

ВЕСЦІ

НАЦЫЯНАЛЬнай АКАДЭМІі НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2024. Т. 69, № 2

ИЗВЕСТИЯ

НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2024. Т. 69, № 2

Журнал основан в 1956 г. как «Весці Акадэміі навук БССР. Серыя біялагічных навук»,
с 1992 г. – «Весці Акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук»,
с 1998 г. – современное название

Выходит четыре раза в год

Учредитель – Национальная академия наук Беларуси

Журнал зарегистрирован в Министерстве информации Республики Беларусь,
свидетельство о регистрации № 395 от 18 мая 2009 г.

*Входит в Перечень научных изданий Республики Беларусь
для опубликования результатов диссертационных исследований, включен в базу данных
Российского индекса научного цитирования (РИНЦ)*

Главный редактор

Олег Юрьевич Баранов – Отделение биологических наук Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

Редакционная коллегия

- А. В. Кильчевский** (*заместитель главного редактора*) – Президиум Национальной академии наук
Беларуси, Минск, Республика Беларусь
- М. Е. Никифоров** (*заместитель главного редактора*) – Научно-практический центр Национальной
академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь
- В. Г. Колосовская** (*ведущий редактор журнала*)
- З. М. Алещенкова** – Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Рес-
публика Беларусь
- И. Д. Вологовский** – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Бе-
ларуси, Минск, Республика Беларусь
- А. Е. Гончаров** – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь

- В. В. Демидчик** – Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь
Н. И. Дубовец – Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
Л. Ф. Кабашникова – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
Э. И. Коломиец – Государственное научно-производственное объединение «Химический синтез и биотехнологии», Минск, Республика Беларусь
Н. А. Ламан – Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
В. Е. Падутов – Институт леса Национальной академии наук Беларуси, Гомель, Республика Беларусь
В. Н. Прохоров – Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
В. Н. Решетников – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
В. В. Титок – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
В. И. Торчик – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
Л. В. Хотылева – Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

Редакционный совет

- В. Ф. Багинский** – Гомельский государственный университет им. Ф. Скорины, Гомель, Республика Беларусь
А. Баршевский – Даугавпилский университет, Даугавпилс, Латвийская Республика
В. Е. Гайдук – Брестский государственный университет им. А. С. Пушкина, Брест, Республика Беларусь
Ю. Ю. Дгебуадзе – Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
Н. А. Колчанов – Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Российская Федерация
В. В. Кузнецов – Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
В. Олех-Пяэцка – Варшавский университет естественных наук, Варшава, Республика Польша
О. Н. Пугачев – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация
А. И. Рапопорт – Институт микробиологии и биотехнологии Латвийского университета, Рига, Латвийская Республика
И. А. Тихонович – Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург, Российская Федерация

Адрес редакции:

*ул. Академическая, 1, к. 119, 220072, г. Минск, Республика Беларусь.
Тел.: + 375 17 272-19-19; e-mail: biolvesti@mail.ru
Сайт: vestibio.belnauka.by*

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ.

Серия биологических наук. 2024. Т. 69, № 2.

Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *В. Г. Колосовская*

Компьютерная верстка *Н. И. Кащуба*

Подписано в печать 09.04.2024. Выход в свет 26.04.2024. Формат 60×84¹/₈. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 10,23. Уч.-изд. л. 11,3. Тираж 74 экз. Заказ 67.

Цена номера: индивидуальная подписка – 13,34 руб., ведомственная подписка – 31,28 руб.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Беларуская навука».

Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий № 1/18 от 02.08.2013. ЛП № 02330/455 от 30.12.2013. Ул. Ф. Скорины, 40, 220084, г. Минск, Республика Беларусь

© РУП «Издательский дом «Беларуская навука».

Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук, 2024

PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES. 2024, vol. 69, no. 2

The Journal was founded in 1956 under the title
“Proceedings of the Academy of Sciences of BSSR. Biological series”,
since 1992 – “Proceedings of the Academy of Sciences of Belarus. Biological series”,
since 1998 it comes under its actual title

Issued four times a year

Founder is the National Academy of Sciences of Belarus

The Journal is registered on May 18, 2009 by the Ministry of Information of the Republic of Belarus
in the State Registry of Mass Media, reg. no. 395

*The Journal is included in the List of Journals for Publication of the results
of Dissertation Research in the Republic of Belarus and in the database
of Russian Science Citation Index (RSCI)*

Editor-in-Chief

Oleg Yu. Baranov – Department of Biological Sciences of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

Editorial Board

Alexander V. Kilchevsky (*Associate Editor-in-Chief*) – Presidium of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Michail Y. Nikiforov (*Associate Editor-in-Chief*) – Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

Valentina G. Kolosovskaya (*Leading Editor*)

Zinaida M. Aleshchenkova – Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Vadim V. Demidchik – Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

Dubovets Nadezhda I. – Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Andrei E. Hancharou – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Lyudmila F. Kabashnikova – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Lyubov V. Khotyleva – Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

Emiliya I. Kolomiets – State Research and Production Association “Chemical Synthesis and Biotechnology, Minsk, Republic of Belarus
Nikolai A. Laman – V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Vladimir E. Padutov – Institute of Forest of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus
Valery N. Prokhorov – Institute of Experimental Botany named after V. F. Kuprevich of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Vladimir N. Reshetnikov – Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Vladimir V. Titok – Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Vladimir I. Torchyk – Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Igor D. Volotovskii – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

E d i t o r i a l C o u n c i l

Vladimir F. Baginski – F. Skorina Gomel State University, Gomel, Republic of Belarus
Arvids Barsevskis – Daugavpils University, Daugavpils, Republic of Lithuania
Yuri Yu. Dgebuadze – A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
Vasiliy E. Gayduk – A. S. Pushkin Brest State University, Brest, Republic of Belarus
Nikolay A. Kolchanov – Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation
Vladimir V. Kuznetsov – K. A. Timiriazev Institute of Plant Physiology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation
Wanda Olech-Piasecka – Warsaw University of Life Sciences, Warsaw, Republic of Poland
Oleg N. Pugachev – Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russian Federation
Alexander I. Rapoport – Institute of Microbiology and Biotechnology of University of Latvia, Riga, Latvian Republic
Igor A. Tikhonovich – All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint-Petersburg, Russian Federation

Address of the Editorial Office:

*1, Akademicheskaya Str., room 119, 220072, Minsk, Republic of Belarus.
Phone: +375 17 272-19-19; e-mail: biolvesti@mail.ru
Website: vestibio.belnauka.by*

PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS.

Biological series, 2024, vol. 69, no. 2.

Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *V. G. Kolosovskaya*
Computer imposition *N. I. Kashuba*

Sent for press 09.04.2024. Output 26.04.2024. Format 60×84¹/₈. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 10.23. Publisher’s signatures 11.3. Circulation 74 copies. Order 67.
Number price: individual subscription – 13.34 byn., departmental subscription – 31.28 byn.

Publisher and printing execution:

Republican unitary enterprise “Publishing House “Belaruskaya Navuka”.
Certificate on the state registration of the publisher, manufacturer,
distributor of printing editions no. 1/18 dated of August 2, 2013. License for press no. 02330/455 dated of December 30, 2013.
Address: F. Skorina Str., 40, 220084, Minsk, Republic of Belarus.

© RUE “Publishing House “Belaruskaya Navuka”,
Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series, 2024

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)

ЗМЕСТ

Никифоров М. Е., Сахвон В. В. Экологическое структурирование состава орнитонаселения как основа оценки его разнородности и динамики	95
Байчоров В. М., Мороз М. Д., Гигиняк Ю. Г., Гигиняк И. Ю. Водные беспозвоночные водотоков Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» (Беларусь)	110
Кравченко Е. В., Саванец О. Н., Ольгомец Л. М., Бородин К. В., Голубович В. П., Зильберман Р. Д., Бизунок Н. А., Дубовик Б. В. Влияние пролинсодержащих олигопептидов на особенности оперантного обусловливания поведения аутбредных крыс	120
Сахвон В. В., Гомель К. В., Семёнова А. А., Никифоров М. Е. Урбанизированная группировка черного дрозда (<i>Turdus merula</i>) в г. Минске: идентичный сценарий происхождения через два столетия	134
Кузмицкая П. В., Королева Е. С., Урбанович О. Ю. Влияние некоторых абиотических факторов на профили экспрессии генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки яблони	143
Шведова Н. В., Гилеп И. Л. Определение референтных интервалов биохимических показателей крови у легкоатлетов с учетом специализации и периода подготовки	153
Спиrow Р. К. Оценка доз облучения трансурановыми радионуклидами растений фитоценозов Полесского государственного радиационно-экологического заповедника	161
Коротеева Д. О. Погодичная динамика энтомокомплексов жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata) – консортов инвазивных золотарников (<i>Solidago</i>) в условиях г. Минска	169

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)

CONTENTS

Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Ecological structure of the avifauna composition as a basis for assessment of its heterogeneity and dynamics.....	95
Baitchorov V. M., Moroz M. D., Hihiniak Yu. G., Giginyak I. Yu. Aquatic invertebrates of watercourses of the Republican landscape reserve “Naliboksky” (Belarus).....	110
Kravchenko E. V., Savanets O. N., Olgomets L. M., Borodina K. V., Golubovich V. P., Zilberman R. D., Bizunok N. A., Dubovik B. V. Effect of proline-containing oligopeptides on peculiarities of operant conditioning of behavior in outbred rats.....	120
Sakhvon V. V., Homel K. V., Semionova A. A., Nikiforov M. E. Urban population of blackbird (<i>Turdus merula</i>) in Minsk: identical scenario of the origin two centuries later.....	134
Kuzmitskaya P. V., Karaleva K. S., Urbanovich O. Yu. Influence of some abiotic factors on the apple stress-associated protein gene expression profiles.....	143
Shvedava N. V., Gilep I. L. Determination of reference ranges of blood biochemical markers for track and field athletes considering specialization and preparation period.....	153
Spirau R. K. Estimation of irradiation doses of transuranic radionuclides to plants of phytocenoses of the Polesie State Radiation-Ecological Reserve.....	161
Koroteeva D. O. Annual dynamics of entomocomplexes of stinging hymenoptera (Hymenoptera: Aculeata) – consorts of invasive goldenrods (<i>Solidago</i>) in the conditions of Minsk.....	169

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 598.2:574.3
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Поступила в редакцию 12.12.2023
Received 12.12.2023

М. Е. Никифоров¹, В. В. Сахвон²

¹Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

²Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ СТРУКТУРИРОВАНИЕ СОСТАВА ОРНИТОНАСЕЛЕНИЯ КАК ОСНОВА ОЦЕНКИ ЕГО РАЗНОРОДНОСТИ И ДИНАМИКИ

Аннотация. В статье изложен методический подход, на основе которого проведено классифицирование гнездящихся видов птиц Беларуси по признаку привязанности их к тому или иному типу местообитания в гнездовой период. При этом нами учитывались эволюционно закрепленные биотопические предпочтения, т. е. те, которые характеризовали эти виды до широкого преобразования их местообитаний в результате антропогенного воздействия, радикального увеличения темпов урбанизации, а также до широкого внедрения многих из видов птиц в антропогенный ландшафт.

Всего нами выделено 6 орнитофаунистических комплексов (лесной, древесно-кустарниковый, водно-прибрежный, болотный, сухих открытых пространств и синантропный), которые включают все 223 вида птиц, отмеченных на гнездовании на территории Беларуси после 2000 г. В большинстве случаев орнитофаунистические комплексы дополнительно были разделены на кластеры, которые отражают заметные экологические различия видов, хотя и менее кардинальные, чем между комплексами видов. В спорных случаях для обоснования отнесения вида к тому или иному орнитофаунистическому комплексу сопоставляли и анализировали все доступные данные о встречаемости и плотности гнездования видов комплекса. Большинство гнездящихся видов птиц относится к лесному и водно-прибрежному орнитокомплексам (80 и 64 вида соответственно), меньше всего (12) – к комплексу сухих открытых пространств.

Данная классификация оказывается удобным инструментом для оценки размера и характера изменений экологической структуры сообществ птиц, подвергшихся каким-либо воздействиям или трансформациям во времени, а также для получения сопоставимых экологических характеристик орнитонаселения на разных территориях.

Ключевые слова: орнитофауна, экология, классификация птиц, орнитофаунистические комплексы, гнездящиеся виды птиц, биотопическая приуроченность, Беларусь

Для цитирования: Никифоров, М. Е. Экологическое структурирование состава орнитонаселения как основа оценки его разнородности и динамики / М. Е. Никифоров, В. В. Сахвон // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 95–109. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Michail E. Nikiforov¹, Vital V. Sakhvon²

¹Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus

²Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE AVIFAUNA COMPOSITION AS A BASIS FOR ASSESSMENT OF ITS HETEROGENEITY AND DYNAMICS

Abstract. The article describes the methodological approach and the results of classification of breeding bird species in Belarus by their preference for habitat type during the breeding season based on this approach. During the classification process, we took into account the preferences developed in the course of evolution, i. e. those that had been the most characteristic of the species before the domination of altered territories and the escalation of an urbanization rate, as well as before many species started living in urban environments on a large scale.

In total, we defined six ornithofaunistic complexes (forest, arboreal-shrub, water-coastal, marsh, dry open spaces and synanthropic) that include all 223 bird species that have been observed breeding in Belarus since 2000. In most cases, the ornithofaunistic complexes were further divided into clusters that reflect a prominent ecological differentiation of species, although less drastic than a difference between the complexes themselves. In controversial or debatable cases, to justify attributing a species to a certain ornithofaunistic complex, we compared and analyzed all available data on the occurrence and breeding density of the species. Most breeding bird species belong to forest and water-coastal ornithofaunistic complexes (80 and 64 species, respectively), while only 12 species belong to the ornithofaunistic complex of dry open spaces.

This classification proves to be a convenient tool to estimate the size and nature of the changes in the ecological structure of bird assemblages that have undergone some interference or transformations in time as well as to get comparable ecological characteristics of bird populations in different territories.

Keywords: avifauna, ecology, classification of birds, ornithofaunistic complex, breeding bird species, habitat preference, Belarus

For citation: Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Ecological structure of the avifauna composition as a basis for assessment of its heterogeneity and dynamics. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 95–109 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-95-109>

Введение. Попытки экологического подразделения живых организмов, прежде всего позвоночных животных, исходя из тех или иных подходов и задач исследований предпринимались неоднократно [1–6]. Среди таких задач были как прикладные, например оценка и сравнение структуры или динамики сообществ, фаунистических комплексов или локального населения животных во времени или пространстве [6, 7], так и фундаментально-теоретические, затрагивающие аспекты эволюции таксонов [8].

Несмотря на основательные разработки в области экологической систематики как вспомогательного инструмента для совершенствования «морфологической, в определенной мере филогенетической, систематики (таксономической классификации)» [8], это направление в дальнейшем не получило широкого развития. В то же время быстрое внедрение молекулярных методов дало инструмент более прямого и доказательного установления эволюционных связей, а кроме того, привело к многим революционным пересмотрам и исправлениям ошибок в морфологической систематике. С появлением и развитием молекулярной таксономии поиск экологических аргументов для совершенствования таксономической классификации организмов значительно утратил актуальность. Тем не менее изучение изменений экологических параметров видов и популяций в условиях климатических перемен и все более растущих темпов антропогенной трансформации окружающей среды не потеряло своего значения.

Формообразование как следствие эволюционной трансформации организмов в сопоставлении с продолжительностью человеческой жизни процесс чрезвычайно длительный, чтобы наблюдать его непосредственно. Но именно экологические изменения выступают предшественниками перестроек значительно более консервативных морфологических признаков, которые со временем возникают и закрепляются в популяциях как адаптации к изменившимся условиям существования, а потому могут в какой-то степени в онлайн-режиме отражать тенденции и направления адаптивных изменений как на уровне популяций отдельных видов, так и на уровне структуры многовидовых сообществ. Заметные изменения поведения, отдельных экологических черт и параметров образа жизни, свидетельствующие об определенных адаптациях к новым условиям обитания, могут происходить буквально на глазах даже одного поколения исследователей. Особенно это заметно в аспекте так называемой синантропизации и синурбизации, наблюдаемой в отношении птиц. Например, синурбизированные популяции черного дрозда (*Turdus merula*), сформировавшиеся к настоящему времени во многих европейских городах, отличаются заметной антропоотолерантностью, активным использованием для размещения гнезд субстратов антропогенного происхождения и развитием у них оседлости [9, 10]. Аналогичные адаптации к обитанию в городской среде сформировались и у городских вяхирей (*Columba palumbus*). В частности, городские птицы данного вида заметно поменяли трофическое поведение, сменив его на поиск пищи в непосредственной близости или на небольшом удалении от гнезда, а также заметно пролонгировали период гнездования по сравнению с дикими птицами [11].

Для отслеживания таких изменений в популяциях, либо структурных изменений в сообществах видов экосистем, либо в населении животных различных таксономических групп на определенных территориях и особенно для получения их количественных значений не обойтись без дифференциации видов по экологическим признакам. В задачи таких классификаций входит установление экологического статуса вида по тому или иному признаку (признакам) с последующей группировкой видов по сходству статусов в более крупные единицы. Причем в зависимости от целей исследования в основе классификации могут лежать разные признаки или экологиче-

ские черты, а само подразделение животных необязательно должно быть всеобъемлющим и охватывать все виды того или иного крупного таксона. Учитывая значительные различия формирующих биоразнообразие планеты экосистем и зачастую существенные отличия структуры сообществ в однотипных, но находящихся в отдаленных друг от друга географических регионах, достаточно показательным может быть оперирование региональными экологическими классификациями в пределах, например, выделяемых биогеографических регионов, природных зон и др.

Таким образом, в прикладном плане экологическая классификация продолжает оставаться полезным инструментом для сравнительного экологического анализа сообществ или совокупностей животных во времени и пространстве.

Птицы являются наиболее многочисленным классом наземных позвоночных животных, распространены по всем континентам и населяющим разнотипные биотопы благодаря всевозможным адаптациям к обитанию в различных средах. Отдельные ландшафты характеризуются высоким видовым богатством птиц, при этом функционирование ассамблей достигается за счет успешного расхождения видов по экологическим нишам даже при сравнительно высокой плотности гнездования некоторых из них. Длительное обитание в определенных условиях среды с течением времени привело к формированию у птиц различных систематических групп схожих признаков, отражающих степень их адаптации к одним и тем же условиям обитания. При этом некоторые виды птиц характеризуются более широкой экологической пластичностью, что позволяет им обитать в разнообразных ландшафтах, в том числе и значительно нарушенных. Тем не менее и у таких видов существуют первичные, эволюционно сложившиеся черты, которые указывают на их связь с определенным типом местообитания. На основании такой широкой адаптивной радиации птиц с развитием определенных жизненных форм стало возможным создание экологической классификации птиц, отражающей основные направления их экологической специализации [8].

К настоящему времени уже существует целый ряд классификаций подобного рода, основанных на сходстве местообитаний, типе потребляемого корма, способах передвижения и др. [5, 8, 12]. Так, еще в первой половине прошлого столетия Д. Н. Кашкаров и В. В. Станчинский [2] предложили дифференцировать все виды птиц исходя из основных биотопов, которых они придерживаются: лесные, болотные, открытых и водных пространств. Аналогичные подходы используются и в настоящее время, а аргументация подразделения птиц часто подкрепляется результатами количественных учетов птиц в выделяемых группах биотопов. Однако критерий гнездовой плотности для эвритопных видов без привлечения дополнительных данных по их экологии не дает четкой системы экологической дифференциации авифауны, а одни и те же пластичные виды могут входить одновременно в разные комплексы [13]. Л. М. Шульпин [3] выделил группы птиц по типу питания: насекомоядные, зерноядные, питающиеся позвоночными животными и всеядные. Разделение большинства видов на такие экологические группы является определенно обоснованным ввиду наличия очевидных экологических особенностей. В то же время отдельные авторы, предлагающие более дробные классификации птиц, основываясь на различиях между видами в способах избегания опасности, реакциях на неблагоприятные погодные условия и других сторонах жизнедеятельности, часто слишком субъективны, так как многие из этих различий выявляются с трудом, а границы между ними размыты и сильно изменчивы географически. Кроме того, для многих видов отсутствуют первичные данные из-за слабой изученности их биологии. Для практического использования важно, чтобы экологическая классификация основывалась на явных и очевидных признаках или чертах, не вызывающих больших сомнений или разных толкований их наличия или отсутствия в соответствующем экспертном сообществе.

В настоящей работе нами обоснован методический подход и предложена экологическая классификация гнездящихся в границах Беларуси видов птиц, которая применима для отражения в общих чертах экологической структуры орнитофауны и всей умеренной зоны Восточной Европы. Данный подход к классифицированию апробирован нами в различных исследованиях последних десятилетий, но результаты его применения не были детально описаны и опубликованы.

Объекты и методы исследования. Как следует из изложенного выше, разделение видов птиц на экологические группы на основании характера предпочитаемых ими местообитаний яв-

ляется распространенным подходом в экологических исследованиях. Однако оригинальность или своеобразие той или иной классификации заключается в количестве выделяемых подразделений, их объеме или экологическом охвате, критериях и их обоснованности при разделении видов. Определено, что отнесение некоторых видов птиц к той или иной экологической группе не всегда выглядит однозначным вследствие различной выраженности экологических черт и различного их проявления в зависимости от условий местообитания. Например, при выборе мест для размножения важное значение имеют сразу несколько факторов, характеризующих разные типы местообитаний, как, например, для ремеза – наличие водоема и древесно-кустарниковой растительности, на которой он размещает свое гнездо. В таком случае приоритет отдается фактору, который в большинстве вариантов оказывается решающим. В случае с ремезом это водоем, так как древесно-кустарниковые заросли вне прибрежных территорий не используются данным видом для гнездования.

Кроме того, целый ряд видов демонстрирует очень высокую экологическую пластичность при выборе местообитаний в период гнездования, что затрудняет однозначное отнесение их к какому-то одному комплексу. В предлагаемом нами подходе приоритетным для вида считается тот тип местообитаний, который наиболее часто и в качестве основного для вида указывался в большинстве доступных нам публикаций (перечислены в списке литературы) либо характеризовался наибольшей плотностью гнездования в данном типе местообитаний по результатам наших исследований или в анализируемых литературных источниках.

Наиболее сложные случаи, когда отнесение вида к тому или иному экологическому комплексу не является очевидным на основании имеющихся первичных данных, рассмотрены ниже при характеристике соответствующих комплексов.

Результаты и их обсуждение. В данной работе нами проведено классифицирование всех гнездящихся видов птиц Беларуси по признаку привязанности их к тому или иному типу местообитаний на экологические группы, обозначаемые как «экологические орнитофаунистические комплексы» (орнитокомплексы). В отличие от понятий «сообщество» или «ассамблея», включающих совокупность видов на какой-то ограниченной территории, понятие «комплекс» объединяет все виды, предпочитающие определенный тип местообитаний. С учетом того, что у большинства птиц наблюдается существенная смена предпочтительности местообитаний в течение года, определяющим в экологической привязке вида нами выбран сезон гнездования. Несмотря на сравнительно небольшую продолжительность сезона размножения, длящегося у птиц на территории умеренной зоны от 2 до 6 мес. (за редким исключением у отдельных видов гнездование может происходить на протяжении всего года, как у сизого голубя), именно этот период является наиболее ответственным за поддержание численности и, в конечном итоге, за существование вида. Размножение у птиц, как правило, связано с выбором подходящих для гнездования территорий, их закреплением и дальнейшим удержанием. При этом виды весьма чувствительны к биотопической структуре гнездовых территорий и предъявляют соответствующие, зачастую строгие требования к местам для устройства гнезд. Поэтому в плане пространственного распределения характер гнездовых участков, в частности мест для устройства гнезд, является ключевым фактором, в то время как места для кормления могут располагаться на значительном удалении от собственно гнездовых территорий.

Важно также отметить, что в основу экологического подразделения птиц нами положены характерные экологические предпочтения при выборе гнездовых территорий, свойственные тому или иному виду птиц изначально, до начала радикального доминирования преобразованных территорий и широкого внедрения многих из этих видов в антропогенный ландшафт, что по времени совпало с началом третьей промышленной революции в середине XX в. Такой подход позволяет в дальнейшем провести анализ характера, темпов и особенностей качественных изменений населения птиц различных территорий как в аспекте влияния исторических (глобальных) и региональных факторов, так и в условиях прогрессирующей сейчас синантропизации и синурбизации отдельных видов или популяций.

При разработке нами экологической структуры актуального для настоящего времени состава авифауны из всех 238 когда-либо гнездившихся на территории Беларуси видов птиц было учтено только 223 вида, которые отмечались на гнездовании после 2000 г. [14].

Таким образом, исходя из анализа существующих в литературе подходов и экологических классификаций, собственного опыта и принятия в качестве основного критерия предпочтения видом определенного типа местообитаний в гнездовой период, нами выделено 6 экологических групп птиц, или *орнитофаунистических комплексов*:

лесной – тип лесных местообитаний;

древесно-кустарниковый – тип местообитаний с фрагментированной древесной растительностью и кустарниками;

болотный – тип переувлажненных и заболоченных местообитаний;

водно-прибрежный – тип местообитаний прибрежной зоны и береговой полосы водоемов;

сухих открытых пространств – тип открытых луговых и полевых местообитаний;

синантропный – тип местообитаний населенных пунктов.

Очевидно, что типы местообитаний, положенные в основу выделения каждого из орнитокомплексов, достаточно широко различаются по своим структурным параметрам внутри каждого из них, но могут быть выбраны для гнездования видами, для которых существенное значение имеет лишь какая-то часть таких параметров. Например, для гнездования одних видов древесно-кустарникового орнитокомплекса достаточно наличия только кустарников, в то время как другие виды нуждаются в присутствии одиночных деревьев или куртин деревьев, избегая при этом сплошного лесного древостоя. Поэтому во многих случаях для обеспечения возможности более детальной экологической характеристики сообществ птиц нами введено внутреннее подразделение орнитокомплексов на кластеры. Общая структура разделения на экологические группы гнездовой авифауны Беларуси, включающей 223 вида, приведена в табл. 1.

Таблица 1. Экологическая структура современной гнездовой авифауны Беларуси

Table 1. Ecological structure of the recent breeding avifauna of Belarus

Орнитофаунистический комплекс	Кластер	Кол-во видов		Кол-во видов в составе комплекса
		всего	в составе авифауны	
Лесной	Собственно-лесной	80 (35,9 %)		54 (67,5 %)
	Мозаично-лесной			17 (21,25 %)
	Подлесочный			9 (11,25 %)
Древесно-кустарниковый	Кустарниковый	23 (10,3 %)		12 (52,2 %)
	Древесно-куртинный			11 (47,8 %)
Водно-прибрежный	Прибрежно-водный	64 (28,7 %)	223	30 (46,9 %)
	Околоводный			18 (28,1 %)
	Береговой			16 (25,0 %)
Болотный	Травяно-болотный	25 (11,2 %)		18 (72,0 %)
	Мохово-болотный			7 (28,0 %)
Сухих открытых пространств	–	12 (5,4 %)		–
Синантропный	Селитебный	19 (8,5 %)		10 (52,6 %)
	Синурбический			9 (47,4 %)

Ниже приведены структура и характеристика каждого из выделенных орнитокомплексов исходя из состава гнездовой орнитофауны в границах Республики Беларусь.

Лесной орнитофаунистический комплекс. Представителей данного комплекса объединяет то, что для гнездования они выбирают лесной ландшафт в виде обширных сплошных массивов либо мозаичных лесных территорий с небольшими прогалинами и зарастающими вырубками, участками сельхозугодий и открытых пойм. Большинство видов данного орнитокомплекса размещают гнезда на деревьях верхнего яруса, в подросте и подлеске и лишь некоторые из них – на земле под пологом леса. С учетом разных экологических предпочтений видов лесного орнитофаунистического комплекса стало возможным выделить три кластера (табл. 2).

Наибольшее число видов комплекса соответствует собственно-лесному кластеру (54 вида, 67,5 %) (табл. 2). Как следует из названия кластера, определяющим для гнездования входящих

Таблица 2. Видовое богатство гнездящихся птиц лесного орнитофаунистического комплекса
 Table 2. Breeding bird species richness of the forest ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Собственно-лесной	Тетеревятник (<i>Accipiter gentilis</i>), перепелятник (<i>Accipiter nisus</i>), рябчик (<i>Tetrastes bonasia</i>), глухарь (<i>Tetrao urogallus</i>), вальдшнеп (<i>Scolopax rusticola</i>), вяхирь (<i>Columba palumbus</i>), клинтух (<i>Columba oenas</i>), обыкновенная горлица (<i>Streptopelia turtur</i>), обыкновенная кукушка (<i>Cuculus canorus</i>), сплюшка (<i>Otus scops</i>), серая неясыть (<i>Strix aluco</i>), длиннохвостая неясыть (<i>Strix uralensis</i>), воробьиный сыч (<i>Glaucidium passerinum</i>), мохноногий сыч (<i>Aegolius funereus</i>), обыкновенный козодой (<i>Caprimulgus europaeus</i>), вертишейка (<i>Jynx torquilla</i>), седой дятел (<i>Picus canus</i>), зеленый дятел (<i>Picus viridis</i>), желна (<i>Dryocopus martius</i>), большой дятел (<i>Dendrocopos major</i>), средний дятел (<i>Dendrocopos medius</i>), малый пестрый дятел (<i>Dendrocopos minor</i>), белоспинный дятел (<i>Dendrocopos leucotos</i>), трехпалый дятел (<i>Picoides tridactylus</i>), лесной конек (<i>Anthus trivialis</i>), крапивник (<i>Troglodytes troglodytes</i>), лесная завирушка (<i>Prunella modularis</i>), зарянка (<i>Erithacus rubecula</i>), обыкновенная горихвостка (<i>Phoenicurus phoenicurus</i>), серая мухоловка (<i>Muscicapa striata</i>), малая мухоловка (<i>Ficedula parva</i>), мухоловка-белошейка (<i>Ficedula albicollis</i>), мухоловка-пеструшка (<i>Ficedula hypoleuca</i>), деряба (<i>Turdus viscivorus</i>), пеночка-трещотка (<i>Phylloscopus sibilatrix</i>), желтоголовый королек (<i>Regulus regulus</i>), красноголовый королек (<i>Regulus ignicapilla</i>), черноголовая гаичка (<i>Parus palustris</i>), буроголовая гаичка (<i>Parus montanus</i>), большая синица (<i>Parus major</i>), белая лазоревка (<i>Parus cyanus</i>), обыкновенная лазоревка (<i>Cyanistes caeruleus</i>), московка (<i>Periparus ater</i>), хохлатая синица (<i>Lophophanes cristatus</i>), обыкновенный поползень (<i>Sitta europaea</i>), обыкновенная пищуха (<i>Certhia familiaris</i>), обыкновенная иволга (<i>Oriolus oriolus</i>), обыкновенная сойка (<i>Garrulus glandarius</i>), кедровка (<i>Nucifraga caryocatactes</i>), зяблик (<i>Fringilla coelebs</i>), чиж (<i>Spinus spinus</i>), клест-еловик (<i>Loxia curvirostra</i>), обыкновенный снегирь (<i>Pyrrhula pyrrhula</i>), обыкновенный дубонос (<i>Coccothraustes coccothraustes</i>)	54
Мозаично-лесной	Черный аист (<i>Ciconia nigra</i>), черный коршун (<i>Milvus migrans</i>), красный коршун (<i>Milvus milvus</i>), орлан-белохвост (<i>Haliaeetus albicilla</i>), змеяед (<i>Circaetus gallicus</i>), обыкновенный канюк (<i>Buteo buteo</i>), обыкновенный осоед (<i>Pernis apivorus</i>), беркут (<i>Aquila chrysaetos</i>), малый подорлик (<i>Aquila pomarina</i>), большой подорлик (<i>Clanga clanga</i>), чеглок (<i>Falco subbuteo</i>), филин (<i>Bubo bubo</i>), бородастая неясыть (<i>Strix nebulosa</i>), сизоворонка (<i>Coracias garrulus</i>), лесной жаворонок (<i>Lullula arborea</i>), обыкновенный скворец (<i>Sturnus vulgaris</i>), ворон (<i>Corvus corax</i>)	17
Подлесочный	Черный дрозд (<i>Turdus merula</i>), певчий дрозд (<i>Turdus philomelos</i>), белобровик (<i>Turdus iliacus</i>), зеленая пересмешка (<i>Hippolais icterina</i>), зеленая пеночка (<i>Phylloscopus trochiloides</i>), пеночка-теньковка (<i>Phylloscopus collybita</i>), пеночка-весничка (<i>Phylloscopus trochilus</i>), черноголовая славка (<i>Sylvia atricapilla</i>), ополовник (<i>Aegithalos caudatus</i>)	9

в него видов является фактор наличия значительного массива достаточно возрастного леса. Для представителей мозаично-лесного кластера (17 видов, 21,25 %) основным является наличие больших по площади гнездовых и кормовых территорий, которые обязательно должны включать мозаику разнотипных биотопов, в том числе открытые площади (например, для малого подорлика, обыкновенного канюка), или опушек древостоев, разреженных или экотонных участков, в том числе на границах с открытыми пространствами (сизоворонка, лесной жаворонок и др.).

Виды подлесочного кластера – это птицы преимущественно нижних ярусов леса, характер и структура именно подлесочной растительности и подроста которых и определяют состав их обитателей.

Спорным может оказаться отнесение нами к лесному орнитофаунистическому комплексу обыкновенного скворца. Очевидно, что этот вид в настоящее время на территории Беларуси существует в виде двух субпопуляций – лесной и синантропной, которые отличаются между собой по ряду экологических особенностей, в частности по фенологии прилета и размножения. Несмотря на то что вид является обычным представителем населенных пунктов, в том числе и больших городов, плотность его гнездования в лесах остается также высокой (часто он входит там в число доминантов в ассамблеях гнездящихся птиц). Скворец при наличии выбора явно предпочитает экотонные участки пойменных дубовых, ясеневых и черноольховых лесов [15, 16]. К примеру, в Беловежской пуще в данных лесных формациях плотность гнездования скворца сравнительно высокая – в среднем 1,77 пары/га [17]. И хотя в последние десятилетия в связи с синурбизацией продолжается тенденция к постепенному нарастанию численности вида в на-

селенных пунктах с одновременным снижением ее в лесах [17], правильнее считать первичной и определяющей для большей части его популяции биотопическую приуроченность к мозаично-лесным местообитаниям (табл. 2).

Древесно-кустарниковый орнитофаунистический комплекс. В состав данного орнитокомплекса нами включено 23 вида (10,3 % от состава всех гнездящихся видов) (см. табл. 1, 3). Отличительной чертой для представителей комплекса является необязательность, иногда даже избегание лесных территорий как таковых в качестве места обитания. Структурно орнитокомплекс подразделяется на два кластера, виды которых отличаются требованиями к условиям гнездования. Для видов кустарникового кластера определяющим растительным компонентом биотопа, прежде всего как места для размещения гнезда, выступает кустарниковая растительность, нередко в сочетании с жесткостебельной травянистой. Для видов древесно-куртинного кластера важно присутствие куртин древесной растительности на открытых территориях. Виды комплекса тяготеют к ландшафтам, где пространства лугов перемежаются куртинами кустарников или деревьев, обычны среди зарослей в понижениях местности или вдоль малых водотоков и т. д. На освоенных территориях они предпочитают древесно-кустарниковые придорожные или снегозащитные насаждения, нередко поселяются по окраинам леса. В спорных случаях для отнесения вида к данному орнитокомплексу решающим доводом учитывалась количественная характеристика его пространственного распределения в типичных лесных и типичных древесно-кустарниковых местообитаниях. Поэтому по ряду видов необходима пояснительная информация по мотивации отнесения их именно к древесно-кустарниковому орнитокомплексу.

Таблица 3. Видовое богатство гнездящихся птиц древесно-кустарникового орнитофаунистического комплекса

Table 3. Breeding bird species richness of the arboreal-shrub ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Кустарниковый	Фазан (<i>Phasianus colchicus</i>), обыкновенный соловей (<i>Luscinia luscinia</i>), речной сверчок (<i>Locustella fluviatilis</i>), болотная камышевка (<i>Acrocephalus palustris</i>), садовая камышевка (<i>Acrocephalus dumetorum</i>), северная бормотушка (<i>Iduna caligata</i>), садовая славка (<i>Sylvia borin</i>), ястребиная славка (<i>Sylvia nisoria</i>), славка-завирушка (<i>Sylvia curruca</i>), обыкновенный жулан (<i>Lanius collurio</i>), коноплянка (<i>Linaria cannabina</i>), обыкновенная чечевица (<i>Carpodacus erythrinus</i>)	12
Древесно-куртинный	Кобчик (<i>Falco vespertinus</i>), тетерев (<i>Lyrurus tetrix</i>), полевой лунь (<i>Circus cyaneus</i>), ушастая сова (<i>Asio otus</i>), удод (<i>Upupa epops</i>), рябинник (<i>Turdus pilaris</i>), серый сорокопуд (<i>Lanius excubitor</i>), чернолобый сорокопуд (<i>Lanius minor</i>), сорока (<i>Pica pica</i>), серая ворона (<i>Corvus cornix</i>), обыкновенная зеленушка (<i>Chloris chloris</i>)	11

Один из таких видов – обыкновенный соловей. Он встречается в широком спектре биотопов с древесно-кустарниковой растительностью – от пойменных лесов до солитерных густых кустарников среди понижений рельефа открытых пространств. Помимо этого, данный вид встречается по берегам водоемов, в кладбищенских рощах, в садах и парках с густым подростом и подлеском из лиственных пород [15, 18]. Несмотря на пластичность в выборе гнездовых территорий, главенствующим фактором для данного вида выступает наличие густых кустарниковых зарослей среди понижений, располагающихся по экотонам лесов либо в виде солитерных посадок. Среди лесных формаций такие условия соловей находит лишь в пойменных дубовых, дубово-ясеневых или черноольховых насаждениях, однако здесь плотность гнездования данного вида обычно низкая и находится в пределах 0,01–0,02 пары/га [17], при самых благоприятных условиях достигая 0,5 пары/га [16]. По береговой линии водоемов и водотоков данный вид избегает гнездиться при отсутствии кустарников и высокостебельной травянистой растительности. Таким образом, требования к условиям обитания соловья в наибольшей степени соответствуют характеристикам местообитаний видов кустарникового кластера в древесно-кустарниковом орнитокомплексе.

Еще один вид, отнесенный к кустарниковому кластеру, – речной сверчок. Он избирает для обитания кустарниковые, ольховые и ивняковые заросли на увлажненных лугах, болотах, возле рек и лесных ручьев [18–20]. В то же время нами ранее отмечалось [15], что это достаточно пластичный вид, встречающийся как в лесах, так и в открытых местообитаниях, но предпочитающий опушки увлажненных лесов с густым подростом, заболоченные лесные просеки, прогалины, кустарниковые поросли по берегам рек, ручьев, прудов, стариц, влажные и суходольные луга с порослью ивы, осоковые болота с древесной и кустарниковой растительностью. В сравнении с соловьем речной сверчок в еще меньшей степени связан с древесной растительностью и определяющим биотопическим элементом для него выступают кустарниковые заросли, часто очень незначительные, но расположенные среди густого высокого разнотравья по понижениям. При гнездовании в экотонах переувлажненных лиственных лесов сверчок также придерживается кустарников, хотя плотность его гнездования в лесах, как правило, довольно низкая [16, 17].

Удод широко распространен в Евразии и населяет разнообразные ландшафты, достигая наиболее высокой численности в степных и лесостепных регионах [21]. В лесной зоне, в частности на территории Беларуси, данный вид встречается по разреженным и опушечным участкам лесов, преимущественно дубовых, а также по фрагментам старовозрастных лесных насаждений в поймах рек; селится по окраинам сельских населенных пунктов, дачных поселков, значительно реже встречается в городских садах и парках [15]. Во всех случаях в глубине лесных массивов удод не гнездится, является экотонным видом, а при выборе мест для гнездования требователен к наличию в непосредственной близости открытых пространств в виде лугов, полей и вырубков, что обусловило включение его в состав древесно-куртинного кластера древесно-кустарникового орнитокомплекса.

Гнездование еще одного достаточно эвритопного вида – рябинника – также связано преимущественно с древесной растительностью, хотя он может гнездиться и на хозпостройках, что объясняется синурбизацией его в последние десятилетия [7]. Несмотря на то что к настоящему времени значительная часть популяции рябинника в Беларуси гнездится на территории преимущественно средних, больших и крупных городов, изначально вид являлся характерным обитателем древесно-кустарниковых насаждений среди открытых пространств, экотонов лиственных и смешанных лесных формаций с открытыми пространствами, а также древесных насаждений вдоль водоемов, автомобильных дорог и железнодорожных путей [15, 18]. При этом в глубине сплошных лесных массивов рябинник на гнездовании не отмечается, что определяет его соответствие древесно-кустарниковому орнитокомплексу.

Серая ворона, как и предыдущий вид, гнездится на древесной растительности, при этом избегает селиться в глубине крупных лесных массивов, отдавая предпочтение экотонам с открытыми пространствами. До середины прошлого столетия серая ворона придерживалась небольших островных лесов, располагавшихся среди болот и лугов недалеко от населенных пунктов, а также использовала для гнездования отдельные старовозрастные деревья в поймах рек [18, 19]. Кроме того, она охотно селилась в пойменных дубравах, черноольшаниках и ивняках, среди древесно-кустарниковой растительности на склонах холмов и в балках [15]. Наблюдаемое в последние десятилетия смещение региональных группировок серой вороны на территории населенных пунктов является вторичным явлением и связано с синурбизацией данного вида в условиях Беларуси [22], а вышеуказанные данные по первичной биотопической приуроченности вида являются основанием для отнесения его к древесно-куртинному кластеру древесно-кустарникового орнитокомплекса.

В большинстве фаунистических сводок и отдельных статей гнездовые биотопы обыкновенной зеленушки представлены двумя типами – лесами и открытыми пространствами с древесно-кустарниковой растительностью. При этом зеленушка избегает обширных лесных массивов и густых кустарниковых зарослей, придерживаясь опушек хвойных и лиственных древостоев, в том числе пойменных рощ, островного мелколесья, опушек молодых, преимущественно смешанных елово-широколиственных и сосново-дубовых лесов, снегозащитных древесно-кустарниковых полос, а также садов и парков, отдавая предпочтение куртинам подрастающей лиственной порослью [15, 18–20, 23]. Сравнение количественных данных по встречаемости или плотности

гнездования в лесах и на нелесных территориях также свидетельствует о предпочтении последних. Так, на территории Беловежской пуцци наибольшая плотность гнездования вида отмечена в дубово-грабово-липовых лесах, где она достигала до 0,05 пары/га, в небольшом числе встречалась в черноольхово-ясеновом лесу (0,01 пары/га) и отсутствовала в черноольшаниках и сосняках черничных [24]. В наиболее благоприятных для данного вида пойменных лесах Беларуси данный вид отмечен лишь на одной из пяти учетных площадок, в частности в черноольшанике на Полесье [16]. В то же время во многих источниках указывается, что данный вид предпочитает гнездиться среди древесно-кустарниковых насаждений по открытым территориям, в особенности вдоль дорог, где характеризуется высокой плотностью (0,05–0,12 пар/га) [25]. Например, в Чехии на сельскохозяйственных землях с полосами древесно-кустарниковых насаждений зеленушка учтена на 65 % всех учетных площадок ($n = 107$) [26]. При этом в последнее время она стала достаточно обычна в городах, даже в центральных районах среди декоративных посадок ели в городских скверах, парках, на кладбищах, вдоль проспектов и улиц, а также среди внутривдворовой кустарниковой растительности и на приусадебных участках. В частности, в г. Минске в относительно крупных по площади древесных насаждениях плотность гнездования данного вида сравнительно высокая – от 0,16 до 0,6 пары/га [27, 28]. В то же время в скверах, парках и на кладбищах городов Польши плотность ее гнездования местами достигает 1,5 пары/га [29, 30]. Однако исходя из требуемых критериев, указанных ниже при характеристике синантропного комплекса, данный вид не может быть отнесен к синантропному комплексу. В пределах населенных пунктов зеленушка занимает все те же местообитания, что и вне их и не использует такие специфические для урболандшафта элементы окружающей среды, как постройки или сооружения. С учетом особенностей выбора мест для гнездования, которые связаны с размещением гнезд преимущественно на подросте или кустарниках на высоте до 3,5 м, зеленушка отнесена к видам древесно-кустарникового кластера древесно-кустарникового орнитокомплекса.

Болотный орнитофаунистический комплекс. Представители данного орнитокомплекса в период гнездования приурочены к болотным или влажным луговым (часто пойменным) ландшафтам. Характерной особенностью видов этой экологической группы является устройство гнезд на земле или невысоко над землей в травянистой растительности. Исключение составляет дербник, который гнездится преимущественно на деревьях, но в типичных местообитаниях на верховых болотах нередко сооружает гнездо на моховых кочках на земле. Некоторые из видов болотного орнитокомплекса могут гнездиться как на сухих открытых травянистых участках, в том числе на сельскохозяйственных полях (например, луговой лунь, желтая трясогузка, чибис), так и среди зарослей травянистой растительности на глубоководных участках водоемов (например, погоньш). Тем не менее в плане пространственной структуры популяций все причисляемые к этому орнитокомплексу виды являются типичными обитателями низинных, переходных и верховых болот, а также пойменных и сильно увлажненных лугов. В сумме таких видов насчитывается 25 (11,2 % от всех отмеченных на гнездовании видов), из которых большая часть (18) отнесена к травяно-болотному кластеру (табл. 4). Несмотря на небольшое количество видов в мохово-болотном кластере, куда нами включены обитатели верховых болот, все они являются довольно стенотопными видами и к настоящему времени в других типах местообитаний на гнездовании практически не встречаются. Некоторые из них, например дербник и белая куропатка, имеют ограниченное распространение на территории республики, поскольку являются представителями тундровой фауны и соответствующие тундровым условия находят на верховых болотах [31].

Из общего состава травяно-болотного кластера два вида – желтая трясогузка и камышевка-барсучок – могут встречаться и в других биотопах. Так, желтая трясогузка гнездится также на сельскохозяйственных полях и осушенных торфяниках, засеянных кормовыми травами, иногда на сухих сенокосах, реже на пустырях и открытых пространствах на территории населенных пунктов [15]. Тем не менее, согласно ряду основных сводок [15, 18], места обитания данного вида представлены преимущественно сырыми лугами с кустарниками и богатой травянистой растительностью, увлажненными сенокосами, низинными, переходными и верховыми болотами, в том числе и в других регионах [20]. Причем максимальной численности желтая трясогузка

Таблица 4. Видовое богатство гнездящихся птиц болотного орнитофаунистического комплекса
 Table 4. Breeding bird species richness of the marsh ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Травяно-болотный	Луговой лушь (<i>Circus pygargus</i>), коростель (<i>Crex crex</i>), серый журавль (<i>Grus grus</i>), погоньш (<i>Porzana porzana</i>), чибис (<i>Vanellus vanellus</i>), турухтан (<i>Calidris pugnax</i>), бекас (<i>Gallinago gallinago</i>), дупель (<i>Gallinago media</i>), большой веретенник (<i>Limosa limosa</i>), травник (<i>Tringa totanus</i>), болотная сова (<i>Asio flammeus</i>), желтая трясогузка (<i>Motacilla flava</i>), желтоголовая трясогузка (<i>Motacilla citreola</i>), луговой конек (<i>Anthus pratensis</i>), варакушка (<i>Luscinia svecica</i>), обыкновенный сверчок (<i>Locustella naevia</i>), камышевка-барсучок (<i>Acrocephalus schoenobaenus</i>), вертлявая камышевка (<i>Acrocephalus palustris</i>)	18
Мохово-болотный	Дербник (<i>Falco columbarius</i>), белая куропатка (<i>Lagopus lagopus</i>), золотистая ржанка (<i>Phuvalis apricaria</i>), большой кроншнеп (<i>Numenius arquata</i>), средний кроншнеп (<i>Numenius phaeopus</i>), большой улит (<i>Tringa nebularia</i>), фифи (<i>Tringa glareola</i>)	7

достигала на пойменных лугах и низинных болотах, где плотность гнездования составляла 1 пару на 3 га [32]. Очевидно, что освоение желтой трясогузкой аналогичных биотопов в культурном ландшафте и среди населенных пунктов является вторичным явлением, и, основываясь на исходных экологических особенностях вида, его целесообразнее рассматривать в составе травяно-болотного кластера болотного орнитокомплекса (табл. 4).

