in soil nematode communities during postagrogenic transformation of peat soils and vegetation // Eurasian Soil Science. Vol. 53, no. 5. P. 686–695. (Совместно с M. G. Yurkevich, A. A. Suschuk, D. S. Kalinkina.)

2021. Soil nematodes of coniferous forests in the Finnish-Russian Friendship Nature Research // Nature Conservation Research. No. 6 (S1). P. 76–88. (Совместно с A. A. Suschuk.)

Инвазивные растения и животные Карелии. Петрозаводск: ПИН; Марков Н. А. 223 с. (Совместно с А. В. Артемьевым, Л. А. Беспятовой, С. В. Бугмыриным, П. И. Даниловым, Е. П. Иешко, Н. В. Ильмастом, Я. А. Кучко, Д. И. Лебедевой, Д. В. Панченко, А. Н. Паршуковым, Д. С. Савосиным, С. Г. Соколовым, А. А. Сущук, К. Ф. Тирроненом, Ф. В. Федоровым, Г. А. Яковлевой.)

2022. Сообщества почвенных нематод типичных биоценозов Республики Алтай // Зоологический журнал. Т. 101, № 10. С. 1083–1095.

(Совместно с А. А. Сущук, Д. С. Калинкиной, М. Г. Юркевич.)

2023. Soil nematodes of northern meadows and agrocoenoses as bioindicators of the transformation degree in soil ecosystems // Russian Journal of Ecology. Vol. 54, no. 4. P. 311–321. (Совместно с А. А. Suschuk, D. S. Kalinkina.)

Effect of low-temperature exposure of the wild potato *Solanum commersonii* Dun. and its genotypes on infection by the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis* Woll. // Russian Journal of Nematology. Vol. 31(1). P. 59–67. (Совместно с V. V. Gorbach, E. P. Ieshko.)

2024. Изменяются ли сообщества почвенных нематод в результате интродукции и длительного культивирования древесных растений на территории Субарктики? // Сибирский экологический журнал. № 4. С. 584–603. (Совместно с Д. С. Калинкиной, А. А. Сущук.)

Can arctic seaweed extracts be used as biological nematicides against potato cyst-forming nematode? // E3S Web of Conferences. Vol. 510. Art. 01019. (Совместно с D. Kalinkina, A. Suschuk.)

The effect of geographical latitude of the habitats invaded by *Heracleum sosnowskyi* on soil nematode communities // BIO Web of Conferences. Vol. 118. Art. 02012. (Совместно с А. Suschuk, D. Kalinkina, V. Ivanova.)

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

(требования к работам, представляемым к публикации
в «Трудах Карельского научного центра Российской академии наук»)

«Труды Карельского научного центра Российской академии наук» (далее – Труды КарНЦ РАН) публикуют результаты завершённых оригинальных исследований в различных областях современной науки: теоретические и обзорные статьи, сообщения, материалы о научных мероприятиях (симпозиумах, конференциях и др.), персоналии (юбилеи и даты, утраты науки), статьи по истории науки. Представляемые работы должны содержать новые, ранее не публиковавшиеся данные.

Статьи проходят обязательное рецензирование. Решение о публикации принимается редакционной коллегией серии или тематического выпуска Трудов КарНЦ РАН после рецензирования, с учётом научной значимости и актуальности представленных материалов. Редколлегия серий и отдельных выпусков Трудов КарНЦ РАН оставляет за собой право возвращать без регистрации рукописи, не отвечающие настоящим правилам.

При получении редакцией рукопись регистрируется (в случае выполнения авторами основных правил её оформления) и направляется на отзыв рецензентам. Отзыв состоит из ответов на типовые вопросы анкеты и может содержать дополнительные расширенные комментарии. Кроме того, рецензент может вносить замечания и правки в текст рукописи. Авторам высылаются электронная версия анкеты и комментарии рецензентов. Доработанный экземпляр автор должен вернуть в редакцию вместе с первоначальным экземпляром и ответом на все вопросы рецензента не позднее чем через месяц после получения рецензии. Перед опубликованием авторам высылаются электронная версия статьи, которую авторы вычитывают и заверяют.

Журнал имеет систему электронной редакции на базе Open Journal System (OJS), позволяющую вести представление и редактирование рукописи, общение автора с редколлегиями серий и рецензентами в электронном формате и обеспечивающую прозрачность процесса рецензирования при сохранении анонимности рецензентов (<http://journals.krc.karelia.ru/>).

