

Ученые записки Казанского университета.

Серия Естественные науки

рецензируемый научный журнал

2025

Т. 167, кн. 3

УЧЕНЫЕ ЗАПИСКИ КАЗАНСКОГО УНИВЕРСИТЕТА ОСНОВАНЫ В 1834 ГОДУ

Редакционная коллегия

Главный редактор

Д.А. Таюровский – д-р физ.-мат. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Члены редколлегии

Г.К. Зиятдинова (зам. гл. ред.) – д-р хим. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

А.Д. Калмыкова (секретарь) – Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Н.И. Акберова – канд. биол. наук, ст. науч. сотр., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

И.С. Антипин – д-р хим. наук, проф., чл.-корр. РАН, Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

А.С. Борисов – д-р геол.-минер. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Г.К. Будников – д-р хим. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

А.С. Бяков – д-р геол.-минер. наук, доц., Северо-Восточный комплексный научно-исследовательский институт им. Н.А. Шило ДВО РАН, г. Магадан, Россия

А.А. Варнек – канд. наук, д-р теоретической химии, проф., Страсбургский университет, г. Страсбург, Франция

О.П. Ермолов – д-р геогр. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Р.И. Жданов – д-р хим. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

И.Б. Ивишина – д-р биол. наук, акад. РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия

С.В. Костров – д-р биол. наук, проф., чл.-корр. РАН, Институт молекулярной генетики РАН, г. Москва, Россия

Я. Лабуда – д-р наук, проф., Словакский технологический университет в Братиславе, г. Братислава, Словакская Республика

М. Либонати – д-р мед. наук, почетный проф., Университет Вероны, г. Верона, Италия

В.В. Малахов – д-р биол. наук, акад. РАН, Московский государственный университет, г. Москва, Россия

А.И. Мелентьев – д-р биол. наук, проф., Институт биологии УНЦ РАН, г. Уфа, Россия

Д.К. Нурагалиев – д-р геол.-минер. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

А.А. Паутов – д-р биол. наук, проф., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Ю.П. Переображенцев – д-р геогр. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Р.М. Сабиров – канд. биол. наук, доц., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

С.Ю. Селивановская – д-р биол. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

В.В. Силантьев – д-р геол.-минер., проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

О.Г. Синяшин – д-р хим. наук, акад. РАН, Институт органической и физической химии им. А.Е. Арбузова ФИЦ КазНЦ РАН, г. Казань, Россия

Н.Ю. Степанова – д-р биол. наук, проф., Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Р.Н. Хазипов – д-р мед. наук, Средиземноморский институт нейробиологии, г. Марсель, Франция; Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

Ф. Хеллер – д-р наук, почетный проф., Швейцарская высшая техническая школа Цюриха, г. Цюрих, Швейцария

Редактор английского текста А.О. Кармазина

Учредитель и издатель: ФГАОУ ВО «Казанский (Приволжский) федеральный университет»

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций

Свидетельство о регистрации ПИ № ФС77-41874 от 27 августа 2010 г.

Журнал реферируется/индексируется в Scopus, DOAJ, EBSCO, eLIBRARY.RU, Emerging Sources Citation Index, Google Scholar, CAB Abstracts and Global Health, CAS Source Index, GeoRef, Sherpa Romeo, Ulrich's Periodicals Directory, WorldCat, КиберЛенинка

Подписной индекс 19422. Цена свободная

Адрес издателя и редакции «Ученые записки Казанского университета»:

420008, Российская Федерация, Республика Татарстан, г. Казань, ул. Кремлевская, д. 18

Телефон: (843) 233-73-01; e-mail: uz.ku@kpfu.ru; сайт: <https://uzakuesc.elpub.ru>

Дата выхода в свет 06.10.2025. Формат 60×84/8.

Бумага офсетная. Усл. печ. л. 23,02.

Уч.-изд. л. 15,13. Тираж 300 экз. Заказ 70/9

Отпечатано в типографии Издательства Казанского университета

420008, Российская Федерация, Республика Татарстан,

г. Казань, ул. проф. Нужина, д. 1/37

Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta.

Seriya Estestvennye Nauki

Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series

2025

Vol. 167, No. 3

Peer-Reviewed Scientific Journal

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA FOUNDED IN 1834

Editorial Board

Editor-in-Chief

Dmitrii A. Tayurskii – Dr. Sci. (Physics and Mathematics), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Members of Editorial Board

Guzel K. Ziyatdinova (Deputy Editor-in-Chief) – Dr. Sci. (Chemistry), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Alena D. Kalmykova (Secretary) – Kazan Federal University, Kazan, Russia

Natalya I. Akberova – Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Igor S. Antipin – Dr. Sci. (Chemistry), Professor, Corresponding Member of Russian Academy of Sciences, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Aleksander S. Biakov – Dr. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, North-East Interdisciplinary Scientific Research Institute n. a. N.A. Shilo, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Magadan, Russia

Anatolij S. Borisov – Dr. Sci. (Geology and Mineralogy), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Herman C. Budnikov – Dr. Sci. (Chemistry), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Oleg P. Ermolaev – Dr. Sci. (Geography), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Friedrich Heller – Dr. sc. nat., Professor Emeritus, Swiss Federal Institute of Technology in Zürich, Zürich, Switzerland

Irina B. Ivshina – Dr. Sci. (Biology), Member of Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Perm, Russia

Roustem N. Khazipov – Dr. Sci. (Medicine), Mediterranean Institute of Neurobiology, Marseille, France; Kazan Federal University, Kazan, Russia

Sergey V. Kostrov – Dr. Sci. (Biology), Professor, Corresponding Member of Russian Academy of Sciences, Institute of Molecular Genetics of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

Jan Labuda – DrSc. (Chemical Sciences), Professor, Slovak University of Technology in Bratislava, Bratislava, Slovak Republic

Massimo Libonati – Doctor of Medicine, Professor Emeritus, Verona University, Verona, Italy

Vladimir V. Malakhov – Dr. Sci. (Biology), Member of Russian Academy of Sciences, Moscow State University, Moscow, Russia

Aleksandr I. Melentiev – Dr. Sci. (Biology), Professor, Institute of Biology, Ufa Research Center of Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

Danis K. Nurgaliев – Dr. Sci. (Geology and Mineralogy), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Anatolii A. Pautov – Dr. Sci. (Biology), Professor, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

Jurij P. Perevedentsev – Dr. Sci. (Geography), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Rushan M. Sabirov – Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Svetlana Ju. Selivanovskaya – Dr. Sci. (Biology), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Vladimir V. Silantev – Dr. Sci. (Geology and Mineralogy), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Oleg G. Sinyashin – Dr. Sci. (Chemistry), Member of Russian Academy of Sciences, Arbuzov Institute of Organic and Physical Chemistry, FRC Kazan Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia

Nadezhda Yu. Stepanova – Dr. Sci. (Biology), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

Alexandre Varnek – PhD in Physical Chemistry, Habilitation in Theoretical Chemistry, Professor, University of Strasbourg, Strasbourg, France

Renad I. Zhdanov – Dr. Sci. (Chemistry), Professor, Kazan Federal University, Kazan, Russia

English Editor: *A.O. Karmazina*

Founder and Publisher: Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education “Kazan (Volga Region) Federal University”

The journal is registered with the Federal Service for Supervision of Communications, Information Technologies and Mass Media

Registration certificate PI No. FS77-41874 dated August 27, 2010

The journal is abstracted and/or indexed in Scopus, DOAJ, EBSCO, eLIBRARY.RU, Emerging Sources Citation Index, Google Scholar, CAB Abstracts and Global Health, CAS Source Index, GeoRef, Cyberleninka, Sherpa Romeo, Ulrich’s Periodicals Directory, WorldCat

Subscription index: 19422. Free price

Contacts: Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta, ul. Kremlevskaya 18, Kazan, Republic of Tatarstan, 420008 Russia
Phone: (843) 233-73-01; e-mail: uz.ku@kpfu.ru; website: <https://uzakuesc.elpub.ru>

Date of publication: October 6, 2025. Page size: 60×84/8.

Offset printing. Conventional printing sheet: 23.02.

Publisher's signature: 15.13. Circulation: 300 copies. Order: 70/9

Printed in KFU Publishing House

ul. Prof. Nuzhina 1/37, Kazan,

Republic of Tatarstan, 420008 Russia

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|--|-----|
| <i>Васильева О.С., Агафонова М.Н., Пугачев М.В., Маланьева А.Г., Штырлин Ю.Г.</i> | |
| Анальгетические и противовоспалительные свойства пролекарственных бифармакофорных производных на основе пиридоксина и кеторолака..... | 371 |
| <i>Ромодин Л.А., Никитенко О.В., Бычкова Т.М., Московский А.А., Ильязов Р.Г.</i> Влияние гидролизата плаценты на физиологические параметры и выживаемость мышей при воздействии рентге-новского излучения в дозе 6.5 Гр | 385 |
| <i>Авсян А.Л., Гудвилович И.Н.</i> Диатомовые микроводоросли как продуценты фукоксантина и полиненасыщенных жирных кислот..... | 399 |
| <i>Бондарева В.В.</i> Кальцефитные сообщества с <i>Thymus dubjanskyi</i> Klokov et Des.-Shost. в Самарской области | 441 |
| <i>Федорова Д.Г., Назарова Н.М., Гвоздикова А.М., Укенов Б.С.</i> Комплексная оценка морфо-физиологических признаков <i>Helianthus annuus</i> L. при комбинированном стрессе..... | 458 |
| <i>Татарников В.О., Светашева Д.Р.</i> Особенности загрязнения вод дельты р. Волги хлорорганическим пестицидом ДДТ | 482 |
| <i>Гиниятуллин К.Г., Сахабиев И.А., Смирнова Е.В., Тишин Д.В., Макарова Т.А.</i> Оценка возможности прогноза эмиссии CO ₂ в полевом эксперименте по показателям гумусного состояния при распашке залежных почв..... | 499 |
| <i>Юферев В.Г., Дорошенко В.В.</i> Оценка повторяемости опустынивания пастбищ Калмыкии на основе дистанционных методов | 517 |
| <i>Королёв Э.А., Нуриев И.С., Ескин А.А., Латыпов А.И., Мухаметбареев Р.Р., Дубinin О.В., Газизянов Р.Р.</i> Вивианитовая минерализация на Западно-Биклянском месторождении бентонитовых глин..... | 529 |
| <i>Карасев Е.В., Фелькер А.С., Бакаев А.С., Уразаева М.Н., Жаринова В.В.</i> Сравнительный анализ палеоклиматических данных для карбона и перми Кузнецкого бассейна | 544 |

CONTENTS

| | |
|---|-----|
| <i>Vasileva O.S., Agafonova M.N., Pugachev M.V., Malanyeva A.G., Shtyrlin Y.G.</i> Analgesic and anti-inflammatory properties of biparmacophore prodrug derivatives based on pyridoxine and ketorolac | 371 |
| <i>Romodin L.A., Nikitenko O.V., Bychkova T.M., Moskovskij A.A., Il'yazov R.G.</i> The effect of placenta hydrolysate on the physiological parameters and survival of mice exposed to 6.5 Gy X-ray irradiation | 385 |
| <i>Avsiyan A.L., Gudvilovich I.N.</i> Diatoms as producers of fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids | 399 |
| <i>Bondareva V.V.</i> Calciphilous communities with <i>Thymus dubjansky</i> Klokov et Des.-Shost. in the Samara region | 441 |
| <i>Fedorova D.G., Nazarova N.M., Gvozdikova A.M., Ukenov B.S.</i> Comprehensive assessment of morphophysiological characteristics in <i>Helianthus annuus</i> L. seedlings under combined stress | 458 |
| <i>Tatarnikov V.O., Svetasheva D.R.</i> Pollution of the waters in the Volga River delta with organochlorine pesticide DDT | 482 |
| <i>Giniyatullin K.G., Sahabiev I.A., Smirnova E.V., Tishin D.V., Makarova T.A.</i> Field evaluation of the potential for CO ₂ emission prediction using humus parameters of fallow soils under tillage | 499 |
| <i>Yuferev V.G., Doroshenko V.V.</i> Assessing pasture desertification recurrence in Kalmykia using remote sensing methods | 517 |
| <i>Korolev E.A., Nuriev I.S., Eskin A.A., Latypov A.I., Mukhametbareev R.R., Dubinin O.V., Gazizyanov R.R.</i> Vivianite mineralization at the Zapadno-Biklyanskoye deposit of bentonite clays | 529 |
| <i>Karasev E.V., Felker A.S., Bakaev A.S., Urazaeva M.N., Zharinova V.V.</i> Comparative analysis of paleoclimatic data for Carboniferous and Permian of the Kuznetsk Basin | 544 |

Оригинальная статья

УДК 547-326+615.21/.26
<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.371-384>

**Аналгетические и противовоспалительные свойства
пролекарственных бифармакофорных производных на основе
пиридоксина и кеторолака**

О.С. Васильева, М.Н. Агафонова, М.В. Пугачев[✉], А.Г. Маланьева, Ю.Г. Штырлин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия

[✉]mpugache@kpfu.ru

Аннотация

С помощью тестов механического и химического раздражения, а также модели острого воспаления исследованы анальгетические и противовоспалительные свойства трис- и тетракиспроизводных пиридоксина и кеторолака. Показано, что в моделях «Каррагениновый отек», «Уксусные корчи», «Острое экссудативное воспаление» исследуемые соединения по анальгетической активности не уступают самому мощному из неопиоидных анальгетиков кеторолака трометамину, но при этом обладают более пролонгированным действием и меньшей токсичностью при ежедневном внутрь-желудочном введении в течение 14 сут.

Ключевые слова: пиридоксин, кеторолак, НПВС, анальгетическая активность, противовоспалительная активность, токсичность.

Заключение Комитета по этике. Исследования с участием животных одобрены Локальным этическим комитетом Казанского (Приволжского) федерального университета (протокол № 38 от 04.10.2022, протокол № 49 от 27.06.2024).

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 24-23-00350, <https://rscf.ru/project/24-23-00350/>).

Для цитирования: Васильева О.С., Агафонова М.Н., Пугачев М.В., Маланьева А.Г., Штырлин Ю.Г. Аналгетические и противовоспалительные свойства пролекарственных бифармакофорных производных на основе пиридоксина и кеторолака // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 371–384. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.371-384>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.371-384>

Analgesic and anti-inflammatory properties of bipharmacophore prodrug derivatives based on pyridoxine and ketorolac

O.S. Vasileva, M.N. Agafonova, M.V. Pugachev[✉], A.G. Malanyeva, Y.G. Shtyrlin

Kazan Federal University, Kazan, Russia

[✉]mpugache@kpfu.ru

Abstract

The analgesic and anti-inflammatory properties of tris- and tetrakis-derivatives of pyridoxine and ketorolac were examined using mechanical and chemical irritation tests and acute inflammation model. In the carrageenan-induced paw edema, acetic acid-induced writhing, and cute exudative inflammation models, the compounds provided analgesic efficacy comparable to that of ketorolac tromethamine, the most potent non-opioid analgesic, but with a longer duration of action and reduced toxicity after 14 days of daily intragastric administration.

Keywords: pyridoxine, ketorolac, NSAIDs, analgesic activity, anti-inflammatory activity, toxicity

Institutional Review Board Statement. The animal study protocols were approved by the Local Ethics Committee of Kazan Federal University (protocol no. 38 dated October 4, 2022; protocol no. 49 dated June 27, 2024).

Acknowledgments. This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 24-23-00350, <https://rscf.ru/project/24-23-00350/>).

For citation: Vasileva O.S., Agafonova M.N., Pugachev M.V., Malanyeva A.G., Shtyrlin Y.G. Analgesic and anti-inflammatory properties of bipharmacophore prodrug derivatives based on pyridoxine and ketorolac. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 371–384. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.371-384>. (In Russian)

Введение

В последние десятилетия наиболее известными и употребляемыми нестероидными противовоспалительными средствами (НПВС) неселективного типа (неселективные ингибиторы циклооксигеназы) являются кетопрофен, кеторолак, ибuproфен, диклофенак, индометацин и напроксен [1]. Несмотря на эффективность действия препаратов данного класса, их применение, к сожалению, сопровождается значительными побочными эффектами со стороны желудочно-кишечного тракта [2–4]. Для селективных ингибиторов ЦОГ-2 (коксибов) патологии желудочно-кишечного тракта встречаются реже, однако для них, в свою очередь, характерны высокие риски негативного воздействия на сердечно-сосудистую и выделительную системы [5, 6]. Кроме того, большинство современных НПВС эффективны только в случае острых воспалений и кратковременных болевых синдромов и малорезультивативны в отношении хронических процессов и нейропатической боли [7], что ограничивает область

применения этих препаратов. Так, для пациентов с хроническими болями и заболеваниями суставов НПВС являются малоэффективными. Поэтому важной задачей современного здравоохранения является разработка подходов к усилению профиля безопасности и длительности действия НПВС.

В литературе известны концепции разработки НПВС с низкой токсичностью путем получения пролекарственных соединений на основе НПВС с защищенной карбоксильной группой. Примерами таких соединений могут служить функционализированные производные разных классов (сложных эфиров, амидов, ацеталей и др.) на основе НПВС, которые при попадании в организм высвобождают активные метаболиты [8–11]. Реализация такого подхода позволяет существенно повысить безопасность НПВС, но при этом сопровождается и существенным снижением их противовоспалительной и анальгетической активности. Для решения этой проблемы представляется перспективным создание бифармакофорных производных, что было успешно подтверждено на примере бифармакофорного кандидата в противовоспалительное средство KFU-01 (рис. 1) на основе пиридоксина, содержащего четыре фрагмента напроксена [12]. Благодаря синергетическому действию пиридоксина и напроксена, KFU-01 не уступает напроксену по противовоспалительной активности, превосходит его по пролонгированности действия и при этом является более безопасным [12]. Однако анальгетическая активность KFU-01 не столь высока.

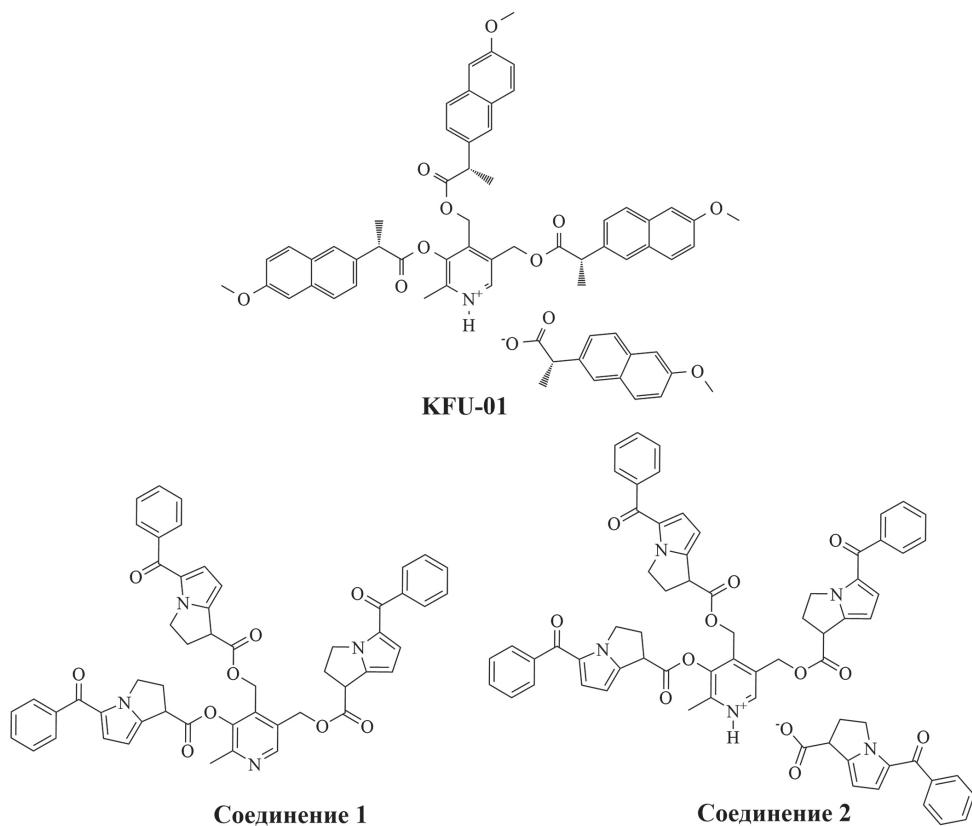


Рис. 1. Структура кандидата в противовоспалительное лекарственное средство KFU-01, трис-(соединение 1) и тетракис- (соединение 2) производных пиридоксина и кеторолака

Fig. 1. Chemical structure of the anti-inflammatory drug candidate KFU-01, tris- (compound 1) and tetrakis- (compound 2) derivatives of pyridoxine and ketorolac

В продолжение систематических работ по синтезу и исследованию биологической активности соединений на основе пиридоксинового скафмолда [13] синтезированы и прове-

дены первичные исследования анальгетических свойств бифармакофорного лекарственного средства на основе пиридоксина и кеторолака [14] – самого мощного неопиоидного анальгетика, широко применяемого в медицинской практике [15, 16]. Согласно результатам первичных исследований полученные трис- (соединение 1, рис. 1) и тетракис- (соединение 2, рис. 1) производные пиридоксина и кеторолака не уступают по анальгетической активности кеторолака трометамину в teste термического раздражения («Горячая пластина»), но при этом более безопасны (LD_{50} более 2000 мг/кг, тогда как LD_{50} кеторолака составляет 189 мг/кг [17]).

В настоящей работе проведено углубленное доклиническое исследование токсичности пролекарственных соединений 1 и 2 при многократном внутрижелудочном введении в течение 14 сут и изучены анальгетические и противовоспалительные свойства на моделях острого химического раздражения на крысах («Каррагениновый отек», «Уксусные корчи», «Острое экссудативное воспаление (перитонит)»).

1. Экспериментальная часть

1.1. Условия содержания животных. Исследования проводили на крысах линии Wistar и мышах CD-1 обоих полов в возрасте 4–6 недель (питомник лабораторных животных ООО «Кролинфо», Россия). Животных содержали в поликарбонатных клетках, снабженных решетчатой крышкой из нержавеющей стали с углублением для корма, съемным разделителем, поликарбонатной поилкой и держателем для этикетки. Крыс и мышей кормили комбикормом для содержания лабораторных животных (ООО «Зилубаг», Россия). В качестве подстила использовали обеспыленный кукурузный подстил (ВетКормТорг, Россия). Животные имели свободный доступ к воде и корму. Клетки с крысами и мышами содержали в комнатах, где поддерживали 12-часовой цикл освещения с автоматическим включением и выключением, температуру 19–25 °C, относительную влажность 30–70 %. Время адаптации животных перед началом эксперимента составляло не менее 10 дней.

1.2. Дизайн исследования. В экспериментальные группы отбирали животных без видимых внешних дефектов. Экспериментальные и контрольные группы включали по 20 особей (10 самцов, 10 самок), вес которых на момент начала эксперимента составлял не менее 180–220 г для крыс и 20–25 г для мышей. Исследуемые соединения и препарат сравнения (кеторолака трометамин (номер партии 141020, АО «Активный компонент», Россия) вводили внутрижелудочно в виде суспензии в 1 %-ном водном растворе крахмала, вводимая доза исследуемых веществ была эквивалентна дозе препарата сравнения (табл. 1) [18]. Животным в контрольной группе вводили 1 %-ный раствор крахмала. Все исследования *in vivo* проводили в соответствии с «Руководством по проведению доклинических исследований лекарственных средств» [17].

1.3. Исследование анальгетической активности на модели механического раздражения «Каррагениновый отек». Воспалительную гиперальгезию (повышенная чувствительность к боли в воспаленных тканях) индуцировали субплантарным введением крысам 0.1 мл 1 %-ного раствора каррагенина и оценивали эффект по снижению порога болевой чувствительности [17]. Измерения проводили на воспаленной лапе с использованием анальгезиметра (UgoBasile, США). Давление, приложенное к воспаленной лапе, измеряли в диапазоне 0–750 г с шагом 30 г. Исследуемые вещества вводили внутрижелудочно через 2 ч после введения каррагенина. Аналгетический эффект оценивали по уменьшению гиперальгезии через 1 и 2 ч после введения исследуемых соединений и препарата сравнения.

Табл. 1. Схема эксперимента по оценке специфической активности исследуемых соединений и препарата сравнения

Table 1. Experimental framework for evaluating the specific activity of the studied compounds and the reference drug

| Группа | Пол | Число животных в группе | Соединение | Введенная доза, мг/кг |
|--------|-------|-------------------------|-----------------------|-----------------------|
| 1 | самцы | 10 | Контроль | — |
| 2 | самки | 10 | | |
| 3 | самцы | 10 | Кеторалака трометамин | 5.00 |
| 4 | самки | 10 | | |
| 5 | самцы | 10 | 1 | 6.10 |
| 6 | самки | 10 | | |
| 7 | самцы | 10 | 2 | 5.83 |
| 8 | самки | 10 | | |

1.4. Исследование анальгетической активности на модели химического раздражения «Уксусные корчи». Болевые реакции у мышей вызывали внутрибрюшинным введением 0.75 %-ного раствора уксусной кислоты из расчета 0.1 мл на 10 г массы тела животного [19]. Исследуемые вещества вводили зондом в желудок за 2 ч до индукции корчей. В течение последующих 15 мин после инъекций подсчитывали количество «корчей», возникающих в ответ на введение химического раздражающего агента для каждого животного. Аналгетический эффект, выраженный в процентах по сравнению с контролем, оценивали по уменьшению количества «корчей» и одновременному вытягиванию хотя бы одной задней конечности.

1.5. Исследование противовоспалительной активности на модели острого экссудативного воспаления (перитонит) у мышей. Исследуемые вещества вводили мышам внутрижелудочно с помощью зонда за 2 ч до индукции воспаления. Острую экссудативную реакцию (перитонит) вызывали внутрибрюшинным введением 0.75 %-ного раствора уксусной кислоты в дозе 1 мл на 10 г массы тела [17]. Через 3 ч животных подвергали эвтаназии ингаляцией CO₂, вскрывали брюшную полость, собирали экссудат и переносили его в пробирки для взвешивания. Антиэкссудативный эффект оценивали по уменьшению массы экссудата по сравнению с контрольной группой. Эффективность определяли по степени снижения экссудативной реакции.

1.6. Оценка нежелательных побочных явлений при многократном введении. После ежедневного многократного внутрижелудочного введения на протяжении 14 сут проводили патоморфологический анализ, в рамках которого оценивали способность исследуемых соединений вызывать различные повреждения у крыс (язвы на слизистых оболочках, повреждения желудочно-кишечного тракта и т. п.). Степень повреждений оценивали по 4-балльной шкале:

- 0 баллов – отсутствие повреждений;
- 0.5 балла – гиперемия;
- 1 балл – единичные незначительные повреждения (1 или 2 точечных кровоизлияния);
- 2 балла – множественные повреждения (эррозии, точечные кровоизлияния);
- 3 балла – значительные и множественные повреждения слизистой (эррозии, кровоизлияния);
- 4 балла – грубые повреждения, охватывающие всю поверхность слизистой (массивные кровоизлияния, эрозии, перфорации).

Кроме того, проводили оценку иммунотоксического ответа (отбирали и взвешивали массу тимуса и селезенки), а также гематологический анализ после многократного введения исследуемых соединений. Для оценки гематологических параметров забирали кровь методом кардиопункции в микропробирки объемом 1,5 мл с добавлением цитрата натрия в качестве антикоагулянта в соотношении 9 : 1 (на 9 частей крови 1 часть цитрата). Анализ проводили на гематологическом анализаторе Abacus Junior Vet (Diatron Messtechnik, Австрия).

1.7. Статистическая обработка данных. Статистические расчеты проводили с использованием языка программирования R версии 3.6.3 в среде RStudio версии 1.1.463 (Posit Software, США). Нормальность распределения исследуемых данных проверяли с помощью теста Шапиро – Уилка. Большинство параметров в экспериментальных группах показали распределение, отличное от нормального. Поэтому для выявления статистически значимых различий между исследуемыми группами использовали непараметрический тест Краскела – Уоллиса с поправкой на множественные сравнения по методу Бенджамина – Хохберга (тест Данна, если необходимо сравнение более двух групп). В качестве критического уровня значимости был установлен порог $p < 0.05$. Результаты представляли в виде диаграмм и таблиц. Данные на диаграммах представлены в виде кратности различий (логарифм отношения среднего значения в экспериментальной группе к среднему значению в контрольной группе). Данные в таблицах приведены в виде среднего значения \pm стандартное отклонение для каждой исследуемой группы.

2. Результаты и их обсуждение

Как показано ранее в работе [14] по данным теста термического раздражения «Горячая пластина», соединение 2 обладает анальгезирующим эффектом на протяжении 2 ч, а кеторолака трометамин – в течение только 1 ч, причем значение ЛД₅₀ для соединений 1 и 2 составляет более 2000 мг/кг и превосходит препарат сравнения более чем в 10 раз. Эти первичные данные позволяют высказать предположение о наличии у соединения 2 пролонгированного действия и возможности исследования не только острой токсичности соединений 1 и 2, но и подострой токсичности при многократном ежедневном введении. С целью проверки этой гипотезы, а также для выявления противовоспалительных свойств исследуемых соединений, в работе проведено более детальное исследование производных пиридоксина и кеторолака на расширенной панели тестов *in vivo*.

2.1. Аналгетическая активность соединений 1 и 2 на модели острого механического раздражения «Каррагениновый отек». Модель острого раздражения лапы крыс «Каррагениновый отек» позволяет оценить анальгетическую активность исследуемых соединений по снижению порога болевой чувствительности в ответ на механическое раздражение тканей. Установлены достоверные различия относительно контрольной группы через 1 ч после внутрижелудочного введения исследуемых соединений и препарата сравнения у самок, получавших соединение 2, а также у самцов и самок, получавших соединение 1 (рис. 2). Из приведенных данных видно, что анальгетический эффект соединений 1 и 2 сохраняется на протяжении 2 ч как у самок, так и у самцов. В случае кеторолака трометамина различия относительно контрольной группы для животных обоих полов не наблюдаются.

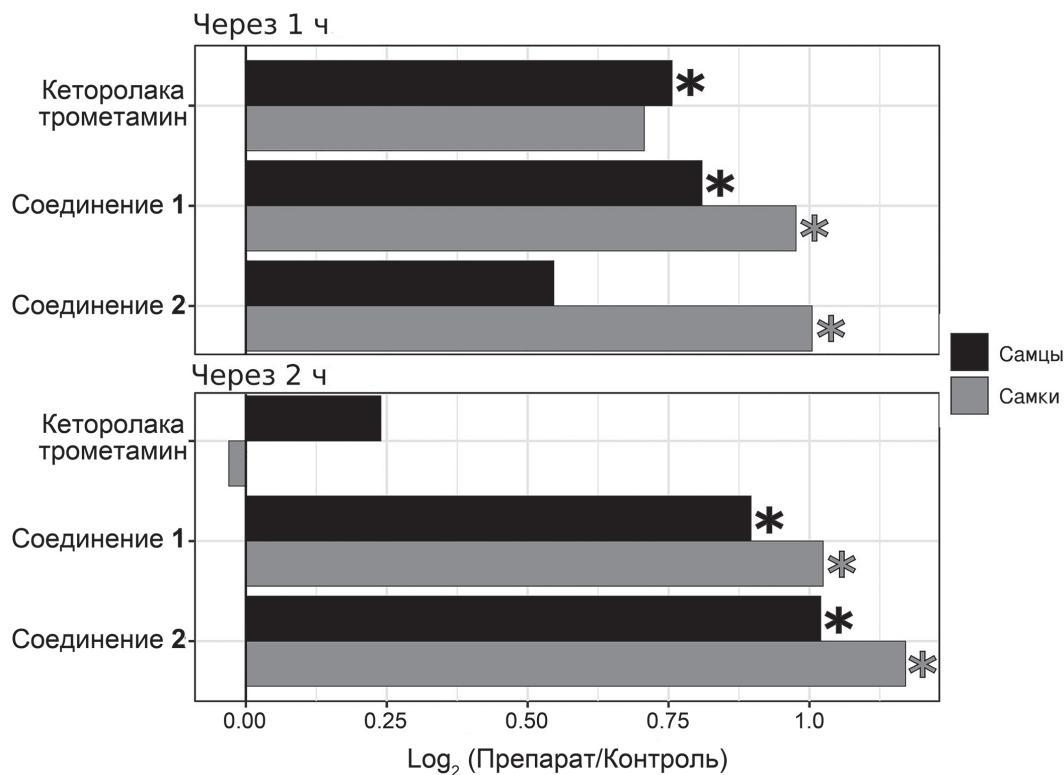


Рис. 2. Аналгетическая активность в модели острого механического раздражения лапы крыс в teste «Каррагениновый отек», определяемая по величине порога болевой реакции в ответ на давление, приложенное к воспаленной лапе, через 1 и 2 ч после внутрижелудочного введения соединений 1 и 2 и кеторолака трометамина (*статистически значимое отличие от контрольной группы)

Fig. 2. Analgesic activity in the carrageenan-induced rat paw edema model evaluated by the pain threshold in response to mechanical pressure applied to the inflamed paw 1 and 2 h after the intragastric administration of compounds 1 and 2 and ketorolac tromethamine (*statistically significant difference vs. control group)

2.2. Аналгетическая активность соединений 1 и 2 на модели острого химического раздражения «Уксусные корчи». Аналгетический эффект исследуемых соединений был подтвержден и результатами теста химического болевого раздражения «Уксусные корчи», предназначенного для исследования острой висцеральной и глубокой боли и являющегося одной из немногих моделей, которая позволяет дать количественную оценку проявляющегося эффекта. Специфическая болевая реакция, называемая «корчи», моделируется методом химического раздражения брюшины и сопровождается характерными движениями у животных (сокращение и расслабление брюшных мышц, вытягивание задних конечностей и пригибание спины), которые подсчитываются в контрольной и опытной группах. В ходе исследования установлена высокая анальгетическая активность соединения 2, для которого при внутрижелудочном способе введения показано достоверное (более 50 %) снижение количества корчей у животных обоих полов (табл. 2). Для соединения 1 и кеторолака трометамина показано лишь небольшое снижение количества корчей, при этом значительной анальгетической активности в используемой дозе не выявлено.

Согласно результатам, полученным в тестах механического и химического раздражения, анальгетическая активность соединений 1 и 2 не только не уступает, но даже и превосходит препарат сравнения по пролонгированности действия.

Табл. 2. Количество корчей в контрольной и экспериментальных группах, получавших соединения 1 и 2 или кеторолака трометамин (*статистически значимое отличие от контрольной группы)

Table 2. Number of writhes in the control group and the experimental groups treated with compounds 1 and 2 or ketorolac tromethamine (*statistically significant difference vs. control group)

| Соединение | Введенная доза, мг/кг | Пол животных | Количество корчей |
|-----------------------|-----------------------|--------------|-------------------|
| Контроль | — | самцы | 22 ± 7 |
| | | самки | 26 ± 8 |
| Кеторалака трометамин | 5.00 | самцы | 19 ± 5 |
| | | самки | 19 ± 8 |
| 1 | 6.10 | самцы | 21 ± 14 |
| | | самки | 18 ± 8 |
| 2 | 5.83 | самцы | 11 ± 5* |
| | | самки | 15 ± 6* |

2.3. Оценка противовоспалительной активности соединений 1 и 2 на модели острого экссудативного воспаления (перитонит) у мышей. Данная модель позволяет исследовать механизмы воспаления и оценивать эффекты изучаемых соединений в условиях острого воспалительного ответа. В ходе оценки противовоспалительной активности учитывается влияние исследуемых соединений и препарата сравнения на количество перitoneальной жидкости у мышей, образующейся в ответ на внутрибрюшинное введение уксусной кислоты (табл. 3). Показано, что количество экссудата у группы, получавшей соединение 1, снижается на 53 %, а у группы, получавшей соединение 2, – на 70 %. Согласно полученным результатам, соединение 2 проявляет сопоставимую с препаратом сравнения противовоспалительную активность на модели острого экссудативного воспаления.

Табл. 3. Количество перitoneальной жидкости у мышей в контрольной и экспериментальных группах, получавших внутрижелудочно соединения 1 и 2 или кеторолака трометамин (*статистически значимое отличие от контрольной группы)

| Соединение | Введенная доза, мг/кг | Пол животных | Масса перitoneального экссудата, г |
|-----------------------|-----------------------|--------------|------------------------------------|
| Контроль | — | самцы | 0.4 ± 0.2 |
| | | самки | 0.25 ± 0.09 |
| Кеторалака трометамин | 5.00 | самцы | 0.07 ± 0.07* |
| | | самки | 0.06 ± 0.04* |
| 1 | 6.10 | самцы | 0.09 ± 0.06* |
| | | самки | 0.15 ± 0.07 |
| 2 | 5.83 | самцы | 0.10 ± 0.08* |
| | | самки | 0.10 ± 0.04* |

2.4. Результаты исследования токсического действия соединений 1 и 2 и препарата сравнения при многократном внутрижелудочном введении крысам. Исследуемые соединения и препарат сравнения животным вводили ежедневно с помощью зонда в течение 2-х недель. После 14-ти дней введения было проведено патоморфологическое

вскрытие, в ходе которого оценивали состояние внутренних органов. Отдельно фиксировали массу тимуса и селезенки, так как изменение массы этих лимфоидных органов является важным индикатором активности иммунной системы [20, 21]. Показано отсутствие каких-либо различий в массе селезенки и тимуса в контрольной и опытных группах. В процессе патоморфологического вскрытия также проведен осмотр внутренних органов, включая желудок, печень, почки и кишечник. При оценке ульцерогенного действия показано, что для соединений **1** и **2** степень повреждений соответствует 1 баллу, а для препарата сравнения – 2.5 баллам. Также важно отметить, что, в отличие от препарата сравнения, для соединений **1** и **2** патологических изменений в почках не обнаружено.

Проведен общий анализ крови грызунов после многократного внутрижелудочного введения соединений **1** и **2** и кеторолака трометамина (табл. 4). Препарат сравнения приводит к снижению уровня гемоглобина и эритроцитов у самцов и самок, а также уровня гематокрита у самок относительно нормы. У животных, получавших соединения **1** и **2**, эти параметры сохраняются в норме. Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что исследуемые производные пиридоксина не оказывают негативного влияния на кроветворную систему.

Табл. 4. Гематологические показатели после 14-дневного внутрижелудочного введения соединений **1** и **2** или кеторолака трометамина (*статистически значимое отличие от контрольной группы)

Table 4. Hematological parameters after 14 days of intragastric administration of compounds **1** and **2** or ketorolac tromethamine (*statistically significant difference vs. control group)

| Показатель | Значение в норме | Кеторолака трометамин | Соединение 1 | Соединение 2 |
|-------------------------|------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|
| Самцы (δ) | | | | |
| Лейкоциты | 11 ± 2 | 10 ± 2 | 13.8 ± 0.5 | 13 ± 2 |
| Лимфоциты | 9 ± 2 | 7 ± 1 | 10 ± 1 | 9 ± 1 |
| Промежуточные клетки | 0.38 ± 0.03 | 0.39 ± 0.03 | 0.7 ± 0.1 | 0.5 ± 0.8 |
| Лимфоциты, % | 81 ± 14 | 71 ± 9 | 73 ± 11 | 70 ± 9 |
| Промежуточные клетки, % | 3.8 ± 0.5 | 4.5 ± 0.8 | 5 ± 1 | 3 ± 1 |
| Эритроциты | 7.6 ± 0.2 | 6.6 ± 0.7* | 7.7 ± 0.5 | 7.9 ± 0.4 |
| Гемоглобин | 154 ± 6 | 139 ± 13* | 149 ± 4 | 155 ± 7 |
| Гематокрит | 38 ± 1 | 35 ± 2 | 36 ± 6 | 40 ± 2 |
| Тромбоциты | 372 ± 33 | 419 ± 45 | 396 ± 31 | 350 ± 32 |
| Тромбокрит | 0.24 ± 0.04 | 0.28 ± 0.06 | 0.25 ± 0.04 | 0.22 ± 0.03 |
| Самки (φ) | | | | |
| Лейкоциты | 13 ± 1 | 13 ± 2 | 13 ± 4 | 12 ± 1 |
| Лимфоциты | 10 ± 2 | 10 ± 1 | 10 ± 2 | 9 ± 2 |
| Промежуточные клетки | 0.30 ± 0.04 | 0.6 ± 0.1 | 0.62 ± 0.03 | 0.58 ± 0.03 |
| Лимфоциты, % | 82 ± 4 | 77 ± 4 | 76 ± 6 | 78 ± 4 |
| Промежуточные клетки, % | 2.6 ± 0.6 | 5 ± 1 | 4 ± 2 | 6 ± 2 |
| Эритроциты | 7.3 ± 0.5 | 5 ± 1* | 7.2 ± 0.3 | 6.6 ± 0.2 |
| Гемоглобин | 154 ± 14 | 117 ± 22* | 148 ± 4 | 138 ± 8 |
| Гематокрит | 38 ± 3 | 30 ± 4* | 37 ± 1 | 35 ± 2 |
| Тромбоциты | 314 ± 30 | 436 ± 29* | 348 ± 27 | 400 ± 37 |
| Тромбокрит | 0.20 ± 0.05 | 0.28 ± 0.01 | 0.21 ± 0.02 | 0.25 ± 0.06 |

Заключение

Проведенные исследования показали высокую анальгетическую и противовоспалительную активность бифармакофорных трис- и тетракиспроизводных пиридоксина и кеторолака, сопоставимую или превышающую этот показатель для препарата сравнения кеторолака трометамина. При этом соединения **1** и **2** имеют более благоприятный профиль безопасности по отношению к желудочно-кишечному тракту, выделительной и кроветворной системам грызунов, которые более всего подвержены патологическим изменениям под действием НПВС. Таким образом, трис- и тетракиспроизводные пиридоксина и кеторолака можно рассматривать как перспективные доклинические кандидаты для разработки высокоэффективных и безопасных НПВС пролонгированного действия.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Dwivedi A.K., Gurjar V., Kumar S., Singh N. Molecular basis for nonspecificity of nonsteroidal anti-inflammatory drugs (NSAIDs) // Drug Discovery Today. 2015. V. 20, No 7. P. 863–873. <https://doi.org/10.1016/j.drudis.2015.03.004>.
2. Handa O., Naito Y., Fukui A., Omatsu T., Yoshikawa T. The impact of non-steroidal anti-inflammatory drugs on the small intestinal epithelium // J. Clin. Biochem. Nutr. 2014. V. 54, No 1. P. 2–6. <https://doi.org/10.3164/jcbn.13-84>.
3. Blanca-Lopez N., Soriano V., Garcia-Martin E., Canto G., Blanca M. NSAID-induced reactions: Classification, prevalence, impact, and management strategies // J. Asthma Allergy. 2019. V. 12. P. 217–233. <https://doi.org/10.2147/JAA.S164806>.
4. Bombardier C., Laine L., Reicin A., Shapiro D., Burgos-Vargas R., Davis B., Day R., Ferraz M.B., Hawkey C.J., Hochberg M.C., Kvien T.K., Schnitzer T.J. Comparison of upper gastrointestinal toxicity of rofecoxib and naproxen in patients with rheumatoid arthritis // N. Engl. J. Med. 2000. V. 343, No 21. P. 1520–1528. <https://doi.org/10.1056/NEJM200011233432103>.
5. Raja S.N., Carr D.B., Cohen M., Finnerup N.B., Flor H., Gibson S., Keefe F.J., Mogil J.S., Ringkamp M., Sluka K.A., Song X.-J., Stevens B., Sullivan M.D., Tutelman P.R., Ushida T., Vader K. The revised International Association for the Study of Pain definition of pain: Concepts, challenges, and compromises // Pain. 2020. V. 161, No 9. P. 1976–1982. <https://doi.org/10.1097/j.pain.0000000000001939>.
6. Khan S., Andrews K.L., Chin-Dusting J.P.F. Cyclo-oxygenase (COX) inhibitors and cardiovascular risk: Are non-steroidal anti-inflammatory drugs really anti-inflammatory? // Int. J. Mol. Sci. 2019. V. 20, No 17. Art. 4262. <https://doi.org/10.3390/ijms20174262>.
7. Havelin J., Imbert I., Cormier J., Allen J., Porreca F., King T. Central sensitization and neuropathic features of ongoing pain in a rat model of advanced osteoarthritis // J. Pain. 2016. V. 17, No 3. P. 374–382. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2015.12.001>.
8. Ahmed M., Azam F., Gbaj A., Zetrini A.E., Abodlal A.S., Rghigh A., Elmahdi E., Hamza A., Salama M., Bensaber S.M. Ester prodrugs of ketoprofen: Synthesis, in vitro stability, in vivo biological evaluation and in silico comparative docking studies against COX-1 and COX-2 // Curr. Drug Discovery Technol. 2016. V. 13, No 1. P. 41–57. <https://doi.org/10.2174/1570163813666160119092807>.
9. Jain S., Tran S., El Gendy M.A.M., Kashfi K., Jurasz P., Velázquez-Martínez C.A. Nitric oxide release is not required to decrease the ulcerogenic profile of nonsteroidal anti-inflammatory drugs // J. Med. Chem. 2012. V. 55, No 2. P. 688–696. <https://doi.org/10.1021/jm200973j>.