Камышевка-барсучок является обитателем обширных пойменных лугов, низинных и переходных болот с кустами ивы и густым травостоем, избегая лесов и густых сплошных ивняковых зарослей [15] [18]. Вместе с тем данный вид встречается также среди высокого разнотравья по берегам разнообразных водоемов, в том числе и в населенных пунктах. Однако и в таких случаях камышевка-барсучок избирает для гнездования занятые болотной растительностью значительные по площади участки, которые имеют вкрапления кустарников и внешне схожи с коренными типами местообитаний вида, что свидетельствует в пользу отнесения его к болотному орнитокомплексу (табл. 4).

Еще один вид – большой кроншнеп. Он обитает на обширных низинных и верховых болотах, а также на пойменных лугах, преимущественно на территории Белорусского Полесья [18]. При этом вид находит благоприятные места для гнездования и на вторичных ландшафтах – сельскохозяйственных полях или пустошах, примыкающих к водоемам [20]. Однако в последние десятилетия его численность сократилась, и к настоящему времени большая часть популяции данного вида осталась на гнездовании лишь в первичных местообитаниях – на открытых или поросших сосной верховых сфагновых болотах, что обосновывает отнесение его к мохово-болотному кластеру [15].

Водно-прибрежный орнитофаунистический комплекс. Представителей водно-прибрежного орнитофаунистического комплекса объединяет приверженность устраивать гнезда в непосредственной близости от водоемов и водотоков различного типа либо прямо на воде или на растительности над ее поверхностью. Помимо этого, почти все виды данного орнитокомплекса трофически связаны с водоемами. Комплекс объединяет 64 вида птиц (28,7 % от всех гнездящихся в Беларуси), которые подразделены на три кластера (табл. 5) по топическим условиям размещения гнезд. Виды прибрежно-водного кластера гнездятся непосредственно на водоемах/водотоках и устраивают гнезда в зоне прибрежной кустарниково-травянистой растительности. Представители берегового кластера размещают гнезда непосредственно на земле у береговой линии, очень редко удаляясь на некоторое расстояние от водоема или водотока. В свою очередь, виды околородного кластера иногда могут гнездиться на значительном удалении от водоемов, однако трофически сохраняют с ними связь.

Спорным представляется определение экологического статуса береговой ласточки, которая для гнездования нуждается в высоких обрывах, а в гнездовой период трофически привязана к обширным открытым территориям, главным образом в виде водоемов и широких пойм. При этом вид использует не только береговые обрывы на реках, озерах, рыбноводных прудах и т. д., но

и их антропогенные аналоги – отвесные края карьеров, ям, в том числе и в населенных пунктах [15, 18–20]. Для большинства известных на территории нашей страны крупных поселений береговой ласточки вторым ключевым фактором (первый – наличие отвесного обрыва) является близость обширного водоема. Сочетание этих двух факторов обусловило отнесение данного вида к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса (табл. 5).

В пояснении нуждается и отнесение к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса белой трясогузки, которая в настоящее время является типичным обитателем населенных пунктов, в том числе и городских, гнездясь среди разнотипной жилой застройки [23, 30]. В то же время часть популяции по-прежнему встречается среди первичных для данного вида местообитаний, представленных береговой линией разнообразных водоемов и водотоков, отдавая при этом предпочтение свободным от густой древесно-кустарниковой растительности открытым участкам. Ранее среди биотопов белой трясогузки указывались низинные и верховые болота [18], а также сухие луга [15]. Эволюционно исходными кормовыми угодьями вида, очевидно, были омываемые волнами открытые участки береговой полосы водоемов, обширные песчаные или каменистые косы, а также зоны отлива морей. В антропогенном ландшафте их аналогами стали выбитые скотом пустоши вблизи водоемов, большие заасфальтированные территории промышленных зон и городов с долго не пересыхающими лужами или техническими водоемами и т. д. Эти особенности экологии вида позволяют отнести белую трясогузку к береговому кластеру водно-прибрежного орнитокомплекса (табл. 5), хотя, несомненно, хозяйственная деятельность человека создает благоприятные условия для обитания и расселения данного вида [20], что впоследствии может привести к существенному смещению популяций в селитебный ландшафт.

Орнитофаунистический комплекс сухих открытых пространств. Виды птиц, предпочитающие сухие открытые местообитания, представленные остепненными, пустошными участками лугов, сельскохозяйственными полями, а также различного рода пустырями, карьерами, песчаными дюнами, являются самой немногочисленной группой птиц в фауне Беларуси (табл. 6). Некоторые представители орнитокомплекса сухих открытых пространств оказываются топически достаточно пластичными видами, способными гнездиться в разнообразных биотопах, однако их характеризует стремление избегать мест с влажными почвами и соответствующей богатой растительностью. Поэтому при обитании на низинных территориях для гнездования птицы все равно выбирают самые сухие возвышенные места. К примеру, полевой жаворонок, садовая и обыкновенная овсянки иногда поселяются на разнотравных лугах в поймах рек, но при этом гнезда устраивают на возвышенных, не затопляемых водой участках.

Таблица 6. Видовое богатство гнездящихся птиц сухих открытых пространств орнитофаунистического комплекса

Table 6. Breeding bird species richness of the ornithofaunistic complex of dry open spaces

Виды	Всего видов
Серая куропатка (<i>Perdix perdix</i>), перепел (<i>Coturnix coturnix</i>), золотистая шурка (<i>Merops apiaster</i>), полевой жаворонок (<i>Alauda arvensis</i>), полевой конек (<i>Anthus campestris</i>), луговой чекан (<i>Saxicola rubetra</i>), черноголовый чекан (<i>Saxicola torquata</i>), обыкновенная каменка (<i>Oenanthe oenanthe</i>), серая славка (<i>Sylvia communis</i>), обыкновенная овсянка (<i>Emberiza citrinella</i>), садовая овсянка (<i>Emberiza hortulana</i>), просянка (<i>Miliaria calandra</i>)	12

Синантропный орнитофаунистический комплекс. В состав данного комплекса нами включено 19 видов птиц (табл. 7), гнездование которых приурочено, как правило, к разнотипным местообитаниям в границах населенных пунктов, вне которых данные виды на гнездовании не встречаются либо такие случаи очень редки. Виды синантропного орнитофаунистического комплекса, первоначально адаптированные к тем или иным элементам или условиям природных местообитаний, впоследствии нашли в населенных пунктах более выгодные для себя условия. Причем для большинства видов данного комплекса такого рода смена природных местообита-

ний позволила расширить свой ареал, в том числе и на территории, где исходно характерные для этих видов природные условия отсутствовали. Примерами таких видов являются городская ласточка и домовый сыч, которые первоначально были обитателями гористой или опустыненной местности. С другой стороны, несмотря на то что территории современных населенных пунктов, в особенности крупных городов, включают в себя достаточный спектр практически мало измененных природных местообитаний, которые вполне могут быть заселены характерными для них видами птиц, такие виды не могут быть отнесены к синантропным.

Учитывая изложенное выше, нами приняты три основных критерия, каждый из которых сам по себе достаточен для отнесения вида к категории синантропов: 1) вид, как правило, не встречается на гнездовании вне населенных пунктов; 2) вид использует для жизнеобеспечения (гнездования, питания) предпочтительно элементы или объекты антропогенного происхождения; 3) в местообитаниях на селитебных территориях вид достигает наибольшей встречаемости, или плотности популяции, по сравнению с естественными местообитаниями.

Особенности биологии и связанное с ней пространственное распределение видов синантропного орнитокомплекса позволило разделить их на два кластера: селитебный и синурбический. Абсолютно большая часть популяций видов последнего кластера гнездится исключительно на урбанизированных территориях, в отличие от видов селитебного кластера, которые могут встречаться на гнездовании и в сельских населенных пунктах.

Таблица 7. Видовое богатство гнездящихся птиц синантропного орнитофаунистического комплекса
Table 7. Breeding bird species richness of the synanthropic ornithofaunistic complex

Кластер	Виды	Всего видов
Селитебный	Белый аист (<i>Ciconia ciconia</i>), сипуха (<i>Tyto alba</i>), домовый сыч (<i>Athene noctua</i>), сирийский дятел (<i>Dendrocopos syriacus</i>), хохлатый жаворонок (<i>Galerida cristata</i>), деревенская ласточка (<i>Hirundo rustica</i>), короткопалая пищуха (<i>Certhia brachydactyla</i>), грач (<i>Corvus frugilegus</i>), домовый воробей (<i>Passer domesticus</i>), полевой воробей (<i>Passer montanus</i>)	10
Синурбический	Обыкновенная пустельга (<i>Falco tinnunculus</i>), сизый голубь (<i>Columba livia</i>), кольчатая горлица (<i>Streptopelia decaocto</i>), черный стриж (<i>Apus apus</i>), городская ласточка (<i>Delichon urbica</i>), горихвостка-чернушка (<i>Phoenicurus ochruros</i>), галка (<i>Corvus monedula</i>), канареечный вьюрок (<i>Serinus serinus</i>), черноголовый щегол (<i>Carduelis carduelis</i>)	9

Пояснения требует придание хохлатому жаворонку экологического статуса синантропного вида. Учитывая особенности биологии этого вида, он является обитателем открытых пространств с редкой низкорослой растительностью на песчаных почвах. В начале прошлого столетия он находил подходящие местообитания среди сельскохозяйственных полей и пустырей недалеко от населенных пунктов, регулярно смещаясь вне сезона размножения к поселениям человека [1]. В более поздних источниках [15, 18] отмечается, что данный вид гнездится заметно чаще в самих населенных пунктах – на пустырях, среди развалин строений, на окраинах новостроек, которые в большей мере соответствовали его биологическим требованиям при выборе мест для гнездования. В последние десятилетия при заметном сокращении общей численности наблюдалась тенденция к переходу хохлатого жаворонка в населенные пункты, и к настоящему времени абсолютно большая часть популяции (если не вся) гнездится на такого рода территориях. Постепенное и близкое к критическому сокращение численности данного вида в Европе сопровождалось полным исчезновением его из сельских населенных пунктов и сохранением популяции лишь по окраинам больших городов с участками новой застройки [33]. Эта особенность исходно полупустынного вида, закрепившаяся в популяциях на территории лесной зоны, стала основанием для отнесения хохлатого жаворонка к селитебному кластеру синантропного орнитокомплекса (табл. 7).

Заключение. Таким образом, представленные нами 6 орнитофаунистических комплексов – лесной, древесно-кустарниковый, болотный, водно-прибрежный, сухих открытых пространств и синантропный – включают 223 вида птиц, отмечаемых на гнездовании в Беларуси с начала

XXI в. Состав этих комплексов отражает, хотя и в достаточно генерализованной форме, экологическую структуру орнитофауны на территории страны. А подразделение 5 из 6 комплексов на более мелкие группы (кластеры) дает возможность более конкретизированно и детально характеризовать структуру сообществ птиц при анализе их видового состава.

Из всей совокупности относимых к гнездящимся видам птиц Беларуси лесной комплекс представлен наибольшим многообразием – 80 видами, или 35,8 % от их общего числа. Это обусловлено не только повышенной экологической емкостью и яркостью жизни в лесных местообитаниях, но и значительной долей лесов, занимающих более 40 % территории страны. Вместе с представителями древесно-кустарникового комплекса 46,2 % видов всей гнездовой авифауны предпочитают местообитания, образованные древесной растительностью.

Несмотря на широкомасштабное осушение в середине прошлого столетия переувлажненных территорий, прежде всего торфяных болот, и благодаря наличию широкой сети рек, ручьев и озер в Беларуси сохранилось разнообразие местообитаний, связанных с водой. В этой связи, очевидно, показатель видового богатства водно-прибрежного орнитокомплекса – второй по величине после лесного комплекса. А совместно с болотным орнитокомплексом представители гидрофильной авифауны составляют 39,9 % от всего видового состава гнездящихся птиц нашей страны.

Таким образом, если вывести генерализованную экологическую характеристику гнездовой авифауны Беларуси, то она на более чем 85,0 % состоит из видов лесных и водно-болотных местообитаний, а на долю синантропного орнитофаунистического комплекса приходится всего 8,5 % от всех видов.

Список использованных источников

1. Шнитников, В. Н. Птицы Минской губернии / В. Н. Шнитников // Материалы к познанию фауны и флоры Российской империи. Отд. зоол. – 1913. – Вып. 12. – С. 1–475.
2. Кашкаров, Д. Н. Курс зоологии позвоночных животных / Д. Н. Кашкаров, В. В. Станчинский. – Изд. 2-е. – М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1940. – 1025 с.
3. Шульпин, Л. М. Экологический очерк орнитофауны Мало-Алма-Атинского Государственного заповедника (по наблюдениям в августе–сентябре 1932 г. и в мае 1933 г.) / Л. М. Шульпин // Тр. Алма-Атинск. гос. заповедника. – 1939. – Вып. 1. – С. 1–150.
4. Познанин, Л. П. Основные экологические типы птиц / Л. П. Познанин // Докл. АН СССР. Нов. сер. – 1950. – Т. 75, № 1. – С. 137–140.
5. Сазонов, С. В. Орнитофауна тайги Восточной Фенноскандии: исторические и зонально-ландшафтные факторы формирования / С. В. Сазонов. – М.: Наука, 2004. – 391 с.
6. Демянчик, В. В. Синантропный экологический комплекс и структура населения позвоночных на селитебных территориях Белорусского Полесья / В. В. Демянчик, М. Е. Никифоров // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2017. – Т. 62, № 3. – С. 7–17.
7. Сахвон, В. В. Особенности формирования структуры населения птиц города Минска во временном аспекте / В. В. Сахвон, М. Е. Никифоров // Вес. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2021. – Т. 66, № 4. – С. 412–425.
8. Познанин, Л. П. Экологические аспекты эволюции птиц / О. П. Познанин. – М.: Наука, 1978. – 151 с.
9. Partecke, J. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? / J. Partecke, T. Van't Hof, E. Gwinner // Proc. Royal Soc. B. – 2004. – Vol. 271, N 1552. – P. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
10. Partecke, J. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? / J. Partecke, E. Gwinner, S. Bensch // J. Ornithol. – 2006. – Vol. 147, N 4. – P. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
11. Sakhvon, V. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus / V. Sakhvon, L. Kõvér // Landscape Urban Planning. – 2020. – Vol. 201. – Art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
12. Резанов, А. Г. Оценка трофических жизненных форм у птиц методами кластерного и факторного анализа / А. Г. Резанов, А. А. Резанов // Тр. Мензбиров. орнитол. о-ва. – 2011. – Т. 1. – С. 241–255.
13. Корепов, М. В. Гнездовая фауна и население птиц центральной части Приволжской возвышенности: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / М. В. Корепов; Ульянов. гос. пед. ун-т. – Ульяновск, 2012. – 24 с.
14. Никифоров, М. Е. Региональные списки видов птиц и иммиграционный орнитофауногенез / М. Е. Никифоров, И. Э. Самусенко // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: сб. ст. XI Зоол. междунар. науч.-практ. конф., приуроч. к 10-летию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам», Беларусь, Минск, 1–3 нояб. 2017 г. / редкол.: О. И. Бородин (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2017. – Т. 1. – С. 275–293.
15. Никифоров, М. Е. Птицы Белоруссии: справочник-определитель гнезд и яиц / М. Е. Никифоров, Б. В. Яминский, Л. П. Шкляр. – Минск: Вышэйш. шк., 1989. – 479 с.
16. Sakhvon, V. V. Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus) / V. V. Sakhvon // Бранта : сб. науч. тр. Азово-черноморск. орнитол. станции / Мелитоп. гос. пед. ун-т, Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена; редкол.: И. И. Черничко [и др.]. – Мелитополь; Симферополь, 2009. – Вып. 12. – С. 29–39.

17. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) / T. Wesołowski [et al.] // *Acta Ornithologica*. – 2015. – Vol. 50, N 1. – P. 95–120. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.1.010>
18. Федюшин, А. В. Птицы Белоруссии / А. В. Федюшин, М. С. Долбик. – Минск: Наука и техника, 1967. – 520 с.
19. Птицы Советского Союза: в 6 т. / под общ. ред. Г. П. Дементьева, Н. А. Гладкова. – М.: Совет. наука, 1954. – Т. 6. – 792 с.
20. Мальчевский, А. С. Птицы Ленинградской области и сопредельных территорий. История, биология, охрана: в 2 т. / А. С. Мальчевский, Ю. Б. Пукинский. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. – Т. 2: Певчие птицы. – 504 с.
21. Птицы России и сопредельных регионов: Совообразные, Козодоеобразные, Стрижеобразные, Ракшеобразные, Удодообразные, Дятлообразные / В. Т. Бутъев [и др.]. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005. – 487 с.
22. Сахвон, В. В. История формирования и особенности пространственного распределения синурбизированной популяции серой вороны (*Corvus cornix*) в г. Минске (Беларусь) / В. В. Сахвон // *Вестн. ВДУ*. – 2018. – № 1. – С. 26–30.
23. Атлас гнездящихся птиц города Воронежа / А. Д. Нумеров [и др.]. – Воронеж: Науч. книга, 2013. – 360 с.
24. Breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of XXth century / T. Wesołowski [et al.] // *Acta Ornithologica*. – 2002. – Vol. 37, N 1. – P. 27–45. <https://doi.org/10.3161/068.037.0105>
25. Yrjölä, R. A. The impact of road construction on a community of farmland birds / R. A. Yrjölä, J. Santaharju // *Annales Zoologici Fennici*. – 2015. – Vol. 52, N 1–2. – P. 33–44. <https://doi.org/10.5735/086.052.0203>
26. Hanzelka, J. Patterns in long-term changes of farmland bird populations in areas differing by agricultural management within an Eastern European country / J. Hanzelka, T. Telenský, J. Reif // *Bird Study*. – 2015. – Vol. 62, N 3. – P. 315–330. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1048423>
27. Сахвон, В. В. Многолетняя динамика населения гнездящихся птиц на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (Минск) / В. В. Сахвон, В. Ч. Домбровский // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2018. – № 3. – С. 48–54.
28. Сахвон, В. В. Межгодовая динамика видового разнообразия птиц Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Минск) / В. В. Сахвон, К. А. Федоринчик // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2020. – № 2. – С. 66–74.
29. Tomiałojć, L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators / L. Tomiałojć // *Ornis Polonica*. – 2011. – Vol. 52, N 1. – P. 1–25.
30. Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat / L. Tomiałojć [et al.]. – Wrocław: РТПР “pro Natura”, 2020. – 480 p.
31. Никифоров, М. Е. Формирование и структура орнитофауны Беларуси / М. Е. Никифоров. – Минск: Белорус. наука, 2008. – 297 с.
32. Дучиц, В. Н. К изучению орнитофауны верховых и низинных болот Белорусской ССР / В. Н. Дучиц // *Экология и миграции птиц Прибалтики: тр. IV Прибалт. орнитол. конф., Рига, июль–авг. 1969 г. / редкол.: З. Д. Спурис (отв. ред.) [и др.]. – Рига, 1961. – С. 317–322.*
33. Šimová, P. Refugial role of urbanized areas and colonization potential for declining Crested Lark (*Galerida cristata*) populations in the Czech Republic, Central Europe / P. Šimová, K. Štátný, M. Šálek // *J. fur Ornithol.* – 2015. – Vol. 156, N 4. – P. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1203-8>

References

1. Shnitnikov V. N. Birds of Minsk Province. *Materialy k poznaniyu fauny i flory Rossiiskoi imperii. Otdel zoologičeskii* [Materials to the knowledge of the fauna and flora of the Russian Empire. Department of Zoology], 1913, iss. 12, pp. 1–475 (in Russian).
2. Kashkarov D. N., Stanchinskii V. V. *Course of zoology of vertebrates. 2nd ed.* Moscow, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1940. 1025 p. (in Russian).
3. Shul'pin L. M. Ecological sketch of the avifauna of the Malo-Alma-Ata State Reserve (based on observations in August–September 1932 and May 1933). *Trudy Alma-Atinskogo gosudarstvennogo zapovednika* [Proceedings of the Alma-Ata State Reserve], 1939, vol. 1, pp. 1–150 (in Russian).
4. Poznanin L. P. Main ecological types of birds. *Doklady Akademii nauk SSSR. Novaya seriya* [Proceedings of the Academy of Science of USSR. New series], 1950, vol. 75, no. 1, pp. 137–140 (in Russian).
5. Sazonov S. V. *Avifauna of the taiga of Eastern Fennoscandia: historical and zonal-landscape factors of formation.* Moscow, Nauka Publ., 2004. 391 p. (in Russian).
6. Demyanchik V. V., Nikiforov M. E. Synanthropic ecological complex and structure of the population of vertebrate animals of residential territories of Belarusian Polesie. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, vol. 62, no. 3, pp. 7–17 (in Russian).
7. Sakhvon V. V., Nikiforov M. E. Features of the avifauna formation in Minsk in the time aspect. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 4, pp. 412–425 (in Russian).
8. Poznanin L. P. *Ecological aspects of bird evolution.* Moscow, Nauka Publ., 1978. 151 p. (in Russian).
9. Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 2004, vol. 271, no. 1552, pp. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
10. Partecke J., Gwinner E., Bensch S. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal of Ornithology*, 2006, vol. 147, no. 4, pp. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
11. Sakhvon V., Kövér L. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus. *Landscape and Urban Planning*, 2020, vol. 201, art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
12. Rezanov A. G., Rezanov A. A. Assessment of trophic life forms in birds using cluster and factor analysis methods. *Trudy Menzbeerskogo ornitologičeskogo obshchestva* [Proceedings of the Menzbeer ornithological society], 2011, no. 1, pp. 241–255 (in Russian).
13. Korepov M. V. *Nesting fauna and bird population of the central part of the Volga Upland.* Abstract of Ph. D. thesis. Ulyanovsk, 2012. 24 p. (in Russian).
14. Nikiforov M. E., Samusenko I. E. Regional lists of bird species and immigration ornithofaunogenesis. *Aktual'nye problemy zoologičeskoi nauki v Belarusi: sbornik statei XI Zoologičeskoi mezhdunarodnoi nauchno-praktičeskoi konferentsii, posvyashchennoi*

desyatiletyu so dnya osnovaniya Gosudarstvennogo nauchno-proizvodstvennogo ob'edineniya "Nauchno-prakticheskii tsentr Natsional'noi akademii nauk Belarusi po Bioresursam" (Minsk, 1–3 noyabrya 2017 goda). Chast' I [Current problems of zoological science in Belarus: a collection of articles of the XI Zoological international scientific and practical conference dedicated to the tenth anniversary of the founding of the State Research and Production Association "Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources" (Minsk, November 1–3, 2017). Pt. 1]. Minsk, 2017, pp. 275–293 (in Russian).

15. Nikiforov M. E., Yaminskii B. V., Shklyarov L. P. *Birds of Belarus: guide to nests and eggs*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1989. 479 p. (in Russian).

16. Sakhvon V. V. Composition and diversity of passerine bird assemblages in the floodplain deciduous forests during the breeding season (Belarus). *Branta: sbornik nauchnykh trudov Azovo-Chernomorskoj ornitologicheskoi stantsii* [Branta: collection of scientific works of the Azov-Black Sea ornithological station]. Melitopol, Simferopol, 2009, iss. 12, pp. 29–39.

17. Wesolowski T., Czeszczewik D., Hebda G., Maziarz M., Mitrus C., Rowiński P. 40 years of breeding bird community dynamics in a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland). *Acta Ornithologica*, 2015, vol. 50, no. 1, pp. 95–120. <https://doi.org/10.3161/00016454AO2015.50.1.010>

18. Fedyushin A. V., Dolbik M. S. *Birds of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1967. 520 p. (in Russian).

19. Dement'ev G. P., Gladkov N. A. (eds). *Birds of the Soviet Union. Vol. 6*. Moscow, Sovetskaya nauka Publ., 1954. 792 p. (in Russian).

20. Mal'chevskii A. S., Pukinskii Yu. B. *Birds of the Leningrad region and adjacent territories. History, biology, conservation. Vol. 2. Songbirds*. Leningrad, Leningrad University Publishing House, 1983. 504 p. (in Russian).

21. But'ev V. T., Zubkov N. I., Ivanchev V. P., Koblik E. A., Kovshar' A. F., Kotyukov Yu. V. [et al.]. *Birds of Russia and adjacent regions: Owls, Nighthjars, Swifts, Coraciiformes, Hoopopiformes, Woodpeckers*. Moscow, Partnership of Scientific Publications KMK, 2005. 487 p. (in Russian).

22. Sakhvon V. V. Development and distribution of synurbic population of Hooded Crow (*Corvus cornix*) in Minsk (Belarus). *Vesnik Vitebskaga dzырzhaunaga universiteta* [Newsletter of the Vitebsk State University], 2018, no. 1, pp. 26–30 (in Russian).

23. Numerov A. D., Vengerov P. D., Kiselev O. G., Boriskin D. A., Vetrov E. V., Kireev A. V., Smirnov S. V., Sokolov A. Yu., Uspenskii K. V., Shilov K. A., Yakovlev Yu. V. *Atlas of breeding birds of the city of Voronezh*. Voronezh, Nauchnaya kniga Publ., 2013. 360 p. (in Russian).

24. Wesolowski T., Tomiałojć L., Mitrus C., Rowiński P., Czeszczewik D. The breeding bird community of a primeval temperate forest (Białowieża National Park, Poland) at the end of the 20th century. *Acta Ornithologica*, 2002, vol. 37, no. 1, pp. 27–45. <https://doi.org/10.3161/068.037.0105>

25. Yrjölä R. A., Santaharju J. The impact of road construction on a community of farmland birds. *Annales Zoologici Fennici*, 2015, vol. 52, no. 1–2, pp. 33–44. <https://doi.org/10.5735/086.052.0203>

26. Hanzelka J., Telenský T., Reif J. Patterns in long-term changes of farmland bird populations in areas differing by agricultural management within an Eastern European country. *Bird Study*, 2015, vol. 62, no. 3, pp. 315–330. <https://doi.org/10.1080/00063657.2015.1048423>

27. Sakhvon V. V., Dombrovskii V. Ch. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the republican natural monument "Dubrava" (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 48–54 (in Russian).

28. Sakhvon V. V., Fedorinchik K. A. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2020, no. 2, pp. 66–74 (in Russian).

29. Tomiałojć L. Changes in breeding bird communities of two urban parks in Wrocław across 40 years (1970–2010): before and after colonization by important predators. *Ornis Polonica*, 2011, vol. 52, no. 1, pp. 1–25.

30. Tomiałojć L., Orłowski G., Czapulak A., Jakubiec Z. *Ptaki Wrocławia w okresie 200 lat*. Wrocław, PTPP "pro Natura", 2020. 480 p.

31. Nikiforov M. E. *Formation and structure of the avifauna of Belarus*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2008. 297 p. (in Russian).

32. Duchitz V. N. To the study of the avifauna of high and lowland swamps of the Byelorussian SSR. *Ekologiya i migratsii ptits Pribaltiki: trudy IV Pribaltiiskoi ornitologicheskoi konferentsii, Riga, iyul'–avgust 1969 goda* [Ecology and migrations of Baltic birds: proceedings of the IV Baltic ornithological conference, Riga, July–August, 1969]. Riga, 1961, pp. 317–322 (in Russian).

33. Šimová P., Št'astný K., Šálek M. Refugial role of urbanized areas and colonization potential for declining Crested Lark (*Galerida cristata*) populations in the Czech Republic, Central Europe. *Journal fur Ornithology*, 2015, vol. 156, no. 4, pp. 915–921. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1203-8>

Информация об авторах

Никифоров Михаил Ефимович – академик, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikif@tut.by

Сахвон Виталий Валерьевич – канд. биол. наук, доцент, заместитель декана. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com

Information about the authors

Michail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikif@tut.by

Vital V. Sakhvon – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Dean. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 592:502.4(476)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-110-119>

Поступила в редакцию 15.03.2023
Received 15.03.2023

В. М. Байчоров, М. Д. Мороз, Ю. Г. Гигиняк, И. Ю. Гигиняк

Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

ВОДНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ ВОДОТОКОВ РЕСПУБЛИКАНСКОГО ЛАНДШАФТНОГО ЗАКАЗНИКА «НАЛИБОКСКИЙ» (БЕЛАРУСЬ)

Аннотация. По результатам исследования водотоков Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» выявлено 134 низших определяемых таксона (НОТ), относящихся к трем типам беспозвоночных животных: Mollusca – 25, Annelida – 8, Arthropoda – 101 НОТ. До вида было определено 106 таксономических элементов, из которых 68 оказались новыми для водоемов заказника. В каждом водотоке коллектировалось от 18 до 54 НОТ (в среднем – 31,9). Численность водных беспозвоночных животных в изученных водотоках колебалась в пределах от 18 до 776 экз. (в среднем – 234,6 экз.). Среди коллектированных водных беспозвоночных животных выявлены охраняемые виды стрекоз *Brachytron pratense* (Müller, 1764), а также слабоизученный в Беларуси вид *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825. Из обнаруженных в водотоках Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» гидробионтов включенными в красные списки ряда стран Европы оказались 23 вида.

Таким образом, фауна изученных животных в водотоках заказника «Налибокский» относительно богата и представлена редкими и охраняемыми не только в Беларуси, но и в Европе видами животных.

Ключевые слова: водные беспозвоночные, фауна, редкие и охраняемые виды, заказник

Для цитирования: Водные беспозвоночные водотоков Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» (Беларусь) / В. М. Байчоров [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 110–119. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-110-119>

Vladimir M. Baitchorov, Michail D. Moroz, Yuri G. Hihiniak, Irina Ju. Giginyak

*Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources,
Minsk, Republic of Belarus*

AQUATIC INVERTEBRATES OF WATERCOURSES OF THE REPUBLICAN LANDSCAPE RESERVE “NALIBOKSKY” (BELARUS)

Abstract. Studies of watercourses of the Republican landscape reserve “Naliboksky” have revealed 134 lower defined taxa (LDTs) belonging to 3 types of invertebrates: Mollusca – 25, Annelida – 8, Arthropoda – 101 LDTs. A total of 106 taxonomic elements were identified to the species, of which 68 were new to the water bodies of the reserve. From 18 to 54 LDTs were collected in each watercourse. The average number of identified LTDs in the watercourse was 31.9 LTDs. The number of aquatic invertebrates in the studied watercourses varied from 18 to 776 specimens, the average value of this indicator was 234.6 specimens. Among the collected aquatic invertebrates, a protected species were identified – *Brachytron pratense* (Müller, 1764), as well as a poorly studied species in Belarus *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825. Among the identified hydrobionts in the watercourses of the landscape reserve “Naliboksky”, 23 species are included in the Red Lists of a number of European countries.

Thus, the fauna of the studied animals in the watercourses of the Republican landscape reserve “Naliboksky” is relatively rich and represented by rare and protected animal species in Belarus and Europe.

Keywords: aquatic invertebrates, fauna, rare and protected species, reserve

For citation: Baitchorov V. M., Moroz M. D., Hihiniak Yu. G., Giginyak I. Yu. Aquatic invertebrates of watercourses of the Republican landscape reserve “Naliboksky” (Belarus). *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 110–119 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-110-119>

Введение. Реки и каналы являются важными элементами природных экосистем. Тем не менее необходимо признать, что данных о видовом составе и численности водных беспозвоночных животных, обитающих в водоемах Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский», недостаточно или они фрагментарны [1], что и определило цель наших исследований.

Республиканский заказник «Налибокский» располагается на территории четырех административных районов: Воложинского и Столбцовского (Минская область), а также Ивьевского и Новогрудского (Гродненская область) районов. Территория заказника представлена в основном

компактным лесным массивом, несколько вытянутым в направлении с севера на юг. С севера на юг протяженность территории составляет 38 км, с запада на восток – от 12 до 33 км. Площадь заказника – 86,892 тыс. га. Ландшафтная структура характеризуется высоким разнообразием, отличается доминированием водно-ледниковых, озерно-аллювиальных ландшафтов со значительным участием холмисто-моренно-эрозионных и моренно-зандровых, а также более редких – вторично-моренных, пойменных, озерно-болотных ландшафтов. Водные экосистемы заказника представлены участками рек Неман, Западная Березина, более 30 малыми реками и ручьями общей протяженностью более 350 км, оз. Кромань, системой искусственных Сябрыньских озер, старичными озерами в долинах рек Западная Березина, Неман и Исloch, небольшими прудами в верховьях малых рек. Лесомелиоративная сеть имеет общую протяженность 993 км, из них 158 км – магистральные каналы. Водные местообитания претерпели наиболее существенные изменения. Так, у 72,4 % рек русла водотоков изменились значительно (спрямлено более 30 % длины русла), 45,6 % рек спрямлены и канализованы полностью. В соответствии с геоботаническим районированием заказник расположен в пределах Налибокского района Неманско-Предполесского округа подзоны грабово-дубово-темнохвойных лесов. В заказнике доминируют лесные сообщества, составляя 89,5 % от его площади. Из них: сосновые – 48,6 %, еловые – 11,0, черноольховые – 16,3 %. Среди болот, занимающих 14,4 % площади, доминируют низинные. Бывшие торфоразработки находятся в стадии естественного заболачивания [2].

Материалы и методы исследования. Сборы и наблюдения, послужившие материалом для данного сообщения, были проведены в июне 2022 г. Взятие проб осуществлялось при помощи стандартного гидробиологического сачка (25×25 см, 500 μm) методом траления на глубине до 1,0 м. Для получения репрезентативных данных на каменистых грунтах и в местах развития макрофитов производились выемка камней и коряг и их последующий осмотр с целью сбора выявленных животных. Полученный материал фиксировали 70%-ным раствором этилового спирта.

При описании таксономического богатства макрозообентоса использовали термин НОТ – низший определяемый таксон [3].

Всего изучено 10 створов на водотоках: 1 – р. Исloch, населенный пункт (н. п.) Яцково (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N54.013701°, E26.606329°; 2 – р. Уса, н. п. Петриловичи (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N54.831433°, E26.287144°; 3 – р. Излеть, н. п. Козики (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N53.879901°, E26.459645°; 4 – р. Каменка, н. п. Козлики (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N53.900887°, E26.474405°; 5 – р. Сивичанка, н. п. Козлики (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N53.924215°, E26.426237°; 6 – р. Волка, н. п. Козлики (Воложинский р-н, Минская обл.), координаты: N53.933253°, E26.420855°; 7 – р. Исloch, н. п. Ягодени (Ивьевский р-н, Гродненская обл.), координаты: N53.915062°, E26.218035°; 8 – р. Волка, н. п. Петухово (Ивьевский р-н, Гродненская обл.), координаты: N53.898126°, E26.208730°; 9 – Шубино-Неманский канал, н. п. Клетиче (Столбцовский р-н, Минская обл.), координаты: N53.838392°, E26.337827°; 10 – р. Каменка, н. п. Клетиче (Столбцовский р-н, Минская обл.), координаты: N53.802192°, E26.340319°.

За время исследований было собрано и идентифицировано 2346 экз. водных беспозвоночных, находящихся на личиночной и имагинальной стадиях развития.

Результаты и их обсуждение. Исследования позволили выявить 134 НОТ, относящихся к трем типам водных беспозвоночных животных: Mollusca – 25, Annelida – 8, Arthropoda – 101 НОТ (см. таблицу).

До вида было идентифицировано 106 таксономических элементов, из которых 68 (50,75 % от выявленных) оказались новыми для водоемов заказника «Налибокский» [1].

Наибольшее количество НОТ было зарегистрировано в р. Исloch, н. п. Ягодени (Ивьевский р-н) – 54 экз. (40,29 % от всех идентифицированных животных), наименьшее – в р. Каменка, н. п. Козлики (Воложинский р-н) – 18 (13,43 %) экз. Среднее количество выявленных НОТ в изученных водотоках заказника составило 31,9.

Наибольшая численность водных беспозвоночных оказалась в р. Исloch, н. п. Ягодени (Ивьевский р-н) – 776 экз. (33,08 % от всех коллектированных водных беспозвоночных), наименьшая – в р. Каменка, н. п. Козлики (Воложинский р-н, Минская обл.) – 18 (2,98 %) экз. Средняя численность беспозвоночных в изученных водотоках заказника составила 234,6 экз.

Среди выявленных водных беспозвоночных животных были коллектированы охраняемый вид стрекоза *Brachytron pratense* (Müller, 1764), а также слабоизученный в Беларуси вид *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825.

Brachytron pratense (Müller, 1764) имеет III категорию национальной природоохранной значимости [4], включен в красные списки Чехии [5] и Норвегии [6], охраняется в России (Московская обл.). Вид обитает в Южной и Средней Европе, на Кавказе, Южном Урале, в Передней Азии. Личинки предпочитают мезотрофные или эвтрофные водоемы с крупными остатками растительного детрита на дне или поросшие тростником и камышом небольшие озера (особенно старичные), низинные болота и слаботекущие водотоки [7, 8]. *Материал*: 1. – р. Сивичанка (н. п. Козлики, Воложинский р-н), 15.06.2022 – 1 личинка.

Gomphus flavipes Charpentier, 1825 является слабоизученным видом, требующим внимания, имеет категорию охраны DD [4]. Вид охраняется в ряде европейских стран – Люксембурге (категория охраны CR), Великобритании (категория охраны V, охраняется с 1818 г.), Латвии. Распространение: Евразия, кроме тропических районов и районов Крайнего Севера. Личинки живут в реках, зарываясь в ил или песок [7, 8]. *Материал*: 1 – р. Исloch, н. п. Ягодени (Ивьевский р-н, Гродненская обл.), 16.06.2022 – 1 личинка; 2 – р. Волка, н. п. Петухово (Ивьевский р-н, Гродненская обл.), 16.06.2022 – 1 личинка.

Среди коллектированных гидробионтов охраняемыми и включенными в красные списки или красные книги ряда стран Европы оказались 23 вида: *Viviparus contectus* (Millet, 1813); *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758); *Bithynia leachi* (Sheppard, 1823); *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1761); *Segmentina nitida* (O. F. Müller, 1774); *Pisidium amnicum* O. F. Müller, 1774; *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818); *Isoperla difformis* (Klapálek, 1909); *Brachycercus harrisella* Curtis, 1834; *Brachycentrus maculatum* (Fourcroy, 1785); *Ceraclea nigronervosa* (Retzius, 1783); *Sialis morio* Klingstedt, 1933; *Calopteryx splendens* (Harris, 1782); *Sympsectra fusca* (Vander Linden, 1820); *Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771); *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825; *Brachytron pratense* (Müller, 1764); *Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794); *Ilybius crassus* Thomson, 1856; *Graphoderes cinereus* (Linnaeus, 1758); *Gyrinus natator* (Linnaeus, 1758); *Orectochilus villosus* (Müller, 1776); *Spercheus emarginatus* (Schaller, 1783) [5, 6, 9–24]. Некоторые из этих видов являются достаточно редкими и в Беларуси.

**Низший определяемый таксон и распределение макрозообентоса в реках на территории
Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский»**

**Lowest defined taxon and the distribution of macrozoobenthos in rivers on the territory
of the Republican landscape reserve “Naliboksky”**

№ п/п	Таксон	Кол-во экз. в створе										Всего экз.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Тип MOLLUSCA												
Класс Gastropoda												
Отр. Architaenioglossa												
Сем. Viviparidae												
1	<i>Viviparus contectus</i> (Millet, 1813)			6		3	4	1			5	19
2	<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)			10		2						12
Отр. Neotaenioglossa												
Сем. Bithyniidae												
3	<i>Bithynia leachi</i> (Sheppard, 1823)		1									1
4	<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)						166	24				190
Отр. Ectobranchia												
Сем. Valvatidae												
5	<i>Valvata cristata</i> (O. F. Müller, 1774)					1						1
6	<i>Valvata piscinalis</i> (O. F. Müller, 1774)	1	4						1			6
Отр. Pulmonata												
Сем. Physidae												
7	<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1761)		9	1		4		8		6		28

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон	Кол-во экз. в створе										Всего экз.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Сем. Tetragnathidae												
5	<i>Tetragnatha extensa</i> (Linnaeus, 1758)									1		1
Отр. Acari												
6	<i>Hydracarina gen. spp.</i>								1			1
Класс Crustacea Отр. Isopoda Сем. Asellidae												
7	<i>Asellus aquaticus</i> (Linnaeus, 1758)		3	6	2	17	10	58	104	46	4	250
Отр. Amphipoda Сем. Gammaridae												
8	<i>Gammarus varsoviensis</i> Jazdzewski, 1975						1	2				3
	<i>Gammarus sp.</i>					1						1
Класс Insecta Отр. Plecoptera Сем. Perlodidae												
10	<i>Isoperla difformis</i> (Klapálek, 1909)	1										1
Сем. Nemouridae												
11	<i>Nemoura cinerea</i> (Retzius, 1783)				2							2
Отр. Ephemeroptera Сем. Siphonuridae												
12	<i>Siphonurus aestivalis</i> (Eaton, 1903)					1		17				18
Сем. Baetidae												
13	<i>Cloeon dipterum</i> (Linnaeus, 1758)								3			3
14	<i>Cloeon simile</i> Eaton, 1870					8		1			8	17
15	<i>Baetis muticus</i> (Linnaeus, 1758)							2		1		3
16	<i>Baetis vernus</i> Curtis, 1834									1		1
17	<i>Baetis sp.</i>			1								1
Сем. Ephemeridae												
18	<i>Ephemera danica</i> Müller, 1764	17	1							2		20
Сем. Caenidae												
19	<i>Brachycercus harrisella</i> Curtis, 1834							2				2
20	<i>Caenis horaria</i> Linnaeus, 1758						4	1	1	3		9
Сем. Leptophlebiidae Сем. Heptageniidae												
21	<i>Heptagenia flava</i> Rostock, 1878									1		1
Сем. Ephemerellidae												
22	<i>Ephemerella ignita</i> (Poda, 1761)							8				8
Отр. Trichoptera Сем. Hydropsychidae												
23	<i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834)				1							1
Сем. Phryganeidae												
24	<i>Oligostomis reticulata</i> (Linnaeus, 1761)			2								2
Сем. Lepidostomatidae												
25	<i>Lepidostoma hirtum</i> (Fabricius, 1775)	2										2
Сем. Limnephilidae												
26	<i>Anabolia sp.</i>	96	31		19		161	93	7	152		559
27	<i>Chaetopteryx sp.</i>		5		24			1		3		33
28	<i>Halesus tessellatus</i> (Rambur, 1842)							6				6
29	<i>Halesus radiatus</i> (Curtis, 1834)									7		7
30	<i>Halesus sp.</i>				3							3
31	<i>Glyphotaelius pellucidus</i> (Retzius, 1783)						1	3				4
32	<i>Grammotaulius nigropunctatus</i> (Retzius, 1783)	1	4					3		8		16
33	<i>Limnephilus flavicornis</i> (Fabricius, 1787)				1	4			2		2	9
34	<i>Limnephilus nigriceps</i> (Zetterstedt, 1840)							1				1
35	<i>Limnephilus rhombicus</i> (Linnaeus, 1758)			11	2	26	5	16	5	1	36	102
36	<i>Potamophylax rotundipennis</i> (Brauer, 1857)				1							1

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон	Кол-во экз. в створе										Всего экз.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Сем. Brachycentridae												
37	<i>Brachycentrus maculatum</i> (Fourcroy, 1785)	6										6
Сем. Leptoceridae Сем. Molannidae												
38	<i>Molanna sp.</i>						1					1
Сем. Leptoceridae												
39	<i>Athripsodes aterrimus</i> (Stephens, 1836)									10		10
40	<i>Ceraclea nigronervosa</i> (Retzius, 1783)							1				1
41	<i>Leptocerus tineiformis</i> Curtis, 1834							1				1
42	<i>Mystacides nigra</i> (Linnaeus, 1758)							1				1
43	<i>Triaenodes bicolor</i> (Curtis, 1834)	1						1				2
Отр. Megaloptera Сем. Sialidae												
44	<i>Sialis morio</i> Klingstedt, 1933						1					1
45	<i>Sialis sp.</i>			5					1	2		8
Отр. Odonata Сем. Calopterygidae												
46	<i>Calopteryx splendens</i> (Harris, 1782)	1						8	3	9		21
47	<i>Calopteryx virgo</i> Linnaeus, 1758	1	6					1		19		27
Сем. Lestidae												
48	<i>Lestes sponsa</i> Hansemann, 1823							4	1			5
49	<i>Sympecma fusca</i> (Vander Linden, 1820)			1								1
Сем. Coenagrionidae												
50	<i>Coenagrion hastulatum</i> Charpentier, 1825							2				2
51	<i>Coenagrion puella</i> (Linnaeus, 1758)									1		1
52	<i>Coenagrion pulchellum</i> (Vander Linden, 1825)					2	1	3		3		9
53	<i>Coenagrion sp.</i>						7	5		1	3	16
54	<i>Coenagrionidae gen. spp.</i>					3						3
Сем. Platycnemididae												
55	<i>Platycnemis pennipes</i> (Pallas, 1771)		1					8	4			13
Сем. Gomphidae												
56	<i>Gomphus flavipes</i> Charpentier, 1825							1	1			2
Сем. Aeshnidae												
57	<i>Brachytron pratense</i> (Müller, 1764)					1						1
58	<i>Aeshna cyanea</i> (Müller, 1764)		1	2							1	4
59	<i>Aeshna grandis</i> (Linnaeus, 1758)					1						1
Сем. Corduliidae												
60	<i>Somatochlora flavomaculata</i> (Vander Linden, 1825)			2						1		3
61	<i>Somatochlora metallica</i> Vander Linden, 1825						1					1
Сем. Libellulidae												
62	<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1775)					1				19		20
63	<i>Sympetrum sp.</i>					8		36		1	1	46
Отр. Heteroptera Сем. Nepidae												
64	<i>Nepa cinerea</i> Linnaeus, 1758		1				1	3		1		6
Сем. Aphelocheiridae												
65	<i>Aphelocheirus aestivalis</i> (Fabricius, 1794)									4		4
Сем. Naucoridae												
66	<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)							1			3	4

Окончание таблицы

№ п/п	Таксон	Кол-во экз. в створе										Всего экз.
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
Сем. Notonectidae												
67	<i>Notonecta glauca</i> Linnaeus, 1758		1				1	1			1	4
68	<i>Notonecta</i> sp.			3		1		156	2			162
Сем. Corixidae												
69	<i>Hesperocorixa sahlbergi</i> (Fieber, 1848)			2					1			3
70	<i>Corixidae</i> gen. spp.			4	1				2			7
71	<i>Sigara</i> sp.										1	1
Сем. Gerridae												
72	<i>Gerris lacustris</i> (Linnaeus, 1758)			2		1						3
73	<i>Gerris</i> sp.					1						1
Отр. Coleoptera Сем. Noteridae												
74	<i>Noterus crassicornis</i> (Müller, 1776)			1		1		1			1	4
Сем. Dytiscidae												
75	<i>Hyphydrus ovatus</i> (Linnaeus, 1761)					2					4	6
76	<i>Suphrodytes dorsalis</i> (Fabricius, 1787)		1									1
77	<i>Nebrioporus depressus</i> (Fabricius, 1775)				2							2
78	<i>Platambus maculatus</i> (Linnaeus, 1758)				1					4		5
79	<i>Ilybius fuliginosus</i> (Fabricius, 1792)			1							5	6
80	<i>Ilybius fenestratus</i> (Fabricius, 1781)					1			1		1	3
81	<i>Ilybius ater</i> (De Geer, 1774)					2						2
82	<i>Ilybius crassus</i> Thomson, 1856				1							1
83	<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774)		1				5	27	5			38
84	<i>Hydaticus transversalis</i> (Pontoppidan, 1763)					2					7	9
85	<i>Acilius canaliculatus</i> (Nicolai, 1822)			2								2
86	<i>Graphoderes cinereus</i> (Linnaeus, 1758)										1	1
87	<i>Dytiscus dimidiatus</i> Bergsträsser, 1778					1						1
88	<i>Dytiscus</i> sp.			1		3	3	1	5		5	18
89	<i>Dytiscidae</i> gen. spp.			1		6		71	9	2	6	95
Сем. Gyridae												
90	<i>Gyrinus natator</i> (Linnaeus, 1758)			2					2			4
91	<i>Orectochilus villosus</i> (Müller, 1776)									1		1
Сем. Hydrophilidae												
92	<i>Helochaeres obscurus</i> (O. F. Müller, 1776)					1						1
93	<i>Hydrochara caraboides</i> (Linnaeus, 1758)						1					1
94	<i>Hydrophilidae</i> gen. spp.					2					1	3
Сем. Spercheidae												
95	<i>Spercheus emarginatus</i> (Schaller, 1783)								1			1
Сем. Scirtidae												
96	<i>Scirtidae</i> gen. spp.						1					1
Отр. Diptera												
97	<i>Chironomidae</i> gen. spp.	2		2	3			8	3	4	13	35
98	<i>Limoniidae</i> gen. spp.	4		1								5
99	<i>Rhagionidae</i> gen. spp.	1										1
100	<i>Stratiomyiidae</i> gen. spp.										1	1
101	<i>Tabanidae</i> gen. spp.	1	1			2	1		2		1	8
Число видов и форм НОТ		21	24	34	18	43	24	54	37	33	31	134
Число экземпляров		160	92	123	70	195	227	776	255	309	139	2346

Примечание. Географическое расположение и координаты створов указаны в тексте.