Содержание выпусков Трудов КарНЦ РАН, аннотации и полнотекстовые электронные версии статей, а также другая полезная информация, включая настоящие Правила, доступны на сайтах – <http://transactions.krc.karelia.ru>; <http://journals.krc.karelia.ru>

Почтовый адрес редакции: 185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, КарНЦ РАН, редакция Трудов КарНЦ РАН. Телефон: (8142) 762018.

ПРАВИЛА ОФОРМЛЕНИЯ РУКОПИСИ

Статьи публикуются на русском или английском языке. Рукописи должны быть тщательно выверены и отредактированы авторами.

Объём рукописи (включая таблицы, список литературы, подписи к рисункам, рисунки) не должен превышать: для обзорных статей – 30 страниц, для оригинальных – 25, для сообщений – 15, для хроники и рецензий – 5–6. Объём рисунков не должен превышать 1/4 объёма статьи. Рукописи большего объёма (в исключительных случаях) принимаются при достаточном обосновании по согласованию с ответственным редактором.

При оформлении рукописи применяется полуторный межстрочный интервал, шрифт Times New Roman, кегль 12, выравнивание по обоим краям. Размер полей страницы – 2,5 см со всех сторон. Все страницы, включая список литературы и подписи к рисункам, должны иметь сплошную нумерацию в нижнем правом углу. Страницы с рисунками не нумеруются.

Рукописи подаются в электронном виде в формате MS Word в систему электронной редакции на сайте <http://journals.krc.karelia.ru> либо высылаются на e-mail: trudy@krc.karelia.ru, или же представляются в редакцию лично (г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11, каб. 502).

Для публикации в выпусках серии «Математическое моделирование и информационные технологии» рукописи принимаются в формате .tex (LaTeX 2ε) с использованием стилевого файла, который находится по адресу <http://transactions.krc.karelia.ru/section.php?id=755>.

Обязательные элементы рукописи располагаются в следующем порядке:

У Д К курсивом в левом верхнем углу первой страницы; заглавие статьи на русском языке полужирным шрифтом; инициалы и фамилии авторов на русском языке полужирным шрифтом; полное название и полный почтовый адрес организации – места работы каждого автора в именительном падеже на русском языке курсивом (если авторов несколько и работают они в разных учреждениях; следует отметить арабскими цифрами соответствие фамилий авторов аффилированным организациям; следует отметить звездочкой автора, ответственного за переписку, и указать в аффилиации его электронный адрес); аннотация на русском языке; ключевые слова на русском языке; указание источников финансирования выполненных исследований на русском языке.

Далее располагаются все вышеуказанные элементы на английском языке.

Текст статьи (статьи экспериментального характера, как правило, должны иметь разделы: **Введение. Материалы и методы. Результаты и обсуждение. Выводы** либо **Заключение**); благодарности; списки литературы на языке оригинала (**Литература**) и на английском языке (**References**); таблицы на русском и английском языках (на отдельных листах); рисунки (на отдельных листах); подписи к рисункам на русском и английском языках (на отдельном листе).

На отдельном листе дополнительные сведения об авторах: фамилии, имена, отчества всех авторов полностью на русском и английском языке; должности, ученые звания, ученые степени авторов; адрес электронной почты каждого автора; можно указать телефон для контакта редакции с авторами статьи.

ЗАГЛАВИЕ СТАТЬИ должно точно отражать ее содержание и состоять из 8–10 значащих слов.

АННОТАЦИЯ должна быть лишена вводных фраз, создавать возможно полное представление о содержании статьи и иметь объем не менее 200 слов. Рукопись с недостаточно раскрывающей содержание аннотацией может быть отклонена.

Отдельной строкой приводится перечень КЛЮЧЕВЫХ СЛОВ (как правило, не менее пяти). Ключевые слова или словосочетания отделяются друг от друга точкой с запятой, в конце точка не ставится.

Раздел «Материалы и методы» должен содержать сведения об объекте исследования с обязательным указанием латинских названий и сводок, по которым они приводятся, авторов классификаций и пр. Транскрипция географических названий должна соответствовать атласу последнего года издания. Единицы физических величин приводятся по Международной системе СИ. Желательна статистическая обработка всех количественных данных. Необходимо возможно точнее обозначать местонахождения (в идеале – с точным указанием географических координат).