10. Bonina F., Puglia C., Santagati N.A., Saija A., Tomaino A., Tita B. Oligoethylene ester derivatives of ketoprofen, naproxen and diclofenac as oral prodrugs: A pharmacological evaluation // Pharmazie. 2002. V. 57, No 8. P. 552–555.
11. Sehajpal S., Prasad D.N., Singh R.K. Prodrugs of non-steroidal anti-inflammatory drugs (NSAIDs): A long march towards synthesis of safer NSAIDs // Mini-Rev. Med. Chem. 2018. V. 18, No 14. P. 1199–1219. <https://doi.org/10.2174/1389557518666180330112416>.
12. Штырлин Ю.Г., Павельев Р.С., Иксанова А.Г., Штырлин Н.В., Пугачев М.В., Балакин К.В., Аймалетдинов А.А., Ганиев И.М., Маланьева А.Г. Нестероидное противовоспалительное средство на основе напроксена, обладающее низкой гастротоксичностью // Патент РФ на изобретение № 2629367. 2017. Бюл. ФИПС № 25.
13. Штырлин Ю.Г., Петухов А.С., Стрельник А.Д., Штырлин Н.В., Иксанова А.Г., Пугачев М.В., Павельев Р.С., Дзюркевич М.С., Гарипов М.Р., Балакин К.В. Химия пиридоксина в разработке лекарственных средств // Изв. АН. Сер. хим. 2019. № 5. С. 911–945.
14. Пугачев М.В., Агафонова М.Н., Васильева О.С., Фафанова Е.М., Штырлин Ю.Г. Синтез и анальгетическая активность пролекарственных бифармакофорных производных на основе пиридоксина и кеторолака // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2024. Т. 166, Вып. 4. С. 608–622. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.4.608-622>.
15. Forrest J.B., Heitlinger E.L., Revell S. Ketorolac for postoperative pain management in children // Drug Saf. 1997. V. 16, No 5. P. 309–329. <https://doi.org/10.2165/00002018-199716050-00003>.
16. Hilovská L., Jendželovský R., Fedoročko P. Potency of non-steroidal anti-inflammatory drugs in chemotherapy // Mol. Clin. Oncol. 2015. V. 3, No 1. P. 3–12. <https://doi.org/10.3892/mco.2014.446>.
17. Миронов А.Н. Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. М.: Гриф и К, 2012. 944 с.
18. Granados-Soto V., López-Muñoz F.J., Hong E., Flores-Murrieta F.J. Relationship between pharmacokinetics and the analgesic effect of ketorolac in the rat // J. Pharmacol. Exp. Ther. 1995. V. 272, No 1. P. 352–356. [https://doi.org/10.1016/S0022-3565\(25\)24336-1](https://doi.org/10.1016/S0022-3565(25)24336-1).
19. Bhuiyan M.M.R., Bhuiya N.M.M.A., Hasan M.N., Nahar U.J. In vivo and in silico evaluation of antinociceptive activities of seed extract from the *Holarrhena antidysenterica* plant // Heliyon. 2020. V. 6, No 5. Art. e03962. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03962>.
20. Loveless S.E., Hoban D., Sykes G., Frame S.R., Everds N.E. Evaluation of the immune system in rats and mice administered linear ammonium perfluorooctanoate // Toxicol. Sci. 2008. V. 105, No 1. P. 86–96. <https://doi.org/10.1093/toxsci/kfn113>.
21. Randolph G.J., Ivanov S., Zinselmeyer B.H., Scallan J.P. The lymphatic system: Integral roles in immunity // Annu. Rev. Immunol. 2017. V. 35. P. 31–52. <https://doi.org/10.1146/annurev-immunol-041015-055354>.

References

1. Dwivedi A.K., Gurjar V., Kumar S., Singh N. Molecular basis for nonspecificity of nonsteroidal anti-inflammatory drugs (NSAIDs). *Drug Discovery Today*, 2015, vol. 20, no. 7, pp. 863–873. <https://doi.org/10.1016/j.drudis.2015.03.004>.
2. Handa O., Naito Y., Fukui A., Omatsu T., Yoshikawa T. The impact of non-steroidal anti-inflammatory drugs on the small intestinal epithelium. *J. Clin. Biochem. Nutr.*, 2014, vol. 54, no. 1, pp. 2–6. <https://doi.org/10.3164/jcbn.13-84>.
3. Blanca-Lopez N., Soriano V., Garcia-Martin E., Canto G., Blanca M. NSAID-induced reactions: Classification, prevalence, impact, and management strategies. *J. Asthma Allergy*, 2019, vol. 12, pp. 217–233. <https://doi.org/10.2147/JAA.S164806>.
4. Bombardier C., Laine L., Reicin A., Shapiro D., Burgos-Vargas R., Davis B., Day R., Ferraz M.B., Hawkey C.J., Hochberg M.C., Kvien T.K., Schnitzer T.J. Comparison of upper gastrointestinal toxicity

- of rofecoxib and naproxen in patients with rheumatoid arthritis. *N. Engl. J. Med.*, 2000, vol. 343, no. 21, pp. 1520–1528. <https://doi.org/10.1056/NEJM200011233432103>.
5. Raja S.N., Carr D.B., Cohen M., Finnerup N.B., Flor H., Gibson S., Keefe F.J., Mogil J.S., Ringkamp M., Sluka K.A., Song X.-J., Stevens B., Sullivan M.D., Tutelman P.R., Ushida T., Vader K. The revised International Association for the Study of Pain definition of pain: Concepts, challenges, and compromises. *Pain*, 2020, vol. 161, no. 9, pp. 1976–1982. <https://doi.org/10.1097/j.pain.0000000000001939>.
 6. Khan S., Andrews K.L., Chin-Dusting J.P.F. Cyclo-oxygenase (COX) inhibitors and cardiovascular risk: Are non-steroidal anti-inflammatory drugs really anti-inflammatory? *Int. J. Mol. Sci.*, 2019, vol. 20, no. 17, art. 4262. <https://doi.org/10.3390/ijms20174262>.
 7. Havelin J., Imbert I., Cormier J., Allen J., Porreca F., King T. Central sensitization and neuropathic features of ongoing pain in a rat model of advanced osteoarthritis. *J. Pain*, 2016, vol. 17, no. 3, pp. 374–382. <https://doi.org/10.1016/j.jpain.2015.12.001>.
 8. Ahmed M., Azam F., Gbaj A., Zetrini A.E., Abodlal A.S., Rghigh A., Elmahdi E., Hamza A., Salama M., Bensaber S.M. Ester prodrugs of ketoprofen: Synthesis, in vitro stability, in vivo biological evaluation and in silico comparative docking studies against COX-1 and COX-2. *Curr. Drug Discovery Technol.*, 2016, vol. 13, no. 1, pp. 41–57. <https://doi.org/10.2174/1570163813666160119092807>.
 9. Jain S., Tran S., El Gendy M.A.M., Kashfi K., Jurasz P., Velázquez-Martínez C.A. Nitric oxide release is not required to decrease the ulcerogenic profile of nonsteroidal anti-inflammatory drugs. *J. Med. Chem.*, 2012, vol. 55, no. 2, pp. 688–696. <https://doi.org/10.1021/jm200973j>.
 10. Bonina F., Puglia C., Santagati N.A., Saija A., Tomaino A., Tita B. Oligoethylene ester derivatives of ketoprofen, naproxen and diclofenac as oral prodrugs: A pharmacological evaluation. *Pharmazie*, 2002, vol. 57, no. 8, pp. 552–555.
 11. Sehajpal S., Prasad D.N., Singh R.K. Prodrugs of non-steroidal anti-inflammatory drugs (NSAIDs): A long march towards synthesis of safer NSAIDs. *Mini-Rev. Med. Chem.*, 2018, vol. 18, no. 14, pp. 1199–1219. <https://doi.org/10.2174/138955751866180330112416>.
 12. Shtyrlin Y.G., Pavelyev R.S., Iksanova A.G., Shtyrlin N.V., Pugachev M.V., Balakin K.V., Aimaletdinov A.M., Ganiev I.M., Malan'eva A.G. Nonsteroid anti-inflammatory agent based on naproxen with low gastrototoxicity. Patent RF no. 2629367. *Byull. FIPS*, 2017, no. 25. (In Russian)
 13. Shtyrlin Y.G., Petukhov A.S., Strelnik A.D., Shtyrlin N.V., Iksanova A.G., Pugachev M.V., Pavelyev R.S., Dzyurkevich M.S., Garipov M.R., Balakin K.V. Chemistry of pyridoxine in drug design. *Russ. Chem. Bull.*, 2019, vol. 68, no. 5, pp. 911–945. <https://doi.org/10.1007/s11172-019-2504-5>.
 14. Pugachev M.V., Shtyrlin N.V., Agafonova M.N., Vasileva O.S., Fafanova E.M., Shtyrlin Y.G. Synthesis and analgesic properties of prodrug bipharmacophore compounds based on pyridoxine and ketorolac. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta Seriya Estestvennye Nauki*, 2024, vol. 166, no. 4, pp. 608–622. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2024.4.608-622>. (In Russian)
 15. Forrest J.B., Heitlinger E.L., Revell S. Ketorolac for postoperative pain management in children. *Drug Saf.*, 1997, vol. 16, no. 5, pp. 309–329. <https://doi.org/10.2165/00002018-199716050-00003>.
 16. Hil'ovská L., Jendželovský R., Fedoročko P. Potency of non-steroidal anti-inflammatory drugs in chemotherapy. *Mol. Clin. Oncol.*, 2015, vol. 3, no. 1, pp. 3–12. <https://doi.org/10.3892/mco.2014.446>.
 17. Mironov A.N. *Rukovodstvo po provedeniyu doklinicheskikh issledovanii lekarstvennykh sredstv* [Guidelines for Preclinical Studies of Drugs]. Moscow, Grif i K, 2012. 944 p. (In Russian)
 18. Granados-Soto V., López-Muñoz F.J., Hong E., Flores-Murrieta F.J. Relationship between pharmacokinetics and the analgesic effect of ketorolac in the rat. *J. Pharmacol. Exp. Ther.*, 1995, vol. 272, no. 1, pp. 352–356. [https://doi.org/10.1016/S0022-3565\(25\)24336-1](https://doi.org/10.1016/S0022-3565(25)24336-1).
 19. Bhuiyan M.M.R., Bhuiyan N.M.M.A., Hasan M.N., Nahar U.J. *In vivo* and *in silico* evaluation of antinociceptive activities of seed extract from the *Holarrhena antidysenterica* plant. *Helijon*, 2020, vol. 6, no. 5, art. e03962. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2020.e03962>.

20. Loveless S.E., Hoban D., Sykes G., Frame S.R., Everds N.E. Evaluation of the immune system in rats and mice administered linear ammonium perfluoroctanoate. *Toxicol. Sci.*, 2008, vol. 105, no. 1, pp. 86–96. <https://doi.org/10.1093/toxsci/kfn113>.
21. Randolph G.J., Ivanov S., Zinselmeyer B.H., Scallan J.P. The lymphatic system: Integral roles in immunity. *Annu. Rev. Immunol.*, 2017, vol. 35, pp. 31–52. <https://doi.org/10.1146/annurev-immunol-041015-055354>.

Информация об авторах

Ольга Сергеевна Васильева, научный сотрудник НИЛ «Лаборатория по разработке лекарственных средств для терапии заболеваний, вызываемых резистентными микроорганизмами» Научно-образовательного центра фармацевтики, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: *OISVasileva@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4147-7521>

Мария Николаевна Агафонова, кандидат химических наук, старший научный сотрудник НИЛ «Лаборатория по разработке лекарственных средств для терапии заболеваний, вызываемых резистентными микроорганизмами» Научно-образовательного центра фармацевтики, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: *Mariya.Agafonova@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5286-4116>

Михаил Владимирович Пугачев, кандидат химических наук, старший научный сотрудник отдела медицинской химии Научно-образовательного центра фармацевтики, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: *mpugache@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9111-2662>

Альбина Геннадьевна Маланьева, ведущий инженер НИЛ «Лаборатория по разработке лекарственных средств для терапии заболеваний, вызываемых резистентными микроорганизмами» Научно-образовательного центра фармацевтики, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: *AGMalaneva@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4408-5363>

Юрий Григорьевич Штырлин, доктор химических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела медицинской химии Научно-образовательного центра фармацевтики, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: *Yuri.Shtyrlin@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2777-719X>

Author Information

Olga S. Vasileva, Researcher, Laboratory of Drugs Against Resistant Microorganisms, Scientific and Educational Center for Pharmacy, Kazan Federal University

E-mail: *OISVasileva@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4147-7521>

Mariya N. Agafonova, Cand. Sci. (Chemistry), Senior Researcher, Laboratory of Drugs Against Resistant Microorganisms, Scientific and Educational Center for Pharmacy, Kazan Federal University

E-mail: *Mariya.Agafonova@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5286-4116>

Mikhail V. Pugachev, Cand. Sci. (Chemistry), Senior Researcher, Department of Medicinal Chemistry, Scientific and Educational Center for Pharmacy, Kazan Federal University

E-mail: *mpugache@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9111-2662>

Albina G. Malanyeva, Leading Engineer, Laboratory of Drugs Against Resistant Microorganisms, Scientific and Educational Center for Pharmacy, Kazan Federal University

E-mail: *AGMalaneva@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4408-5363>

Yuri G. Shtyrlin, Dr. Sci. (Chemistry), Associate Professor, Leading Researcher, Department of Medicinal Chemistry, Scientific and Educational Center of Pharmacy, Kazan Federal University

E-mail: *Yuri.Shtyrlin@kpfu.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2777-719X>

Поступила в редакцию 29.11.2024

Received November 29, 2024

Принята к публикации 31.01.2025

Accepted January 31, 2025

Оригинальная статья

УДК 57.042

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.385-398>**Влияние гидролизата плаценты на физиологические параметры и выживаемость мышей при воздействии рентгеновского излучения в дозе 6.5 Гр****Л.А. Ромодин¹✉, О.В. Никитенко^{1,2}, Т.М. Бычкова^{1,2}, А.А. Московский^{1,3}, Р.Г. Ильязов⁴**¹Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна, г. Москва, Россия²Государственный научный центр Российской Федерации – Институт медико-биологических проблем Российской академии наук, г. Москва, Россия³Национальный исследовательский ядерный университет «МИФИ», г. Москва, Россия⁴ООО Научно-производственный центр «ЛИПОСТ РИ», г. Елабуга, Россия

✉rla2904@mail.ru

Аннотация

Изучены радиозащитные свойства препарата гидролизата плаценты человека при внутрибрюшинном введении самцам мышей ICR (CD-1). Для этого применен препарат с торговым названием «Лаеннек» (Japan Bio Products, Co. Ltd., Япония) в двух режимах. В первом случае препарат в дозировке 112 мкг/г вводили через 30 мин, 1, 2 и 3 дня после облучения. Второй способ предполагал пять ежедневных введений препарата в дозировке 112 мкг/г и облучение мышей рентгеновским излучением в дозе 6.5 Гр на третий день после последнего введения. Эффективность препарата оценена на основании данных по 30-суточной выживаемости подопытных животных и значений показателей (число ядросодержащих клеток в костном мозге, содержание тиобарбитурат (ТБК)-активных продуктов в печени, содержание лейкоцитов и тромбоцитов в крови) через четверо суток после облучения. Установлено, что оба режима применения препарата не способствуют повышению уровня выживаемости и смягчению панцитопенического синдрома у облученных мышей. Однако содержание ТБК-активных продуктов в печени позволяет предполагать способность препарата гидролизата плаценты в незначительной степени подавлять метаболизм липидных радиотоксинов.

Ключевые слова: рентгеновское излучение, радиопротектор, гидролизат плаценты, перекисное окисление липидов, мыши.

Заключение Комитета по этике. Исследование одобрено Этическим комитетом ФГБУ ГНЦ ФМБЦ имени А.И. Бурназяна (протокол № 113 от 07.02.2024 г.) и выполнено в соответствии с Международными рекомендациями по проведению биомедицинских исследований с использованием животных (International Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals, 1985).

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 23-24-00383, <https://rscf.ru/project/23-24-00383/>).

Для цитирования: Ромодин Л.А., Никитенко О.В., Бычкова Т.М., Московский А.А., Ильязов Р.Г. Влияние гидролизата плаценты на физиологические параметры и выживаемость мышей при воздействии рентгеновского излучения в дозе 6.5 Гр // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 385–398. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.385-398>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.385-398>

The effect of placenta hydrolysate on the physiological parameters and survival of mice exposed to 6.5 Gy X-ray irradiation

L.A. Romodin¹✉, O.V. Nikitenko^{1,2}, T.M. Bychkova^{1,2}, A.A. Moskovskij^{1,3}, R.G. Il'yazov⁴

¹State Research Center – Burnasyan Federal Medical Biophysical Center
of Federal Medical Biological Agency, Moscow, Russia

²State Research Center – Institute of Biomedical Problems of Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia

³National Research Nuclear University MEPhI, Moscow, Russia

⁴LLC Scientific and Production Center “LIPOSTRI”, Yelabuga, Russia

✉rla2904@mail.ru

Abstract

The radioprotective properties of a human placenta hydrolysate known commercially as Laennec (Japan Bio Products, Co. Ltd., Japan) were studied. The preparation was administered intraperitoneally to male ICR (CD-1) mice using two regimens. In the first scenario, the mice received 112 µg/g of the preparation at 30 min and one, two, and three days after irradiation. Alternatively, they were given five daily injections of the preparation at a dosage of 112 µg/g and exposed to 6.5 Gy irradiation on the third day after the final administration. The efficacy of the preparation was assessed by 30-day survival rate, as well as by biological indices obtained four days after irradiation (number of nucleated cells in bone marrow, content of thiobarbituric acid reactive substances (TBARS) in liver, and leukocyte and platelet levels in blood). Neither of the two regimens improved survival or alleviated pancytopenia in the irradiated mice. However, the reduced TBARS contents in liver suggest that the preparation may exert a slight inhibitory effect on the metabolism of lipid radiotoxins.

Keywords: X-ray radiation, radioprotector, placenta hydrolysate, lipid peroxidation, mice

Institutional Review Board Statement. The study protocol was approved by the Ethics Committee of the State Research Center – Burnasyan Federal Medical Biophysical Center of Federal Medical Biological Agency (protocol no. 113 dated February 7, 2024) and conforms with the International Guiding Principles for Biomedical Research Involving Animals (1985).

Acknowledgments. This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 23-24-00383, <https://rscf.ru/project/23-24-00383/>).

For citation: Romodin L.A., Nikitenko O.V., Bychkova T.M., Moskovskij A.A., Il'yazov R.G. The effect of placenta hydrolysate on the physiological parameters and survival of mice exposed to 6.5 Gy X-ray irradiation. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 385–398. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.385-398>. (In Russian)

Введение

В современных условиях угроза радиоактивного загрязнения окружающей среды продолжает оставаться актуальной проблемой. Источники этой опасности многообразны и включают испытания ядерного оружия и потенциальные возможности его применения,

предполагаемые акты ядерного терроризма, аварии на предприятиях атомной энергетики, постоянно увеличивающееся количество радиоактивных отходов. В связи с этим одним из приоритетных направлений в радиобиологии является поиск и разработка действенных лекарственных средств, способных защитить от пагубного влияния ионизирующего излучения. При этом важным требованием к таким препаратам является не только эффективность с позиций радиозащиты, но и безопасность с точки зрения отсутствия химической токсичности. Ни один из известных в настоящее время эффективных радиопротекторов не удовлетворяет в полной мере этим требованиям [1]. Решение этой задачи не только снизит риски использования радиозащитных препаратов, но и поможет разработать способы нивелирования негативных последствий лучевой терапии онкологических заболеваний, а также обеспечить защиту организма космонавтов при совершении полетов в дальнем космосе [2, 3].

В настоящее время активно ведутся исследования, направленные на поиск радиозащитных препаратов среди малотоксичных и нетоксичных природных соединений, которые могли бы стать основой для создания нового поколения безопасных и эффективных радиозащитных препаратов [4–6]. Одним из таких примеров является плацента и различные произведенные из нее препараты, среди которых можно выделить препарат гидролизата плаценты «Лаеннек» от компании Japan Bio Products, Co. Ltd. (Япония), активно применяемый в клинической практике, прежде всего косметологической. При этом в ряде случаев отмечают, что «Лаеннек» был разработан как средство лечения лучевой болезни, что носит скорее рекламный характер. В научной литературе отмечается способность препарата гидролизата плаценты смягчать проявления лучевой болезни.

Так, в работе [7] сообщают о радиозащитных свойствах препарата гидролизата плаценты по результатам оценки выраженности энтеропатий у мышей C57BL/6, вызванных облучением в дозе 10 Гр. Мышам один раз в день в течение 5 дней внутрибрюшинно вводили гидролизат плаценты, а затем через 1 ч после последней инъекции облучали животных. Гидролизат плаценты дозозависимо снижал число апоптотических клеток через 24 ч после облучения у особей в опытной группе по сравнению с особями из группы облученного контроля. Также имело место существенное смягчение действия радиации на крипты Либеркюна в тощей кишке мышей, состояние которых оценивалось через 24 и 72 ч после облучения, что позволило сделать вывод о свойстве гидролизата плаценты смягчать кишечный синдром лучевой болезни. Этот эффект связан со способностью препарата стимулировать регенерацию тканей, в частности, интенсификацией регенерации поврежденных аксонов седалищного нерва за счет усиления синтеза белковых факторов GAP-43, обеспечивающего развитие нейронов и синаптиков, а также циклинзависимой киназы 2 (Cdc2) [8].

Циклинзависимая киназа 2 обеспечивает переход от G2-фазы клеточного цикла к фазе митоза [8, 9]. То есть ее вполне можно назвать ростовым фактором, который может способствовать быстрому восстановлению клеточных популяций. Это позволяет предполагать, что препарат гидролизата плаценты может смягчать панцитопенический синдром лучевой болезни.

Данные по лечению в условиях полевого госпиталя незаживающих язв путем прижигания к изъязвлению плаценты шероховатой стороной (сторона, обращенная при беременности в сторону стенки матки, материнская сторона плаценты [10]) показывают, что препарат плаценты может способствовать восстановлению тканей [11]. Манипуляции проводили дважды в день плацентами, собранными сразу после родов. У всех пациентов изъязвления заживали в течение месяца, а при наличии гнойных язв гной исчезал в течение недели. Пересадка кожи данным пациентам не потребовалась [11].

Показано, что комбинированное применение фракционного фототермолиза и препарата гидролизата плаценты человека «Лаеннек» способствует исчезновению рубцов на коже за счет улучшения микроциркуляции и трофики тканей в результате расширения просвета сосудов, уменьшения выраженности продуктивного васкулита, нормализации проницаемости сосудистой стенки, увеличения числа фибробластов и усиления их функциональной активности [12]. Разработан и запатентован способ лечения добропачественной гиперплазии предстательной железы, предполагающий введение в прямую кишку больного 1 %-ного раствора гидролизата плаценты с последующим внутриректальным введением ультразвукового излучателя (импульсный режим 50 Гц), интенсивность $0.3 \pm 0.05 \text{ Вт}/\text{см}^2$ [13].

В обзорной статье [14] представлены сведения о гепатопротекторном, противоопухолевом, нейропротекторном, противовоспалительном и радиозащитном действии препарата на основе плаценты, а также данные об его благотворном влиянии на кожные покровы (лечение ран, антивозрастной эффект) и выраженных иммуномодулирующих свойствах, обусловленных пептидами и другими входящими в состав препарата компонентами, антиоксидантными эффектами и повышением уровня интерлейкина-8 за счет активации внутриклеточного сигнального пути JNK/SAPK. Наблюдаемые клинические эффекты препарата гидролизата плаценты объясняются сложным химическим составом, включающим более 4000 белков, в том числе различные факторы роста, противо воспалительные цитокины и др., простагландины, энкефалины и другие нейропептиды, а также ряд микроэлементов.

Таким образом, исследования различных свойств, включая радиозащитные, препаратов на основе плаценты представляют практический интерес. Цель настоящей работы состоит в оценке радиозащитного эффекта гидролизата плаценты (коммерческий препарат «Лаеннек») при разовом воздействии на самцов мышей рентгеновского излучения в дозе 6.5 Гр.

1. Материалы и методы

1.1. Исследуемые животные и схема эксперимента. Эксперимент выполнен на 120 аутбредных самцах мышей линии ICR (CD-1) SPF-категории (массой $34.0 \pm 0.7 \text{ г}$), полученных из питомника лабораторных животных Российской академии наук (г. Пущино). Однократное кратковременное одностороннее тотальное облучение мышей осуществляли на рентгеновской биологической установке РУБ РУСТ-М1 (Россия), мощность дозы в контейнере с мышами составляла $0.85 \text{ Гр}/\text{мин} \pm 10 \%$, анодное напряжение – 200 кВ, алюминиевый фильтр – 1.5 мм. Доза излучения – 6.5 Гр.

Эксперимент проводили в двух повторностях, в каждой из которых группы состояли из 15 мышей, из них 10 мышей использовали для оценки 30-суточной выживаемости после облучения, а 5 мышей подвергали эвтаназии с помощью CO_2 -камеры через 4 сут после облучения для оценки биохимических показателей и определения содержания кариоцитов в бедренной кости.

Мышам из двух экспериментальных групп внутрибрюшинно вводили гидролизат плаценты человека (препарат «Лаеннек» от Japan Bio Products, Co. Ltd., Япония, поставщик ООО «ТД-Фарм») в объеме 0.32 мл. В роли среды для разведения препарата выступал 0.2 %-ный раствор уротропина (АО «Мосагроген», Россия). Итоговая доза вводимого препарата гидролизата плаценты составляла 112 мкг/г.

Подопытные животные были разделены на четыре группы: виварный контроль, облученный контроль и две облученные группы, подвергшиеся воздействию «Лаеннека». В первой

такой группе препарат вводили через 30 мин, а затем на 1, 2 и 3 сут после облучения. В другой группе проводили пять ежесуточных введений препарата, затем животных выдерживали двое суток без каких-либо манипуляций, а на трети сутки проводили облучение мышей.

1.2. Оценка выживаемости подопытных животных. Выживаемость мышей оценивали в течение 30 сут после облучения. Кумулятивную выживаемость рассчитывали по Каплану-Майеру [15]. Кривые выживаемости анализировали с помощью log-rank теста – сравнения выживаемости групп с учетом всего периода наблюдения. Статистически значимыми считали различия при $p_{(\text{log-rank test})} < 0.05$.

1.3. Оценка радиозащитной эффективности препарата. Для оценки радиозащитной эффективности препарата использовали следующие показатели: содержание лейкоцитов и тромбоцитов в крови, число ядросодержащих клеток в костном мозге и содержание тиобарбитурат (ТБК)-активных продуктов в печени.

Определение форменных элементов крови проводили с помощью ветеринарного гематологического анализатора Mindray BC-2800 Vet (Shenzhen Mindray Bio-Medical Electronics Co., Ltd., КНР).

Определение числа кариоцитов в бедренной кости ($n \times 10^6$ ядросодержащих клеток на бедро) проводили согласно методике [16]. Очищенную от мышцы бедренную кость животного промывали 4 мл 5 %-ного раствора уксусной кислоты, вымывая содержимое кости шприцем, а затем подсчитывали число ядросодержащих клеток в камере Горяева. Клетки костного мозга считали при малом увеличении (объектив $\times 8$ или $\times 9$, окуляр $\times 10$ или $\times 15$) в 5 больших квадратах, разделенных на 16 маленьких. Полученное число умножали на 0.2.

Для определения ТБК-активных продуктов в печени мышей использовали методики [17, 18] с некоторыми модификациями. Предварительно взвешенную печень мыши помещали в пробирку, содержащую 1 мл деионизированной воды, затем проводили гомогенизацию при добавлении 9 мл деионизированной воды. Полученный гомогенат интенсивно встряхивали и центрифугировали в течение 30 мин при 2000 г. Затем брали 0.2 мл перемешанной надосадочной жидкости и помещали в другую пробирку, содержащую 3 мл 2 %-ной H_3PO_4 (ООО «ЛС», Россия) и 1 мл 0.8 %-ной тиобарбитуровой кислоты (CDH, Индия), и инкубировали пробу в течение 1 ч при 95 °C. После этого в пробирку вносили 5 мл *n*-бутанола (АО «Экос-1», Россия), содержимое пробирки интенсивно перемешивали и центрифугировали при 2000 г в течение 30 мин. Для определения ТБК-активных продуктов использовали органическую фракцию. Спектры поглощения регистрировали с помощью спектрофотометра Agilent Cary 60 (Agilent Technologies, США) в диапазоне длин волн 500–600 нм в кюветах с толщиной поглащающего слоя 1 см. В качестве раствора сравнения использовали раствор, полученный по вышеописанной методике, но содержащий 0.2 мл деионизированной воды вместо надосадочной жидкости после получения гомогената печени. Определение содержания ТБК-активных продуктов (нмоль/г печени) проводили по формуле:

$$M = \frac{8.1 + 1060(A_{535} - A_{580})}{m},$$

где M – содержание ТБК-активных продуктов, нмоль/г печени; A_{535} – оптическая плотность бутанольной фракции при 535 нм; A_{580} – оптическая плотность бутанольной фракции при 580 нм; m – масса взятой на исследование печени, г.

Содержание ТБК-реактивных продуктов в печени выражали в относительных единицах как отношение полученного значения M к среднему значению M для группы виварного контроля.

1.4. Статистический анализ полученных результатов проводили общепринятыми методами вариационной статистики (*t*-критерий Стьюдента и *U*-критерий Манна–Уитни). Биохимические и морфологические параметры через 4 дня после облучения представлены в виде медианы и верхнего и нижнего квартилей. Различия считали значимыми при $p < 0.05$.

2. Результаты исследования

Все животные из группы виварного контроля выжили на протяжении всего эксперимента. При этом не было зафиксировано каких-либо проявлений ухудшения их самочувствия.

На рис. 1 представлены биохимические и морфологические параметры через 4 дня после облучения мышей рентгеновским излучением в дозе 6.5 Гр.

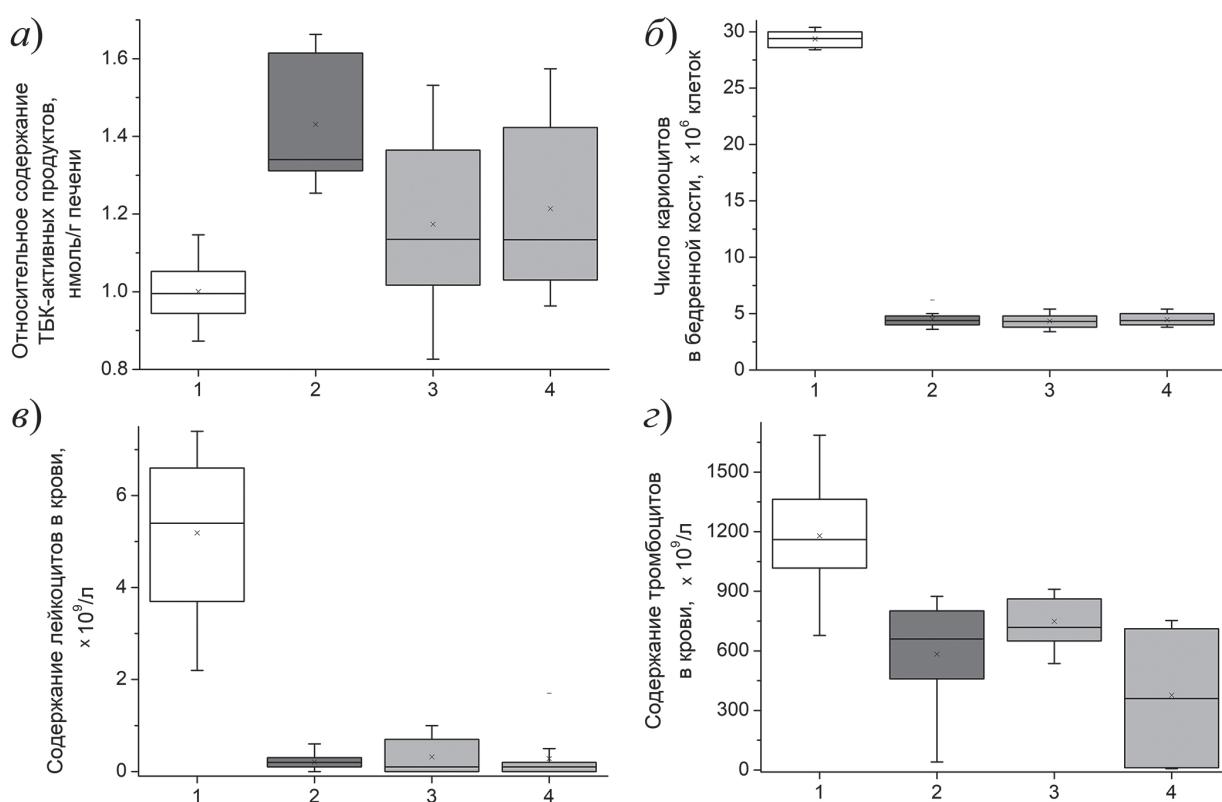


Рис. 1. Биохимические (относительное содержание ТБК-активных продуктов (а)) и морфологические (содержание кариоцитов в бедренной кости (б), лейкоцитов (в) и тромбоцитов (г) в крови) параметры мышей через 4 дня после облучения рентгеновским излучением в дозе 6.5 Гр: 1 – виварный контроль; 2 – облученный контроль; 3 – группа после введения гидролизата плаценты через 30 мин, 1, 2 и 3 сут после облучения; 4 – группа после пяти ежедневных введений препарата и облучения на третий день после последнего введения

Fig. 1. Biochemical (relative content of TBARS (a)) and morphological (karyocytes in femoral bone marrow (b), leukocytes (c) and platelets (d) in blood) parameters of the mice four days after 6.5 Gy X-ray irradiation: 1 – intact control; 2 – irradiated control; 3 – group treated with placenta hydrolysate at 30 min and one, two, and three days after irradiation; 4 – group given five daily injections of the preparation and irradiated on the third day after the final administration

Полученные данные показывают, что ни один из рассмотренных режимов использования препарата гидролизата плаценты не способствует смягчению панцитопенического синдрома лучевой болезни, заключающегося в гибели быстроделящихся клеток и, как следствие, сокращении числа форменных элементов крови [19]. А применение препарата перед

облучением приводило даже к несколько более выраженной тромбоцитопении по сравнению с группой облученного контроля.

Единственным показателем, по которому применение гидролизата плаценты способствовало некоторому смягчению последствий облучения, является содержание ТБК-активных продуктов в печени, характеризующее уровень конечных продуктов перекисного окисления липидов [17, 18].

Данные о 30-суточной выживаемости облученных мышей (рис. 2) свидетельствуют о том, что рассмотренные режимы применения препарата гидролизата плаценты человека «Лаеннек» повышают долю погибших в течение 30 сут после облучения животных, то есть снижают их выживаемость. При этом отсутствует различие в динамике смертности и конечной выживаемости для обеих групп, подвергшихся воздействию препарата независимо от режима его введения.

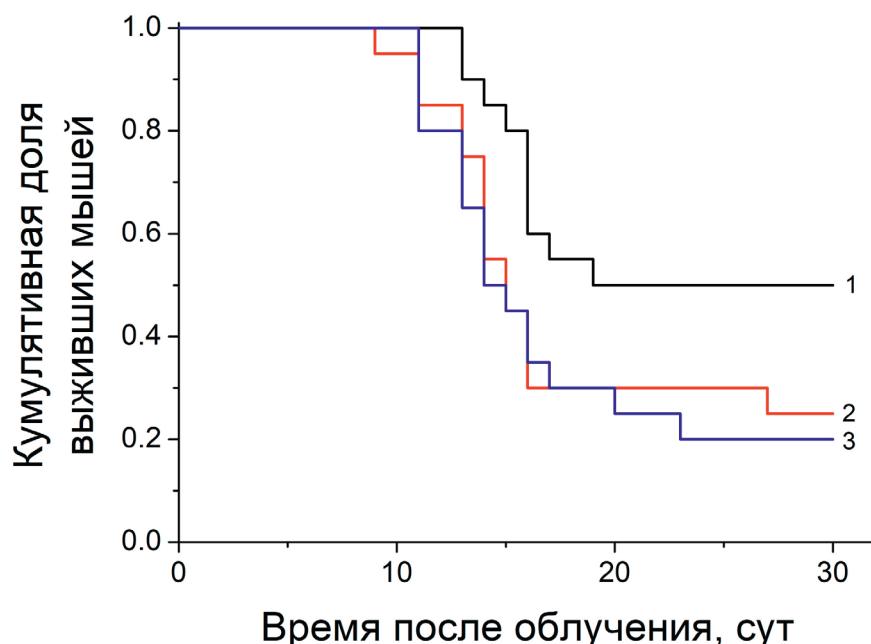


Рис. 2. Динамика выживаемости самцов мышей ICR (CD-1) по Каплану – Майеру после воздействия рентгеновского излучения в дозе 6.5 Гр: 1 – облученный контроль; 2 – группа после введения гидролизата плаценты через 30 мин, 1, 2 и 3 сут после облучения; 3 – группа после пяти ежедневных введений препарата и облучения на третий день после последнего введения

Fig. 2. Survival dynamics of male ICR (CD-1) mice after 6.5 Gy X-ray irradiation according to Kaplan–Meier analysis: 1 – irradiated control; 2 – group treated with placenta hydrolysate at 30 min and one, two, and three days after irradiation; 3 – group given five daily injections of the preparation and irradiated on the third day after the final administration

3. Обсуждение результатов

Полученные результаты свидетельствуют о том, что, по крайней мере, в используемых режимах препарат гидролизата плаценты абсолютно не проявляет защитные свойства при облучении организма в летальной дозе. Кроме того, исходя из динамики смертности облученных мышей (рис. 2), можно считать, что применение препарата «Лаеннек» играет негативную роль, так как мыши, получавшие препарат (как до, так и после облучения), оказались менее устойчивы к воздействию радиации по сравнению с группой облученного контроля.

Применение гидролизата плаценты не оказывает влияние на гибель кардиоцитов в костном мозге (рис. 1, б) у мышей в группе, подверженной влиянию препарата до облучения. Тромбоцитопения у некоторых мышей оказалась даже более выраженной, чем в среднем в облученном контроле (рис. 1, в).

Сравнение влияния введения гидролизата плаценты до и после облучения показывает, что во втором случае эффект более выражен, хотя и статистически незначим. Это выражается в незначительной коррекции лейкопении у некоторых мышей (рис. 1, в). У отдельных особей из этой группы даже наблюдается снижение содержания ТБК-активных продуктов в печени до уровня виварного контроля (рис. 1, а), что свидетельствует о смягчении процессов метаболизма липидных радиотоксинов.

На основе полученных данных можно предположить принципиальную возможность подбора такого режима использования препарата гидролизата плаценты, при котором будет наблюдаться радиозащитный эффект. В этом случае препарат гидролизата плаценты, вероятно, сможет проявить радиозащитные свойства как радиомодулятор, повышающий устойчивость и регенеративный потенциал организма [20]. Однако ожидать эффективности препарата при облучении в больших дозах не приходится. Более реальным сценарием является подбор эффективного режима применения препарата гидролизата плаценты при средних и малых дозах облучения.

При выборе дозировки препарата гидролизата плаценты мы руководствовались принципом, применяемым для классических радиопротекторов. Он подразумевает использование препарата в максимальной концентрации, которая не оказывает явных токсикологических эффектов [1]. Этот принцип хорошо работает при выборе рабочих дозировок эталонных радиопротекторов, таких как индралин [21], цистамин и амифостин [22]. Введение мышам более высоких по сравнению с используемой в эксперименте по облучению дозировок гидролизата плаценты человека не показывает клиническую картину отравления. Поэтому выбор дозировки препарата был сделан в пользу примененной в исследовании и составившей 112 мкг/г. Однако не исключено, что препарат «Лаеннек» при остром воздействии деструктивных факторов, таких как ионизирующее излучение, может давать различные эффекты, что обусловлено большим числом действующих компонентов, полный перечень которых с точными концентрациями не приводит даже производитель [14].