Заклученне. Исследования водных беспозвоночных в водотоках Республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» позволили выявить 134 НОТ, относящихся к трем типам животных: Mollusca – 25, Annelida – 8, Arthropoda – 101 НОТ. До вида было идентифицировано 106 таксономических элементов, из которых 68 (50,75 % от коллектированных) оказались новыми для водоемов заказника.

Количество НОТ водных беспозвоночных в изученных створах водотоков составляло от 18 до 54 экз. (в среднем – 31,9).

Численность коллектированных водных беспозвоночных животных составляла от 18 до 776 экз. (в среднем – 234,6 экз.).

В числе выявленных водных беспозвоночных животных были охраняемые виды стрекоз *Brachytron pratense* (Müller, 1764), а также слабоизученный в Беларуси вид *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825.

Среди коллектированных гидробионтов в водотоках республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» охраняемыми и включенными в красные списки ряда стран Европы оказались 23 вида.

Таким образом, фауна изученных гидробионтов в водотоках Республиканского заказника «Налибокский» относительно богата и представлена редкими и охраняемыми не только в Беларуси, но и в Европе видами водных беспозвоночных животных.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке НИР БРФФИ «Оценить экологическое качество (экологический статус) речных экосистем и провести сравнительный анализ их состояния на основе биотических индексов с использованием индикаторных групп гидробионтов (макрозообентос) на особо охраняемых природных территориях в условиях Беларуси и Узбекистана».

Acknowledgements. The study was carried out with the support of the BRFFR research project “Assess the ecological quality (ecological status) of river ecosystems and conduct a comparative analysis of their condition based on biotic indices using indicator groups of hydrobionts (macrozoobenthos) in specially protected natural areas in the conditions of Belarus and Uzbekistan”.

Список использованных источников

1. Мороз, М. Д. Видовой состав водных насекомых республиканского ландшафтного заказника «Налибокский» / М. Д. Мороз, В. В. Вежновец // Природ. ресурсы. – 2015. – № 1. – С. 71–76.
2. Особо охраняемые природные территории Беларуси : справочник / Н. А. Юргенсон [и др.]; Науч.-практ. центр НАН Беларуси по биоресурсам. – Минск: БелИСА, 2012. – 204 с.
3. Баканов, А. И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем / А. И. Баканов // Мониторинг биоразнообразия. – М., 1997. – С. 278–282.
4. Красная книга Республики Беларусь: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / ред.: И. М. Качановский (предс.), М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – Минск: Беларус. Энцыкл. імя П. Броўкі, 2015. – 448 с.
5. Hanel, L. Odonata (važky) / L. Hanel, A. Dolny, J. Zeleny // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / eds. J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – P. 125–127.
6. Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera / G. Kjerstad [et al.] // Norwegian Red List for Species. – Artstabanen, 2010. – P. 227–240.
7. Попова, А. Н. Стрекозы (Odonata) / А. Н. Попова // Жизнь пресных вод СССР. – М.; Ленинград: АН СССР, 1940. – Т. 1. – С. 111–126.
8. Попова, А. Н. Отряд стрекозы Odonata / А. Н. Попова // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. – Ленинград: Гидрометеоздат, 1977. – С. 266–288.
9. Beran, L. Molluska (měkkyši) / L. Beran, L. Juříčková, M. Horzak // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / eds. J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha. – P. 69–74.
10. Sneli, J.-A. Mollusca / J.-A. Sneli, J. Eventsen, P. Johanssen // Norwegian Red List for Species. – Artstabanen, 2010. – P. 387–390.
11. Fiałkowski, W. Plecoptera Widelnice / W. Fiałkowski, R. Sowa // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. – Kraków, 2002. – S. 122–124.
12. Helešic, J. Plecoptera (pošvatky) / J. Helešic, T. Sodan, J. Špaček // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / J. Farač, D. Král, M. Škorpík (eds.). – Praha, 2005. – P. 128–131.
13. Timm, H. Distribution of stoneflies (Insecta: Plecoptera) in Estonia / H. Timm // Proc. Estonia Acad. Sci. Biol. Ecol. – 2000. – Vol. 49, N 3. – P. 277–288.
14. Soldan, T. Ephemeroptera (jepice) / T. Soldan // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / eds. J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – P. 122–124.
15. Chvojka, P. Trichoptera (chrosici) / P. Chvojka, E. Novak, E. Sedlak // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / J. Farač, D. Král, M. Škorpík (eds.). – Praha, 2005. – P. 160–180.
16. Szczęsny, B. Chrušci (Trichoptera) / B. Szczęsny // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce / Z. Głowaciński (red.); Instytut Ochrony Przyrody PAN. – Krakow, 2002. – P. 76–79.

17. Zeleny, J. Megaloptera (střechatky) / J. Zeleny // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / J. Farač, D. Král, M. Škorpík (eds.). – Praha, 2005. – P. 160.
18. Kment, P. Heteroptera (ploštice) / P. Kment, J. Vilimova // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / eds. J. Farač, D. Král, M. Škorpík. – Praha, 2005. – P. 139–146.
19. Hemiptera / F. Ødegaard [et al.] // Norwegian Red List for Species. – Artstabanen, 2010. – P. 241–250.
20. Hájek, J. Dytiscidae (potapnikoviti) / J. Hájek, J. Št'astny // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Farač J., Král D., Škorpík M. (eds.). – Praha, 2005. – P. 414–416.
21. Coleoptera / F. Ødegaard [et al.] // Norwegian Red List for Species. – Artstabanen, 2010. – P. 257–290.
22. Hájek, J. Gyrinidae (virnikoviti) / J. Hájek // Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí / J. Farač, D. Král, M. Škorpík (eds.). – Praha, 2005. – P. 417–418.
23. Красная книга Республики Крым. Животные / отв. ред. С. П. Иванов, А. В. Фатерыга. – Симферополь: АРИАЛ, 2015 – 440 с.
24. Pawłowski, J. Coleoptera (Chrząszcze) / J. Pawłowski, D. Kubisz, M. Mazur // Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce. Głowaciński Z. (red.); Instytut Ochrony Przyrody PAN. – Kraków, 2002. – P. 88–110.

References

1. Moroz M. D., Vezhnovets V. V. Species composition of aquatic insects of the republican landscape reserve “Naliboksky”. *Prirodnyye resursy* [Natural resources], 2015, no. 1, pp. 71–76 (in Russian).
2. Yurgenson N. A., Shushkova E. V., Shlyakhtich E. A., Ustin V. V. *Specially protected natural territories of Belarus: Handbook*. Minsk, BellSA Publ., 2012. 204 p. (in Russian).
3. Bakanov A. I. Using the characteristics of the diversity of zoobenthos for monitoring the state of freshwater ecosystems. *Monitoring bioraznობrazija* [Biodiversity monitoring]. Moscow, 1997, pp. 278–282 (in Russian).
4. *Red Book of the Republic of Belarus: rare and endangered species of wild plants*. Minsk, Belarusian Encyclopedia named after P. Brovka, 2015. 448 p. (in Russian).
5. Hanel L., Dolny A., Zeleny J. *Odonata (važky)*. Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 125–127.
6. Kjørstad G., Andersen T., Brittain J., Olsvik H. Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, Trichoptera. *Norwegian Red List for Species*. Artstabanen, 2010, pp. 227–240.
7. Popova A. N. Dragonflies (Odonata). *Life of fresh waters of the USSR*. Moscow-Leningrad, USSR Academy of Sciences, 1940, vol. 1, pp. 111–126 (in Russian).
8. Popova A. N. Odonata dragonfly detachment. *Determinant of freshwater invertebrates of the European part of the USSR*. Leningrad, Gidrometeozdat Publ., 1977, pp. 266–288 (in Russian).
9. Beran L., Juříčková L., Horzak M. Molluska (měkkyši). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, pp. 69–74.
10. Sneli J.-A., Eventsen J., Johannesen P. Mollusca. *Norwegian Red List for Species*. Artstabanen, 2010, pp. 387–390.
11. Fiałkowski W., Sowa R. Plecoptera Widelnice. *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. Kraków. 2002, s. 122–124.
12. Helešic J., Sotan T., Špaček J. Plecoptera (pošvatky). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 128–131.
13. Timm H. Distribution of stoneflies (Insecta: Plecoptera) in Estonia. *Proceedings of the Estonian Academy of Science s, Biology and Ecology*, 2000, vol. 49, no. 3, pp. 277–288.
14. Soldan T. Ephemeroptera (jepice). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 122–124.
15. Chvojka P., Novak E., Sedlak E. Trichoptera (chrosici). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 160–180.
16. Szczęsny B. Chrušci (Trichoptera). *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. Kraków. 2002, pp. 76–79.
17. Zeleny J. Megaloptera (střechatky). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, p. 160.
18. Kment P., Vilimova J. Heteroptera (ploštice). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 139–146.
19. Ødegaard F., Ødegaard F., Endrestøl A., Hågvar S., Roth S. Hemiptera. *Norwegian Red List for Species*. Artstabanen, 2010, pp. 241–250.
20. Hájek J., Št'astny J. Dytiscidae (potapnikoviti). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 414–416.
21. Ødegaard F., Ødegaard F., Andersen J., Hanssen O., Kvame T., Olberg S. Coleoptera. *Norwegian Red List for Species*. Artstabanen, 2010, pp. 257–290.
22. Hájek J. Gyrinidae (virnikoviti). Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Praha, 2005, pp. 417–418.
23. *Red Book of the Republic of Crimea. Animals*. Simferopol, ARIAL Publ., 2015. 440 p.
24. Pawłowski J., Kubisz D., Mazur M. Coleoptera (Chrząszcze). *Czerwona lista zwierząt ginących i zagrożonych w Polsce*. Kraków, 2002, pp. 88–110.

Информация об авторах

Байчоров Владимир Мухтарович – д-р биол. наук, заведующий сектором. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vbaitch@gmail.com

Мороз Михаил Дмитриевич – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: mdmoroz@bk.ru

Гигиняк Юрий Григорьевич – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: antarctida_2010@mail.ru

Гигиняк Ирина Юрьевна – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: i.giginyak@gmail.com

Information about the authors

Vladimir M. Baitchorov – D. Sc. (Biol.), Head of the Sector. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vbaitch@gmail.com

Michail D. Moroz – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: mdmoroz@bk.ru

Yuri G. Hihiniak – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: antarctida_2010@mail.ru

Irina Ju. Giginyak – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: i.giginyak@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)
 ISSN 2524-230X (Online)
 УДК 615.015.1:599.323.4
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-120-133>

Поступила в редакцию 20.03.2023
 Received 20.03.2023

Е. В. Кравченко¹, О. Н. Саванец¹, Л. М. Ольгомец¹, К. В. Бородина¹, **В. П. Голубович¹**,
 Р. Д. Зильберман¹, Н. А. Бизунок², Б. В. Дубовик²

¹Институт биоорганической химии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь
²Белорусский государственный медицинский университет, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ ПРОЛИНСОДЕРЖАЩИХ ОЛИГОПЕПТИДОВ НА ОСОБЕННОСТИ ОПЕРАНТНОГО ОБУСЛОВЛИВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ АУТБРЕДНЫХ КРЫС

Аннотация. В экспериментах на крысах-самцах линии Wistar изучено влияние синтетических производных аргинин-вазопрессина (тетрапептидов N-Ас-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ (**I**), 1,0 мг/кг, и/н), N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (**II**), 1,0 мг/кг, и/н) на динамику уровня тревожности (УТ) животных и их способность к воспроизведению оперантных реакций (ОР) на фоне 24-часовой депривации парадоксальной фазы сна (ДПФС). N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ статистически значимо ($p < 0,05$) снижал УТ крыс, подвергшихся стрессу, увеличивая в популяции долю особей, которые проводили в центральном квадрате камеры актометра не менее 10 % от общей продолжительности актометрии. Статистически достоверное ($p < 0,05$) коррективное влияние на способность к воспроизведению у грызунов выработанной ОР нажатия на педаль (крысы линии Wistar неранжированной популяции и особи линии Wistar с низким УТ) после ДПФС оказывал олигопептид N-Ас-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂. Таким образом, оба изученных соединения не вызывали когнитивных нарушений, а N-Ас-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ улучшал мнестические функции на фоне ДПФС. Результаты оценки уровня общей двигательной активности свидетельствовали об отсутствии побочного седативного действия у соединений **I** (1,0 мг/кг) и **II** (1,0 мг/кг – в дозе, вызывающей анксиолитический эффект при введении **II**). Полученные данные указывают на анксиолитическое действие N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂, позитивное мнемотропное влияние N-Ас-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ и низкую вероятность развития побочных эффектов со стороны центральной нервной системы на фоне их применения.

Ключевые слова: N-Ас-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂, N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂, крысы, депривация парадоксальной фазы сна, уровень тревожности

Для цитирования: Влияние пролинсодержащих олигопептидов на особенности оперантного обусловливания поведения аутбредных крыс / Е. В. Кравченко [и др.] // Вес. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 120–133. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-120-133>

**Elena V. Kravchenko¹, Oksana N. Savanets¹, Lyubov M. Olgomets¹, Kseniya V. Borodina¹,
 Vladimir P. Golubovich¹, Roman D. Zilberman¹, Natalia A. Bizunok², Boris V. Dubovik²**

¹Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
²Belarusian State Medical University, Minsk, Republic of Belarus

EFFECT OF PROLINE-CONTAINING OLIGOPEPTIDES ON PECULIARITIES OF OPERANT CONDITIONING OF BEHAVIOR IN OUTBRED RATS

Abstract. In experiments on male Wistar rats, the effect of synthetic derivatives of arginine-vasopressin (tetrapeptides N-Ac-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ (**I**) (1.0 µg/kg, i. n.), N-Ac-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (**II**) (1.0 µg/kg, i. n.) on the dynamics of the level of anxiety (LA) and the ability to reproduce operant reactions (OR) against the background of 24-hour deprivation of the paradoxical phase of sleep (REM sleep deprivation) in rats. Statistically, N-Ac-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ significantly ($p < 0.05$) reduced the LA of rats exposed to stress, increasing the proportion of individuals in the population that had spent time in the central square of the actometer chamber not less than 10 % of the total duration of actometry. The oligopeptide N-Ac-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ had a statistically significant ($p < 0.05$) corrective effect on the ability to reproduce the developed OR of pressing the pedal in rodents (Wistar rats of an unranked population and Wistar individuals with low LA) subjected to REM sleep deprivation. Thus, both studied compounds did not cause cognitive impairment, and N-Ac-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂ improved mnesic functions against the background of REM sleep deprivation. The results of assessing the level of general motor activity indicated the absence of side sedative effects in **I** (1.0 µg/kg) and **II** (1.0 µg/kg – at a dose that causes an anxiolytic effect when administered **II**). The data obtained indicate the anxiolytic effect of N-Ac-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂, the positive mnemotropic effect of N-Ac-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂, and a low likelihood of developing side effects in relation to the central nervous system against the background their applications.

Keywords: N-Ac-DSer-Pro-DArg-Gly-NH₂, N-Ac-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂, rats, REM sleep deprivation, level of anxiety

For citation: Kravchenko E. V., Savanets O. N., Olgomets L. M., Borodina K. V., Golubovich V. P., Zilberman R. D., Bizunok N. A., Dubovik B. V. Effect of proline-containing oligopeptides on peculiarities of operant conditioning of behavior in outbred rats. *Vestsi Natsyyanal'най akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 120–133 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-120-133>

Введение. Тревожные расстройства (ТР), основными признаками которых являются чрезмерный страх, тревога или избегание предполагаемых угроз, относятся к числу наиболее распространенных психических расстройств [1] и часто сочетаются с другими психическими расстройствами, особенно с депрессией [2]. По данным ВОЗ, во всем мире доля населения с тревожно-депрессивными расстройствами составляет 3,6 % (264 млн человек) [3], отмечена устойчивая тенденция к возрастанию их распространенности – в 2020 г. число лиц с ТР превысило уровень 2005 г. на 15 % [1]. В связи с широкой распространенностью ТР являются высокочастотными для общества психическими расстройствами [1].

К распространенным ТР относят тревожно-фобические расстройства (F40 по МКБ-10); генерализованное тревожное расстройство – ГТР (F41.1 по МКБ-10); смешанное тревожное и депрессивное расстройство (F41.2 по МКБ-10); другие смешанные тревожные расстройства (F41.3 по МКБ-10); другие уточненные тревожные расстройства (F41.8 по МКБ-10); обсессивно-компульсивное расстройство – ОКР (F42.9 по МКБ-10) и реакции на тяжелый стресс и расстройства адаптации (F43 по МКБ-10), включая посттравматическое стрессовое расстройство – ПТСР (F43.1 по МКБ-10) [4].

С целью фармакотерапии ТР применяют антидепрессанты с серотонин- и норадренергическими механизмами действия: анксиолитики группы СИОЗС (селективные ингибиторы обратного захвата серотонина), СИОЗСН (селективные ингибиторы обратного захвата серотонина и норадреналина) – венлафаксин, дулоксетин; трициклические антидепрессанты – кломипрамин, амитриптилин. Для более быстрого достижения эффекта в первые 2–3 недели рекомендуется сочетание антидепрессантов группы СИОЗС с анксиолитическими лекарственными средствами (ЛС) – производными бензодиазепаина (БД) с целью снижения уровня тревоги и интенсивности фобических переживаний: клоназепам, алпразолам, феназепам, мишенью которых являются специфические участки распознавания ГАМК_A-рецепторов [5]. Пациентам с недостаточным ответом на монотерапию рекомендуется назначать антипсихотические ЛС (хлорпротиксен, сульпирид, оланзапин, арипипразол, рisperидон, кветиапин) с целью снижения интенсивности сенестопатических ощущений, психовегетативных нарушений, ипохондрической фиксации, для которых характерно не только взаимодействие с дофаминовыми и серотониновыми рецепторами – большинство антипсихотических препаратов обладает аффинитетом сразу к нескольким типам рецепторов, включая глутаматные, ацетилхолиновые, ГАМК, норадреналиновые и др. [6].

ЛС всех указанных классов характеризуются побочными эффектами, что существенно ограничивает их широкое применение. Наиболее предпочтительными в плане безопасности являются СИОЗС и СИОЗСН, вызывающие сексуальную дисфункцию, нервозность или беспокойство вследствие первоначального повышения уровня серотонина [1]. Трициклические антидепрессанты, несмотря на сопоставимую эффективность с СИОЗС, в настоящее время назначают реже из-за побочных эффектов, включая увеличение массы тела, седативное действие, задержку мочеиспускания, возникновение аритмии и высокие риски (вплоть до летального исхода) при передозировке [1]. Применение ингибиторов моноаминоксидазы не предусмотрено протоколами терапии ТР в Республике Беларусь и не одобрено FDA [1]. Использование БД при ТР имеет ряд ограничений, поскольку их длительный прием вызывает толерантность, зависимость, абстиненцию и когнитивные нарушения (КН) [5]; высока опасность передозировки; ЛС этой группы повышают у пожилых людей частоту падений, последствиями которых могут быть перелом шейки бедра и другие травмы [1]. Назначение антипсихотиков сопряжено с риском развития поздней дискинезии, экстрапирамидных симптомов, злокачественного нейролептического синдрома, увеличения массы тела и с возникновением метаболического синдрома [1].

Ввиду широкой распространенности ТР, а также в связи с недостаточной эффективностью и наличием побочных эффектов применяющихся ЛС актуален поиск новых средств терапии указанных расстройств, при этом к числу наиболее перспективных направлений поиска относят вещества с серотонинергическим механизмом действия, модуляторы системы глутамата, ГАМК-ергические препараты, нейропептиды, нейростероиды, а также соединения, влияющие на α - и β -адренергическую нейротрансмиссию, и природные ЛС [1].

Поиск соединений с *серотонинергическими* механизмами позволил обнаружить соединения с низкой частотой побочных эффектов: вилазодон (СИОЗС, обладающий частичными агонисти-

ческими свойствами в отношении 5-HT_{1A}-рецепторов, характеризуются сравнительно низкой способностью вызывать сексуальную дисфункцию) и вортиоксетин (антагонист 5-HT₃ и агонист 5-HT_{1A}-рецепторов), эффективность которого, по данным двух мета-анализов, подвергается сомнению [1]. Соединения группы азапиронов, структурно родственные буспирону (гепирон, азапирон, тандоспирон, ипсапирон или лесопитрон), находятся на различных стадиях клинических испытаний (КИ) при ТР [1]. Изучение агонистов 5-HT_{1A}, не являющихся производными азапирона, показало, что перспективное соединение PRX-00023, несмотря на его хорошую переносимость, не отличалось от плацебо по показателю тревожности в конечной точке, а для других соединений указанного ряда (TGFK08AA и TGW00AA (FKW00GA)) КИ не завершены [1]. Ряд антагонистов рецепторов 5-HT₆, такие как AVN-101 и AVN-397, находятся на начальных стадиях изучения: AVN-397 обладал анксиолитическими свойствами в исследованиях на животных, а AVN-101 прошел фазу I КИ [1]. Агомелатин, агонист рецепторов мелатонина-1/мелатонина-2 и антагонист 5-HT_{2C}-рецепторов, хорошо переносился и был потенциально эффективен только в небольшого размера выборках КИ [1].

Глутамат является основным возбуждающим нейромедиатором центральной нервной системы (ЦНС). К числу рецепторов глутамата относятся ионотропные рецепторы (N-метил-D-аспартат (NMDA)), α-амино-3-гидрокси-5-метил-4-изоксазолпропионовая кислота (AMPA)/каи-натные и метаботропные рецепторы (mGluR) [1]. В нескольких доклинических исследованиях сообщалось об анксиолитических эффектах модуляторов mGluR (LY354740 и аллостерический модулятор mGluR2 – JNJ-40411813 (ADX-71149)), однако в КИ не выявлено их преимуществ [1]. Рилузол (тормозящий высвобождение глутамата) проявил анксиолитическое действие в КИ, однако выборка была невелика (18 пациентов); аналог рилузла, трорилузол (BHV-4157), прошел III фазу испытаний, и хотя КИ были завершены, результаты не были опубликованы (NCT03829241) [1]. Исследования модуляторов AMPA в экспериментах на животных, включая PEPA, главным образом в моделях подавления страха в потенциально опасной ситуации, продемонстрировали анксиолитические эффекты, однако дальнейшего развития исследования не получили [1]. Мемантин, антагонист NMDA-рецепторов, одобренный для лечения деменции, в КИ вызывал слабо выраженное улучшение у пациентов с ГТР и ОКР [1].

Дальнейший поиск средств терапии ТР среди *ГАМК-ергических соединений* показал, что эффективность AZD7325, модулятора ГАМК_A-α-2-3-рецептора и PF-06372865, позитивного аллостерического модулятора ГАМК_A-рецепторов, не превышала уровень плацебо, в то время как BNC-210 (IW-2143) препятствовал активации миндалевидного тела по сравнению с плацебо и был сопоставим с лоразепамом у пациентов с ГТР [1]. В разработке находится несколько препаратов, включая SAGE-217-позитивный аллостерический модулятор ГАМК, который проходит III фазу КИ (лечение послеродовой депрессии) с целью оценки его применимости для лечения ГТР [1].

Соединения группы *триптаминов* (псилоцин и псилоцибин), производные фенилэтиламина (амфетамин и метамфетамин), а также каннабиноиды (предположительно влияющие на 5-HT_{1A}-рецепторы) обладают наркотическим потенциалом и не рассматриваются как клинически значимые противотревожные препараты. *Октопамин* (моногидроксильный аналог норадреналина), относящийся к моноаминам (как и серотонин, дофамин, норадреналин), мог бы рассматриваться как основа для разработки фармакологических средств терапии тревоги и депрессии, однако его эффективность ставится под сомнение, а кроме того, возможны побочные эффекты, включая повышенную агрессию и импульсивность [7]. *Нейростероиды* (нейроактивные стероиды – мифепристон (RU486) и RH94B, ингибитор прогестерона) модулируют возбудимость нейронов, взаимодействуя с ГАМК_A, NMDA и глутаматными рецепторами [1]. Мифепристон способен улучшить память, исполнительные функции и снизить тревожность лишь у испытуемых с более высоким исходным уровнем кортизола (но не с низким или нормальным его исходным уровнем), что указывает на необходимость дополнительной диагностики до начала терапии. Нейростероидный аэрозоль RH94B, вводимый интраназально (и/н), превосходил плацебо по критерию «снижение средних пиковых уровней симптомов социальной тревожности» [1].

Нейропептиды (окситоцин (OT), субстанция P, нейропептид Y (NPY), аргинин-вазопрессин (АВП) и холецистокинин (ССК)) играют важную роль в модуляции страха и тревожности.

Результаты по ОТ неоднозначны: введение указанного нейрпептида (и/н) в двойном слепом плацебо-контролируемом КИ при однократном сеансе психотерапии арахнофобии ослабляло реакцию на лечение по сравнению с плацебо, однако имеются данные о положительном влиянии ОТ на тревожность в зависимости от контекста и частоты применения [1]. Исследования ОТ при социальном тревожном расстройстве (СТР) продемонстрировало увеличение миндалевидно-префронтальной активности и усиление просоциального поведения [1]. Данные о проведении в последние 5 лет КИ в активной фазе субстанции P, нейрпептида Y, антагонистов ССК отсутствуют [1]. В рандомизированном двойном слепом исследовании антагониста кортикотропин-рилизинг-гормона (CRF-1) пексацерфонта (BMS-562086) при сравнении с эсциталопрамом и плацебо для лечения ГТР не выявлено различий с плацебо [1]. Известны антагонисты CRF-1 веруцерфонт (GSK561679) и эмицерфонт (GW876008), изучавшиеся при СТР (NCT00555139), а также соединение GW876008, прошедшее II фазу КИ у пациентов с ГТР [1], однако более успешными оказались результаты КИ пексацерфонта и веруцерфонта при нарушениях, связанных с употреблением алкоголя [1]. Изменение содержания орексина (гипокретина) – нейрпептида, участвующего в регуляции возбуждения, аппетита и бодрствования и реагировании на стресс, – обнаруживается при депрессии и тревоге [1]. Поскольку концентрация орексина повышена в спинномозговой жидкости (СМЖ) лиц с паническим расстройством, было высказано предположение о его анксиогенном действии, что инициировало интерес к физиологической роли рецепторов орексина-1 и орексина-2, а также антагонистов обоих подтипов рецепторов орексина для лечения ТР [1]. Суворексант, антагонист рецепторов орексина-1 и орексина-2, одобрен FDA для лечения первичной бессонницы и находится на этапе КИ (NCT02593682). В целом нейрпептиды являются многообещающим развивающимся направлением поиска средств терапии ТР [1].

Вазопрессин. Гормон задней доли гипофиза АВП наряду с периферическими (антидиуретическим и вазоконстрикторным) проявляет центральные эффекты, участвуя в модуляции реакций на стресс и в регуляции эмоций [8]. АВП способствует возникновению реакции избегания и развитию тревожноподобного поведения в стрессовой ситуации [9]. Выявлена связь ТР с повышенным уровнем АВП в плазме крови у пациентов с ПТСР, а также в СМЖ и плазме крови пациентов с ОКР. По некоторым данным, АВП принимает участие в патофизиологии индукции паники [10]. АВП реализует свои эффекты путем активации трех типов рецепторов: V_{1a} , V_{1b} , V_2 [9]. В ЦНС выявлены только рецепторы подтипов V_{1a} и V_{1b} [11], при этом V_{1a} является наиболее распространенным подтипом [12].

В головном мозге преобладает рецептор вазопрессина подтипа 1a (V_{1a}), участвующий в регуляции эмоций (тревога, агрессия) и социального поведения (создание пар) [13]. При остром и хроническом стрессе АВП, активируя рецепторы V_{1a} , усиливает реакцию на стресс (являющийся фактором риска ТР [14]) и способствует повышению уровня тревожности (УТ) и формированию депрессивноподобных состояний у грызунов. Блокада рецепторов вазопрессина V_{1a} и V_{1b} , нокадаун генов, нокаутующий эффект или полиморфизм генов могут вызывать поведение, похожее на тревогу и депрессию [12]. С учетом этого и других фактов внимание исследователей сосредоточено на фармакологии V_{1a} -рецепторов [1].

Особенно высокая экспрессия V_{1a} -рецепторов выявлена в лимбической системе (в ее функции входит регуляция мотиваций, эмоций, поведенческих реакций, организация кратковременной и долговременной памяти, в том числе пространственной), гипоталамусе (осуществляет контроль режимов сна и бодрствования, управление эмоциями и др.) и стволе головного мозга (участвует в восприятии информации, полученной извне) [13]. Установлена локализация V_{1a} -рецепторов в гиппокампе [10].

Полагают, что АВП посредством V_{1a} -рецепторов миндалины контролирует эмоционально-аффективные аспекты боли [12]. У человека описана возможная связь между однонуклеотидными полиморфизмами в гене V_{1a} -рецепторов и чувствительностью к боли [12]. Следует отметить, что электрофизиологические эффекты АВП в центральном ядре миндалины (CeA) были опосредованы V_{1a} -, но не V_{1b} -рецепторами [12]. Известно, что миндалевидное тело связано двусторонними связями с префронтальной корой (ПФК), участвуя в оценке рисков опасность/вознаграждение у животных [15], и с гипоталамусом, что играет немаловажную роль в регуляции стрессовых

реакций, агрессии [15, 16]. У крыс с высоким УТ по сравнению с низкотревожными животными выявлено повышение числа V_{1a} -рецепторов в латеральной перегородке и паравентрикулярном ядре (Gouzenes L., 1999, цит. по [17]). Переднее паравентрикулярное ядро отдает проекции в лимбические области (преимущественно в супрахиазматическое ядро (SCN), которое связано с циркадным ритмом, тогда как заднее паравентрикулярное ядро посылает проекции в расширенную миндалину, включая ядро ложа конечной полоски (bed nucleus of stria terminalis, BNST) и центральное ядро миндалины, которые вовлечены в процессы возникновения тревоги и страха [18]. Кроме того, V_{1a} -рецепторы расположены в супраоптическом ядре в области нейронов, синтезирующих АВП [17].

Модуляция как социального поведения, так и тревожности с помощью V_{1a} -рецепторов вызвала интерес к их потенциалу в качестве новой терапевтической мишени для лечения психических расстройств, связанных со стрессом и сопутствующими ему тревогой и нарушениями социального поведения [19]. Полагают, что фармакологическое ингибирование V_{1a} -рецепторов в условиях «острого» введения уменьшает УТ; генетическая делеция V_{1a} -рецепторов вызывала как анксиолитические эффекты, так и снижение социальной функции у мышей-самцов [19]. Продемонстрированы безопасность и анксиолитическое действие антагониста рецептора V_{1a} SRX246 в экспериментальной модели ТР (NCT02922166), однако КИ указанного антагониста V_{1a} -рецепторов не проведены [1]. Сравнение эффектов антагониста рецепторов вазопрессина V_{1b} SSR149415 в рандомизированном двойном слепом КИ с эсциталопрамом, пароксетином и плацебо показало, что SSR149415 не отличался от плацебо по показателям исходов при ГТР [1], что подчеркивает приоритет изучения антагонистов V_{1a} -рецепторов.

С учетом изложенного выше целесообразен поиск соединений с противотревожным действием, которые характеризовались бы пептидергическими (с акцентом на V_{1a} -рецепторы) механизмами действия, что позволило бы расширить перечень активных соединений, сузить спектр побочных эффектов и снизить их выраженность [20]. Структурно родственные фрагменту АВП₆₋₉ соединения с прогнозируемым сродством к V_{1a} -рецепторам могли бы проявить свойства модуляторов УТ и регулировать способность к выработке условных рефлексов при аверсивном (болевым) подкреплении. Согласно ряду исследований (Sermasi E., 1998; Tanabe S., 1999, цит. по [17]), АВП₄₋₉ связывается с рецепторами V_{1a} вазопрессина. С использованием методов компьютерного моделирования (жесткий докинг) ранее было показано, что энергии взаимодействия (E) тетрапептидов N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (I) и N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (II) с рецептором V_{1a} сопоставимы или ниже, чем для АВП₆₋₉. Таким образом, эти синтетические аналоги, вероятно, способны связываться с указанным рецептором [17].

Ранее было показано, что аналоги С-концевого фрагмента молекулы АВП N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (I, 1,0 мкг/кг) и N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (II, 0,1; 1,0 и 10,0 мкг/кг) в условиях и/или введения крысам-самцам линии Wistar характеризовались высоким сходством по антидепрессивноподобному действию с референтным антидепрессантом флуоксетином. При наличии анксиолитических свойств соединения I и II были бы весьма перспективными кандидатами для дальнейшего их изучения, учитывая их коморбидность депрессии и ТР.

Экспериментально подтверждено, что депривация парадоксальной фазы сна (ДПФС) вызывала повышение УТ и КН, о чем свидетельствовало снижение числа выходов в открытые рукава приподнятого крестообразного лабиринта, уменьшение перемещений в центральной части «открытого поля», КН в тестах Y-лабиринта и водного лабиринта Морриса у мышей-самцов C57BL/6J [21]. Учитывая изложенное выше, целесообразно было в сравнительных экспериментах на фоне ДПФС («естественная» модель повышенного УТ) оценить противотревожное действие тетрапептидов с использованием общепринятого теста освоения центральной части ранее необследованной камеры [22]. Помимо изучения специфического анксиолитического влияния в задаче исследования входила сравнительная оценка спектра, частоты развития и выраженности побочных эффектов: влияния на двигательную активность (ДА, тест актометрии), наличия атаксии, нарушений моторики и КН (с использованием методики выработки оперантной реакции (ОР)). Процедура выработки ОР позволяет оценить весь спектр потенциальных нежелательных эффектов, поскольку требует координации движений, хорошей моторики и сохранных когни-

тивных функций (КФ). Учитывая, что побочные эффекты соединений отчетливо проявляются в условиях патологии, определяли действие сопоставляемых образцов в модели стресса и депривации сна.

Цель данного исследования – изучение влияния тетрапептидов N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (**I**, 1,0 мкг/кг) и N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (**II**, 1,0 мкг/кг) на уровень тревожности крыс в модели депривации сна и оценка потенциальных побочных эффектов указанных соединений на мнестические функции и уровень двигательной активности.

Материалы и методы исследования. Экспериментальная работа осуществлялась на основе принципов биоэтики. В исследование были включены половозрелые крысы-самцы ($n = 22$) линии Wistar массой тела 250–350 г (по 6–8 особей в группе). В соответствии с требованиями Санитарных правил и норм 2.1.2.12-18-2006 животные содержались в стандартных условиях вивария и имели свободный доступ к пище и воде. После доставки из сектора биоиспытаний крыс метили водостойким маркером.

Исследования проводили в пять этапов (рис. 1).

Определение уровня тревожности лабораторных крыс. УТ определяли, помещая животных поодиночке в камеры многоканального актометра «Универсал 22-32» (Республика Беларусь) размерами 32 × 22 × 19 см с подстилкой, кормушкой, поилкой. «Универсал 22-32» работает под управлением ПЭВМ с использованием пакета программ Mouse Statistic; разрешение сетки сканирования – 12 × 8; шаг сетки – 2,54 см, периодичность съема информации – 0,1 с. Частоту посещения крысами центрального квадрата (ЦК) актометра оценивали за 60 мин до регистрации [23]. Переходом в ЦК являлось условное пересечение линии границы зоны при входе в нее. Для устранения ложных срабатываний при постоянном нахождении объекта на границе использовали фильтр, который отсеивает все пересечения, происходящие чаще, чем через 0,5 с, и все перемещения, при которых модуль вектора перемещения был менее одной клетки. Известно, что грызуны стремятся избегать открытых, потенциально опасных мест, выбирая в качестве предпочитаемых боковые и угловые зоны («тигмотаксис») [21, 24]. Актометрию использовали в качестве простого и удобного метода, способного заменить тест «Открытое поле» (использующийся для оценки УТ по критерию «время, проведенное в центральной части установки, где животное гипотетически наиболее уязвимо») [22]. С целью оценки сопоставимости групп (во избежание систематической ошибки, связанной с различиями индивидуальной чувствительности) определяли

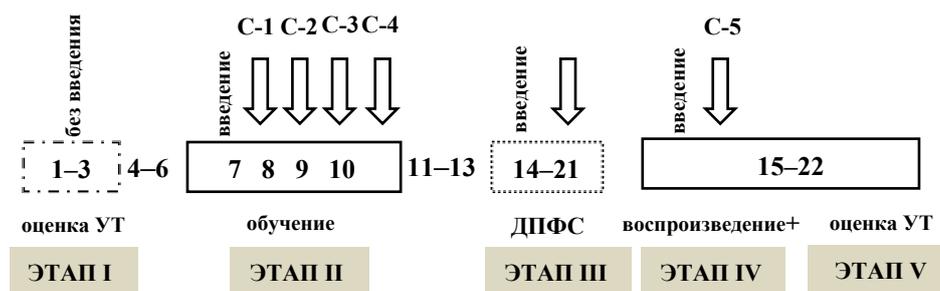


Рис. 1. Схема введения исследуемых образцов при оценке их влияния на уровень тревожности (УТ), общую двигательную активность (ОДА) и когнитивные функции (КФ) (в оперантных камерах) крыс-самцов линии Wistar: 1–22 – экспериментальные дни, дни оценки УТ и ОДА (1–3-е и 15–22-е сутки), дни выработки (7–10-е сутки) и воспроизведения оперантных реакций (ОР) на фоне депривации парадоксальной фазы сна (ДПФС) (14–21-е сутки): четыре введения за 30 мин до выработки ОР; пятое введение – за 5–25 мин до ДПФС; шестая инъекция – за 30 мин до воспроизведения ОР и за 110 мин до оценки УТ; C-1–C-5 – сеансы 1–5 в оперантных камерах. Здесь и ниже: **I** – N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (1,0 мкг/кг), **II** – N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (1,0 мкг/кг), и/н

Fig. 1. Scheme for introducing the studied samples when assessing their effect on the level of anxiety (LA), general physical activity (GPA), and (cognitive functions) CF of male Wistar rats (in operant chambers): 1–22 – experiment days, assessment days of LA and GPA (1–3 and 15–22 days) working days (7–10 days; four injections) and reproduction of operant reactions (OR) against the background of paradoxical sleep phase deprivation (REM sleep deprivation) (14–21 days): four injections – 30 minutes before of the OR; the fifth injection – 5–25 minutes before REM sleep deprivation; the sixth injection – 30 minutes before OR reproduction and 110 minutes before LA assessment; S-1–S-5 – sessions 1–5 in operant chambers. Here and below: **I** – N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (1.0 µg/kg), **II** – N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (1.0 µg/kg), i. n.

число особей с низким УТ, проводящих в «опасном» ЦК не менее 3,0 % от общего времени нахождения в актометре (НУТ). Такой подход позволял исключить животных с исходно высоким УТ (проявление *state anxiety* – базовой тревожности). У особей с НУТ высокий УТ индуцирован стрессовым воздействием в использованной нами модели (*state anxiety* – ситуативная тревожность). Определяли следующие показатели: *D*, % – доля в популяции животных, которые проводили в ЦК ≥ 10 % от времени нахождения в камере актометра; *T*, % – продолжительность пребывания в ЦК в процентах от времени нахождения в камере актометра. Осуществляли регистрацию общей ДА (ОДА, усл. ед. – сумма движений в горизонтальной и вертикальной плоскостях). Эксперименты проводили в утренние и дневные часы (9.00–13.00). Результаты утренних и дневных измерений суммировали, что является допустимым при изучении поведения животных в оперантных камерах [25].

Оценку УТ на *этапе I* проводили до 1-го сеанса обучения (до введения исследуемых образцов), повторное определение УТ (*этап V*) – через 20 мин после 5-го сеанса изучения ОР в оперантных камерах для мониторинга эмоциональной устойчивости особей сопоставляемых групп.

Нарушения цикла «сон–бодрствование» (этап III) индуцировали 24-часовой ДПФС по D. Jouvet и соавт. (1964): животных, прошедших 4 сеанса обучения, помещали на 24 ч в наполненный водой бассейн, оснащенный площадками диаметром 6 см, на которых крысы могли свободно сидеть. Площадки выступали на 1,5–2 см над поверхностью воды. При наступлении сна мышцы животного расслаблялись и крыса падала в воду.

На *этапах II, IV* изучали поведение крыс в оперантных камерах (Морозов И. С., 2000, цит. по [23]). На *этапе II* (сеансы 1–4) 4 дня подряд изучали выработку ОР в отсутствие нарушений цикла «сон–бодрствование»; *этап IV* (сеанс 5, воспроизведение ОР) осуществляли непосредственно после ДПФС. Оперантное поведение грызунов, сопряженное с выработкой ОР нажатия на рычаг, оценивали в режиме FR1 в оперантных камерах с двумя рычагами. Эксперименты проводили с использованием аппаратного комплекса The Lafayette Instrument Modular Test Chamber, Animal Behaviour Environment Test System, Sound Attenuation Chamber (фирма The Lafayette Instrument, США) по ранее описанной методике [23]. Аверсивная стимуляция обеспечивалась электрокожным раздражением конечностей через решетку электродного пола камеры. Если крыса не нажимала на педаль, то через каждые 1000 мс подавалось электрокожное раздражение. В том случае, если крыса манипулировала педалью во время действия электрического тока, аверсивную стимуляцию немедленно прерывали и продолжительность электрокожного воздействия на лабораторных грызунов, обучившихся манипулировать рычагами, сокращали. Если крыса осуществляла манипуляцию любым из рычагов до подачи электрического тока, это отсрочивало удар током. Эффективность оперантного поведения определяли по критериям «число снижения ударов током относительно исходного уровня» и «снижение числа ударов током относительно исходного уровня» (в 1-м сеансе) – Δn , % [23]. Животным групп КГ, ОГ-1 и ОГ-2 предъявлялось 59 электроболевого сочетаний. Сила тока при проведении 1–4-го сеансов составляла $3,6 \pm 0,2$ мА, при проведении 5-го – 0,4 мА.

Особям контрольных групп назначали растворитель (дистиллированная вода – ДВ) и/н (КГ, $n = 6$), крысам основных групп (ОГ-1, ОГ-2 $n = 8$ в каждой группе) вводили тетрапептиды N-Ас-D-Ser-Pro-D-Arg-Gly-NH₂ (**I**, 1,0 мкг/кг, и/н) и N-Ас-Trp-Pro-Arg-Gly-NH₂ (**II**, 1,0 мкг/кг, и/н). В условиях и/н применения АВП проникает в мозг непосредственно через проекции обонятельного и тройничного нервов [26] (с учетом этого и был выбран и/н путь введения его синтетических аналогов). Соединения **I** и **II** были синтезированы в лаборатории прикладной биохимии Института биоорганической химии НАН Беларуси [17]. Тетрапептиды и ДВ крысам группы КГ применяли в дозе 1 мкл/10 г массы тела, что не превышает допустимый объем [27]. ДВ и тетрапептиды применяли 6-кратно: 4-кратно в дни обучения, за 30 мин до высадки в оперантные камеры (*этап II*); пятое введение – за 5–25 мин до ДПФС (*этап III*) и шестую инъекцию – перед воспроизведением ОР, за 30 мин до помещения в установку The Lafayette Instrument Modular Test Chamber или за 110 мин до оценки УТ (*этап IV*) (рис. 1).

Статистическую обработку цифровых показателей проводили с использованием программного обеспечения Biostat 4.03 (Glantz S. A., 1998). Для сравнения независимых выборок использо-

вали критерий Крускала–Уоллиса, для сравнения зависимых выборок – ранговый критерий Фридмана и критерий Уилкоксона. Анализ качественных данных проводили с использованием критерия z. Данные представлены в виде $X \pm S_x$.

Результаты и их обсуждение. Известно, что при формировании групп грызунов существует вероятность неравномерного исходного распределения особей с характерными поведенческими паттернами (в частности, с тревожными реакциями) [28]. Оценка УТ грызунов показала отсутствие статистически значимых исходных различий между группами сравнения на *этапе I* (табл. 1; рис. 2, *a, b*), что позволяло снизить вероятность некорректной трактовки результатов. Каких-либо изменений доли лабораторных грызунов с НУТ в КГ после 5 сеансов в оперантных камерах и ДПФС не выявлено, а введение **II** повышало долю крыс Wistar с НУТ до максимально возможного уровня – 100 % (см. табл. 1). Статистически значимое анксиолитическое действие **II** подтверждается данными, приведенными на рис. 2, *a*. Тетрапептид **II** повышал ($p < 0,05$) относительно исходного уровня долю животных в популяции, которые проводили в ЦК ≥ 10 % от времени нахождения в камере актометра (D , %) (рис. 2, *a*).

Таблица 1. Результаты типирования и изменения УТ крыс линии Wistar (*этапы I и V*)

Table 1. Results of typing and changes in the anxiety level of Wistar rats (*stages I and V*)

Группа (доза, путь введения)	Число животных в группе	НУТ, n (%)	
		Этап I	Этап V
КГ-1 (ДВ, и/н)	6	5 (83,3)	5 (83,3)
ОГ-1 (I, 1,0 мкг/кг, и/н)	8	8 (100,0)	8 (100,0)
ОГ-2 (II, 1,0 мкг/кг, и/н)	8	6 (75,0)	8 (100,0)

Примечание. УТ определяли на основании данных о частоте посещения крысами центрального квадрата актометра за 60 мин актометрии: НУТ (низкий УТ) – $>3,0$ %.

В КГ продолжительность пребывания в ЦК в процентах от времени нахождения в камере актометра при повторном измерении возросла в 1,8 раза в сравнении с первоначальными результатами, в ОГ-1 – несколько снизилась (0,8 от исходного уровня), а в ОГ-2 повысилась в 2,5 раза, что указывало на более выраженное освоение крысами «опасной» зоны ЦК (рис. 2, *b*).