Изложение результатов должно заключаться не в пересказе содержания таблиц и графиков, а в выявлении следующих из них закономерностей. Автор должен сравнить полученную им информацию с имеющейся в литературе и показать, в чем заключается ее новизна. На табличный и иллюстративный материал следует ссылаться так: на рисунки, фотографии и таблицы в тексте (рис. 1, рис. 2, табл. 1, табл. 2 и т.д.), фотографии, помещаемые на клейках (рис. I, рис. II). Обсуждение завершается формулировкой в разделе «Заключение» основного вывода, которая должна содержать конкретный ответ на вопрос, поставленный во «Введении». Ссылки на литературу в тексте даются фамилиями, например: Карху, 1990 (один автор); Раменская, Андреева, 1982 (два автора); Крутов и др., 2008 (три автора или более) либо первым словом описания источника, приведенного в списке литературы, и заключаются в квадратные скобки. При перечислении нескольких источников работы располагаются в хронологическом порядке, например: [Иванов, Топоров, 1965; Успенский, 1982; Erwin et al., 1989; Атлас..., 1994; Longman, 2001].

ТАБЛИЦЫ нумеруются в порядке упоминания их в тексте, каждая таблица имеет свой заголовок. Заголовки таблиц, заголовки и содержание столбцов, строк, а также примечания приводятся на русском и английском языках. Диаграммы и графики не должны дублировать таблицы. Материал таблиц должен быть понятен без дополнительного обращения к тексту. Все сокращения, использованные в таблице, поясняются в Примечании, расположенном под ней. При повторении цифр в столбцах нужно их повторять, при повторении слов – в столбцах ставить кавычки. Таблицы могут быть книжной или альбомной ориентации.

РИСУНКИ представляются отдельными файлами с расширением TIFF (*.TIF) или JPG. При первичной подаче материала в редакцию рисунки вставляются в общий текстовый файл. При сдаче материала, принятого в печать, все рисунки должны быть представлены в виде отдельных файлов в вышеуказанном формате. Графические материалы могут быть снабжены указанием желательного размера рисунка, пожеланиями и требованиями к конкретным иллюстрациям. На каждый рисунок должна быть как минимум одна ссылка в тексте. Иллюстрации объектов, исследованных с помощью фотосъемки, микроскопа (оптического, электронного трансмиссионного и сканирующего), должны сопровождаться масштабными линейками, причем в подрисуночных подписях надо указать длину линейки. Приводить данные о кратности увеличения необязательно, поскольку при публикации рисунков размеры изменятся. Карты желательно приводить с координатной сеткой, обозначениями населенных пунктов и/или названиями физико-географических объектов и разной фактурой для воды и суши. В углу карты желательна врезка с картой более мелкого масштаба, где обозначен представленный на основной карте участок.

ПОДПИСИ К РИСУНКАМ приводятся на русском и английском языках, должны содержать достаточную информацию для того, чтобы приводимые данные могли быть понятны без обращения к тексту (если эта информация уже не дана в другой иллюстрации). Аббревиации расшифровываются в подрисуночных подписях, детали на рисунках следует обозначать цифрами или буквами, значение которых также приводится в подписях.

ЛАТИНСКИЕ НАЗВАНИЯ. Названия таксонов рода и вида даются курсивом. Для флористических, фаунистических и таксономических работ при первом упоминании в тексте и таблицах приводится русское название вида (если такое название имеется) и полностью – латинское, с автором и желательным годом, например: водяной ослик (*Asellus aquaticus* (L., 1758)). В дальнейшем можно употреблять только русское название или сокращенное латинское без фамилии автора и года опубликования, например, для брюхоногого моллюска *Margarites groenlandicus* (Gmelin, 1790) – *M. groenlandicus* или для подвида *M. g. umbilicalis*.

СОКРАЩЕНИЯ. Разрешаются лишь общепринятые сокращения – названия мер, физических, химических и математических величин и терминов и т. п. Все прочие сокращения должны быть расшифрованы, за исключением небольшого числа общеупотребительных.

БЛАГОДАРНОСТИ. Располагаются после основного текста статьи отдельным абзацем, в котором авторы выражают признательность частным лицам, сотрудникам учреждений и организациям, оказавшим содействие в проведении исследований и подготовке статьи.