В настоящей работе препарат вводили в дозировке 112 мкг/г ежедневно 5 раз до облучения или 4 раза после облучения. Авторы работы [7], сообщавшие о существенном смягчении кишечного синдрома лучевой болезни на фоне пяти введений препарата гидролизата плаценты до облучения в дозе 10 Гр, использовали разовые дозировки препарата в диапазоне 1–10 мкг/г. При этом эффективность препарата увеличивалась вместе с его дозой, и максимальный эффект был достигнут для дозировки 10 мкг/г. Однако не исключено, что при дальнейшем повышении дозировки препарата гидролизата плаценты наблюдаемый положительный эффект при облучении может исчезнуть, причем само введение препарата не дает картину отравления. Необходимо отметить, что в работе [7] отсутствуют данные о динамике смертности мышей после облучения, хотя известно [19], что доза 10 Гр находится на пороге абсолютной летальности для мышей. А описанное авторами смягчение кишечного синдрома вовсе не означает, что применение препарата гидролизата плаценты в примененном режиме может существенно увеличить выживаемость облученных животных.

В настоящей работе на основании снижения содержания ТБК-активных продуктов в печени (рис. 1, а) тоже можно говорить о радиозащитном эффекте препарата гидролизата

плаценты человека «Лаэннек» в используемом режиме. Однако, учитывая динамику смертности и конечную выживаемость облученных мышей (рис. 2), становится очевидным, что радиозащитный эффект отсутствует. Это еще раз подтверждает необходимость проведения комплексной оценки (по большому числу параметров) эффектов при изучении радиозащитного действия различных препаратов, тогда как в большинстве работ в данной области выводы делаются на основании одного критерия или небольшого числа связанных друг с другом критериев. Рассматривая возможные перспективы дальнейших исследований по использованию препарата гидролизата плаценты для лечения лучевой болезни, следует отметить, что нужно хорошо понимать механизмы его воздействия на организм. Это позволит подобрать оптимальный режим его применения.

Препарат гидролизата плаценты обладает антиоксидантными свойствами, что описано в работах [23, 24] и подтверждается полученными данными (рис. 1, а). Наблюдаемый эффект обусловлен сложным химическим составом препарата. Известно [24], что плацента человека вырабатывает и выделяет в материнский кровоток внеклеточную глутатионпероксидазу – фермент, являющийся основным представителем естественной антиоксидантной системы защиты организма [25, 26]. И хотя в состоянии гидролизата плацента не может осуществлять синтез сложных соединений, ее антиоксидантный потенциал продолжает оставаться высоким за счет присутствия широкого круга низкомолекулярных антиоксидантов [14], а также олигомеров, например, олигопептидов, образовавшихся из коллагена [23].

Заключение

Проведенные исследования позволяют считать, что препарат гидролизата плаценты может ингибировать метаболизм липидных радиотоксинов. Однако при облучении в летальной дозе действие препарата гидролизата плаценты является недостаточным для оказания реального радиозащитного эффекта. Поиск эффективного применения препаратов на основе плаценты против лучевой болезни следует проводить при облучении в малых или средних дозах, при фракционированном воздействии, а возможно, и при хроническом облучении в малых дозах. Также целесообразным представляется применение данных препаратов в составе терапевтической схемы, подразумевающей совместное применение нескольких препаратов с различными механизмами действия.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Рождественский Л.М. Проблемы разработки отечественных противолучевых средств в кризисный период: поиск актуальных направлений развития // Радиационная биология. Радиоэкология. 2020. Т. 60, № 3. С. 279–290. <https://doi.org/10.31857/S086980312003011X>.
2. Jullienne A., Malo M., Shaw K., Zheng Y., Johnston J.D., Kontulainen S., Chilibeck P.D., Dadachova E., Obenaus A., Sarty G.E. Musculoskeletal perturbations of deep space radiation: Assessment using a Gateway MRI // Life Sci. Space Res. 2024. V. 42. P. 74–83. <https://doi.org/10.1016/j.lssr.2024.05.004>.
3. Liddell L.C., Gentry D.M., Gilbert R., Marina D., Massaro Tieze S., Padgen M.R., Akiyama K., Keenan K., Bhattacharya S., Santa Maria S.R. BioSentinel: Validating sensitivity of yeast biosensors to deep space relevant radiation // Astrobiology. 2023. V. 23, No 6. P. 648–656. <https://doi.org/10.1089/ast.2022.0124>.

4. *Shivappa P., Bernhardt G.V.* Natural radioprotectors on current and future perspectives: A mini-review // *J. Pharm. BioAllied Sci.* 2022. V. 14, No 2. P. 57–71. https://doi.org/10.4103/jpbs.jpbs_502_21.
5. *Raj S., Manchanda R., Bhandari M., Alam M.S.* Review on natural bioactive products as radioprotective therapeutics: Present and past perspective // *Curr. Pharm. Biotechnol.* 2022. V. 23, No 14. P. 1721–1738. <https://doi.org/10.2174/1389201023666220110104645>.
6. *Stasiłowicz-Krzemień A., Gościńiak A., Formanowicz D., Cielecka-Piontek J.* Natural guardians: Natural compounds as radioprotectors in cancer therapy // *Int. J. Mol. Sci.* 2024. V. 25, No 13. Art. 6937. <https://doi.org/10.3390/ijms25136937>.
7. *Jang S.-Y., Park J.-W., Bu Y., Kang J.-O., Kim J.* Protective effects of hominis placenta hydrolysates on radiation enteropathy in mice // *Nat. Prod. Res.* 2011. V. 25, No 20. P. 1988–1992. <https://doi.org/10.1080/14786419.2010.513035>.
8. *Seo T.-b., Han I.-s., Yoon J.-h., Seol I.-c., Kim Y.-s., Jo H.-k., An J.-j., Hong K.-e., Seo Y.-b., Kim D.-h., Park S.-k., Yang D.-c., Namgung U.* Growth-promoting activity of Hominis Placenta extract on regenerating sciatic nerve // *Acta Pharmacol. Sin.* 2006. V. 27, No 1. P. 50–58. <https://doi.org/10.1111/j.1745-7254.2006.00252.x>.
9. *Zhang Y., Mao L., Jiang A., Liu J., Lu Y., Yao C., Huang G.* PRMT1 mediates the proliferation of Y79 retinoblastoma cells by regulating the p53/p21/CDC2/cyclin B pathway // *Exp. Eye Res.* 2024. V. 247. Art. 110040. <https://doi.org/10.1016/j.exer.2024.110040>.
10. *Айламазян Э.К.* Акушерство, 10-е изд. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2022. 768 с.
11. *Goldfarb G., Doan Ba Tri R., Duran A.* Human placenta for chronic leg ulcers // *Lancet.* 1980. V. 316, No 8184. P. 40. [https://doi.org/10.1016/s0140-6736\(80\)92921-9](https://doi.org/10.1016/s0140-6736(80)92921-9).
12. *Лучина Е.Н.* Морфофункциональные изменения кожи при комбинированном применении фракционного фототермолиза и препарата «Лаеннек» для лечения рубцов // Вестн. Эстет. Мед. 2012. Т. 11, № 3. С. 38–45.
13. *Кузьменко О.В., Потапов В.В., Горелкина В.И.* Способ лечения доброкачественной гиперплазии предстательной железы. Патент РФ № 2368408. 2009. Бюл. ФИПС № 27.
14. *Громова О., Торшин И., Гилельс А., Диброва Е., Гришина Т., Волков А., Лиманова О., Томилова И., Демидов В.* Препараты плаценты человека: фундаментальные и клинические исследования // Врач. 2014. № 4. С. 67–72.
15. *Kaplan E.L., Meier P.* Nonparametric estimation from incomplete observations // *J. Am. Stat. Assoc.* 1958. V. 53, No 282. P. 457–481. <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>.
16. *Mantz J.M.* Method for the quantitative examination of bone marrow of white rats // *C. R. Seances Soc. Biol. Ses Fil.* 1957. V. 151, No 11. P. 1957–1960.
17. *Гаврилов В.Б., Гаврилова А.Р., Магуль Л.М.* Анализ методов определения продуктов перекисного окисления липидов в сыворотке крови по тесту с тиобарбитуровой кислотой // Вопр. мед. хим. 1987. Т. 33, № 1. С. 118–122.
18. *Zaitsev S., Mishurov A., Bogolyubova N.* Comparative study of the antioxidant protection level in the Duroc boar blood based on the measurements of active products of the thiobarbituric acid // Muratov A., Ignateva S. (Eds.) Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East (AFE-2021). Ser.: Lecture Notes in Networks and Systems. V. 354. Cham: Springer, 2022. P. 500–506. https://doi.org/10.1007/978-3-030-91405-9_55.
19. *Лысенко Н.П., Пак В.В., Рогожина Л.В., Кусурова З.Г.* Радиобиология, 6-е изд. СПб.: Лань, 2023. 572 с.
20. *Васин М.В.* Противолучевые лекарственные средства. М.: Книга-Мемуар, 2020. 239 с.
21. *Ильин Л.А., Рудный Н.М., Суворов Н.Н., Чернов Г.А., Антипов В.В., Васин М.В., Давыдов Б.И., Михайлов П.П.* Индралин – радиопротектор экстренного действия. Противолучевые свойства, фармакология, механизм действия, клиника. М.: Вторая типография Министерства здравоохранения Российской Федерации, 1994. 436 с.

22. Kuna P., Dostál M., Neruda O., Knajft J., Petýrek P., Podzimek F., Severa J., Svoboda V., Šimša J., Špelda S., Vávrová J., Heřmanská J., Prouza Z., Pitterman P., Listík E., Navrátil L., Spurný F., Konrád F., Vilasová Z., Havránková R. Acute toxicity and radioprotective effects of amifostine (WR-2721) or cystamine in single whole body fission neutrons irradiated rats // *J. Appl. Biomed.* 2004. V. 2, No 1. P. 43–49.
23. Togashi S.-I., Takahashi N., Iwama M., Watanabe S., Tamagawa K., Fukui T. Antioxidative collagen-derived peptides in human-placenta extract // *Placenta*. 2002. V. 23, No 6. P. 497–502. <https://doi.org/10.1053/plac.2002.0833>.
24. Avissar N., Eisenmann C., Breen J.G., Horowitz S., Miller R.K., Cohen H.J. Human placenta makes extracellular glutathione peroxidase and secretes it into maternal circulation // *Am. J. Physiol.* 1994. V. 267, No 1. P. E68–E76. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.1994.267.1.E68>.
25. Benhar M. Roles of mammalian glutathione peroxidase and thioredoxin reductase enzymes in the cellular response to nitrosative stress // *Free Radical Biol. Med.* 2018. V. 127. P. 160–164. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.028>.
26. Agarwal P., Bagewadi A., Keluskar V., Vinuth D.P. Superoxide dismutase, glutathione peroxidase, and catalase antioxidant enzymes in chronic tobacco smokers and chewers: A case-control study // *Indian J. Dental Res.* 2019. V. 30, No 2. P. 219–225. https://doi.org/10.4103/ijdr.IJDR_268_12.

References

1. Rozhdestvensky L.M. Challenges in the design of Russian radiation protection means in the crisis period: The search for key directions of development. *Biol. Bull.*, 2020, vol. 47, no. 12, pp. 1659–1668. <https://doi.org/10.1134/S1062359020120080>.
2. Jullienne A., Malo M., Shaw K., Zheng Y., Johnston J.D., Kontulainen S., Chilibeck P.D., Dadachova E., Obenaus A., Sarty G.E. Musculoskeletal perturbations of deep space radiation: Assessment using a Gateway MRI. *Life Sci. Space Res.*, 2024, vol. 42, pp. 74–83. <https://doi.org/10.1016/j.lssr.2024.05.004>.
3. Liddell L.C., Gentry D.M., Gilbert R., Marina D., Massaro Tieze S., Padgen M.R., Akiyama K., Keenan K., Bhattacharya S., Santa Maria S.R. BioSentinel: Validating sensitivity of yeast biosensors to deep space relevant radiation. *Astrobiology*, 2023, vol. 23, no. 6, pp. 648–656. <https://doi.org/10.1089/ast.2022.0124>.
4. Shivappa P., Bernhardt G.V. Natural radioprotectors on current and future perspectives: A mini-review. *J. Pharm. BioAllied Sci.*, 2022, vol. 14, no. 2, pp. 57–71. https://doi.org/10.4103/jpbs.jpbs_502_21.
5. Raj S., Manchanda R., Bhandari M., Alam M.S. Review on natural bioactive products as radioprotective therapeutics: Present and past perspective. *Curr. Pharm. Biotechnol.*, 2022, vol. 23, no. 14, pp. 1721–1738. <https://doi.org/10.2174/1389201023666220110104645>.
6. Stasiłowicz-Krzemień A., Gościńiak A., Formanowicz D., Cielecka-Piontek J. Natural guardians: Natural compounds as radioprotectors in cancer therapy. *Int. J. Mol. Sci.*, 2024, vol. 25, no. 13, art. 6937. <https://doi.org/10.3390/ijms25136937>.
7. Jang S.-Y., Park J.-W., Bu Y., Kang J.-O., Kim J. Protective effects of hominis placenta hydrolysates on radiation enteropathy in mice. *Nat. Prod. Res.*, 2011, vol. 25, no. 20, pp. 1988–1992. <https://doi.org/10.1080/14786419.2010.513035>.
8. Seo T.-b., Han I.-s., Yoon J.-h., Seol I.-c., Kim Y.-s., Jo H.-k., An J.-j., Hong K.-e., Seo Y.-b., Kim D.-h., Park S.-k., Yang D.-c., Namgung U. Growth-promoting activity of Hominis Placenta extract on regenerating sciatic nerve. *Acta Pharmacol. Sin.*, 2006, vol. 27, no. 1, pp. 50–58. <https://doi.org/10.1111/j.1745-7254.2006.00252.x>.
9. Zhang Y., Mao L., Jiang A., Liu J., Lu Y., Yao C., Huang G. PRMT1 mediates the proliferation of Y79 retinoblastoma cells by regulating the p53/p21/CDC2/cyclin B pathway. *Exp. Eye Res.*, 2024, vol. 247, art. 110040. <https://doi.org/10.1016/j.exer.2024.110040>.
10. Ailamazyan E.K. *Akusherstvo [Obstetrics]*. Moscow, GEOTAR-Media, 2022. 768 p. (In Russian)

11. Goldfarb G., Doan Ba Tri R., Duran A. Human placenta for chronic leg ulcers. *Lancet*, 1980, vol. 316, no. 8184, p. 40. [https://doi.org/10.1016/s0140-6736\(80\)92921-9](https://doi.org/10.1016/s0140-6736(80)92921-9).
12. Luchina E.N. Morphofunctional skin changes under the combined treatment with fractional photothermolysis and Laennec for scars healing. *Vestn. Estet. Med.*, 2012, vol. 11, no. 3, pp. 38–45. (In Russian)
13. Kuz'menko O.V., Potapov V.V., Gorelkina V.I. A method for treating benign prostatic hyperplasia. Patent RF no. 2368408. *Byull. FIPS*, 2009, no. 27. (In Russian)
14. Gromova O., Torshin I., Gilels A., Dibrova E., Grishina T., Volkov A., Limanova O., Tomilova I., Demidov V. Human placental preparations: Basic and clinical studies. *Vrach*, 2014, no. 4, pp. 67–72. (In Russian)
15. Kaplan E.L., Meier P. Nonparametric estimation from incomplete observations. *J. Am. Stat. Assoc.*, 1958, vol. 53, no. 282, pp. 457–481. <https://doi.org/10.1080/01621459.1958.10501452>.
16. Mantz J.M. Method for the quantitative examination of bone marrow of white rats. *C. R. Seances Soc. Biol. Ses Fil.*, 1957, vol. 151, no. 11, pp. 1957–1960.
17. Gavrilov V.B., Gavrilova A.R., Magul' L.M. Analysis of methods for determining lipid peroxidation products in blood serum using the thiobarbituric acid test. *Vopr. Med. Khim.*, 1987, vol. 33, no. 1, pp. 118–122. (In Russian)
18. Zaitsev S., Mishurov A., Bogolyubova N. Comparative study of the antioxidant protection level in the Duroc boar blood based on the measurements of active products of the thiobarbituric acid. In: Muratov A., Ignateva S. (Eds.) *Fundamental and Applied Scientific Research in the Development of Agriculture in the Far East (AFE-2021)*. Ser.: Lecture Notes in Networks and Systems. Vol. 354. Cham, Springer, 2022, pp. 500–506. https://doi.org/10.1007/978-3-030-91405-9_55.
19. Lisenko N.P., Pak V.V., Rogozhina L.V., Kusurova Z.G. *Radiobiologiya* [Radiobiology]. St. Petersburg: Lan', 2023. 572 p. (In Russian)
20. Vasin M.V. *Protivolumchevye lekarstvennye sredstva* [Anti-Radiation Drugs]. Moscow, Kniga-Memuar, 2020. 239 p. (In Russian)
21. Il'in L.A., Rudnyi N.M., Suvorov N.N., Chernov G.A., Antipov V.V., Vasin M.V., Davydov B.I., Mikhailov P.P. *Indralin – radioprotektor ekstremnogo deistviya. Protivolumchevye svoistva, farmakologiya, mekhanizm deistviya, klinika* [Indralin As Emergency Radioprotector. Anti-Radiation Properties, Pharmacology, Mechanism of Action, and Clinical Use]. Moscow, Vtoraya Tip. Minist. Zdravookhr. Ross. Fed., 1994. 436 p. (In Russian)
22. Kuna P., Dostál M., Neruda O., Knajfl J., Petýrek P., Podzimek F., Severa J., Svoboda V., Šimša J., Špelda S., Vávrová J., Heřmanská J., Prouza Z., Pitterman P., Listík E., Navrátil L., Spurný F., Konrád F., Vilasová Z., Havránková R. Acute toxicity and radioprotective effects of amifostine (WR-2721) or cystamine in single whole body fission neutrons irradiated rats. *J. Appl. Biomed.*, 2004, vol. 2, no. 1, pp. 43–49.
23. Togashi S.-I., Takahashi N., Iwama M., Watanabe S., Tamagawa K., Fukui T. Antioxidative collagen-derived peptides in human-placenta extract. *Placenta*, 2002, vol. 23, no. 6, pp. 497–502. <https://doi.org/10.1053/plac.2002.0833>.
24. Avissar N., Eisenmann C., Breen J.G., Horowitz S., Miller R.K., Cohen H.J. Human placenta makes extracellular glutathione peroxidase and secretes it into maternal circulation. *Am. J. Physiol.*, 1994, vol. 267, no. 1, pp. E68–E76. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.1994.267.1.E68>.
25. Benhar M. Roles of mammalian glutathione peroxidase and thioredoxin reductase enzymes in the cellular response to nitrosative stress. *Free Radical Biol. Med.*, 2018, vol. 127, pp. 160–164. <https://doi.org/10.1016/j.freeradbiomed.2018.01.028>.
26. Agarwal P., Bagewadi A., Keluskar V., Vinuth D.P. Superoxide dismutase, glutathione peroxidase, and catalase antioxidant enzymes in chronic tobacco smokers and chewers: A case-control study. *Indian J. Dent. Res.*, 2019, vol. 30, no. 2, pp. 219–225. https://doi.org/10.4103/ijdr.IJDR_268_12.

Информация об авторах

Леонид Александрович Ромодин, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории радиационной биофизики ФГБУ «Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна» ФМБА России

E-mail: rla2904@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8978-1250>

Ольга Васильевна Никитенко, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией радиационной иммунологии и экспериментальной терапии радиационных поражений ФГБУ «Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна» ФМБА России; старший научный сотрудник лаборатории радиобиологии тяжелых ионов, ФГБУН «Государственный научный центр Российской Федерации – Институт медико-биологических проблем» Российской академии наук

E-mail: dorozhkina88@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9011-4500>

Таисия Михайловна Бычкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории радиационной иммунологии и экспериментальной терапии радиационных поражений ФГБУ «Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна» ФМБА России; старший научный сотрудник лаборатории радиобиологии тяжелых ионов, ФГБУН «Государственный научный центр Российской Федерации – Институт медико-биологических проблем» Российской академии наук

E-mail: taisiabichkova@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2678-6964>

Александр Александрович Московский, лаборант, лаборатория комбинированных радиационных поражений ФГБУ «Государственный научный центр Российской Федерации – Федеральный медицинский биофизический центр имени А.И. Бурназяна» ФМБА России; магистрант Национального исследовательского ядерного университета «МИФИ»

E-mail: moskowsky.sch858@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-4033-0269>

Роберт Гиниятуллович Ильязов, доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент Академии наук Республики Татарстан, генеральный директор ООО Научно-производственный центр «ЛИПОСТ РИ»

E-mail: r230@mail.ru

Author Information

Leonid A. Romodin, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Laboratory of Radiation Biophysics, State Research Center – Burnasyan Federal Medical Biophysical Center of Federal Medical Biological Agency

E-mail: rla2904@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-8978-1250>

Olga V. Nikitenko, Cand. Sci. (Biology), Head of Laboratory of Radiation Immunology and Experimental Therapy of Radiation Injuries, State Research Center – Burnasyan Federal Medical Biophysical Center of Federal Medical Biological Agency; Senior Researcher, Laboratory of Heavy Ion Radiobiology, State Research Center – Institute of Biomedical Problems of Russian Academy of Sciences

E-mail: dorozhkina88@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9011-4500>

Taisia M. Bychkova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Laboratory of Radiation Immunology and Experimental Therapy of Radiation Injuries, State Research Center – Burnasyan Federal Medical

Biophysical Center of Federal Medical Biological Agency; Senior Researcher, Laboratory of Heavy Ion Radiobiology, State Research Center – Institute of Biomedical Problems of Russian Academy of Sciences

E-mail: taisiabichkova@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-2678-6964>

Alexander A. Moskovskij, Laboratory Assistant, Laboratory of Combined Radiation Injury, State Research Center – Burnasyan Federal Medical Biophysical Center of Federal Medical Biological Agency; Master's Student, National Research Nuclear University MEPhI

E-mail: moskowsky.sch858@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0009-0002-4033-0269>

Robert G. Il'yazov, Dr. Sci. (Biology), Full Professor, Corresponding Member of Tatarstan Academy of Sciences; CEO of LLC Scientific and Production Center "LIPOST RI"

E-mail: r230@mail.ru

Поступила в редакцию 04.09.2024

Received September 4, 2024

Принята к публикации 15.10.2024

Accepted October 15, 2024

Обзорная статья

УДК 582.26+574.6

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.399-440>

Диатомовые микроводоросли как продуценты фукоксантина и полиненасыщенных жирных кислот

А.Л. Авсиян , И.Н. Гудвилович

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, Россия

anna_avs@ibss-ras.ru

Аннотация

В обзорной статье представлен анализ современных литературных данных по диатомовым микроводорослям с целью оценки их потенциала как продуцентов биологически ценных веществ, таких как фукоксантин и полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК). Приведено общее описание биохимических, физиологических, генетических особенностей диатомовых водорослей, которые обеспечивают их потенциал для использования в биотехнологических производствах. Представлена общая характеристика фукоксантина и ПНЖК, а также их терапевтические и профилактические свойства, способствующие устойчивому росту спроса на эти ценные биоресурсы. Проанализировано содержание фукоксантина и ПНЖК и продуктивность у различных видов микроводорослей. Представлен обзор диатомовой водоросли *Phaeodactylum tricornutum* как перспективного объекта для коммерческого производства фукоксантина и жирных кислот, в частности, общая характеристика вида, современные методы его выращивания и перспективы его генетической модификации. Проанализировано влияние условий культивирования на накопление фукоксантина и ПНЖК у *P. tricornutum*, а также рассмотрены некоторые аспекты переработки биомассы, в том числе процессы сбора урожая и экстракции биологически ценных веществ. Оценены перспективы комплексной переработки биомассы для повышения эффективности биотехнологических производств.

Ключевые слова: диатомовые микроводоросли, фукоксантин, полиненасыщенные жирные кислоты, *Phaeodactylum tricornutum*, промышленное культивирование микроводорослей, продуктивность, генетическая трансформация, комплексная переработка биомассы.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Комплексное исследование экологических и физиолого-биохимических особенностей микроводорослей различных таксономических групп при адаптации к меняющимся условиям среды» (№ гос. регистрации 124021300070-2).

Для цитирования: Авсиян А.Л., Гудвилович И.Н. Диатомовые микроводоросли как продуценты фукоксантина и полиненасыщенных жирных кислот // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 399–440. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.399-440>.

Review article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.399-440>

Diatoms as producers of fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids

A.L. Avsiyan[✉], I.N. Gudvilovych

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, Russia*

[✉]anna_avs@ibss-ras.ru

Abstract

This article provides an overview of the recent literature on diatom microalgae in order to assess their potential as producers of biologically valuable substances such as fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids (PUFAs). The biochemical, physiological, and genetic features of diatom algae that make them suitable for use in biotechnological production were summarized. The general properties of fucoxanthin and PUFAs were outlined, as well as their therapeutic and prophylactic benefits that create a steady demand for these critical bioresources. Fucoxanthin and PUFAs content and productivity in different microalgae species were analyzed. *Phaeodactylum tricornutum*, a promising candidate for commercial production of fucoxanthin and fatty acids, was described, with a focus on its general biology, current methods of cultivation, and prospects for genetic modification. The influence of cultivation conditions on the accumulation of fucoxanthin and PUFAs in *P. tricornutum* was examined, along with some aspects of its biomass processing, including harvesting and extraction of biologically valuable substances. The possibilities for complex biomass processing to improve the efficiency of biotechnological production were investigated.

Keywords: diatoms, fucoxanthin, polyunsaturated fatty acids, *Phaeodactylum tricornutum*, commercial cultivation of microalgae, productivity, genetic transformation, complex biomass processing

Acknowledgments. This study was carried out as part of the state assignment to A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of the Russian Academy of Sciences under the project “Comprehensive study of ecological, physiological, and biochemical features of microalgae from various taxonomic groups during adaptation to changing environments” (state registration no. 124021300070-2).

For citation: Avsiyan A.L., Gudvilovych I.N. Diatoms as producers of fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 399–440. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.399-440>. (In Russian)

Введение

Диатомовые водоросли – одни из наиболее продуктивных фотоавтотрофов в морской среде, которые обеспечивают около 40 % первичной продукции в океанах и 20 % глобальной фиксации CO₂, а также биогеохимический перенос основных минеральных элементов, таких как азот, углерод и кремний [1, 2]. Они доминируют в фитопланктонном сообществе в океане, в благоприятных условиях демонстрируют высокую скорость роста и деления клеток и способность выживать в условиях длительного ограничения света и питательных веществ [3]. Показано, что диатомовые микроводоросли обладают более высокими про-

дукционными характеристиками по сравнению с другими группами фитопланктона [4]. В геномах диатомей присутствуют комбинации генов, кодирующих метаболические пути, которые, как считалось ранее, присущи только растениям и животным. Диатомовые водоросли обладают циклом мочевины, который считался отличительной чертой животных, а также есть свидетельства о наличии у них C4 фотосинтетического пути, который ранее был отмечен только у высших растений [5]. Эволюция диатомовых микроводорослей может быть прослежена до вторичных эндосимбиотических событий с красными и зелеными микроводорослями, в дополнение к приобретению экзосимбиотических генов [3, 6]. Аллель-специфическая экспрессия является дополнительной особенностью, которая может обеспечить дальнейшую фенотипическую пластичность и существование диатомовых водорослей в динамичных и крайне нестабильных средах [7]. Секвенирование геномов диатомовых водорослей закладывает основу для понимания направленности биосинтеза и особенностей клеточного состава, а их геномные и эпигеномные характеристики указывают на высокую устойчивость к изменяющимся условиям и высокую универсальность [3, 7].

Диатомовые водоросли содержат множество биологически ценных веществ, в том числе пигменты (фукоксантин), полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК), стеролы, полисахариды (хризоламинарин, сульфатированные полисахариды), полифенолы, полипептиды, биокремний [8]. Эти вещества проявляют широкий спектр функциональной и терапевтической активности, в том числе противовоспалительное, антиоксидантное, противораковое, кардиопротекторное, иммуномодулирующее, антивирусное и антимикробное действие [9], что открывает перспективы их применения в фармации, косметологии, создании нутрицевтиков и функционального питания.

Диатомовые водоросли хорошо известны своей способностью накапливать в коммерчески значимых количествах такие высокоценные соединения, как пигмент фукоксантин и важные для потребления человеком жирные кислоты: арахидоновую кислоту (АК, С20:4n-6), эйкозапентаеновую кислоту (ЭПК, С20:5n-3) и докозагексаеновую кислоту (ДГК, С22:6n-3), которые нашли широкое применение в нутрицевтике и фармацевтике [10, 11]. Фукоксантин, в дополнение к своей основной светоулавливающей функции, является мощным антиоксидантом, ограничивая образование активных форм кислорода в клетках водорослей, поэтому его используют при производстве фармацевтических и нутрицевтических препаратов в качестве противовоспалительного, противоонкологического, антидиабетического средства и средства против ожирения [10, 11]. Кроме того, проявляется все больший интерес к применению пигмента и в косметической промышленности.

Все вышеперечисленное демонстрирует огромный потенциал использования диатомовых микроводорослей в качестве надежной основы промышленных производств комплексной биопереработки биомассы микроводорослей. В статье представлен обзор современных данных о диатомовых водорослях как перспективных продуцентах биологически ценных веществ, в том числе фукоксантина и ПНЖК.

1. Фукоксантин как биоресурс диатомовых микроводорослей

1.1. Общая характеристика фукоксантина. Фукоксантин относится к семейству каротиноидов, называемых ксантофиллами, в состав которых входит кислород, что существенно отличает их по химической структуре от второго семейства каротиноидов – каротинов. Эта особенность, а также эпоксидная группа и сопряженная карбонильная группа придают ксантофиллам антиоксидантные свойства, которые востребованы в аквакультуре,

косметике и фармакологии [11]. Фукоксантин, молекулярная структура которого полностью описана в 1990 году [12], является ценным соединением в фармакологии, поскольку содержит необычную алленовую связь (рис. 1). Фукоксантин существует в виде четырех изомеров (рис. 1), причем полностью *транс*-фукоксантин является основным изомером в природной среде. При повышении температуры полностью *транс*-фукоксантин превращается в *цис*-изомер и теряет часть своего антиоксидантного потенциала [13]. С другой стороны, в более поздних исследованиях показано, что различие между антиоксидантным потенциалом четырех изомеров фукоксантина незначительно [14].

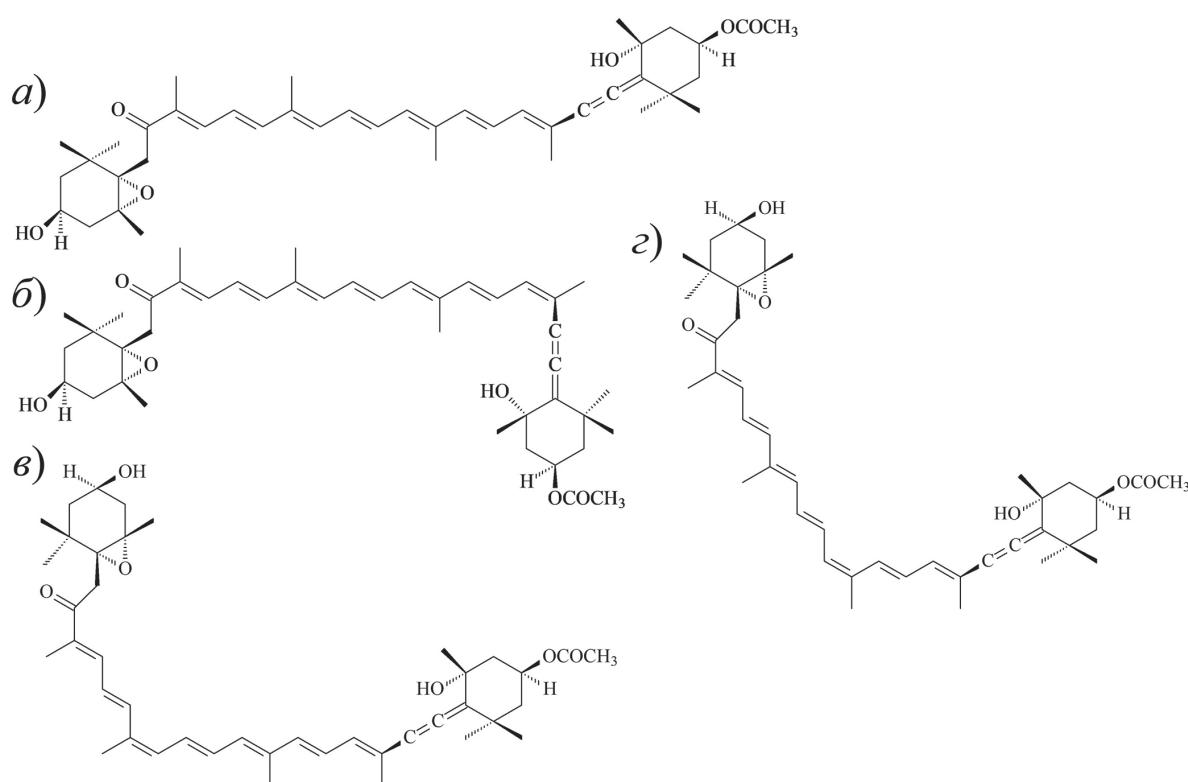


Рис. 1. Структурные формулы изомеров фукоксантина: полностью *транс*-фукоксантин (а); 9'-*цис*-фукоксантин (б); 13-*цис*-фукоксантин (в); 13'-*цис*-фукоксантин (г)

Fig. 1. Structural formulas of fucoxanthin isomers: all-*trans* fucoxanthin (a); 9'-*cis* fucoxanthin (b); 13-*cis* fucoxanthin (c); 13'-*cis* fucoxanthin (d)

Фукоксантин способен поглощать кванты света, обеспечивая эффективную передачу энергии хлорофиллу *a* (по имеющимся данным > 80 %) [15]. Этот пигмент вместе с хлорофиллом *a* образует светособирающие комплексы фукоксантин–хлорофилл *a*–белок в тилакоидах у гаптофитовых, криптофитовых, диатомовых и золотистых микроводорослей, а также бурых макроводорослей, выступая в качестве основного каротиноида, который улавливает свет и передает энергию [16, 17]. Общее количество фукоксантина составляет около одной десятой доли от общего содержания каротиноидов [18, 19].

Предполагается, что особенности химического строения обусловливают его противораковые, антидиабетические, противовоспалительные, антиангидренные, противомалярийные свойства и ряд защитных эффектов [13, 20–23]. Эти свойства представляют большой интерес для пищевой промышленности и здравоохранения, что в последние годы привело к увеличению мирового спроса на фукоксантин и сделало его коммерчески значимым продуктом.

1.2. Природные источники фукоксантина. Многие виды макро- и микроводорослей известны способностью накапливать фукоксантин в клеточных мембранах [11]. В настоящее время промышленное производство фукоксантина основано на использовании бурых морских водорослей [24]. Содержание этого пигмента у макроводорослей может варьироваться в достаточно широком диапазоне: от 0.02 мг/г до 4.96 мг/г в свежих образцах различных видов (максимальные значения отмечены у *Undaria pinnatifida*) и от 0.01 до 2.08 мг/г в высушенных образцах различных видов [25]. Очень низкое содержание фукоксантина в макроводорослях, дорогостоящий и неэффективный метод экстракции препятствовали расширению их использования и привели к поиску альтернативных источников пигмента [16]. Многочисленные исследования показали, что морские диатомовые и гаптофитовые микроводоросли способны к высокой скорости деления клеток, могут выращиваться в контролируемых условиях, не подвержены сезонным колебаниям, характеризуются высоким содержанием фукоксантина и в настоящее время считаются потенциальными продуцентами для его коммерческого производства [11, 16, 24]. В табл. 1 приведены данные о содержании и продуктивности фукоксантина у некоторых видов микроводорослей.

Табл. 1. Содержание и продуктивность фукоксантина у некоторых видов микроводорослей [11, 24]

Table 1. Fucoxanthin content and productivity in some microalgae species [11, 24]

| Вид микроводорослей | Содержание фукоксантина, мг/г сухого веса | Продуктивность фукоксантина, мг/(л×сут) |
|----------------------------------|---|---|
| <i>Tisochrysis lutea</i> | 5.40–79.40 | 1.14–13.75 |
| <i>Phaeodactylum tricornutum</i> | 7.00–59.20 | 1.41–8.22 |
| <i>Isochrysis zhanjiangensis</i> | 22.60 | 3.06 |
| <i>Thalassiosira weissflogii</i> | 9.00 | 5.10 |
| <i>Odontella aurita</i> | 16.20 | 9.41 |
| <i>Sellaphora minima</i> | 7.60 | 1.20 |
| <i>Nitzschia palea</i> | 5.70 | 0.60 |
| <i>Chaetoceros gracilis</i> | 15.40 | 3.82 |
| <i>Ochromonas danica</i> | 3.16 | — |
| <i>Mallomonas</i> sp. | 26.6 ± 0.5 | — |

Из представленных в табл. 1 видов, два (*Tisochrysis lutea* и *Isochrysis zhanjiangensis*) относятся к группе гаптофитов, по одному – к Chrysophyceae (*Ochromonas danica*) и Synurophyceae (*Mallomonas* sp.), а остальное большинство – являются диатомовыми. В целом диатомовые водоросли и гаптофиты являются видами, которые демонстрируют высокие скорости роста и накапливают коммерчески значимые количества фукоксантина при относительной простоте выращивания [11]. Показано, что микроводоросли *P. tricornutum*, *Odontella aurita* и *Isochrysis aff. galbana* (*T. lutea*) способны накапливать очень большие количества фукоксантина [25]. Так, содержание этого пигмента может достигать 59.2 мг/г у диатомовой *P. tricornutum* и 79.40 мг/г у гаптофитовой водоросли *T. lutea* [25, 26]. Кроме того, продуктивность по биомассе при выращивании в промышленных масштабах может достигать 1500 мг/(л×сут) у *P. tricornutum* [27], 538 мг/(л×сут) у *Th. weissflogii* [18], от 350 до 940 мг/(л×сут) у *T. lutea* [28]. Эти виды в последнее время являются предметом комплекс-

ных исследований с целью оптимизации получения фукоксантина и повышения их продуктивности в промышленных фотобиореакторах [11].

Установлено, что при выращивании в стандартных условиях в фотобиореакторах и в открытых бассейнах, а также при индукции накопления каротиноидов, содержание фукоксантина у *O. aurita*, *I. galbana*, *N. laevis* и *P. tricornutum* может достигать от 15 до 40 мг/г сухого веса [22, 23, 26, 29]. Так, *P. tricornutum* был использован в качестве модельного вида диатомовых водорослей с полногеномной информацией и отмечен как перспективный промышленный продуцент фукоксантина с содержанием 15.42–16.51 мг/г [30]. Исследования показали, что диатомовые водоросли, среднее содержание фукоксантина в которых составляет от 1 до 2.5 % сухого веса, являются перспективными для производства этого пигмента [16].

Существенной проблемой развития этого направления является особенность структуры клеток диатомовых водорослей. Они имеют состоящие из кремнезема твердые створки, для разрушения которых необходим дополнительный этап в процессе экстракции, что усложняет извлечение фукоксантина при последующей переработке [11, 31–33]. Однако содержание кремния в клетках диатомовой микроводоросли *P. tricornutum* невелико, поэтому потребность в этом элементе у нее не столь ярко выражена, как у других видов данной группы [2]. Для повышения эффективности производства фукоксантина можно использовать и совершенствовать методы селекции штаммов, физического и химического мутагенеза, генной инженерии, направленного редактирования генов (CRISPR Cas9), системной биологии, метаболической инженерии, а также режимы культивирования, сбора урожая и разрушения клеток [16].

2. Полиненасыщенные жирные кислоты как биоресурс диатомовых микроводорослей

2.1. Общая характеристика и значимость ПНЖК. ПНЖК – жирные кислоты, имеющие в своей структуре по меньшей мере две двойных связи. Существует несколько классов ПНЖК, среди которых можно выделить омега-3 (n-3) жирные кислоты (такие, как ЭПК, ДГК, докозапентаеновая кислота (ДПК)) и омега-6 (n-6) жирные кислоты (линовая, γ-лиノленовая, АК). Хотя человек и другие млекопитающие могут синтезировать насыщенные жирные кислоты и некоторые мононенасыщенные жирные кислоты из ацетил-КоА, необходимые ферменты для вставки *чис*-двойной связи в n-6 или n-3 положение жирной кислоты у них отсутствуют. Человек может синтезировать ЭПК и ДГК из α-линовой кислоты (18:3n-3) посредством ряда реакций десатурации (добавления двойной связи) и элонгации [34]. Однако из-за низкой эффективности конверсии рекомендуется получать ЭПК и ДГК из дополнительных пищевых источников. ЭПК и ДГК являются незаменимыми жирными кислотами, входят в состав клеточных мембран, в большом количестве содержатся в мембранах нейронов и сетчатке глаз [8].

Установлено, что регулярное употребление ЭПК и ДГК человеком предотвращает сердечно-сосудистые заболевания, снижает уровень триглицеридов в крови и нормализует липидный профиль, оказывает противовоспалительное действие [35, 36]. Омега-3 ПНЖК играют важную роль в лечении и профилактике неврологических заболеваний, таких как болезнь Альцгеймера и Паркинсона [37, 38]. Поскольку омега-3 ПНЖК участвуют в развитии нервной системы и органов зрения у плода, то их прием во время беременности и

лактации оказывает положительное действие на когнитивное развитие у детей [39]. Менее изученной, но привлекающей внимание исследователей, является омега-3 ДПК, которая может служить как прекурсором для синтеза ЭПК и ДГК, так и проявлять специфическое гиполипидемическое и нейропротекторное действие [40]. АК (омега-6 ПНЖК) является предшественником простагландинов и лейкотриенов, которые играют важную роль в функционировании центральной нервной системы, иммунитета, регуляции кровообращения и метаболизма липидов [41].

В настоящее время основным источником омега-3 ПНЖК в пищевых добавках и в рационе человека является рыбий жир. Несмотря на то, что этот продукт имеет преимущества для здоровья, чрезмерный промысел подвергает опасности виды рыб и водную среду обитания. Кроме того, на потребителей могут негативно влиять используемые в рыбоводстве гормоны, а также тяжелые металлы и стойкие органические соединения, которые биоаккумулируются в рыбьем жире [42]. В качестве альтернативного источника омега-3 ПНЖК в рационе человека могут выступать диатомовые водоросли, что особенно актуально для вегетарианцев и/или для потребителей с аллергией на рыбную продукцию.

2.2. ПНЖК в диатомовых микроводорослях. Большинство жирных кислот в диатомовых водорослях варьируются от С14:0 до С22:6. Наиболее распространенными жирными кислотами являются миристиновая (С14:0), пальмитиновая (С16:0), пальмитолеиновая (С16:1n-7), ЭПК (С20:5n-3) и ДГК (С22:6n-3) [43, 44]. Число двойных связей в цепях жирных кислот обычно составляет две или три, а в длинноцепочечных жирных кислотах – до шести. Многие известные виды микроводорослей имеют сходный жирнокислотный профиль, но содержание жирных кислот у каждого вида варьируется и в основном зависит от штамма и условий культивирования [45, 46]. Морские диатомовые водоросли являются продуцентами высокоценных ПНЖК, таких как ЭПК и ДГК. Поэтому представляют особый интерес пути их биосинтеза с целью дальнейшей модификации и оптимизации для промышленного производства.