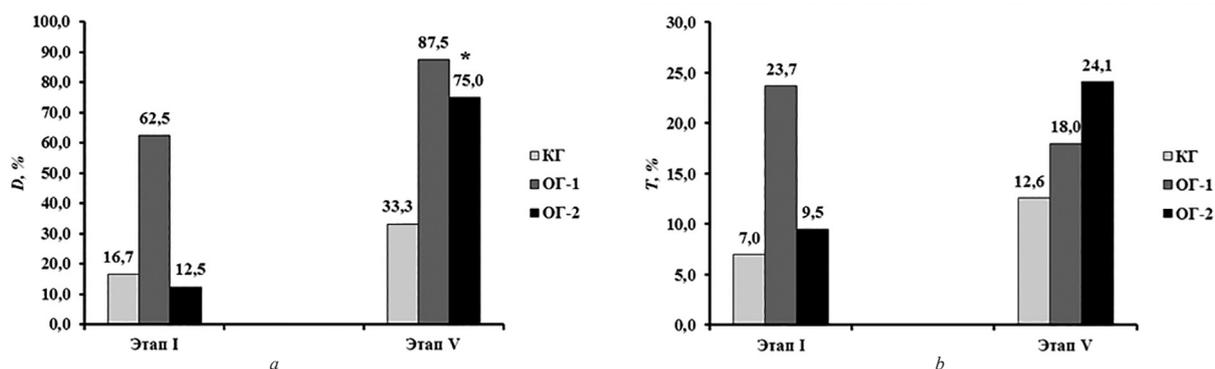


Рис. 2. Влияние **I** (1,0 мкг/кг, и/н), **II** (1,0 мкг/кг, и/н) на частоту посещения крысами центрального квадрата (ЦК) актометра за 60 мин актометрии на *этапе V* в сравнении с *этапом I* (*a* – доля животных в популяции, которые проводили в ЦК ≥ 10 % от времени нахождения в камере актометра (D , %), различия статистически значимы, $p < 0,05$ (* – в сравнении с ОГ-2 на *этапе I*, критерий z); *b* – продолжительность пребывания в ЦК от времени нахождения в камере актометра (T , %). Здесь и далее: КГ (ДВ, и/н, $n = 6$), ОГ-1 (**I**; 1,0 мкг/кг, и/н; $n = 8$); ОГ-2 (**II**; 1,0 мкг/кг, и/н; $n = 8$)

Fig. 2. Effect of **I** (1.0 µg/kg, i. n.), **II** (1.0 µg/kg, i. n) on the duration of stay in the central square (CS) of the actimeter for 60 minutes of actimetry in Wistar rats at research *stage V* compared to *stage I* (*a* – proportion of animals in the population that had spent ≥ 10 % of time in the actimeter chamber in the CS (D , %), differences are statistically significant, $p < 0.05$ (* – in comparison with EG-2 at *stage I*, z criterion); *b* – duration of stay in the central square of the time spent in the actimeter chamber (T , %). Here and further: CG (DW, i. n.; $n = 6$), EG-1 (**I**; 1.0 µg/kg, i. n.; $n = 8$); EG-2 (**II**; 1.0 µg/kg, i. n.; $n = 8$)

На следующих этапах оценивали возможные побочные эффекты **I** и **II** – седативный (по уровню ОДА) и негативный мнемотропный (по КН).

Оценка уровня ДА в ходе 60-минутной актометрии на *этапах I* и *V* не продемонстрировала существенных межгрупповых различий (рис. 3), что свидетельствовало об отсутствии негативного побочного седативного действия у **I** (1,0 мкг/кг) и **II** (1,0 мкг/кг – в дозе, вызывающей анксиолитический эффект при введении **II**).

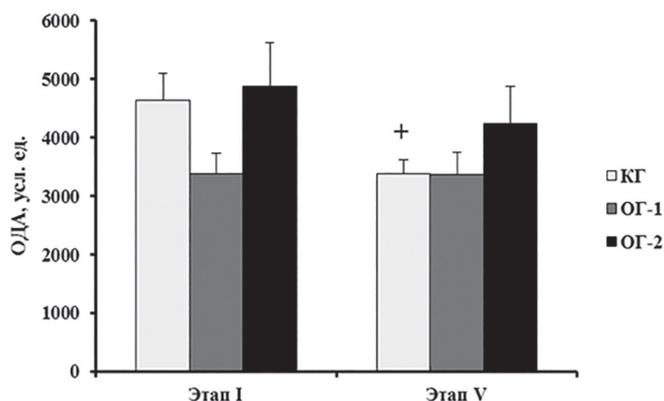


Рис. 3. Влияние **I** (1,0 мкг/кг, и/н), **II** (1,0 мкг/кг, и/н) на общую двигательную активность (ОДА) крыс линии Wistar в камере за 60 мин актометрии на *этапах I* и *V*; + – различия статистически значимы ($p < 0,05$) в сравнении с *этапом I*, критерий Уилкоксона

Fig. 3. Effect of **I** (1.0 $\mu\text{g}/\text{kg}$, i/n), **II** (1.0 $\mu\text{g}/\text{kg}$, i/n) on the overall motor activity in Wistar rats in the chamber during 60 minutes of actimetry at *stages I* and *V*; + – the differences are statistically significant ($p < 0.05$) in comparison with *stage I*, the Wilcoxon criterion

При изучении влияния тетрапептидов на КФ принимали во внимание данные исходного УТ в группах (см. табл. 1), поскольку выявлена нелинейная связь УТ и способности к выработке ОР [23].

В период обучения (*этап II*, сеансы 1–4) **I** и **II** существенно не снижали число пропущенных ударов током и показатель Δn (%) как в сравнении с исходным уровнем, так и относительно уровня в КГ (табл. 2, рис. 4, а). В КГ крысы с НУТ обучались несколько хуже ($p > 0,05$), чем грызуны неранжированной популяции.

Тот факт, что позитивного влияния тетрапептидов и препарата сравнения на оперантное поведение крыс Wistar неранжированной популяции и особей с НУТ на *этапе II* не выявлено, можно объяснить описанным в литературе отсутствием эффекта ноотропов в условиях «нормы» (В. Г. Скребицкий, 2008, и др.). Нейропептиды в условиях экзогенного введения восстанавливают функцию только при ее нарушении (в частности, аргинин-вазопрессин у человека чаще проявляет мнемотропные свойства в условиях нарушенной памяти, чем в норме) [8].

Т а б л и ц а 2. Влияние тетрапептидов **I**, **II** на динамику выработки оперантных реакций у крыс

T a b l e 2. Effect of tetrapeptides **I**, **II** on the dynamics of production of operant reactions in rats

Группа	Число пропущенных ударов током				
	Этап II				Этап IV, сеанс 5
	Сеанс 1	Сеанс 2	Сеанс 3	Сеанс 4	
КГ (ДВ, и/н; $n = 6$) к уровню в К-1 (%) / в сеансе 1 (%)	42,8 ± 1,4 100/100	43,0 ± 1,9 100/100,5	41,2 ± 2,2 100/96,3	34,7 ± 5,1 100/81,1	33,3 ± 4,6 ⁰ 100/77,8
ОГ-1 (I , 1,0 мкг/кг, и/н; $n = 8$) к уровню в К-1 (%) / в сеансе 1 (%)	47,0 ± 1,6 109,8/100	44,5 ± 2,1 103,5/94,7	41,9 ± 2,9 101,7/89,1	40,9 ± 5,1 117,9/87,0	32,6 ± 5,4 ^{x0+*} 97,9/69,4
ОГ-2 (II , 1,0 мкг/кг, и/н; $n = 8$) к уровню в К-1 (%) / в сеансе 1 (%)	48,5 ± 1,3 113,3/100	46,6 ± 2,3 108,4/96,1	47,4 ± 2,2 115,0/97,7	45,3 ± 2,7 130,5/93,4	33,9 ± 5,1 101,8/69,9

Примечание. Различия статистически значимы ($p < 0,05$) в сравнении с сеансами 1 (х, критерий Фризмана с последующей обработкой по критерию Ньюмена–Кейлса), 2 (0), 3 (+), 4 (*).

На *этане IV* (сеанс 5) после введения **I** и **II** динамика снижения числа пропущенных ударов током относительно исходного уровня Δn (сеанс 1) была более выраженной, чем в контроле, на 32 % (**I**) ($p < 0,05$), 31 % (**II**) и 22 % (КГ) (рис. 4, *a*). Учитывая отсутствие статистически значимых изменений в контроле, и то, что препарат **I** оказывал статистически достоверное облегчающее действие на воспроизведение ОР после 24-часовой ДПФС, указанные изменения расцениваются как позитивное мнемотропное действие **I**. В группе животных, которым вводили **I**, отмечено статистически значимое снижение числа полученных электроболевых подкреплений в сеансе 5 (непосредственно после ДПФС) по сравнению с уровнем не только в сеансе 1 ($p < 0,05$), но и в сеансах 2 ($p < 0,05$), 3 ($p < 0,05$), 4 ($p < 0,05$) (см. табл. 2, рис. 4, *a*), тогда как в КГ статистически достоверное уменьшение значений указанного критерия отмечалось лишь в сравнении с сеансом 2 ($p < 0,05$) (табл. 2, рис. 4, *a*). Это подтверждает улучшение КФ на фоне **I**. У крыс, получавших **II**, статистически значимого снижения числа пропущенных ударов током (табл. 2, рис. 4, *a*) на фоне нарушений цикла «сон–бодрствование» в сравнении с сеансами 1–4 не выявлено (рис. 4, *a*). **II** не влиял на динамику снижения Δn в сравнении с КГ, что указывало на отсутствие у него негативного побочного действия в отношении мнестических функций.

Известно, что не только патологическое повышение УТ [29], но и его снижение в сравнении с нормой [30] препятствовало успешному обучению. В опытах на крысах с НУТ повреждающее влияние ДПФС было еще более выраженным, чем у крыс КГ неранжированной популяции: у последних отмечались статистические значимые различия по меньшей мере с сеансом 2, тогда как у первых (КГ, НУТ) не было существенного улучшения в сеансе 5 в сравнении с сеансами 1–4. У грызунов КГ (НУТ) эффективность обучения была ниже, чем у крыс КГ неранжированной популяции в сеансе 5 или при воспроизведении ОР ($\Delta n = -0,14$ и $\Delta n = -0,22$ соответственно) (рис. 4, *b*).

Для объективного сопоставления эффектов соединений **I**, **II** с контролем были проанализировано их действие у грызунов с НУТ (рис. 4, *b*). В сеансе 5 (после ДПФС) введение **I** облегчало, а введение **II** не оказывало влияния на воспроизведение ОР крыс линии Wistar с НУТ в сравнении с сеансом 1 ($p < 0,05$) (рис. 4, *b*).

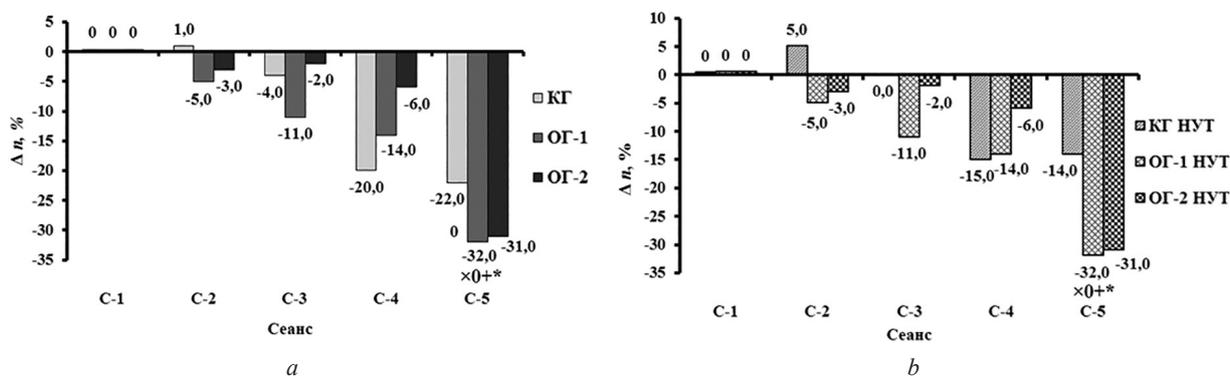


Рис. 4. Влияние **I** (1,0 мкг/кг, и/н), **II** (1,0 мкг/кг, и/н) на динамику снижения числа пропущенных ударов током у крыс линии Wistar неранжированной популяции (*a*) и особей с низким УТ (*b*); Δn , % – снижение числа ударов током относительно исходного уровня (в сеансе 1 обучения): С-1–С-5 – сеансы 1–5. Различия статистически значимы ($p < 0,05$) в сравнении с сеансами 1 (×, критерий Фридмана с последующей обработкой данных методом апостериорных сравнений по критерию Ньюмена–Кейлса), 2 (0), 3 (+), 4 (*)

Fig. 4. Effect of **I** (1.0 $\mu\text{g}/\text{kg}$, i. n.), **II** (1.0 $\mu\text{g}/\text{kg}$, i. n.) on the dynamics of reduction in the number of missed electric shocks in Wistar rats of the unranked population (*a*) and in rats with a low level of anxiety (*b*); Δn , % – reduction in the number of electric shocks relative to the initial level on the first session of training: S-1–S-5 – sessions 1–5. Differences are statistically significant compared ($p < 0.05$) to the level in sessions 1 (×, the Friedman criterion with subsequent data processing by the method of aposteriori comparisons according to the Newman–Keiles criterion), 2 (0), 3 (+), 4 (*)

Тревога и страх – древнейшие эмоции, повышающие шансы организма на выживание, – регулируются теми же мозговыми структурами (гиппокамп и миндалина), что и способность запоминать новую информацию и оценивать формальную новизну действующих стимулов [31]. Экспрессия V_{1a} -рецепторов в гиппокампе предполагает их потенциальную роль в процессах обучения и запоминания [10]. Установлено, что рецепторы V_{1a} экспрессируются в зубчатой из-

вилине, а также в полях CA1–CA3 гиппокампа [11]. С этими данными хорошо согласуются сведения о том, что применение вазопрессина усиливает синаптическую передачу и индуцирует долговременную потенциацию (LTP) в области CA1 и зубчатой извилине [11]. При оценке способности к пространственному обучению показано, что мыши с нокаутом генов V_{1a} -рецепторов (но не мыши с нокаутом генов V_{1b} -рецепторов) демонстрировали ухудшение пространственной памяти по сравнению с мышами дикого типа в 8-рукавном радиальном лабиринте [11], что указывает на важную роль рецепторов V_{1a} в формировании рабочей памяти или в обеспечении пространственной памяти [11] и хорошо согласуется с полученными нами данными об улучшении обучаемости крыс на фоне введения соединения **I**.

В нашем исследовании показано, что соединение **I** облегчало, а соединение **II** не оказывало нарушающего влияния на воспроизведение ОР крысами Wistar (как особой неранжированной популяции, так и крыс с НУТ), а отсутствие КН на фоне **I** и **II** является их важным преимуществом в сравнении с известными анксиолитиками. Общеизвестным является факт нарушения БД мнестических функций. Изучение влияния анксиолитика буспилона (0,5; 1,0 и 5,0 мг/кг), селективного анксиолитика афобазола (1, 5 и 10 мг/кг) и ноотропов с анксиолитическими свойствами пирацетама (100, 300 и 500 мг/кг) и ноопепта (0,5; 1,0 и 5,0 мг/кг) на выработку ОР показало, что афобазол либо не влиял, либо снижал (до 5 мг/кг) двигательную и исследовательскую активность ($p < 0,05$); буспирон (5 мг/кг) снижал эффективность обучения ($p < 0,05$); пирацетам облегчал выработку ОР в дозе 100,0 мг/кг ($p < 0,05$) и затруднял в дозе 500 мг/кг ($p < 0,05$), в которой отмечен переход ноотропного действия пирацетама в анксиолитическую активность; ноопепт облегчал выработку ОР в дозе 0,1 мг/кг ($p < 0,05$), но не в дозе 0,5 мг/кг («анксиолитическая» доза ноопепта) [32].

Полагают, что у лиц без исходной патологии УТ тревожное состояние, вызванное электрошоком, снижает эффективность обработки информации или скорость ответной реакции [33]. В исследовании, в котором уровнем *state anxiety* испытуемых манипулировали с помощью угрозы непредсказуемого удара электрическим током (хорошо зарекомендовавший себя трансляционный метод индукции тревоги, имитирующий симптомы ТР), отмечены нарушения рабочей памяти [33]. Поскольку в наших экспериментах исходно значительную часть животных составляли особи с НУТ, можно предположить усиление у них тревоги вследствие стрессирующего аверсивного воздействия по типу *state anxiety* (ситуационная тревога) и нарушения рабочей памяти согласно [33]. Статистически значимое позитивное мнемотропное влияние **I** в этом случае может указывать на его потенциальную эффективность при повышении ситуационной тревожности (на фоне таких вызывающих беспокойство конкретных событий, как смена места жительства, проблемы в семье, увольнение с работы и т. д.), что способно серьезно повысить качество жизни лиц с ТР.

Полученные данные указывают на целесообразность дальнейших исследований анксиолитического действия **II** и изучение возможных мнемотропных эффектов **I**, который, по-видимому, характеризуется селективным облегчающим действием на КФ.

Заключение. В экспериментах на крысах-самцах линии Wistar изучено влияние синтетических производных аргинин-вазопрессина (тетрапептидов N-Ас-DСер-Pro-DArg-Gly-NH₂ (**I**, 1,0 мг/кг, и/н), N-Ас-Тгр-Pro-Arg-Gly-NH₂ (**II**, 1,0 мг/кг, и/н) на динамику УТ и способность к воспроизведению на фоне 24-часовой ДПФС ОР у крыс. N-Ас-Тгр-Pro-Arg-Gly-NH₂ статистически значимо ($p < 0,05$) снижал УТ крыс, подвергшихся стрессу, увеличивая в популяции долю особей, которые проводили в ЦК камеры актометра не менее 10 % от общей продолжительности актометрии. Статистически достоверное ($p < 0,05$) корректорное влияние на способность к воспроизведению выработанной ОР нажатия на педаль у грызунов (крысы линии Wistar неранжированной популяции и особи линии Wistar с низким УТ), подвергшихся ДПФС, оказывал олигопептид N-Ас-DСер-Pro-DArg-Gly-NH₂. Таким образом, оба изученных соединения не вызвали когнитивных нарушений, а N-Ас-DСер-Pro-DArg-Gly-NH₂ улучшал мнестические функции на фоне ДПФС. Результаты оценки уровня общей двигательной активности свидетельствовали об отсутствии побочного седативного действия у **I** (1,0 мг/кг) и **II** (1,0 мг/кг – в дозе, вызывающей анксиолитический эффект при введении **II**). Полученные данные указывают на анксиолитическое действие N-Ас-Тгр-Pro-Arg-Gly-NH₂, позитивное мнемотропное влияние N-Ас-DСер-Pro-DArg-Gly-NH₂ и низкую вероятность развития побочных эффектов в отношении центральной нервной системы на фоне их применения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Pharmacotherapy of anxiety disorders: Current and emerging treatment options / A. Garakani [et al.] // *Front. Psychiatry*. – 2020. – Vol. 11. – Art. 595584. <https://doi.org/10.3389/fpsy.2020.595584>
2. Anxiety disorders / B. W. Penninx [et al.] // *Lancet*. – 2021. – Vol. 397, N 10277. – P. 914–927. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(21\)00359-7](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(21)00359-7)
3. Федин, А. И. Тревожные и депрессивные расстройства в общей врачебной практике / А. И. Федин // *Пульмонология*. – 2022. – Т. 32, № 2 (прил.). – С. 35–41.
4. Об утверждении клинических протоколов: постановление М-ва здравоохранения Респ. Беларусь, 8 нояб. 2022 г., № 108 // Национальный правовой Интернет-портал Республики Беларусь [Электронный ресурс]. – Минск, 2023. – Режим доступа: <https://pravo.by/document/?guid=12551&p0=W22339960p>. – Дата доступа: 25.10.2023.
5. Goldschen-Ohm, M. P. Benzodiazepine modulation of GABA_A Receptors: A mechanistic perspective / M. P. Goldschen-Ohm // *Biomolecules*. – 2022. – Vol. 12, N 12. – Art. 1784. <https://doi.org/10.3390/biom12121784>
6. Фармакологические мишени и механизм действия антипсихотических средств в рамках нейрхимической теории патогенеза шизофрении / К. Ю. Калитин [и др.] // *Рос. физиол. журн. им. И. М. Сеченова*. – 2021. – Т. 107, № 8. – С. 927–954.
7. Octopamine neuron dependent aggression requires dVGLUT from dual-transmitting neurons / L. M. Sherer [et al.] // *PLoS Genet*. – 2020. – Vol. 16, N 2. – P. e1008609. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008609>
8. Белокоскова, С. Г. Нейропептид вазопрессин и процессы памяти / С. Г. Белокоскова, С. Г. Цикунов // *Обзоры по клин. фармакол. и лекарств. терапии*. – 2014. – Т. 12, № 3. – С. 3–12.
9. Rigney, N. Modulation of social behavior by distinct vasopressin sources / N. Rigney, G. J. de Vries, A. Petrulis // *Front. Endocrinol.* – 2023. – N 14. – Art. 1127792. <https://doi.org/10.3389/fendo.2023.1127792>
10. New topics in vasopressin receptors and approach to novel drugs: role of the vasopressin receptor in psychological and cognitive functions / N. Egashira [et al.] // *J. Pharmacol. Sci.* – 2009. – Vol. 109, N 1. – P. 44–49. <https://doi.org/10.1254/jphs.08r14fm>
11. Arginine vasopressin ameliorates spatial learning impairments in chronic cerebral hypoperfusion via V_{1a} receptor and autophagy signaling partially / C. Yang [et al.] // *Trans. Psychiatry*. – 2017. – N 7. – P. e1174. <https://doi.org/10.1038/tp.2017.121>
12. Cragg, B. Differential contributions of vasopressin V_{1A} and oxytocin receptors in the amygdala to pain-related behaviors in rats / B. Cragg, J. Guangchen, V. Neugebauer // *Mol. Pain*. – 2016. – Vol. 12. – Art. 1744806916676491. <https://doi.org/10.1177/1744806916676491>
13. Vasopressin 1A (V_{1A}) Receptor antagonists reduce anxiety in marmosets / T. Wallace [et al.] // *Biol. Psychiatry*. – 2020. – Vol. 87, N 9, suppl. – P. S239. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2020.02.620>
14. Tye, K. M. Optogenetic investigation of neural circuits underlying brain disease in animal models / K. M. Tye, K. Deisseroth // *Nature Rev. Neurosci.* – 2012. – Vol. 13. – P. 251–266. <https://doi.org/10.1038/nrn3171>
15. Роль миндалевидного тела в социальном поведении [Электронный ресурс] // *Биомолекула*. – М., 2021. – Режим доступа: <https://biomolecula.ru/articles/rol-mindalevidnogo-tela-v-sotsialnom-povedenii>. – Дата доступа: 25.10.2023.
16. Amygdala and hypothalamus: Historical overview with focus on aggression / F. V. Gouveia [et al.] // *Neurosurgery*. – 2019. – Vol. 85, N 1. – P. 11–30. <https://doi.org/10.1093/neuros/nyy635>
17. Синтез и исследование антидепрессивных свойств новых аналогов аргинин-вазопрессина / К. В. Бородина [и др.] // *Биорг. химия*. – 2022. – Т. 48, № 3. – С. 357–370.
18. Barson, J. R. The paraventricular nucleus of the thalamus is an important node in the emotional processing network / J. R. Barson, N. R. Mack, W.-J. Gao // *Front. Behav. Neurosci.* – 2016. – Vol. 14. – Art. 598469. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2016.598469>
19. Inhibition of vasopressin V_{1a} receptors in the medioventral bed nucleus of the stria terminalis has sex- and context-specific anxiogenic effects / N. Duque-Wilckens [et al.] // *Neuropharmacology*. – 2016. – Vol. 110, pt. A. – P. 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2016.07.018>
20. Фомин, А. В. Тревога и депрессия у пациентов в хирургическом стационаре / А. В. Фомин, А. А. Кирпиченко, Ф. А. Фомин // *Вестн. ВГМУ*. – 2014. – Т. 13, № 3. – С. 139–145.
21. Treadmill exercise ameliorates chronic REM sleep deprivation-induced anxiety-like behavior and cognitive impairment in C57BL/6 J mice / F. Tai [et al.] // *Brain Res. Bull.* – 2020. – Vol. 164. – P. 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2020.08.025>
22. Lezak, K. R. Behavioral methods to study anxiety in rodents / K. R. Lezak, G. Missig, W. A. Carlezon Jr // *Dialogues Clin. Neurosci.* – 2017. – Vol. 19, N 2. – P. 181–191. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2017.19.2/wcarlezon>
23. Кравченко, Е. В. Влияние уровня тревожности на эффективность оперантной деятельности крыс / Е. В. Кравченко, Н. М. Синкевич // *Вест. Нац. акад. навук Беларусі. Сер. мед. навук*. – 2008. – № 2. – С. 20–25.
24. Tuckerand, L. B. Measuring anxiety-like behaviors in rodent models of traumatic brain injury / L. B. Tucker, J. T. McCabe // *Front. Behav. Neurosci.* – 2021. – Vol. 15. – Art. 682935. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.682935>
25. Task-dependent differences in operant behaviors of rats with acute exposure to high ambient temperature: A potential role of hippocampal dopamine reuptake transporters / S.-F. Chen [et al.] // *Front. Behav. Neurosci.* – 2019. – Vol. 13. – Art. 15. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00015>
26. Yao, S. Effects of intranasal administration of oxytocin and vasopressin on social cognition and potential routes and mechanisms of action / S. Yao, K. M. Kendrick // *Pharmaceutics*. – 2022. – Vol. 14, N 2. – Art. 323. <https://doi.org/10.3390/pharmaceutics14020323>
27. Интраназальное введение лекарственных средств лабораторным животным / А. Е. Кательникова [и др.] // *Лабораторные животные для научных исследований*. – 2019. – № 2. – Ст. 9.
28. Individual differences in male rats in a behavioral test battery: a multivariate statistical approach / D. D. Feyissa [et al.] // *Front. Behav. Neurosci.* – 2017. – Vol. 11. – Art. 26. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00026>
29. Moriya, J. Interactive effects trait and state anxiety on visual spatial working memory capacity / J. Moriya // *Psychologia*. – 2020. – Vol. 62, N 1. – P. 29–45. <https://doi.org/10.2117/psych.2020-B003>

30. Spontaneously hypertensive rats vs. Wistar Kyoto and Wistar rats: An assessment of anxiety, motor activity, memory performance, and seizure susceptibility / J. Tchekalarova [et al.] // *Physiol. Behav.* – 2023. – Vol. 269. – Art. 114268. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2023.114268>

31. Нехорошкова, А. Н. Проблема тревожности как сложного психофизиологического явления / А. Н. Нехорошкова, А. В. Грибанов, Ю. С. Джос // *Экология человека.* – 2014. – № 6. – С. 47–54.

32. Уянаев, А. А. Влияние нооцепта и афобазола на формирование невроза приобретенной беспомощности у крыс / А. А. Уянаев, В. П. Фисенко, Н. К. Хитров // *Бюл. эксперим. биол. и мед.* – 2003. – Т. 136, № 8. – С. 187–189.

33. State anxiety reduces working memory capacity but does not impact filtering cost for neutral distracters / R. T. Ward // *Psychophysiology.* – 2020. – Vol. 57, N 10. – P. e13625. <https://doi.org/10.1111/psyp.13625>

References

1. Garakani A., Murrough J. W., Freire R. C., Thom R. P., Larkin K., Buono F. D., Iosifescu D. V. Pharmacotherapy of anxiety disorders: Current and emerging treatment options. *Frontiers in Psychiatry*, 2020, vol. 11, art. 595584. <https://doi.org/10.3389/fpsyt.2020.595584>

2. Penninx B. W., Pine D. S., Holmes E. A., Reif A. Anxiety disorders. *Lancet*, 2021, vol. 397, no. 10277, pp. 914–927. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(21\)00359-7](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(21)00359-7)

3. Fedin A. I. Anxiety and depressive disorders in general practice. *Pul'monologiya* [Pulmonology], 2022, vol. 32, no. 2 (suppl.), pp. 35–41 (in Russian).

4. On approval of clinical protocols: Decree of the Ministry of Health of the Republic of Belarus, November 8, 2022, No. 108. *National legal Internet portal of the Republic of Belarus*. Available at: <https://pravo.by/document/?guid=12551&p0=W22339960p> (accessed 25.10.2023) (in Russian).

5. Goldschen-Ohm M. P. Benzodiazepine modulation of GABA_A receptors: A mechanistic perspective. *Biomolecules*, 2022, vol. 12, no. 12, art. 1784. <https://doi.org/10.3390/biom12121784>

6. Kalitin K. Yu., Spasov A. A., Mukha O. Yu., Pridvorov G. V., Lipatov V. A. Pharmacological targets and the mechanism of action of antipsychotic agents in the framework of the neurochemical theory of the pathogenesis of schizophrenia. *Rossiiskii fiziologicheskii zhurnal im. I.M. Sechenova* [Russian Physiological Journal named after I. M. Sechenov], 2021, vol. 107, no. 8, pp. 927–954 (in Russian).

7. Sherer L. M., Catudio Garrett E., Morgan H. R., Brewer E. D., Sirrs L. A. [et al.]. Octopamine neuron dependent aggression requires dVGLUT from dual-transmitting neurons. *PLoS Genetics*, 2020, vol. 16, no. 2, p. e1008609. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1008609>

8. Belokoskova S. G., Tsikunov S. G. Neuropeptide vasopressin and memory process. *Obzory po klinicheskoi farmakologii i lekarstvennoi terapii* [Reviews on clinical pharmacology and drug therapy], vol. 12, no. 3, pp. 3–12 (in Russian).

9. Rigney N., de Vries G. J., Petrulis A. Modulation of social behavior by distinct vasopressin sources. *Frontiers in Endocrinology*, 2023, no. 14, art. 1127792. <https://doi.org/10.3389/fendo.2023.1127792>

10. Egashira N., Mishima K., Iwasaki K., Oishi R., Fujiwara M. New topics in vasopressin receptors and approach to novel drugs: role of the vasopressin receptor in psychological and cognitive functions. *Journal of Pharmacological Sciences*, 2009, vol. 109, no. 1, pp. 44–49. <https://doi.org/10.1254/jphs.08r14fm>

11. Yang C., Zhang X., Gao J., Wang M., Yang Z. Arginine vasopressin ameliorates spatial learning impairments in chronic cerebral hypoperfusion via V_{1a} receptor and autophagy signaling partially. *Translational Psychiatry*, 2017, no. 7, p. e1174. <https://doi.org/10.1038/tp.2017.121>

12. Cragg B., Guangchen J., Neugebauer V. Differential contributions of vasopressin V_{1A} and oxytocin receptors in the amygdala to pain-related behaviors in rats. *Molecular Pain*, 2016, vol. 12, art. 1744806916676491. <https://doi.org/10.1177/1744806916676491>

13. Wallace T., Steinfeld T., Poffe A., Pavoni V., Gerrard Ph. A., Martin W. J. Vasopressin 1A (V_{1A}) receptor antagonists reduce anxiety in marmosets. *Biological Psychiatry*, 2020, vol. 87, no. 9, suppl., p. S239. <https://doi.org/10.1016/j.biopsych.2020.02.620>

14. Tye K. M., Deisseroth K. Optogenetic investigation of neural circuits underlying brain disease in animal models. *Nature Reviews Neuroscience*, 2012, vol. 13, pp. 251–266. <https://doi.org/10.1038/nrn3171>

15. The role of the amygdala in social behavior. *Biomolecula*. Available at: <https://biomolecula.ru/articles/rol-mindalevidnogo-tela-v-sotsialnom-povedenii> (accessed 25.10.2023) (in Russian).

16. Gouveia F. V., Hamani C., Fonoff E. T., Brentani H., Alho E. J. L., de Moraes R. M. C. B., de Souza A. L., Rigonatti S. P., Martinez R. C. R. Amygdala and hypothalamus: Historical overview with focus on aggression. *Neurosurgery*, 2019, vol. 85, no. 1, pp. 11–30. <https://doi.org/10.1093/neuros/nyy635>

17. Borodina K. V., Savanets O. N., Pustyl'ga E. S., Martinovich V. P., Kravchenko E. V., Ol'gomets L. M., Golubovich V. P. Synthesis and investigation of the antidepressant properties of novel analogs of arginine-vasopressin. *Bioorganicheskaya khimiya* [Bioorganic chemistry], 2022, vol. 48, no. 3, pp. 357–370 (in Russian).

18. Barson J. R., Mack N. R., Gao W.-J. The paraventricular nucleus of the thalamus is an important node in the emotional processing network. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2016, vol. 14, art. 598469. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2020.598469>

19. Duque-Wilckens N., Steinman M. Q., Laredo S. A., Hao R., Perkeybile A. M., Bales K. L., Trainor B. C. Inhibition of vasopressin V_{1a} receptors in the medioventral bed nucleus of the stria terminalis has sex- and context-specific anxiogenic effects. *Neuropharmacology*, 2016, vol. 110, pt. A, pp. 59–68. <https://doi.org/10.1016/j.neuropharm.2016.07.018>

20. Fomin A. V., Kirpichenko A. A., Fomin F. A. Anxiety and depression in patients in a surgical hospital. *Vestnik Vitebskogo gosudarstvennogo meditsinskogo universiteta* [Bulletin of Vitebsk State Medical University], 2014, vol. 13, no. 3, pp. 139–145 (in Russian).

21. Tai F., Wang C., Deng X., Li R., Guo Z., Quan H., Li S. Treadmill exercise ameliorates chronic REM sleep deprivation-induced anxiety-like behavior and cognitive impairment in C57BL/6J mice. *Brain Research Bulletin*, 2020, vol. 164, pp. 198–207. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2020.08.025>
22. Lezak K. R., Missig G., Carlezon Jr W. A. Behavioral methods to study anxiety in rodents. *Dialogues in Clinical Neuroscience*, 2017, vol. 19, no. 2, pp. 181–191. <https://doi.org/10.31887/DCNS.2017.19.2/wcarlezon>
23. Kravchenko E. V., Sinkevich N. M. Influence of anxiety level on efficiency of operant activity of rats. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya medytsynskikh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Medical series*, 2008, no. 2, pp. 20–25 (in Russian).
24. Tucker L. B., McCabe J. T. Measuring anxiety-like behaviors in rodent models of traumatic brain injury. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2021, vol. 15, art. 682935. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2021.682935>
25. Chen S.-F., Chuang C.-Y., Chao C.-C., Yang Y.-H., Chu C.-Y., Yao C.-Y., Su Y.-C., Huang Y.-H., Liao R.-M. Task-dependent differences in operant behaviors of rats with acute exposure to high ambient temperature: A potential role of hippocampal dopamine reuptake transporters. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2019, vol. 13, art. 15. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2019.00015>
26. Yao S., Kendrick K. M. Effects of intranasal administration of oxytocin and vasopressin on social cognition and potential routes and mechanisms of action. *Pharmaceutics*, 2022, vol. 14, no. 2, art. 323. <https://doi.org/10.3390/pharmaceutics14020323>
27. Katel'nikova A. E., Kryshen' K. L., Zueva A. A., Makarova M. N. Intranasal introduction to laboratory. *Laboratornyye zhivotnye dlya nauchnykh issledovaniy* [Laboratory animals for scientific research], 2019, no. 2, art. 9 (in Russian).
28. Feyissa D. D., Aher Y. D., Engidawork E., Höger H., Lubec G., Korz V. Individual differences in male rats in a behavioral test battery: A multivariate statistical approach. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 2017, vol. 11, art. 26. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2017.00026>
29. Moriya J. Interactive effects trait and state anxiety on visual spatial working memory capacity. *Psychologia*, 2020, vol. 62, no. 1, pp. 29–45. <https://doi.org/10.2117/psysoc.2020-B003>
30. Tchekalarova J., Krushovlieva D., Ivanova P., Kortenska L. Spontaneously hypertensive rats vs. Wistar Kyoto and Wistar rats: An assessment of anxiety, motor activity, memory performance, and seizure susceptibility. *Physiology and Behavior*, 2023, vol. 269, art. 114268. <https://doi.org/10.1016/j.physbeh.2023.114268>
31. Nekhoroshkova A. N., Gribanov A. V., Dzhos Yu. S. Problem of anxiety as difficult psychophysiological phenomenon. *Ekologiya cheloveka* [Human ecology], 2014, no. 6, pp. 47–54 (in Russian).
32. Uyanaev A. A., Fisenko V. P., Khitrov N. K. Influence of noopept and afobazole on the formation of acquired helplessness neurosis in rats. *Vyulleten' eksperimental'noi biologii i meditsiny* [Bulletin of experimental biology and medicine], 2003, vol. 136, no. 8, pp. 187–189 (in Russian).
33. Ward R. T., Lotfi S., Sallmann H., Lee H. J., Larson C. L. State anxiety reduces working memory capacity but does not impact filtering cost for neutral distracters. *Psychophysiology*, 2020, vol. 57, no. 10, p. e13625. <https://doi.org/10.1111/psyp.13625>

Информация об авторах

Кравченко Елена Валериевна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kravchenko@iboch.by

Саванец Оксана Николаевна – аспирант, мл. науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: savanets@iboch.by

Ольгомец Любовь Михайловна – ст. науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: olgomets@iboch.by

Бородина Ксения Владимировна – науч. сотрудник. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: borodina@iboch.by

Голубович Владимир Петрович – д-р биол. наук, профессор. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь).

Зильберман Роман Дмитриевич – заведующий лабораторией. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: labtox@iboch.by

Бизунок Наталья Анатольевна – д-р мед. наук, профессор, заведующий кафедрой. Белорусский государственный медицинский университет (пр. Дзержинского, 83, 220116, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: bizunokna@yandex.ru

Дубовик Борис Валентинович – д-р мед. наук, профессор. Белорусский государственный медицинский университет (пр. Дзержинского, 83, 220116, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dubovik@bsmu.by

Information about the authors

Elena V. Kravchenko – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kravchenko@iboch.by

Oksana N. Savanets – Postgraduate student, Junior Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: savanets@iboch.by

Lyubov M. Olgomets – Senior Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: olgomets@iboch.by

Kseniya V. Borodina – Researcher. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: borodina@iboch.by

Vladimir P. Golubovich – D. Sc. (Biol.), Professor. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus).

Roman D. Zilberman – Head of the Laboratory. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: labtox@iboch.by

Natalia A. Bizunok – D. Sc. (Med.), Professor, Head of the Department. Belarusian State Medical University (83, Dzerzhinski Ave., 220116, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: bizunokna@yandex.ru

Boris V. Dubovik – D. Sc. (Med.), Professor. Belarusian State Medical University (83, Dzerzhinski Ave., 220116, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dubovik@bsmu.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 598.288.5:591.552(476-25)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

Поступила в редакцию 12.12.2023

Received 12.12.2023

В. В. Сахвон¹, К. В. Гомель², А. А. Семёнова², М. Е. Никифоров²

¹Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

²Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

УРБАНИЗИРОВАННАЯ ГРУППИРОВКА ЧЕРНОГО ДРОЗДА (*TURDUS MERULA*) В г. МИНСКЕ: ИДЕНТИЧНЫЙ СЦЕНАРИЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕРЕЗ ДВА СТОЛЕТИЯ

Аннотация. Недавно сформировавшаяся на территории г. Минска городскую группировку черного дрозда отличает от лесных популяций этого вида ряд экологических особенностей. В западной части Европы черный дрозд начал вселяться в города еще два столетия назад, начиная с городов Германии. Предполагалось, что затем птицы из городских группировок стали расселяться в восточном, северном и южном направлениях путем перемещения из одного города в другой. Приведенные в статье данные молекулярно-генетического анализа проясняют, является ли вся популяция черного дрозда на территории Беларуси единой, либо есть дифференциация между группировками вида из г. Минска и естественных лесных местообитаний. Для микросателлитного анализа были взяты пробы от городских ($n = 15$) и лесных ($n = 21$) черных дроздов из различных регионов Беларуси.

Установлено, что как внутри популяций, так и между популяциями из естественного и урбанизированного ландшафта существует постоянный обмен генами. Полученные данные указывают на местное происхождение городских птиц в г. Минске, т. е. формирование городской группировки вида происходит таким же путем, как это было в Германии почти два столетия назад.

Ключевые слова: черный дрозд *Turdus merula*, генетический полиморфизм, микросателлиты, урбоэкосистема, Минск, Беларусь

Для цитирования: Урбанизированная группировка черного дрозда (*Turdus merula*) в г. Минске: идентичный сценарий происхождения через два столетия / В. В. Сахвон [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 134–142. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

Vital V. Sakhvon¹, Kanstantsin V. Homel², Anastasiya A. Semionova², Michail E. Nikiforov²

¹Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

²Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

URBAN POPULATION OF BLACKBIRD (*TURDUS MERULA*) IN MINSK: IDENTICAL SCENARIO OF THE ORIGIN TWO CENTURIES LATER

Abstract. A recently formed urban group of blackbirds in Minsk differs from forest populations of the species in several ecological characteristics. In the western part of Europe, blackbirds began moving into cities around two hundred years ago, starting from Germany. It was assumed that later birds from the urban population began moving from one city to another in the eastern, northern, and southern directions. Based on the results of the molecular genetic analysis, it is clarified whether the blackbird population in Belarus is a single population or whether there exists a differentiation between groups from urban and forest habitats. To perform a microsatellite analysis, samples were collected from urban ($n = 15$) and forest ($n = 21$) blackbirds from different regions of Belarus.

It was discovered that there is a constant exchange of genes within and between the populations from natural and urban habitats. The obtained data suggest the local origin of blackbirds in Minsk, which means that the formation of the urban birds is happening in the same way as in Germany almost two centuries ago.

Keywords: blackbird *Turdus merula*, genetic polymorphism, microsatellites, urban ecosystem, Minsk, Belarus

For citation: Sakhvon V. V., Homel K. V., Semionova A. A., Nikiforov M. E. Urban population of blackbird (*Turdus merula*) in Minsk: identical scenario of the origin two centuries later. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 134–142 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

Введение. Современные города, в особенности большие по площади, включают в себя разнообразнейшие биотопы с присущими им особенностями, отличными от окружающих их естественных ландшафтов, вплоть до формирования на урботерриториях специфических климати-

ческих условий. Широкий спектр местообитаний обуславливает и высокое разнообразие птиц в урбозкосистемах [1]. Несмотря на то что городская среда во многом остается экстремальной для птиц, отдельные виды (синурбисты) направленно колонизируют городские территории, компенсируя различного рода потери теми благоприятными возможностями, которые имеются в урбосреде (например, разнообразие мест для размещения гнезд и укрытий, обильные и доступные в течение всего года кормовые ресурсы и т. д.) [2–4]. Реализуя свой адаптационный потенциал, такие виды птиц в новых для себя условиях формируют специализированные городские популяции, которые по многим биологическим и экологическим особенностям заметно отличаются от популяций своего же вида из естественных ландшафтов (например, кряква (*Anas platyrhynchos*) или вяхирь (*Columba palumbus*) на большей части Европы) [5, 6].

Черный дрозд (*Turdus merula*), изначально являясь лесным видом, за два последних столетия также успешно освоил урбанизированные территории на большей части европейского континента, сформировав здесь устойчивые синурбизированные популяции с присущими им специфическими экологическими и биологическими особенностями [7–13]. На основании наблюдаемой схожести и стабильности проявляемой приспособленности к обитанию в урбосреде у городских черных дроздов из разных мест было выдвинуто предположение, что многие из такого рода впервые появившихся адаптаций имеют конкретную генетическую основу [12, 13]. Тем более что изучение и других видов животных показало аналогичные результаты. Например, в Польше еще в 1970-е годы на основе выявленных морфологических, анатомических и физиологических отличий между синурбизированными и дикими популяциями желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) был сделан вывод о существовании генетических различий между такими популяциями [14, 15]. Изучение генетической структуры городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в Симферополе (Крым) показало, что даже внутри этой популяции существует частичная изоляция между группировками, обусловленная в первую очередь особенностями городского ландшафта, что может косвенно указывать на генетические различия между городскими хомяками и особями из естественных мест обитания [16]. Установленные между городскими и дикими мексиканскими чечевицами (*Carpodacus mexicanus*) отличия в размерах клюва в связи с потреблением разнотипных кормов также оказались закреплены на генетическом уровне [17].

По мнению некоторых исследователей, происхождение синурбизированных популяций черного дрозда на европейском континенте предполагает постепенное расселение их по городам из первичного центра возникновения. Считается, что эти популяции первоначально сформировались в Германии еще в начале–середине XIX в., после чего они стали распространяться на другие урбанизированные территории Западной и Центральной Европы путем перемещения из одного города в другой (leap-frog) [13, 18]. В результате уже более 100 лет большинство западноевропейских городов оказались заселенными черным дроздом.

Совсем другими сроками такой экспансии черного дрозда характеризуется восточная часть Европы. Здесь гнездование черных дроздов в городах стало отмечаться лишь в последние десятилетия и имело явный вектор продвижения с запада на восток. В Беларуси одна из крупнейших синурбизированных группировок черного дрозда находится в г. Минске. Несмотря на совсем недавнее освоение городских местообитаний данным видом, его локации здесь стабильны, а плотность гнездования в соответствующих биотопах достигает сравнительно высоких значений [19, 20]. Более того, у городских птиц выявлены отличительные особенности в гнездовой биологии, в частности, они позже приступают к размножению и отличаются специфическими чертами в выборе мест для расположения гнезд в сравнении с лесными дроздами [21]. В условиях городской среды г. Минска черный дрозд продолжает придерживаться больших по площади древесных насаждений, по своей биотопической структуре близких к естественным лесным формациям, избегая солитерных древесно-кустарниковых посадок, которые в условиях европейских городов охотно занимают синурбизированные популяции птиц. С другой стороны, отдельные особи черного дрозда в условиях г. Минска демонстрируют поведение, свойственное западным городским черным дроздам, что может свидетельствовать в пользу аллохтонного происхождения группировок таких птиц, поддерживающих свою численность за счет активного размножения.

Тем не менее проведенные в Германии исследования по установлению генетических различий между городскими и лесными популяциями черного дрозда на основе анализа полиморфизма длин амплифицированных фрагментов ДНК результатов не дали [13]. Несмотря на это, авторы считают, что указанные различия в сроках созревания половых гонад, годовой линьке и миграционной активности несомненно определяются генетически [12]. Учитывая, что западноевропейские, в том числе и германские, урбанизированные популяции черного дрозда сформировались и поддерживаются очень давно, можно предположить, что постоянно существующий поток генов между популяционными группировками птиц, населяющих города и их окрестности, как раз и является причиной их генетической однородности. Другими словами, все западноевропейские дрозды толерантны к городским условиям, но не всем хватает места в городах из-за ограниченной экологической емкости имеющихся там местообитаний и обострения конкуренции между отдельными территориальными парами. Вследствие этого не преуспевшие в конкурентной борьбе и менее опытные особи вынуждены поселяться вне населенных пунктов.

В отличие от Западной Европы, на территории Беларуси имеется много достаточно удаленных от городской среды обширных лесных массивов, где черный дрозд обитает в естественных диких условиях. При этом продолжительность существования урбанизированных популяций в наших городах пока еще слишком мала, чтобы оказать заметное генетическое влияние на лесных аборигенов в случае аллохтонного происхождения синурбистов. Генетическое сравнение этих двух группировок позволило бы протестировать гипотезу о «западном» пути формирования гнездящихся популяционных группировок черного дрозда на урбанизированных территориях в восточной части Европы, в том числе и в Беларуси, где он появился значительно позже.

Цель настоящей работы – исходя из генетического анализа черных дроздов из различных регионов и разнотипных местообитаний установить степень генетического разнообразия популяции данного вида в Беларуси и на основании этого определить возможное происхождение его городской группировки в г. Минске.