ИНФОРМАЦИЯ О КОНФЛИКТЕ ИНТЕРЕСОВ. При подаче статьи авторы должны раскрыть потенциальные конфликты интересов, которые могут быть восприняты как оказавшие влияние на результаты или выводы, представленные в работе. Если конфликт интересов отсутствует, следует об этом сообщить в отдельной формулировке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ следует оформлять по ГОСТ Р 7.0.5-2008. Источники располагаются в алфавитном порядке. Все ссылки даются на языке оригинала (названия на японском, китайском и других языках, использующих нелатинский шрифт, пишутся в русской транскрипции). Сначала приводится список работ на русском языке и на языках с близким алфавитом (украинский, болгарский и др.), а затем – работы на языках с латинским алфавитом. В списке литературы между инициалами авторов ставится пробел.

REFERENCES. Приводится отдельным списком, повторяя все позиции основного списка литературы. Библиографические записи источников оформляются согласно стилю Vancouver (см. примеры в ГОСТ Р 7.0.7-2021 и образцы ниже) и располагаются в алфавитном порядке. Заголовки русскоязычных работ приводятся на английском языке; для журналов и сборников, в которых размещены цитируемые работы, указывается параллельное английское наименование (при его наличии) либо русскоязычное наименование приводится в латинской транслитерации (вариант BSI) с переводом на английский язык. Прочие элементы библиографической записи приводятся на английском языке (русскоязычное название издательства транслитерируется). При наличии переводной версии источника в References желательным указать ее. Библиографические описания прочих работ приводятся на языке оригинала.

Для каждого источника обязательно указание DOI при его наличии; если приводится адрес интернет-страницы источника (URL), нужно указать дату обращения к ней.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ 1-Й СТРАНИЦЫ

УДК 577.125.8

СОДЕРЖАНИЕ МЕТАБОЛИТОВ ОКСИДА АЗОТА В КРОВИ ЗДОРОВЫХ ЛЮДЕЙ И ПАЦИЕНТОВ С АРТЕРИАЛЬНОЙ ГИПЕРТЕНЗИЕЙ, ИМЕЮЩИХ РАЗНЫЕ АЛЛЕЛЬНЫЕ ВАРИАНТЫ ГЕНОВ ACE (RS4340) И CYP11B2 (RS1799998)

Л. В. Топчиева^{1*}, О. В. Балан¹, В. А. Корнева², И. Е. Малышева¹

¹Институт биологии КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910), *topchieva@ya.ru

²Петрозаводский государственный университет (просп. Ленина, 33, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Аннотация на русском языке

Ключевые слова: артериальная гипертензия; оксид азота; индуцибельная синтаза оксида азота; ангиотензинпревращающий фермент; инсерционно-делеционный полиморфизм гена ACE; альдостеронсинтаза; ген CYP11B2

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0077).

L. V. Topchieva^{1*}, O. V. Balan¹, V. A. Korneva², I. E. Malysheva¹. THE NITRIC OXIDE LEVEL IN THE BLOOD OF HEALTHY PEOPLE AND PATIENTS WITH ARTERIAL HYPERTENSION CARRYING DIFFERENT ALLELE VARIANTS OF THE ACE (RS4340) AND CYP11B2 (RS1799998) GENES

¹Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia), *topchieva@ya.ru

²Petrozavodsk State University (33 Lenin Ave., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)

Аннотация на английском языке

Keywords: arterial hypertension; nitric oxide; inducible nitric oxide synthase; angiotensin-converting enzyme; insertion-deletion polymorphism of ACE genes; aldosterone synthase; CYP11B2 gene

Funding. The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (0218-2019-0077).