Первоначальный этап синтеза жирных кислот происходит в пластидах. Ацетил-КоА служит строительным блоком для элонгации жирнокислотной цепочки. Элонгация осуществляется с использованием малонил-ацилпереносящего белка (АПБ) при катализе ферментом кетоацил-АПБ-сингазой. Малонил-АПБ формируется из ацетил-КоА путем карбоксилирования и переноса малонильной группы на АПБ. Жирные кислоты, включая 16:0, 18:0 и 18:1, либо остаются в пластидах и включаются в мембранные липиды (так называемый «прокариотический путь»), либо отделяются от АПБ с помощью тиоэстераз, экспортируются в цитозоль и преобразуются в соответствующие ацил-КоА [47]. Далее эти внепластидные эфиры ацил-КоА переносятся в эндоплазматический ретикулум, где они могут подвергаться модификации перед дальнейшим участием в синтезе мембранных липидов или резервных триацилглицеролов («эукариотический» путь) [48]. ЭПК и ДГК синтезируются из олеиновой кислоты (С18:1) в ходе серии реакций десатурации и элонгации. На рис. 2 представлены омега-3 и омега-6 пути биосинтеза длинноцепочечных жирных кислот у диатомовых водорослей из линолевой кислоты [48, 49]. У диатомовых водорослей и у *P. tricornutum*, в частности, большая часть ЭПК накапливается в полярных липидах, особенно в галактолипидах, однако присутствует и в триацилглицеролах [50, 51].

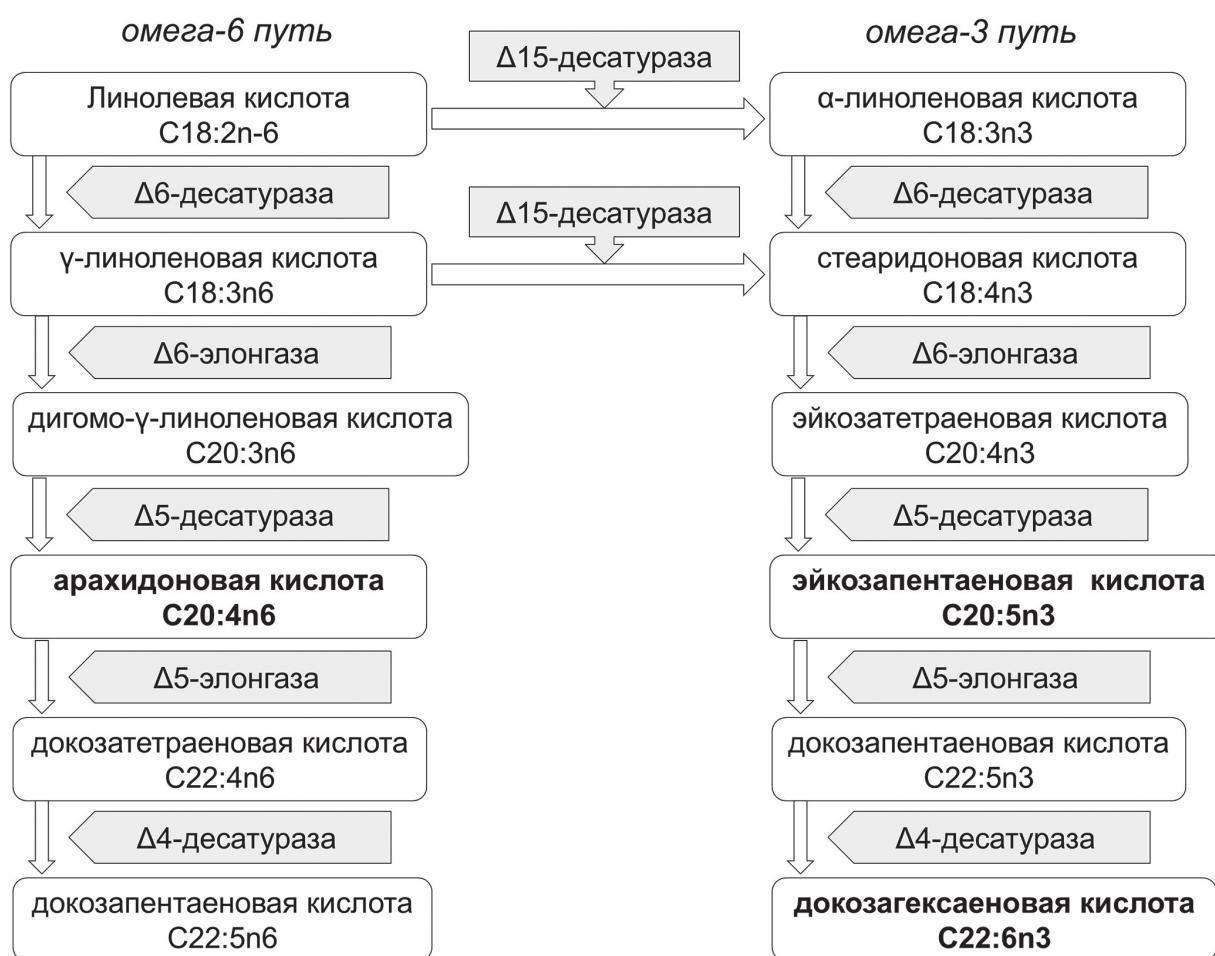


Рис. 2. Метаболический путь биосинтеза длинноцепочечных ПНЖК у диатомовых водорослей
Fig. 2. Metabolic pathway of long-chain PUFAs biosynthesis in diatoms

При скрининге видов и штаммов диатомовых водорослей, перспективных для коммерческого производства ПНЖК, необходимо учитывать как жирнокислотный состав, в том числе содержание общих и отдельных ПНЖК, так и продуктивность штамма по биомассе, поскольку сочетание этих параметров определяет продуктивность по целевому компоненту (ПНЖК). Помимо этого, необходимо учитывать влияние факторов, стимулирующих накопление липидов (содержание макронутриентов, углеродное питание, освещенность, температура, стадия роста). В табл. 2 обобщены результаты исследований различных видов диатомовых водорослей, в которых определяли как содержание ПНЖК, так и продуктивность культур.

Некоторые виды диатомей способны к накоплению высоких количеств ПНЖК, но обладают низкой скоростью роста. В случае, когда вид способен к быстрому росту, но индукция накопления ПНЖК происходит при неблагоприятных для роста условиях, целесообразно осуществление двухстадийного режима культивирования, когда на первой стадии происходит наращивание биомассы при оптимальных условиях, а на второй стадии – индукция синтеза ПНЖК [58, 59]. По сочетанию высокой скорости роста и накопления липидов и ПНЖК наиболее значимым с биотехнологической точки зрения видом является *P. tricornutum*. Также этот вид является достаточно устойчивым в условиях массового культивирования при естественном освещении [60, 61]. Содержание липидов у *P. tricornutum* колеблется между 20 % и 60 % сухого веса на клетку [62]. Основными классами липидов

являются триацилглицеролы, галактолипиды, фосфолипиды [63]. Триацилглицеролы, как основной класс липидов, включают C16:0, C16:1 и C20:5 (ЭПК) в качестве трех основных жирных кислот у этого вида, составляющих суммарно около 70–85 % от общего количества жирных кислот [46].

Табл. 2. Продуктивность и содержание ПНЖК у некоторых видов диатомовых водорослей

Table 2. PUFAs productivity and content in some diatom species

| Вид микроводорослей | Продуктивность или биомасса | Содержание ПНЖК | Ссылка |
|----------------------------------|------------------------------|---|----------|
| <i>Arcocellulus cornucervis</i> | 8.67 мг/(л×сут) | ЭПК: 1.36 % СВ, 12.0 % ОЖК ДГК: 0.23 % СВ, 2.02 % ОЖК | [52] |
| <i>Attheya septentrionalis</i> | 22 мг/(л×сут) | ЭПК: 4.58 % СВ, 24.1 % ОЖК ДГК: 0.60 % СВ, 3.17 % ОЖК | [52] |
| | 0.54–0.57 сут ⁻¹ | ЭПК: 7.1 % СВ | [53, 54] |
| <i>Fistulifera</i> sp. | — | ЭПК: 17.0 % ОЖК | [55] |
| <i>Nitzschia closterium</i> | 0.1 г/л (липиды: 13.5 % СВ) | ПНЖК: 33 % ОЖК ЭПК: 19.5 % ОЖК ДГК: 1.1 % ОЖК | [56] |
| <i>Nitzschia</i> sp. | 0.39–0.55 г/л | ЭПК: 8.05–20.98 % ОЖК | [57] |
| <i>Phaeodactylum tricornutum</i> | 60 мг/(л×сут) | ЭПК: 3.14 % СВ, 7.33 % ОЖК ДГК: 0.25 % СВ, 0.58 % ОЖК | [52] |
| | 0.22 г/л (липиды: 21.3 % СВ) | ПНЖК: 14.9 % ОЖК ЭПК: 8.8 % ОЖК ДГК: 0.5 % ОЖК | [56] |
| | липиды: 15.91 – 30.75 % СВ | ПНЖК: 15.52–34.29 % ОЖК ЭПК: 12.43–25.65 % ОЖК ДГК: 1.54–2.64 % ОЖК | [46] |
| <i>Thalassiosira hispida</i> | 12.86 мг/(л×сут) | ЭПК: 4.10 % СВ, 11.5 % ОЖК ДГК: 0.47 % СВ, 1.33 % ОЖК | [52] |

Примечание: СВ – сухой вес; ОЖК – общее содержание жирных кислот.

3. *Phaeodactylum tricornutum* как потенциальный объект для коммерческого производства фукосантина и полиненасыщенных жирных кислот

3.1. Общая характеристика диатомовой микроводоросли *Phaeodactylum tricornutum*.

P. tricornutum – морская диатомовая водоросль, принадлежащая к отделу Heterokontophyta, классу Bacillariophyceae, порядку Bacillariales, семейству Phaeodactylaceae и роду *Phaeodactylum* [64]. Однако выделены солоновато- и пресноводные штаммы [2, 65]. *P. tricornutum* – вид с глобальным распространением, штаммы которого выделены в различных географических областях, в основном, в прибрежных водах [2, 66]. Большая адаптивность *P. tricornutum* объясняется его плейоморфизмом [2]. Большинство исследователей выделяют три различных отчетливых морфотипа у *P. tricornutum*: веретеновидный, трехлучевой и овальный (рис. 3).

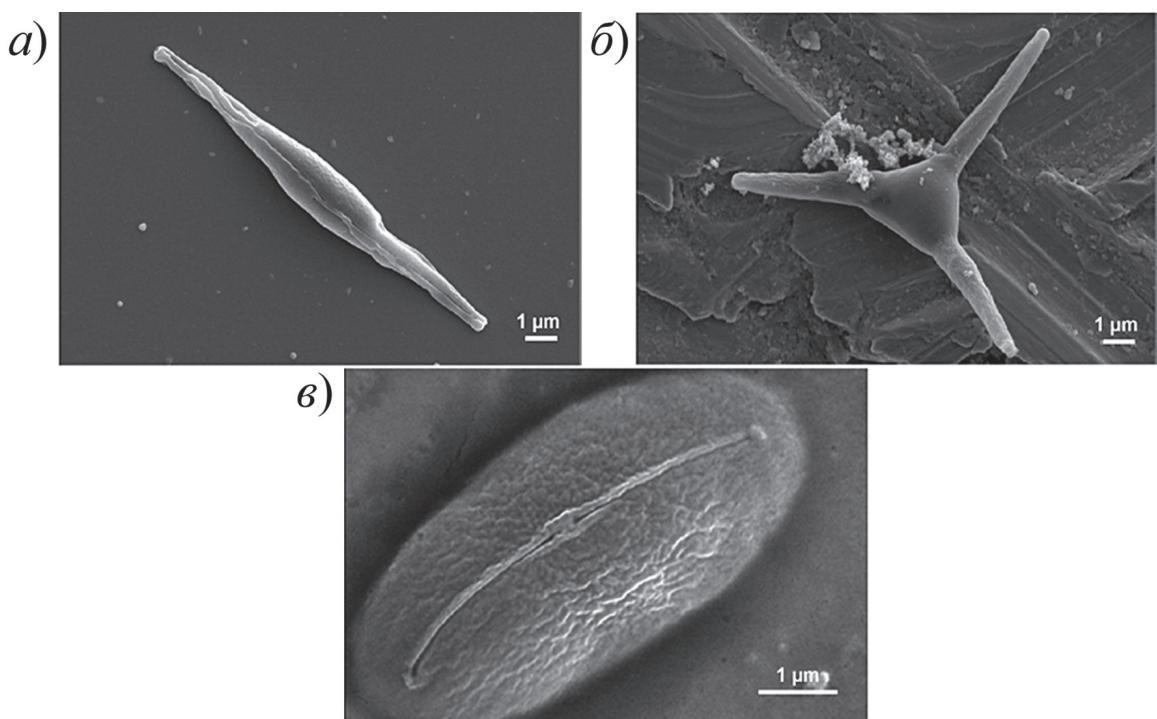


Рис. 3. Сканирующие электронные микрофотографии веретенообразного (а) трехлучевого (б) и овального (с) морфотипов клеток *P. tricornutum*. Цитировано по [73] с разрешения John Wiley & Sons.

Fig. 3. Scanning electron microscopy images of the fusiform (a), triradiate (b) and ovoid (c) morphotypes of *P. tricornutum*. Reprinted from [73] with the permission from John Wiley & Sons

Некоторые исследователи сообщают также о четвертом морфотипе – крестообразном, причем преобладающий морфотип, по-видимому, является штаммоспецифичным [53, 54, 64, 67, 68]. Особенности морфологии вида уникальны и атипичны. Благодаря своему плейоморфизму *P. tricornutum* является единственным представителем в подотряде Phaeodactylineae. Веретенообразный морфотип с двумя плечами считается наиболее стабильным и чаще всего наблюдается в жидких культурах; клетки имеют длину от 15 до 35 мкм и ширину от 2.5 до 5 мкм. Трехлучевые клетки с тремя плечами, часто неодинаковой длины (от 6 до 8 мкм), достаточно редко встречаются и их трудно поддерживать в лабораторных культурах [64]. Третий тип содержит овальные клетки, не имеющие плеч, длина которых составляет от 6 до 10 мкм, а ширина от 2.5 до 5 мкм. Этот морфотип обычно встречается на дне и боковых стенках емкости для культивирования, на твердой среде или в неоптимальных условиях, таких как пониженная соленость и низкая температура [64]. Показано, что веретенообразные и трехлучевые клетки лучше приспособлены к планктонному образу жизни [69], что может быть обусловлено вакуолями, занимающими пространство внутри их плеч [70], содержанием клеточных липидов и эволюцией лучей, которые увеличивают соотношение площади поверхности и объема [1]. Овальный морфотип, напротив, является преимущественно бентосным и имеет более высокую скорость седиментации по сравнению с двумя другими морфотипами [71]. *P. tricornutum* является одним из видов диатомовых микроводорослей, для которых не зарегистрировано половое размножение, причем в течение жизненного цикла и длительного культивирования не происходит уменьшения размера клеток [72].

С биотехнологической точки зрения наиболее перспективным представляется веретенообразный морфотип, благодаря скорости роста, которая в ~1.4 раза выше, чем у со-

поставимых овальных клеток [64], и большей антибактериальной активности (в два раза выше, чем у овальных), что объясняется содержанием ЭПК, гексадекатриеновой и пальмитолеиновой кислот [74]. Отсутствие кремнеземных створок не только благоприятствует крупномасштабному культивированию данного вида, но и позволяет легко вводить ДНК в клетку, проводя модификацию штаммов с различной направленностью синтеза продуктов. Многокомпонентный биохимический состав, устойчивый рост в системах массового культивирования, толерантность к низким уровням освещенности и высокому pH, а также хорошо изученный геном и разработанные инженерные инструменты позволяют предложить *P. tricornutum* в качестве одного из основных видов диатомовых микроводорослей для промышленного производства [33, 75–77].

3.2. Промышленное выращивание *Phaeodactylum tricornutum* как основа производства фукоксантина и ПНЖК. При организации микроводорослевого производства в промышленных масштабах основной целью является оптимизация производственных затрат (трудозатраты, энергия и источники минерального питания), дающих максимальный вклад в себестоимость продукции [11, 78]. Так, например, стоимость выращивания эквивалентной биомассы культуры *P. tricornutum* в фотобиореакторах в четыре раза ниже, чем другой диатомовой водоросли *Chaetoceros gracilis* [79]. К настоящему времени большинство массовых производств по выращиванию микроводорослей находятся на различных стадиях разработки. Совокупность знаний о диатомовой водоросли *P. tricornutum* достаточно обширна, что позволяет рассматривать ее как платформу для микроводорослевого биопроизводства [2].

P. tricornutum является одним из лучших продуцентов фукоксантина и ПНЖК. Этот вид относительно прост для выращивания, так как не требует особых условий, кроме основных питательных веществ и света [2, 11]. При выращивании массовой культуры *P. tricornutum* на открытом воздухе в фотобиореакторах и открытых бассейнах показана ее способность доминировать и вытеснять другие виды микроводорослей, а также устойчивость к высокому pH и способность расти при слабом освещении [2, 76, 77]. При фотоавтотрофном выращивании реальная продуктивность фотосинтеза у микроводорослей, в целом, существенно ниже теоретически достижимого уровня [33]. Интенсивность света [80], длина волны [81] и фотопериод [82], как известно, влияют на метаболизм *P. tricornutum* и, в свою очередь, влияют на продуктивность [2]. Тем не менее *P. tricornutum* хорошо растет фотоавтотрофно, не требуя дополнительного внесения кремния, что обеспечивает производительность по биомассе культуры в открытом спиральном реакторе на уровне 1.5 г/(л×сут) [27, 83]. Отмечено, что при оптимальных условиях скорость роста этого вида достигает 0.09 ч⁻¹ [67, 84]. Кроме того, отмечена способность *P. tricornutum* поддерживать относительно высокую скорость роста при выращивании в плоском фотобиореакторе на открытом воздухе даже при невысокой концентрации биомассы. Так, продуктивность по биомассе *P. tricornutum* при 0.4 г/л составляла 158.47 мг/(л×сут), а по фукоксантину 1.73 мг/(л×сут). Показано, что продуктивность культуры по биомассе и фукоксантину можно регулировать, контролируя концентрацию биомассы [85].

P. tricornutum также способен к миксотрофному росту на глюкозе, ацетате, фруктозе и глицерине, причем наиболее подходящим источником органического углерода для его миксотрофного роста является глицерин. Этот вариант обеспечивает самые высокие показатели накопления биомассы и продуктивности ЭПК на сегодняшний день, однако для оценки получения других продуктов, представляющих интерес, требуются дополнительные исследования [2].

Одной из основных проблем при выращивании *P. tricornutum* является конструкция фотобиореактора, которая должна соответствовать некоторым требованиям. Так, реактор должен достаточно аэрироваться, чтобы обеспечить наилучший баланс между кислородом и CO₂, а также поддерживать pH культуры на оптимальном уровне. В настоящее время наиболее популярны бассейны различных типов и конфигураций, а также панельные фотобиореакторы, которые обеспечивают равномерный доступ к свету. Главный недостаток этих культиваторов заключается в том, что для выращивания небольшого объема культуры требуется большая площадь. Это может быть существенным неудобством для производства в промышленных масштабах [11].

Другая проблема заключается в выборе/идентификации штамма диатомовых водорослей, который может производить стабильную биомассу и биомолекулы в различных условиях выращивания на открытом воздухе [16, 86]. Высокопроизводительный штамм является основой всего производственного процесса, а введению микроводорослей в массовое культивирование часто препятствует отсутствие контролируемых половых циклов у многих диатомовых водорослей, что позволяло бы комбинировать желательные признаки и удалять нежелательные аллели [2]. В случае *P. tricornutum* половое размножение отсутствует, что имеет и преимущества, так как при вегетативном размножении качества штамма остаются стабильными.

В настоящее время отбор штаммов для промышленного производства проводится в трех основных направлениях:

- скрининг диких штаммов для отбора высокопродуктивных, синтезирующих интересующие вещества в коммерчески значимых количествах;
- селекция известных штаммов, включая методы негенетической модификации (например, адаптивная лабораторная эволюция);
- применение методов генной инженерии для интенсификации производства желаемых молекул штаммами [2].

Биопоиск до сих пор приводит к выделению штаммов, имеющих биотехнологическое значение. Например, два штамма *P. tricornutum*, выделенные из фьордов в Норвегии, отличаются высоким содержанием жирных кислот – от 16 % до 18 % сухого веса, кроме того, они представляют особый интерес, поскольку характеризуются высокой скоростью роста при 10 °C (около 0.2 г/(л×сут)) и высоким содержанием ЭПК, которое увеличивается в стационарной фазе до 4.5 % сухого веса [53, 54]. При использовании методологии адаптивной лабораторной эволюции воздействие красного и синего света приводит к двукратному увеличению скорости роста и содержания фукохантинина у *P. tricornutum* в полуунпрерывном культивировании в течение всего 11 поколений [87].

3.3. Генетическая трансформация *P. tricornutum* с целью оптимизации синтеза фукохантинина, липидов и ПНЖК. Одним из наиболее перспективных современных направлений оптимизации синтеза ценных соединений является генная модификация штаммов [2]. Так, у известного штамма *P. tricornutum* UTEX 640 отмечено высокое естественное содержание ЭПК (5.14 % сухого веса), а у генетически модифицированного штамма CCAP 1055/1 содержание ЭПК достигало 8.54 % сухого веса [88, 89]. Содержание фукохантинина у *P. tricornutum* увеличивается в 2.4 раза до 2.4 % сухого веса за счет сверхэкспрессии эндогенной 1-дезокси-D-ксилулозо-5-фосфатсинтазы или фитоенсинтазы [90].

В настоящее время *P. tricornutum* – единственная диатомовая водоросль, которая может быть подвергнута генетической трансформации на регулярной основе [64]. Сверхэк-

прессия малонового фермента может значительно увеличить общее содержание липидов в трансгенных клетках (в 2.5 раза) и достичь рекордных 57.8 % от сухого веса клеток при сопоставимой скорости роста с клетками дикого типа [91]. Высокая экспрессия диацилглицерол-ацилтрансферазы в *P. tricornutum* может стимулировать образование большего количества липидных капель и увеличить содержание нейтральных липидов на 35 %. Жирнокислотный состав при этом также характеризуется значительным ростом доли ПНЖК, в частности, увеличением содержания ЭПК на 76.2 % [92].

Сверхэкспрессия глицерол-3-фосфат ацилтрансферазы также может способствовать образованию липидных включений и стимулировать двукратное увеличение содержания нейтральных липидов [93]. Сверхэкспрессия 1-ацил-глицерол-3-фосфат ацилтрансферазы показала схожие результаты: увеличение содержания общих липидов, при этом уменьшение содержания растворимых белков и общих углеводов в клетках. Содержание триацилглицеролов при этом увеличивается в 1.81 раза, а содержание ПНЖК, особенно ЭПК и ДГК, также значительно возрастает [94]. Нарушение работы гена УДФГ-фосфорилазы способствует увеличению накопления триацилглицеролов в три раза по сравнению с диким типом [95]. Повышение экспрессии гена трансцилазы малонил-КоА ацилпереносящего белка приводит к гипернакоплению ПНЖК с увеличением содержания ЭПК на 297 %, а ДГК на 205 % [88]. При гетерологической экспрессии гена Δ5-элонгазы из *Ostreococcus tauri* содержание ДГК могло увеличиваться в 8 раз [96].

Таким образом, помимо отбора штаммов с высоким естественным потенциалом накопления ценных продуктов, создается база для повышения коммерческой ценности *P. tricornutum* за счет расширения использования генетически трансформированных штаммов, способных направленно синтезировать продукты, представляющие особый интерес [2, 67]. Стратегии генной инженерии *P. tricornutum* включают модификацию существующих биосинтетических путей и прямой биосинтез рекомбинантных белков [91, 97]. На сегодняшний день генетический инструментарий, разработанный для *P. tricornutum*, является одним из самых совершенных для микроводорослей [2], и в нем реализованы как ядерные [98], так и хлоропластные [99] процессы трансформации. Достижения в области генетики *P. tricornutum* способствовали использованию этого вида в качестве основы для производства компонентов, которые не являются для него эндогенными, в том числе полигидроксибутиратов для биопластика [100], моноклональных антител [101] и растительных тритерпеноидов [97]. Кроме того, удалось повысить содержание докозагексаеновой кислоты, низкое у нативных штаммов [96].

На основе проведенных исследований *P. tricornutum* принят в качестве модельной системы для изучения биологии, физиологии и экологии диатомовых микроводорослей [67]. Он также является модельным видом для функциональных геномных исследований, благодаря расширению генетических инструментов для этого вида. Передовые генетические методы, разработанные для *P. tricornutum*, значительно облегчают его использование в промышленных биотехнологиях [67]. Морская микроводоросль *P. tricornutum* имеет значение как для промышленной биопереработки, так и для общей биологии.

Необходимо отметить, что нормативно-правовые акты, касающиеся надзора за исследованиями, разработкой и коммерциализацией генетически модифицированных микроводорослей отличаются в разных странах и обычно касаются оценки рисков, маркировки, стратегий локализации и экологического мониторинга [102]. В Российской Федерации культивирование генетически модифицированных или отредактированных микроводорослей возможно только в научных целях с разрешения регулирующих органов [103, 104].

3.4. Влияние условий культивирования *Phaeodactylum tricornutum* на накопление фукоксантина.

Одним из наиболее важных параметров для выработки фукоксантина и продуктивности культур микроводорослей является освещенность. В различных исследованиях продемонстрировано влияние длины волны, интенсивности света и цикла «свет–темнота» на накопление фукоксантина. Исследования показали, что низкая интенсивность света (менее 100 моль/($m^2 \times c$)) способствует выработке фукоксантина [11, 25, 105]. Увеличение содержания фукоксантина в условиях невысокой освещенности объясняется компенсацией низкой яркости света, поскольку фукоксантин является частью светособирающей антены, которая способствует захвату фотонов для фотосинтеза. Высокая интенсивность света (от 150 моль/($m^2 \times c$)) может повредить фотосистемы и, следовательно, активировать выработку фотозащитных пигментов [106, 107]. Более того, из-за большого количества доступных фотонов клеткам не нужно улавливать их больше, чем необходимо, и, следовательно, процессы синтеза хлорофиллов и фукоксантина замедляются [108]. Кроме того, в условиях высокой освещенности происходит не только деградация фукоксантина [109], но и изменение соотношения содержания фотозащитных и фотосинтетических пигментов (ксантофиллы, каротиноиды, хлорофиллы) в клетках. В этом случае содержание фукоксантина снижается, в то время как зеаксантин и диатоксантин (фотозащитные пигменты) накапливаются для защиты фотосистемы [110–112].

Таким образом, низкая интенсивность света в большинстве случаев способствует накоплению таких ценных продуктов, как фукоксантин [26, 113] и ЭПК [83], в то время, как более высокая интенсивность света способствует накоплению запасных компонентов – хризоламинарина [114] и триацилглицеридов [115].

При изучении влияния интенсивности света на комбинированную продукцию ЭПК и фукоксантина у двух видов диатомовых водорослей: *P. tricornutum* и *C. fusiformis* показано, что более высокая интенсивность освещения на начальном этапе выращивания приводит к увеличению скорости роста и содержания липидов, а последующее снижение интенсивности освещения приводит к увеличению концентрации ЭПК и фукоксантина [30, 89]. Максимальный выход ЭПК в эксперименте составил 62.55 мг/л и 27.32 мг/л, а фукоксантина – 8.32 мг/л и 6.05 мг/л для *P. tricornutum* и *C. fusiformis* соответственно.

Кроме того, обнаружено, что содержание фукоксантина в культурах увеличивается при добавлении азота [16]. Так, при оценке влияния интенсивности освещения, состава среды и обогащения CO_2 на выработку фукоксантина у *P. tricornutum* [26], установлено, что низкая интенсивность освещения и среда, обогащенная нитратами, обеспечивают наилучший выход пигмента (59.2 мг/г), а внесение CO_2 не приводит к изменению этого параметра [16]. Выращивание *P. tricornutum* на обогащенных мочевиной сточных водах завода по производству пальмового масла при пониженной освещенности (от 100 до 125 мкмоль·фотонов/($m^2 \times c$)) приводит к высокой продукции фукоксантина, а при повышении интенсивности насыщающего излучения до 300 мкмоль·фотонов/($m^2 \times c$) при 25 °C наблюдаются самые высокие темпы роста, но продукция фукоксантина снижается [116]. Средняя объемная продуктивность *P. tricornutum* при его выращивании в трубчатых фотобиореакторах в условиях полунепрерывного культивирования составила 0.11 г/(л×сут), а максимальное содержание фукоксантина в биомассе – 0.7 % сухого веса [117]. Таким образом, интенсивность света и наличие азота в среде играют важную роль в выработке фукоксантина у диатомовых микроводорослей.

Многочисленные экспериментальные данные показывают, что изначально более высокая освещенность подходит для интенсивного увеличения биомассы, а затем целесообразно

полученные культуры подвергать воздействию света низкой интенсивности для увеличения содержания фукоксантина, поскольку в этих условиях метаболический путь перенаправляется на его производство. Достижение баланса между повышенным уровнем освещенности, обеспечивающим высокую скорость деления клеток, и пониженным, ослабляющим процессы фотоингибирования и стимулирующим накопление фукоксантина, является одной из главных проблем при выращивании *P. tricornutum* для получения фукоксантина [16].

3.5. Влияние условий культивирования *Phaeodactylum tricornutum* на накопление ПНЖК. Изменение факторов окружающей среды может существенно повлиять на скорость роста *P. tricornutum*, а также на липидный состав. К таким параметрам относятся соленость, источник/содержание азота, содержание фосфатов, концентрация СО₂, рН, световые циклы и температура [118]. Например, в исследовании по влиянию факторов культивирования (соленость, концентрация азота, освещенность, температура) показано, что основной состав жирных кислот у *P. tricornutum* представлен C14:0 (5.25–6.04 %), C16:0 (13.96–14.78 %), C16:1n-7 (19.09–35.73 %), C18:1n-9 (5.56–9.01 %) и C20:5n-3 (ЭПК) (22.81–30.72 %) [119]. Возраст культуры практически не влияет на содержание жирных кислот. Однако возраст культуры оказывает большее влияние на классы липидов, поскольку содержание полярных липидов в биомассе уменьшается с возрастом культуры [63].

3.5.1. Соленость. Поскольку *P. tricornutum* – морская диатомовая водоросль, варьирование солености от 25 до 35 ‰ не влияет на ее рост, но при 20 ‰ происходит подавление роста на 5 %, при 15 ‰ – на 10 %, а при 10 ‰ – на 40 % [120]. Соленость не оказывает существенного влияния на состав жирных кислот, однако при солености 15 ‰ наблюдается снижение общего содержания жирных кислот на 22 %, что является значимым [119].

3.5.2. Содержание азота. Лимитирование по азоту в общем случае вызывает уменьшение содержания белка и пигментов, снижение интенсивности фотосинтеза, а также перенаправление потока углерода и энергии на накопление липидов [62]. В условиях исчерпания запаса азота наблюдается увеличение содержания нейтральных липидов в клетках в 2.4 раза за двое суток [121] в основном в виде триацилглицеролов. Однако биомасса клеток, подверженных азотному голоданию, по своему липидному профилю больше подходит для производства биодизеля, чем для производства продуктов питания, поскольку содержит в основном насыщенные (на 45 % больше, чем в контроле) и мононенасыщенные жирные кислоты, и меньшее количество ПНЖК [119, 121]. Например, при снижении содержания азота в среде от 49.4 мг/л до 1.24 мг/л содержание ЭПК и ПНЖК снижается на 75 % [120]. Вероятно, существует отрицательная обратная связь, которая связывает фотосинтетическую фиксацию углерода с биосинтезом липидов и регулируется посредством пути ассимиляции азота [122]. Азотное голодание едва ли может быть биоэнергетически целесообразной стратегией для увеличения производства липидов, поскольку скорость роста значительно снижается и, соответственно, уменьшается общая продуктивность по жирным кислотам. Более того, уровень малонил-КоА, являющегося исходным соединением для синтеза жирных кислот, в условиях азотного голодания 10-кратно снижается [123]. Комплексный анализ экспрессии генов в условиях азотного голодания показал, что углеродный метаболизм переключается на метаболизм липидов посредством цикла трикарбоновых кислот, подавления цикла Кальвина и биосинтеза хризоламинарина. Кроме того, индукция биосинтеза триацилглицеролов *de novo* и перераспределение мембранных липидов приводили к тому, что клетки начинали накапливать нейтральные липиды [124].

3.5.3. Содержание фосфора. Диатомовые могут продолжать расти в условиях очень низкого содержания фосфатов, но растут гораздо медленнее, чем в обычных условиях [125], так как фосфорное голодание приводит к остановке клеточного цикла в точке, близкой к делению клетки. У *P. tricornutum* ограничение содержания фосфора приводит к увеличению размеров клеток, но к уменьшению их количества, а также отмечено увеличение количества углерода на клетку и снижение содержания белка [125]. Показано, что накопление липидов начинается при двукратном снижении уровня экзогенных фосфатов относительного исходного содержания. Ограничение фосфатов также может быть первоначальным триггером для накопления липидов, которое «усиливается» в условиях ограничения нитратов у *P. tricornutum*, и в таком сочетании приводит к увеличению накопления липидов в 3.3 раза [126]. Кроме того, при фосфорном голодании наблюдается увеличение продукции углеводов [127]. При исчерпании фосфатов повышается активность не только генов-переносчиков фосфатов, но и щелочных фосфатаз, а также генов, кодирующих стресс-белки, и генов, связанных с трансляцией белков, фиксацией углерода, гликолизом и циклом лимонной кислоты [128]. При дефиците фосфора также снижается экспрессия генов десатураз, что приводит к увеличению доли жирных кислот C14:0, C16:0 и C16:1 и снижению содержания ПНЖК, особенно ЭПК [128].

3.5.4. Использование мочевины. Мочевина может быть расщеплена уреазой до NH_4^+ и неорганического углерода (CO_2). У *P. tricornutum* обнаружены гены уреазы [129], что позволяет использовать мочевину для культивирования. При достаточно высоких концентрациях мочевины (0.01 М) миксотрофный рост может поддерживаться даже в культурах с очень высокой плотностью. При этом наблюдаются максимальные значения продуктивности по биомассе и ЭПК (1.52 и 43.13 мг/(л×сут) соответственно) [130]. Высокая плотность клеток может быть обусловлена утилизацией CO_2 , который образуется при метаболизме мочевины [131].

3.5.5. Уровень CO_2 и pH. При высоком уровне CO_2 (0.15 %) наблюдается значительное увеличение скорости роста и содержания липидов (включая омега-3 ПНЖК) у *P. tricornutum*. При этом содержание ЭПК повышается на 73 %, а также растет активность некоторых ключевых ферментов, связанных с циклом Кальвина [132]. *P. tricornutum* может поглощать как CO_2 , так и HCO_3^- из окружающей среды для фотосинтеза [133]. Кроме того, показано, что внесение в культуру 50 мМ глицерина в качестве источника органического углерода также может индуцировать накопление триацилглицеролов и ЭПК [134]. По мере роста *P. tricornutum* pH среды соответственно увеличивается за счет потребления CO_2 . В условиях недостаточной освещенности скорость роста *P. tricornutum* значительно снижается при $\text{pH} > 8.5$, а также при низком содержании растворенного неорганического углерода. Таким образом, сложно дифференцировать и определить основную причину (низкий уровень CO_2 и высокий уровень pH или оба фактора), влияющую на рост и биохимический состав *P. tricornutum*, выращенного в данных условиях [135].

3.5.6. Свето-температурный цикл и освещенность. Многие гены, участвующие в метаболизме липидов, регулируются в различной степени в течение светового цикла (стандартный цикл 16 ч свет : 8 ч темнота) [80]. В начале светового цикла активируются пути, локализованные в хлоропластах (например, биосинтез липидов и глюканов, фиксация углерода), а также биосинтез ненасыщенных жирных кислот. К началу темнового цикла повышается активность метаболических путей, локализованных в митохондриях (таких как цикл трикарбоновых кислот и β-окисление липидов). В темное время суток наблюдается снижение

содержания липидов [114, 136]. Однако в результате длительного пребывания в темновой фазе *P. tricornutum* перенаправляет ацетил-КоА, образующийся при гликолизе, на производство липидов. Интересно, что темновая обработка может значительно повысить содержание липидов в клетках. После 4-дневного темнового стресса общее содержание липидов увеличивается в 2.3 раза [137]. Процентное содержание ДГК повышается с ростом интенсивности освещения от 50 до 150 мкмоль/(м²×с), но существенных различий в общем содержании ПНЖК не наблюдается [119]. В условиях непрерывного освещения (24 ч) содержание ЭПК примерно на 36 % выше, чем в условиях светового цикла 16 ч : 8 ч [96]. Представляет интерес способность *P. tricornutum* утилизировать глюкозу как основной источник углерода при росте на свету, но невозможность выживать с данным источником углерода в темноте [138].

3.5.7. Температура. Скорость роста *P. tricornutum* поддерживается на высоком уровне в диапазоне температур от 12 до 24 °С, а оптимальная температура составляет 20–22 °С [139]. При понижении температуры для *P. tricornutum* характерно увеличение доли длинноцепочечных жирных кислот и повышение степени их ненасыщенности. Напротив, при повышении температуры образуются более короткие жирные кислоты с меньшим количеством ненасыщенных связей. Это может быть объяснено тем, что при высокой температуре необходимы более плотно упакованные мембранны с меньшей текучестью [140]. Так, при увеличении температуры до 30 °С в жирнокислотном составе *P. tricornutum* отсутствуют ЭПК и другие С20 жирные кислоты, но высока доля С18 жирных кислот, причем жирные кислоты в составе галактолипидов содержат не более трех ненасыщенных связей [140]. Понижение температуры с 25 °С до 10 °С приводит к увеличению содержания ЭПК на 85 % при общем содержании ПНЖК – 4.9 % от сухого веса, а максимальный выход достигается за 12 ч [141].

В целом, можно заключить, что высокая продуктивность по ПНЖК у *P. tricornutum* может быть достигнута при условиях, благоприятных для активного роста биомассы, в сочетании с достаточным углеродным питанием.

3.6. Некоторые аспекты переработки биомассы *Phaeodactylum tricornutum*. Культивируемый *P. tricornutum* обычно представляет собой суспензионную культуру, требующую этапов сбора и отделения клеток, что повышает конкурентоспособность *P. tricornutum* как объекта промышленного выращивания [2]. Затраты на последующую переработку вносят значительный вклад в общую стоимость процесса (обычно от 20 до 60 %) [142]. Сбор урожая может составлять от 5 до 23 % от стоимости выращивания при культивировании в фотобиореакторах и в бассейнах (рэйсвеях) соответственно. Такая существенная разница связана с возможностью получения более высоких концентраций биомассы в фотобиореакторах [143]. Целью сбора урожая является концентрация биомассы от 10 до 300 раз (обычно от 0.05 до 15 % общего количества твердых веществ) для последующей сушки/экстракции или прямого получения влажной биомассы в кратчайшие сроки, чтобы избежать порчи, особенно в теплом климате [144]. Техника сбора урожая должна обеспечивать высокую скорость, иметь хорошую эффективность сбора (> 90 %), быть недорогой, а также исключать появление токсичных остатков и влияние на качество биомассы [142]. Традиционно для сбора урожая используются центрифуги различных типов (стаканные, дисковые и суперцентрифуги) и сепараторы. Центрифугирование является энергоемким процессом и может составлять от 20 % до 25 % от стоимости выращивания [142].

Для *P. tricornutum* предложены разнообразные методы сбора урожая [2]. Одним из наиболее распространенных способов отделения биомассы *P. tricornutum* является флокуляция.

Этот метод является масштабируемым. Флокулянты хорошо изучены и эффективны при использовании различных режимов, таких как нейтрализация заряда (неорганические флокулянты), полимерные мостики (органические флокулянты) и механизмы электростатического сцепления [145]. Новые методы включают использование наночастиц, ультразвуковой сбор, флотацию и мембранные фильтрацию с тангенциальным потоком [2].

Наиболее дешевый метод флокуляции основан на использовании гидроксида кальция, однако такой подход не применим, если конечный продукт предназначен для потребления человеком [118]. Более подходящим материалом для флокуляции может служить хитозан в концентрации 20 мг/л [146]. В последние годы разрабатывается концепция использования биофлокулянтов из бактерий или грибов [59]. Биофлокулянты более безопасны, чем химические (соли алюминия), а их применение менее энергозатратно по сравнению с центрифугированием.

На этапе сушки наименьших энергозатрат требует сушка на солнце, однако она нестабильная и трудоемкая. Сушка путем распыления более дорогая и энергозатратная, но достаточно экспрессная. Сублимационная или распылительная сушка микроводорослей не оказывает влияние на общее содержание липидов, а двухдневное хранение свежей пасты биомассы при температуре 4 °С вызывает обширный липолиз, что может снизить общее содержание липидов [147].

Для экстракции биологически активных компонентов из *P. tricornutum* используют биохимические, механические и физические методы [2]. Традиционные масштабируемые методы (например, использование шариков для разрушения клеток с последующей экстракцией растворителем) имеют экономические и экологические недостатки, связанные с извлечением и очисткой биоактивных веществ, а также проблемами деградации [148]. Для экстракции липидов наиболее эффективной системой растворителей является сочетание хлороформа и метанола, однако эти растворители не подходят для промышленного применения из-за токсичности [149]. Чаще всего в производстве используется гексан, а при необходимости выделения ПНЖК прибегают к фракционной дистилляции [35]. К современным методам «зеленой» экстракции относят экстракцию с помощью микроволн, импульсного электрического поля, ультразвука, экстракцию жидкостью под давлением, сверхкритическую флюидную экстракцию, а также использование ферментов и ионных жидкостей [150]. Поскольку аккумуляция ЭПК преобладает в галактолипидах, то для более полной экстракции ПНЖК из биомассы водорослей рекомендуется использовать растворители, способствующие извлечению не только нейтральных, но и полярных липидов [151]. В качестве экологически чистого растворителя для экстракции фукоксантина и ЭПК из биомассы *P. tricornutum* предложен этанол [152] в качестве водосовместимого растворителя при экстракции жидкостью под давлением, а также исключающего из технологической схемы этап сушки [153]. Перспективным методом извлечения липидов, не требующего использования токсичных растворителей, является сверхкритическая CO₂-экстракция.