Объекты и методы исследования. В качестве методики выделения ДНК из биопроб черного дрозда использовали реактивы коммерческого набора Animal and Fungi DNA Preparation Kit (Jena Bioscience). Для исследования наличия генетического разделения между естественными и городскими популяциями черного дрозда в Беларуси были задействованы микросателлитные маркеры (Til04, Til09, Ase19, Ase40, LTMR6, Tgu06, Tgu07, Tgu11), ранее применявшиеся для тех же целей [11, 12]. Для амплификации микросателлитных локусов использовали реакционную смесь в финальном объеме 25 мкл: 1X ПЦР-буфер на основе сульфата аммония (Thermo Scientific) – 2,5 мкл, 1X смесь дНТФ (0,8 ммоль, Thermo Scientific) – 2,5, Taq-полимераза (5 ед/мкл, Праймтех) – 0,1, MgCl₂ (25 ммоль, «Праймтех») – 2,5, прямой праймер (5 пмоль/мкл) – 2,0, обратный праймер (5 пмоль/мкл) – 2,0, ДНК-матрица (50–100 нг/25 мкл) – 1 мкл.

Для проведения амплификации использовали следующий протокол: первичная денатурация при 94 °C – 3 мин; циклическая амплификация с touchdown – 35 циклов: денатурация при 94 °C – 30 с, отжиг праймеров при 62–48 °C – 45, элонгация при 72 °C – 45 с; финальная элонгация: 15 мин при 72 °C.

Выборка черных дроздов из естественных местообитаний включала 21 особь, выборка птиц из урбанизированного ландшафта – 15 особей. География исследованных проб черного дрозда представлена на рис. 1.

Для стандартизации размеров микросателлитных фрагментов использовали программу Tandem (version 1.07) [22], для оценки полученных данных по фрагментному анализу на наличие ошибок генотипирования (нулевые аллели, наличие статтеров («запинаний»), «выпадение» больших аллелей) – программу Micro-Checker (version 2.2.3) [23–26], для дополнительной оценки частоты нулевых аллелей – программу Genepop (version 4.3) [25, 26], для определения наличия неравновесного сцепления между локусами – программу Genepop, для анализа совпадения генотипов – программу GenAlEx (version 6.501) [27, 28]. Образцы с абсолютным сходством генотипов исключали из дальнейшего анализа.

Тест на подверженность синурбизированной группировки черного дрозда резкому снижению численности в прошлом (эффект «бутылочного горлышка») проводился в программе

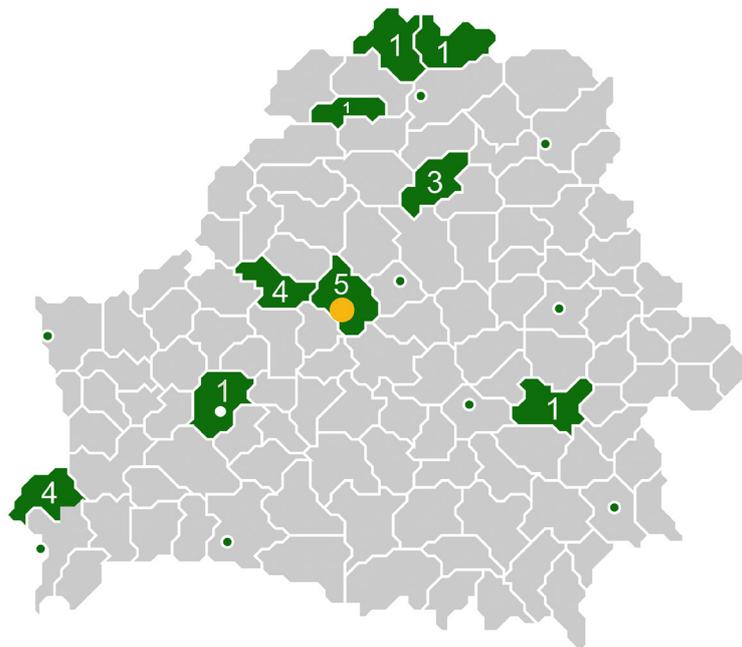


Рис. 1. География проб черного дрозда (*Turdus merula*) для генетических исследований. Зеленая заливка – пробы из естественных местообитаний ($n = 21$), желтый круг – пробы из Минска ($n = 15$)

Fig. 1. Geography of blackbird (*Turdus merula*) samples for genetic research. Green fill – samples from natural habitats ($n = 21$), yellow circle – samples from Minsk ($n = 15$)

Bottleneck (version 1.2.02) [29]. В данной работе использовали модель TPM (two phase model) с параметрами по умолчанию (доля SMM в TPM – 70 %, дисперсия – 30 %), а также модели IAM. (infinite allele model) и SMM (stepwise mutational model). Достоверность отклонения наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой оценивали с помощью трех предлагаемых в Bottleneck тестов: sign test, standardized differences test и Wilcoxon's sign-rank test, а также графика частоты распределения аллелей (L-shaped distribution).

Число аллелей на локус, аллельное богатство (AR), коэффициент инбридинга (Fis) [30], наблюдаемую гетерозиготность (H_o) и ожидаемую гетерозиготность (H_e), наличие генетической дифференциации между субпопуляциями дрозда (G_{st} , G'_{st} , D_{Jost} , F_{st}), отклонение исследуемых локусов от равновесия по Харди–Вайнбергу рассчитывали в среде R с помощью пакета *diveR*sity (version 1.9.90) [31]. Индекс D_{Jost} был рассчитан в связи с тем, что F_{st} и G_{st} могут быть ненадежными при очень высоком генетическом разнообразии исследуемых популяций. Дополнительную проверку на наличие генетической дифференциации выполняли в Arlequin (version 3.5.2.2) [32] при помощи точного теста дифференциации между выборками на основании частоты генотипов (число шагов в цепях Маркова – 100 000, число шагов демеморизации – 10 000).

Байесовский анализ для оценки генетической структурированности популяции осуществляли в программе Structure [33], используя следующие настройки: admixture model, correlated allele frequencies among populations, length of burning period – 50 000, number of MCMC (Markov chain Monte Carlo) – 100 000, предполагаемое количество кластеров (K) – 5, для каждого кластера – 10 прогонов (итераций) с указанными настройками. Для визуализации результатов анализа использовали веб-приложение Structure Harvester [34], для визуализации графиков установленных генетических кластеров – веб-приложение Clumpak [35]. Анализ генетической структурированности был проведен в программе Genetix (version 4.05.2) с использованием факторного анализа соответствия (factorial correspondence analysis (FCA)) [36], визуализация результатов FCA – в программе PAST [37].

Результаты и их обсуждение. Анализ генетической дифференциации с применением байесовского алгоритма поиска генетических кластеров в рамках программы Structure (version 2.3.4)

[34, 35] не выявил разделения между городскими группировками черного дрозда и популяциями данного вида из естественных лесных ландшафтов. Не установлена также дифференциация внутри проанализированных популяций черного дрозда (рис. 2).

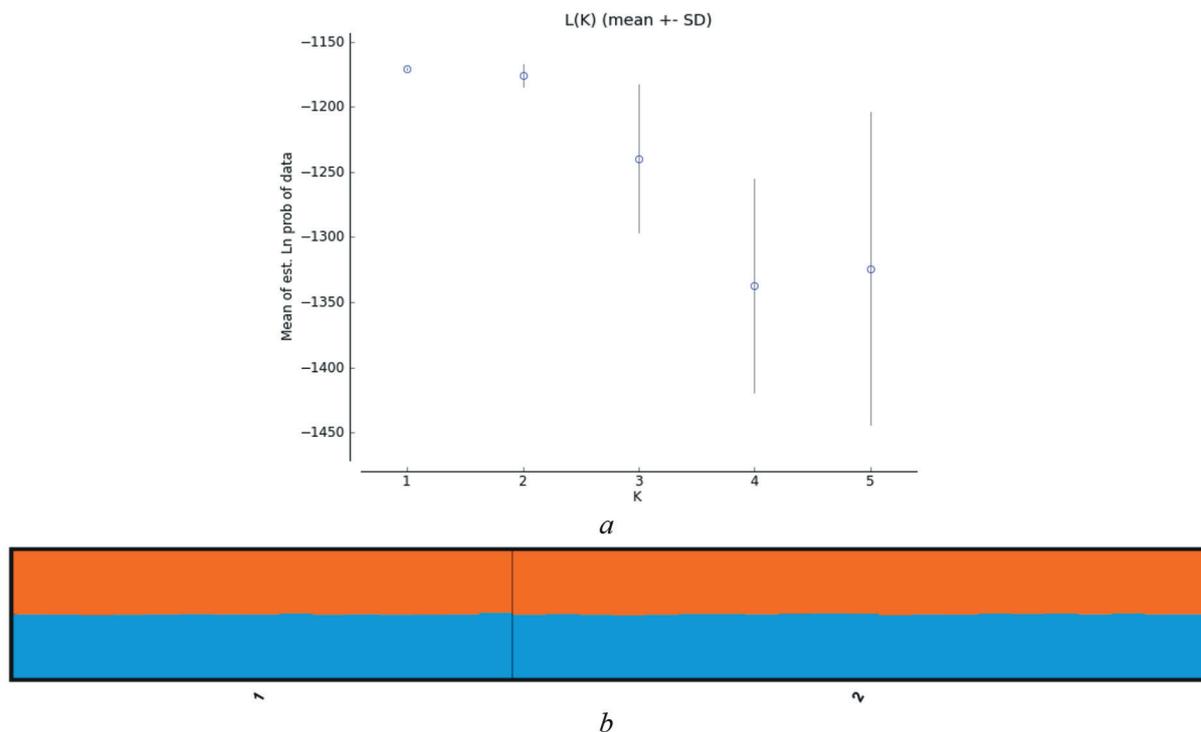


Рис. 2. Результаты анализа генетической структурированности популяций черного дрозда (*Turdus merula*) в программе Structure (*a* – данные по средним логарифмическим значениям вероятностей для разного количества тестируемых генетических кластеров (*K*); *b* – график участия исследуемых особей черного дрозда из урбанизированной (1) и лесной (2) популяций в генетических кластерах при *K* = 2)

Fig. 2. Results of the analysis of the genetic structure of blackbird (*Turdus merula*) populations in the structure program (*a* – data on average logarithmic probability values for different numbers of tested genetic clusters (*K*); *b* – graph of the participation of the studied blackbird specimen from urban (1) and forest (2) populations in genetic clusters at *K* = 2)

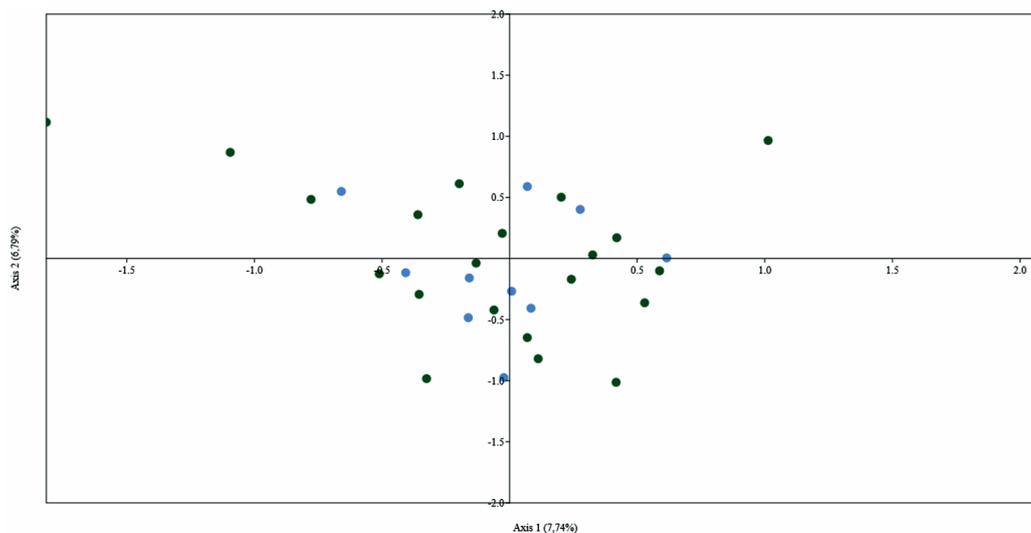


Рис. 3. Факториальный анализ соответствия для популяций черного дрозда (*Turdus merula*) из урбанизированных (синие точки) и естественных (зеленые точки) местообитаний на основании микросателлитных данных

Fig. 3. Factorial correspondence analysis for blackbird (*Turdus merula*) populations from urban (blue points) and natural (green points) habitats based on microsatellite data

Результаты факториального анализа соответствия (FCA) согласуются также с полученными данными байесовского анализа и показателями генетической структурированности (рис. 3).

Полученные данные по генетической дифференциации подтверждаются результатами анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) в Arlequin – наибольшая доля дисперсии (92,9 %) объясняется внутрииндивидуальными различиями безотносительно популяций (FIT = 0,071, $p = 0,00489$). Это подтверждает и точный тест дифференциации на основании частоты генотипов ($p > 0,05$). Такие же результаты были получены при сравнении популяций черного дрозда из урбанизированных и естественных местообитаний путем расчета индексов фиксации на межпопуляционном уровне в R (Gst, G'st, DJost и Fst) – все полученные значения были низкими и недостоверными ($p > 0,05$).

О генетическом разнообразии исследуемых популяций черного дрозда свидетельствуют высокие показатели наблюдаемой гетерозиготности ($H_e = 0,79$ для обеих популяций), аллельного богатства ($A_r = 7,14$ и $A_r = 7,81$ для городской и лесной популяций черного дрозда соответственно) и отсутствие признаков дрейфа генов и инбридинга ($F_{is} = -0,028$ и $F_{is} = 0,087$ для городской и лесной популяций черного дрозда соответственно). Более детальный анализ сочетания показателя инбридинга для городской популяции черного дрозда (имеющий отрицательное значение) с данными по гетерозиготности ($H_o = 0,82$, что превышает ожидаемое значение) подтверждает предположение о наличии потока генов из естественных местообитаний в урбанизированные биотопы. Результаты проведенных исследований указывают на то, что существующие группировки черного дрозда в г. Минске имеют нативное происхождение и регулярно пополняются не только за счет размножения, но и за счет проникновения птиц из пригородных естественных местообитаний.

Заключение. Таким образом, полученные в настоящей работе данные по генетике черного дрозда свидетельствуют в пользу гипотезы о независимом формировании городских популяций черного дрозда в противовес гипотезе «из одного города в другой» (leap-frog), предполагающей формирование синурбизированных популяций этого вида в новых регионах Европы из ранее сформировавшихся в Западной и Центральной Европе [38]. На основании проведенной работы по оценке генетической гетерогенности популяций черного дрозда из естественных лесных и урбанизированных местообитаний установлено, что исследуемые популяции характеризуются высокими значениями показателей генетического разнообразия, отсутствием признаков инбридинга и дрейфа генов. Анализ генетической структурированности популяций черного дрозда из лесных и урбанизированных местообитаний не выявил их разделения, что говорит о наличии постоянного потока генов между популяциями. Последний факт позволяет утверждать, что рассматриваемая синурбизированная популяция черного дрозда является результатом проникновения в городской ландшафт птиц из естественных местообитаний. Полученные нами данные согласуются с результатами более ранней работы, где оценивалось наличие разделения между городскими и естественными популяциями черного дрозда в Германии на основании AFLP в качестве генетических маркеров [13], при этом сроки появления урбанизированных группировок в Германии и в нашем регионе различаются почти на два столетия.

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке гранта БРФФИ (B21MC-041).

Acknowledgements. The research was carried out with the support of the BRFFR grant (B21MS-041).

Список использованных источников

1. Ferenc, M. Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe / M. Ferenc [et al.] // *Global Ecol. Biogeogr.* – 2014. – Vol. 23, N 4. – P. 479–489. <https://doi.org/10.1111/geb.12130>
2. Shochat, E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds / E. Shochat // *OIKOS.* – 2004. – Vol. 106, N 3. – P. 622–626. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13159.x>
3. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology / E. Shochat [et al.] // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21, N 4. – P. 186–191. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
4. Trophic dynamics in urban communities / S. H. Faeth [et al.] // *BioScience.* – 2005. – Vol. 55, N 5. – P. 399–407. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0399:TDIUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0399:TDIUC]2.0.CO;2)
5. Tomiałojć, L. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds / L. Tomiałojć // *Ecology and conservation of birds in urban environments* / eds. E. Murgui, M. Hedblom. – Cham, 2017. – P. 271–286. https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_14

6. Sakhvon, V. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus / V. Sakhvon, L. Kövér // *Landscape Urban Planning*. – 2020. – Vol. 201. – Art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
7. Wysocki, D. Biometrical analysis of an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland) / D. Wysocki // *Ring*. – 2002. – Vol. 24, N 2. – P. 69–76.
8. A conceptual framework for the colonization of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study / K. L. Evans [et al.] // *Biol. Rev.* – 2010. – Vol. 85, N 3. – P. 643–667. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x>
9. Mendes, S. Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*) / S. Mendes, V. Colino-Rabanal, S. Peris // *Landscape and Urban Planning*. – 2011. – Vol. 99, N 1. – P. 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.08.013>
10. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*) / A. P. Møller [et al.] // *Oecologia*. – 2014. – Vol. 175. – P. 1019–1027. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2953-3>
11. Russ, A. Altered breeding biology of the European blackbird under artificial light at night / A. Russ, T. Lučeničová, R. Klenke // *J. Avian Biol.* – 2017. – Vol. 48, N 8. – P. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/jav.01210>
12. Partecke, J. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? / J. Partecke, T. Van't Hof, E. Gwinner // *Proc. Royal Soc. B.* – 2004. – Vol. 271, N 1552. – P. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
13. Partecke, J. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? / J. Partecke, E. Gwinner, S. Bensch // *J. Ornithol.* – 2006. – Vol. 147, N 4. – P. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
14. Synurbanization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in urbanization gradient / R. Andrzejewski [et al.] // *Acta Theriologicae*. – 1978. – Vol. 23, N 20. – P. 341–358. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.78-24>
15. Gliwicz, J. Characteristic features of animal populations under synurbanization – the case of the Blackbird and the striped field mouse / J. Gliwicz, J. Goszczyński, M. Luniak // *Memorabilia Zoologica*. – 1994. – Vol. 49. – P. 237–244.
16. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций / Н. Ю. Феоктистова [и др.] // *Генетика*. – 2019. – Т. 55, N 3. – С. 312–324.
17. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats / A. V. Badyaev [et al.] // *Evolution*. – 2008. – Vol. 62, N 8. – P. 1951–1964. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00428.x>
18. Tomiałojć, L. The urban population of the wood pigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758 in Europe – its origin, increase and distribution / L. Tomiałojć // *Acta Zoologica Cracoviensia*. – 1976. – Vol. 21. – P. 586–631.
19. Сахвон, В. В. Многолетняя динамика населения гнездящихся птиц на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (Минск) / В. В. Сахвон, В. Ч. Домбровский // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2018. – № 3. – С. 48–54.
20. Сахвон, В. В. Межгодовая динамика видового разнообразия птиц Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Минск) / В. В. Сахвон, К. А. Федоринчик // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология*. – 2020. – № 2. – С. 66–74.
21. Сахвон, В. В. Особенности гнездования черного дрозда (*Turdus merula*) в условиях городских древесных насаждений г. Минска / В. В. Сахвон // *Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология*. – 2021. – № 4. – С. 46–53.
22. Matschiner, M. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows / M. Matschiner, W. Salzburger // *Bioinformatics*. – 2009. – Vol. 25, N 15. – P. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
23. Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications / R. Chakraborty [et al.] // *Ann. Hum. Genet.* – 1992. – Vol. 56, N 1. – P. 45–57. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1992.tb01128.x>
24. Brookfield, J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency / J. F. Y. Brookfield // *Mol. Ecol.* – 1996. – Vol. 5, N 3. – P. 453–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1996.tb00336.x>
25. Raymond, M. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism / M. Raymond, F. Rousset // *J. Hered.* – 1995. – Vol. 86, N 3. – P. 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
26. Rousset, F. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux / F. Rousset // *Mol. Ecol. Resources*. – 2008. – Vol. 8, N 1. – P. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
27. Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P. E. Smouse // *Mol. Ecol. Notes*. – 2006. – Vol. 6, N 1. – P. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
28. Peakall, R. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update / R. Peakall, P. E. Smouse // *Bioinformatics*. – 2012. – Vol. 28, N 19. – P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
29. Cornuet, J. M. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data / J. M. Cornuet, G. Luikart // *Genetics*. – 1997. – Vol. 144, N 4. – P. 2001–2014. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.2001>
30. Weir, B. Estimating F-statistics for the analysis of population-structure / B. Weir, C. C. Cockerham // *Evolution*. – 1984. – Vol. 38, N 6. – P. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
31. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors / K. Keenan [et al.] // *Meth. Ecol. Evol.* – 2013. – Vol. 4, N 8. – P. 782–788. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
32. Excoffier, L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H. E. L. Lischer // *Mol. Ecol. Resources*. – 2010. – Vol. 10, N 3. – P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
33. Pritchard, J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // *Genetics*. – 2000. – Vol. 155, N 2. – P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>

34. Earl, D. A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / D. A. Earl, B. M. von Holdt // *Conserv. Genet. Resources.* – 2012. – Vol. 4, N 2. – P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
35. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K / N. M. Kopelman [et al.] // *Mol. Ecol. Resources.* – 2015. – Vol. 15, N 5. – P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
36. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France) [Electronic resource] / K. Belkhir [et al.]. – Montpellier, 2004. – Mode of access: <https://kimura.univ-montp2.fr/genetix/>. – Date of access: 04.03.2024.
37. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica.* – 2001. – Vol. 4, N 1. – 9 p.
38. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species / K. L. Evans [et al.] // *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.* – 2009. – Vol. 276, N 1666. – P. 2403–2410. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1712>

References

1. Ferenc M., Sedláček O., Fuchs R., Dinetti M., Fraissinet M., Storch D. Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, vol. 23, no. 4, pp. 479–489. <https://doi.org/10.1111/geb.12130>
2. Shochat E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *OIKOS*, 2004, vol. 106, no. 3, pp. 622–626. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13159.x>
3. Shochat E., Warren P. S., Faeth S. H., McIntyre N. E., Hope D. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, vol. 21, no. 4, pp. 186–191. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
4. Faeth S. H., Shochat E., Marussich W. A. Trophic dynamics in urban communities. *BioScience*, 2005, vol. 55, no. 5, pp. 399–407. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0399:TDIUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0399:TDIUC]2.0.CO;2)
5. Tomiałojć L. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds. *Ecology and conservation of birds in urban environments*. Cham, 2017, pp. 271–286. https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_14
6. Sakhvon V., Kövér L. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus. *Landscape and Urban Planning*, 2020, vol. 201, art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
7. Wysocki D. Biometrical analysis of an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland). *Ring*, 2002, vol. 24, no. 2, pp. 69–76.
8. Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M., Gaston K. J. A conceptual framework for the colonization of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews*, 2010, vol. 85, no. 3, pp. 643–667. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x>
9. Mendes S., Colino-Rabanal V., Peris S. Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning*, 2011, vol. 99, no. 1, pp. 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.08.013>
10. Møller A. P., Jokimäki J., Skorka P., Tryjanowski P. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*). *Oecologia*, 2014, vol. 175, pp. 1019–1027. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2953-3>
11. Russ A., Lučeničová T., Klenke R. Altered breeding biology of the European blackbird under artificial light at night. *Journal of Avian Biology*, 2017, vol. 48, no. 8, pp. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/jav.01210>
12. Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 2004, vol. 271, no. 1552, pp. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
13. Partecke J., Gwinner E., Bensch S. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal fur Ornithology*, 2006, vol. 147, no. 4, pp. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
14. Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in urbanization gradient. *Acta Theriologicae*, 1978, vol. 23, no. 20, pp. 341–358. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.78-24>
15. Gliwicz J., Goszczyński J., Luniak M. Characteristic features of animal populations under synurbanization – the case of the Blackbird and the striped field mouse. *Memorabilia Zoologica*, 1994, vol. 49, pp. 237–244.
16. Feoktistova N. Y., Meschersky I. G., Bogomolov P. L., Meschersky S. I., Poplavskaya N. S., Chunkov M. M., Yufereva V. V., Tel'pov V. A., Surov A. V. Genetic Structure of Urban and Suburban Populations of Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in Ciscaucasia. *Russian Journal of Genetics*, 2019, vol. 55, no. 3, pp. 337–348. <https://doi.org/10.1134/S1022795419020054>
17. Badyaev A. V., Young R. L., Oh K. P., Addison C. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution*, 2008, vol. 62, no. 8, pp. 1951–1964. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00428.x>
18. Tomiałojć L. The urban population of the wood pigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758 in Europe – its origin, increase and distribution. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1976, vol. 21, pp. 586–631.
19. Sakhvon V. V., Dombrovskii V. Ch. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the republican natural monument “Dubrava” (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 48–54 (in Russian).
20. Sakhvon V. V., Fedorinchik K. A. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2020, no. 2, pp. 66–74 (in Russian).

21. Sakhvon V. V. Nesting features of Blackbird (*Turdus merula*) in urban green spaces in Minsk. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2021, vol. 4, pp. 46–53 (in Russian).
22. Matschiner M., Salzburger W. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, no. 15, pp. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
23. Chakraborty R., de Andrade M., Daiger S. P., Budowle B. Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications. *Annals of Human Genetics*, 1992, vol. 56, no. 1, pp. 45–57. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1992.tb01128.x>
24. Brookfield J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology*, 1996, vol. 5, no. 3, pp. 453–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1996.tb00336.x>
25. Raymond M., Rousset F. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism. *Journal of Heredity*, 1995, vol. 86, no. 3, pp. 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
26. Rousset F. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 2008, vol. 8, no. 1, pp. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
27. Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, no. 1, pp. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
28. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 2012, vol. 28, no. 19, pp. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
29. Cornuet J. M., Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 1997, vol. 144, no. 4, pp. 2001–2014. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.2001>
30. Weir B., Cockerham C. C. Estimating F-statistics for the analysis of population-structure. *Evolution*, 1984, vol. 38, no. 6, pp. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
31. Keenan K., McGinnity P., Cross T. F., Crozier W. W., Prodöhl, P. A. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, vol. 4, no. 8, pp. 782–788. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
32. Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, vol. 10, no. 3, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
33. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, no. 2, pp. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
34. Earl D. A., von Holdt B. M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genet Resources*, 2012, vol. 4, no. 2, pp. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
35. Kopelman N. M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N. A., Mayrose I. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources*, 2015, vol. 15, no. 5, pp. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
36. Belkir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F., Belkhir K. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France). Available at: <https://kimura.univ-montp2.fr/genetix/> (accessed 04.03.2024).
37. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1. 9 p.
38. Evans K. L., Gaston K. J., Frantz A. C., Simeoni M., Sharp S. P., McGowan A., Dawson D. A., Walasz K., Partecke J., Burke T., Hatchwell B. J. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, vol. 276, no. 1666, pp. 2403–2410. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1712>

Информация об авторах

Сахвон Виталий Валерьевич – канд. биол. наук, доцент, заместитель декана. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com

Гомель Константин Вячеславович – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: homelkv@gmail.com

Семёнова Анастасия Александровна – науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Никифоров Михаил Ефимович – академик, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nikif@tut.by

Information about the authors

Vital V. Sakhvon – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Dean. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: sakhvon@gmail.com

Kanstantsin V. Homel – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: homelkv@gmail.com

Anastasiya A. Semionova – Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Michail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nikif@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 577.218
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-143-152>

Поступила в редакцию 27.07.2023
Received 27.07.2023

П. В. Кузмицкая, Е. С. Королева, О. Ю. Урбанович

Институт генетики и цитологии НАН Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОФИЛИ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ, КОДИРУЮЩИХ СТРЕСС-АССОЦИИРОВАННЫЕ БЕЛКИ ЯБЛОНИ

Аннотация. Стресс-ассоциированные белки (SAP, stress-associated proteins) принимают участие в формировании у растений ответа на действие неблагоприятных биотических и абиотических факторов. В представленной работе с помощью количественной ПЦР (qPCR) проведена оценка профилей экспрессии 14 генов яблони, кодирующих SAP (MdSAP), при воздействии низких и высоких температур, а также засоления. Показано, что наиболее значимое изменение уровней экспрессии наблюдалось при воздействии повышенной температуры (гены *MdSAP11*, *MdSAP2*, *MdSAP3*), в условиях пониженной температуры (*MdSAP1*, *MdSAP2*, *MdSAP4*, *MdSAP6*) и при воздействии раствора соли (*MdSAP1*, *MdSAP8*, *MdSAP11*). При этом наблюдалась тенденция к повышению экспрессии генов ко 2-му и/или 4-му часу воздействия с последующим ее снижением к 24-му часу. Анализ корреляции уровней экспрессии генов *MdSAP* в стрессовых условиях показал, что для них характерны как положительные, так и отрицательные линейные связи.

Полученные результаты позволяют уточнить роль отдельных генов, кодирующих SAP, в формировании стрессового ответа яблони на воздействие низких и высоких температур, а также засоления.

Ключевые слова: SAP, *Malus*, экспрессия, qPCR, температурный стресс, засоление

Для цитирования: Кузмицкая, П. В. Влияние некоторых абиотических факторов на профили экспрессии генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки яблони / П. В. Кузмицкая, Е. С. Королева, О. Ю. Урбанович // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 143–152. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-143-152>

Polina V. Kuzmitskaya, Katsiaryna S. Karaleva, Oksana Yu. Urbanovich

Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

INFLUENCE OF SOME ABIOTIC FACTORS ON THE APPLE STRESS-ASSOCIATED PROTEIN GENE EXPRESSION PROFILES

Abstract. In plants, stress-associated proteins (SAP) play a crucial role in responding to adverse biotic and abiotic factors. In this study, we evaluated the expression profiles of 14 apple SAP genes (MdSAP) under the influence of low and high temperatures, as well as salinity, using the quantitative polymerase chain reaction (qPCR). The results showed that the most significant changes in expression levels were observed in the genes *MdSAP11*, *MdSAP2*, and *MdSAP3* under high temperature conditions, *MdSAP1*, *MdSAP2*, *MdSAP4*, and *MdSAP6* under low temperature conditions, and *MdSAP1*, *MdSAP8*, and *MdSAP11* under salt stress. Furthermore, there was a tendency for gene expression to increase at 2 and/or 4 hours of exposure followed by a decrease at 24 hours. The analysis of the correlation between the expression levels of MdSAP genes revealed both positive and negative linear relationships.

These findings will help elucidate the specific roles of individual SAP genes in shaping the apple stress response to low and high temperatures, as well as salinity.

Keywords: SAP, *Malus*, expression, qPCR, stress, salinization

For citation: Kuzmitskaya P. V., Karaleva K. S., Urbanovich O. Yu. Influence of some abiotic factors on the apple stress-associated protein gene expression profiles. *Vesti Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 143–152 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-143-152>

Введение. Абиотические стресс-факторы, к которым относят засуху, засоление, экстремальные температуры, дефицит питательных веществ и воздействие токсичных металлов, отрицательно сказываются на росте и продуктивности растений, что представляет собой серьезную угрозу сельскохозяйственному производству и продовольственной безопасности, вызывая зна-

чительное снижение урожайности растений [1]. Снижение влияния этих факторов на продуктивность растений может быть достигнуто за счет выведения новых сортов растений, устойчивых к неблагоприятным факторам и способных давать высокие урожаи на землях, подверженных разного рода абиотическим стрессам. Этому препятствует отсутствие информации о генах (или генных сетях), которые могут обеспечить такую устойчивость. Одной из перспективных в этом отношении групп генов являются стресс-ассоциированные белки (SAP, от англ. *stress-associated proteins*). В последнее время они активно исследуются различными научными центрами. SAP являются транскрипционными факторами и содержат один или два домена цинковых пальцев – A20 и/или AN1 на N- и C-концах соответственно [2]. Оба эти домена принимают участие в регуляции различных стрессовых ответах и были обнаружены у всех эукариотических организмов, включая растения [3]. Впервые домен A20 был идентифицирован у цитокинин-индуцируемого белка A20 эндотелиальных клеток пупочной вены человека [4]. Этот белок индуцируется фактором некроза опухоли (TNF) и ингибирует вызванный им апоптоз [3]. Другой домен цинковых пальцев, AN1, впервые был обнаружен в структуре убиквитин-подобного белка, выделенного из анимального полюса икры и эмбрионов на ранних стадиях развития *Xenopus laevis* [5]. Некоторые стресс-ассоциированные белки содержат домен AN1 в комбинации с доменом A20 или C2H2 [6]. Домен цинковых пальцев AN1 обнаружен также в содержащих убиквитин-подобный домен белках, которые участвуют в пути убиквитинирования [5]. Гены, кодирующие SAP, идентифицированы у многих растений, включая *Arabidopsis thaliana*, рис [6], хлопчатник [7], томат [8], тополь [9], клещевину [10], огурец [11]. Под воздействием стрессовых факторов урони экспрессии генов, кодирующих белки с доменами A20/AN1, изменяются. У растений SAP, являясь частью системы гормональной регуляции и сигнальной трансдукции, могут принимать участие в формировании реакции на заражение, а также в других процессах [12–14]. Например, у тополя *P. euphratica* все гены, кодирующие SAP, показывают повышенный уровень экспрессии в ответ на действие засухи, засоления и повышенной температуры [9]. Так, у риса наблюдается повышенная экспрессия гена *OsSAP1* в ответ на действие засухи, холода, засоления и др. [15]. Поиск и изучение генов, кодирующих транскрипционные факторы, имеет большое значение, поскольку они способны влиять на множество генов, участвующих в ответе на различные виды стрессов.

Яблоня является одной из важнейших культур для стран умеренного климатического пояса, включая и Беларусь, поэтому изучение генетических механизмов, участвующих в формировании стрессового ответа, имеет как научное, так и прикладное значение, поскольку может значительно расширить возможности селекции. Ранее нами был идентифицирован 21 ген, кодирующий SAP, в геноме *Malus domestica* сорта Golden Delicious [16]. Параллельно с нами этот вопрос изучали также Dong с соавт. [17].

Цель настоящей работы – анализ профилей экспрессии генов яблони, кодирующих SAP, в условиях, моделирующих повышенную и низкую положительную температуры, а также засоление.

Материалы и методы исследования. Для изучения экспрессии генов, кодирующих SAP, использовали клоновые подвои яблони сорта ММ-106. Они характеризуются средней морозоустойчивостью и низкой устойчивостью к засухе. Подвои выращивали в условиях длинного светового дня (16 ч день/8 ч ночь) при температуре 22 °С. Растения были разделены на четыре группы, одна из которых, контрольная, находилась в описанных выше условиях. Вторую группу подвергли воздействию повышенной температуры (40 °С), третью – воздействию пониженной температуры (4 °С). Растения четвертой группы поливали раствором соли в концентрации 0,2 моль/л. Каждая группа была представлена тремя деревьями, условия освещения не изменяли.

Отбор листьев осуществляли на 0, 2, 4, 24-м часу. Отбор на 0-м часу проводили непосредственно после воздействия стрессовых факторов на растения. Отобранные листья сразу же замораживали в жидком азоте.

Выделение РНК из замороженных листьев проводили с использованием СТАВ-метода [18]. Качество выделенной РНК определяли с помощью электрофореза в агарозном геле. Концентрацию полученной РНК измеряли с помощью прибора NanoDrop (ND-8000 Spectrophotometer,

Thermo Scientific). Для очистки РНК от ДНК использовали реактив DNase I, RNase-free (Thermo Scientific), для построения минус-цепи кДНК – RevertAid H Minus First Strand cDNA Synthesis Kit (Thermo Scientific, EU) в соответствии с протоколами производителей.

Последовательности праймеров для постановки qPCR представлены в табл. 1.

Таблица 1. Название и последовательность олигонуклеотидов, используемых в качестве праймеров при постановке ПЦР в режиме реального времени

Table 1. Name and sequence of oligonucleotides used as primers in real-time PCR

Название гена	Праймеры для qRT-PCR
<i>MdSAP1</i> (MD01G1186300)	F: GCAGTTTGCTAAGCCTGCAGCC R: ACCCCTCATTTGTCTCAAACCTCCACT
<i>MdSAP2</i> (MD02G1204500)	F: TGACAGAGCGTCCCTGTCTGC R: CCATGGCGGACTCTGCCCTC
<i>MdSAP3</i> (MD02G1204600)	F: TGTCACCCTTGCAGAGCGGG R: TTCAGTGCCGCTGTGGTGGT
<i>MdSAP4</i> (MD02G1314600)	F: GCGTCAACAACGCGGCGTC R: TTACGGCAGGTCTCGGCAGC
<i>MdSAP6</i> (MD07G1007300)	F: GCGTCAACAACGCGGCGTC R: CCGCGGACGAAGACGACGAT
<i>MdSAP8</i> (MD07G1258500)	F: GCAGTTTGCTAAGCCTGCAGCC R: CACTCAGTGAAGTCTCC
<i>MdSAP11</i> (MD12G1023200)	F: GATCGCCAGGAGCAACCCGT R: AGATCGACGGTCCGCGTGG
<i>MdSAP12</i> (MD14G1020200)	F: GATCGCCAGGAGCAACCCGT R: TCAGTTCCGCGGACAGCCTG
<i>MdSAP16</i> (MD12G1065100)	F: GAATGGCGGCGGCAGCAG R: CCAACGCGCTTTCGGCAAGT
<i>MdSAP17</i> (MD14G1065100)	F: GCGTCGATGGCAGCAGCAAC R: CCAACGCGCTTTCGGCAAGT
<i>MdSAP18</i> (MD09G1039300)	F: TTCGCCGGTGCAAGGAGATTC R: GCGGGTAATGGCGTCAGCT
<i>MdSAP19</i> (MD17G1040300)	F: TTCGCCGGTGCAAGGAGATTC R: CGTCGTTGGTGGGGAAGCCT
<i>MdSAP20</i> (MD12G1077300)	F: CCGGGACTACATAATCCCGCCG R: GCGACGTAGCAATGCCTACCCA
<i>MdSAP21</i> (MD14G1070700)	F: AAAACTAGGGCGGCCGTGGC R: GCGACGTAGCAATGCCTACCCA

Примечание. Названия генов даны в соответствии с [16].

Оценка эффективности праймеров по реакции qPCR на матрице кДНК яблоки сорта ММ-106 показала, что для каждой пары праймеров данный показатель входит в диапазон допустимых значений – 90–110 % [19]. В качестве внутреннего контроля был выбран фактор элонгации *Efl-α* [20]. В качестве отрицательного контроля вместо кДНК использовали равное количество деионизированной воды. Для анализа экспрессии генов, кодирующих SAP, в ответ на действие абиотических стрессовых факторов осуществляли по три биологических повтора в каждом из экспериментальных условий.

Относительный уровень экспрессии исследуемых генов определяли по методу $2^{(-\Delta\Delta CT)}$ [21]. Коэффициент корреляции Пирсона был рассчитан по формуле $r = (n\sum(XY) - \sum X \sum Y) / \sqrt{(n\sum X^2 - (\sum X)^2)(n\sum Y^2 - (\sum Y)^2)}$, где r – коэффициент корреляции Пирсона, n – количество наблюдений, \sum – сумма значений, X и Y – переменные, связь между которыми устанавливается. Коэффициент корреляции Пирсона может принимать значения от -1 до 1 , где 1 означает идеальную положительную корреляцию, -1 – идеальную отрицательную корреляцию, а 0 – отсутствие корреляции.

Результаты и их обсуждение. Ранее [16] нами *in silico* проведена полногеномная идентификация генов, кодирующих SAP, в геноме яблоки Golden Delicious и проанализированы их

промоторные области. Полученные результаты позволяют предположить, что экспрессия SAP у яблони, так же как у других изученных растений, будет изменяться в ответ на стресс [7–10, 15]. В представленной работе нами оценены профили экспрессии выбранных случайным образом 14 отдельных генов, кодирующих SAP, у подвоев яблони сорта ММ-106 в условиях температурного стресса и засоления.

Для изучения высокотемпературного стресса растения в течение суток подвергали воздействию температуры 40 °С. По результатам, приведенным на рис. 1, видно, в условиях повышенной температуры наблюдается значительное увеличение экспрессии отдельных генов, кодирующих SAP, по сравнению с началом воздействия. Это характерно для *MdSAP2*, *MdSAP3*, *MdSAP11*, *MdSAP12*, при этом у некоторых из них (например, у *MdSAP2* и *MdSAP3*) к 4-му часу воздействия происходит снижение уровня экспрессии. В случае гена *MdSAP11* его экспрессия немного снижается к 4-му часу воздействия, а затем значительно возрастает к 24-му часу. Уровень экспрессии этого гена в данной точке эксперимента является максимальным среди всех исследуемых генов *MdSAP* в условиях повышенной температуры. Ген *MdSAP18* в данных условиях экспрессирован не был.

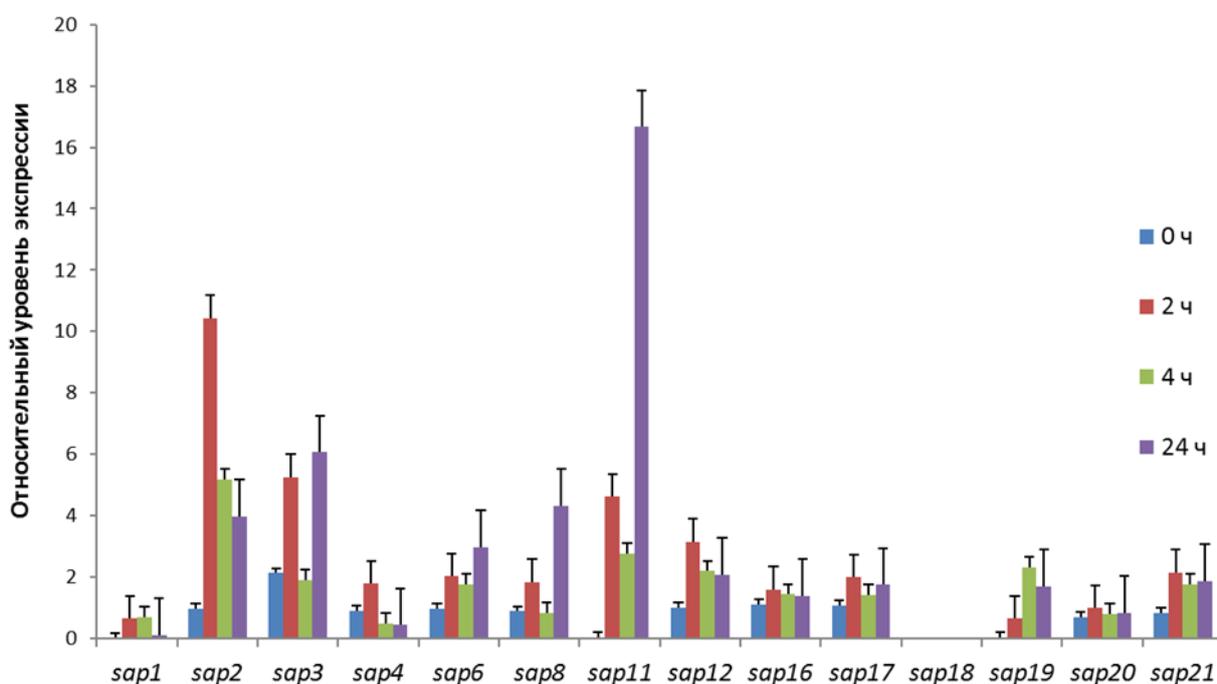


Рис. 1. Профиль экспрессии генов яблони сорта ММ-106, кодирующих MdSAP, в условиях повышенной температуры с точками измерения на 0, 2, 4 и 24-й час. Данные были нормализованы относительно гена домашнего хозяйства яблони *Ef1-α*. Здесь и на рис. 2, 3 вертикальные полосы отображают стандартную ошибку среднего, уровень значимости составляет $\alpha = 0,05$

Fig. 1. MdSAP gene expression profiles under the condition of high temperature on the MM-106 apple variety with measurement points at 0, 2nd, 4th, and 24th hour. The data were normalised in relation to the apple housekeeping gene *Ef1-α*. Here and in Fig. 2, 3, the vertical stripes show the standard error of the mean, the significance value is $\alpha = 0.05$

Оценку корреляции уровней экспрессии генов проводили с помощью коэффициентов корреляции Пирсона (табл. 2). Следует отметить, что большинство генов имеют как положительную, так и отрицательную взаимосвязь друг с другом при повышенной температуре, при этом сильная положительная корреляция между генами наблюдается достаточно часто. Например, *MdSAP21* имеет коэффициенты корреляции 0,85 и выше с 5 генами (*MdSAP2*, *MdSAP12*, *MdSAP16*, *MdSAP17*, *MdSAP20*), *MdSAP12* – коэффициенты 0,93 и выше также с 5 генами (*MdSAP2*, *MdSAP16*, *MdSAP17*, *MdSAP20*, *MdSAP21*), что указывает на сильную положительную линейную связь между ними.

Реже можно наблюдать случаи отрицательной корреляции. Наиболее сильная отрицательная корреляция ($-0,61$) наблюдается между генами *MdSAP4* и *MdSAP19*, более слабая – между генами *MdSAP1* и *MdSAP8* ($-0,38$) и *MdSAP11* и *MdSAP4* ($-0,36$), в остальных случаях отрицательная линейная связь между генами более слабая.

Т а б л и ц а 2. Коэффициенты корреляции Пирсона для относительных уровней экспрессии генов *MdSAP* в условиях повышения температуры

Table 2. Pearson correlation coefficients for *MdSAP* relative expression gene levels under elevated temperature

Ген	<i>MdSAP1</i>	<i>MdSAP2</i>	<i>MdSAP3</i>	<i>MdSAP4</i>	<i>MdSAP6</i>	<i>MdSAP8</i>	<i>MdSAP11</i>	<i>MdSAP12</i>	<i>MdSAP16</i>	<i>MdSAP17</i>	<i>MdSAP19</i>	<i>MdSAP20</i>	<i>MdSAP21</i>
<i>MdSAP1</i>	–	0,78	–0,10	0,37	0,04	–0,38	–0,28	0,76	0,78	0,47	0,44	0,60	0,66
<i>MdSAP2</i>	0,78	–	0,47	0,71	0,34	0,05	0,05	0,98	0,94	0,87	0,12	0,97	0,85
<i>MdSAP3</i>	–0,10	0,47	–	0,25	0,83	0,87	0,81	0,56	0,54	0,83	0,03	0,68	0,66
<i>MdSAP4</i>	0,37	0,71	0,25	–	–0,22	–0,24	–0,36	0,55	0,42	0,49	–0,61	0,70	0,27
<i>MdSAP6</i>	0,04	0,34	0,83	–0,22	–	0,90	0,95	0,52	0,58	0,72	0,56	0,49	0,74
<i>MdSAP8</i>	–0,38	0,05	0,87	–0,24	0,90	–	0,98	0,21	0,24	0,54	0,25	0,28	0,44
<i>MdSAP11</i>	–0,28	0,05	0,81	–0,36	0,95	0,98	–	0,24	0,29	0,53	0,42	0,26	0,50
<i>MdSAP12</i>	0,76	0,98	0,56	0,55	0,52	0,21	0,24	–	0,99	0,93	0,29	0,96	0,95
<i>MdSAP16</i>	0,78	0,94	0,54	0,42	0,58	0,24	0,29	0,99	–	0,91	0,43	0,92	0,97
<i>MdSAP17</i>	0,47	0,87	0,83	0,49	0,72	0,54	0,53	0,93	0,91	–	0,20	0,96	0,93
<i>MdSAP19</i>	0,44	0,12	0,03	–0,61	0,56	0,25	0,42	0,29	0,43	0,20	–	0,05	0,52
<i>MdSAP20</i>	0,60	0,97	0,68	0,70	0,49	0,28	0,26	0,96	0,92	0,96	0,05	–	0,87
<i>MdSAP21</i>	0,66	0,85	0,66	0,27	0,74	0,44	0,50	0,95	0,97	0,93	0,52	0,87	–

Примечание. Здесь и в табл. 3, 4 цветом выделены градации значений уровней экспрессии от низкого к высокому (красный → синий).