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ТАБЛИЦЫ

Таблица 2. Ультраструктура клеток мезофилла листа в последствии 10-минутного охлаждения (2 °С) проростков или корней пшеницы

Table 2. Ultrastructure of leaf mesophyll cells after the exposure of wheat seedlings or roots to 10 min of chilling at 2 °C

Показатель Index	Контроль Control	Охлаждение проростков Seedling chilling	Охлаждение корней Root chilling
Площадь среза хлоропласта, мкм ² Chloroplast cross-sectional area, μm ²	10,0 ± 0,7	13,5 ± 1,1	12,7 ± 0,5
Площадь среза митохондрии, мкм ² Mitochondria cross-sectional area, μm ²	0,4 ± 0,03	0,5 ± 0,03	0,6 ± 0,04
Площадь среза пероксисомы, мкм ² Peroxisome cross-sectional area, μm ²	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,7 ± 0,1
Число хлоропластов на срезе клетки, шт. Number of chloroplasts in cell cross-section	9 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число митохондрий на срезе клетки, шт. Number of mitochondria in cell cross-section	8 ± 1	8 ± 1	10 ± 1
Число пероксисом на срезе клетки, шт. Number of peroxisomes in cell cross-section	2 ± 0,3	2 ± 0,3	3 ± 0,4

Примечание. Здесь и в табл. 3: все параметры ультраструктуры измеряли через 24 ч после охлаждения.

Note. Here and in Tab. 3 all ultrastructure parameters were measured 24 h after chilling.

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ПОДПИСИ К РИСУНКУ

Рис. 1. Северный точильщик (*Hadrobregmus confuses* Kraaz.)

Fig. 1. Woodboring beetle *Hadrobregmus confuses* Kraaz.

Рис. 5. Результаты изучения кристаллитов и демпферных зон в образце кварца из Дульдурги:

а – электронная микрофотография кварца; б – картина микродифракции, полученная для участка 1 в области кристаллитов; в – картина микродифракции, отвечающая участку 2 в области демпферных зон

Fig. 5. Results of the study of crystallites and damping zones in a quartz sample from Duldurga:

а – electron microphotograph of the quartz sample; б – microdiffraction image of site 1 in the crystallite area; в – microdiffraction image corresponding to site 2 in the damping area

ОБРАЗЕЦ ОФОРМЛЕНИЯ ССЫЛОК В СПИСКАХ ЛИТЕРАТУРЫ

Ссылки на книги

Литература:

Вольф Г. Н. Дисперсия оптического вращения и круговой дихроизм в органической химии / Ред. Г. Снатцке. М.: Мир, 1970. С. 348–350.

Патрушев Л. И. Экспрессия генов. М.: Наука, 2000. 830 с.

Красная книга Республики Карелия / Ред. О. Л. Кузнецов. Белгород: Константа, 2020. 448 с.

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques / Eds. P. V. Sundaram, F. L. Eckstein. N. Y., San Francisco: Acad. Press, 1978. P. 169–188.

References:

Vol'f G. N. Optical rotatory dispersion and circular dichroism in Organic Chemistry. Moscow: Mir Publ.; 1970. P. 348–350. (In Russ.)

Patrushev L. I. Gene expression. Moscow: Nauka Publ.; 2000. 830 p. (In Russ.)

Kuznetsov O. L. (ed.). Red Data Book of the Republic of Karelia. Belgorod: Konstanta Publ.; 2020. 448 p. (In Russ.)

Knorre D. G., Laric O. L. Theory and practice in affinity techniques. N. Y., San Francisco: Acad. Press; 1978. P. 169–188.

Ссылки на статьи

Литература:

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых // Журнал общей биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 247–255.

Колосова Ю. С., Подболоцкая М. В. Популяционная динамика шмелей (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) на Соловецком архипелаге: итоги 10-летнего мониторинга // Труды Русского энтомологического общества. 2010. Т. 81, № 2. С. 135–141.

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri* // J. Fish. Biol. 1978. Vol. 12, no. 4. P. 507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia // Entomologica Fennica. 2009. Vol. 20, no. 1. P. 4–8. doi: 10.33338/ef.84453

References:

Viktorov G. A. Interspecific competition and coexistence ecological homologues in parasitic Hymenoptera. *Biology Bulletin Reviews*. 1970;31(2):247–255. (In Russ.)

Kolosova Yu. S., Podbolotskaya M. V. Population dynamics of bumblebees (Hymenoptera, Apidae, *Bombus* Latr.) in the Solovetsky archipelago: results of 10-year monitoring. *Trudy Russ. entomol. obshchestva = Proceed. Russ. Entomol. Soc.* 2010;81(2):135–141. (In Russ.)

Grove D. J., Loisesides L., Nott J. Satiation amount, frequency of feeding and emptying rate in *Salmo gairdneri*. *J. Fish. Biol.* 1978;12(4):507–516.