4. Комплексная переработка биомассы диатомовых микроводорослей и перспективы производства фукоксантина и полиненасыщенных жирных кислот

4.1. Комплексная переработка биомассы диатомовых микроводорослей как способ расширения спектра получаемых продуктов. Использование цельноклеточных микроводорослей в продукции для конечного использования может стать экономически эффективным подходом, который избавит от необходимости проведения этапов экстракции и снимет проблемы стабильности/хранения продукта [2]. Однако в большинстве случаев этот

подход применим лишь для включения биоактивных веществ в пищевые/кормовые продукты, как это продемонстрировано на примере эффективной добавки омега-3 жирных кислот в кормах для лосося [154].

Современные тенденции указывают на необходимость развития концепции биопереработки микроводорослей на основе производства продуктов нескольких направлений [2, 142], в частности, для производства недорогой продукции в больших объемах. Потенциал *P. tricornutum* в качестве подходящей основы для такого производства объясняется способностью водорослей синтезировать широкий спектр специфичных высокоценных веществ и возможностью последовательного извлечения нескольких интересующих продуктов [2, 33, 75].

Для увеличения производства ценных веществ из диатомовых водорослей основанный на биопереработке способ вполне применим [16]. Разработка биоперерабатывающего комплекса из диатомовых микроводорослей для повышения эффективности их использования является рациональным подходом. При этом из биомассы фракционируются продукты для различного применения (продукты питания, корма, химические материалы и продукты для биоэнергетики). Предприятие по биопереработке на основе микроводорослей может работать по двум направлениям: большой объем – низкая стоимость продуктов и малый объем – высокая стоимость [155]. В каждом из случаев основная цель заключается в увеличении количества выпускаемой продукции при одновременной экономии.

Показано, что стоимость процесса переработки микроводорослевой биомассы является ограничивающим фактором для успешной реализации биоперерабатывающего производства. Даже при получении достаточно большого количества конечных продуктов на последующую переработку должно приходиться не более 50 % стоимости всего процесса [2, 142].

В настоящее время акцентируется внимание на высокой стоимости на продукты из микроводорослей, таких как пигменты (производство астаксантина, получаемого из *H. pluvialis*). Повышенные цены могут действовать и для фукоксантина из *P. tricornutum*, что обусловлено достаточно большим количеством информации о его пользе для здоровья, опирающейся на клинически обоснованные исследования [2].

Однако подробное изучение вариантов последовательного извлечения продуктов из биомассы *P. tricornutum* в рамках комплексной технологии представлено в ограниченном количестве исследований [2]. Так, в качестве возможного варианта предложено последовательное извлечение фукоксантина, затем ЭПК и хризоламинарина [75], однако экономическая эффективность этого предложения не изучена. Показано, что липиды и фукоксантин *P. tricornutum* после совместной экстракции из биомассы 100 %-ным этанолом могут быть разделены с помощью двухфазной системы, так как большая часть фукоксантина (более 99 %) переходит в водно-спиртовую фазу, что может быть использовано для комплексной биопереработки и получения ценных природных соединений [31, 32]. Использование биофлокуляции в сочетании с воздействием импульсного электрического поля для так называемого «доения» клеток *P. tricornutum* с использованием щадящей экстракции может привести к выделению множества интересных целевых продуктов без гибели клеток, однако это направление, так же, как и сверхкритическая СО₂-экстракция, является предметом исследований [2, 16].

4.2. Перспективы производства фукоксантина и ПНЖК из *Phaeodactylum tricornutum*. Экономическая целесообразность биоперерабатывающего производства из микроводорослей обоснована при производственных затратах от 6 до 7 евро/кг сухой биомассы и доходе в 31 евро/кг сухой биомассы, включая выращивание и последующую переработку [143]. Производственные затраты на уровне 3–6 евро/кг сухой биомассы микроводорослей могут быть достигнуты даже при использовании закрытых трубчатых фо-

тобиореакторов [156], но затраты на электроэнергию, необходимую для культивирования, достаточно высоки (до 62 % от затрат на культивирование в закрытом помещении) [157]. Поэтому возникает необходимость проводить выращивание микроводорослей на открытом воздухе. Более тщательная оптимизация последующих технологических операций может привести к экономически эффективному решению [142].

В настоящее время рынок фукохантинина динамично развивается, а ежегодное его увеличение в качестве нутрицевтического или косметического ингредиента составляет в среднем +2.47 %. Объем рынка фукохантинина в 2014 году составил 92 млн долларов, в 2017 году – 99 млн долларов и достиг 120 млн долларов США к 2022 году [11, 158]. Объем глобального рынка жирных кислот в 2018 году составил 4.31 млрд долларов США, а к 2026 году прогнозируется его увеличение до 91.6 млрд долларов США [8].

Показано, что затраты на производство биомассы из микроводорослей существенно ниже при больших объемах культивирования (882 евро/кг и 228 евро/кг при получении 0.7 т/год и 170 т/год соответственно), а рентабельность процесса получения фукохантинина в основном зависит от его рыночной цены [11, 158]. Согласно технико-экономической оценке, основанной на выращивании, сборе и переработке *P. tricornutum* на предприятии UQ Algae Energy Farm, (Австралия), биомасса *P. tricornutum* может быть произведена всего за 6.14 AU\$ за кг сухого веса, а себестоимость масла с высоким содержанием ЭПК при этом составила бы 20.47 AU\$ за литр [118].

В настоящее время фукохантин является коммерчески рентабельным продуктом из-за его относительно высокой рыночной цены (за чистый компонент), но по мере увеличения предложения продукта цены могут снизиться, как это наблюдается в отрасли астаксантинина. Это ставит вопрос о целесообразности выделения единичного компонента и стимулирует переход к комплексной переработке биомассы *P. tricornutum* [2]. Сейчас лишь несколько компаний занимаются коммерциализацией фукохантинина, причем в большинстве случаев продуктами являются либо экстракт биомассы водорослей, либо очищенный экстракт фукохантинина, которые иногда могут включать и ПНЖК [11]. Что касается производства липидов диатомовыми микроводорослями, то получение нутрицевтически ценных ПНЖК является экономически более целесообразным по сравнению с производством биотоплива, учитывая стоимость биопереработки и цену конечного продукта.

К 2021 году *P. tricornutum* коммерчески культивировало по меньшей мере восемь компаний, причем ежегодное производство суммарно достигало 4 тонн сухой биомассы [159]. Среди этих производств, *P. tricornutum* используется для получения фукохантинина компанией AlgaTechnologies (Израиль) и ЭПК компанией Simris (Швеция), а остальные производства ориентированы на получение цельной биомассы как корма для аквакультуры [159].

Для снижения себестоимости биотехнологического производства на основе диатомовых водорослей возможно внедрение различных перспективных стратегий, включающих оптимизацию способа и систем культивирования, а также питательных сред. Так, выращивание микроводорослей в открытых бассейнах имеет преимущество по сравнению с закрытыми фотобиореакторами, благодаря более низким капитальным затратам и стоимости поддержания и потребления энергии, однако этот способ имеет некоторые риски заражения культуры водорослей, что требует дополнительных технологических решений [60, 160]. Одним из вариантов снижения затрат на углеродное питание может являться биопроизводство, совмещенное с секвестрацией выбросов CO₂ различными промышленными предприятиями, но при этом встает вопрос об отсутствии загрязнителей в составе используемых газов. В качестве эффективной и экологичной стратегии для повышения продуктивности и содержания

липидов может применяться миксотрофное культивирование с использованием в качестве источника углерода сточных вод пищевых производств [161].

Технико-экономическая оценка эффективности производства диатомовых водорослей обязательно должна проводиться с учетом предполагаемой климатической зоны для выращивания. Самыми важными параметрами являются температурный режим, который обуславливает необходимость энергозатрат на поддержание оптимальной температуры, и облученность в области фотосинтетически активной радиации, которая определяет скорость фотосинтеза и эффективную утилизацию солнечной энергии.

Заключение

Благодаря своим физиологическим и биохимическим особенностям, диатомовые водоросли, в том числе *P. tricornutum*, могут служить основой для промышленного производства фукоксантина и ПНЖК. Многочисленные исследования, связанные с генетическим редактированием *P. tricornutum*, являются перспективной основой как для получения биомассы с повышенным содержанием фукоксантина и ПНЖК, так и для синтеза гетерологичных соединений. Тем не менее коммерческое производство из диатомовых водорослей потребует дальнейшей разработки биоперерабатывающего подхода, основанного на повышении эффективности культивирования за счет расширения спектра производимой продукции. Основной проблемой по-прежнему остается повышение производительности биомассы путем максимального использования фотосинтетической эффективности культуры, увеличения поглощения углерода и его перераспределения для синтеза ценных продуктов. С точки зрения производства необходимы экологичные разработки в области конструкции фотобиореакторов, а также инновационные варианты последующей переработки биомассы, снижающие затраты на получение ценных продуктов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Bowler C., Vardi A., Allen A.E. Oceanographic and biogeochemical insights from diatom genomes // Annu. Rev. Mar. Sci. 2010. V. 2. P. 333–365. <https://10.1146/annurev-marine-120308-081051>.
2. Butler T., Kapoor R.V., Vaidyanathan S. *Phaeodactylum tricornutum*: A diatom cell factory // Trends Biotechnol. 2020. V. 38, No. 6. P. 606–622. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2019.12.023>.
3. Benoiston A.-S., Ibarbalz F.M., Bittner L., Guidi L., Jahn O., Dutkiewicz S., Bowler C. The evolution of diatoms and their biogeochemical functions // Philos. Trans. R. Soc., B. 2017. V. 372, No. 1728. Art. 20160397. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0397>.
4. Lima-Mendez G., Faust K., Henry N., Decelle J., Colin S., Carcillo F., Chaffron S., Ignacio-Espinoza J.C., Roux S., Vincent F., Bittner L., Darzi Y., Wang J., Audic S., Berline L., Bontempi G., Cabello A.M., Coppola L., Cornejo-Castillo F.M., d’Ovidio F., De Meester L., Ferrera I., Garet-Delmas M.-J., Guidi L., Lara E., Pesant S., Royo-Llonch M., Salazar G., Sánchez P., Sebastian M., Souffreau C., Dimier C., Picheral M., Searson S., Kandels-Lewis S., Tara Oceans Coordinators, Gorsky G., Not F., Ogata H., Speich S., Stemmann L., Weissenbach J., Wincker P., Acinas S.G., Sunagawa S., Bork P., Sullivan M.B., Karsenti E., Bowler C., de Vargas C., Raes J. Determinants of community structure in the global plankton interactome // Science. 2015. V. 348, No 6237. Art. 1262073. <https://doi.org/10.1126/science.1262073>.
5. Reinfelder J.R., Milligan A.J., Morel F.M.M. The role of the C₄ pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom // Plant Physiol. 2004. V. 135, No 4. P. 2106–2111. <https://doi.org/10.1104/pp.104.041319>.

6. Brembu T., Chauton M.S., Winge P., Bones A.M., Vadstein O. Dynamic responses to silicon in *Thalassiosira pseudonana* - identification, characterisation and classification of signature genes and their corresponding protein motifs // Sci. Rep. 2017. V. 7, No 1. Art. 4865. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04921-0>.
7. Tirichine L., Rastogi A., Bowler C. Recent progress in diatom genomics and epigenomics // Curr. Opin. Plant Biol. 2017. V. 36. P. 46–55. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.02.001>.
8. Tiwari A., Melchor-Martínez E.M., Saxena A., Kapoor N., Singh K.J., Saldarriaga-Hernández S., Parra-Saldivar R., Iqbal H.M.N. Therapeutic attributes and applied aspects of biological macromolecules (polypeptides, fucoxanthin, sterols, fatty acids, polysaccharides, and polyphenols) from diatoms — a review // Int. J. Biol. Macromol. 2021. V. 171. P. 398–413. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.12.219>.
9. Nieri P., Carpi S., Esposito R., Costantini M., Zupo V. Bioactive molecules from marine diatoms and their value for the nutraceutical industry // Nutrients. 2023. V. 15, No 2. Art. 464. <https://doi.org/10.3390/nu15020464>.
10. Dhaouadi F., Awwad F., Diamond A., Desgagné-Penix I. Diatoms' breakthroughs in biotechnology: *Phaeodactylum tricornutum* as a model for producing high-added value molecules // Am. J. Plant Sci. 2020. V. 11, No 10. P. 1632–1670. <https://doi.org/10.4236/ajps.2020.1110118>.
11. Pajot A., Hao Huynh G., Picot L., Marchal L., Nicolau E. Fucoxanthin from algae to human, an extraordinary bioresource: Insights and advances in up and downstream processes // Mar. Drugs. 2022. V. 20, No 4. Art. 222. <https://doi.org/10.3390/md20040222>.
12. Englert G., Bjørnland T., Liaaen-Jensen S. 1D and 2D NMR study of some allenic carotenoids of the fucoxanthin series // Magn. Reson. Chem. 1990. V. 28, No 6. P. 519–528. <https://doi.org/10.1002/mrc.1260280610>.
13. Kawee-ai A., Kuntiya A., Kim S.M. Anticholinesterase and antioxidant activities of fucoxanthin purified from the microalga *Phaeodactylum tricornutum* // Nat. Prod. Commun. 2013. V. 8, No 10. P. 1381–1386. <https://doi.org/10.1177/1934578X1300801010>.
14. Zhang Y., Fang H., Xie Q., Sun J., Liu R., Hong Z., Yi R., Wu H. Comparative evaluation of the radical-scavenging activities of fucoxanthin and its stereoisomers // Molecules. 2014. V. 19, No 2. P. 2100–2113. <https://doi.org/10.3390/molecules19022100>.
15. Büchel C. Fucoxanthin-chlorophyll proteins in diatoms: 18 and 19 kDa subunits assemble into different oligomeric states // Biochemistry. 2003. V. 42, No 44. P. 13027–13034. <https://doi.org/10.1021/bi0349468>.
16. Seth K., Kumar A., Rastogi R.P., Meena M., Vinayak V., Harish. Bioprospecting of fucoxanthin from diatoms – challenges and perspectives // Algal Res. 2021. V. 60. Art. 102475. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102475>.
17. Coesel S., Obornik M., Varela J., Falciatore A., Bowler C. Evolutionary origins and functions of the carotenoid biosynthetic pathway in marine diatoms // PLoS One. 2008. V. 3, No 8. Art. e2896. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002896>.
18. Marella T.K., Tiwari A. Marine diatom *Thalassiosira weissflogii* based biorefinery for co-production of eicosapentaenoic acid and fucoxanthin // Bioresour. Technol. 2020. V. 307. Art. 123245. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123245>.
19. Gérin S., Delhez T., Corato A., Remacle C., Franck F. A novel culture medium for freshwater diatoms promotes efficient photoautotrophic batch production of biomass, fucoxanthin, and eicosapentaenoic acid // J. Appl. Phycol. 2020. V. 32, No 3. P. 1581–1596. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02097-1>.
20. Sathasivam R., Ki J.-S. A review of the biological activities of microalgal carotenoids and their potential use in healthcare and cosmetic industries // Mar. Drugs. 2018. V. 16, No 1. Art. 26. <https://doi.org/10.3390/md16010026>.
21. Koo S.Y., Hwang J.-H., Yang S.-H., Um J.-I., Hong K.W., Kang K., Pan C.-H., Hwang K.T., Kim S.M. Anti-obesity effect of standardized extract of microalga *Phaeodactylum tricornutum* containing fucoxanthin // Mar. Drugs. 2019. V. 17, No 5. Art. 311. <https://doi.org/10.3390/MD17050311>.

22. Liu M., Li W., Chen Y., Wan X., Wang J. Fucoxanthin: A promising compound for human inflammation-related diseases // Life Sci. 2020. V. 255. Art. 117850. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2020.117850>.
23. Zarekarizi A., Hoffmann L., Burritt D. Approaches for the sustainable production of fucoxanthin, a xanthophyll with potential health benefits // J. Appl. Phycol. 2019. V. 31, No 1. P. 281–299. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1558-3>.
24. Petrushkina M., Gusev E., Sorokin B., Zotko N., Mamaeva A., Filimonova A., Kulikovskiy M., Maltsev Y., Yampolsky I., Guglya E., Vinokurov V., Namsaraev Z., Kuzmin D. Fucoxanthin production by heterokont microalgae // Algal Res. 2017. V. 24, Pt A. P. 387–393. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.03.016>.
25. Mohamadnia S., Tavakoli O., Faramarzi M.A., Shamsollahi Z. Production of fucoxanthin by the microalga *Tisochrysis lutea*: A review of recent developments // Aquaculture. 2019. V. 516. Art. 734637. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734637>.
26. McClure D.D., Luiz A., Gerber B., Barton G.W., Kavanagh J.M. An investigation into the effect of culture conditions on fucoxanthin production using the marine microalgae *Phaeodactylum tricornutum* // Algal Res. 2018. V. 29. P. 41–48. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.11.015>.
27. Fernández F.G.A., Hall D.O., Guerrero E.C., Rao K.K., Grima E.M. Outdoor production of *Phaeodactylum tricornutum* biomass in a helical reactor // J. Biotechnol. 2003. V. 103, No 2. P. 137–152. [https://doi.org/10.1016/s0168-1656\(03\)00101-9](https://doi.org/10.1016/s0168-1656(03)00101-9).
28. Gao F., Sá M., Teles (Cabanelas, ITD)I., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Production and monitoring of biomass and fucoxanthin with brown microalgae under outdoor conditions // Biotechnol. Bioeng. 2021. V. 118, No 3. P. 1355–1365. <https://doi.org/10.1002/bit.27657>.
29. Xia S., Gao B., Fu J., Xiong J., Zhang C. Production of fucoxanthin, chrysolaminarin, and eicosapentaenoic acid by *Odontella aurita* under different nitrogen supply regimes // J. Biosci. Bioeng. 2018. V. 126, No 6. P. 723–729. <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2018.06.002>.
30. Wang H., Zhang Y., Chen L., Cheng W., Liu T. Combined production of fucoxanthin and EPA from two diatom strains *Phaeodactylum tricornutum* and *Cylindrotheca fusiformis* cultures // Bioprocess Biosyst. Eng. 2018. V. 41, No 7. P. 1061–1071. <https://doi.org/10.1007/s00449-018-1935-y>.
31. Kim S.M., Jung Y.-J., Kwon O.-N., Cha K.H., Um B.-H., Chung D., Pan C.-H. A potential commercial source of fucoxanthin extracted from the microalga *Phaeodactylum tricornutum* // Appl. Biochem. Biotechnol. 2012. V. 166, No 7. P. 1843–1855. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9602-2>.
32. Kim S.M., Kang S.-W., Kwon O.-N., Chung D., Pan C.-H. Fucoxanthin as a major carotenoid in *Isochrysis aff. galbana*: Characterization of extraction for commercial application // J. Korean Soc. Appl. Biol. Chem. 2012. V. 55, No 4. P. 477–483. <https://doi.org/10.1007/s13765-012-2108-3>.
33. Sun Z., Wang X., Liu J. Screening of *Isochrysis* strains for simultaneous production of docosahexaenoic acid and fucoxanthin // Algal Res. 2019. V. 41. Art. 101545. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101545>.
34. Nakamura M.T., Nara T.Y. Structure, function, and dietary regulation of delta6, delta5, and delta9 desaturases // Annu. Rev. Nutr. 2004. V. 24. P. 345–376. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.24.121803.063211>.
35. Adarme-Vega T.C., Lim D.K.Y., Timmins M., Vernen F., Li Y., Schenk P.M. Microalgal biofactories: A promising approach towards sustainable omega-3 fatty acid production // Microb. Cell Fact. 2012. V. 11. Art. 96. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-11-96>.
36. De Roos B., Mavrommatis Y., Brouwer I.A. Long-chain n-3 polyunsaturated fatty acids: New insights into mechanisms relating to inflammation and coronary heart disease // Br. J. Pharmacol. 2009. V. 158, No 2. P. 413–428. <https://doi.org/10.1111/j.1476-5381.2009.00189.x>.
37. De Lau L.M.L., Bornebroek M., Witteman J.C.M., Hofman A., Koudstaal P.J., Breteler M.M.B. Dietary fatty acids and the risk of Parkinson disease: The Rotterdam study // Neurology. 2005. V. 64, No 12. P. 2040–2045. <https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000166038.67153.9F>.
38. Morris M.C., Evans D.A., Bienias J.L., Tangney C.C., Bennett D.A., Wilson R.S., Aggarwal N., Schneider J. Consumption of fish and n-3 fatty acids and risk of incident Alzheimer disease // Arch. Neurol. 2003. V. 60, No 7. P. 940–946. <https://doi.org/10.1001/archneur.60.7.940>.

39. Hibbeln J.R., Davis J.M., Steer C., Emmett P., Rogers I., Williams C., Golding J. Maternal seafood consumption in pregnancy and neurodevelopmental outcomes in childhood (ALSPAC study): An observational cohort study // Lancet. 2007. V. 369, No 9561. P. 578–585. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(07\)60277-3](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(07)60277-3).
40. Drouin G., Rioux V., Legrand P. The n-3 docosapentaenoic acid (DPA): A new player in the n-3 long chain polyunsaturated fatty acid family // Biochimie. 2019. V. 159. P. 36–48. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2019.01.022>.
41. Tallima H., El Ridi R. Arachidonic acid: Physiological roles and potential health benefits – a review // J. Adv. Res. 2018. V. 11. P. 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2017.11.004>.
42. Taneja A., Singh H. Challenges for the delivery of long-chain n-3 fatty acids in functional foods // Annu. Rev. Food Sci. Technol. 2012. V. 3. P. 105–123. <https://doi.org/10.1146/annurev-food-022811-101130>.
43. Opute F.I. Lipid and fatty-acid composition of diatoms // J. Exp. Bot. 1974. V. 25, No 4. P. 823–835. <https://doi.org/10.1093/jxb/25.4.823>.
44. Maltsev Y., Maltseva K. Fatty acids of microalgae: Diversity and applications // Rev. Environ. Sci. Biotechnol. 2021. V. 20, No 2. P. 515–547. <https://doi.org/10.1007/s11157-021-09571-3>.
45. Stonik V., Stonik I. Low-molecular-weight metabolites from diatoms: Structures, biological roles and biosynthesis // Mar. Drugs. 2015. V. 13, No 6. P. 3672–3709. <https://doi.org/10.3390/md13063672>.
46. Wu H., Li T., Wang G., Dai S., He H., Xiang W. A comparative analysis of fatty acid composition and fucoxanthin content in six *Phaeodactylum tricornutum* strains from different origins // Chin. J. Oceanol. Limnol. 2016. V. 34, No 2. P. 391–398. <http://dx.doi.org/10.1007/s00343-015-4325-1>.
47. Yi Z., Xu M., Di X., Brynjolfsson S., Fu W. Exploring valuable lipids in diatoms // Front. Mar. Sci. 2017. V. 4. Art. 17. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00017>.
48. Sayanova O., Mimouni V., Ullmann L., Morant-Manceau A., Pasquet V., Schoefs B., Napier J.A. Modulation of lipid biosynthesis by stress in diatoms // Philos. Trans. R. Soc., B. 2017. V. 372, No 1728. Art. 20160407. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0407>.
49. Smith R., Jouhet J., Gandini C., Nekrasov V., Marechal E., Napier J.A., Sayanova, O. Plastidial acyl carrier protein Δ9-desaturase modulates eicosapentaenoic acid biosynthesis and triacylglycerol accumulation in *Phaeodactylum tricornutum* // Plant J. 2021. V. 106, No 5. P. 1247–1259. <https://doi.org/10.1111/tpj.15231>.
50. Yongmanitchai W., Ward O.P. Separation of lipid classes from *Phaeodactylum tricornutum* using silica cartridges // Phytochemistry. 1992. V. 31, No 10. P. 3405–3408. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(92\)83694-T](https://doi.org/10.1016/0031-9422(92)83694-T).
51. Tonon T., Harvey D., Larson T.R., Graham I.A. Long chain polyunsaturated fatty acid production and partitioning to triacylglycerols in four microalgae // Phytochemistry. 2002. V. 61, No 1. P. 15–24. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00201-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00201-7).
52. Steinrücken P., Erga S.R., Mjøs S.A., Kleivdal H., Prestegard S.K. Bioprospecting North Atlantic microalgae with fast growth and high polyunsaturated fatty acid (PUFA) content for microalgae-based technologies // Algal Res. 2017. V. 26. P. 392–401. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.07.030>.
53. Steinrücken P., Mjøs S.A., Prestegard S.K., Erga S.R. Enhancing EPA content in an Arctic diatom: A factorial design study to evaluate interactive effects of growth factors // Front. Plant Sci. 2018. V. 9. Art. 491. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00491>.
54. Steinrücken P., Prestegard S.K., de Vree, J.H., Storesund J.E., Pree B., Mjøs S.A., Erga S.R. Comparing EPA production and fatty acid profiles of three *Phaeodactylum tricornutum* strains under western Norwegian climate conditions // Algal Res. 2018. V. 30. P. 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.12.001>.
55. Liang Y., Maeda Y., Sunaga M., Muto M., Matsumoto M., Yoshino T., Tanaka T. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in the oleaginous marine diatom *Fistulifera* sp strain JPCC DA0580 // Mar. Drugs. 2013. V. 11, No 12. P. 5008–5023. <https://doi.org/10.3390/md11125008>.
56. Ying L., Kang-sen M., Shi-chun S. Total lipid and fatty acid composition of eight strains of marine diatoms // Chin. J. Oceanol. Limnol. 2000. V. 18, No 4. P. 345–349. <https://doi.org/10.1007/BF02876083>.

57. Jiang Y., Laverty K.S., Brown J., Nunez M., Brown L., Chagoya J., Burow M., Quigg A. Effects of fluctuating temperature and silicate supply on the growth, biochemical composition and lipid accumulation of *Nitzschia* sp. // Bioresour. Technol. 2014. V. 154. P. 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.12.068>.
58. Kumar B.R., Deviram G., Mathimani T., Duc P.A., Pugazhendhi A. Microalgae as rich source of polyunsaturated fatty acids // Biocatal. Agric. Biotechnol. 2019. V. 17. P. 583–588. <https://doi.org/10.1016/J.BCAB.2019.01.017>.
59. Lu Q., Li H., Xiao Y., Liu H. A state-of-the-art review on the synthetic mechanisms, production technologies, and practical application of polyunsaturated fatty acids from microalgae // Algal Res. 2021. V. 55. Art. 102281. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102281>.
60. Torzillo G., Faraloni C., Silva A.M., Kopecký J., Pilný J., Masojídek J. Photoacclimation of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) cultures grown outdoors in photobioreactors and open ponds // Eur. J. Phycol. 2012. V. 47, No 2. P. 169–181. <https://doi.org/10.1080/09670262.2012.683202>.
61. Butler T.O., Padmaperuma G., Lizzul A.M., McDonald J., Vaidyanathan S. Towards a *Phaeodactylum tricornutum* biorefinery in an outdoor UK environment // Bioresour. Technol. 2022. V. 344, Pt. B. Art. 126320. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126320>.
62. Yang Z.-K., Ma Y.-H., Zheng J.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Proteomics to reveal metabolic network shifts towards lipid accumulation following nitrogen deprivation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // J. Appl. Phycol. 2014. V. 26, No 1. P. 73–82. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0050-3>.
63. Alonso D.L., Belarbi E.-H., Fernández-Sevilla J.M., Rodríguez-Ruiz J., Grima E.M. Acyl lipid composition variation related to culture age and nitrogen concentration in continuous culture of the microalga *Phaeodactylum tricornutum* // Phytochemistry. 2000. V. 54, No 5. P. 461–471. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(00\)00084-4](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(00)00084-4).
64. De Martino A., Meichenin A., Shi J., Pan K., Bowler C. Genetic and phenotypic characterization of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) accessions // J. Phycol. 2007. V. 43, No 5. P. 992–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00384.x>.
65. Yongmanitchai W., Ward O.P. Growth of and omega-3-fatty-acid production by *Phaeodactylum tricornutum* under different culture conditions // Appl. Environ. Microbiol. 1991. V. 57, No 2. P. 419–425. <https://doi.org/10.1128/aem.57.2.419-425.1991>.
66. Martin-Jézéquel V., Tesson B. 3 *Phaeodactylum tricornutum* polymorphism: An overview // Heimann K., Katsaros C. (Eds.) Advances in Algal Cell Biology. Berlin, Boston, MA: De Gruyter, 2013. P. 43–80. <https://doi.org/10.1515/9783110229615.43>.
67. Song Z. Optimisation of *Phaeodactylum tricornutum* as a microalgal expression host for industrial biotechnology: PhD Thesis. London: Univ. Coll. London, 2020. 188 p.
68. Ovide C., Kiefer-Meyer M.-C., Bérard C., Vergne N., Lecroq T., Plasson C., Burel C., Bernard S., Driouich A., Lerouge P., Tournier I., Dauchel H., Bardor M. Comparative in depth RNA sequencing of *P. tricornutum*'s morphotypes reveals specific features of the oval morphotype // Sci. Rep. 2018. V. 8, No 1. Art. 14340. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32519-7>.
69. Tesson B., Gaillard C., Martin-Jézéquel V. Insights into the polymorphism of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin // Bot. Mar. 2009. V. 52, No 2. P. 104–116. <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.012>.
70. Borowitzka M.A., Volcani B.E. The polymorphic diatom *Phaeodactylum tricornutum*: Ultrastructure of its morphotypes // J. Phycol. 1978. V. 14, No 1. P. 10–21. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb00625.x>.
71. De Martino A., Bartual A., Willis A., Meichenin A., Villazán B., Maheswari U., Bowler C. Physiological and molecular evidence that environmental changes elicit morphological interconversion in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Protist. 2011. V. 162, No 3. P. 462–481. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.02.002>.
72. Davidovich N.A., Davidovich O.I., Podunai Yu.A., Shorenko K.I., Kulikovskii M.S. Reproductive properties of diatoms significant for their cultivation and biotechnology // Russ. J. Plant Physiol. 2015. V. 62, No 2. P. 153–160. <https://doi.org/10.1134/S1021443715020041>.

73. Francius G., Tesson B., Dague E., Martin-Jézéquel V., Dufrêne Y.F. Nanostructure and nanomechanics of live *Phaeodactylum tricornutum* morphotypes // Environ. Microbiol. 2008. V. 10, No 5. P. 1344–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01551.x>.
74. Desbois A.P., Walton M., Smith V.J. Differential antibacterial activities of fusiform and oval morphotypes of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2010. V. 90, No 4. P. 769–774. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991366>.
75. Zhang W.Y., Wang F., Gao B., Huang L., Zhang C. An integrated biorefinery process: Stepwise extraction of fucoxanthin, eicosapentaenoic acid and chrysolaminarin from the same *Phaeodactylum tricornutum* biomass // Algal Res. 2018. V. 32. P. 193–200. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.04.002>.
76. Remmers I.M., Martens D.E., Wijffels R.H., Lamers P.P. Dynamics of triacylglycerol and EPA production in *Phaeodactylum tricornutum* under nitrogen starvation at different light intensities // PloS One. 2017. V. 12, No 4. Art. e0175630. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175630>.
77. Spilling K., Brynjólfssdóttir Á., Enss D., Rischer H., Svavarsson H.G. The effect of high pH on structural lipids in diatoms // J. Appl. Phycol. 2013. V. 25, No 5. P. 1435–1439. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9971-5>.
78. Acién F.G., Fernández J.M., Magán J.J., Molina E. Production cost of a real microalgae production plant and strategies to reduce it // Biotechnol. Adv. 2012. V. 30, No 6. P. 1344–1353. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2012.02.005>.
79. Aghzar A., Miñambres M., Alvarez P., Presa P. A cost-benefit assessment of two multi-species algae diets for juveniles of *Mytilus galloprovincialis* // Thalassas. 2013. V. 29, No 1. P. 9–16.
80. Heydarizadeh P., Boureba W., Zahedi M., Huang B., Moreau B., Lukomska E., Couzinet-Mossion A., Wielgosz-Collin G., Martin-Jézéquel V., Bougaran G., Marchand J., Schoefs B. Response of CO₂-starved diatom *Phaeodactylum tricornutum* to light intensity transition // Philos. Trans. R. Soc., B. 2017. V. 372, No 1728. Art. 20160396. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0396>.
81. Jungandreas A., Schellenberger Costa B., Jakob T., von Bergen M., Baumann S., Wilhelm C. The acclimation of *Phaeodactylum tricornutum* to blue and red light does not influence the photosynthetic light reaction but strongly disturbs the carbon allocation pattern // PloS One. 2014. V. 9, No 8. Art. e99727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099727>.
82. Sirisuk P., Ra C.-H., Jeong G.-T., Kim S.-K. Effects of wavelength mixing ratio and photoperiod on microalgal biomass and lipid production in a two-phase culture system using LED illumination // Bioresour. Technol. 2018. V. 253. P. 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.01.020>.
83. Fernández F.G.A., Pérez J.A.S., Sevilla J.M.F., Camacho F.G., Grima E.M. Modeling of eicosapentaenoic acid (EPA) production from *Phaeodactylum tricornutum* cultures in tubular photobioreactors. Effects of dilution rate, tube diameter, and solar irradiance // Biotechnol. Bioeng. 2000. V. 68, No 2. P. 173–183. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0290\(20000420\)68:2<173::AID-BIT6>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0290(20000420)68:2<173::AID-BIT6>3.0.CO;2-C).
84. Pérez E.B., Pina I.C., Rodríguez L.P. Kinetic model for growth of *Phaeodactylum tricornutum* in intensive culture photobioreactor // Biochem. Eng. J. 2008. V. 40, No 3. P. 520–525. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2008.02.007>.
85. Gao F., Cabanelas I.T.D., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Fucoxanthin and docosahexaenoic acid production by cold-adapted *Tisochrysis lutea* // New Biotechnol. 2021. V. 66. P. 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2021.08.005>.
86. Vella F.M., Sardo A., Gallo C., Landi S., Fontana A., d’Ippolito G. Annual outdoor cultivation of the diatom *Thalassiosira weissflogii*: Productivity, limits and perspectives // Algal Res. 2019. V. 42. Art. 101553. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101553>.
87. Yi Z., Xu M., Magnusdottir M., Zhang Y., Brynjolfsson S., Fu W. Photo-oxidative stress-driven mutagenesis and adaptive evolution on the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* for enhanced carotenoid accumulation // Mar. Drugs. 2015. V. 13, No 10. P. 6138–6151. <https://doi.org/10.3390/md13106138>.

88. Wang X., Liu Y.-H., Wei W., Zhou X., Yuan W., Balamurugan S., Hao T.-B., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Enrichment of longchain polyunsaturated fatty acids by coordinated expression of multiple metabolic nodes in the oleaginous microalga *Phaeodactylum tricornutum* // J. Agric. Food Chem. 2017. V. 65, No 35. P. 7713–7720. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b02397>.
89. Wang S., Zhang L., Chi S., Wang G., Wang X., Liu T., Tang X. Phylogenetic analyses of the genes involved in carotenoid biosynthesis in algae // Acta Oceanol. Sin. 2018. V. 37, No 4. P. 89–101. <https://doi.org/10.1007/s13131-018-1178-4>.
90. Eilers U., Bikoulis A., Breitenbach J., Büchel C., Sandmann G. Limitations in the biosynthesis of fucoxanthin as targets for genetic engineering in *Phaeodactylum tricornutum* // J. Appl. Phycol. 2016. V. 28, No 1. P. 123–129. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0583-8>.
91. Xue J., Niu Y.-F., Huang T., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Genetic improvement of the microalga *Phaeodactylum tricornutum* for boosting neutral lipid accumulation // Metab. Eng. 2015. V. 27. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2014.10.002>.
92. Niu Y.-F., Zhang M.-H., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Bai W.-B., Li H.-Y. Improvement of neutral lipid and polyunsaturated fatty acid biosynthesis by overexpressing a type 2 diacylglycerol acyltransferase in marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Mar. Drugs. 2013. V. 11, No 11. P. 4558–4569. <https://doi.org/10.3390/md11114558>.
93. Niu Y.-F., Wang X., Hu D.-X., Balamurugan S., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Molecular characterization of a glycerol-3-phosphate acyltransferase reveals key features essential for triacylglycerol production in *Phaeodactylum tricornutum* // Biotechnol. Biofuels. 2016. V. 9. Art. 60. <https://doi.org/10.1186/s13068-016-0478-1>.
94. Balamurugan S., Wang X., Wang H.-L., An C.-J., Li H., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Occurrence of plastidial triacylglycerol synthesis and the potential regulatory role of AGPAT in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Biotechnol. Biofuels. 2017. V. 10. Art. 97. <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0786-0>.
95. Daboussi F., Leduc S., Maréchal A., Dubois G., Guyot V., Perez-Michaut C., Amato A., Falciatore A., Juillerat A., Beurdeley M., Voytas D.F., Cavarec L., Duchateau P. Genome engineering empowers the diatom *Phaeodactylum tricornutum* for biotechnology // Nat. Commun. 2014. V. 5. Art. 3831. <https://doi.org/10.1038/ncomms4831>.
96. Hamilton M.L., Haslam R.P., Napier J.A., Sayanova O. Metabolic engineering of *Phaeodactylum tricornutum* for the enhanced accumulation of omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids // Metab. Eng. 2014. V. 22. P. 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2013.12.003>.
97. D'Adamo S., di Visconte G.S., Lowe G., Szaub-Newton J., Beacham T., Landels A., Allen M.J., Spicer A., Matthijs M. Engineering the unicellular alga *Phaeodactylum tricornutum* for high-value plant triterpenoid production // Plant Biotechnol. J. 2019. V. 17, No 1. P. 75–87. <https://doi.org/10.1111/pbi.12948>.
98. Kira N., Ohnishi K., Miyagawa-Yamaguchi A., Kadono T., Adachi M. Nuclear transformation of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* using PCR-amplified DNA fragments by microparticle bombardment // Mar. Genomics. 2016. V. 25. P. 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2015.12.004>.
99. Xie W.-H., Zhu C.-C., Zhang N.-S., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Sathishkumar R., Li H.-Y. Construction of novel chloroplast expression vector and development of an efficient transformation system for the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Mar. Biotechnol. 2014. V. 16, No 5. P. 538–546. <https://doi.org/10.1007/s10126-014-9570-3>.
100. Hempel F., Bozarth A.S., Lindenkamp N., Klingl A., Zauner S., Linne U., Steinbüchel A., Maier U.G. Microalgae as bioreactors for bioplastic production // Microb. Cell Fact. 2011. V. 10. Art. 81. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-10-81>.
101. Hempel F., Maurer M., Brockmann B., Mayer C., Biedenkopf N., Kelterbaum A., Becker S., Maier U.G. From hybridomas to a robust microalgal-based production platform: Molecular design of a diatom secreting monoclonal antibodies directed against the Marburg virus nucleoprotein // Microb. Cell Fact. 2017. V. 16. Art. 131. <https://doi.org/10.1186/s12934-017-0745-2>.

102. Ahmad Kamal A.H., Mohd Hamidi N.F., Zakaria M.F., Ahmad A., Harun M.R., Segaran T.C., Jusoh M. Genetically engineered microalgae for enhanced bioactive compounds // *Discover Appl. Sci.* 2024. V. 6. Art. 482. <https://doi.org/10.1007/s42452-024-06116-5>.
103. Челебиева Э.С., Кладченко Е.С., Данцук Н.В., Боровков А.Б., Водясова Е.А. Генетическая инженерия в биотехнологии микроводорослей: достижения и перспективы // *Биоразнообразие и устойчивое развитие*. 2024. Т. 9, № 1. С. 53–76. <https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.04>.
104. Федеральный закон от 05.07.1996 № 86-ФЗ «О государственном регулировании в области гено-инженерной деятельности». URL: <https://fsvps.gov.ru/files/federalnyj-zakon-ot-05-07-1996-86-fz-o-gosudar/>.
105. Gao F., Teles (Cabanelas, ITD) I., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Process optimization of fucoxanthin production with *Tisochrysis lutea* // *Bioresour. Technol.* 2020. V. 315. Art. 123894. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123894>.
106. Lavaud J., Rousseau B., van Gorkom H.J., Etienne A.-L. Influence of the diadinoxanthin pool size on photoprotection in the marine planktonic diatom *Phaeodactylum tricornutum* // *Plant Physiol.* 2002. V. 129, No 3. P. 1398–1406. <https://doi.org/10.1104/pp.002014>.
107. Demmig-Adams B., Garab G., Adams W., III, Govindjee (Eds.) Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria. Ser.: Advances in Photosynthesis and Respiration. V. 40. Dordrecht: Springer, 2014. xxxviii, 649 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9032-1>.
108. Zigman M., Dubinsky Z., Iluz D. Chapter 9 – The xanthophyll cycle in aquatic phototrophs and its role in the mitigation of photoinhibition and photodynamic damage // Najafpour M.M. (Ed.) *Applied Photosynthesis*. London: InTech, 2012. P. 191–206. <https://doi.org/10.5772/31462>.
109. Zhao D., Kim S.-M., Pan C.-H., Chung D. Effects of heating, aerial exposure and illumination on stability of fucoxanthin in canola oil // *Food Chem.* 2014. V. 145. P. 505–513. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.08.045>.
110. Goss R., Jakob T. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae // *Photosynth. Res.* 2010. V. 106, Nos 1–2. P. 103–122. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9536-x>.
111. Harris G.N., Scanlan D.J., Geider R.J. Responses of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) to step changes in photon flux density // *Eur. J. Phycol.* 2009. V. 44, No 1. P. 31–48. <https://doi.org/10.1080/09670260802233460>.
112. Müller P., Li X.-P., Niyogi K.K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy // *Plant Physiol.* 2001. V. 125, No 4. P. 1558–1566. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>.
113. Gómez-Loredo A., Benavides J., Rito-Palomares M. Growth kinetics and fucoxanthin production of *Phaeodactylum tricornutum* and *Isochrysis galbana* cultures at different light and agitation conditions // *J. Appl. Phycol.* 2016. V. 28, No 2. P. 849–860. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0635-0>.
114. Wagner H., Jakob T., Lavaud J., Wilhelm C. Photosystem II cycle activity and alternative electron transport in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* under dynamic light conditions and nitrogen limitation // *Photosynth. Res.* 2016. V. 128, No 2. P. 151–161. <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0209-7>.
115. Huete-Ortega M., Okurowska K., Kapoore R.V., Johnson M.P., Gilmour D.J., Vaidyanathan S. Effect of ammonium and high light intensity on the accumulation of lipids in *Nannochloropsis oceanica* (CCAP 849/10) and *Phaeodactylum tricornutum* (CCAP 1055/1) // *Biotechnol. Biofuels.* 2018. V. 11. Art. 60. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1061-8>.
116. Nur M.M.A., Muizelaar W., Boelen P., Buma A.G.J. Environmental and nutrient conditions influence fucoxanthin productivity of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* grown on palm oil mill effluent // *J. Appl. Phycol.* 2019. V. 31, No 1. P. 111–122. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1563-6>.
117. Pereira H., Sá M., Maia I., Rodrigues A., Teles I., Wijffels R.H., Navalho J., Barbosa M. Fucoxanthin production from *Tisochrysis lutea* and *Phaeodactylum tricornutum* at industrial scale // *Algal Res.* 2021. V. 56. Art. 102322. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102322>.