Для оценки влияния пониженной температуры ($4\text{ }^{\circ}\text{C}$) на профили экспрессии генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки, яблони подвергались воздействию пониженной температуры в течение 24 ч. По результатам проведенного исследования, представленным на рис. 2, можно отметить, что для многих генов *MdSAP* характерно значительное повышение уровня экспрессии на 2-м и/или 4-м часу воздействия низкой положительной температуры с последующим снижением к 24-му часу. Например, уровни экспрессии генов *MdSAP1* и *MdSAP2* растут ко 2-му часу, снижаются к 4-му (но все равно остаются выше, чем в начале эксперимента), а на 24-м часу воздействия снижаются еще больше: у *MdSAP1* уровень экспрессии близок к уровню 0-го часа, а у *MdSAP2* – ниже. Максимальный уровень экспрессии на 4-м часу воздействия характерен, например, для *MdSAP4* и *MdSAP6*. У первого из них уровень экспрессии и на 2-м часу воздействия не отличается значительно от 0-го, у второго – заметно повышается, при этом у обоих происходит снижение уровня экспрессии к 24-му часу. В целом среди протестированных генов максимальные уровни экспрессии в условиях пониженной температуры наблюдались у *MdSAP1*, *MdSAP2*, *MdSAP4*, *MdSAP6*. Ген *MdSAP18* в данных условиях экспрессирован не был.

Для расчета коэффициентов корреляции Пирсона между значениями экспрессии генов была использована статистическая формула, которая позволяет оценить силу линейной связи между двумя переменными. Для каждой пары генов были рассчитаны значения коэффициента корреляции Пирсона (табл. 3) на основе значений их относительных уровней экспрессии. Следует отметить, что для уровней экспрессии многих генов наблюдается сильная положительная корреляция в условиях пониженной температуры. Например, *MdSAP1* имеет коэффициенты корреляции больше 0,85 с семью генами (*MdSAP2*, *MdSAP8*, *MdSAP11*, *MdSAP12*, *MdSAP16*, *MdSAP17*, *MdSAP19*). Сильные положительные линейные связи со многими другими представителями семейства стресс-ассоциированных белков характерны также для *MdSAP2*, *MdSAP8*, *MdSAP11*,

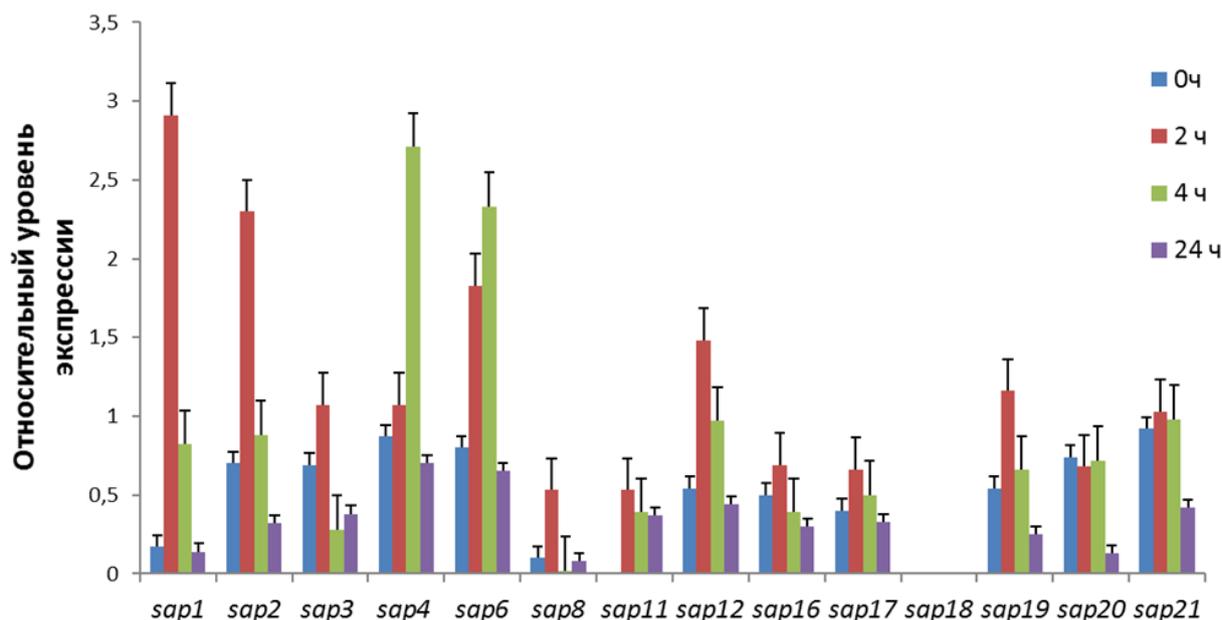


Рис. 2. Профиль экспрессии генов яблони сорта ММ-106, кодирующих *MdsAP*, в условиях пониженной температуры с точками измерения на 0, 2, 4 и 24-й час. Данные были нормализованы относительно гена домашнего хозяйства яблони *Ef1-α*

Fig. 2. MM-106 apple variety *MdsAP* gene expression profiles under low temperature with measurement points at 0, 2nd, 4th, and 24th hour. The data were normalised in relation to the apple housekeeping gene *Ef1-α*

MdSAP12, *MdSAP16*, *MdSAP17*, *MdSAP19*. В целом большинство изученных генов имеют значительную взаимосвязь друг с другом при пониженной температуре, в то время как между некоторыми генами связи сравнительно слабые. Наиболее сильная отрицательная корреляция ($-0,47$) наблюдается между генами *MdSAP4* и *MdSAP3*. С остальными генами *MdSAP4* имеет слабые положительные или отрицательные линейные связи, за исключением *MdSAP6*, с которым он имеет достаточно сильную положительную корреляцию ($0,85$). При этом следует отметить, что большинство генов имеют как положительную, так и отрицательную взаимосвязь друг с другом при воздействии пониженной температуры.

Т а б л и ц а 3. Коэффициенты корреляции Пирсона для относительных уровней экспрессии генов *MdsAP* в условиях воздействия низкой температуры

Table 3. Pearson correlation coefficients for *MdsAP* relative expression gene levels under low temperature

Ген	<i>MdSAP1</i>	<i>MdSAP2</i>	<i>MdSAP3</i>	<i>MdSAP4</i>	<i>MdSAP6</i>	<i>MdSAP8</i>	<i>MdSAP11</i>	<i>MdSAP12</i>	<i>MdSAP16</i>	<i>MdSAP17</i>	<i>MdSAP19</i>	<i>MdSAP20</i>	<i>MdSAP21</i>
<i>MdSAP1</i>	–	0,98	0,77	0,05	0,57	0,93	0,99	0,96	0,85	0,96	0,95	0,37	0,57
<i>MdSAP2</i>	0,98	–	0,83	0,03	0,54	0,93	0,99	0,95	0,92	0,97	0,98	0,49	0,67
<i>MdSAP3</i>	0,77	0,83	–	$-0,47$	0,02	0,92	0,97	0,63	0,94	0,68	0,78	0,37	0,48
<i>MdSAP4</i>	0,05	0,03	$-0,47$	–	0,85	$-0,33$	$-0,23$	0,30	$-0,16$	0,28	0,17	0,46	0,47
<i>MdSAP6</i>	0,57	0,54	0,02	0,85	–	0,22	0,34	0,76	0,32	0,74	0,64	0,58	0,70
<i>MdSAP8</i>	0,93	0,93	0,92	$-0,33$	0,22	–	0,98	0,80	0,89	0,81	0,85	0,22	0,40
<i>MdSAP11</i>	0,99	0,99	0,97	$-0,23$	0,34	0,98	–	0,91	0,99	0,91	0,94	0,55	0,65
<i>MdSAP12</i>	0,96	0,95	0,63	0,30	0,76	0,80	0,91	–	0,79	0,99	0,96	0,52	0,71
<i>MdSAP16</i>	0,85	0,92	0,94	$-0,16$	0,32	0,89	0,99	0,79	–	0,85	0,92	0,62	0,74
<i>MdSAP17</i>	0,96	0,97	0,68	0,28	0,74	0,81	0,91	0,99	0,85	–	0,99	0,60	0,77
<i>MdSAP19</i>	0,95	0,98	0,78	0,17	0,64	0,85	0,94	0,96	0,92	0,99	–	0,64	0,80
<i>MdSAP20</i>	0,37	0,49	0,37	0,46	0,58	0,22	0,55	0,52	0,62	0,60	0,64	–	0,97
<i>MdSAP21</i>	0,57	0,67	0,48	0,47	0,70	0,40	0,65	0,71	0,74	0,77	0,80	0,97	–

Для оценки изменения уровня экспрессии 14 генов *MdSAP* в условиях действия стресса, вызванного засолением, проводился полив растений раствором соли в концентрации 0,2 моль/л. Профили экспрессии генов приведены на рис. 3. Как видно из представленных данных, значительное увеличение уровней экспрессии генов, отреагировавших на засоление, приходится на 2-й час. К таким генам можно отнести *MdSAP1*, *MdSAP3*, *MdSAP8*, *MdSAP11*, *MdSAP18* и *MdSAP21*. После повышения ко 2-му часу уровни экспрессии, как правило, снижались к 4-му часу. У некоторых генов (*MdSAP3*, *MdSAP8*, *MdSAP11*) наблюдалось повторное повышение на 24-м часу воздействия, хотя и не такое значительное, как ко 2-му часу.

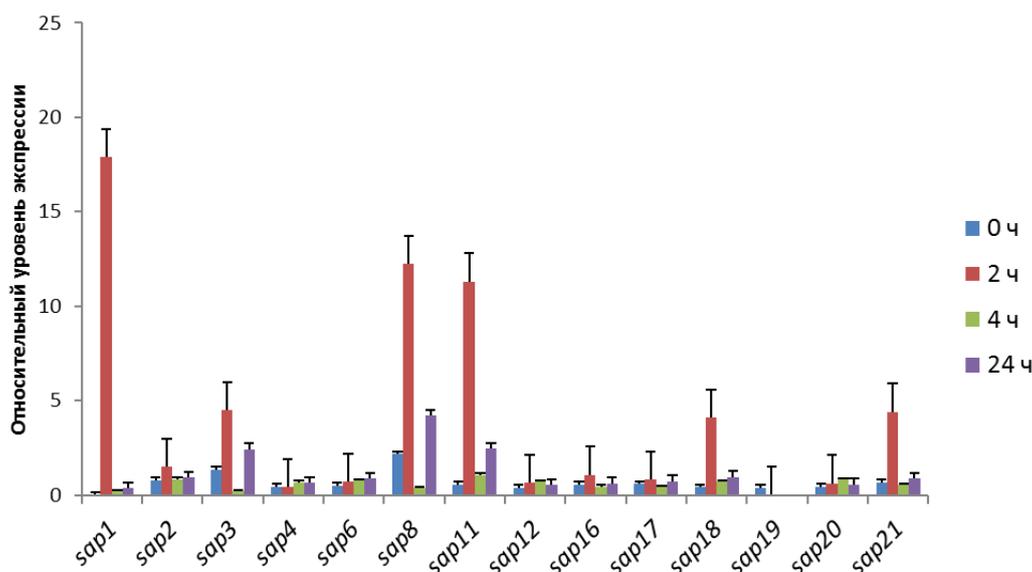


Рис. 3. Профиль экспрессии генов яблони сорта ММ-106, кодирующих *MdSAP*, в условиях засоления с точками измерения на 0, 2, 4 и 24-й час. Данные были нормализованы относительно гена домашнего хозяйства яблони *Ef1-α*

Fig. 3. *MdSAP* gene expression profiles under the condition of salinization on the MM-106 apple variety with measurement points at 0, 2nd, 4th, and 24th hour. The data were normalised in relation to the apple housekeeping gene *Ef1-α*

Из приведенных в табл. 4 данных видно, что для большинства генов характерна положительная или отрицательная корреляция уровней их экспрессии. Довольно часто наблюдается сильная положительная корреляция.

Т а б л и ц а 4. Коэффициенты корреляции Пирсона для относительных уровней экспрессии генов *MdSAP* в условиях засоления

T a b l e 4. Pearson correlation coefficients for *MdSAP* relative expression gene levels under salinity conditions

Ген	<i>MdSAP1</i>	<i>MdSAP2</i>	<i>MdSAP3</i>	<i>MdSAP4</i>	<i>MdSAP6</i>	<i>MdSAP8</i>	<i>MdSAP11</i>	<i>MdSAP12</i>	<i>MdSAP16</i>	<i>MdSAP17</i>	<i>MdSAP18</i>	<i>MdSAP19</i>	<i>MdSAP20</i>	<i>MdSAP21</i>
<i>MdSAP1</i>	–	0,99	0,87	–0,59	0,04	0,96	0,99	0,48	0,97	0,71	0,99	–1,00	0,05	1,00
<i>MdSAP2</i>	0,99	–	0,90	–0,51	0,16	0,97	1,00	0,52	0,97	0,75	1,00	–1,00	0,07	0,99
<i>MdSAP3</i>	0,87	0,90	–	–0,60	0,16	0,98	0,91	0,18	0,97	0,96	0,89	–1,00	–0,30	0,90
<i>MdSAP4</i>	–0,59	–0,51	–0,60	–	0,69	–0,61	–0,52	0,39	–0,66	–0,55	–0,51	1,00	0,66	–0,60
<i>MdSAP6</i>	0,04	0,16	0,16	0,69	–	0,12	0,16	0,59	0,04	0,21	0,15	–1,00	0,49	0,05
<i>MdSAP8</i>	0,96	0,97	0,98	–0,61	0,12	–	0,98	0,32	1,00	0,88	0,96	–1,00	–0,15	0,97
<i>MdSAP11</i>	0,99	1,00	0,91	–0,52	0,16	0,98	–	0,50	0,97	0,77	1,00	–1,00	0,05	0,99
<i>MdSAP12</i>	0,48	0,52	0,18	0,39	0,59	0,32	0,50	–	0,29	–0,01	0,53	–1,00	0,88	0,44
<i>MdSAP16</i>	0,97	0,97	0,97	–0,66	0,04	1,00	0,97	0,29	–	0,86	0,96	–1,00	–0,18	0,98
<i>MdSAP17</i>	0,71	0,75	0,96	–0,55	0,21	0,88	0,77	–0,01	0,86	–	0,73	–1,00	–0,47	0,75
<i>MdSAP18</i>	0,99	1,00	0,89	–0,51	0,15	0,96	1,00	0,53	0,96	0,73	–	–1,00	0,09	0,99
<i>MdSAP19</i>	–1,00	–1,00	–1,00	1,00	–1,00	–1,00	–1,00	–1,00	–1,00	–1,00	–1,00	–	–1,00	–1,00
<i>MdSAP20</i>	0,05	0,07	–0,30	0,66	0,49	–0,15	0,05	0,88	–0,18	–0,47	0,09	–1,00	–	0,00
<i>MdSAP21</i>	1,00	0,99	0,90	–0,60	0,05	0,97	0,99	0,44	0,98	0,75	0,99	–1,00	0,00	–

Например, для гена *MdSAP2* коэффициент корреляции 0,90 и выше отмечается с 7 генами (*MdSAP1*, *MdSAP3*, *MdSAP8*, *MdSAP11*, *MdSAP16*, *MdSAP18*, *MdSAP21*), 0,75 – с 1 (*MdSAP17*). Для генов *MdSAP4* и *MdSAP19* характерны в основном отрицательные линейные связи с другими представителями семейства *MdSAP*, поскольку их уровни экспрессии снижаются на протяжении эксперимента. Однако между собой уровни экспрессии этих генов имеют сильную положительную линейную связь (их коэффициент корреляции составляет 1,00).

Расчет коэффициентов корреляции между полученными значениями экспрессии всех изученных генов *MdSAP* показал их очень слабую положительную связь в разных условиях: 0,13 – для высокой и низкой температур, а также для повышенной температуры и засоления; 0,29 – для пониженной температуры и засоления.

Положительная корреляция экспрессии генов может быть обусловлена несколькими факторами. Так, поскольку существует вероятность участия коэкспрессированных генов в одних и тех же онтогенетических или биохимических путях, корреляция экспрессии генов может свидетельствовать о том, что они вовлечены в один и тот же функциональный путь. Например, исследование на *Arabidopsis thaliana* показало, что гены, связанные с регуляцией цветения, имеют положительную корреляцию экспрессии [22], как и гены, участвующие в накоплении запасных веществ семени [23] или в формировании клеточной стенки [24]. К положительной корреляции экспрессии генов могут приводить и генетические факторы. Гены с похожим профилем экспрессии имеют тенденцию к кластеризации, что может отражать динамику структуры и компактности хроматина [25]. Факторы окружающей среды тоже могут оказывать влияние на совместную экспрессию генов, принимающих участие в формировании стрессового ответа [26]. Исходя из этого, можно предположить, что гены *MdSAP*, имеющие высокие положительные коэффициенты корреляции, имеют сходные функции при формировании ответа на действие отдельных видов абиотического стресса. Однако необходимо провести дополнительный анализ и исследование данных генов для получения более точных выводов о их функциях и роли в биологических процессах.

Заключение. Анализ профилей экспрессии генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки яблони, показал их участие в стрессовом ответе на воздействие низких и высоких температур, а также засоления. Наиболее значительное изменение уровней экспрессии наблюдалось у генов *MdSAP11*, *MdSAP2*, *MdSAP3* при воздействии повышенной температуры, у генов *MdSAP1*, *MdSAP2*, *MdSAP4*, *MdSAP6* в условиях пониженной температуры, у генов *MdSAP1*, *MdSAP8*, *MdSAP11* при воздействии раствора соли. При этом наблюдалась тенденция к повышению экспрессии генов ко 2-му и/или 4-му часу воздействия с последующим ее снижением к 24-му часу. Анализ корреляции уровней экспрессии генов *MdSAP* показал, что для них характерны как положительные, так и отрицательные линейные связи.

Полученные результаты позволяют уточнить роль отдельных генов, кодирующих SAP, в формировании стрессового ответа яблони на воздействие низких и высоких температур, а также засоления.

Список использованных источников

1. Genomic analysis of stress associated proteins in soybean and the role of GmSAP16 in abiotic stress responses in *Arabidopsis* and soybean / X.-Z. Zhang [et al.] // Front. Plant Sci. – 2019. – Vol. 10. – P. 1453. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01453>
2. SAPs as novel regulators of abiotic stress response in plants / J. Giri [et al.] // Bioessays. – 2013. – Vol. 35, N 7. – P. 639–648. <https://doi.org/10.1002/bies.201200181>
3. Opirari, A. W. (Jr.). The A20 cDNA induced by tumor necrosis factor alpha encodes a novel type of zinc finger protein / A. W. Opirari, Jr., M. S. Boguski, V. M. Dixit // J. Biol. Chem. – 1990. – Vol. 265, N 25. – P. 14705–14708.
4. Tumor necrosis factor-alpha induction of novel gene products in human endothelial cells including a macrophage-specific chemotaxin / V. M. Dixit [et al.] // J. Biol. Chem. – 1990. – Vol. 265, N 5. – P. 2973–2978.
5. Identification and cloning of localized maternal RNAs from *Xenopus* eggs / M. R. Rebagliati [et al.] // Cell. – 1985. – Vol. 42, N 3. – P. 769–777.
6. Vij, S. Genome-wide analysis of the stress associated protein (SAP) gene family containing A20/AN1 zinc-finger (s) in rice and their phylogenetic relationship with *Arabidopsis* / S. Vij, A. K. Tyagi // Mol. Genet. Genom. – 2006. – Vol. 276, N 6. – P. 565–575. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.09.017>
7. Genome-wide identification and expression analysis of stress-associated proteins (SAPs) containing A20/AN1 zinc finger in cotton / W. Gao [et al.] // Mol. Genet. Genom. – 2016. – Vol. 291, N 6. – P. 2199–2213. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1252-6>

8. Characterization and phylogenetic analysis of environmental stress-responsive SAP gene family encoding A20/AN1 zinc finger proteins in tomato / A. U. Solanke [et al.] // *Mol. Genet. Genom.* – 2009. – Vol. 282, N 2. – P. 153–164. <https://doi.org/10.1007/s00438-009-0455-5>
9. Genome-wide survey and expression analysis of the stress-associated protein gene family in desert poplar, *Populus euphratica* / H. Jia [et al.] // *Tree Genet. Genom.* – 2016. – Vol. 12, N 4. – P. 78. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-1033-8>
10. Genomic characterization and expression profiles of stress-associated proteins (SAPs) in castor bean (*Ricinus communis*) / Z. Wang [et al.] // *Plant Diversity.* – 2020. – Vol. 43, no. 2. – P. 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.07.010>
11. Identification and expression analysis of stress-associated proteins (SAPs) containing A20/AN1 zinc finger in cucumber / W. Lai [et al.] // *Plants.* – 2020. – Vol. 9, N 3. – Art. 400. <https://doi.org/10.3390/plants9030400>
12. Redox-dependent regulation of the stress-induced zinc-finger protein SAP12 in *Arabidopsis thaliana* / E. Ströher [et al.] // *Mol. Plant.* – 2009. – Vol. 2, N 2. – P. 357–367. <https://doi.org/10.1093/mp/ssn084>
13. An A20/AN1-type zinc finger protein modulates gibberellins and abscisic acid contents and increases sensitivity to abiotic stress in rice (*Oryza sativa*) / Y. Zhang [et al.] // *J. Exp. Bot.* – 2016. – Vol. 67, N 1. – P. 315–326. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv464>
14. Rice SAPs are responsive to multiple biotic stresses and overexpression of OsSAP1, an A20/AN1 zinc-finger protein, enhances the basal resistance against pathogen infection in tobacco / H. Tyagi [et al.] // *Plant Sci.* – 2014. – Vol. 225. – P. 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.05.016>
15. Mukhopadhyay, A. Overexpression of a zinc-finger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco / A. Mukhopadhyay, S. Vij, A. K. Tyagi // *Proc. of the Nat. Acad. of Sci.* – 2004. – Vol. 101, N 16. – P. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
16. Идентификация генов, кодирующих стресс-ассоциированные белки, содержащие домены A20/AN1, в геноме яблоки *in silico* и анализ их филогенетических связей / П. Кузмицкая, О. Урбанович, А. Кильчевский // Докл. Нац. Акад. наук Беларуси. – 2018. – Т. 62. – С. 455–462.
17. Genome-wide analysis and cloning of the apple stress-associated protein gene family reveals MdSAP15, which confers tolerance to drought and osmotic stresses in transgenic *Arabidopsis* / Q. Dong [et al.] // *Int. J. Mol. Sci.* – 2018. – Vol. 19, N 9. – Art. 2478. <https://doi.org/10.3390/ijms19092478>
18. Isolation of high quality RNA from bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) fruit / L. Jaakola [et al.] // *Mol. Biotechnol.* – 2001. – Vol. 19, N 2. – P. 201–203. <https://doi.org/10.1385/MB:19:2:201>
19. The MIQE guidelines: minimum information for publication of quantitative real-time PCR experiments / S. A. Bustin [et al.] // *Clin. Chem.* – 2009. – Vol. 55, N 4. – P. 611–622. <https://doi.org/10.1373/clinchem.2008.112797>
20. Genome-wide analysis and expression profiling of the DREB transcription factor gene family in *Malus* under abiotic stress / T. Zhao [et al.] // *Mol. Genet. Genom.* – 2012. – Vol. 287, N 5. – P. 423–436. <https://doi.org/10.1007/s00438-012-0687-7>
21. An improvement of the $2^{-\Delta\Delta CT}$ method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis / X. Rao [et al.] // *Biostatistics, Bioinformatics and Biomathematics.* – 2013. – Vol. 3, N 3. – P. 71–85.
22. FlowerNet: a gene expression correlation network for anther and pollen development / S. Pearce [et al.] // *J. Plant Physiol.* – 2015. – Vol. 167, N 4. – P. 1717–1730. <https://doi.org/10.1104/pp.114.253807>
23. Peng, F. Y. Gene coexpression clusters and putative regulatory elements underlying seed storage reserve accumulation in *Arabidopsis* / F. Y. Peng, R. J. Weselake // *BMC Genomics.* – 2011. – Vol. 12. – Art. 286. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-286>
24. Genome-scale identification of cell-wall related genes in *Arabidopsis* based on co-expression network analysis / S. Wang [et al.] // *BMC Plant Biol.* – 2012. – Vol. 12. – Art. 138. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-138>
25. Ghanbarian, A. T. Neighboring genes show correlated evolution in gene expression / A. T. Ghanbarian, L. D. Hurst // *Mol. Biol. Evol.* – 2015. – Vol. 32, N 7. – P. 1748–1766. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv053>
26. Genome-scale cold stress response regulatory networks in ten *Arabidopsis thaliana* ecotypes / P. Barah [et al.] // *BMC Genomics.* – 2013. – Vol. 14, N 1. – Art. 722. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-722>

References

1. Zhang X.-Z., Zheng W.-J., Cao X.-Y., Cui X.-Y., Zhao S.-P., Yu T.-F. [et al.]. Genomic analysis of stress associated proteins in soybean and the role of GmSAP16 in abiotic stress responses in *Arabidopsis* and soybean. *Frontiers in Plant Science*, 2019, vol. 10, pp. 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01453>
2. Giri J., Dansana P. K., Kothari K. S., Sharma G., Vij S., Tyagi A. K. SAPs as novel regulators of abiotic stress response in plants. *Bioessays*, 2013, vol. 35, no. 7, pp. 639–648. <https://doi.org/10.1002/bies.201200181>
3. Opirari A. W. (Jr.), Boguski M. S., Dixit V. M. The A20 cDNA induced by tumor necrosis factor alpha encodes a novel type of zinc finger protein. *Journal of Biological Chemistry*, 1990, vol. 265, no. 25, pp. 14705–14708.
4. Dixit V. M., Green S., Sarma V., Holzman L. B., Wolf F. W., O'Rourke K., Ward P. A., Prochownik E. V., Marks R. M. Tumor necrosis factor-alpha induction of novel gene products in human endothelial cells including a macrophage-specific chemotaxin. *Journal of Biological Chemistry*, 1990, vol. 265, no. 5, pp. 2973–2978.
5. Rebagliati M. R., Weeks D. L., Harvey R. P., Melton D. A. Identification and cloning of localized maternal RNAs from *Xenopus* eggs. *Cell*, 1985, vol. 42, no. 3, pp. 769–777. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(85\)90273-9](https://doi.org/10.1016/0092-8674(85)90273-9)
6. Vij S., Tyagi A. K. Genome-wide analysis of the stress associated protein (SAP) gene family containing A20/AN1 zinc-finger (s) in rice and their phylogenetic relationship with *Arabidopsis*. *Molecular Genetics and Genomics*, 2006, vol. 276, no. 6, pp. 565–575. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2014.09.017>
7. Gao W., Long L., Tian X., Jin J., Liu H., Zhang H., Xu F., Song C. Genome-wide identification and expression analysis of stress-associated proteins (SAPs) containing A20/AN1 zinc finger in cotton. *Molecular Genetics and Genomics*, 2016, vol. 291, no. 6, pp. 2199–2213. <https://doi.org/10.1007/s00438-016-1252-6>
8. Solanke A. U., Sharma M. K., Tyagi A. K., Sharma A. K. Characterization and phylogenetic analysis of environmental stress-responsive SAP gene family encoding A20/AN1 zinc finger proteins in tomato. *Molecular Genetics and Genomics*, 2009, vol. 282, no. 2, pp. 153–164. <https://doi.org/10.1007/s00438-009-0455-5>

9. Jia H., Li J., Zhang J., Ren Y., Hu J., Lu M. Genome-wide survey and expression analysis of the stress-associated protein gene family in desert poplar, *Populus euphratica*. *Tree Genetics and Genomes*, 2016, vol. 12, no. 4, p. 78. <https://doi.org/10.1007/s11295-016-1033-8>
10. Wang Z., Kuang J., Han B., Chen S., Liu A. Genomic characterization and expression profiles of stress-associated proteins (SAPs) in castor bean (*Ricinus communis*). *Plant Diversity*, 2020, vol. 43, no. 2, pp. 152–162. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2020.07.010>
11. Lai W., Zhou Y., Pan R., Liao L., He J., Liu H., Yang Y., Liu S. Identification and expression analysis of stress-associated proteins (SAPs) containing A20/AN1 zinc finger in cucumber. *Plants*, 2020, vol. 9, no. 3, art. 400, pp. 1–16. <https://doi.org/10.3390/plants9030400>
12. Ströher E., Wang X.-J., Roloff N., Klein P., Husemann A., Dietz K. J. Redox-dependent regulation of the stress-induced zinc-finger protein SAP12 in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant*, 2009, vol. 2, no. 2, pp. 357–367. <https://doi.org/10.1093/mp/ssn084>
13. Zhang Y., Lan H., Shao Q., Wang R., Chen H., Tang H., Zhang H., Huang J. An A20/AN1-type zinc finger protein modulates gibberellins and abscisic acid contents and increases sensitivity to abiotic stress in rice (*Oryza sativa*). *Journal of Experimental Botany*, 2016, vol. 67, no. 1, pp. 315–326. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv464>
14. Tyagi H., Jha S., Sharma M., Giri J., Tyagi A. K. Rice SAPs are responsive to multiple biotic stresses and overexpression of OsSAP1, an A20/AN1 zinc-finger protein, enhances the basal resistance against pathogen infection in tobacco. *Plant Science*, 2014, vol. 225, pp. 68–76. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2014.05.016>
15. Mukhopadhyay A., Vij S., Tyagi A. K. Overexpression of a zinc-finger protein gene from rice confers tolerance to cold, dehydration, and salt stress in transgenic tobacco. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2004, vol. 101, no. 16, pp. 6309–6314. <https://doi.org/10.1073/pnas.0401572101>
16. Kuzmitskaya P. V., Urbanovich O. Yu., Kil'chevskii A. V. Identification of genes encoding stress-associated proteins containing the domains A20/AN1 in the apple genome in silico and analysis of their phylogenetic relationship. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2018, no. 62, pp. 455–462 (in Russian).
17. Dong Q., Duan D., Zhao S., Xu B., Luo J., Wang Q., Huang D., Liu C., Li C., Gong X., Mao K., Ma F. Genome-wide analysis and cloning of the apple stress-associated protein gene family reveals MdSAP15, which confers tolerance to drought and osmotic stresses in transgenic *Arabidopsis*. *International Journal of Molecular Sciences*, 2018, vol. 19, no. 9, art. 2478. <https://doi.org/10.3390/ijms19092478>
18. Jaakola L., Pirttilä A. M., Halonen M., Hohtola A. Isolation of high quality RNA from bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) fruit. *Molecular Biotechnology*, 2001, vol. 19, no. 2, pp. 201–203. <https://doi.org/10.1385/MB:19:2:201>
19. Bustin S. A., Benes V., Garson J. A., Hellemans J., Huggett J., Kubista M. [et al.]. The MIQE guidelines: minimum information for publication of quantitative real-time PCR experiments. *Clinical Chemistry*, 2009, vol. 55, no. 4, pp. 611–622. <https://doi.org/10.1373/clinchem.2008.112797>
20. Zhao T., Liang D., Wang P., Liu J., Ma F. Genome-wide analysis and expression profiling of the DREB transcription factor gene family in *Malus* under abiotic stress. *Molecular Genetics and Genomics*, 2012, vol. 287, no. 5, pp. 423–436. <https://doi.org/10.1007/s00438-012-0687-7>
21. Rao X., Huang X., Zhou Z., Lin X. An improvement of the 2^{-ΔΔCT} method for quantitative real-time polymerase chain reaction data analysis. *Biostatistics, Bioinformatics and Biomathematics*, 2013, vol. 3, no. 3, pp. 71–85.
22. Pearce S., Ferguson A., King J., Wilson Z. A. FlowerNet: a gene expression correlation network for anther and pollen development. *Journal of Plant Physiology*, 2015, vol. 167, no. 4, pp. 1717–1730. <https://doi.org/10.1104/pp.114.253807>
23. Peng F. Y., Weselake R. J. Gene coexpression clusters and putative regulatory elements underlying seed storage reserve accumulation in *Arabidopsis*. *BMC Genomics*, 2011, vol. 12, art. 286. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-12-286>
24. Wang S., Yin Y., Ma Q., Tang X., Hao D., Xu Y. Genome-scale identification of cell-wall related genes in *Arabidopsis* based on co-expression network analysis. *BMC Plant Biology*, 2012, vol. 12, art. 138. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-12-138>
25. Ghanbarian A. T., Hurst L. D. Neighboring Genes Show Correlated Evolution in Gene Expression. *Molecular Biology and Evolution*, 2015, vol. 32, no. 7, pp. 1748–1766. <https://doi.org/10.1093/molbev/msv053>
26. Barah P., Jayavelu N. D., Rasmussen S., Nielsen H. B., Mundy J., Bones A. M. Genome-scale cold stress response regulatory networks in ten *Arabidopsis thaliana* ecotypes. *BMC Genomics*, 2013, vol. 14, no. 1, art. 722. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-14-722>

Информация об авторах

Кузмицкая Полина Викторовна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 34, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). <https://orcid.org/0000-0002-1929-4315>. E-mail: p.kuzmitskaya@igc.by

Королева Екатерина Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 34, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: e.koroleva@igc.by

Урбанович Оксана Юрьевна – д-р биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 34, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: o.urbanovich@igc.by

Information about the authors

Polina V. Kuzmitskaya – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (34, F. Skoriny Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). <https://orcid.org/0000-0002-1929-4315>. E-mail: p.kuzmitskaya@igc.by

Katsiaryna S. Karaleva – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (34, F. Skoriny Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: e.koroleva@igc.by

Oksana Yu. Urbanovich – D. Sc. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (34, F. Skoriny Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: o.urbanovich@igc.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 796.4:612
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-153-160>

Поступила в редакцию 31.05.2023
Received 31.05.2023

Н. В. Шведова, И. Л. Гилеп

Республиканский научно-практический центр спорта, Минск, Республика Беларусь

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЕФЕРЕНТНЫХ ИНТЕРВАЛОВ БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КРОВИ У ЛЕГКОАТЛЕТОВ С УЧЕТОМ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ И ПЕРИОДА ПОДГОТОВКИ

Аннотация. В спорте высших достижений при анализе данных биохимических исследований крови необходима разработка референтных интервалов, которые учитывают влияние физических нагрузок. В исследовании приняли участие спортсмены национальной команды Республики Беларусь по легкой атлетике и ближайшего резерва. Определены референтные интервалы некоторых биохимических и гематологических показателей крови для легкоатлетов, специализирующихся в беге на различные дистанции. Установлено, что наибольшую вариативность имеют референтные интервалы активности креатинкиназы, а верхняя граница референтных интервалов активности аспаратаминотрансферазы и нижняя граница показателей гемоглобина и гематокрита у легкоатлетов в беге на длинные дистанции выше по сравнению с клинической нормой. Референтные интервалы активности аланинаминотрансферазы, концентрации глюкозы, мочевины и триглицеридов имеют более узкий диапазон по сравнению с клинической нормой.

Ключевые слова: референтные интервалы, легкая атлетика, мочевина, креатинкиназа, аспаратаминотрансфераза, аланинаминотрансфераза, глюкоза, триглицериды, гемоглобин, гематокрит, периоды подготовки

Для цитирования: Шведова, Н. В. Определение референтных интервалов биохимических показателей крови у легкоатлетов с учетом специализации и периода подготовки / Н. В. Шведова, И. Л. Гилеп // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 153–160. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-153-160>

Nataliya V. Shvedava, Irina L. Gilep

Republican Scientific and Practical Center for Sports, Minsk, Republic of Belarus

DETERMINATION OF REFERENCE RANGES OF BLOOD BIOCHEMICAL MARKERS FOR TRACK AND FIELD ATHLETES CONSIDERING SPECIALIZATION AND PREPARATION PERIOD

Abstract. The analysis of blood biochemistry data in high-performance sports is necessary to calculate reference ranges under the influence of physical activity. The athletes of the national team of the Republic of Belarus and the nearest reserve were studied. Reference ranges of some biochemical and hematological blood parameters for athletes have been determined. The ranges of creatine kinase activity, the upper limit of the ranges of aspartate aminotransferase activity, and the lower limit of hemoglobin and hematocrit indicators have the greatest variability. In track and field athletes in long-distance running, they are higher compared to the clinical norm. The reference ranges of alanine aminotransferase activity, glucose, urea, and triglyceride concentrations have a narrower range compared to the clinical norm.

Keywords: reference ranges, athletics, urea, creatine kinase, aspartate aminotransferase, alanine aminotransferase, glucose, triglycerides, hemoglobin, hematocrit, preparation periods

For citation: Shvedava N. V., Gilep I. L. Determination of reference ranges of blood biochemical markers for track and field athletes considering specialization and preparation period. *Vesti Natsyonal'nai akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 153–160 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-153-160>

Введение. Подготовка высококвалифицированного спортсмена на современном этапе, как правило, сопряжена с пребыванием в стрессовом состоянии, обусловленном не только выполняемыми в течение цикла подготовки интенсивными и длительными физическими нагрузками, но и психологическим напряжением, связанным с предстартовыми состояниями, сменой часовых и климатических поясов. Учитывая вышеперечисленные особенности спортивной подготовки, систематический биохимический контроль организма спортсменов остается неотъемлемой частью и наиболее информативным критерием в оценке адаптации спортсменов к предъявляемым нагрузкам и соответствия выполняемых нагрузок функциональному состоянию организма.

Текущий биохимический контроль позволяет отслеживать течение и динамику адапционных процессов в организме каждого спортсмена, делать выводы о повышении или снижении адаптации к выполняемым нагрузкам. Не менее важным аспектом в интерпретации текущего состояния спортсмена является персонифицированный подход к оценке адаптивных процессов конкретных спортсменов, что возможно только при регулярном медико-лабораторном сопровождении команды на всех этапах – от цикла подготовки до момента участия в соревнованиях.

В клинической лабораторной диагностике для оценки результатов исследований используются референтные интервалы, полученные в ходе обследования большого количества здоровых людей, сгруппированных по таким критериям, как пол, возраст, этническая принадлежность и т. д. Однако в большинстве случаев применять полученные таким способом референтные интервалы к спортсменам некорректно, так как они не учитывают влияние физических нагрузок.

В ряде исследований разработаны референтные интервалы лабораторных параметров для групп людей, занимающихся спортом на любительском уровне [1–3]. Однако применение полученных даже в этих исследованиях референтных интервалов для спортсменов некорректно, так как эти данные не могут служить полноценным критерием оценки физиологических адаптационных процессов в тренированном организме.

Как правило, в коммерческих наборах реагентов, используемых в каждой конкретной лаборатории, указаны референтные значения определяемых параметров, но они обычно устанавливаются в стандартных условиях и для групп «практически здорового населения», профессионально не занимающегося спортом [3, 4].

Цель исследования – определить референтные интервалы различных биохимических показателей крови спортсменов национальной команды Республики Беларусь по легкой атлетике и ближайшего резерва с учетом специализации и периода подготовки.

Материалы и методы исследования. В ходе исследования обрабатывался биологический материал (пробы капиллярной крови) спортсменов национальной команды по легкой атлетике Республики Беларусь и ближайшего резерва, специализирующихся в беге на различные дистанции (табл. 1). Все спортсмены имели высокую квалификацию: кандидат в мастера спорта (КМС), мастер спорта (МС), мастер спорта международного класса (МСМК), заслуженный мастер спорта (ЗМС).

Т а б л и ц а 1. Квалификационная характеристика спортсменов, принимавших участие в исследовании

T a b l e 1. Qualification characteristics of athletes participating in the study

Специализация	Квалификация			
	КМС	МС	МСМК	ЗМС
Женщины (<i>n</i> = 73)				
Длинные дистанции (<i>n</i> = 20)	6	6	8	0
Средние дистанции (<i>n</i> = 33)	21	10	2	0
Короткие дистанции (<i>n</i> = 20)	7	10	2	1
Мужчины (<i>n</i> = 66)				
Длинные дистанции (<i>n</i> = 21)	8	11	2	0
Средние дистанции (<i>n</i> = 30)	21	9	0	0
Короткие дистанции (<i>n</i> = 15)	5	8	2	0

Забор образцов крови для исследования осуществлялся в начале тренировочного микроцикла утром натощак в течение нескольких годичных циклов подготовки в ходе научно-методического обеспечения учебно-тренировочных сборов национальной команды Республики Беларусь по легкой атлетике и ближайшего резерва. Полученные таким образом данные использовались для оценки восстановления организма спортсменов и их готовности приступить к новому рабочему циклу.

Для исследования были выбраны следующие параметры: концентрация мочевины, глюкозы и триглицеридов как показатели белково-азотистого, углеводного и жирового обмена соответственно, активность креатинкиназы (КФК), аспартат- (АСТ) и аланинаминотрансфераз (АЛТ),

а также концентрация железа. Значения вышеуказанных параметров измеряли в сыворотке капиллярной крови, используя наборы реагентов, контрольных и калибровочных материалов производства BioSystems (Испания) на автоматическом биохимическом анализатор BioSystems ВА-200 (Испания). В цельной капиллярной крови измеряли концентрацию гемоглобина и гематокрит с использованием портативного гематологического экспресс-анализатора НемоChroma (Южная Корея).

Спортсмены, принимавшие участие в исследовании, были разделены на группы в соответствии со специализацией. Первую группу составили спортсмены-стайеры (5000 м, 10 000 м, полумарафон, марафон, спортивная ходьба от 5000 м); вторую – спортсмены, специализирующиеся в беге на средние дистанции (800, 1500, 3000, 3000 м с препятствиями), третью – спринтеры (60, 100, 110 м с барьерами, 200, 400 м).

Показатели мужчин и женщин анализировали отдельно. При расчете референтных интервалов исключали результаты обследования лиц, имевших травмы и какие-либо заболевания [3].

Для анализа данных использовали программное обеспечение SPSS Statistics 21, для установления интервалов – непараметрический метод, согласно которому выбросы идентифицируются в квартилях [5]. Рассчитывали значения нижнего Q1 (25 %) и верхнего Q3 (75 %) квартилей, межквартильный размах. Поскольку расчеты проводились на основании данных небольшой выборки спортсменов, разделенных на группы согласно их специализации, то, сталкиваясь с проблемой «выскакивающей» варианты, использовали значения от 10-го до 90-го перцентиля с целью исключить изменения, обусловленные метаболической адаптацией в ответ на нагрузки и связанные с состоянием неполного восстановления [6].

Результаты и их обсуждение. Результаты исследования представлены в табл. 2. Степень разрушения мышечных белков отражается в изменении концентрации продуктов азотистого обмена в сыворотке крови. Основным показателем состояния азотистого, в первую очередь белкового, обмена является мочевины. Принимая во внимание то, что концентрация мочевины имеет прямую корреляцию с содержанием белка в рационе, необходимо учитывать характер питания и состав фармакологического обеспечения каждого спортсмена. Мочевина – это классический маркер переносимости тренировочных нагрузок, позволяющий оценить влияние различных типов тренировок на течение метаболических реакций [3, 5]. В качестве ориентиров нормальных величин используются значения от 2,5 до 8,2 ммоль/л.