Nartshuk E. P., Przhiboro A. A. A new species of *Incertella* Sabrosky (Diptera: Chloropidae) from the White Sea coast, Russian Karelia. *Entomologica Fennica*. 2009;20(1):4–8. doi: 10.33338/ef.84453

Ссылки на материалы конференций

Литература:

Марьинских Д. М. Разработка ландшафтного плана как необходимое условие устойчивого развития города (на примере Тюмени) // Экология ландшафта и планирование землепользования: Тезисы докл. Всерос. конф. (Иркутск, 11–12 сент. 2000 г.). Новосибирск, 2000. С. 125–128.

References:

Mar'inskikh D. M. Landscape planning as a necessary condition for sustainable development of a city (example of Tyumen). *Ekologiya landshafta i planirovanie zemlepol'zovaniya: Tezisy dokl. Vseros. konf. (Irkutsk, 11–12 sent. 2000 g.) = Landscape ecology and land-use planning: abstracts of all-Russian conference (Irkutsk, Sept. 11–12, 2000)*. Novosibirsk; 2000. P. 125–128. (In Russ.)

Ссылки на диссертации или авторефераты диссертаций

Литература:

Шефтель Б. И. Экологические аспекты пространственно-временных межвидовых взаимоотношений землероек Средней Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 23 с.

Лозовик П. А. Гидрогеохимические критерии состояния поверхностных вод гумидной зоны и их устойчивости к антропогенному воздействию: Дис. ... д-ра хим. наук. Петрозаводск, 2006. 481 с.

References:

Sheftel' B. I. Ecological aspects of spatio-temporal interspecies relations of shrews of Middle Siberia: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow; 1985. 23 p. (In Russ.)

Lozovik P. A. Hydrogeochemical criteria of the state of surface water in humid zone and their tolerance to anthropogenic impact: DSc (Dr. of Chem.) thesis. Petrozavodsk; 2006. 481 p. (In Russ.)

Ссылки на патенты

Литература:

Еськов Д. Н., Серегин А. Г. Оптико-электронный аппарат / Патент России № 2122745. 1998. Бюл. № 33.

References:

Es'kov D. N., Seregin A. G. Optoelectronic apparatus. Russian patent No. 2122745. 1998. Bull. No. 33. (In Russ.)

Ссылки на архивные материалы

Литература:

Гребенщиков Я. П. К небольшому курсу по библиографии: материалы и заметки, 26 февр. – 10 марта 1924 г. // ОР РНБ. Ф. 41. Ед. хр. 45. Л. 1–10.

References:

Grebenshchikov Ya. P. Brief course on bibliography: the materials and notes, Febr. 26 – March 10, 1924. *OR RNB*. F. 41. St. un. 45. L. 1–10. (In Russ.)

Ссылки на интернет-ресурсы

Литература:

Паринов С. И., Ляпунов В. М., Пузырев Р. Л. Система Соционет как платформа для разработки научных информационных ресурсов и онлайн-сервисов // Электрон. б-ки. 2003. Т. 6, вып. 1. URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (дата обращения: 25.11.2006).

References:

Parinov S. I., Lyapunov V. M., Puzyrev R. L. Socionet as a platform for development of scientific information resources and online services. *Elektron. b-ki = Digital library*. 2003;6(1). (In Russ.) URL: <http://www.elbib.ru/index.phtml?page=elbib/rus/journal/2003/part1/PLP/> (accessed: 25.11.2006).

Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences
No. 7, 2024
“EXPERIMENTAL BIOLOGY” Series

TABLE OF CONTENTS

REVIEWS

E. P. Antonova, V. A. Ilyukha. EFFECTS OF LIGHT POLLUTION ON BIOLOGICAL RHYTHMS IN MAMMALS	5
--	---

EXPERIMENTAL ARTICLES

L. V. Topchieva, I. V. Kurbatova, V. A. Korneva. EXPRESSION OF LONG NON-CODING RNAs <i>MALAT1</i> , <i>GAS5</i> , AND <i>TUG1</i> IN ARTERIAL HYPERTENSION	16
--	----

T. N. Ilyina, I. V. Baishnikova, A. E. Yakimova. VITAMINS A AND E IN INSECTIVOROUS MAMMALS LIVING IN KARELIA	28
--	----

V. S. Avdeenko, M. E. Gorbakov, A. I. Moroz. METALLOPROTEINASE DISTRIBUTION IN THE INTERCELLULAR MATRIX OF CHORIOALLANTOIC VILLI AND CARUNCULAR CRYPTS IN COWS WITH PLACENTAL INSUFFICIENCY	37
---	----