118. Cui Y., Thomas-Hall S.R., Schenk P.M. *Phaeodactylum tricornutum* microalgae as a rich source of omega-3 oil: Progress in lipid induction techniques towards industry adoption // Food Chem. 2019. V. 297. Art. 124937. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.06.004>.
119. Qiao H., Cong C., Sun C., Li B., Wang J., Zhang L. Effect of culture conditions on growth, fatty acid composition and DHA/EPA ratio of *Phaeodactylum tricornutum* // Aquaculture. 2016. V. 452. P. 311–317. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.11.011>.
120. Osborn H.L., Hook S.E. Using transcriptomic profiles in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* to identify and prioritize stressors // Aquat. Toxicol. 2013. V. 138–139. P. 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.04.002>.
121. Yang Z.-K., Niu Y.-F., Ma Y.-H., Xue J., Zhang M.-H., Yang W.-D., Liu J.-S., Lu S.-H., Guan Y., Li H.-Y. Molecular and cellular mechanisms of neutral lipid accumulation in diatom following nitrogen deprivation // Biotechnol. Biofuels. 2013. V. 6. Art. 67. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-67>.
122. Levitan O., Dinamarca J., Zelzion E., Lun D.S., Guerra L.T., Kim M.K., Kim J., Van Mooy B.A.S., Bhattacharya D., Falkowski P.G. Remodeling of intermediate metabolism in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* under nitrogen stress // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 2015. V. 112, No 2. P. 412–417. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419818112>.
123. Guerra L.T., Levitan O., Frada M.J., Sun J.S., Falkowski P.G., Dismukes G.C. Regulatory branch points affecting protein and lipid biosynthesis in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Biomass Bioenergy. 2013. V. 59. P. 306–315. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.10.007>.
124. Alipanah L., Rohloff J., Winge P., Bones A.M., Brembu T. Whole-cell response to nitrogen deprivation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* // J. Exp. Bot. 2015. V. 66, No 20. P. 6281–6296. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv340>.
125. Chauton M.S., Olsen Y., Vadstein O. Biomass production from the microalga *Phaeodactylum tricornutum*: Nutrient stress and chemical composition in exponential fedbatch cultures // Biomass Bioenergy. 2013. V. 58. P. 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.10.004>.
126. Valenzuela J., Mazurie A., Carlson R.P., Gerlach R., Cooksey K.E., Peyton B.M., Fields M.W. Potential role of multiple carbon fixation pathways during lipid accumulation in *Phaeodactylum tricornutum* // Biotechnol. Biofuels. 2012. V. 5. Art. 40. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-5-40>.
127. Abdullahi A.S., Underwood G.J.C., Gretz M.R. Extracellular matrix assembly in diatoms (Bacillariophyceae). V. Environmental effects on polysaccharide synthesis in the model diatom, *Phaeodactylum tricornutum* // J. Phycol. 2006. V. 42, No 2. P. 363–378. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00193.x>.
128. Yang Z.-K., Zheng J.-W., Niu Y.-F., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Systems-level analysis of the metabolic responses of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* to phosphorus stress // Environ. Microbiol. 2014. V. 16, No 6. P. 1793–1807. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12411>.
129. Solomon C.M., Collier J.L., Berg G.M., Glibert P.M. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: A biochemical and molecular review // Aquat. Microb. Ecol. 2010. V. 59, No 1. P. 67–88. <https://doi.org/10.3354/ame01390>.
130. García M.C.C., Mirón A.S., Sevilla J.M.F., Grima E.M., Camacho F.G. Mixotrophic growth of the microalga *Phaeodactylum tricornutum*: Influence of different nitrogen and organic carbon sources on productivity and biomass composition // Process Biochem. 2005. V. 40, No 1. P. 297–305. <https://doi.org/10.1016/J.PROCBIO.2004.01.016>.
131. Guzmán-Murillo M.A., López-Bolaños C.C., Ledesma-Verdejo T., Roldan-Libenson G., Cadena-Roa M.A., Ascencio F. Effects of fertilizer-based culture media on the production of exocellular polysaccharides and cellular superoxide dismutase by *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin) // J. Appl. Phycol. 2007. V. 19, No 1. P. 33–41. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9108-9>.
132. Wu S., Huang A., Zhang B., Huan L., Zhao P., Lin A., Wang G. Enzyme activity highlights the importance of the oxidative pentose phosphate pathway in lipid accumulation and growth of *Phaeodactylum tricornutum* under CO₂ concentration // Biotechnol. Biofuels. 2015. V. 8. Art. 78. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0262-7>.

133. Rost B., Kranz S.A., Richter K.-U., Tortell P.D. Isotope disequilibrium and mass spectrometric studies of inorganic carbon acquisition by phytoplankton // Limnol. Oceanogr.: Methods. 2007. V. 5, No 10. P. 328–337. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.328>.
134. Villanova V., Fortunato A.E., Singh D., Bo D.D., Conte M., Obata T., Jouhet J., Fernie A.R., Marechal E., Falciaiore A., Pagliardini J., Le Monnier A., Poolman M., Curien G., Petroutsos D., Finazzi G. Investigating mixotrophic metabolism in the model diatom // Philos. Trans. R. Soc., B. 2017. V. 372, No 1728. Art. 20160404. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0404>.
135. Bartual A., Gálvez J.A. Growth and biochemical composition of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* at different pH and inorganic carbon levels under saturating and subsaturating light regimes // Bot. Mar. 2002. V. 45, No 6. P. 491–501. <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.052>.
136. Chauton M.S., Winge P., Brembu T., Vadstein O., Bones A.M. Gene regulation of carbon fixation, storage, and utilization in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* acclimated to light/dark cycles // Plant Physiol. 2013. V. 161, No 2. P. 1034–1048. <https://doi.org/10.1104/pp.112.206177>.
137. Bai X., Song H., Lavoie M., Zhu K., Su Y., Ye H., Chen S., Fu Z., Qian H. Proteomic analyses bring new insights into the effect of a dark stress on lipid biosynthesis in *Phaeodactylum tricornutum* // Sci. Rep. 2016. V. 6. Art. 25494. <https://doi.org/10.1038/srep25494>.
138. Zheng Y., Quinn A.H., Sriram G. Experimental evidence and isotopomer analysis of mixotrophic glucose metabolism in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* // Microb. Cell Fact. 2013. V. 12. Art. 109. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-12-109>.
139. Kräbs G., Büchel C. Temperature and salinity tolerances of geographically separated *Phaeodactylum tricornutum* Böhlin strains: Maximum quantum yield of primary photochemistry, pigmentation, proline content and growth // Bot. Mar. 2011. V. 54, No 3. P. 231–241. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.037>.
140. Dodson V.J., Mouget J.-L., Dahmen J.L., Leblond J.D. The long and short of it: Temperature-dependent modifications of fatty acid chain length and unsaturation in the galactolipid profiles of the diatoms *Haslea ostrearia* and *Phaeodactylum tricornutum* // Hydrobiologia. 2014. V. 727, No 1. P. 95–107. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1790-4>.
141. Jiang H., Gao K. Effects of lowering temperature during culture on the production of polyunsaturated fatty acids in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) // J. Phycol. 2004. V. 40, No 4. P. 651–654. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03112.x>.
142. 't Lam G.P., Vermuë M.H., Eppink M.H.M., Wijffels R.H., van den Berg C. Multi-product microalgae biorefineries: From concept towards reality // Trends Biotechnol. 2018. V. 36, No 2. P. 216–227. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2017.10.011>.
143. Ruiz J., Olivier G., de Vree J., Bosma R., Willems P., Reith J.H., Eppink M.H.M., Kleinegris D.M.M., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Towards industrial products from microalgae // Energy Environ. Sci. 2016. V. 9, No 10. P. 3036–3043. <https://doi.org/10.1039/c6ee01493c>.
144. Vandamme D., Fouquet I., Meesschaert B., Muylaert K. Flocculation of microalgae using cationic starch // J. Appl. Phycol. 2010. V. 22, No 4. P. 525–530. <https://doi.org/10.1007/s10811-009-9488-8>.
145. Vandamme D., Fouquet I., Muylaert K. Flocculation as a low-cost method for harvesting microalgae for bulk biomass production // Trends Biotechnol. 2013. V. 31, No 4. P. 233–239. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2012.12.005>.
146. Şirin S., Trobajo R., Ibanez C., Salvadó J. Harvesting the microalgae *Phaeodactylum tricornutum* with polyaluminum chloride, aluminium sulphate, chitosan and alkalinityinduced flocculation // J. Appl. Phycol. 2012. V. 24, No 5. P. 1067–1080. <https://doi.org/10.1007/s10811-011-9736-6>.
147. Ryckebosch E., Muylaert K., Eeckhout M., Ruyssen T., Fouquet I. Influence of drying and storage on lipid and carotenoid stability of the microalga *Phaeodactylum tricornutum* // J. Agric. Food Chem. 2011. V. 59, No 20. P. 11063–11069. <https://doi.org/10.1021/jf2025456>.
148. Kapoore R.V., Butler T.O., Pandhal J., Vaidyanathan S. Microwave-assisted extraction for microalgae: From biofuels to biorefinery // Biology. 2018. V. 7, No 1. Art. 18. <https://doi.org/10.3390/biology7010018>.

149. *Mathimani T., Uma L., Prabaharan D.* Optimization of direct solvent lipid extraction kinetics on marine trebouxiophycean alga by central composite design – bioenergy perspective // Energy Convers. Manage. 2017. V. 142. P. 334–346. <https://doi.org/10.1016/j.enconman.2017.03.050>.
150. *Esquivel-Hernández D.A., Rodríguez-Rodríguez J., Rostro-Alanis M., Cuéllar-Bermúdez S.P., Mancera-Andrade E.I., Núñez-Echevarría J.E., García-Pérez J.S., Chandra R., Parra-Saldivar R.* Advancement of green process through microwave-assisted extraction of bioactive metabolites from *Arthrospira platensis* and bioactivity evaluation // Bioresour. Technol. 2017. V. 224. P. 618–629. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.10.061>.
151. *Melo T., Figueiredo A.R.P., da Costa E., Couto D., Silva J., Rosário Domingues M., Domingues P.* Ethanol extraction of polar lipids from *Nannochloropsis oceanica* for food, feed, and biotechnology applications evaluated using lipidomic approaches // Mar. Drugs. 2021. V. 19, No 11. Art. 593. <https://doi.org/10.3390/MD19110593>.
152. *Delbrut A., Albina P., Lapierre T., Pradelles R., Dubreucq E.* Fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids coextraction by a green process // Molecules. 2018. V. 23, No 4. Art. 874. <https://doi.org/10.3390/molecules23040874>.
153. *Derwenskus F., Metz F., Gille A., Schmid-Staiger U., Briviba K., Schließmann U., Hirth T.* Pressurized extraction of unsaturated fatty acids and carotenoids from wet *Chlorella vulgaris* and *Phaeodactylum tricornutum* biomass using subcritical liquids // GCB Bioenergy. 2019. V. 11, No 1. P. 335–344. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12563>.
154. *Sørensen M., Berge G.M., Reitan K.I., Ruyter B.* Microalga *Phaeodactylum tricornutum* in feed for Atlantic salmon (*Salmo salar*) — effect on nutrient digestibility, growth and utilization of feed // Aquaculture. 2016. V. 460. P. 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.010>.
155. *di Visconte G.S., Spicer A., Chuck C.J., Allen M.J.* The microalgae biorefinery: A perspective on the current status and future opportunities using genetic modification // Appl. Sci. 2019. V. 9, No 22. Art. 4793. <https://doi.org/10.3390/app9224793>.
156. *Chauton M.S., Reitan K.I., Norsker N.H., Tveterås R., Kleivdal H.T.* A techno-economic analysis of industrial production of marine microalgae as a source of EPA and DHA-rich raw material for aquafeed: Research challenges and possibilities // Aquaculture. 2015. V. 436. P. 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.038>.
157. *Pérez-López P., González-García S., Allewaert C., Verween A., Murray P., Feijoo G., Moreira M.T.* Environmental evaluation of eicosapentaenoic acid production by *Phaeodactylum tricornutum* // Sci. Total Environ. 2014. V. 466–467. P. 991–1002. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.105>.
158. *Lourengo-Lopes C., Fraga-Corral M., Jimenez-Lopez C., Carpena M., Pereira A.G., Garcia-Oliveira P., Prieto M.A., Simal-Gandara J.* Biological action mechanisms of fucoxanthin extracted from algae for application in food and cosmetic industries // Trends Food Sci. Technol. 2021. V. 117. P. 163–181. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.03.012>.
159. *Celi C., Fino D., Savorani F.* *Phaeodactylum tricornutum* as a source of value-added products: A review on recent developments in cultivation and extraction technologies // Bioresour. Technol. Rep. 2022. V. 19. Art. 101122. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2022.101122>.
160. *Narala R.R., Garg S., Sharma K.K., Thomas-Hall S.R., Deme M., Li Y., Schenk P.M.* Comparison of microalgae cultivation in photobioreactor, open raceway pond, and a two-stage hybrid system // Front. Energy Res. 2016. V. 4. Art. 29. <https://doi.org/10.3389/fenrg.2016.00029>.
161. *Wang X., Balamurugan S., Liu S.-F., Zhang M.-M., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y., Lin C.S.K.* Enhanced polyunsaturated fatty acid production using food wastes and biofuels byproducts by an evolved strain of *Phaeodactylum tricornutum* // Bioresour. Technol. 2020. V. 296. Art. 122351. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122351>.

References

1. Bowler C., Vardi A., Allen A.E. Oceanographic and biogeochemical insights from diatom genomes. *Annu. Rev. Mar. Sci.*, 2010, vol. 2, pp. 333–365. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120308-081051>.
2. Butler T., Kapoore R.V., Vaidyanathan S. *Phaeodactylum tricornutum*: A diatom cell factory. *Trends Biotechnol.*, 2020, vol. 38, no. 6, pp. 606–622. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2019.12.023>.
3. Beniston A.-S., Ibarbalz F.M., Bittner L., Guidi L., Jahn O., Dutkiewicz S., Bowler C. The evolution of diatoms and their biogeochemical functions. *Philos. Trans. R. Soc., B*, 2017, vol. 372, no. 1728, art. 20160397. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0397>.
4. Lima-Mendez G., Faust K., Henry N., Decelle J., Colin S., Carcillo F., Chaffron S., Ignacio-Espinoza J.C., Roux S., Vincent F., Bittner L., Darzi Y., Wang J., Audic S., Berline L., Bontempi G., Cabello A.M., Coppola L., Cornejo-Castillo F.M., d’Ovidio F., De Meester L., Ferrera I., Garet-Delmas M.-J., Guidi L., Lara E., Pesant S., Royo-Llonch M., Salazar G., Sánchez P., Sebastian M., Souffreau C., Dimier C., Picheral M., Searson S., Kandels-Lewis S., Tara Oceans Coordinators, Gorsky G., Not F., Ogata H., Speich S., Stemmann L., Weissenbach J., Wincker P., Acinas S.G., Sunagawa S., Bork P., Sullivan M.B., Karsenti E., Bowler C., de Vargas C., Raes J. Determinants of community structure in the global plankton interactome. *Science*, 2015, vol. 348, no. 6237, art. 1262073. <https://doi.org/10.1126/science.1262073>.
5. Reinfelder J.R., Milligan A.J., Morel F.M.M. The role of the C₄ pathway in carbon accumulation and fixation in a marine diatom. *Plant Physiol.*, 2004, vol. 135, no. 4, pp. 2106–2111. <https://doi.org/10.1104/pp.104.041319>.
6. Brembu T., Chauton M.S., Winge P., Bones A.M., Vadstein O. Dynamic responses to silicon in *Thalasiopsis pseudonana* - identification, characterisation and classification of signature genes and their corresponding protein motifs. *Sci. Rep.*, 2017, vol. 7, no. 1, art. 4865. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-04921-0>.
7. Tirichine L., Rastogi A., Bowler C. Recent progress in diatom genomics and epigenomics. *Curr. Opin. Plant Biol.*, 2017, vol. 36, pp. 46–55. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2017.02.001>.
8. Tiwari A., Melchor-Martínez E.M., Saxena A., Kapoor N., Singh K.J., Saldarriaga-Hernández S., Parra-Saldívar R., Iqbal H.M.N. Therapeutic attributes and applied aspects of biological macromolecules (polypeptides, fucoxanthin, sterols, fatty acids, polysaccharides, and polyphenols) from diatoms — a review. *Int. J. Biol. Macromol.*, 2021, vol. 171, pp. 398–413. <https://doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2020.12.219>.
9. Nieri P., Carpi S., Esposito R., Costantini M., Zupo V. Bioactive molecules from marine diatoms and their value for the nutraceutical industry. *Nutrients*, 2023, vol. 15, no. 2, art. 464. <https://doi.org/10.3390/nu15020464>.
10. Dhaouadi F., Awwad F., Diamond A., Desgagné-Penix I. Diatoms' breakthroughs in biotechnology: *Phaeodactylum tricornutum* as a model for producing high-added value molecules. *Am. J. Plant Sci.*, 2020, vol. 11, no. 10, pp. 1632–1670. <https://doi.org/10.4236/ajps.2020.1110118>.
11. Pajot A., Hao Huynh G., Picot L., Marchal L., Nicolau E. Fucoxanthin from algae to human, an extraordinary bioresource: Insights and advances in up and downstream processes. *Mar. Drugs*, 2022, vol. 20, no. 4, art. 222. <https://doi.org/10.3390/md20040222>.
12. Englert G., Bjørnland T., Liaaen-Jensen S. 1D and 2D NMR study of some allenic carotenoids of the fucoxanthin series. *Magn. Reson. Chem.*, 1990, vol. 28, no. 6, pp. 519–528. <https://doi.org/10.1002/mrc.1260280610>.
13. Kawee-ai A., Kuntiya A., Kim S.M. Anticholinesterase and antioxidant activities of fucoxanthin purified from the microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *Nat. Prod. Commun.*, 2013, vol. 8, no. 10, pp. 1381–1386. <https://doi.org/10.1177/1934578X1300801010>.
14. Zhang Y., Fang H., Xie Q., Sun J., Liu R., Hong Z., Yi R., Wu H. Comparative evaluation of the radical-scavenging activities of fucoxanthin and its stereoisomers. *Molecules*, 2014, vol. 19, no. 2, pp. 2100–2113. <https://doi.org/10.3390/molecules19022100>.

15. Büchel C. Fucoxanthin-chlorophyll proteins in diatoms: 18 and 19 kDa subunits assemble into different oligomeric states. *Biochemistry*, 2003, vol. 42, no. 44, pp. 13027–13034. <https://doi.org/10.1021/bi0349468>.
16. Seth K., Kumar A., Rastogi R.P., Meena M., Vinayak V., Harish. Bioprospecting of fucoxanthin from diatoms – challenges and perspectives. *Algal Res.*, 2021, vol. 60, art. 102475. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102475>.
17. Coesel S., Oborník M., Varela J., Falciatore A., Bowler C. Evolutionary origins and functions of the carotenoid biosynthetic pathway in marine diatoms. *PLoS One*, 2008, vol. 3, no. 8, art. e2896. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002896>.
18. Marella T.K., Tiwari A. Marine diatom *Thalassiosira weissflogii* based biorefinery for co-production of eicosapentaenoic acid and fucoxanthin. *Bioresour. Technol.*, 2020, vol. 307, art. 123245. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123245>.
19. Gérin S., Delhez T., Corato A., Remacle C., Franck F. A novel culture medium for freshwater diatoms promotes efficient photoautotrophic batch production of biomass, fucoxanthin, and eicosapentaenoic acid. *J. Appl. Phycol.*, 2020, vol. 32, no. 3, pp. 1581–1596. <https://doi.org/10.1007/s10811-020-02097-1>.
20. Sathasivam R., Ki J.-S. A review of the biological activities of microalgal carotenoids and their potential use in healthcare and cosmetic industries. *Mar. Drugs*, 2018, vol. 16, no. 1, art. 26. <https://doi.org/10.3390/md16010026>.
21. Koo S.Y., Hwang J.-H., Yang S.-H., Um J.-I., Hong K.W., Kang K., Pan C.-H., Hwang K.T., Kim S.M. Anti-obesity effect of standardized extract of microalga *Phaeodactylum tricornutum* containing fucoxanthin. *Mar. Drugs*, 2019, vol. 17, no. 5, art. 311. <https://doi.org/10.3390/md17050311>.
22. Liu M., Li W., Chen Y., Wan X., Wang J. Fucoxanthin: A promising compound for human inflammation-related diseases. *Life Sci.*, 2020, vol. 255, art. 117850. <https://doi.org/10.1016/j.lfs.2020.117850>.
23. Zarekarizi A., Hoffmann L., Burritt D. Approaches for the sustainable production of fucoxanthin, a xanthophyll with potential health benefits. *J. Appl. Phycol.*, 2019, vol. 31, no. 1, pp. 281–299. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1558-3>.
24. Petrushkina M., Gusev E., Sorokin B., Zotko N., Mamaeva A., Filimonova A., Kulikovskiy M., Maltsev Y., Yampolsky I., Guglya E., Vinokurov V., Namsaraev Z., Kuzmin D. Fucoxanthin production by heterokont microalgae. *Algal Res.*, 2017, vol. 24, pt. A, pp. 387–393. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.03.016>.
25. Mohamadnia S., Tavakoli O., Faramarzi M.A., Shamsollahi Z. Production of fucoxanthin by the microalga *Tisochrysis lutea*: A review of recent developments. *Aquaculture*, 2019, vol. 516, art. 734637. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2019.734637>.
26. McClure D.D., Luiz A., Gerber B., Barton G.W., Kavanagh J.M. An investigation into the effect of culture conditions on fucoxanthin production using the marine microalgae *Phaeodactylum tricornutum*. *Algal Res.*, 2018, vol. 29, pp. 41–48. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.11.015>.
27. Fernández F.G.A., Hall D.O., Guerrero E.C., Rao K.K., Grima E.M. Outdoor production of *Phaeodactylum tricornutum* biomass in a helical reactor. *J. Biotechnol.*, 2003, vol. 103, no. 2, pp. 137–152. [https://doi.org/10.1016/s0168-1656\(03\)00101-9](https://doi.org/10.1016/s0168-1656(03)00101-9).
28. Gao F., Sá M., Teles (Cabanelas, ITD) I., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Production and monitoring of biomass and fucoxanthin with brown microalgae under outdoor conditions. *Biotechnol. Bioeng.*, 2021, vol. 118, no. 3, pp. 1355–1365. <https://doi.org/10.1002/bit.27657>.
29. Xia S., Gao B., Fu J., Xiong J., Zhang C. Production of fucoxanthin, chrysolaminarin, and eicosapentaenoic acid by *Odontella aurita* under different nitrogen supply regimes. *J. Biosci. Bioeng.*, 2018, vol. 126, no. 6, pp. 723–729. <https://doi.org/10.1016/j.jbiosc.2018.06.002>.
30. Wang H., Zhang Y., Chen L., Cheng W., Liu T. Combined production of fucoxanthin and EPA from two diatom strains *Phaeodactylum tricornutum* and *Cylindrotheca fusiformis* cultures. *Bioprocess Biosyst. Eng.*, 2018, vol. 41, no. 7, pp. 1061–1071. <https://doi.org/10.1007/s00449-018-1935-y>.

31. Kim S.M., Jung Y.-J., Kwon O.-N., Cha K.H., Um B.-H., Chung D., Pan C.-H. A potential commercial source of fucoxanthin extracted from the microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *Appl. Biochem. Biotechnol.*, 2012, vol. 166, no. 7, pp. 1843–1855. <https://doi.org/10.1007/s12010-012-9602-2>.
32. Kim S.M., Kang S.-W.; Kwon O.-N., Chung D., Pan C.-H. Fucoxanthin as a major carotenoid in *Isochrysis* aff. *galbana*: Characterization of extraction for commercial application. *J. Korean Soc. Appl. Biol. Chem.*, 2012, vol. 55, no. 4, pp. 477–483. <https://doi.org/10.1007/s13765-012-2108-3>.
33. Sun Z., Wang X., Liu J. Screening of *Isochrysis* strains for simultaneous production of docosahexaenoic acid and fucoxanthin. *Algal Res.*, 2019, vol. 41, art. 101545. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101545>.
34. Nakamura M.T., Nara T.Y. Structure, function, and dietary regulation of delta6, delta5, and delta9 desaturases. *Annu. Rev. Nutr.*, 2004, vol. 24, pp. 345–376. <https://doi.org/10.1146/annurev.nutr.24.121803.063211>.
35. Adarme-Vega T.C., Lim D.K.Y., Timmins M., Vernen F., Li Y., Schenk P.M. Microalgal biofactories: A promising approach towards sustainable omega-3 fatty acid production. *Microb. Cell Fact.*, 2012, vol. 11, art. 96. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-11-96>.
36. De Roos B., Mavrommatis Y., Brouwer I.A. Long-chain n-3 polyunsaturated fatty acids: New insights into mechanisms relating to inflammation and coronary heart disease. *Br. J. Pharmacol.*, 2009, vol. 158, no. 2, pp. 413–428. <https://doi.org/10.1111/j.1476-5381.2009.00189.x>.
37. De Lau L.M.L., Bornebroek M., Witteman J.C.M., Hofman A., Koudstaal P.J., Breteler M.M.B. Dietary fatty acids and the risk of Parkinson disease: The Rotterdam study. *Neurology*, 2005, vol. 64, no. 12, pp. 2040–2045. <https://doi.org/10.1212/01.WNL.0000166038.67153.9F>.
38. Morris M.C., Evans D.A., Bienias J.L., Tangney C.C., Bennett D.A., Wilson R.S., Aggarwal N., Schneider J. Consumption of fish and n-3 fatty acids and risk of incident Alzheimer disease. *Arch. Neurol.*, 2003, vol. 60, no. 7, pp. 940–946. <https://doi.org/10.1001/archneur.60.7.940>.
39. Hibbeln J.R., Davis J.M., Steer C., Emmett P., Rogers I., Williams C., Golding J. Maternal seafood consumption in pregnancy and neurodevelopmental outcomes in childhood (ALSPAC study): An observational cohort study. *Lancet*, 2007, vol. 369, no. 9561, pp. 578–585. [https://doi.org/10.1016/S0140-6736\(07\)60277-3](https://doi.org/10.1016/S0140-6736(07)60277-3).
40. Drouin G., Rioux V., Legrand P. The n-3 docosapentaenoic acid (DPA): A new player in the n-3 long chain polyunsaturated fatty acid family. *Biochimie*, 2019, vol. 159, pp. 36–48. <https://doi.org/10.1016/j.biochi.2019.01.022>.
41. Tallima H., El Ridi R. Arachidonic acid: Physiological roles and potential health benefits – a review. *J. Adv. Res.*, 2018, vol. 11, pp. 33–41. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2017.11.004>.
42. Taneja A., Singh H. Challenges for the delivery of long-chain n-3 fatty acids in functional foods. *Annu. Rev. Food Sci. Technol.*, 2012, vol. 3, pp. 105–123. <https://doi.org/10.1146/annurev-food-022811-101130>.
43. Opute F.I. Lipid and fatty-acid composition of diatoms. *J. Exp. Bot.*, 1974, vol. 25, no. 4, pp. 823–835. <https://doi.org/10.1093/jxb/25.4.823>.
44. Maltsev Y., Maltseva K. Fatty acids of microalgae: Diversity and applications. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.*, 2021, vol. 20, no. 2, pp. 515–547. <https://doi.org/10.1007/s11157-021-09571-3>.
45. Stonik V., Stonik I. Low-molecular-weight metabolites from diatoms: Structures, biological roles and biosynthesis. *Mar. Drugs*, 2015, vol. 13, no. 6, pp. 3672–3709. <https://doi.org/10.3390/md13063672>.
46. Wu H., Li T., Wang G., Dai S., He H., Xiang W. A comparative analysis of fatty acid composition and fucoxanthin content in six *Phaeodactylum tricornutum* strains from different origins. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 2016, vol. 34, no. 2, pp. 391–398. <http://dx.doi.org/10.1007/s00343-015-4325-1>.
47. Yi Z., Xu M., Di X., Brynjolfsson S., Fu W. Exploring valuable lipids in diatoms. *Front. Mar. Sci.*, 2017, vol. 4, art. 17. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00017>.
48. Sayanova O., Mimouni V., Ullmann L., Morant-Manceau A., Pasquet V., Schoefs B., Napier J.A. Modulation of lipid biosynthesis by stress in diatoms. *Philos. Trans. R. Soc., B*, 2017, vol. 372, no. 1728, art. 20160407. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0407>.

49. Smith R., Jouhet J., Gandini C., Nekrasov V., Marechal E., Napier J.A., Sayanova, O. Plastidial acyl carrier protein Δ9-desaturase modulates eicosapentaenoic acid biosynthesis and triacylglycerol accumulation in *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant J.*, 2021, vol. 106, no. 5, pp. 1247–1259. <https://doi.org/10.1111/tpj.15231>.
50. Yongmanitchai W., Ward O.P. Separation of lipid classes from *Phaeodactylum tricornutum* using silica cartridges. *Phytochemistry*, 1992, vol. 31, no. 10, pp. 3405–3408. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(92\)83694-T](https://doi.org/10.1016/0031-9422(92)83694-T).
51. Tonon T., Harvey D., Larson T.R., Graham I.A. Long chain polyunsaturated fatty acid production and partitioning to triacylglycerols in four microalgae. *Phytochemistry*, 2002, vol. 61, no. 1, pp. 15–24. [https://doi.org/10.1016/S0031-9422\(02\)00201-7](https://doi.org/10.1016/S0031-9422(02)00201-7).
52. Steinrücken P., Erga S.R., Mjøs S.A., Kleivdal H., Prestegard S.K. Bioprospecting North Atlantic microalgae with fast growth and high polyunsaturated fatty acid (PUFA) content for microalgae-based technologies. *Algal Res.*, 2017, vol. 26, pp. 392–401. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.07.030>.
53. Steinrücken P., Mjøs S.A., Prestegard S.K., Erga S.R. Enhancing EPA content in an Arctic diatom: A factorial design study to evaluate interactive effects of growth factors. *Front. Plant Sci.*, 2018, vol. 9, art. 491. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00491>.
54. Steinrücken P., Prestegard S.K., de Vree, J.H., Storesund J.E., Pree B., Mjøs S.A., Erga S.R. Comparing EPA production and fatty acid profiles of three *Phaeodactylum tricornutum* strains under western Norwegian climate conditions. *Algal Res.*, 2018, vol. 30, pp. 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2017.12.001>.
55. Liang Y., Maeda Y., Sunaga M., Muto M., Matsumoto M., Yoshino T., Tanaka T. Biosynthesis of polyunsaturated fatty acids in the oleaginous marine diatom *Fistulifera* sp strain JPCC DA0580. *Mar. Drugs*, 2013, vol. 11, no. 12, pp. 5008–5023. <https://doi.org/10.3390/md11125008>.
56. Ying L., Kang-sen M., Shi-chun S. Total lipid and fatty acid composition of eight strains of marine diatoms. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 2000, vol. 18, no. 4, pp. 345–349. <https://doi.org/10.1007/BF02876083>.
57. Jiang Y., Laverty K.S., Brown J., Nunez M., Brown L., Chagoya J., Burow M., Quigg A. Effects of fluctuating temperature and silicate supply on the growth, biochemical composition and lipid accumulation of *Nitzschia* sp. *Bioresour. Technol.*, 2014, vol. 154, pp. 336–344. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2013.12.068>.
58. Kumar B.R., Deviram G., Mathimani T., Duc P.A., Pugazhendhi A. Microalgae as rich source of polyunsaturated fatty acids. *Biocatal. Agric. Biotechnol.*, 2019, vol. 17, pp. 583–588. <https://doi.org/10.1016/J.BCAB.2019.01.017>.
59. Lu Q., Li H., Xiao Y., Liu H. A state-of-the-art review on the synthetic mechanisms, production technologies, and practical application of polyunsaturated fatty acids from microalgae. *Algal Res.*, 2021, vol. 55, art. 102281. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102281>.
60. Torzillo G., Faraloni C., Silva A.M., Kopecký J., Pilný J., Masojídek J. Photoacclimation of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) cultures grown outdoors in photobioreactors and open ponds. *Eur. J. Phycol.*, 2012, vol. 47, no. 2, pp. 169–181. <https://doi.org/10.1080/09670262.2012.683202>.
61. Butler T.O., Padmaperuma G., Lizzul A.M., McDonald J., Vaidyanathan S. Towards a *Phaeodactylum tricornutum* biorefinery in an outdoor UK environment. *Bioresour. Technol.*, 2022, vol. 344, pt. B, art. 126320. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2021.126320>.
62. Yang Z.-K., Ma Y.-H., Zheng J.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Proteomics to reveal metabolic network shifts towards lipid accumulation following nitrogen deprivation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Appl. Phycol.*, 2014, vol. 26, no. 1, pp. 73–82. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0050-3>.
63. Alonso D.L., Belarbi E.-H., Fernández-Sevilla J.M., Rodríguez-Ruiz J., Grima E.M. Acyl lipid composition variation related to culture age and nitrogen concentration in continuous culture of the microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *Phytochemistry*, 2000, vol. 54, no. 5, pp. 461–471. [https://doi.org/10.1016/s0031-9422\(00\)0084-4](https://doi.org/10.1016/s0031-9422(00)0084-4).

64. De Martino A., Meichenin A., Shi J., Pan K., Bowler C. Genetic and phenotypic characterization of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) accessions. *J. Phycol.*, 2007, vol. 43, no. 5, pp. 992–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00384.x>.
65. Yongmanitchai W., Ward O.P. Growth of and omega-3-fatty-acid production by *Phaeodactylum tricornutum* under different culture conditions. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1991, vol. 57, no. 2, pp. 419–425. <https://doi.org/10.1128/aem.57.2.419-425.1991>.
66. Martin-Jézéquel V., Tesson B. 3 *Phaeodactylum tricornutum* polymorphism: An overview. In: Heimann K., Katsaros C. (Eds.) *Advances in Algal Cell Biology*. Berlin, Boston, MA, De Gruyter, 2013, pp. 43–80. <https://doi.org/10.1515/9783110229615.43>.
67. Song Z. Optimisation of *Phaeodactylum tricornutum* as a microalgal expression host for industrial biotechnology. *PhD Thesis*. London, Univ. Coll. London, 2020. 188 p.
68. Ovide C., Kiefer-Meyer M.-C., Bérard C., Vergne N., Lecroq T., Plasson C., Burel C., Bernard S., Driouich A., Lerouge P., Tournier I., Dauchel H., Bardor M. Comparative in depth RNA sequencing of *P. tricornutum*'s morphotypes reveals specific features of the oval morphotype. *Sci. Rep.*, 2018, vol. 8, no. 1, art. 14340. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-32519-7>.
69. Tesson B., Gaillard C., Martin-Jézéquel V. Insights into the polymorphism of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin. *Bot. Mar.*, 2009, vol. 52, no. 2, pp. 104–116. <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.012>.
70. Borowitzka M.A., Volcani B.E. The polymorphic diatom *Phaeodactylum tricornutum*: Ultrastructure of its morphotypes. *J. Phycol.*, 1978, vol. 14, no. 1, pp. 10–21. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.1978.tb00625.x>.
71. De Martino A., Bartual A., Willis A., Meichenin A., Villazán B., Maheswari U., Bowler C. Physiological and molecular evidence that environmental changes elicit morphological interconversion in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Protist*, 2011, vol. 162, no. 3, pp. 462–481. <https://doi.org/10.1016/j.protis.2011.02.002>.
72. Davidovich N.A., Davidovich O.I., Podunai Yu.A., Shorenko K.I., Kulikovskii M.S. Reproductive properties of diatoms significant for their cultivation and biotechnology. *Russ. J. Plant Physiol.*, 2015, vol. 62, no. 2, pp. 153–160. <https://doi.org/10.1134/S1021443715020041>.
73. Francius G., Tesson B., Dague E., Martin-Jézéquel V., Dufrêne Y.F. Nanostructure and nanomechanics of live *Phaeodactylum tricornutum* morphotypes. *Environ. Microbiol.*, 2008, vol. 10, no. 5, pp. 1344–1356. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2007.01551.x>.
74. Desbois A.P., Walton M., Smith V.J. Differential antibacterial activities of fusiform and oval morphotypes of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae). *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 2010, vol. 90, no. 4, pp. 769–774. <https://doi.org/10.1017/S0025315409991366>.
75. Zhang W.Y., Wang F., Gao B., Huang L., Zhang C. An integrated biorefinery process: Stepwise extraction of fucoxanthin, eicosapentaenoic acid and chrysolaminarin from the same *Phaeodactylum tricornutum* biomass. *Algal Res.*, 2018, vol. 32, pp. 193–200. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2018.04.002>.
76. Remmers I.M., Martens D.E., Wijffels R.H., Lamers P.P. Dynamics of triacylglycerol and EPA production in *Phaeodactylum tricornutum* under nitrogen starvation at different light intensities. *PLoS One*, 2017, vol. 12, no. 4, art. e0175630. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175630>.
77. Spilling K., Brynjólfssdóttir Á., Enss D., Rischer H., Svavarsson H.G. The effect of high pH on structural lipids in diatoms. *J. Appl. Phycol.*, 2013, vol. 25, no. 5, pp. 1435–1439. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9971-5>.
78. Acién F.G., Fernández J.M., Magán J.J., Molina E. Production cost of a real microalgae production plant and strategies to reduce it. *Biotechnol. Adv.*, 2012, vol. 30, no. 6, pp. 1344–1353. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2012.02.005>.
79. Aghzari A., Miñambres M., Alvarez P., Presa P. A cost-benefit assessment of two multi-species algae diets for juveniles of *Mytilus galloprovincialis*. *Thalassas*, 2013, vol. 29, no. 1, pp. 9–16.
80. Heydarizadeh P., Boureba W., Zahedi M., Huang B., Moreau B., Lukomska E., Couzinet-Mossion A., Wielgosz-Collin G., Martin-Jézéquel V., Bougaran G., Marchand J., Schoefs B. Response of CO₂-

- starved diatom *Phaeodactylum tricornutum* to light intensity transition. *Philos. Trans. R. Soc., B*, 2017, vol. 372, no. 1728, art. 20160396. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0396>.
81. Jungandreas A., Schellenberger Costa B., Jakob T., von Bergen M., Baumann S., Wilhelm C. The acclimation of *Phaeodactylum tricornutum* to blue and red light does not influence the photosynthetic light reaction but strongly disturbs the carbon allocation pattern. *PloS One*, 2014, vol. 9, no. 8, art. e99727. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099727>.
 82. Sirisuk P., Ra C.-H., Jeong G.-T., Kim S.-K. Effects of wavelength mixing ratio and photoperiod on microalgal biomass and lipid production in a two-phase culture system using LED illumination. *Bioresour. Technol.*, 2018, vol. 253, pp. 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2018.01.020>.
 83. Fernández F.G.A., Pérez J.A.S., Sevilla J.M.F., Camacho F.G., Grima E.M. Modeling of eicosapentaenoic acid (EPA) production from *Phaeodactylum tricornutum* cultures in tubular photobioreactors. Effects of dilution rate, tube diameter, and solar irradiance. *Biotechnol. Bioeng.*, 2000, vol. 68, no. 2, pp. 173–183. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-0290\(20000420\)68:2<173::AID-BIT6>3.0.CO;2-C](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-0290(20000420)68:2<173::AID-BIT6>3.0.CO;2-C).
 84. Pérez E.B., Pina I.C., Rodríguez L.P. Kinetic model for growth of *Phaeodactylum tricornutum* in intensive culture photobioreactor. *Biochem. Eng. J.*, 2008, vol. 40, no. 3, pp. 520–525. <https://doi.org/10.1016/j.bej.2008.02.007>.
 85. Gao F., Cabanelas I.T.D., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Fucoxanthin and docosahexaenoic acid production by cold-adapted *Tisochrysis lutea*. *New Biotechnol.*, 2021, vol. 66, pp. 16–24. <https://doi.org/10.1016/j.nbt.2021.08.005>.
 86. Vella F.M., Sardo A., Gallo C., Landi S., Fontana A., d’Ippolito G. Annual outdoor cultivation of the diatom *Thalassiosira weissflogii*: Productivity, limits and perspectives. *Algal Res.*, 2019, vol. 42, art. 101553. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2019.101553>.
 87. Yi Z., Xu M., Magnusdottir M., Zhang Y., Brynjolfsson S., Fu W. Photo-oxidative stress-driven mutagenesis and adaptive evolution on the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* for enhanced carotenoid accumulation. *Mar. Drugs*, 2015, vol. 13, no. 10, pp. 6138–6151. <https://doi.org/10.3390/MD13106138>.
 88. Wang X., Liu Y.-H., Wei W., Zhou X., Yuan W., Balamurugan S., Hao T.-B., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Enrichment of longchain polyunsaturated fatty acids by coordinated expression of multiple metabolic nodes in the oleaginous microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Agric. Food Chem.*, 2017, vol. 65, no. 35, pp. 7713–7720. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b02397>.
 89. Wang S., Zhang L., Chi S., Wang G., Wang X., Liu T., Tang X. Phylogenetic analyses of the genes involved in carotenoid biosynthesis in algae. *Acta Oceanol. Sin.*, 2018, vol. 37, no. 4, pp. 89–101. <https://doi.org/10.1007/s13131-018-1178-4>.
 90. Eilers U., Bikoulis A., Breitenbach J., Büchel C., Sandmann G. Limitations in the biosynthesis of fucoxanthin as targets for genetic engineering in *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Appl. Phycol.*, 2016, vol. 28, no. 1, pp. 123–129. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0583-8>.
 91. Xue J., Niu Y.-F., Huang T., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Genetic improvement of the microalga *Phaeodactylum tricornutum* for boosting neutral lipid accumulation. *Metab. Eng.*, 2015, vol. 27, pp. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2014.10.002>.
 92. Niu Y.-F., Zhang M.-H., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Bai W.-B., Li H.-Y. Improvement of neutral lipid and polyunsaturated fatty acid biosynthesis by overexpressing a type 2 diacylglycerol acyltransferase in marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Drugs*, 2013, vol. 11, no. 11, pp. 4558–4569. <https://doi.org/10.3390/MD11114558>.
 93. Niu Y.-F., Wang X., Hu D.-X., Balamurugan S., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Molecular characterization of a glycerol-3-phosphate acyltransferase reveals key features essential for triacylglycerol production in *Phaeodactylum tricornutum*. *Biotechnol. Biofuels*, 2016, vol. 9, art. 60. <https://doi.org/10.1186/s13068-016-0478-1>.
 94. Balamurugan S., Wang X., Wang H.-L., An C.-J., Li H., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Occurrence of plastidial triacylglycerol synthesis and the potential regulatory role of AGPAT in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Biotechnol. Biofuels*, 2017, vol. 10, art. 97. <https://doi.org/10.1186/s13068-017-0786-0>.