Т а б л и ц а 2. Референтные интервалы отдельных биохимических и гематологических показателей

Table 2. Reference intervals of individual biochemical and hematological parameters

Специализация	Период подготовки	Пол	Ме (25 %; 75 %)	Референтный интервал
Мочевина, ммоль/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	5,80 (4,65; 6,60)	4,10–7,20
	Специально-подготовительный		5,20 (4,75; 6,35)	
	Общеподготовительный	Женщины	5,30 (4,40; 6,30)	
	Специально-подготовительный		5,00 (4,50; 5,80)	
	Соревновательный		4,00 (5,20; 6,90)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	5,20 (4,60; 6,10)	3,70–6,80
	Специально-подготовительный		5,30 (4,50; 5,50)	
	Соревновательный		5,99 (5,20; 6,70)	
	Общеподготовительный	Женщины	5,30 (4,50; 6,10)	
	Специально-подготовительный		5,00 (4,20; 6,00)	
	Предсоревновательный		4,90 (4,40; 5,50)	
	Соревновательный		4,90 (4,21; 5,77)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	5,50 (4,63; 5,15)	4,10–7,15
	Специально-подготовительный		5,30 (5,10; 6,30)	
	Соревновательный		5,60 (5,20; 6,48)	
	Подготовительный	Женщины	4,60 (3,88; 5,70)	
	Соревновательный		5,65 (4,70; 6,71)	
				3,61–7,38

Продолжение табл. 2

Специализация	Период подготовки	Пол	Ме (25 %; 75 %)	Референтный интервал
КФК, Ед/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	364,40 (212,35; 693,10)	143,20–838,70
	Специально-подготовительный		214,80 (179,75; 434,75)	
	Общеподготовительный	Женщины	214,80 (179,75; 434,75)	108,40–383,92
	Специально-подготовительный		221,30 (149,70; 311,70)	
	Соревновательный		194,20 (149,70; 256,83)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	265,20 (175,20; 371,00)	136,40–560,60
	Специально-подготовительный		313,70 (202,60; 494,90)	
	Соревновательный		265,55 (188,70; 487,63)	
	Общеподготовительный	Женщины	283,40 (208,30; 466,40)	90,80–384,00
	Специально-подготовительный		201,70 (136,70; 292,98)	
	Предсоревновательный		195,20 (126,35; 310,23)	
	Соревновательный		188,70 (120,45; 273,15)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	221,00 (136,90; 285,80)	104,10–394,10
	Специально-подготовительный		210,35 (156,58; 388,88)	
	Соревновательный	Женщины	216,80 (174,30; 346,50)	93,89–526,51
	Подготовительный		240,80 (172,45; 321,95)	
АСТ, Е/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	38,40 (31,40; 47,10)	24,54–52,40
	Специально-подготовительный		33,20 (24,40; 41,88)	
	Общеподготовительный	Женщины	31,40 (26,20; 38,40)	21,27–47,10
	Специально-подготовительный		33,20 (24,40; 38,40)	
	Соревновательный		34,90 (29,70; 42,10)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	34,90 (29,70; 43,60)	22,70–48,90
	Специально-подготовительный		33,10 (26,20; 40,10)	
	Соревновательный		30,75 (24,40; 38,18)	
	Общеподготовительный	Женщины	29,70 (24,40; 36,70)	20,90–41,90
	Специально-подготовительный		29,70 (26,20; 36,70)	
	Предсоревновательный		31,40 (24,90; 38,40)	
	Соревновательный		27,90 (24,03; 34,90)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	28,80 (22,70; 36,18)	17,26–36,70
	Специально-подготовительный		27,90 (22,70; 31,40)	
	Соревновательный		24,40 (22,30; 31,40)	
	Подготовительный	Женщины	24,40 (20,45; 29,98)	15,64–40,28
	Соревновательный		24,40 (21,00; 33,20)	
АЛТ, Е/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	27,10 (20,40; 38,40)	24,54–52,40
	Специально-подготовительный		22,70 (19,20; 33,20)	
	Общеподготовительный	Женщины	22,70 (15,78; 29,70)	21,27–47,10
	Специально-подготовительный		21,00 (15,70; 24,40)	
	Соревновательный		22,70 (17,50; 31,40)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	24,40 (19,20; 31,40)	22,70–48,90
	Специально-подготовительный		22,70 (17,50; 27,18)	
	Соревновательный		21,00 (15,83; 27,63)	
	Общеподготовительный	Женщины	21,00 (17,40; 26,20)	20,90–41,90
	Специально-подготовительный		19,20 (17,50; 24,40)	
	Предсоревновательный		19,20 (15,70; 24,40)	
	Соревновательный		19,20 (15,70; 23,98)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	22,00 (19,10; 26,20)	17,26–36,70
	Специально-подготовительный		18,30 (14,00; 24,80)	
	Соревновательный		19,20 (14,25; 23,68)	
	Подготовительный	Женщины	17,70 (14,00; 23,30)	15,64–40,28
	Соревновательный		19,70 (14,00; 24,55)	

Продолжение табл. 2

Специализация	Период подготовки	Пол	Ме (25 %; 75 %)	Референтный интервал
Глюкоза, ммоль/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	4,70 (4,20; 5,10)	3,90–5,50
	Специально-подготовительный		4,30 (4,20; 4,68)	
	Общеподготовительный	Женщины	4,30 (4,00; 4,90)	3,80–5,20
	Специально-подготовительный		4,50 (4,00; 4,80)	
	Соревновательный		4,60 (4,10; 4,98)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	4,60 (4,10; 5,00)	3,80–5,50
	Специально-подготовительный		4,70 (4,10; 5,00)	
	Соревновательный		4,80 (4,40; 5,29)	
	Общеподготовительный	Женщины	4,40 (3,80; 4,90)	3,60–5,50
	Специально-подготовительный		4,40 (3,85; 4,95)	
	Предсоревновательный		4,20 (3,70; 4,70)	
	Соревновательный		4,76 (4,20; 5,39)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	4,90 (4,40; 5,35)	3,80–5,80
	Специально-подготовительный		4,90 (4,30; 5,15)	
	Соревновательный		4,82 (4,10; 5,11)	
	Подготовительный	Женщины	4,66 (4,03; 5,00)	3,80–5,57
	Соревновательный		4,50 (3,80; 5,10)	
Триглицериды, ммоль/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	0,74 (0,61; 0,92)	0,51–1,02
	Специально-подготовительный		0,90 (0,85; 0,95)	
	Общеподготовительный	Женщины	0,73 (0,61; 0,95)	0,45–1,20
	Специально-подготовительный		0,85 (0,59; 1,23)	
	Соревновательный		0,61 (0,50; 0,86)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	0,70 (0,55; 0,91)	0,43–1,10
	Специально-подготовительный		0,62 (0,50; 0,85)	
	Соревновательный		0,65 (0,52; 0,90)	
	Общеподготовительный	Женщины	0,69 (0,49; 0,85)	0,41–0,97
	Специально-подготовительный		0,62 (0,50; 0,73)	
	Предсоревновательный		0,57 (0,46; 0,88)	
	Соревновательный		0,71 (0,57; 0,90)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	0,76 (0,62; 0,98)	0,45–1,10
	Специально-подготовительный		0,81 (0,66; 0,87)	
	Соревновательный		0,78 (0,60; 0,92)	
	Подготовительный	Женщины	0,60 (0,53; 0,99)	0,43–1,20
	Соревновательный		0,59 (0,53; 0,90)	
Железо, мкмоль/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	17,60 (16,20; 22,60)	14,52–25,22
	Специально-подготовительный		15,10 (11,49; 18,98)	
	Общеподготовительный	Женщины	16,70 (13,08; 20,35)	10,74–25,30
	Специально-подготовительный		16,30 (12,15; 21,80)	
	Соревновательный		17,05 (15,09; 20,80)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	19,65 (16,25; 23,58)	12,90–27,22
	Специально-подготовительный		18,03 (13,05; 21,95)	12,90–27,22
	Соревновательный		16,51 (15,26; 22,10)	
	Общеподготовительный	Женщины	17,30 (14,45; 22,15)	10,29–24,53
	Специально-подготовительный		16,75 (12,20; 21,95)	
	Предсоревновательный		16,00 (14,19; 19,75)	
	Соревновательный		16,59 (12,61; 18,00)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	21,30 (16,58; 24,70)	14,00–27,20
	Специально-подготовительный		18,90 (15,82; 22,22)	
	Соревновательный		20,20 (16,60; 24,10)	
	Подготовительный	Женщины	17,10 (15,47; 21,10)	11,46–24,58
	Соревновательный		16,20 (14,23; 22,55)	

Окончание табл. 2

Специализация	Период подготовки	Пол	Ме (25 %; 75 %)	Референтный интервал
Гемоглобин, г/л				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	161,00 (156,25; 166,00)	153,00–170,00
	Специально-подготовительный		167,50 (162,25; 170,00)	
	Общеподготовительный	Женщины	145,00 (137,00; 151,00)	129,50–156,50
	Специальноподготовительный		150,00 (144,50; 154,00)	
	Соревновательный		145,00 (140,00; 149,75)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	160,00 (154,00; 165,00)	147,70–169,00
	Специально-подготовительный		158,00 (153,75; 165,00)	
	Соревновательный		157,00 (152,00; 163,00)	
	Общеподготовительный	Женщины	144,00 (138,00; 150,00)	133,00–154,00
	Специально-подготовительный		143,00 (135,50; 148,50)	
	Предсоревновательный		144,00 (137,00; 148,00)	
	Соревновательный		144,00 (137,25; 149,00)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	157,00 (152,00; 159,00)	151,60–170,40
	Специально-подготовительный		164,00 (158,00; 169,00)	
	Соревновательный		162,00 (158,75; 167,00)	
	Подготовительный	Женщины	143,00 (138,00; 147,00)	124,00–153,00
	Соревновательный		139,50 (128,25; 148,25)	
Гематокрит, %				
Длинные дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	48,00 (46,20; 49,20)	45,00–51,00
	Специально-подготовительный		49,00 (48,00; 50,00)	
	Общеподготовительный	Женщины	43,00 (40,50; 45,00)	38,02–46,20
	Специально-подготовительный		44,00 (43,00; 45,00)	
	Соревновательный		43,00 (41,00; 44,40)	
Средние дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	47,40 (45,60; 49,00)	44,00–50,00
	Специально-подготовительный		46,80 (45,95; 48,95)	
	Соревновательный		47,10 (45,00; 48,00)	
	Общеподготовительный	Женщины	42,90 (41,00; 44,70)	39,00–46,00
	Специально-подготовительный		42,00 (40,00; 44,00)	
	Предсоревновательный		43,20 (40,00; 44,00)	
	Соревновательный		43,05 (41,10; 44,00)	
Короткие дистанции	Общеподготовительный	Мужчины	46,80 (45,60; 47,70)	45,60–50,70
	Специально-подготовительный		48,60 (47,40; 50,70)	
	Соревновательный		48,15 (46,95; 49,43)	
	Подготовительный	Женщины	42,40 (41,40; 44,10)	37,71–45,90
	Соревновательный		41,10 (38,50; 44,00)	

При рассмотрении данных о референтных интервалах концентрации мочевины для спортсменов всех специализаций установлено, что их значения находятся в границах диапазона клинической нормы и у мужчин более высокие значения, чем у женщин, кроме женщин, специализирующихся в беге на короткие дистанции.

Активность фермента КФК является показателем, имеющим наибольшую вариативность, и в группах всех спортсменов референтные интервалы этого показателя заметно выше, чем интервалы, применяемые в клинической практике. Для спортсменов свойственна повышенная активность КФК в крови, и это обусловлено многими факторами, как связанными непосредственно с физической деятельностью (степень тренированности, процент мышечной массы, количество и качество восстановительных процедур и т. д.), так и генетическими (например, преобладающий тип мышечных волокон). Максимальную активность КФК можно наблюдать через 1–4 сут после выполненной высокоинтенсивной нагрузки, и пик ее активности зависит от типа тренировки, выполненной накануне, а также от индивидуальных особенностей организма. Таким образом, полученные в исследовании референтные интервалы являются критерием адекватного ответа на конкретную нагрузку.

Чрезмерное увеличение активности ферментов АСТ и АЛТ у спортсменов, связанное с нагрузкой, вызывает перенапряжение метаболизма печени, сердца, мышц [7–9]. Самая высокая

граница референтного интервала активности АСТ отмечена у мужчин и женщин в беге на длинные дистанции. Аналогичная ситуация и по активности АЛТ: отличия от референтного интервала у клинически здоровых людей установлены только для спортсменов-стайеров обоего пола.

Референтные интервалы концентрации глюкозы и триглицеридов у всех спортсменов укладывались в интервалы, применяемые для людей, не занимающихся спортом профессионально, однако имели более узкий диапазон, что может свидетельствовать о высокой слаженности обменных процессов в организме спортсменов.

В беговых дисциплинах легкой атлетики, как и во всех циклических видах спорта, важная роль отводится состоянию системы транспорта кислорода, так как физические нагрузки увеличивают потребление кислорода тканями, в первую очередь работающими мышцами.

В ходе исследования установлено, что диапазон референтных интервалов гемоглобина и гематокрита был более узким и смещался к более высоким показателям у всех спортсменов. Референтный интервал концентрации железа также был несколько уже для легкоатлетов всех специализаций, чем для людей, профессионально не занимающихся спортом. Выявленные особенности референтных диапазонов основных показателей кислород-транспортной функции крови отражают адаптационные изменения системы транспорта кислорода у обследуемых спортсменов.

При анализе данных, характеризующих кислород-транспортную функцию крови, прослеживается тенденция к более высоким показателям гемоглобина, гематокрита и железа в течение общеподготовительного и специально-подготовительного периодов, что может быть обусловлено большим объемом тренировок аэробного характера.

В ходе построения тренировочного плана величина нагрузок, выполняемых спортсменами, возрастает от общеподготовительного периода к специально-подготовительному и снижается к предсоревновательному. Уровень мочевины в крови является основным биохимическим показателем, отражающим метаболический ответ организма на нагрузку. Для спортсменов характерна положительная динамика между концентрацией мочевины в крови и величиной физической нагрузки. Так, у всех легкоатлетов не наблюдалось значительных изменений концентрации мочевины в течение разных периодов годичного цикла подготовки (концентрация мочевины находилась в пределах 5,0–5,5 ммоль/л).

Изучение динамики активности КФК на протяжении различных периодов подготовки показало повышенную активность этого фермента в течение общеподготовительного периода, некоторое снижение в специально-подготовительном и предсоревновательном, а в течение соревновательного – наименьшие значения активности, близкие к клинической норме. В течение общеподготовительного периода у некоторых спортсменов могут наблюдаться чрезмерно высокие значения активности КФК – до 2000 Ед/л и выше. Такие результаты служат основанием для внесения коррекции в тренировочную программу, так как длительное перенапряжение мышечного аппарата ведет к травматизму, невосстановлению организма и, как следствие, к снижению результативности на соревнованиях.

Аналогичная ситуация наблюдается у спортсменов всех специализаций и по активности ферментов АСТ и АЛТ. В течение общеподготовительного и специально-подготовительного периодов значения активности ферментов выше и ближе к верхней границе референтного интервала.

В то же время отличий по периодам подготовки для референтных интервалов глюкозы и триглицеридов как у мужчин, так и у женщин не отмечалось. При этом значения вблизи верхних границ референтного диапазона наблюдались у большинства спортсменов в соревновательном периоде. Некоторое снижение концентрации глюкозы и триглицеридов в течение общеподготовительного и специально-подготовительного периодов может быть обусловлено приоритетным количеством объемных аэробных тренировок, в ходе которых значительно тратятся гликоген и липиды.

Заключение. Референтные интервалы характеризуют обменные процессы в организме спортсменов разных специализаций. Наибольшие отличия от норм здоровых людей и широкую вариативность имеют референтные интервалы концентрации КФК. При беге на длинные дистанции верхняя граница референтных интервалов активности АСТ у легкоатлетов (как у мужчин, так и у женщин) несколько выше, чем у здоровых людей. Референтные интервалы активности АЛТ, концентрации глюкозы и триглицеридов имеют более узкий диапазон по сравнению с клинической нормой.

В беговых дисциплинах легкой атлетики, в которых необходимо сохранять скорость на протяжении всей дистанции (бег на длинные и средние дистанции), верхняя граница показателей гемоглобина и гематокрита находится в пределах нормы, нижняя – значительно выше.

Установление и анализ референтных интервалов различных показателей крови для профессиональных спортсменов является важным инструментом в индивидуализации тренировочного процесса, что в конечном итоге позволит снизить риск травматизма и улучшить подготовку и соревновательный результат.

Список использованных источников

1. Nunes, L. A. S. Reference change values of blood analytes from physically active subjects / L. A. S. Nunes, R. Brenzikofer, D. V. Macedo // *Eur. J. Appl. Physiol.* – 2010. – Vol. 110, N 1. – P. 191–198. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1493-8>
2. Muscle damage and inflammatory biomarkers reference intervals from physically active population / L. A. S. Nunes [et al.] // *Clin. Chem.* – 2011. – Vol. 57, suppl. 10. – P. A35.
3. Рыбина, И. Л. Биохимические аспекты оценки адаптации организма высококвалифицированных спортсменов циклических видов спорта к напряженным физическим нагрузкам: дис. ... д-ра биол. наук: 14.03.11 / И. Л. Рыбина. – М., 2016. – 285 л.
4. Евгина, С. А. Современные теория и практика референтных интервалов / С. А. Евгина, Л. И. Савельев // *Лаб. служба.* – 2019. – Т. 8, № 2. – С. 36–44.
5. Клинико-лабораторные критерии состояний переутомления и перенапряжения у спортсменов циклических видов спорта: практ. пособие / Н. В. Шераш [и др.]. – Минск: РНПЦ спорта, 2022. – 32 с.
6. Референтные показатели суточной экскреции с мочой оксалатов, мочевой кислоты и ионов Ca, P, Mg, K, Na, Cl / П. Р. Горбачевский [и др.] // *Охрана материнства и детства.* – 2015. – № 2 (26). – С. 36–39.
7. Определение референтных интервалов биохимических показателей крови с учетом вида спорта при выполнении тренировочных нагрузок различной направленности / И. Л. Гилеп [и др.] // *Прикл. спорт. наука.* – 2021. – № 1 (13). – С. 28–37.
8. Indirect methods for reference interval determination – review and recommendations / G. Jones [et al.] // *Clin. Chem. Lab. Med.* – 2018. – Vol. 57, N 1. – P. 20–29. <https://doi.org/10.1515/cclm-2018-0073>
9. Pedlar, C. R. Blood biomarker profiling and monitoring for high performance physiology and nutrition: current perspectives, limitations and recommendations / C. R. Pedlar, J. Newell, N. A. Lewis // *Sports Med.* – 2019. – Vol. 49, suppl. 2. – P. 185–198. <https://doi.org/10.1007/s40279-019-01158-x>

References

1. Nunes L. A. S., Brenzikofer R., Macedo D. V. Reference change values of blood analytes from physically active subjects. *European Journal of Applied Physiology*, 2010, vol. 110, no. 1, pp. 191–198. <https://doi.org/10.1007/s00421-010-1493-8>
2. Nunes L. A. S., Lazarim F. L., Papaléo F., Hohl R., Brenzikofer R., Macedo D. V. Muscle damage and inflammatory biomarkers reference intervals from physically active population. *Clinical Chemistry*, 2011, vol. 57, suppl. 10, p. A35.
3. Rybina I. L. *Biochemical aspects of assessing the adaptation of the organism of highly qualified athletes of cyclic sports to strenuous physical activity*. Ph. D. Thesis. Moscow, 2016. 285 p. (in Russian).
4. Evgina S. A., Savel'ev L. I. Modern theory and practice of reference ranges. *Laboratornaya sluzhba* [Laboratory service], 2019, vol. 8, no. 2, pp. 36–44 (in Russian).
5. Sherash N. V., Gilep I. L., Budko A. N., Shvedova N. V., Gavrilova S. O. *Clinical and laboratory criteria for states of overfatigue and overstrain in athletes of cyclic sports*. Minsk, Republican Scientific and Practical Center for Sports, 2022. 32 p. (in Russian).
6. Gorbachevskii P. R., Yuraga T. M., Gres' N. A., Nitkin D. M., Solovei O. M. Reference ranges of daily urinary excretion of oxalates, uric acid and ions Ca, P, Mg, K, Na, Cl. *Okhrana materinstva i detstva* [Protection of motherhood and childhood], 2015, no. 2 (26), pp. 36–39 (in Russian).
7. Gilep I. L., Budko A. N., Gavrilova S. O., Kocherina N. V., Shvedova N. V. Determination the reference ranges of biochemical blood values for sport-specific training loads of various kinds. *Prikladnaya sportivnaya nauka* [Applied sports science], 2021, no. 1 (13), pp. 28–37 (in Russian).
8. Jones G., Haecckel R., Loh T. P., Sikaris K., Streichert T., Katayev A., Barth J. H., Ozarda Y. Indirect methods for reference interval determination – review and recommendations. *CCLM*, 2018, vol. 57, no. 1, pp. 20–29. <https://doi.org/10.1515/cclm-2018-0073>
9. Pedlar C. R., Newell J., Lewis N. A. Blood biomarker profiling and monitoring for high performance physiology and nutrition: current perspectives, limitations and recommendations. *Sports Medicine*, 2019, vol. 49, suppl. 2, pp. 185–198. <https://doi.org/10.1007/s40279-019-01158-x>

Информация об авторах

Шведова Наталья Викторовна – науч. сотрудник. Республиканский научно-практический центр спорта (ул. Нарочанская, 8, 220062, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: natalie18shv@gmail.com

Гилеп Ирина Леонидовна – канд. хим. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Республиканский научно-практический центр спорта (ул. Нарочанская, 8, 220062, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: irina.gilep@yandex.by

Information about the authors

Nataliya V. Shvedova – Researcher. Republican Scientific and Practical Center for Sports (8, Narochanskaya Str., 220062, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: natalie18shv@gmail.com

Irina L. Gilep – Ph. D. (Chem.), Associate Professor, Leading Researcher. Republican Scientific and Practical Center for Sports (8, Narochanskaya Str., 220062, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: irina.gilep@yandex.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 57.043:58.009+58.085

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-161-168>

Поступила в редакцию 25.10.2023

Received 25.10.2023

Р. К. Спиров

Институт радиобиологии НАН Беларуси, Гомель, Республика Беларусь

ОЦЕНКА ДОЗ ОБЛУЧЕНИЯ ТРАНСУРАНОВЫМИ РАДИОНУКЛИДАМИ РАСТЕНИЙ ФИТОЦЕНОЗОВ ПОЛЕССКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО РАДИАЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Аннотация. Определены дозы облучения ^{238}Pu , $^{239+240}\text{Pu}$, ^{241}Am для растений суходольного луга, березняка разнотравного, сосняка мшистого и черноольшаника крапивного Полесского государственного радиационно-экологического заповедника. Показано, что дозы облучения всего растительного организма, рассчитанные по показателям удельной активности радионуклидов, значительно отличаются в надземных и подземных органах. Наибольшие дозы облучения трансураниевыми элементами приходятся на следующие семейства: для растений суходольного луга – на *Poaceae* и *Fabaceae*, для березняка разнотравного – на *Poaceae*, для сосняка мшистого – на *Betulaceae*, *Ericaceae*, для черноольшаника крапивного – на *Betulaceae*. За год доза облучения ^{238}Pu может достигать 5,17 мГр (*Vicia cracca*), $^{239+240}\text{Pu}$ – 4,05 (*Poa pratensis*), ^{241}Am – 22,34 мГр (*Betula pendula*). Полученные значения поглощенной дозы облучения ^{238}Pu , $^{239+240}\text{Pu}$ и ^{241}Am в отдельности не превышают предложенных Международной комиссией по радиационной защите референтных уровней для объектов биоты.

Ключевые слова: трансураниевые элементы, дозы облучения, биота, плутоний, америций, радионуклиды

Для цитирования: Спиров, Р. К. Оценка доз облучения трансураниевыми радионуклидами растений фитоценозов Полесского государственного радиационно-экологического заповедника / Р. К. Спиров // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 161–168. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-161-168>

Ruslan K. Spirau

Institute of Radiobiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Gomel, Republic of Belarus

ESTIMATION OF IRRADIATION DOSES OF TRANSURANIC RADIONUCLIDES TO PLANTS OF PHYTOCENOSES OF THE POLESIE STATE RADIATION-ECOLOGICAL RESERVE

Abstract. Dose rates of ^{238}Pu and $^{239+240}\text{Pu}$, ^{241}Am were determined for the plants from four phytocenoses of the Polesie State Radiation-Ecological Reserve. A significant difference in the values of the dose rates of the whole plant body is shown when calculating according to the data on the activity of radionuclides in the aboveground organs and underground organs. The highest dose rates with transuranic elements for dry meadow ecosystem plants fall on species of the *Poaceae* and *Fabaceae* families, forb birch forest – *Poaceae*, moss pine forest – *Betulaceae*, *Ericaceae*, black alder nettle forest – *Betulaceae*. For ^{238}Pu , the internal dose per year can reach up to 5.17 mGy (*Vicia cracca*), $^{239+240}\text{Pu}$ – up to 4.05 (*Poa pratensis*), and ^{241}Am – up to 22.34 mGy (*Betula pendula*). The data obtained indicate that the dose rates of ^{238}Pu , $^{239+240}\text{Pu}$, and ^{241}Am separately do not exceed the Derived Consideration Reference Levels proposed by the ICRP for non-human biota.

Keywords: transuranium elements, dose rates, biota, plutonium, americium, radionuclides

For citation: Spirau R. K. Estimation of irradiation doses of transuranic radionuclides to plants of phytocenoses of the Polesie State Radiation-Ecological Reserve. *Vesti Natsyonal'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biyalagichnykh nauk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 161–168 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-161-168>

Введение. Авария на Чернобыльской атомной электростанции стала причиной попадания в естественные биотопы радионуклидов техногенного происхождения [1]. Трансураниевые элементы (ТУЭ), такие как плутоний и америций, в связи с длительными периодами полураспада их изотопов на долгие годы будут определять радиационную обстановку на территории Полесского государственного радиационно-экологического заповедника (ПГРЭЗ). Ранее не входившие в биотический круговорот, эти элементы являются чужеродными для растений и животных естественных биотопов, поэтому изучение их воздействия на биологические объекты является важной задачей для радиационной защиты биоты [2]. Как правило, исследования оценки доз об-

лучения растений и животных ориентированы в основном на расчет доз облучения от γ -излучающих радионуклидов [3, 4], поскольку этот вид излучения, в отличие от α -частиц, имеет высокую проникающую способность. Тем не менее инкорпорированные радионуклиды ^{238}Pu , $^{239+240}\text{Pu}$ и ^{241}Am могут вносить существенный вклад в дозу внутреннего облучения за счет высокой энергии α -частиц, образующихся в результате радиоактивного распада.

Оценка воздействия ионизирующего излучения на объекты биоты в их естественной среде обитания является более сложной задачей, чем оценка его воздействия на организм человека. Международная комиссия по радиационной защите (МКРЗ) для оценки доз облучения объектов биоты предлагает использовать поглощенную дозу облучения, усредненную на весь организм [5], в то время как для оценки влияния ионизирующего излучения на человека используется поглощенная доза облучения, усредненная на орган или ткань. При этом принимается допущение о равномерном распределении радионуклидов в организме изучаемого объекта биоты. Однако ранее проведенные исследования [6, 7] показали, что накопление радионуклидов разными органами растений может отличаться, следовательно, будут отличаться и рассчитанные дозы облучения на весь организм. В предложенной МКРЗ модели расчета дозы облучения организма описываются упрощенные формы, при этом внутренняя организация организма не принимается во внимание, а также не учитываются метаболизм радионуклидов и их биокинетическое поведение [5]. В модели ERICA параметры референтных объектов аналогичны предложенным МКРЗ. Если показатели удельной активности радионуклидов в подземных и надземных отличаются, то результаты расчета дозы облучения всего организма растений только по содержанию радионуклидов в надземных органах могут не отражать реальную дозу облучения. Учитывая, что ТУЭ могут быть распределены в организме растения неравномерно, в данной работе предлагается сравнить мощность поглощенной дозы облучения всего организма растений исходя из удельной активности ТУЭ как в надземных, так и в подземных органах.

Цель исследования – определить и сравнить значения поглощенных доз облучения, рассчитанных по удельной активности трансурановых элементов, в надземных и подземных органах растений, произрастающих на территории Полесского государственного радиационно-экологического заповедника.

Материалы и методы исследования. Отбор проб почвы и растений проводили на четырех пробных площадках ППРЭЗ, при выборе которых руководствовались такими критериями, как уровень загрязнения радионуклидами и тип фитоценоза. Для определения уровня радиоактивного загрязнения проводили измерение мощности дозы γ -излучения дозиметром-радиометром МКС-АТ1125А согласно методике выполнения измерений мощности эквивалентной дозы γ -излучения дозиметрами и дозиметрами-радиометрами МВИ.МН 2513-2006. Видовой состав произрастающей растительности описывали при помощи определителя высших растений [8]. Пробные площадки соответствовали следующим типам фитоценозов: площадка I – суходольных лугов, площадка II – березняк разнотравный, площадка III – сосняк мшистый, площадка IV – черноольшаник крапивный. Пробные площадки расположены в окрестностях бывшего населенного пункта Масаны (площадки I–III) и урочища Майдан (площадка IV). Удельная активность ТУЭ в почве пробных площадок представлена в табл. 1.

Т а б л и ц а 1. Удельная активность ТУЭ ($\text{Бк}\cdot\text{кг}^{-1}$) в почве пробных площадок
T a b l e 1. Activity concentration of TUE ($\text{Bq}\cdot\text{kg}^{-1}$) in the soil of sample sites

Пробная площадка	^{238}Pu	$^{239+240}\text{Pu}$	^{241}Am
I	$87,30 \pm 13,10$	$210,24 \pm 31,54$	$535,25 \pm 80,29$
II	$71,87 \pm 10,78$	$143,49 \pm 21,52$	$501,72 \pm 75,26$
III	$38,55 \pm 3,44$	$85,63 \pm 7,48$	$259,42 \pm 54,14$
IV	$9,60 \pm 1,26$	$16,09 \pm 1,93$	$56,22 \pm 14,65$

Наибольшее значение удельной активности ТУЭ в почве приходилось на растения пробной площадки I, наименьшее – на растения площадки IV.

Отбор почвенных и растительных образцов проводили в 2015 г. по общепринятой методике (ГОСТ 17.4.3.01-83). Для определения удельной активности ТУЭ в растительных образцах отбирали надземные и подземные органы растений. Смешанную пробу, состоящую из трех индивидуальных, брали в необходимом для радиохимического анализа количестве, учитывая тот факт, что растительные образцы будут подвергнуты сушке. Надземные части травянистых и кустарничковых растений отделяли секатором. У древесных растений отбирали пробы коры и камбия, листьев (хвои), крупные одревесневшие и мелкие недревесневшие корни. Корни отмывали от почвы под проточной водой. Растительные образцы измельчали и взвешивали на месте на переносных весах, фасовали в полиэтиленовые пакеты и маркировали. Высушенные до постоянной сухой массы при 80 °С пробы измельчали на мельнице для последующего определения ТУЭ. Выделение ТУЭ проводили согласно методике определения активности стронция-90 и ТЭУ в биологических объектах (МВИ.МН 1892-2003).

Для измерения удельной активности ТУЭ использовали α -спектрометрическую систему Alpha Analyst от CANBERRA, для математической обработки спектров – программное обеспечение Apex Alpha. Показатель неопределенности измерения рассчитывали согласно методике [9], учитывая погрешность измерений при коэффициенте охвата, равном 2.

Дозы облучения оценивали методом дозовых коэффициентов согласно рекомендациям, приведенным в Публикации № 136 МКРЗ [5].

Мощность поглощенной дозы внутреннего облучения рассчитывали по формуле

$$P_{int}(N) = A_{bio\ sample}(N)C_dDC_{int}$$

где $P_{int}(N)$ – мощность поглощенной дозы внутреннего облучения радионуклидом N , мкГр·ч⁻¹; $A_{bio\ sample}(N)$ – удельная активность радионуклида N в биологической пробе, Бк/кг; C_d – коэффициент усушки для расчета удельной активности на сырую массу; DC_{int} – дозовый коэффициент для расчета внутреннего облучения согласно [5], мкГр·ч⁻¹/Бк·кг⁻¹.

Для определения статистической значимости различий между дозами облучения, рассчитанными по удельной активности каждого радионуклида в надземных и подземных органах растений, использовали U -критерий Манна–Уитни. Выбор непараметрического критерия для анализа данных обусловлен выборками малого объема (от 5 до 19), следовательно, установить нормальность распределения не представлялось возможным.

Результаты и их обсуждение. Для пробной площадки I рассчитаны дозы облучения на весь организм у 5 видов травянистых растений 4 семейств: полыни горькой (*Artemisia absinthium*) семейства Астровые (*Asteraceae*), горошка мышиного (*Vicia cracca*) семейства Бобовые (*Fabaceae*), желтушника серого (*Erysimum diffusum*) семейства Капустные (*Brassicaceae*), булавоносца седого (*Corynephorus canescens*) и мятлика лугового (*Poa pratensis*) семейства Мятликовые (*Poaceae*). В табл. 2 приведены максимальные и минимальные дозы облучения в надземных и подземных органах растений суходольного луга.

Таблица 2. Максимальные и минимальные поглощенные дозы облучения в надземных и подземных органах растений суходольного луга (площадка I), мкГр·ч⁻¹

Table 2. Maximum and minimum values of a radiation dose in aboveground and underground plant organs of dry meadow plants (site I), $\mu\text{Gy}\cdot\text{h}^{-1}$

Изотоп	n	Медиана	Минимальное значение	Максимальное значение	Q_1	Q_3
²³⁸ Pu	$\underline{5}$	$1,68\cdot 10^{-3}$	$1,30\cdot 10^{-3}$	$9,14\cdot 10^{-3}$	$1,31\cdot 10^{-3}$	$4,49\cdot 10^{-3}$
	5	$2,13\cdot 10^{-1}$	$4,43\cdot 10^{-2}$	$5,90\cdot 10^{-1}$	$5,41\cdot 10^{-2}$	$2,49\cdot 10^{-1}$
²³⁹⁺²⁴⁰ Pu	$\underline{5}$	$2,74\cdot 10^{-3}$	$9,61\cdot 10^{-4}$	$7,46\cdot 10^{-3}$	$2,15\cdot 10^{-3}$	$3,13\cdot 10^{-3}$
	5	$2,38\cdot 10^{-1}$	$9,20\cdot 10^{-2}$	$4,62\cdot 10^{-1}$	$1,21\cdot 10^{-1}$	$4,60\cdot 10^{-1}$
²⁴¹ Am	$\underline{5}$	$8,84\cdot 10^{-3}$	$5,59\cdot 10^{-3}$	$2,34\cdot 10^{-2}$	$5,92\cdot 10^{-3}$	$9,24\cdot 10^{-3}$
	5	$9,04\cdot 10^{-1}$	$2,55\cdot 10^{-1}$	1,52	$3,76\cdot 10^{-1}$	1,46

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, 8 над чертой указана мощность поглощенной дозы облучения, рассчитанная по удельной активности радионуклидов, в надземных органах, под чертой – в подземных; Q_1 и Q_3 – нижний и верхний квартили соответственно.

Анализ различий между дозами облучения, рассчитанными с помощью U -критерия Манна–Уитни по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах растений суходольного луга, показал, что для всех радионуклидов различие значимо на уровне $p = 0,012$, что меньше $0,05$. Следовательно, нулевая гипотеза о статистической однородности доз облучения, рассчитанных по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах, опровергается и принимается альтернативная гипотеза о наличии различий. Таким образом, дозы облучения ТУЭ всего организма растений, рассчитанные по удельной активности радионуклидов в наземных органах, значимо отличаются от доз облучения ТУЭ, рассчитанных по удельной активности радионуклидов в подземных органах растений. Медианные значения доз облучения могут различаться почти на два порядка, из чего следует, что при оценке радиационных рисков для растений следует учитывать накопление ТУЭ не только надземными органами, но и подземными. Расчет мощности поглощенной дозы по модели ERICA (с учетом удельной активности радионуклидов в почве пробной площадки I) показал, что для травянистых растений мощность поглощенной дозы облучения ^{238}Pu равна $3,35 \cdot 10^{-3}$ мкГр·ч $^{-1}$, $^{239+240}\text{Pu}$ – $7,57 \cdot 10^{-3}$, ^{241}Am – $1,56 \cdot 10^{-1}$ мкГр·ч $^{-1}$, что меньше, чем медианное значение дозы облучения, рассчитанной нами по удельной активности радионуклидов в подземных органах.

В табл. 3 приведены виды растений суходольного луга с наибольшими поглощенными дозами облучения в надземных и подземных органах.

Т а б л и ц а 3. Виды растений на пробной площадке I с наибольшими поглощенными дозами облучения (мкГр·ч $^{-1}$) в надземных и подземных органах

Table 3. Plant species at sample site I with the highest values of an absorbed radiation dose ($\mu\text{Gy}\cdot\text{h}^{-1}$) in aboveground and underground organs

Вид	$P_{int} (^{238}\text{Pu}, ^{239+240}\text{Pu}, ^{241}\text{Am})$	$P_{int} (^{238}\text{Pu})$	$P_{int} (^{239+240}\text{Pu})$	$P_{int} (^{241}\text{Am})$
<i>V. cracca</i> (надземные органы)	$3,54 \cdot 10^{-2}$	$4,49 \cdot 10^{-3}$	$7,46 \cdot 10^{-3}$	$2,34 \cdot 10^{-2}$
<i>P. pratensis</i> (подземные органы)	2,19	$2,13 \cdot 10^{-1}$	$4,62 \cdot 10^{-1}$	1,52

Согласно полученным результатам, для растений суходольного луга наибольшая мощность поглощенной дозы внутреннего облучения ТУЭ отмечалась у мятлика лугового (семейство Мятликовые) и горошка мышиного (семейство Бобовые).

На пробной площадке II были отобраны надземные и подземные органы 4 видов высших растений из 4 семейств: березы повислой (*Betula pendula*) семейства Березовые (*Betulaceae*), черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*) семейства Вересковые (*Ericaceae*), крушины ломкой (*Frangula alnus*) семейства Крушиновые (*Rhamnaceae*) и овсяницы овечьей (*Festuca ovina*) семейства Мятликовые (*Poaceae*). Распределение максимальных и минимальных доз облучения в надземных и подземных органах растений березняка разнотравного представлено в табл. 4.

Т а б л и ц а 4. Максимальные и минимальные поглощенные дозы облучения в надземных и подземных органах растений березняка разнотравного (площадка II), мкГр·ч $^{-1}$

Table 4. Maximum and minimum values of irradiation doses in aboveground and underground organs of forb birch plants (site II), $\mu\text{Gy}\cdot\text{h}^{-1}$

Изотоп	n	Медиана	Минимальное значение	Максимальное значение	Q_1	Q_3
^{238}Pu	8	$2,16 \cdot 10^{-3}$	$7,54 \cdot 10^{-4}$	$3,66 \cdot 10^{-3}$	$1,27 \cdot 10^{-3}$	$2,76 \cdot 10^{-3}$
	5	$1,66 \cdot 10^{-2}$	$7,28 \cdot 10^{-3}$	$1,36 \cdot 10^{-1}$	$1,51 \cdot 10^{-2}$	$7,85 \cdot 10^{-2}$
$^{239+240}\text{Pu}$	8	$9,12 \cdot 10^{-4}$	$4,22 \cdot 10^{-4}$	$6,15 \cdot 10^{-3}$	$5,22 \cdot 10^{-4}$	$1,20 \cdot 10^{-3}$
	5	$2,86 \cdot 10^{-2}$	$1,73 \cdot 10^{-2}$	$2,92 \cdot 10^{-1}$	$2,72 \cdot 10^{-2}$	$1,52 \cdot 10^{-1}$
^{241}Am	8	$4,53 \cdot 10^{-3}$	$1,31 \cdot 10^{-3}$	$1,77 \cdot 10^{-1}$	$2,09 \cdot 10^{-3}$	$1,05 \cdot 10^{-2}$
	5	$1,20 \cdot 10^{-1}$	$4,02 \cdot 10^{-2}$	1,03	$6,97 \cdot 10^{-2}$	$5,61 \cdot 10^{-1}$

Анализ значимости различий между дозами облучения, рассчитанными по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах растений березняка разнотравного, показал, что для ^{241}Am различие значимо на уровне $p = 0,016$, для изотопов плутония – $p = 0,004$,

что меньше 0,05. Следовательно, нулевая гипотеза о статистической однородности доз облучения, рассчитанных по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах, опровергается и принимается альтернативная гипотеза о наличии различий. Медианные значения доз облучения надземных и подземных органов, как и для растений суходольного луга, могут различаться почти на два порядка. Мощность поглощенной дозы облучения по модели ERICA для травянистых растений составила: $^{238}\text{Pu} - 2,75 \cdot 10^{-3} \text{ мкГр} \cdot \text{ч}^{-1}$, $^{239+240}\text{Pu} - 5,17 \cdot 10^{-3}$, $^{241}\text{Am} - 1,46 \cdot 10^{-1} \text{ мкГр} \cdot \text{ч}^{-1}$, что для изотопов плутония меньше, чем медианное значение дозы облучения, рассчитанной по удельной активности ТУЭ в подземных органах.

В табл. 5 приведены наибольшие поглощенные дозы облучения у вида *F. ovina* в березняке разнотравном.

Т а б л и ц а 5. Наибольшие поглощенные дозы облучения (мкГр·ч⁻¹) у вида *F. ovina* (площадка II)

Table 5. Highest dose rates in the species *F. ovina* (site II)

Органы	$P_{int}(^{238}\text{Pu}, ^{239+240}\text{Pu}, ^{241}\text{Am})$	$P_{int}(^{238}\text{Pu})$	$P_{int}(^{239+240}\text{Pu})$	$P_{int}(^{241}\text{Am})$
Надземные	$1,79 \cdot 10^{-1}$	$1,12 \cdot 10^{-3}$	$9,24 \cdot 10^{-4}$	$1,77 \cdot 10^{-1}$
Подземные	1,45	$1,36 \cdot 10^{-1}$	$2,92 \cdot 10^{-1}$	1,03

Среди растений березняка разнотравного наибольшая доза облучения ТУЭ приходилась на овсяницу овечью (семейство Мятликовые).

На пробной площадке III было отобрано 5 видов растений из 4 семейств: береза повислая (*Betula pendula*) семейства Березовые (*Betulaceae*), дуб черешчатый (*Quercus robur*) семейства Буковые (*Fagaceae*), брусника (*Vaccinium vitis-idaea*) и черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus*) семейства Вересковые (*Ericaceae*), сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris*) семейства Сосновые (*Pinaceae*). Распределение максимальных и минимальных доз облучения в надземных и подземных органах растений сосняка мшистого представлено в табл. 6.

Т а б л и ц а 6. Максимальные и минимальные поглощенные дозы облучения в надземных и подземных органах растений сосняка мшистого (площадка III), мкГр·ч⁻¹

Table 6. Maximum and minimum values of a radiation dose in aboveground and underground organs of moss pine plants (site III), $\mu\text{Gy} \cdot \text{h}^{-1}$

Изотоп	<i>n</i>	Медиана	Минимальное значение	Максимальное значение	Q_1	Q_3
^{238}Pu	19	$3,63 \cdot 10^{-3}$	$1,28 \cdot 10^{-3}$	$1,34 \cdot 10^{-2}$	$2,70 \cdot 10^{-3}$	$5,16 \cdot 10^{-3}$
	8	$3,40 \cdot 10^{-2}$	$1,14 \cdot 10^{-2}$	$1,11 \cdot 10^{-1}$	$2,00 \cdot 10^{-2}$	$7,67 \cdot 10^{-2}$
$^{239+240}\text{Pu}$	19	$1,92 \cdot 10^{-3}$	0,00	$1,38 \cdot 10^{-2}$	$1,16 \cdot 10^{-3}$	$2,78 \cdot 10^{-3}$
	8	$7,58 \cdot 10^{-2}$	$2,16 \cdot 10^{-2}$	$2,19 \cdot 10^{-1}$	$4,15 \cdot 10^{-2}$	$1,50 \cdot 10^{-1}$
^{241}Am	19	$5,45 \cdot 10^{-3}$	$2,11 \cdot 10^{-3}$	$2,48 \cdot 10^{-2}$	$3,95 \cdot 10^{-3}$	$9,88 \cdot 10^{-3}$
	8	$5,62 \cdot 10^{-1}$	$1,63 \cdot 10^{-1}$	2,55	$2,17 \cdot 10^{-1}$	$9,99 \cdot 10^{-1}$

Анализ значимости различий между дозами облучения, рассчитанными по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах растений сосняка мшистого, показал, что для ТУЭ различие значимо на уровне $p < 0,05$. Следовательно, нулевая гипотеза о статистической однородности доз облучения, рассчитанных по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах, при облучении ТУЭ опровергается и принимается альтернативная гипотеза о наличии различий. Мощность поглощенной дозы облучения по модели ERICA для кустарничков составила: $^{238}\text{Pu} - 2,96 \cdot 10^{-3} \text{ мкГр} \cdot \text{ч}^{-1}$, $^{239+240}\text{Pu} - 6,18 \cdot 10^{-3}$, $^{241}\text{Am} - 1,99 \cdot 10^{-2} \text{ мкГр} \cdot \text{ч}^{-1}$; для древесных растений: $1,23 \cdot 10^{-4}$; $2,57 \cdot 10^{-4}$ и $3,10 \cdot 10^{-4} \text{ мкГр} \cdot \text{ч}^{-1}$ соответственно.

В табл. 7 приведены виды растений сосняка мшистого с наибольшими поглощенными дозами облучения в надземных и подземных органах.

Для растений сосняка мшистого наибольшие дозы облучения ТУЭ приходились на березу повислую (семейство Березовые) и бруснику (семейство Вересковые).

На пробной площадке IV было отобрано 8 видов растений из 7 семейств: лещина обыкновенная (*Corylus avellana*) и ольха черная (*Alnus glutinosa*) семейства Березовые (*Betulaceae*), орляк обыкновенный (*Pteridium aquilinum*) семейства Деннштедтиевые (*Dennstaedtiaceae*), ирис ложно-

Т а б л и ц а 7. Виды растений площадки III с наибольшими поглощенными дозами облучения (мкГр·ч⁻¹) в надземных и подземных органахT a b l e 7. Plant species of site III with the highest value of an absorbed radiation dose (μGy·h⁻¹) in aboveground and underground organs

Вид	$P_{int}({}^{238}\text{Pu}, {}^{239+240}\text{Pu}, {}^{241}\text{Am})$	$P_{int}({}^{238}\text{Pu})$	$P_{int}({}^{239+240}\text{Pu})$	$P_{int}({}^{241}\text{Am})$
<i>V. vitis-idaea</i> (надземные органы)	$4,09 \cdot 10^{-2}$	$1,10 \cdot 10^{-2}$	$5,04 \cdot 10^{-3}$	$2,48 \cdot 10^{-2}$
<i>B. pendula</i> (подземные органы)	2,88	$1,11 \cdot 10^{-1}$	$2,19 \cdot 10^{-1}$	2,55

айровый (*Iris pseudacorus*) семейства Ирисовые (*Iridaceae*), крапива двудомная (*Urtica dioica*) семейства Крапивные (*Urticaceae*), тростник обыкновенный (*Phragmites australis*) семейства Мятликовые (*Poaceae*), осока пузырчатая (*Carex vesicaria*) семейства Осоковые (*Cyperaceae*), ландыш майский (*Convallaria majalis*) семейства Спаржевые (*Asparagaceae*). Распределение максимальных и минимальных доз облучения в надземных и подземных органах растений черноольшаника крапивного представлено в табл. 8.

Т а б л и ц а 8. Максимальные и минимальные поглощенные дозы облучения в надземных и подземных органах растений черноольшаника крапивного (площадка IV), мкГр·ч⁻¹T a b l e 8. Maximum and minimum values of a radiation dose in aboveground and underground organs of black alder nettle plants (site IV), μGy·h⁻¹

Изотоп	<i>n</i>	Медиана	Минимальное значение	Максимальное значение	Q_1	Q_3
²³⁸ Pu	16	$1,01 \cdot 10^{-3}$	$1,57 \cdot 10^{-4}$	$8,41 \cdot 10^{-3}$	$3,52 \cdot 10^{-4}$	$1,68 \cdot 10^{-3}$
	10	$6,76 \cdot 10^{-3}$	$1,97 \cdot 10^{-4}$	$1,54 \cdot 10^{-2}$	$3,77 \cdot 10^{-3}$	$8,01 \cdot 10^{-3}$
²³⁹⁺²⁴⁰ Pu	16	$3,21 \cdot 10^{-4}$	0,00	$1,52 \cdot 10^{-2}$	$2,08 \cdot 10^{-4}$	$8,37 \cdot 10^{-4}$
	10	$1,11 \cdot 10^{-2}$	$5,99 \cdot 10^{-4}$	$3,03 \cdot 10^{-2}$	$6,30 \cdot 10^{-3}$	$1,63 \cdot 10^{-2}$
²⁴¹ Am	16	$2,26 \cdot 10^{-3}$	0,00	$8,00 \cdot 10^{-2}$	$9,23 \cdot 10^{-4}$	$4,35 \cdot 10^{-3}$
	10	$3,98 \cdot 10^{-2}$	$2,39 \cdot 10^{-3}$	$2,70 \cdot 10^{-1}$	$2,15 \cdot 10^{-2}$	$6,66 \cdot 10^{-2}$

Анализ значимости различий между дозами облучения, рассчитанными по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах растений черноольшаника крапивного, показал, что для ТУЭ различие значимо на уровне $p < 0,004$, что меньше 0,05. Таким образом, нулевая гипотеза о статистической однородности доз облучения, рассчитанных по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах, опровергается и принимается альтернативная гипотеза о наличии различий. Мощность поглощенной дозы облучения по модели ERICA для кустарников составила: ²³⁸Pu – $7,37 \cdot 10^{-4}$ мкГр·ч⁻¹, ²³⁹⁺²⁴⁰Pu – $1,16 \cdot 10^{-3}$, ²⁴¹Am – $4,31 \cdot 10^{-3}$ мкГр·ч⁻¹, что меньше, чем медианное значение дозы облучения, рассчитанной по удельной активности радионуклидов в подземных органах. В табл. 9 приведены наибольшие поглощенные дозы облучения у одного из видов растений черноольшаника крапивного – *C. avellana*.

Т а б л и ц а 9. Наибольшие поглощенные дозы облучения (мкГр·ч⁻¹) в надземных и подземных органах *C. avellana* (площадка IV)T a b l e 9. Highest values of an absorbed radiation dose (μGy·h⁻¹) in the aboveground and underground organs of *C. avellana* (site IV)

Органы	$P_{int}({}^{238}\text{Pu}, {}^{239+240}\text{Pu}, {}^{241}\text{Am})$	$P_{int}({}^{238}\text{Pu})$	$P_{int}({}^{239+240}\text{Pu})$	$P_{int}({}^{241}\text{Am})$
Надземные	$1,04 \cdot 10^{-1}$	$8,41 \cdot 10^{-3}$	$1,52 \cdot 10^{-2}$	$8,00 \cdot 10^{-2}$
Подземные	$2,95 \cdot 10^{-1}$	$9,23 \cdot 10^{-3}$	$1,63 \cdot 10^{-2}$	$2,70 \cdot 10^{-1}$

Для растений черноольшаника крапивного наибольшая доза облучения ТУЭ приходилась на лещину обыкновенную (семейство Березовые).

Дозы облучения, полученные при расчете по удельной активности ТУЭ в надземных и подземных органах, значимо отличаются. При этом их значения могут различаться почти на два порядка, так как накопление ТУЭ подземными органами растений выше, чем надземными. Расчет поглощенной дозы облучения всего организма только по удельной активности ТУЭ в надземных органах, без учета содержания радионуклидов в корнях, может в итоге занижать реальную дозу

облучения. Расчет дозы облучения по модели ERICA также показывает меньшие значения по сравнению с дозами, рассчитанными на основе данных об удельной активности радионуклидов в подземных органах. На проблемы расчета поглощенной дозы методом дозовых коэффициентов указывают и другие авторы, предлагая свои дозиметрические модели [10]. Например, отмечается, что дозовые коэффициенты не учитывают динамику изменения биометрических характеристик растений в течение вегетационного периода [11].