A. S. Klimova, M. V. Sirotina. CHARACTERISTICS OF THE “RED” BLOOD SYSTEM IN RODENTS IN ADJACENT AREAS OF THE KOSTROMA REGION	47
--	----

A. Yu. Kretova. CONSPECIFIC BREEDING SUCCESS DOES NOT GUIDE NEST-SITE CHOICE FOR THE NEXT YEAR IN THREE LEAF WARBLER SPECIES (PASSERIFORMES, PHYLLOSCOPIDAE) . . .	62
--	----

L. V. Vetchinnikova, A. F. Titov, K. A. Gudkova. CURLY BIRCH IN THE KIVACH STATE NATURE RESERVE	76
---	----

M. A. Yartseva, A. B. Khvostova, L. A. Ivanova, M. V. Slukovskaya. GROWTH AND DEVELOPMENT OF REGENERANT STRAWBERRY (<i>FRAGARIA</i> × <i>ANANASSA</i> (WESTON) DUCHESNE EX ROZIER) PLANTS ON VARIOUS VERMICULITE SUBSTRATES DURING TRANSFER FROM <i>IN VITRO</i> TO <i>EX VITRO</i> CONDITIONS	91
---	----

RESEARCH METHODS

K. S. Kretonoshina, A. D. Melnichuk. SELECTION OF REFERENCE GENES FOR RT-qPCR NORMALIZATION IN <i>MUSCA DOMESTICA</i> L. (DIPTERA: MUSCIDAE)	102
--	-----

SHORT COMMUNICATIONS

O. V. Balan, I. E. Malysheva, M. V. Zaretskaya, I. M. Marusenko, O. Yu. Barysheva. CHANGES IN THE EXPRESSION OF LONG NON-CODING RNAs IN PERIPHERAL BLOOD LEUCOCYTES OF RHEUMATOID ARTHRITIS PATIENTS DURING METHOTREXATE TREATMENT	112
--	-----

S. A. Simonov, V. A. Artyemyev, M. V. Matantseva, A. O. Tolstoguzov. SPATIAL DISTRIBUTION DYNAMICS AND POPULATION TRENDS OF ANSERIFORMES IN AGRICULTURAL LANDSCAPES OF KARELIA DURING THE SPRING MIGRATION	123
S. G. Shterkel, A. E. Bolgov. COMPETITIVENESS OF THE AYRSHIRE BREED IN AGRICULTURAL ENTERPRISES OF THE RUSSIAN FEDERATION	132
S. N. Kalinina, V. A. Ilyukha, D. V. Panchenko, I. A. Zaitseva. ESTIMATING WILD GAME CONSUMPTION WITHIN THE STUDY OF HUNTING IN THE REPUBLIC OF KARELIA	139
DATES AND ANNIVERSARIES	
A. A. Sushchuk, D. S. Kalinkina, N. M. Kaznina. Elizaveta M. Matveeva (on the 60th anniversary) . . .	146
INSTRUCTIONS FOR AUTHORS	153

Научный журнал

**Труды Карельского научного центра
Российской академии наук**
№ 7, 2024

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ БИОЛОГИЯ

*Печатается по решению Ученого совета
Федерального исследовательского центра
«Карельский научный центр Российской академии наук»*

Выходит 8 раз в год

Издание зарегистрировано Федеральной службой по надзору в сфере связи,
информационных технологий и массовых коммуникаций
Регистрационная запись ПИ № ФС 77-72429 от 28.02.2018 г.

Редактор А. И. Мокеева
Компьютерная верстка Л. Э. Бюркланд

Подписано в печать 21.11.2024. Дата выхода 30.11.2024. Формат 60x84^{1/8}.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 18,0. Усл. печ. л. 18,7.
Тираж 100 экз. Заказ 830. Цена свободная

Учредитель и издатель: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук»
185910, г. Петрозаводск, ул. Пушкинская, 11

Оригинал-макет: Редакция научного издания «Труды КарНЦ РАН»

Типография: Редакционно-издательский отдел КарНЦ РАН
185030, г. Петрозаводск, пр. А. Невского, 50