95. Daboussi F., Leduc S., Maréchal A., Dubois G., Guyot V., Perez-Michaut C., Amato A., Falciatore A., Juillerat A., Beurdeley M., Voytas D.F., Cavarec L., Duchateau P. Genome engineering empowers the diatom *Phaeodactylum tricornutum* for biotechnology. *Nat. Commun.*, 2014, vol. 5, art. 3831. <https://doi.org/10.1038/ncomms4831>.
96. Hamilton M.L., Haslam R.P., Napier J.A., Sayanova O. Metabolic engineering of *Phaeodactylum tricornutum* for the enhanced accumulation of omega-3 long chain polyunsaturated fatty acids. *Metab. Eng.*, 2014, vol. 22, pp. 3–9. <https://doi.org/10.1016/j.ymben.2013.12.003>.
97. D'Adamo S., di Visconte G.S., Lowe G., Szaub-Newton J., Beacham T., Landels A., Allen M.J., Spicer A., Matthijs M. Engineering the unicellular alga *Phaeodactylum tricornutum* for high-value plant triterpenoid production. *Plant Biotechnol. J.*, 2019, vol. 17, no. 1, pp. 75–87. <https://doi.org/10.1111/pbi.12948>.
98. Kira N., Ohnishi K., Miyagawa-Yamaguchi A., Kadono T., Adachi M. Nuclear transformation of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* using PCR-amplified DNA fragments by microparticle bombardment. *Mar. Genomics*, 2016, vol. 25, pp. 49–56. <https://doi.org/10.1016/j.margen.2015.12.004>.
99. Xie W.-H., Zhu C.-C., Zhang N.-S., Li D.-W., Yang W.-D., Liu J.-S., Sathishkumar R., Li H.-Y. Construction of novel chloroplast expression vector and development of an efficient transformation system for the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biotechnol.*, 2014, vol. 16, no. 5, pp. 538–546. <https://doi.org/10.1007/s10126-014-9570-3>.
100. Hempel F., Bozarth A.S., Lindenkamp N., Klingl A., Zauner S., Linne U., Steinbüchel A., Maier U.G. Microalgae as bioreactors for bioplastic production. *Microb. Cell Fact.*, 2011, vol. 10, art. 81. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-10-81>.
101. Hempel F., Maurer M., Brockmann B., Mayer C., Biedenkopf N., Kelterbaum A., Becker S., Maier U.G. From hybridomas to a robust microalgal-based production platform: Molecular design of a diatom secreting monoclonal antibodies directed against the Marburg virus nucleoprotein. *Microb. Cell Fact.*, 2017, vol. 16, art. 131. <https://doi.org/10.1186/s12934-017-0745-2>.
102. Ahmad Kamal A.H., Mohd Hamidi N.F., Zakaria M.F., Ahmad A., Harun M.R., Segaran T.C., Jusoh M. Genetically engineered microalgae for enhanced bioactive compounds. *Discover Appl. Sci.*, 2024, vol. 6, art. 482. <https://doi.org/10.1007/s42452-024-06116-5>.
103. Chelebieva E.S., Kladchenko E.S., Dantsyuk N.V., Borovkov A.B., Vodiasova E.A. Genetic engineering in microalgae biotechnology: Achievements and prospects. *Biodiversity Sustainable Dev.*, 2024, vol. 9, no. 1, pp. 53–76. <https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.1.04>. (In Russian)
104. Federal Law of the Russian Federation of July 5, 1996 No. 86-FZ "On State Regulation in the Field of Genetic Engineering Activities". URL: <https://fsvp.gov.ru/files/federalnyj-zakon-ot-05-07-1996-86-fz-o-gosudar/>. (In Russian)
105. Gao F., Teles (Cabanelas, ITD) I., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Process optimization of fucoxanthin production with *Tisochrysis lutea*. *Bioresour. Technol.*, 2020, vol. 315, art. 123894. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2020.123894>.
106. Lavaud J., Rousseau B., van Gorkom H.J., Etienne A.-L. Influence of the diadinoxanthin pool size on photoprotection in the marine planktonic diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiol.*, 2002, vol. 129, no. 3, pp. 1398–1406. <https://doi.org/10.1104/pp.002014>.
107. Demmig-Adams B., Garab G., Adams W., III, Govindjee (Eds.) *Non-Photochemical Quenching and Energy Dissipation in Plants, Algae and Cyanobacteria*. Ser.: Advances in Photosynthesis and Respiration. Vol. 40. Dordrecht, Springer, 2014. xxxviii, 649 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-9032-1>.
108. Zigman M., Dubinsky Z., Iluz D. Chapter 9 – The xanthophyll cycle in aquatic phototrophs and its role in the mitigation of photoinhibition and photodynamic damage. In: Najafpour M.M. (Ed.) *Applied Photosynthesis*. London, InTech, 2012, pp. 191–206. <https://doi.org/10.5772/31462>.
109. Zhao D., Kim S.-M., Pan C.-H., Chung D. Effects of heating, aerial exposure and illumination on stability of fucoxanthin in canola oil. *Food Chem.*, 2014, vol. 145, pp. 505–513. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2013.08.045>.

110. Goss R., Jakob T. Regulation and function of xanthophyll cycle-dependent photoprotection in algae. *Photosynth. Res.*, 2010, vol. 106, nos. 1–2, pp. 103–122. <https://doi.org/10.1007/s11120-010-9536-x>.
111. Harris G.N., Scanlan D.J., Geider R.J. Responses of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) to step changes in photon flux density. *Eur. J. Phycol.*, 2009, vol. 44, no. 1, pp. 31–48. <https://doi.org/10.1080/09670260802233460>.
112. Müller P., Li X.-P., Niyogi K.K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiol.*, 2001, vol. 125, no. 4, pp. 1558–1566. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1558>.
113. Gómez-Loredo A., Benavides J., Rito-Palomares M. Growth kinetics and fucoxanthin production of *Phaeodactylum tricornutum* and *Isochrysis galbana* cultures at different light and agitation conditions. *J. Appl. Phycol.*, 2016, vol. 28, no. 2, pp. 849–860. <https://doi.org/10.1007/s10811-015-0635-0>.
114. Wagner H., Jakob T., Lavaud J., Wilhelm C. Photosystem II cycle activity and alternative electron transport in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* under dynamic light conditions and nitrogen limitation. *Photosynth. Res.*, 2016, vol. 128, no. 2, pp. 151–161. <https://doi.org/10.1007/s11120-015-0209-7>.
115. Huete-Ortega M., Okurowska K., Kapoore R.V., Johnson M.P., Gilmour D.J., Vaidyanathan S. Effect of ammonium and high light intensity on the accumulation of lipids in *Nannochloropsis oceanica* (CCAP 849/10) and *Phaeodactylum tricornutum* (CCAP 1055/1). *Biotechnol. Biofuels*, 2018, vol. 11, art. 60. <https://doi.org/10.1186/s13068-018-1061-8>.
116. Nur M.M.A., Muizelaar W., Boelen P., Buma A.G.J. Environmental and nutrient conditions influence fucoxanthin productivity of the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* grown on palm oil mill effluent. *J. Appl. Phycol.*, 2019, vol. 31, no. 1, pp. 111–122. <https://doi.org/10.1007/s10811-018-1563-6>.
117. Pereira H., Sá M., Maia I., Rodrigues A., Teles I., Wijffels R.H., Navalho J., Barbosa M. Fucoxanthin production from *Tisochrysis lutea* and *Phaeodactylum tricornutum* at industrial scale. *Algal Res.*, 2021, vol. 56, art. 102322. <https://doi.org/10.1016/j.algal.2021.102322>.
118. Cui Y., Thomas-Hall S.R., Schenk P.M. *Phaeodactylum tricornutum* microalgae as a rich source of omega-3 oil: Progress in lipid induction techniques towards industry adoption. *Food Chem.*, 2019, vol. 297, art. 124937. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2019.06.004>.
119. Qiao H., Cong C., Sun C., Li B., Wang J., Zhang L. Effect of culture conditions on growth, fatty acid composition and DHA/EPA ratio of *Phaeodactylum tricornutum*. *Aquaculture*, 2016, vol. 452, pp. 311–317. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.11.011>.
120. Osborn H.L., Hook S.E. Using transcriptomic profiles in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* to identify and prioritize stressors. *Aquat. Toxicol.*, 2013, vols. 138–139, pp. 12–25. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2013.04.002>.
121. Yang Z.-K., Niu Y.-F., Ma Y.-H., Xue J., Zhang M.-H., Yang W.-D., Liu J.-S., Lu S.-H., Guan Y., Li H.-Y. Molecular and cellular mechanisms of neutral lipid accumulation in diatom following nitrogen deprivation. *Biotechnol. Biofuels*, 2013, vol. 6, art. 67. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-6-67>.
122. Levitan O., Dinamarca J., Zelzion E., Lun D.S., Guerra L.T., Kim M.K., Kim J., Van Mooy B.A.S., Bhattacharya D., Falkowski P.G. Remodeling of intermediate metabolism in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* under nitrogen stress. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2015, vol. 112, no. 2, pp. 412–417. <https://doi.org/10.1073/pnas.1419818112>.
123. Guerra L.T., Levitan O., Frada M.J., Sun J.S., Falkowski P.G., Dismukes G.C. Regulatory branch points affecting protein and lipid biosynthesis in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Biomass Bioenergy*, 2013, vol. 59, pp. 306–315. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.10.007>.
124. Alipanah L., Rohloff J., Winge P., Bones A.M., Brebu T. Whole-cell response to nitrogen deprivation in the diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Exp. Bot.*, 2015, vol. 66, no. 20, pp. 6281–6296. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv340>.
125. Chauton M.S., Olsen Y., Vadstein O. Biomass production from the microalga *Phaeodactylum tricornutum*: Nutrient stress and chemical composition in exponential fedbatch cultures. *Biomass Bioenergy*, 2013, vol. 58, pp. 87–94. <https://doi.org/10.1016/j.biombioe.2013.10.004>.

126. Valenzuela J., Mazurie A., Carlson R.P., Gerlach R., Cooksey K.E., Peyton B.M., Fields M.W. Potential role of multiple carbon fixation pathways during lipid accumulation in *Phaeodactylum tricornutum*. *Biotechnol. Biofuels*, 2012, vol. 5, art. 40. <https://doi.org/10.1186/1754-6834-5-40>.
127. Abdullahi A.S., Underwood G.J.C., Gretz M.R. Extracellular matrix assembly in diatoms (Bacillariophyceae). V. Environmental effects on polysaccharide synthesis in the model diatom, *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Phycol.*, 2006, vol. 42, no. 2, pp. 363–378. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2006.00193.x>.
128. Yang Z.-K., Zheng J.-W., Niu Y.-F., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y. Systems-level analysis of the metabolic responses of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* to phosphorus stress. *Environ. Microbiol.*, 2014, vol. 16, no. 6, pp. 1793–1807. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12411>.
129. Solomon C.M., Collier J.L., Berg G.M., Glibert P.M. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: A biochemical and molecular review. *Aquat. Microb. Ecol.*, 2010, vol. 59, no. 1, pp. 67–88. <https://doi.org/10.3354/ame01390>.
130. García M.C.C., Mirón A.S., Sevilla J.M.F., Grima E.M., Camacho F.G. Mixotrophic growth of the microalga *Phaeodactylum tricornutum*: Influence of different nitrogen and organic carbon sources on productivity and biomass composition. *Process Biochem.*, 2005, vol. 40, no. 1, pp. 297–305. <https://doi.org/10.1016/J.PROCBIO.2004.01.016>.
131. Guzmán-Murillo M.A., López-Bolaños C.C., Ledesma-Verdejo T., Roldan-Libenson G., Cadena-Roa M.A., Ascencio F. Effects of fertilizer-based culture media on the production of exocellular polysaccharides and cellular superoxide dismutase by *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin). *J. Appl. Phycol.*, 2007, vol. 19, no. 1, pp. 33–41. <https://doi.org/10.1007/s10811-006-9108-9>.
132. Wu S., Huang A., Zhang B., Huan L., Zhao P., Lin A., Wang G. Enzyme activity highlights the importance of the oxidative pentose phosphate pathway in lipid accumulation and growth of *Phaeodactylum tricornutum* under CO₂ concentration. *Biotechnol. Biofuels*, 2015, vol. 8, art. 78. <https://doi.org/10.1186/s13068-015-0262-7>.
133. Rost B., Kranz S.A., Richter K.-U., Tortell P.D. Isotope disequilibrium and mass spectrometric studies of inorganic carbon acquisition by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.: Methods*, 2007, vol. 5, no. 10, pp. 328–337. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.328>.
134. Villanova V., Fortunato A.E., Singh D., Bo D.D., Conte M., Obata T., Jouhet J., Fernie A.R., Marechal E., Falciatore A., Pagliardini J., Le Monnier A., Poolman M., Curien G., Petroutsos D., Finazzi G. Investigating mixotrophic metabolism in the model diatom. *Philos. Trans. R. Soc., B*, 2017, vol. 372, no. 1728, art. 20160404. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0404>.
135. Bartual A., Gálvez J.A. Growth and biochemical composition of the diatom *Phaeodactylum tricornutum* at different pH and inorganic carbon levels under saturating and subsaturating light regimes. *Bot. Mar.*, 2002, vol. 45, no. 6, pp. 491–501. <https://doi.org/10.1515/BOT.2002.052>.
136. Chauton M.S., Winge P., Brembu T., Vadstein O., Bones A.M. Gene regulation of carbon fixation, storage, and utilization in the diatom *Phaeodactylum tricornutum* acclimated to light/dark cycles. *Plant Physiol.*, 2013, vol. 161, no. 2, pp. 1034–1048. <https://doi.org/10.1104/pp.112.206177>.
137. Bai X., Song H., Lavoie M., Zhu K., Su Y., Ye H., Chen S., Fu Z., Qian H. Proteomic analyses bring new insights into the effect of a dark stress on lipid biosynthesis in *Phaeodactylum tricornutum*. *Sci. Rep.*, 2016, vol. 6, art. 25494. <https://doi.org/10.1038/srep25494>.
138. Zheng Y., Quinn A.H., Sriram G. Experimental evidence and isotopomer analysis of mixotrophic glucose metabolism in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Microb. Cell Fact.*, 2013, vol. 12, art. 109. <https://doi.org/10.1186/1475-2859-12-109>.
139. Kräbs G., Büchel C. Temperature and salinity tolerances of geographically separated *Phaeodactylum tricornutum* Böhlin strains: Maximum quantum yield of primary photochemistry, pigmentation, proline content and growth. *Bot. Mar.*, 2011, vol. 54, no. 3, pp. 231–241. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.037>.
140. Dodson V.J., Mouget J.-L., Dahmen J.L., Leblond J.D. The long and short of it: Temperature-dependent modifications of fatty acid chain length and unsaturation in the galactolipid profiles of the diatoms

- Haslea ostrearia* and *Phaeodactylum tricornutum*. *Hydrobiologia*, 2014, vol. 727, no. 1, pp. 95–107. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1790-4>.
141. Jiang H., Gao K. Effects of lowering temperature during culture on the production of polyunsaturated fatty acids in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, 2004, vol. 40, no. 4, pp. 651–654. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03112.x>.
 142. 't Lam G.P., Vermüe M.H., Eppink M.H.M., Wijffels R.H., van den Berg C. Multi-product microalgae biorefineries: From concept towards reality. *Trends Biotechnol.*, 2018, vol. 36, no. 2, pp. 216–227. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2017.10.011>.
 143. Ruiz J., Olivieri G., de Vree J., Bosma R., Willems P., Reith J.H., Eppink M.H.M., Kleinegris D.M.M., Wijffels R.H., Barbosa M.J. Towards industrial products from microalgae. *Energy Environ. Sci.*, 2016, vol. 9, no. 10, pp. 3036–3043. <https://doi.org/10.1039/c6ee01493c>.
 144. Vandamme D., Foubert I., Meesschaert B., Muylaert K. Flocculation of microalgae using cationic starch. *J. Appl. Phycol.*, 2010, vol. 22, no. 4, pp. 525–530. <https://doi.org/10.1007/s10811-009-9488-8>.
 145. Vandamme D., Foubert I., Muylaert K. Flocculation as a low-cost method for harvesting microalgae for bulk biomass production. *Trends Biotechnol.*, 2013, vol. 31, no. 4, pp. 233–239. <https://doi.org/10.1016/j.tibtech.2012.12.005>.
 146. Şirin S., Trobajo R., Ibanez C., Salvadó J. Harvesting the microalgae *Phaeodactylum tricornutum* with polyaluminum chloride, aluminium sulphate, chitosan and alkalinity-induced flocculation. *J. Appl. Phycol.*, 2012, vol. 24, no. 5, pp. 1067–1080. <https://doi.org/10.1007/s10811-011-9736-6>.
 147. Ryckebosch E., Muylaert K., Eeckhout M., Ruyssen T., Foubert I. Influence of drying and storage on lipid and carotenoid stability of the microalga *Phaeodactylum tricornutum*. *J. Agric. Food Chem.*, 2011, vol. 59, no. 20, pp. 11063–11069. <https://doi.org/10.1021/jf2025456>.
 148. Kapoore R.V., Butler T.O., Pandhal J., Vaidyanathan S. Microwave-assisted extraction for microalgae: From biofuels to biorefinery. *Biology*, 2018, vol. 7, no. 1, art. 18. <https://doi.org/10.3390/biology7010018>.
 149. Mathimani T., Uma L., Prabaharan D. Optimization of direct solvent lipid extraction kinetics on marine trebouxiophycean alga by central composite design – bioenergy perspective. *Energy Convers. Manage.*, 2017, vol. 142, pp. 334–346. <https://doi.org/10.1016/j.enconman.2017.03.050>.
 150. Esquivel-Hernández D.A., Rodríguez-Rodríguez J., Rostro-Alanis M., Cuéllar-Bermúdez S.P., Mancera-Andrade E.I., Núñez-Echevarría J.E., García-Pérez J.S., Chandra R., Parra-Saldívar R. Advancement of green process through microwave-assisted extraction of bioactive metabolites from *Arthrosphaera platensis* and bioactivity evaluation. *Bioresour. Technol.*, 2017, vol. 224, pp. 618–629. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2016.10.061>.
 151. Melo T., Figueiredo A.R.P., da Costa E., Couto D., Silva J., Rosário Domingues M., Domingues P. Ethanol extraction of polar lipids from *Nannochloropsis oceanica* for food, feed, and biotechnology applications evaluated using lipidomic approaches. *Mar. Drugs*, 2021, vol. 19, no. 11, art. 593. <https://doi.org/10.3390/mdl19110593>.
 152. Delbrut A., Albina P., Lapierre T., Pradelles R., Dubreucq E. Fucoxanthin and polyunsaturated fatty acids coextraction by a green process. *Molecules*, 2018, vol. 23, no. 4, art. 874. <https://doi.org/10.3390/molecules23040874>.
 153. Derwenskus F., Metz F., Gille A., Schmid-Staiger U., Briviba K., Schließmann U., Hirth T. Pressurized extraction of unsaturated fatty acids and carotenoids from wet *Chlorella vulgaris* and *Phaeodactylum tricornutum* biomass using subcritical liquids. *GCB Bioenergy*, 2019, vol. 11, no. 1, pp. 335–344. <https://doi.org/10.1111/gcbb.12563>.
 154. Sørensen M., Berge G.M., Reitan K.I., Ruyter B. Microalga *Phaeodactylum tricornutum* in feed for Atlantic salmon (*Salmo salar*) — effect on nutrient digestibility, growth and utilization of feed. *Aquaculture*, 2016, vol. 460, pp. 116–123. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2016.04.010>.
 155. di Visconte G.S., Spicer A., Chuck C.J., Allen M.J. The microalgae biorefinery: A perspective on the current status and future opportunities using genetic modification. *Appl. Sci.*, 2019, vol. 9, no. 22, art. 4793. <https://doi.org/10.3390/app9224793>.

156. Chauton M.S., Reitan K.I., Norsker N.H., Tveterås R., Kleivdal H.T. A techno-economic analysis of industrial production of marine microalgae as a source of EPA and DHA-rich raw material for aquafeed: Research challenges and possibilities. *Aquaculture*, 2015, vol. 436, pp. 95–103. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.10.038>.
157. Pérez-López P., González-García S., Allewaert C., Verween A., Murray P., Feijoo G., Moreira M.T. Environmental evaluation of eicosapentaenoic acid production by *Phaeodactylum tricornutum*. *Sci. Total Environ.*, 2014, vols. 466–467, pp. 991–1002. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.07.105>.
158. Lourenço-Lopes C., Fraga-Corral M., Jimenez-Lopez C., Carpena M., Pereira A.G., Garcia-Oliveira P., Prieto M.A., Simal-Gandara J. Biological action mechanisms of fucoxanthin extracted from algae for application in food and cosmetic industries. *Trends Food Sci. Technol.*, 2021, vol. 117, pp. 163–181. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.03.012>.
159. Celi C., Fino D., Savorani F. *Phaeodactylum tricornutum* as a source of value-added products: A review on recent developments in cultivation and extraction technologies. *Bioresour. Technol. Rep.*, 2022, vol. 19, art. 101122. <https://doi.org/10.1016/j.biteb.2022.101122>.
160. Narala R.R., Garg S., Sharma K.K., Thomas-Hall S.R., Deme M., Li Y., Schenk P.M. Comparison of microalgae cultivation in photobioreactor, open raceway pond, and a two-stage hybrid system. *Front. Energy Res.*, 2016, vol. 4, art. 29. <https://doi.org/10.3389/fenrg.2016.00029>.
161. Wang X., Balamurugan S., Liu S.-F., Zhang M.-M., Yang W.-D., Liu J.-S., Li H.-Y., Lin C.S.K. Enhanced polyunsaturated fatty acid production using food wastes and biofuels byproducts by an evolved strain of *Phaeodactylum tricornutum*. *Bioresour. Technol.*, 2020, vol. 296, art. 122351. <https://doi.org/10.1016/j.biortech.2019.122351>.

Информация об авторах

Анна Львовна Авсиян, младший научный сотрудник отдела биотехнологии и фиторесурсов, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»

E-mail: anna_avs@ibss-ras.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2828-9614>

Ирина Николаевна Гудвилович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела биотехнологии и фиторесурсов, Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН»

E-mail: gudirina@ibss.su

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7412-8283>

Author Information

Anna L. Avsiyan, Junior Researcher, Department of Biotechnology and Phytoresources, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences

E-mail: anna_avs@ibss-ras.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-2828-9614>

Irina N. Gudvilovich, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Department of Biotechnology and Phytoresources, A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences

E-mail: gudirina@ibss.su

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7412-8283>

Поступила в редакцию 17.01.2025

Принята к публикации 17.05.2025

Received January 17, 2025

Accepted May 17, 2025

Оригинальная статья

УДК 581.553

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.441-457>**Кальцефитные сообщества с *Thymus dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost.
в Самарской области****В.В. Бондарева**

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Тольятти, Россия
bondarevavictoria@yandex.ru

Аннотация

Исследованы редкие растительные сообщества с участием эндемика Среднего Поволжья *Thymus dubjanskyi* на меловых обнажениях в Самарской области. С позиции подхода Ж. Браун-Бланке проведена обработка 30 геоботанических описаний с использованием программы JUICE. В результате первичной обработки при помощи алгоритма TWINSPAN сформировано два ценоза. Показана DCA-ординация и достоверная корреляция между положением фитоценозов в пространстве DCA-осей и значениями экологических показателей Л.Г. Раменского. Изученные сообщества различаются между собой по экологическим показателям и характеризуются флористической неоднородностью. Их видовой состав представлен типичными степными видами в сочетании с кальцефитами, среди которых 30 % от общего числа видов являются редкими растениями. Впервые установлены новые ассоциации меловой растительности Самарского Предволжья: *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco и *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco. В силу узколокального распространения классификация сообществ с *Thymus dubjanskyi* определена предварительно. Кальцефитные полукустарничковые сообщества установленных ассоциаций представляют собой начальные стадии зарастания склонов и возвышенностей меловых массивов в Самарской области. Фитоценозы с участием эндемика *Thymus dubjanskyi* можно считать раритетными ввиду естественных и антропогенных разрушений их субстрата.

Ключевые слова: DCA-ординация, кластерный анализ, меловая растительность, Самарская область, синтаксономия, *Thymus dubjanskyi*, эндемичные виды.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии Волжского бассейна РАН «Комплексная оценка состояния биологических ресурсов и мониторинг природных экосистем Волжского бассейна (FMRW-2025-0047)» Регистрационный номер 1024032600230-5-1.6.19. (г. Тольятти). Выражаю благодарность В.М. Васюкову за помощь в определении растений, С.А. Сенатору, Е.Г. Зибзееву, А.Ю. Королюку за участие в полевых исследованиях 2018 г. и А.В. Чувашову за консультации по работе программы PCORD 5.0.

Для цитирования: Бондарева В.В. Кальцефитные сообщества с *Thymus dubjanskyi* Klokov et Des.-Shost. в Самарской области // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 441–457. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.441-457>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.441-457>

Calciphilous communities with *Thymus dubjansky* Klokov et Des.-Shost. in the Samara region

V.V. Bondareva

*Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences,
Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russia*

bondarevavictoria@yandex.ru

Abstract

Rare plant communities with the participation of *Thymus dubjansky*, an endemic of the Middle Volga region, were studied on the chalk slopes in the Samara region. Using the approach of J. Braun-Blanquet, a total of 30 relevés were processed with the JUICE software. The primary classification by the TWINSPAN algorithm revealed two distinctive communities. The DCA ordination was performed, and reliable correlations were found between the position of the phytocenoses and L.G. Ramensky's environmental indicators. The identified communities differed in terms of their environmental indicators and exhibited floristic heterogeneity. They were represented by typical steppe taxa and calciphilous species, 30 % of which were rare. For the first time, two new associations were established in the calciphilous vegetation of the Samara Pre-Volga region: *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco and *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco. Due to their narrow distribution range, the communities with *Thymus dubjansky* were classified only provisionally. The calciphilous subshrub communities of the established associations correspond to the initial stages of overgrowth on the slopes and elevations of chalk massifs in the Samara region. Given the vulnerability of their substrate to natural and anthropogenic degradation, the phytocenoses with *Thymus dubjansky* should be considered rare.

Keywords: DCA ordination, cluster analysis, calciphilous vegetation, Samara region, syntaxonomy, *Thymus dubjanskyi*, endemic species

Acknowledgments. This study was carried out as part of the state assignment to the Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences under the project no. FMRW-2025-0047 “Comprehensive assessment of the state of biological resources and monitoring of natural ecosystems in the Volga River basin” (state registration no. 1024032600230-5-1.6.19, Tolyatti). V.M. Vasjukov is gratefully acknowledged for his assistance with the identification of plants. Sincere thanks are also due to S.A. Senator, E.G. Zibzeev, and A.Yu. Korolyuk for their participation in the field investigations of 2018, as well as to A.V. Chuvashov for his valuable advice on the use of the PCORD 5.0 software.

For citation: Bondareva V.V. Calciphilous communities with *Thymus dubjansky* Klokov et Des.-Shost. in the Samara region. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 441–457. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.441-457>. (In Russian)

Введение

Thymus dubjanskyi Klokov et Des.-Shost. (чабрец Дубянского) – многолетник, полукустарничек, образующий густые дерновины, узколокальный эндемик Приволжской возвышенности.

сти, морфологически и экологически обособленный на территории правобережья Средней Волги [1, 2]. Чабрец Дубянского – ксерофит, петрофит, облигатный кальцефит, встречается в растительных сообществах на меловых обнажениях в Самарском Предволжье [3].

В Самарской области холмы и возвышенности с известняковыми обнажениями занимают небольшие площади. Одним из таких местоположений является южная оконечность Сенгилеевских высот, что простирается вдоль р. Волги в Шигонском районе до границы с Ульяновской областью, в пределах $53^{\circ}42'46.90''$ – $53^{\circ}26'32.27''$ с.ш. и $48^{\circ}48'51.48''$ – $48^{\circ}55'40.12''$ в.д. (рис. 1). Особенностью ландшафта этой территории являются холмы и возвышенности с карбонатными обнажениями, материнские породы которых сложены редким мелом маастрихского яруса верхнего отдела меловой системы [4].



Рис. 1. Космический снимок местоположений исследуемых меловых экосистем на территории Шигонского района Самарской области (источник: Google Earth)

Fig. 1. Satellite image showing the locations of the studied chalk ecosystems in the Shigonsky district of the Samara region (source: Google Earth)

Меловые склоны этих местоположений зарастают петрофитными степными сообществами. Их флористический состав включает большое число редких, краснокнижных и эндемичных видов: *Anthemis trotzkiana* Claus, *Astragalus zingeri* Korzchinsky, *Clausia aprica* Trotzky, *Bupleurum falcatum* L., *Ephedra distachya* L., *Hedysarum grandiflorum* Pall., *H. razoumowianum* Helm. et Fisch. ex DC., *Koeleria sclerophylla* P.A.Smirn., *Matthiola fragrans* Bunge, *Scabiosa isetensis* L., *Stipa korshinskyi* Roshev., *Oxytropis hippolyti* Boriss., *Thymus dubjanskyi* и др. [3]. Это уникальная территория относится к особо охраняемым природным объектам регионального значения: «Левашовская степь», «Гурьев овраг» и «Оползневые террасы у с. Подвалье», а «Климовские мела» объявлены зоной биосферного резервата под эгидой ЮНЕСКО 27.X.2006.

Кальцефитная растительность Европейской части России изучена достаточно хорошо, однако для многих территорий отсутствуют данные о ее синтаксономическом разнообразии. К настоящему времени описаны сообщества меловых массивов России в пределах Среднерусской возвышенности, Подуральского плато и сопредельных территорий [5–7]. В литературных источниках растительные группировки с участием *Thymus dubjanskyi* в Самарской области представлены с позиции доминантной классификации [8, 9]. В рамках эколого-флористического подхода такие фитоценозы не рассматривались и их классификация не разработана.

Целью настоящей работы явился анализ с позиции подхода Ж. Браун-Бланке кальцефитных сообществ с участием *Thymus dubjanskyi* на территории Самарской области.

1. Материалы и методы

Исследования растительности с участием *Thymus dubjanskyi* проводили на склонах меловых возвышенностей в Шигонском районе (окрестности сел Климовка, Левашовка, Маза, Подвалье) во время полевых сезонов 2018–2024 гг. Геоботанические описания выполняли по стандартным методикам на площадках размером 3–3 м², реже – в рамках естественных контуров, с определением координат. В настоящей работе использовали 30 описаний с присутствием *Thymus dubjanskyi*. Материалы полевых сборов хранятся в базе данных «Растительность Средней Волги» [10], гербарные образцы – в гербарии Института экологии Волжского бассейна РАН им. С.В. Саксонова (PVB). Первичная классификация проводилась с использованием алгоритма TWINSPAN программы JUICE [11]. Названия видов сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995) [12] и в ряде случаев в соответствии со сводкой IPNI [13]. В широком объеме приняты следующие виды: *Gypsophila altissima* L. (*G. juzepczukii* Ikonn.), *Linum uralense* Juz. (*L. ucranicum* (Griseb. et Planch.) Czern.) *Medicago falcata* L. (incl. *M. romanica* Prod.), *Vincetoxicum hirundinaria* Medik. (incl. *V. stepposum* (Pobed.).

Синтаксономический анализ проведен по методу Ж. Браун-Бланке с использованием программы JUICE [11]. Диагностические виды определяли с помощью вычисления phi-коэффициента [14, 15]. Величина phi-коэффициента, выше которой таксон относили к диагностическому, была принята равной 0.5. Экологическая оценка фитоценозов проведена с применением показателей экологических шкал Л.Г. Раменского [16], рассчитанных с помощью программы IBIS методом «взвешенного усреднения» [11]. Анализ взаимосвязи растительности с условиями среды осуществляли методом DCA-ординации с помощью встроенного в программу JUICE модуля «Ordijuice» из R-пакета с понижением веса редких видов [18]. Интерпретация DCA-осей проведена по коэффициенту корреляции между индикаторными показателями и координатами описаний, рассчитанных с помощью программы «Statistica» [19]. Для оценки степени неоднородности описаний с *Thymus dubjanskyi* использовали средние коэффициенты сходства Чекановского – Дайса – Съеренсена, рассчитанные с помощью программы IBIS. Выделение и наименование новых синтаксонов даны в соответствии с «Международным кодексом фитосociологической номенклатуры» [20]. Для определения синтаксономического положения установленных ассоциаций проведен кластерный анализ массива литературных данных с помощью программы PCORD 5.0 по Ward-методу, а в качестве меры расстояния между объектами выбрана евклидова дистанция [21]. Названия высших единиц растительности приведены по «Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of plant, bryophyte, lichen, and algal communities» [22].

2. Результаты и их обсуждение

При первичной обработке с помощью алгоритма TWINSPAN программы JUICE выборка из 30 полных геоботанических описаний с присутствием *Thymus dubjanskyi* разделилась на две группы. Ниже представлена эколого-флористическая характеристика этих фитоценозов.

Фитоценоз 1 включает 14 описаний с участием *Thymus dubjanskyi*, проективное покрытие которого варьируется от 1 до 50 % (табл. 1). Общее проективное покрытие в среднем составляет 36 % (от 8 до 45 %). На площадках в среднем встречается 14 видов. Сообщества приурочены к вершине горы Гусиха, а также к верхним и средним участкам более крутых склонов Левашовской степи и Подвальских террас. Почва относится к роду остаточно-карбонатных щебневатых черноземов среднезернистой структуры. Участки оголенной почвы составляют до 60 % и щебнистые россыпи – до 25 %.

Табл. 1. Сокращенная синоптическая таблица фитоценозов с участием *Thymus dubjanskyi* в Самарской области

Table 1. Abbreviated synoptic table of the phytocenoses with *Thymus dubjanskyi* in the Samara region

| Фитоценоз | 1 | 2 |
|---|-----------|-----------|
| Количество описаний | 14 | 16 |
| Показатели экологических шкал Л.Г. Раменского | | |
| увлажнение почвы | 43 | 42 |
| богатство и засоленность почвы | 14 | 14 |
| пастищная дигрессия | 2 | 3 |
| аллювиальность местообитания | 3 | 4 |
| переменность увлажнения | 11 | 11 |
| Среднее число видов в описании | 14 | 26 |
| <i>Thymus dubjanskyi</i> | 100 | 100 |
| <i>Artemisia salsoloides</i> | 93 | |
| <i>Gypsophila altissima</i> | 86 | 13 |
| <i>Anthemis trotzkiana</i> | 64 | |
| <i>Linum uralense</i> | 57 | 6 |
| <i>Gypsophila volgensis</i> | | 69 |
| <i>Taraxacum serotinum</i> | | 63 |
| <i>Centaurea pseudomaculosa</i> | | 50 |
| <i>Hedysarum grandiflorum</i> | | 50 |
| <i>Alyssum tortuosum</i> | | 44 |
| <i>Onosma volgensis</i> | 79 | 31 |
| <i>Pimpinella tragium</i> | 64 | 75 |
| <i>Thesium ramosum</i> | 57 | 63 |
| <i>Asperula exasperata</i> | 57 | 56 |
| <i>Coronilla varia</i> | 43 | 69 |
| <i>Echinops ruthenicus</i> | 29 | 69 |
| <i>Stipa capillata</i> | 36 | 63 |
| <i>Stipa pennata</i> | 29 | 56 |

Окончание табл. 1 / End of Table 1

| | | |
|---------------------------------|----|----|
| <i>Galium ruthenicum</i> | 36 | 50 |
| <i>Stipa lessingiana</i> | 21 | 50 |
| <i>Allium cretaceum</i> | 43 | 19 |
| <i>Hedysarum gmelinii</i> | 36 | 38 |
| <i>Festuca wolgensis</i> | 21 | 44 |
| <i>Euphorbia seguieriana</i> | 36 | 38 |
| <i>Astragalus zingeri</i> | 14 | 38 |
| <i>Campanula sibirica</i> | 14 | 38 |
| <i>Artemisia austriaca</i> | 7 | 38 |
| <i>Jurinea ledebourii</i> | 7 | 38 |
| <i>Verbascum lychnitis</i> | 7 | 38 |
| <i>Ephedra distachya</i> | 36 | 6 |
| <i>Medicago falcata</i> | 14 | 31 |
| <i>Viola ambigua</i> | 21 | 31 |
| <i>Achillea collina</i> | 7 | 31 |
| <i>Linum flavum</i> | 7 | 31 |
| <i>Koeleria sclerophylla</i> | | 31 |
| <i>Erucastrum armoracioides</i> | | 31 |
| <i>Achillea nobilis</i> | | 31 |
| <i>Elytrigia trichophora</i> | 29 | |
| <i>Tragopogon major</i> | 7 | 25 |
| <i>Bromopsis riparia</i> | 7 | 25 |
| <i>Galium octonarium</i> | | 25 |
| <i>Taraxacum erythrospermum</i> | | 25 |
| <i>Salvia stepposa</i> | | 25 |
| <i>Polygala sibirica</i> | | 25 |
| <i>Reseda lutea</i> | | 25 |
| <i>Agropyron desertorum</i> | | 25 |
| <i>Astragalus sareptanus</i> | | 25 |

Примечание. Постоянство видов растений указано в процентах. Жирным шрифтом отмечены постоянства диагностических видов. Таксоны, постоянство которых не превышает 25 % ни в одном из фитоценозов, не приводятся.

Диагностические виды: *Artemisia salsolooides* Willd., *Gypsophila altissima*, *Anthemis trotzkiana*, *Linum uralense*.

Редкие виды: *Anthemis trotzkiana* [23], *Artemisia salsolooides*, *Asperula exasperate* V.I. Krecz. ex Klokov, *Astragalus zingeri*, *Bupleurum falcatum*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum gmelinii* Ledeb., *Jurinea ledebourii* Bunge, *Linum flavum* L., *L. uralense*, *Stipa pennata* L., *Thymus dubjanskyi* [24].

Экологические условия местообитания по шкалам Л.Г. Раменского: среднестепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, богатые почвы с очень слабоаллювиальным местообитанием и отсутствием или слабым влиянием выпаса.

Фитоценоз 2 включает 16 описаний с участием *Thymus dubjanskyi*, проективное покрытие которого варьируется от 1 до 35 % (табл. 1). Общее проективное покрытие в среднем составляет 55 % (от 35 до 90 %). На площадках в среднем встречается 26 видов. Сообщества приурочены к средним и нижним участкам более пологих меловых склонов Левашовской степи и Подвальских террас. Почва относится к роду остаточно-карбонатных щебневатых черноземов среднезернистой структуры. Участки оголенной почвы составляют до 40 % и щебнистые россыпи – до 10 %.

Диагностические виды: *Gypsophila volgensis* Krasnova, *Taraxacum serotinum* (Waldst. et Kit.) Poir., *Centaurea pseudomaculosa* Dobrocz., *Hedysarum grandiflorum*, *Alyssum tortuosum* Waldst. et Kit.

Редкие виды: *Adonanthe vernalis* (L.) Spach, *A. volgensis* (Steven ex DC.) Chrtek et Slavíková, *Asperula exasperata*, *Astragalus zingeri*, *Ephedra distachya*, *Hedysarum gmelinii*, *Jurinea ledebourii* Bunge, *Gypsophila altissima*, *Koeleria sclerophylla*, *Linum flavum*, *L. uralense*, *Polygala sibirica* L., *Scabiosa isetensis*, *Stipa korshinskyi*, *S. pennata*, *Thymus dubjanskyi* [24].

Экологические условия местообитания по шкалам Л.Г. Раменского: среднестепное увлажнение, умеренно переменное увлажнение, богатые почвы со слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса.

Визуализация проекций положений описаний фитоценозов в пространстве DCA-ординации показана относительно 1–3 осей. Координаты описаний на DCA-осиях имеют достоверную корреляцию с показателями экологических шкал Л.Г. Раменского (рис. 2, табл. 2). На ось 1 приходится 44 % общей изменчивости, на оси 2 и 3 – 23 и 14 % соответственно. Ось 1 DCA-ординации можно интерпретировать как комплексный градиент условий экотопов. Фитоценоз 1 приурочен к более увлажненным почвам с очень слабоаллювиальным местообитанием и слабым влиянием выпаса в сравнении с фитоценозом 2. Выделенные фитоценозы характеризуются флористической неоднородностью. Средний коэффициент сходства Чекановского – Дайса – Съеренсена составляет 0.17.

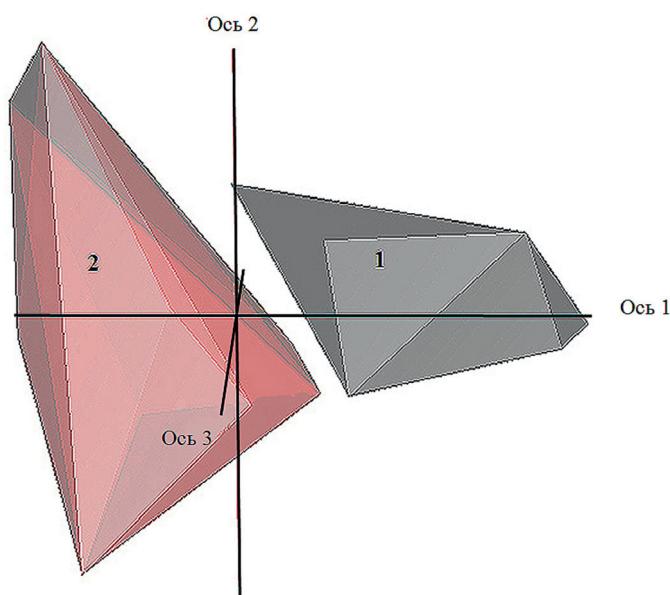


Рис. 2. DCA-ординация фитоценозов 1 и 2 с участием *Thymus dubjanskyi*. Собственные значения DCA-осей: ось 1 – 0.44, ось 2 – 0.23, ось 3 – 0.14

Fig. 2. DCA ordination of phytocenoses 1 and 2 with the participation of *Thymus dubjanskyi*. Eigenvalues of the DCA axes: axis 1 – 0.44, axis 2 – 0.23, axis 3 – 0.14

Табл. 2. Коэффициенты линейной корреляции между величинами проекций на осиях DCA-ординации положений геоботанических описаний и показателями экологических шкал Л.Г. Раменского (* – статистическая значимость корреляции при $p = 0.05$)

Table 2. Coefficients of linear correlation between the DCA scores of the relevés and L.G. Ramensky's environmental indicators (* – statistically significant correlation at $p = 0.05$)

| Параметр | Увлажнение почвы | Переменность увлажнения | Богатство и засоленность почвы | Аллювиальность местообитания | Пастбищная дигрессия |
|----------|------------------|-------------------------|--------------------------------|------------------------------|----------------------|
| Ось 1 | 0.551* | -0.037 | -0.336 | -0.607* | -0.533* |
| Ось 2 | 0.078 | 0.156 | -0.112 | 0.216 | 0.144 |
| Ось 3 | -0.150 | -0.30 | 0.077 | -0.187 | -0.279 |

На основании проведенного анализа фитоценозов и после удаления из выборки описаний, в которых проективное покрытие *Thymus dubjanskyi* менее 2 %, установлены 2 новые ассоциации: *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco и *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco.