Предложенные МКРЗ референтные значения доз облучения, при которых существует вероятность вредного воздействия на представителя вида и возможны негативные последствия для популяции, для древесных растений составляют от $41,67 \text{ мкГр}\cdot\text{ч}^{-1}$, для травянистых растений – от $416,67 \text{ мкГр}\cdot\text{ч}^{-1}$ [5]. Полученные данные свидетельствуют о том, что дозы облучения ^{238}Pu , $^{239+240}\text{Pu}$ и ^{241}Am не превышают предложенных МКРЗ референтных уровней, даже если рассматривать максимальные значения доз облучения, рассчитанные по удельной активности радионуклидов в подземных органах.

Из-за больших периодов полураспада изотопы ^{238}Pu (87,85 года), ^{239}Pu ($2,41\cdot 10^4$ лет), ^{240}Pu ($6,54\cdot 10^3$ лет) и ^{241}Am (452 года) в дальнейшем будут вносить существенный вклад в дозу облучения объектов биоты ПГРЭЗ. При этом удельная активность ^{241}Am в почве со временем будет возрастать за счет распада ^{241}Pu и к 2060 г. превысит удельную активность $^{239+240}\text{Pu}$ в 2,5 раза [1]. Несмотря на то что после аварии на Чернобыльской АЭС прошло более 35 лет, вопрос о влиянии ТУЭ на фитоценозы ПГРЭЗ изучен недостаточно. Представленные в литературе результаты исследований других авторов [11] показывают, что основной вклад в дозу облучения растений ПГРЭЗ вносят ^{137}Cs и ^{90}Sr . Согласно данным С. А. Гераськина и др. [12], хроническое облучение популяций древесных растений является причиной формирования семенного потомства с высоким уровнем мутационной изменчивости, а следовательно, и генетической дифференциации популяций.

Наибольшая поглощенная доза облучения ТУЭ среди растений изученных фитоценозов характерна как для представителей травянистых растений, кустарничков, древовидных кустарничков, так и для деревьев. К ним относятся растения из семейств Бобовые, Мятликовые, Вересковые, Березовые. В системе радиационной защиты МКРЗ одним из референтных объектов определен объект «травянистое растение». Широкая распространенность мятлика лугового и горошка мышиного на территории ПГРЭЗ позволяет использовать их в качестве референтных видов, которые могут служить объектами долговременного наблюдения с целью изучения динамики доз облучения, а также изменения луговых фитоценозов под влиянием хронического облучения.

Заключение. Из-за больших периодов полураспада изотопов плутония и америция растительные объекты Полесского государственного радиационно-экологического заповедника долгие годы будут находиться под влиянием хронического облучения. Существующие подходы к расчету доз облучения не всегда отражают реальные дозовые нагрузки. Рассчитанные методом дозовых коэффициентов дозы облучения всего растительного организма показывают, что результаты расчета по удельной активности радионуклидов в надземных и подземных органах значительно отличаются, поэтому при определении дозы облучения всего организма растений следует учитывать накопление ТУЭ не только надземными органами, но и подземными. При этом по ^{238}Pu поглощенная доза за год может составлять до 5,17 мГр (горошек мышиный), по $^{239+240}\text{Pu}$ – до 4,05 (мятлик луговой), по ^{241}Am – до 22,34 мГр (береза повислая). Такие виды, как мятлик луговой и горошек мышиный, могут быть использованы в качестве референтных для изучения влияния хронического облучения ТУЭ на луговые фитоценозы.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке грантов на выполнение научно-исследовательских работ докторантами, аспирантами и соискателями НАН Беларуси № 2016-29-140 на 2016 г. и № 2017-29-043 на 2017 г.

Acknowledgements. This work was supported by grants to perform research work by doctoral students, graduate students, and applicants of the National Academy of Sciences of Belarus No. 2016-29-140 for 2016 and No. 2017-29-043 for 2017.

Список использованных источников

1. Конопля, Е. Ф. Радиация и Чернобыль: Трансурановые элементы на территории Беларуси / Е. Ф. Конопля, В. П. Кудряшов, В. П. Миронов. – Минск: Белорус. наука, 2006. – 190 с.
2. Transfer of transuranium elements along the food chain lichen-reindeer-man – A review of investigations in Finnish Lapland / J. Paatero [et al.] // J. Environ. Radioact. – 2020. – Vol. 212. – Art. 106126. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106126>

3. Переволоцкий, А. Н. Оценка воздействия радиоактивных выбросов на биоту / А. Н. Переволоцкий, Т. В. Переволоцкая // Вестн. Рос. акад. наук. – 2022. – Т. 90, № 6. – С. 575–582.
4. Pre-assessment of dose rates of ^{134}Cs , ^{137}Cs , and ^{60}Co for marine biota from discharge of Haiyang Nuclear Power Plant, China / J. Li [et al.] // J. Environ. Radioact. – 2015. – Vol. 147. – P. 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2015.05.001>
5. Ulanovsky, A. ICRP Publication 136. Dose coefficients for non-human biota environmentally exposed to radiation / A. Ulanovsky, D. Copplestone, J. Vives i Batlle // Ann. ICRP. – 2017. – Vol. 46, N 2. – 136 p.
6. Аккумуляция трансурановых элементов надземными и подземными органами сосудистых растений / Р. К. Спилов [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2017. – Т. 61, № 2. – С. 51–57.
7. Velasco, H. A review of ^{137}Cs and ^{40}K soil-to-plant transfer factors in tropical plants / H. Velasco, R. M. Anjos // J. Environ. Radioact. – 2021. – Vol. 235–236. – Art. 106650. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2021.106650>
8. Парфенов, В. И. Определитель высших растений Беларуси / В. И. Парфенов. – Минск: Дизайн-Про, 1999. – 472 с.
9. Ефремова, Н. Ю. Оценка неопределенности в измерениях: практ. пособие / Н. Ю. Ефремова. – Минск: БелГИМ, 2003. – 50 с.
10. Переволоцкая, Т. В. Дозы облучения сосновых насаждений в белорусском секторе 30-километровой зоны вокруг Чернобыльской АЭС на современном этапе / Т. В. Переволоцкая, А. Н. Переволоцкий, С. А. Гераськин // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2023. – Т. 63, № 3. – С. 300–310.
11. Переволоцкая, Т. В. Основные подходы к оценке доз облучения травянистых растений / Т. В. Переволоцкая, А. Н. Переволоцкий // Радиационная биология. Радиоэкология. Последствия радиационных аварий: к 35-й годовщине аварии на ЧАЭС: сб. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Обнинск, 22–23 апр. 2021 г.) / редкол.: О. А. Шубина (отв. ред.) [и др.]; Всерос. науч.-исслед. ин-т радиологии и агроэкологии. – Обнинск, 2021. – С. 287–289.
12. Последствия хронического облучения сосны обыкновенной в отдаленный период после аварии на Чернобыльской АЭС / С. А. Гераськин [и др.] // Экология. – 2016. – № 1. – С. 30–43.

References

1. Konoplya E. F., Kudryashov V. P., Mironov V. P. *Radiation and Chernobyl: Transuranium elements on the territory of Belarus*. Minsk, Belorusskaya nauka Publ., 2006. 190 p. (in Russian).
2. Paatero J., Salminen-Paatero S. Transfer of transuranium elements along the food chain lichen-reindeer-man – A review of investigations in Finnish Lapland. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2020, vol. 212, art. 106126. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106126>
3. Perevolotskii A. N., Perevolotskaya T. V. Assessment of the impact of radioactive emissions on biota. *Herald of the Russian Academy of Sciences*, 2020, vol. 90, no. 3, pp. 357–363. <https://doi.org/10.1134/S1019331620030132>
4. Li J., Zhang Y., Chen L., Yan Y., Cheng W., Lou H., Zhang Y. Pre-assessment of dose rates of ^{134}Cs , ^{137}Cs , and ^{60}Co for marine biota from discharge of Haiyang Nuclear Power Plant. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2015, vol. 147, pp. 8–13. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2015.05.001>
5. Ulanovsky A., Copplestone D., Vives i Batlle J. ICRP Publication 136. Dose coefficients for non-human biota environmentally exposed to radiation. *Annals of the ICRP*, 2017, vol. 46, no. 2. 136 p.
6. Spirov R. K., Nikitin A. N., Cheshik I. A., Korol' R. A. Accumulation transuranium elements of root system tracheophytes. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2017, vol. 61, no. 2, pp. 51–57 (in Russian).
7. Velasco H., Anjos R. M. A review of ^{137}Cs and ^{40}K soil-to-plant transfer factors in tropical plants. *Journal of Environmental Radioactivity*, 2021, vol. 235–236, art. 106650. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2021.106650>
8. Parfenov V. I. *Determinant of Embryophyta of Belarus*. Minsk, Disain-Pro Publ., 1999. 472 p. (in Russian).
9. Efremova N. Yu. *Estimation of uncertainty in measurements: a practical guide*. Minsk, Belarusian State Institute of Metrology, 2003. 50 p. (in Russian).
10. Perevolotskaya T. V., Perevolotskii A. N., Geras'kin S. A. Radiation doses of pine stands in the Belarusian sector of the 30-kilometer zone around the Chernobyl Nuclear Power Plant at the present stage. *Radiatsionnaya biologiya. Radioekologiya* [Radiation Biology. Radioecology], 2023, vol. 63, no. 3, pp. 300–310 (in Russian).
11. Perevolotskaya T. V., Perevolotskii A. N. Main approaches to assessment of radiation doses of herbaceous plants. *Radioekologicheskie posledstviya radiatsionnykh avarii: k 35-i godovshchine avarii na ChAES: sbornik dokladov mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Obninsk, 22–23 aprelya 2021 goda)* [Radioecological consequences of radiation accidents: on the 35th anniversary of the Chernobyl accident: collection of reports of the international scientific and practical conference (Obninsk, April 22–23, 2021)]. Obninsk, 2021, pp. 287–289 (in Russian).
12. Geras'kin S. A., Dikareva N. S., Oudalova A. A., Vasil'ev D. V., Volkova P. Y. The consequences of chronic radiation exposure of scots pine in the remote period after the chernobyl accident. *Russian Journal of Ecology*, 2016, vol. 47, no. 1, pp. 26–38. <https://doi.org/10.1134/S1067413616010057>

Информация об авторе

Спилов Руслан Ковсарович – науч. сотрудник. Институт радиобиологии НАН Беларуси (ул. Федюнинского, 4, 246007, г. Гомель, Республика Беларусь). E-mail: ruslan.spirov@yandex.ru

Information about the author

Ruslan K. Spirau – Researcher. Institute of Radiobiology of the National Academy of Sciences of Belarus (4, Fedyunin'skiy Str., 246007, Gomel, Republic of Belarus). E-mail: ruslan.spirov@yandex.ru

ISSN 1029-8940 (Print)
 ISSN 2524-230X (Online)
 УДК 595.79(476)
<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-169-176>

Поступила в редакцию 14.11.2022
 Received 14.11.2022

Д. О. Коротева

Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

ПОГОДИЧНАЯ ДИНАМИКА ЭНТОМОКОМПЛЕКСОВ ЖАЛОНОСНЫХ ПЕРЕПОНЧАТОКРЫЛЫХ (HYMENOPTERA: ACULEATA) – КОНСОРТОВ ИНВАЗИВНЫХ ЗОЛОТАРНИКОВ (*SOLIDAGO*) В УСЛОВИЯХ г. МИНСКА

Аннотация. В черте г. Минска на 9 участках местопроизрастания инвазивных золотарников (*Solidago*) в 2018–2021 гг. выявлено 93 вида перепончатокрылых насекомых, принадлежащих к 11 семействам и 3 надсемействам. Наиболее обильно в исследованном энтомокомплексе представлены семейства Apidae, Halictidae (Apoidea: Apiformes) и Crabronidae (Apoidea: Spheciformes). В изученных местопроизрастаниях были выделены 1 доминантный вид (*Apis mellifera*), 2 многочисленных (*Bombus terrestris*, *Philanthus triangulum*) и 6 обычных (*Bombus ruderarius*, *Bombus terrestris*, *Philanthus triangulum*, *Polistes dominula*, *Cerceris arenaria*, *Cerceris rybyensis*) видов. Погодичную динамику комплексов посетителей золотарников оценивали по собранному в одной и той же точке на протяжении 4 лет материалу, используя коэффициенты сходства Жаккара и Серенсена. По результатам исследования прослеживается формирование кластера, где имеет место сходство сообществ посетителей золотарников в данном местопроизрастании в 2018 и 2019 гг. ($K_J = 0,368$; $K_S = 0,538$), а также кластера, объединяющего сообщества посетителей соцветий золотарников в 2020 и 2021 гг. ($K_J = 0,333$; $K_S = 0,5$). Значения информационных индексов биоразнообразия для всех выборок достаточно высоки: отмечается тенденция к повышению уровня разнообразия от года к году.

Ключевые слова: антофильные насекомые, биологические инвазии, Apoidea, Vespoidea, Беларусь

Для цитирования: Коротева, Д. О. Погодичная динамика энтомокомплексов жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata) – консортов инвазивных золотарников (*Solidago*) в условиях г. Минска / Д. О. Коротева // Вест. Нац. акад. наук Беларусі. Сер. біял. навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 169–176. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-169-176>

Daria O. Koroteeva

Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

ANNUAL DYNAMICS OF ENTOMOCOMPLEXES OF STINGING HYMENOPTERA (HYMENOPTERA: ACULEATA) – CONSORTS OF INVASIVE GOLDENRODS (*SOLIDAGO*) IN THE CONDITIONS OF MINSK

Abstract. In the city of Minsk 93 species of hymenopteran insects belonging to 11 families and 3 superfamilies were identified in the conditions of 9 habitats of invasive goldenrods (*Solidago*) in 2018–2021. The families Apidae, Halictidae (Apoidea: Apiformes), and Crabronidae (Apoidea: Spheciformes) were most abundant in the studied complex of insects. One dominant species (*Apis mellifera*), 2 numerous (*Bombus terrestris*, *Philanthus triangulum*) and 6 common species (*Bombus ruderarius*, *Bombus terrestris*, *Philanthus triangulum*, *Polistes dominula*, *Cerceris arenaria*, *Cerceris rybyensis*) were identified for the considered habitats. The annual dynamics of the goldenrod flower-visitor complexes was estimated based on the material collected at the same place for 4 years using the similarity coefficients of Jaccard and Sorensen. The formation of a cluster that indicates the similarity of goldenrod flower-visitor communities in this habitat in 2018 and 2019 ($K_J = 0.368$; $K_S = 0.538$), as well as a cluster that unites goldenrod flower-visitor communities in 2020 and 2021 ($K_J = 0.333$; $K_S = 0.5$) is traced. The values of the biodiversity indices for all samples are quite high: there is a tendency of increasing the level of diversity from year to year.

Keywords: anthophilous insects, biological invasions, Apoidea, Vespoidea, Belarus

For citation: Koroteeva D. O. Annual dynamics of entomocomplexes of stinging hymenoptera (Hymenoptera: Aculeata) – consorts of invasive goldenrods (*Solidago*) in the conditions of Minsk. *Vesti Natsyonal'noi akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 169–176 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-169-176>

Введение. Вселение чужеродных видов в естественные биоценозы ведет к изменениям структуры сообществ антофильных насекомых различными способами: инвазивные виды могут конкурировать и/или гибридизироваться с аборигенными видами, вызывать упрощение таксономического состава фитоценозов, а также трансформировать существующие связи между насекомыми-опылителями и растениями аборигенной флоры [1–3]. Исследование особенностей внедрения чужеродных видов растений в естественные сообщества позволяет прогнозировать ход экспансии этих видов [4].

На сегодняшний день наибольшую опасность для аборигенной флоры среди активных инвайдеров представляют североамериканские золотарники (*Solidago*), в частности виды, близкие к *Solidago canadensis* L. Эти растения способны формировать густые заросли с довольно высокой плотностью, что приводит к сокращению видового разнообразия растительных сообществ, а также насекомых-опылителей. Основным источником распространения золотарников в естественные местообитания являются приусадебные участки и кладбища, где они используются в декоративных целях [4].

Для определения таксономического состава и анализа динамики комплексов опылителей золотарников могут быть использованы уже имеющиеся знания о влиянии внедрения инвазивных *Solidago* на комплексы насекомых – консортов цветков и соцветий растений аборигенной флоры в условиях Беларуси. В данной работе изложены результаты 4-летних исследований, выполненных в условиях обедненной и сильно нарушенной за счет внедрения золотарников среды урбоценоза г. Минска.

Материалы и методы исследования. Сбор материала осуществлялся в 2018–2021 гг. в летне-осенний период, т. е. в период активного цветения золотарников, на 9 стационарах в пределах г. Минска:

- окрестности водохранилища «Дрозды» (Центральный район);
- окрестности р. Мышка (Московский район);
- окрестности д. Малый Тростенец (Заводской район);
- окрестности Музея валунов (Первомайский район);
- окрестности Цнянского водохранилища (Советский район);
- окрестности парка имени У. Чавеса (Фрунзенский район);
- лесопарк Зеленый Луг;
- зеленые насаждения по улице Колхозной (Московский район);
- парк «Красная слобода» (Заводской район).

Исследуемые местообитания представляют собой участки относительно однородных местопроизрастаний инвазивных *Solidago* и характеризуются обильно произрастающей рудеральной растительностью, представленной различными видами цветковых растений, принадлежащими к разным семействам. Наибольшая плотность произрастания инвазивных золотарников была зарегистрирована в окрестностях Музея валунов и в лесопарке Зеленый Луг (отмечены на рис. 1 красными точками).

Коллектированных насекомых отлавливали вручную, помещали в полипропиленовые пробирки, а затем подвергали заморозке и выкладывали на ватные слои. Таксономическую принадлежность отловленных перепончатокрылых устанавливали по соответствующим определительным таблицам и ключам [5–7].

В результате была сформирована коллекция, включающая 994 экз. имаго перепончатокрылых насекомых – консортов соцветий золотарников на территории г. Минска в 2018–2021 гг. Анализ количественных данных осуществляли по стандартным методикам. В частности, рассчитывали значения показателя относительного обилия имаго отдельных видов посетителей соцветий золотарников. Ранжирование видов по данному показателю проводили с использованием предложенной Ю. В. Песенко [8] ограниченной сверху логарифмической шкалы. Пороговые

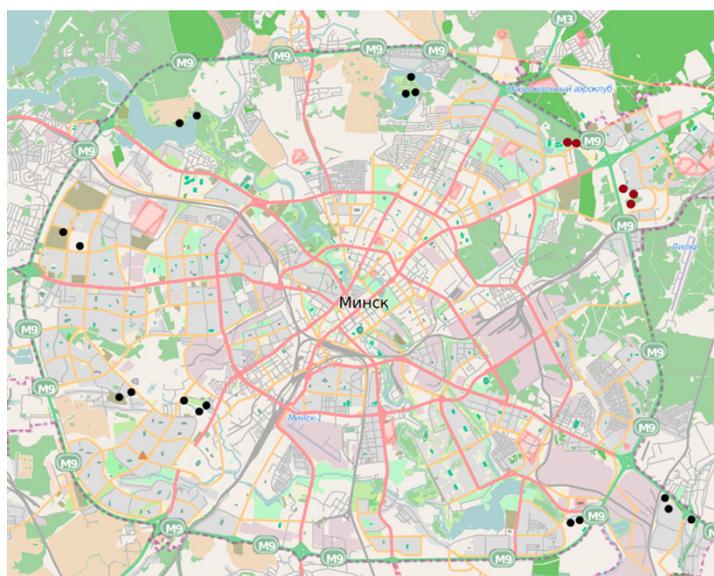


Рис. 1. Расположение точек сбора материала

Fig. 1. Locations of the sample sites

Логарифмическая шкала относительного обилия жалоносных перепончатокрылых (Aculeata), коллектированных в числе посетителей соцветий инвазивных золотарников (*Solidago*) в условиях исследуемых местопроизрастаний на территории г. Минска

Five-point logarithmic scale limited by the upper bound for differentiation relative species abundance of Aculeata collected on alien goldenrods *Solidago canadensis* L. s. l. in the discussed locations in Minsk

Класс по уровню обилия	Границы интервалов класса, экз.			
	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.
1 (единичный вид)	1–3	1–3	1–2	1–3
2 (малочисленный вид)	4–8	4–11	3–5	4–10
3 (обычный вид)	9–23	12–38	6–13	11–31
4 (многочисленный вид)	24–67	39–126	14–30	32–99
5 (доминирующий вид)	68–191	127–422	31–69	100–312

значения для разграничения видов по уровню относительного обилия для каждого местообитания представлены в таблице.

Степень сходства видового состава комплексов насекомых, посещающих соцветия золотарников на различных стационарах в г. Минске, оценивали с использованием коэффициентов Жаккара и Сёренсена. Расчеты выполняли с помощью программного пакета PAST 4.08 [9].

Результаты и их обсуждение. За время исследований на соцветиях золотарников в осенне-летний период с 2018 по 2021 г. были зарегистрированы имаго 93 видов перепончатокрылых насекомых, принадлежащих к 11 семействам и 3 надсемействам. Для определения систематического положения отмеченных перепончатокрылых использовали систему, предложенную в аннотированном каталоге перепончатокрылых насекомых России [10]. Ниже приведен полный таксономический список антофильных перепончатокрылых, коллектированных в период исследований.

Надсемейство Chrysidoidea: семейство Chrysididae: *Hedychrum nobile* (Scopoli, 1763); **надсемейство Scolioidea: семейство Tiphiidae:** *Tiphia femorata* Fabricius, 1775; **надсемейство Vespoidea: семейство Vespidae:** *Ancistrocerus gazella* (Panzer, 1798); *A. nigricornis* Morawitz, 1889; *A. parietinus* Linnaeus, 1761; *A. parietum* Linnaeus, 1758; *A. scoticus* (Curtis, 1826); *A. trifasciatus* (Müller, 1776); *A. ichneumonideus* (Ratz., 1844); *Discoelius dufourii* Lepeletier, 1841; *Dolichovespula saxonica* (Fabricius, 1793); *D. sylvestris* (Scopoli, 1763); *Eumenes coronatus* (Panzer, 1799); *E. pedunculatus* (Panzer, 1799); *E. coarctatus* (Linnaeus, 1758); *Polistes dominula* (Christ, 1791); *P. nimpha* (Christ, 1791); *Symmorphus bifasciatus* (Linnaeus, 1761); *Vespa crabro* Linnaeus, 1758; **надсемейство Apoidea: секция Spheciformes: семейство Sphecidae:** *Ammophila sabulosa* (Linnaeus, 1758); *Ammophila pubescens* Curtis, 1836; *Ammophila terminata* F. Smith, 1856; *Tachysphex pompiliformis* (Panzer, 1804); *Sphex funerarius* Gussakovskij, 1934; **семейство Crabronidae:** *Cerceris arenaria* (Linnaeus, 1758); *Cerceris interrupta* Klug, 1835; *Cerceris quadricincta* (Panzer, 1799); *Cerceris quadrifasciata* (Panzer, 1799); *Cerceris quinquefasciata* (Rossi, 1792); *Cerceris rybyensis* (Linnaeus, 1771); *Cerceris ruficornis* (Fabricius, 1793); *Ectemnius lapidarius* (Panzer, 1803); *Ectemnius lituratus* (Panzer, 1803); *Ectemnius fossorius* (Linnaeus, 1758); *Lestica alata* (Panzer, 1803); *Lestica clypeata* (Schreber, 1759); *Lindenius albilabris* (Fabricius, 1793); *Mellinus arvensis* (Linnaeus, 1758); *Oxybelus trispinosus* (Fabricius, 1787); *Philanthus triangulum* (Fabricius, 1775); **секция Apiformes: семейство Andrenidae:** *Andrena denticulata* (Kirby, 1802); *Andrena chrysopyga* Dours, 1872; *Andrena flavipes* Panzer, 1799; *Andrena gravida* Imhoff, 1832; *Andrena lepida* Schenck, 1861; *Andrena tarsata* Nylander, 1848; **семейство Apidae:** *Apis mellifera* Linnaeus, 1758; *Bombus humilis* Illiger, 1806; *Bombus hypnorum* (Linnaeus, 1758); *Bombus jonellus* (Kirby, 1802); *Bombus laesus* Morawitz, 1875; *Bombus lapidarius* (Linnaeus, 1758); *Bombus lucorum* (Linnaeus, 1761); *Bombus pascuorum* (Scopoli, 1763); *Bombus pomorum* (Panzer, 1805); *Bombus pratorum* (Linnaeus, 1761); *Bombus ruderarius* (Müller, 1776); *Bombus semenoviellus* Skorikov, 1910; *Bombus soroensis* (Fabricius, 1776); *Bombus terrestris* (Linnaeus, 1758); *Bombus (Ps.) barbutellus* (Kirby, 1802); *Bombus (Ps.) bohemicus* (Seidl, 1838); *Bombus (Ps.) rupestris* (Fabricius, 1793); *Bombus (Ps.) vestalis* (Geoffroy, 1785); *Epeolus cruciger* (Panzer, 1799); *Epeolus variegatus* (Linnaeus, 1758); **семейство Colletidae:** *Colletes fodiens* (Geoffroy, 1785); *Colletes similis* Schenck, 1853; *Colletes succinctus* (Linnaeus, 1758); *Colletes collaris* Dours, 1872; *Hylaeus annularis* (Kirby, 1802); *Hylaeus communis*

Nylander, 1852; *Hylaeus gracilicornis* (Morawitz, 1867); **семейство Halictidae**: *Halictus maculatus* Smith, 1848; *Halictus quadricinctus* (Kirby, 1802); *Halictus sexcinctus* (Fabricius, 1775); *Halictus subauratus* (Rossi, 1792); *Halictus tumulorum* (Linnaeus, 1758); *Lasioglossum albipes* (Fabricius, 1781); *Lasioglossum calceatum* (Scopoli, 1763); *Lasioglossum costulatum* (Kriechbaumer, 1873); *Lasioglossum leucopus* (Kirby, 1802); *Lasioglossum lineare* (Schenk, 1870); *Lasioglossum majus* (Nylander, 1852); *Lasioglossum morio* (Fabricius, 1793); *Lasioglossum sexnotatum* (Nylander, 1852); *Sphecodes crassus* Thomson, 1870; *Sphecodes puncticeps* Thomson, 1870; **семейство Megachilidae**: *Coelioxys inermis* (Kirby, 1802); *Megachile versicolor* Smith, 1844; *Stelis punctulatifera* (Kirby, 1802); **семейство Melittidae**: *Dasypoda altercator* (Harris, 1780); *Macropis europaea* Warncke, 1973.

Структура рассмотренного в работе энтомокомплекса отражена на рис. 2.

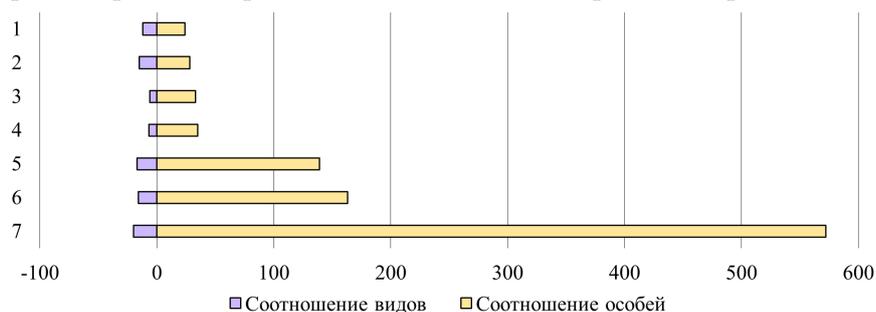


Рис. 2. Структура изученного энтомокомплекса посетителей инвазивных золотарников на территории г. Минска: 1 – другие Aculeata; 2 – Halictidae; 3 – Andrenidae; 4 – Colletidae; 5 – Vespidae; 6 – Crabronidae; 7 – Apidae

Fig. 2. Composition of the studied communities of visitors of alien goldenrods in Minsk:

1 – other Aculeata; 2 – Halictidae; 3 – Andrenidae; 4 – Colletidae; 5 – Vespidae; 6 – Crabronidae; 7 – Apidae

Наиболее обильно в исследованном энтомокомплексе представлены семейства Apidae, Halictidae и Crabronidae. Представители первых двух семейств – широко распространенные на территории Беларуси по большей части полилектичные виды, питающиеся самыми разнообразными цветковыми растениями. Краброниды – хищные оообразные, на имагинальной стадии питающиеся нектаром и пыльцой цветковых растений. Особенности морфологии соцветий золотарников способствуют наиболее успешной ловле добычи, а мощные аттрактанты и большое количество вырабатываемой пыльцы обеспечивают пищу имаго крабронид. Следует отметить, что на соцветиях золотарников выявлено большое количество представителей различных видов рода *Cerceris*, что может быть обусловлено произрастанием золотарников на песчаных грунтах, являющихся благоприятной средой для построения гнезд этих насекомых [11].

Погодичную динамику комплексов посетителей золотарников оценивали по собранному в одной и той же точке на протяжении 4 лет материалу, используя коэффициенты сходства Жаккара и Серенсена. Результаты анализа отражены на рис. 3.

Исходя из результатов анализа, прослеживается формирование кластера, где имеет место сходство сообществ золотарников в данном местопроизрастании в 2018 и 2019 гг. ($K_J = 0,368$; $K_S = 0,538$), а также кластера, объединяющего сообщества посетителей соцветий золотарников в 2020 и 2021 гг. ($K_J = 0,333$; $K_S = 0,5$). Эти данные позволяют предположить, что изменение состава посетителей соцветий золотарников в отмеченном местопроизрастании обусловлено формированием нового устойчивого комплекса в 2021–2022 гг.

Результаты более детального анализа динамики структуры комплексов посетителей соцветий золотарников за отмеченный период отражены на рис. 4. Для сравнения были взяты выборки из одного местопроизрастания, характеризующегося максимальным покрытием сплошными зарослями инвазивных золотарников.

Исходя из данных гистограммы, можно обнаружить значительное повышение численности пчелиных семейства Apidae в составе комплекса посетителей соцветий золотарников к 2021 г. С течением времени процент апид в выборках колебался от 51 до 76 % от общего числа особей в данном месте обитания.

Изменение состава энтомокомплексов посетителей соцветий золотарников в одном из мест их произрастания может указывать на реакцию аборигенных сообществ опылителей на вселе-

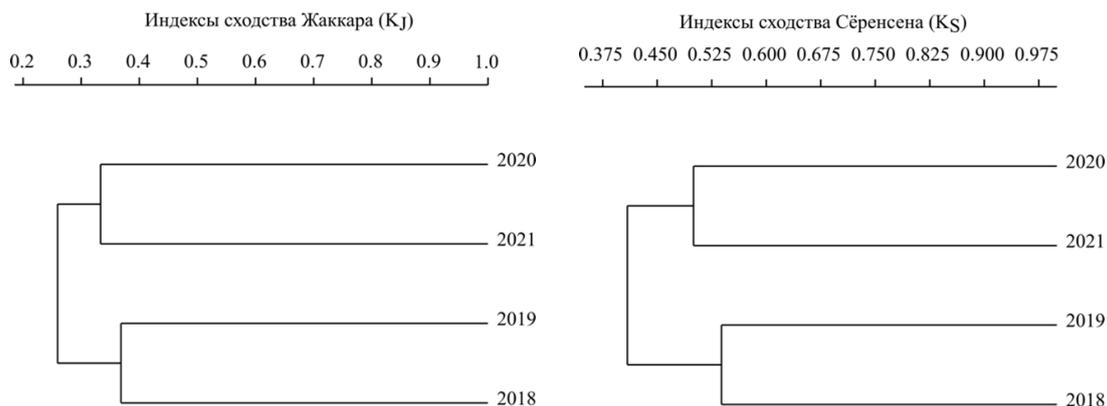


Рис. 3. Дендрограммы сходства видового состава консортов соцветий золотарников (*Solidago*) в окрестностях Музея валунов (г. Минск)

Fig. 3. Dendrograms of similarity of the species composition of visitors of the inflorescences of goldenrods (*Solidago*) in the vicinity of the Museum of Boulders (Minsk)

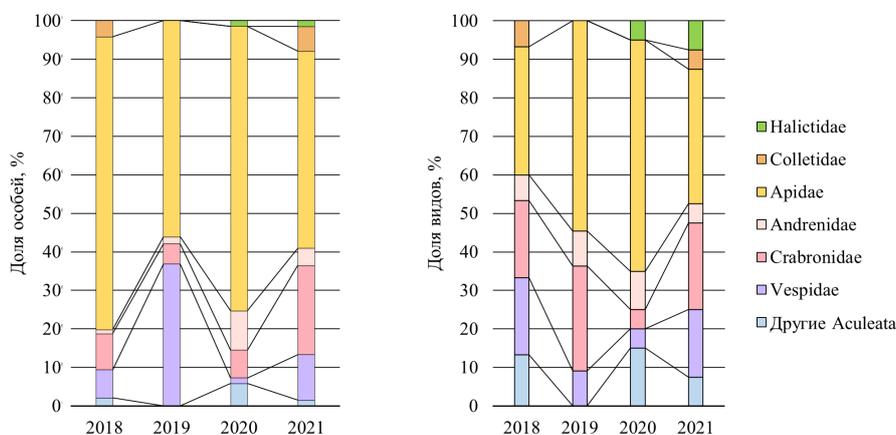


Рис. 4. Погодная динамика структуры комплексов жалоносных перепончатокрылых – посетителей соцветий инвазивных золотарников в окрестностях Музея валунов (г. Минск) в 2018–2022 гг.

Fig. 4. Annual dynamics of taxonomic composition of goldenrod flower-visitor complexes in the vicinity of the Museum of Boulders (Minsk) in 2018–2022

ние и активное распространение золотарников в местах их обитания. Золотарники, вероятно, способны привлекать новые виды перепончатокрылых в уже установленные комплексы опылителей, что, в свою очередь, может влиять на состав растительных энтомофильных сообществ данного местопроизрастания. Значения индекса видового разнообразия Шеннона для исследуемых энтомокомплексов составили: в 2018 г. – 1,79, в 2019 г. – 1,71, в 2020 г. – 2,56, в 2021 г. – 2,72. Достаточно высокие значения индекса для всех выборок свидетельствуют о тенденции к повышению уровня разнообразия от года к году.

Всего для исследуемых местопроизрастаний были выделены: 1 доминантный вид, 2 многочисленных и 6 обычных (в терминологии Ю. В. Песенко [10]) видов. Единственный вид, соответствующий критерию отнесения к числу доминантов, – это медоносная пчела (*Apis mellifera* L.), причем только для местопроизрастания в окрестностях д. Малый Тростенец. К обычным видам для того же местопроизрастания отнесены *Bombus terrestris* L. и *Polistes dominula* Christ, широко распространенные на территории Беларуси представители группы полилектов, т. е. антофилов, посещающих широкий спектр энтомофильных растений.

На участке в окрестностях Музея валунов к многочисленным видам относятся *Philanthus triangulum* F. и *Bombus terrestris* L. Следует отметить, что количество особей *B. terrestris* предельно для соответствующего класса обилия и граничит с пороговым значением для следующего, что может указывать на возможное доминирование этого вида в комплексе посетителей со-

цветий золотарников на данном местопроизрастании. В работе [12] указано, что *B. terrestris* проявляет такую тенденцию в комплексах опылителей цветковых растений, что подтверждается и результатами наших исследований. К обычным для исследуемого местопроизрастания относятся три широко распространенных на территории Беларуси вида жалоносных перепончатокрылых: *Cerceris arenaria*, *Bombus ruderarius* и *Polistes dominula*.

Для местопроизрастания золотарников в окрестностях р. Мышка был выделен лишь один обычный вид – *Cerceris rybyensis*. Большинство отмеченных здесь видов антофильных перепончатокрылых соответствуют критериям отнесения к числу малочисленных и единичных. Среди посетителей соцветий золотарников на участке в окрестностях водохранилища Дрозды выделен один многочисленный вид – *Philanthus triangulum*.

Обилие среди консортов соцветий *Solidago* таких хищных оообразных, как *Ph. triangulum* и представители рода *Cerceris* Latr., можно объяснить тем, что морфологические характеристики посещаемых соцветий способствуют наиболее успешной ловле этими насекомыми добычи. В ряде ранее опубликованных нами работ уже была отмечена привлекательность золотарников в качестве кормовой базы и удобной среды для ловли добычи для хищных оообразных [13–15], что еще раз подтверждают полученные нами данные.

Выводы

1. По результатам выполненных в черте г. Минска исследований таксономического состава посещающих соцветия жалоносных перепончатокрылых (Hymenoptera: Aculeata s.l.) на 9 участках местопроизрастания инвазивных золотарников (*Solidago*) выявлено 93 вида перепончатокрылых насекомых, принадлежащих к 11 семействам и 3 надсемействам. Наиболее обильно в исследованном энтомокомплексе представлены семейства Apidae, Halictidae (Apoidea: Apiformes) и Crabronidae (Apoidea: Spheciformes).

2. С использованием предложенной Ю. В. Песенко ограниченной сверху логарифмической шкалы выполнено ранжирование учтенных посетителей соцветий на 5 групп по относительному обилию. Всего для исследуемых местопроизрастаний были выделены: 1 доминантный вид, 2 многочисленных и 6 обычных (в терминологии Ю. В. Песенко [10]) видов. К наиболее часто встречающимся видам для исследуемых местопроизрастаний можно отнести *Apis mellifera*, *Bombus terrestris*, *Bombus ruderarius*, *Polistes dominula*, *Philanthus triangulum*, *Cerceris rybyensis*, *Cerceris arenaria*.

3. Результаты погодичной динамики комплексов посетителей золотарников, оцененной по собранному в одной и той же точке на протяжении 4 лет материалу с использованием коэффициентов сходства Жаккара и Серенсена, указывают на формирование кластера, где имеет место сходство сообществ посетителей золотарников в данном местопроизрастании в 2018 и 2019 гг. ($K_J = 0,368$; $K_S = 0,538$), а также кластера, объединяющего сообщества посетителей соцветий золотарников в 2020 и 2021 гг. ($K_J = 0,333$; $K_S = 0,5$). Следует отметить, что значения информационных индексов биоразнообразия для всех выборок достаточно высоки: прослеживается тенденция к повышению уровня разнообразия от года к году.

Список использованных источников

1. The invasiveness of *Solidago canadensis* in the reserve “Prilepsky” (Belarus) / D. V. Dubovik [et al.] // Nat. Conserv. Res. – 2019. – Vol. 4, N 2. – P. 48–56. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.013>
2. Шмелев, В. М. Особенности распространения инвазивных *Solidago* (Asteraceae) и их воздействие на природные виды / В. М. Шмелев, А. Н. Панкрушина // Вестн. Твер. гос. ун-та. Сер. Биология и экология. – 2019. – № 3 (55). – С. 130–135.
3. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes / D. Moron [et al.] // Biol. Conserv. – 2009. – Vol. 142, N 7. – P. 1322–1332. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.036>
4. Невердасова, М. А. Экологическая характеристика *Solidago canadensis* L., внедрившегося в различные биоценозы на территории г. Минска / М. А. Невердасова // Экологический сборник 6. Труды молодых ученых Поволжья: материалы Междунар. молодеж. науч. конф., Тольятти, 15–17 марта 2017 г. / под ред. С. А. Сенатора [и др.]. – Тольятти, 2017. – С. 266–270.
5. Тобиас, В. И. Надсемейство Vespoidea // Определитель насекомых Европейской части СССР: в 5 т. / под общ. ред. Г. С. Медведева. – Л., 1978. – Т. 3 : Перепончатокрылые. Ч. 1. – С. 147–173.

6. Пономарева, А. А. Надсемейство Apoidea / А. А. Пономарева, А. З. Осычнюк, Д. В. Панфилов // Определитель насекомых Европейской части СССР: в 5 т. / под общ. ред. Г. С. Медведева. – Л., 1978. – Т. 3: Перепончатокрылые. Ч. 1. – С. 279–519.
7. Gokcezade, J. Feldbestimmungsschlüssel für die Hummeln Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. – Leipzig: Quelle & Mayer, 2010. – 48 S.
8. Песенко, Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях / Ю. А. Песенко. – М.: Наука, 1982. – 288 с.
9. PAleontological STatistics. Version 4.08. Reference manual [Electronic resource]. – Mode of access: <https://www.nhm.uio.no/english/research/infrastructure/past/downloads/past4manual.pdf>. – Date of access: 18.12.2021.
10. Аннотированный каталог перепончатокрылых насекомых России. Том I. Сидячебрюхие (Symphyta) и Жалоносные (Apoidea: Aculeata) / А. В. Антропов [и др.] // Тр. Зоол. ин-та РАН. – 2017. – Т. 321, прил. 6. – С. 5–475.
11. Казенас, В. Л. Роющие осы-церцеры Средней Азии и Казахстана / В. Л. Казенас. – Алма-Ата: Наука, 1984. – 232 с.
12. Long-term data shows increasing dominance of *Bombus terrestris* with climate warming / L. Herbertsson [et al.] // Basic Appl. Ecol. – 2021. – Vol. 53. – P. 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2021.03.008>
13. Коротева, Д. О. Складчатокрылые осы (Vespidae) – опылители золотарников (*Solidago*) в условиях урбоценоза г. Минска / Д. О. Коротева // Актуальные вопросы зоологии, экологии и охраны природы / отв. ред.: С. В. Полябин, С. В. Акулова. – М., 2021. – Вып. 3: Материалы третьей Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. Всемирному дню Земли и началу Десятилетия по восстановлению экосистем, Москва, 22 апреля 2021 г. – М., 2021. – С. 68–71.
14. Коротева, Д. О. Структура комплексов жалящих перепончатокрылых – посетителей соцветий инвазивных золотарников (*Solidago*) в условиях урбанизированной среды г. Минска / Д. О. Коротева // Итоги и перспективы развития энтомологии в Восточной Европе: сб. ст. IV Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти А. М. Терешкина (1953–2020), Минск, 1–3 дек. 2021 г. / отв. ред.: О. В. Прищепчик, Е. В. Маковецкая. – Минск, 2021. – С. 151–160.
15. Коротева, Д. О. Таксономический состав оообразных (Hymenoptera: Vespoidea) – посетителей соцветий золотарников (*Solidago*) в условиях урбоценоза г. Минска / Д. О. Коротева // Зоологические чтения: сб. науч. ст., посвящ. 130-летию д-ра биол. наук, проф. А. В. Федюшина / ГрГУ им. Янки Купалы; редкол.: О. В. Януревич (гл. ред.), А. В. Рыжая, А. Е. Каревский. – Гродно, 2021. – С. 98–100.

References

1. Dubovik D. V. The invasiveness of *Solidago canadensis* in the sanctuary “Prilepsy” (Belarus). *Nature Conservation Research*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 48–56. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.013>
2. Shmelev V. M., Pankrushina A. N. Spreading of invasive *Solidago* (Asteraceae) and their impact on native species. *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya* [Bulletin of Tver State University. Series Biology and Ecology], 2019, no. 3 (55), pp. 130–135 (in Russian).
3. Moron D., Lenda M., Skórka P., Szentgyörgyi H., Settele J., Woyciechowski M. Wild pollinator communities are negatively affected by invasion of alien goldenrods in grassland landscapes. *Biological Conservation*, 2009, vol. 142, no. 7, pp. 1322–1332. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.12.036>
4. Neverdasova M. A. Ecological characteristics of *Solidago canadensis* L., introduced into various biocenoses on the territory of Minsk. *Ekologicheskii sbornik 6: Trudy molodykh uchenykh Povolzh'ya. Mezhdunarodnaya molodezhnaya nauchnaya konferentsiya, Tol'yatti, 15–17 marta 2017 goda* [Ecological collection 6: Works of young scientists of the Volga region. International youth scientific conference, Tolyatti, March 15–17, 2017]. Tolyatti, 2017, pp. 266–270 (in Russian).
5. Tobias V. I. Superfamily Vespoidea. *Key to insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Hymenoptera. Pt. 1.* Leningrad, 1978, pp. 147–173 (in Russian).
6. Ponomareva A. A. Superfamily Apoidea. *Key to insects of the European part of the USSR. Vol. 3. Hymenoptera. Pt. 1.* Leningrad, 1978, pp. 279–519 (in Russian).
7. Gokcezade J. *Feldbestimmungsschlüssel für die Hummeln Deutschlands, Österreichs und der Schweiz.* Leipzig, Quelle & Mayer, 2010. 48 S.
8. Pesenko Yu. A. *Principles and methods of quantitative analysis in faunistic research.* Moscow, Nauka Publ., 1982. 288 p. (in Russian).
9. *PAleontological STatistics. Version 4.08. Reference manual.* Available at: <https://www.nhm.uio.no/english/research/infrastructure/past/downloads/past4manual.pdf> (accessed 18.12.2021).
10. Antropov A. V., Astafurova Yu. V., Belokobyl'skii S. A., Byval'tsev A. M., Danilov Yu. N., Dubovikov D. A. [et al.]. Annotated catalogue of the Hymenoptera of Russia, Volume I, Symphyta and Apoidea: Aculeata. *Trudy Zoologicheskogo instituta Rossiiskoi akademii nauk = Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 2017, vol. 321, suppl. 6, pp. 5–475 (in Russian).
11. Kazenas V. L. *Burrowing cerceris wasps of Central Asia and Kazakhstan.* Alma-Ata, Nauka Publ., 1984. 232 p. (in Russian).
12. Herbertsson L., Khalaf R., Johnson K., Bygebjerg R., Blomqvist S., Persson A. S. Long-term data shows increasing dominance of *Bombus terrestris* with climate warming. *Basic and Applied Ecology*, 2021, vol. 53, pp. 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.baec.2021.03.008>
13. Koroteeva D. O. Vespidae – pollinators of *Solidago* in Minsk. *Aktual'nye voprosy zoologii, ekologii i okhrany prirody. Vypusk 3. Materialy tret'ei Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii posvyashchennoi Vsemirnomu dnyu*

Zemli i nachalu Desyatiletiya po vosstanovleniyu ekosistem (Moskva, 22 aprelya 2021 goda) [Current issues of zoology, ecology and nature conservation. Issue 3. Materials of the third International scientific and practical conference dedicated to World Earth Day and the beginning of the Decade for Ecosystem Restoration (Moscow, April 22, 2021)]. Moscow, 2021, pp. 68–71 (in Russian).

14. Koroteeva D. O. The structure of complexes of stinging hymenoptera – visitors to the inflorescences of invasive goldenrods (*Solidago*) in the urban environment of Minsk. *Itogi i perspektivy razvitiya entomologii v Vostochnoi Evrope: sbornik statei IV Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi pamyati A. M. Tereshkina (1953–2020), 1–3 dekabrya 2021 goda, Minsk* [Results and prospects for the development of entomology in Eastern Europe: a collection of articles of the IV International scientific and practical conference dedicated to the memory of A. M. Tereshkina (1953–2020), Minsk, December 1–3, 2021]. Minsk, 2021, pp. 151–160 (in Russian).

15. Koroteeva D. O. Taxonomic composition of wasps (Hymenoptera: Vespomorpha) visiting inflorescences of goldenrods (*Solidago*) in Minsk urbocenosis. *Zoologicheskie chteniya: sbornik nauchnykh statei, posvyashchennyi 130-letiyu doktora biologicheskikh nauk, professora Anatoliya Vladimirovicha Fedyushina* [Zoological readings: a collection of scientific articles dedicated to the 130th anniversary of Doctor of Biological Sciences, Professor Anatoly Vladimirovich Fedyushin]. Grodno, 2021, pp. 98–100 (in Russian).

Информация об авторе

Коротеева Дарья Олеговна – мл. науч. сотрудник, ст. преподаватель. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: daryakoroteeva1996@gmail.com

Information about the author

Daria O. Koroteeva – Junior Researcher, Senior lecturer. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: daryakoroteeva1996@gmail.com