Ассоциация *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (табл. 3)

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco) – описание 9 в табл. 3.

Диагностические виды: *Artemisia salsoloides*, *Gypsophila altissima*, *Anthemis trotzkiana*

Табл. 3. Ассоциация *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (* – номенклатурный тип)

Table 3. Association *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (* – nomenclatural type)

| Номер описания табличный | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9* | 10 | 11 | 12 | K |
|--------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------------------|
| Номер описания авторский | 718 | 713 | 714 | 306 | 308 | 309 | 307 | 382 | 708 | 707 | 709 | 711 | |
| Общее проективное покрытие, % | 50 | 20 | 20 | 55 | 45 | 40 | 55 | 33 | 10 | 10 | 8 | 12 | |
| Число видов | 13 | 15 | 25 | 20 | 9 | 14 | 11 | 9 | 11 | 11 | 10 | 19 | |
| <i>Thymus dubjanskyi</i> | 2 | 1 | 1 | 1 | 4 | 4 | 4 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 100 ¹ |
| <i>Artemisia salsoloides Ac, H-T</i> | | 2 | 1 | 3 | + | + | + | 1 | 1 | 1 | 1 | + | 92 ¹ |
| <i>Gypsophila altissima H-T</i> | | | 1 | + | + | + | + | 2 | + | + | 1 | 1 | 92 ⁺ |
| <i>Anthemis trotzkiana Ac</i> | | | | + | 1 | + | + | 1 | 1 | 1 | 1 | + | 75 ⁺ |
| <i>Onosma volgensis</i> | 3 | 1 | 1 | + | | 1 | | 1 | 1 | | + | + | 75 ¹ |
| <i>Pimpinella tragium F-B, H-T</i> | + | | + | + | + | | + | 1 | | 1 | 1 | 1 | 75 ⁺ |
| <i>Asperula exasperata</i> | | | | | + | + | + | 1 | + | 1 | + | + | 67 ⁺ |
| <i>Linum uralense F-B, H-T</i> | 1 | | + | | | | | 1 | + | + | + | 1 | 58 ⁺ |
| <i>Thesium ramosum F-B</i> | | | + | + | + | + | + | | | 1 | | + | 58 ⁺ |
| <i>Coronilla varia</i> | + | 1 | 1 | 4 | | | | | | | | 1 | 42 |
| <i>Allium cretaceum</i> | | | 1 | + | + | + | | | | | | + | 42 |
| <i>Euphorbia seguieriana F-B</i> | | | | | + | | | 1 | + | | 1 | + | 42 |
| <i>Galium ruthenicum F-B</i> | | 1 | 1 | + | | | | | | | | + | 33 |
| <i>Stipa capillata F-B</i> | + | 1 | | + | | | | | | + | | | 33 |
| <i>Ephedra distachya F-B</i> | | 1 | 1 | 1 | | | + | | | | | | 33 |

Окончание табл. 3 / End of Table 3

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| <i>Elytrigia trichophora</i> | | | | | | | | | + | + | + | + | + | 33 |
| <i>Hedysarum gmelinii</i> | 1 | | | | | | | | | + | | | + | 25 |
| <i>Stipa pennata F-B</i> | 1 | 1 | | | | | | | + | | | | | 25 |
| <i>Festuca wolgensis</i> | | | | | | + | + | | | | | | + | 25 |
| <i>Stipa lessingiana F-B</i> | | | | + | | 1 | + | | | | | | | 25 |
| <i>Echinops ruthenicus F-B</i> | | | 1 | + | + | | | | | | | | | 25 |
| <i>Viola ambigua F-B</i> | | | | + | + | | | | | | | | | 17 |
| <i>Echinops ruthenicus</i> | | | | | + | + | | | | | | | | 17 |
| <i>Astragalus zingeri F-B</i> | | + | | | + | | | | | | | | | 17 |
| <i>Asparagus officinalis</i> | | + | 1 | | | | | | | | | | | 17 |
| <i>Euphorbia glareosa</i> | | | | | + | | | + | | | | | | 17 |
| <i>Campanula sibirica F-B</i> | | + | + | | | | | | | | | | | 17 |
| <i>Clausia aprica</i> | | | | | | | 1 | | | | | | + | 17 |
| <i>Elytrigia lolioides</i> | | | | + | | | | | | + | | | | 17 |

Примечание. В описаниях указаны баллы проективного покрытия по шкале: «+» – < 1 %, «1» – 1–5 %, «2» – 6–15 %, «3» – 16–25 %, «4» – 26–50 %, «5» – 51–100 %. *Ac* – д.в. кл. *Anabasietea cretaceae*, *F-B* – д.в. кл. *Festuco-Brometea*, *H-T* – д.в. кл. *Helianthemo-Thymetea*.

Кроме того, встречаены: *Asparagus officinalis* 2(+), 3(1); *Aster amellus* 3(1); *Astragalus zingeri* 2(+), 4(+); *Bassia prostrate* 4(1); *Bassia sedoides* 2(1); *Bupleurum falcatum* 3(+); *Campanula sibirica* 2(+), 3(+); *Cerasus fruticosa* 12(+); *Clausia aprica* 6(1), 12(+); *Chenopodium album* 1(+); *Elytrigia lolioides* 4(+), 9(+); *Galatella villosa* 3(1); *Hieracium robustum* 3(1); *Jurinea ledebourii* 1(+); *Lactuca serriola* 2(+), 3(1); *Linum flavum* 2(+); *Medicago falcata* 3(1); *Melilotus officinalis* 1(+); *Polygonatum odoratum* 6(+); *Potentilla recta* 3(+); *Tragopogon major* 3(+); *Salvia nemorosa* 4(+); *Scabiosa ochroleuca* 12(+); *Scorzonera austriaca* 1(+); *Verbascum lychnitis* 6(+); *Vincetoxicum hirundinaria* 1(+); *Viola ambigua* 3(+), 4(+).

Локализация описаний: Самарская область, Шигонский р-н, 1 – 53°28'4.33" с.ш., 48°55'11.42" в.д.; 2–4 – 53°29'46.58" с.ш., 49°00'26.74" в.д.; 5–8 – 53°29'45.19" с.ш., 49°00'30.42" в.д.; 9, 10 – 53°29'46.70" с.ш., 49°00'27.65" в.д., 11, 12 – 53°29'48.62" с.ш., 49°00'21.22" в.д.

Авторы описаний: В.В. Бондарева (2–4, 9–12); Л.А. Новикова (1); В.М. Васюков, С.А. Сенатор, Е.Г. Зибзееев, А.Ю. Королюк (5–8).

Состав и структура. Флористическое богатство ценозов невелико. В среднем на учетной площадке встречается 14 видов, флористическая насыщенность 9–25 видов, общее проективное покрытие варьирует от 8 до 55 %. Высокую встречаемость имеют облигатные кальцефиты: *Anthemis trotzkiana*, *Artemisia salsolooides*, *Onosma volgensis* Dobrocz., *Pimpinella tragium* Vill., *Thymus dubjanskyi*. Травостой сообществ разрежен, подъярусы не выражены. Сообщества имеют небольшие размеры. Субстрат с участками оголенной почвы, россыпью щебня и камней до 30 % (рис. 3).

Экология и распространение. Сообщества занимают вершину меловой горы Гусиха, верхние и средние участки наиболее крутых с уклоном до 40° часто эродированных меловых склонов в Шигонском районе Самарской области (южной, юго-восточной экспозиции). Полукустарничковое сообщество ассоциации можно рассматривать как начальную стадию зарастания исследованных местоположений.



Рис. 3. Сообщество acc. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* на склоне горы Гусиха (окрестности с. Климовка, Шигонский район, Самарской области). Фото В.В. Бондаревой, 07.07.2024
Fig. 3. Community of ass. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* on the slope of Mount Gusikha (near Klimovka village, Shigonsky district, Samara region). Photo by V.V. Bondareva, taken on July 7, 2024

Ассоциация *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (табл. 4).

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco) – описание 3 в табл. 4.

Диагностические виды: *Gypsophila volgensis*, *Taraxacum serotinum*.

Табл. 4. Ассоциация *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (* – номенклатурный тип)

Table 4. Association *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco (* – nomenclatural type)

| Номер описания табличный | 1 | 2 | 3* | 4 | 5 | 6 | 7 | К |
|------------------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------------------|
| Номер описания авторский | 310 | 320 | 323 | 312 | 654 | 717 | 716 | |
| Общее проективное покрытие, % | 40 | 55 | 55 | 18 | 35 | 45 | 55 | |
| Число видов | 17 | 16 | 18 | 17 | 23 | 15 | 26 | |
| <i>Thymus dubjanskyi</i> | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 | 4 | 2 | 100 ² |
| <i>Gypsophila volgensis</i> | + | + | + | + | | | + | 71 ⁺ |
| <i>Taraxacum serotinum F-B</i> | + | + | + | | | + | + | 71 ⁺ |
| <i>Pimpinella tragium F-B, H-T</i> | 4 | 2 | 3 | 2 | | + | | 71 ² |
| <i>Echinops ruthenicus F-B,</i> | + | + | + | 1 | | | + | 71 ⁺ |
| <i>Stipa capillata F-B</i> | | 1 | + | | 2 | | + | 57 ⁺ |
| <i>Thesium ramosum F-B</i> | | | + | + | + | + | | 57 ⁺ |
| <i>Asperula exasperata</i> | + | + | 1 | + | | | | 57 ⁺ |
| <i>Festuca wolgensis</i> | + | | | + | | + | 2 | 57 ⁺ |

Окончание табл. 4 / End of Table 4

| | | | | | | | | |
|------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|----|
| <i>Hedysarum gmelinii</i> | + | | | + | | | 4 | 43 |
| <i>Coronilla varia</i> | + | | | + | 1 | | | 43 |
| <i>Stipa pennata F-B</i> | | 1 | + | + | | | | 43 |
| <i>Stipa lessingiana F-B</i> | | 1 | + | | 1 | | | 43 |
| <i>Galium ruthenicum F-B</i> | 1 | | | + | | | + | 43 |
| <i>Artemisia austriaca</i> | | | | | 1 | + | + | 43 |

Примечание. В описаниях указаны баллы проективного покрытия по шкале: «+» – < 1 %, «1» – 1–5 %, «2» – 6–15 %, «3» – 16–25 %, «4» – 26–50 %, «5» – 51–100 %. *Ac* – д.в. кл. *Anabasietea cretaceae*, *F-B* – д.в. кл. *Festuco-Brometea*, *H-T* – д.в. кл. *Helianthemo-Thymetea*.

Кроме того, встречены: *Achillea collina* 6(+); *Agropyron desertorum* 5(1); *Agropyron pectinatum* 3(+); *Ajuga genevensis* 6(+); *Alyssum minutum* 5(+); *Alyssum tortuosum* 3(1); *Androsace maxima* 5(+); *Acer negundo* 6(+), 7(+); *Achillea nobilis* 4(+), 5(+); *Anthemis tinctoria* 5(+), 6(+); *Artemisia absinthium* 7(+); *Artemisia marschalliana* 4(+); *Aster amellus* 3(+); *Astragalus sareptanus* 6(1); *Astragalus zingeri* 2(+), 5(1); *Atraphaxis frutescens* 5(+); *Bromopsis riparia* 2(+); *Campanula sibirica* 7(+); *Centaurea pseudomaculosa* 7(+); *Cichorium intybus* 7(+); *Convolvulus arvensis* 6(+); *Cynoglossum officinale* 7(+); *Euphorbia seguieriana* 1(+), 4(+); *Elytrigia repens* 7(+); *Euphorbia rossica* 5(+); *Euphorbia semivillosa* 6(+); *Euphorbia virgata* 5(1), 7(+); *Fragaria viridis* 7(+); *Falcaria vulgaris* 5(+); *Galium boreale* 5(1), 7(+); *Galium octonarium* 4(+); *Jurinea ledebourii* 3(+); *Hedysarum grandiflorum* 2(+), 3(1); *Koeleria sclerophylla* 1(+); *Koeleria sprygini* 3(+); *Lactuca tatarica* 5(+); *Lappula squarrosa* 6(+); *Linaria ruthenica* 5(+); *Linum flavum* 1(+), 4(+); *Linum uralense* 1(+); *Medicago falcata* 7(+); *Onosma volgensis* 1(+), 4(1); *Picris hieracioides* 2(+), 7(+); *Poa bulbosa* 6(+), 7(+); *Polygala sibirica* 2(+); *Psephellus marschallianus* 4(+); *Reseda lutea* 2(+); *Tragopogon orientalis* 7(+); *Tragopogon major* 5(+); *Trifolium alpestre* 7(+); *Taraxacum erythrospermum* 1(+), 2(+); *Salvia nemorosa* 7(+); *Scabiosa isetensis* 1(+); *Scabiosa ochroleuca* 7(+); *Stipa korshinskyi* 3(+); *Verbascum lychnitis* 5(+).

Локализация описаний: Самарская область, Шигонский р-н, 1, 4 – 53°28'44.84" с.ш., 48°54'3.76" в.д.; 2, 3, 5 – 53°41'52.60" с.ш., 48°49'23.50" в.д.; 6, 7 – 53°30'31.37" с.ш., 48°52'21.11" в.д.

Авторы описаний: В.В. Бондарева (2–5); В.М. Васюков, С.А. Сенатор, Е.Г. Зибзееев, А.Ю. Королюк (1); Л.А. Новикова (6, 7).

Состав и структура. Флористическое богатство ценозов невелико. В среднем на учетной площадке встречается 19 видов, флористическая насыщенность 15–26 видов, общее проективное покрытие варьирует от 18 до 70 %. Травостой сообществ разрежен, четкого разделения на подъярусы нет, наблюдается слабое задернение почвы с огленными до 15 % участками (рис. 4). Сообщества имеют небольшие размеры. В составе сообществ отмечены степные петрофиты и кальцефиты: *Asperula exasperata*, *Thymus dubjanskyi*, *Pimpinella tragium* (доминирует), *Aster amellus*, *Linum flavum*, *Linum uralense*. Увеличивается встречаемость злаков: *Stipa capillata* L., *S. pennata*, *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *Festuca wolgensis* P.A.Smirn.

Экология и распространение. Сообщества занимает средние участки крутых склонов в Шигонском районе Самарской области.



Рис. 4. Сообщество асс. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* в Шигонском районе, Самарской области. Фото В.В. Бондаревой, 21.06.2024

Fig. 4. Community of ass. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* in Shigonsky district, Samara region. Photo by V.V. Bondareva, taken on June 21, 2024

Классификация сообществ с участием *Thymus dubjanskyi* в силу узколокального распространения вызывает некоторые вопросы. В литературе кальцефитная растительность Европейской части России и сопредельных регионов представлена сообществами трех классов: *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947, *Helianthemo-Thymetea* Romaschenko, Didukh et V. Solomakha 1996 и *Anabasietea cretaceae* Golovanov et al., 2021. Кластерный анализ сводных 16 синтаксонов из литературных источников [5–7, 25, 26] показал дифференциацию ценозов с *Thymus dubjanskyi*. Ассоциация *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* объединяется в кластер с синтаксонами союза *Anthemido trotzkiana-Artemision salsoloidis* Yamalov in Golovanov et al., 2021, порядка *Anabasietalia cretaceae* Golovanov et al., 2021, класса *Anabasietea cretaceae* Golovanov et al., 2021 (рис. 5). Сообщества асс. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* включились в кластер с союзом *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* Romaschenko et al. 1996, порядка *Festucetalia valesiacae* Soó 1947 класса *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947.

Проведенный анализ позволяет предварительно определить положение новых ассоциаций в составе синтаксонов меловой растительности.

Класс *Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. ex Soó 1947

Порядок *Festucetalia valesiacae* Soó 1947

Союз *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* Romaschenko et al. 1996

Acc. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco

Класс *Anabasietea cretaceae* Golovanov et al., 2021

Порядок *Anabasietalia cretaceae* Golovanov et al., 2021,

Союз *Anthemido trotzkiana-Artemision salsoloidis* Yamalov in Golovanov et al., 2021

Acc. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco

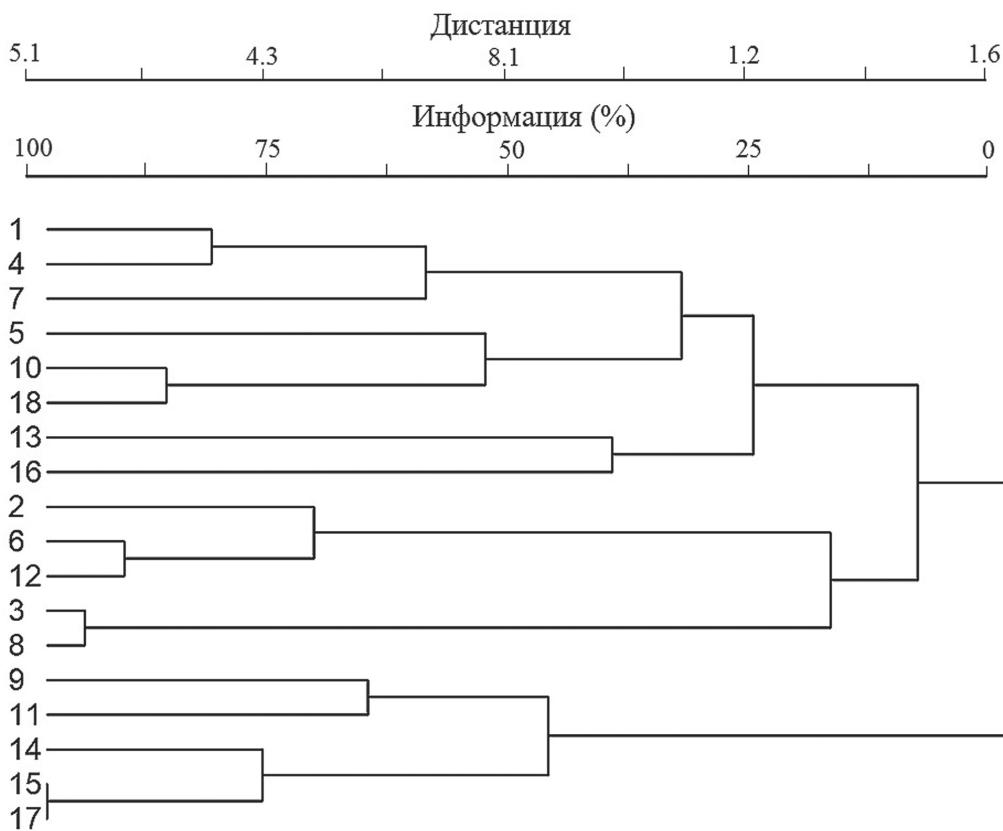


Рис. 5. Дендрограмма кластерного анализа синтаксонов меловой растительности. Номера синтаксонов: 1 – acc. *Jurineo cretacei-Artemisietum salsoloidis* Koroluk et al. 2021; 2 – acc. *Artemisio nutantis-Plantaginetum salsa* Didukh 1989; 3 – acc. *Erysimo cretacei-Festucetum cretacei* Demina 2011; 4 – acc. *Lepidio meyeri-Scrophularietum cretacei* Demina 2012; 5 – acc. *Artemisio hololeucae-Polygaletum cretaceae* Didukh 1989; 6 – acc. *Euphorbio cretophilae-Jurinetum brachycephala* Didukh 1989; 7 – acc. *Genisto scythicae-Artemisietum salsoloides* Sereda 2009; 8 – acc. *Pimpinello titanophillae-Artemisietum salsoloides* Didukh 1989; 9 – acc. *Hedysaro grandiflori-Centauretum carbonatae* Averinova 2014; 10 – acc. *Androsacio koso-poljanskii-Caricetum humilis* Korotchenko et Didukh 1998; 11 – acc. *Gypsophilo oligospermae-Campanuletum sibiricae* Romashchenko et al. 1996; 12 – acc. *Carici humilis-Thymetum calcarei* Poluyanov 2009; 13 – acc. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco; 14 – acc. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* ass. nov. hoc loco; 15 – союз *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* Romashchenko et al. 1996; 16 – союз *Anthemido trotzkiana-Artemision salsoloidis* Yamalov in Golovanov et al. 2021; 17 – acc. *Anthemido trotzkiana-Thymetum guberlinensis* Golovanov et al. 2021; 18 – acc. *Cephalario uralensis-Hedysaretum grandiflori* Averinova 2014

Fig. 5. Dendrogram of the cluster analysis of the chalk vegetation syntaxa. Syntaxon numbers: 1 – ass. *Jurineo cretacei-Artemisietum salsoloidis* Koroluk et al. 2021; 2 – ass. *Artemisio nutantis-Plantaginetum salsa* Didukh 1989; 3 – ass. *Erysimo cretacei-Festucetum cretacei* Demina 2011; 4 – ass. *Lepidio meyeri-Scrophularietum cretacei* Demina 2012; 5 – ass. *Artemisio hololeucae-Polygaletum cretaceae* Didukh 1989; 6 – ass. *Euphorbio cretophilae-Jurinetum brachycephala* Didukh 1989; 7 – ass. *Genisto scythicae-Artemisietum salsoloides* Sereda 2009; 8 – ass. *Pimpinello titanophillae-Artemisietum salsoloides* Didukh 1989; 9 – ass. *Hedysaro grandiflori-Centauretum carbonatae* Averinova 2014; 10 – ass. *Androsacio koso-poljanskii-Caricetum humilis* Korotchenko et Didukh 1998; 11 – ass. *Gypsophilo oligospermae-Campanuletum sibiricae* Romashchenko et al. 1996; 12 – ass. *Carici humilis-Thymetum calcarei* Poluyanov 2009; 13 – ass. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* nov. hoc loco; 14 – ass. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* nov. hoc loco; 15 – all. *Centaureo carbonatae-Koelerion talievii* Romashchenko et al. 1996; 16 – all. *Anthemido trotzkiana-Artemision salsoloidis* Golovanov et al. 2021; 17 – ass. *Anthemido trotzkiana-Thymetum guberlinensis* Golovanov et al. 2021; 18 – ass. *Cephalario uralensis-Hedysaretum grandiflori* Averinova 2014

Заключение

На основе эколого-флористического анализа с позиции подхода Ж. Браун-Бланке дана характеристика кальцефитных растительных сообществ с участием эндемика Среднего Поволжья *Thymus dubjanskyi*. Уникальные ассоциации *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* и *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* приурочены к склонам меловых обнажений в Шигонском районе Самарской области и характеризуются флористическим богатством степных петрофитов с высоким постоянством кальцефитов *Artemisia salsolooides*, *Aster alpinus* L., *Anthemis trotzkiana*, *Ephedra distachya*, *Linum uralense*, *Pimpinella tragium*, *Thymus dubjanskyi*. Сообщества установленных ассоциаций можно рассматривать как начальные стадии зарастания меловых склонов. Полукустарничковое сообщество асс. *Artemisio salsoloidis-Thymetum dubjanskyi* осваивает более крутые, часто эродированные участки склонов, тогда как асс. *Gypsophilo volgensis-Thymetum dubjanskyi* размещаются на более пологих местоположениях. Фитоценозы имеют высокую природоохранную значимость, так как 30 % от общего числа видов в их составе являются редкими краснокнижными и эндемичными растениями. Исследованные растительные группировки охраняются на территории памятников природы регионального значения. Однако эти местоположения подвержены постоянным разрушениям, как естественным в результате абразии и оползневых процессов, так и в результате антропогенного воздействия, что чревато полным исчезновением уникальных сообществ. Во время полевых исследований в 2024 г. отмечено уменьшение площади фитоценозов с присутствием *Thymus dubjanskyi* по сравнению с наблюдениями в 2018 г., а также выпадения некоторых уязвимых видов (не удалось обнаружить *Matthiola fragrans*). Возможно, это связано со строительством и введением в эксплуатацию моста федерального значения в районе с. Климовка. В силу указанных причин изученные сообщества можно считать раритетными.

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The author declares no conflicts of interest.

Литература

- Плаксина Т.И. Анализ флоры. Самара: Изд-во Самарского университета, 2004. 152 с.
- Васюков В.М., Саксонов С.В. Обзор тимьянов (*Thymus* L., Lamiaceae) Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2012. Т. 14, № 1. С. 64–68.
- Калашникова О.В., Плаксина Т.И. Кальцефильная флора меловых обнажений Приволжской возвышенности Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2010. Т. 12, № 1(3). С. 691–695.
- Иванов А.М. Геологическое строение Куйбышевской области / под ред. А.М. Иванова, К.В. Полякова. Куйбышев: Кн. изд-во, 1960. 81 с.
- Аверинова Е.А. Сообщества с копеечником крупноцветковым (*Hedysarum grandiflorum* Pall.) на территории Среднерусской возвышенности // Бюл. Брянского отделения РБО. 2014. № 1(3). С. 37–47.
- Королюк А.Ю., Сенатор С.А., Васюков В.М., Зибзеев Е.Г. Синтаксономия некоторых сообществ меловых обнажений Малой излучины Дона (Волгоградская область) // Ботанический журнал. 2021. Т. 106, № 2. С. 166–176. <https://doi.org/10.31857/S000681362102006X>.
- Голованов Я.М., Ямалов С.М., Лебедева М.В., Королюк А.Ю., Абрамова Л.М., Дулепова Н.А. Растительность меловых обнажений Подуральского плато и сопредельных территорий // Растительность России. 2021. № 40. С. 3–42. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.40.3>.

8. Новикова Л.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Горлов С.Е., Сенатор С.А., Соловьева В.В. Растиельность памятника природы Гурьев овраг (Шигонский район Самарской области) // Самарский научный вестник. 2018. Т. 7, № 2(23). С. 90–94. <https://doi.org/10.17816/snvs201872118>.
9. Новикова Л.А., Саксонов С.В., Васюков В.М., Горлов С.Е., Сенатор С.А., Соловьева В.В. К изучению растительности памятника природы «Левашовская степь» (Самарская область) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28, № 1. С. 81–91. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10185>.
10. Бондарева В.В. База данных растительности Среднего Поволжья // Фиторазнообразие Восточной Европы. 2022. Т. 16, № 3. С. 5–9. <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2022-16-3-5-9>.
11. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. Veg. Sci. 2002. V. 13, No 3. P. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>.
12. Czerepanov S.K. Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the Former USSR). Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1995. 532 p.
13. URL: <https://www.ipni.org/>.
14. Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // J. Veg. Sci. 2002. V. 13, No 1. P. 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>.
15. Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // J. Veg. Sci. 2006. V. 17, No 6. P. 809–818. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02504.x>.
16. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с.
17. Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: учебное пособие. Томск: ТМЛ-Пресс, 2007. 304 с.
18. Zelený D., Tichý L. Linking JUICE and R: New developments in visualization of unconstrained ordination analysis // 18th Workshop of European Vegetation Survey “Thermophilous Vegetation” (24–28 March 2009). Roma, 2009. Abstr. P. 123.
19. Боровиков В.А. Statistica. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
20. Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarní A., Gigante D., Mucina L., Weber H. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. // Appl. Veg. Sci. 2021. V. 24, No 1. Art. e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.
21. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analyses of Ecological Data. Version 5. 2006. Gleneden Beach, OR, USA: MjM Software.
22. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarní A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García A.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Guerra A.S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell R.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar S., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. V. 19, No S1. P. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
23. Красная книга Российской Федерации. Растения и грибы. М.: ВНИИ «Экология», 2024. 944 с.
24. Красная книга Самарской области. Т. 1. Редкие виды растений и грибов / под ред. С.А. Сенатора, С.В. Саксонова. Самара: Изд-во Самарской гос. обл. академии (Наяновой), 2017. 380 с.
25. Didukh Y., Chusova O., Demina O. Syntaxonomy of chalk outcrop vegetation of the order *Thymo cretacei-Hyssopetalia cretacei* // Hacquetia. 2018. V. 17, No 1. P. 85–109. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0013>.
26. Демина О.Н., Королюк А.Ю., Рогаль Л.Л. Кальцефитные степи Ростовской области // Растительность России. 2016. № 29. С. 21–45. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.21>.

References

1. Plaksina T.I. *Analiz flory* [Flora Analysis]. Samara, Izd. Samar. Univ., 2004. 152 p. (In Russian)
2. Vasjukov V.M., Saksonov S.V. Review of thymes (*Thymus* L., Lamiaceae) in the Samara region. *Izv. Samar. Nauchn. Tsentr Ross. Akad. Nauk*, 2012, vol. 14, no. 1, pp. 64–68. (In Russian)
3. Kalashnikova O.V., Plaksina T.I. Calciphilous flora on the chalk slopes of the Volga Upland in the Samara region. *Izv. Samar. Nauchn. Tsentr Ross. Akad. Nauk*, 2010, vol. 12, no. 1(3), pp. 691–695. (In Russian)
4. Ivanov A.M. *Geologicheskoe stroenie Kuibyshevskoi oblasti* [Geological Structure of the Kuybyshev Region]. Kuybyshev, Kn. Izd., 1960. 81 p. (In Russian)
5. Averinova E.A. Plant communities with *Hedysarum grandiflorum* Pall. in the Central Russian Upland. *Byull. Bryansk. Otd. RBO*, 2014, no. 1(3), pp. 37–47. (In Russian)
6. Korolyuk A.Yu., Senator S.A., Vasjukov V.M., Zibzeev E.G. Syntaxonomy of some plant communities on the chalk slopes in the Lesser Bend of the Don River (Volgograd region). *Bot. Zh.*, 2021, vol. 106, no. 2, pp. 166–176. <https://doi.org/10.31857/S000681362102006X>. (In Russian)
7. Golovanov Ya.M., Yamalov S.M., Lebedeva M.V., Korolyuk A.Yu., Abramova L.M., Dulepova N.A. Vegetation on the chalk slopes of the Sub-Ural Plateau and adjacent territories. *Rastit. Ross.*, 2021, vol. 40, pp. 3–42. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.40.3>. (In Russian)
8. Novikova L.A., Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Gorlov S.E., Senator S.A., Solov'eva V.V. Vegetation of the Guryev Ravine Natural Monument (Shigonsky district, Samara region). *Samar. Nauchn. Vestn.*, 2018, vol. 7, no. 2(23), pp. 90–94. <https://doi.org/10.17816/snv201872118>. (In Russian)
9. Novikova L.A., Saksonov S.V., Vasjukov V.M., Gorlov S.E., Senator S.A., Solov'eva V.V. Vegetation of the Levashovskaya Forest Steppe Natural Monument (Samara region). *Samar. Luka: Probl. Reg. Global'noi Ekol.*, 2019, vol. 28, no. 1, pp. 81–91. <https://doi.org/10.24411/2073-1035-2019-10185>. (In Russian)
10. Bondareva V.V. Database of vegetation of the Middle Volga region. *Phytodiversity East. Eur.*, 2022, vol. 16, no. 3, pp. 5–9. <https://doi.org/10.24412/2072-8816-2022-16-3-5-9>. (In Russian)
11. Tichý L. JUICE, software for vegetation classification. *J. Veg. Sci.*, 2002, vol. 13, no. 3, pp. 451–453. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02069.x>.
12. Czerepanov S.K. *Vascular Plants of Russia and Adjacent States (the Former USSR)*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1995. 532 p.
13. URL: <https://www.ipni.org/>.
14. Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures. *J. Veg. Sci.*, 2002, vol. 13, no. 1, pp. 79–90. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02025.x>.
15. Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. *J. Veg. Sci.*, 2006, vol. 17, no. 6, pp. 809–818. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02504.x>.
16. Ramenskii L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. *Ekologicheskaya otsenka kormovykh ugodii po rastitel'nomu pokrovu* [Ecological Assessment of Forage Lands by Vegetation Cover]. Moscow, Sel'khozgiz, 1956. 472 p. (In Russian)
17. Zverev A.A. *Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyah rastitel'nogo pokrova: uchebnoe posobie* [Information Technology in Vegetation Research: A Tutorial]. Tomsk, TML-Press, 2007. 304 p. (In Russian)
18. Zelený D., Tichý L. Linking JUICE and R: New developments in visualization of unconstrained ordination analysis. *Proc. 18th Workshop of European Vegetation Survey “Thermophilous Vegetation” (24–28 March 2009)*. Roma, 2009. Abstr., p. 123.
19. Borovikov V.A. *Statistica. Iskusstvo analiza dannykh na kompyutere* [Statistica. The Art of Computerized Data Analysis]. St. Petersburg, Piter, 2003, 688 p. (In Russian)

20. Theurillat J.-P., Willner W., Fernández-González F., Bültmann H., Čarni A., Gigante D., Mucina L., Weber H. International Code of Phytosociological Nomenclature. 4th ed. *Appl. Veg. Sci.*, 2021, vol. 24, no. 1, art. e12491. <https://doi.org/10.1111/avsc.12491>.
21. McCune B., Mefford M.J. PC-ORD. Multivariate Analyses of Ecological Data. Version 5. 2006. Gleneden Beach, OR, USA, MJM Software.
22. Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García A.G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F.J.A., Bergmeier E., Guerra A.S., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J.H.J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell R.S., Capelo J., Weber H.E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar S., Hennekens S.M., Tichý L. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Appl. Veg. Sci.*, 2016, vol. 19, no. S1, pp. 3–264. <https://doi.org/10.1111/avsc.12257>.
23. *Krasnaya kniga Rossiiskoi Federatsii. Rasteniya i gribi* [Red Book of the Russian Federation. Plants and Fungi]. Moscow, VNII “Ekologiya”, 2024. 944 p. (In Russian)
24. *Krasnaya kniga Samarskoi oblasti* [Red Book of the Samara Region]. Vol. 1: Rare species of plants and fungi. Senator S.A., Saksonov S.V. (Eds.). Samara, Izd. Samar. Gos. Obl. Akad. (Nayanovoi), 2017. 380 p. (In Russian)
25. Didukh Y., Chusova O., Demina O. Syntaxonomy of chalk outcrop vegetation of the order *Thymo cretacei-Hyssopetalia cretacei*. *Hacquetia*, 2018, vol. 17, no. 1, pp. 85–109. <https://doi.org/10.1515/hacq-2017-0013>.
26. Demina O.N., Korolyuk A.Yu., Rogal' L.L. Calciphilous steppes of the Rostov region. *Rastit. Ross.*, 2016, no. 29, pp. 21–45. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2016.29.21>. (In Russian)

Информация об авторах

Виктория Владимировна Бондарева, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории исследования экосистем, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский федеральный исследовательский центр РАН

E-mail: bondarevavictoria@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6676-5722>

Author Information

Victoria V. Bondareva, Cand. Sci. (Biology), Junior Researcher, Laboratory of Ecosystem Research, Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences

E-mail: bondarevavictoria@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6676-5722>

Поступила в редакцию 12.03.2025

Received March 12, 2025

Принята к публикации 08.05.2025

Accepted May 8, 2025

Оригинальная статья

УДК 58.02

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.458-481>

Комплексная оценка морфо-физиологических признаков *Helianthus annuus* L. при комбинированном стрессе

Д.Г. Федорова¹✉, Н.М. Назарова¹, А.М. Гвоздикова², Б.С. Укенов¹

¹Оренбургский государственный университет, г. Оренбург, Россия

²Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий РАН, г. Оренбург, Россия

✉daryaorlova24@rambler.ru

Аннотация

В настоящее время загрязнение тяжелыми металлами является глобальной проблемой для продовольственной безопасности. При этом уровень накопления таких поллютантов растениями зависит от погодных условий. Проведены отдельные экспериментальные серии исследований по оценке индивидуального и совместного влияния двух факторов стресса (нехватка влаги и загрязнение тяжелыми металлами) на морфометрические показатели растений подсолнечника, его физиологию и антиоксидантный статус. Показано достоверное влияние стресса от засухи на снижение длины побега, удлинение корня и изменение формы семядолей у подсолнечника. Максимальные концентрации малонового диальдегида (МДА), как маркера степени стресса растений, наблюдаются при индивидуальном воздействии засухи на подсолнечник, а также в комбинации с тяжелыми металлами. Индивидуальное влияние факторов стресса приводит к инактивации низкомолекулярной антиоксидантной системы. При взаимном действии стрессоров, наоборот, происходит активирование низкомолекулярной антиоксидантной системы как первичной защиты растительного организма на фоне снижения уровня фотосинтетических пигментов. Экспериментально показано, что аридизация климатических условий (засуха) усиливает накопление подсолнечником кадмия без видимых изменений в морфометрии надземной биомассы и на фоне разрастания корневой системы за счет увеличения количества боковых корней. Свинец оказался наиболее токсичным при индивидуальном воздействии, приводящем к линейному снижению содержания фотосинтетических пигментов при увеличении концентрации металла в субстрате.

Ключевые слова: *Helianthus annuus* L., проростки, фотосинтетические пигменты, антиоксидантные ферменты, тяжелые металлы, кадмий, свинец.

Благодарности. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (№ 23-76-10060, <https://rscf.ru/project/23-76-10060/>).

Для цитирования: Федорова Д.Г., Назарова Н.М., Гвоздикова А.М., Укенов Б.С. Комплексная оценка морфо-физиологических признаков *Helianthus annuus* L. при комбинированном стрессе // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 458–481. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.458-481>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.458-481>

Comprehensive assessment of morphophysiological characteristics in *Helianthus annuus* L. seedlings under combined stress

D.G. Fedorova¹✉, N.M. Nazarova¹, A.M. Gvozdikova², B.S. Ukenov¹

¹Orenburg State University, Orenburg, Russia

²Federal Research Center of Biological Systems and Agrotechnologies of Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

✉daryaorlova24@rambler.ru

Abstract

Pollution with heavy metals has become a major concern in food security. Their accumulation levels in different plants are strongly influenced by weather conditions. In this study, several series of experiments were carried out to assess the individual and combined effects of two stress factors (moisture deficit and heavy metal pollution) on morphometric parameters, physiology, and antioxidant status of sunflower plants. Drought stress significantly reduced shoot length, promoted root elongation, and caused alterations in cotyledon shape. The highest concentrations of malondialdehyde (MDA), a known marker of oxidative stress, were found in the plants under drought alone and in combination with heavy metal stress. Individual stresses led to a suppression of the low-molecular-weight antioxidant system in the plants, while combined stresses activated it as a primary defense mechanism, coinciding with the decreased contents of photosynthetic pigments. Aridification (drought) intensified cadmium accumulation in the plants without any visible changes in the morphology of their aboveground biomass, but with the stimulation of root system growth through an increase in the number of lateral roots. Among the tested heavy metals, lead was the most toxic when applied individually, resulting in a linear decrease in the contents of photosynthetic pigments as its concentration in the substrate increased.

Keywords: *Helianthus annuus* L., seedlings, photosynthetic pigments, antioxidant enzymes, heavy metals, cadmium, lead

Acknowledgments. This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 23-76-10060, <https://rscf.ru/project/23-76-10060/>).

For citation: Fedorova D.G., Nazarova N.M., Gvozdikova A.M., Ukenov B.S. Comprehensive assessment of morphophysiological characteristics in *Helianthus annuus* L. seedlings under combined stress. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 458–481. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.458-481>. (In Russian)

Введение

Снижение урожайности основных продовольственных культур в условиях абиотического стресса, такого как засуха, во всем мире становится серьезной проблемой, влияющей на продовольственную безопасность. При этом даже непродолжительные периоды нехватки влаги могут негативно сказываться на формировании урожайности и качестве сельскохозяйственной продукции.

В последнее время в литературе стали появляться сведения о влиянии погодных условий, в частности, засухи, на степень накопления тяжелых металлов (ТМ) в сельскохозяйственных культурах. Возделывание растений в подобных условиях часто приводит к большим потерям урожая [1–3]. Техногенно рассеянные ТМ попадают на поверхность земли, вовлекаются в элементарные почвообразовательные процессы, асимилируются растениями, а затем мигрируют по трофическим цепям [4–6]. Взаимодействие потенциально токсичных элементов в системе «почва – растение» зависит главным образом от природы загрязнителя, его концентрации в среде и видовой принадлежности культуры [7–9].

Загрязнение почвы кадмием (Cd) и свинцом (Pb) представляет глобальную проблему для продовольственной безопасности из-за их широкого распространения, токсичности при низких концентрациях, стойкости и биоаккумуляции в живых организмах [5, 10]. Cd является третьим по значимости загрязнителем окружающей среды [11] и единственным металлом, представляющим опасность для здоровья как людей, так и животных при концентрациях в тканях растений, которые, как правило, не являются фитотоксичными. Pb занимает четвертое место по степени общетоксического влияния на живые организмы, а по данным Всемирной организации здравоохранения является приоритетным загрязнителем [12–14].

Действие Cd и Pb сопряжено с негативными последствиями в виде нарушения обмена веществ [15], ограничения эффективности использования питательных веществ и нарушения фотосинтеза растений [13, 16]. Pb усиливает перекисное окисление липидов, повышает концентрацию растворимого белка и индуцирует значительное накопление пролина в корнях [17]. Cd запускает генерацию активных форм кислорода [18], препятствует утилизации, усвоению и транспортировке необходимых питательных веществ и воды [19, 20], а также модифицирует механизмы фотосинтеза [21], что приводит к отмиранию тканей растений [22, 23].

Стресс от засухи дополнительно усиливает окислительный стресс, снижая активность антиоксидантных ферментов [24–26]. Исследования по установлению зависимости степени накопления ТМ в условиях засухи проводились на некоторых сельскохозяйственных культурах [27]. В научной литературе представлены лишь отрывочные сведения о влиянии засухи на аккумуляцию Pb сельскохозяйственными культурами.

Подсолнечник – масличная культура мирового значения. Среди различных сельскохозяйственных культур именно подсолнечник характеризуется самой высокой поглотительной способностью Cd, причем его высокая концентрация отмечается как в корневой системе, так и в надземной биомассе [28]. Кроме того, у сортов/гибридов подсолнечника реализуются различные механизмы накопления Cd, что обеспечивает лучшую переносимость его токсического воздействия отдельными генотипами [29, 30]. Увеличение содержания Pb в почве приводит к замедлению роста растений подсолнечника, оказывает негативное влияние на физиологию и урожайность на всех уровнях свинцового стресса.

Цель исследования – оценка влияния ТМ на анатомо-морфологические и физиолого-биохимические характеристики сельскохозяйственной масличной культуры *Helianthus annuus* L. ‘Посейдон 625’ в условиях аридного климата. В частности, проведено исследование отклика проростков подсолнечника на действие токсичных металлов (Cd, Pb) в условиях смоделированной засухи.

1. Материалы и методы

Исследование проведено в научно-образовательной лаборатории экспериментальной ботаники ботанического сада Оренбургского государственного университета.

Оренбуржье – регион, принадлежащий к зоне рискованного земледелия, характеризующийся дефицитом влаги вследствие неравномерного распределения осадков по территории, наличием засух и суховеев в летний период (рис. 1).

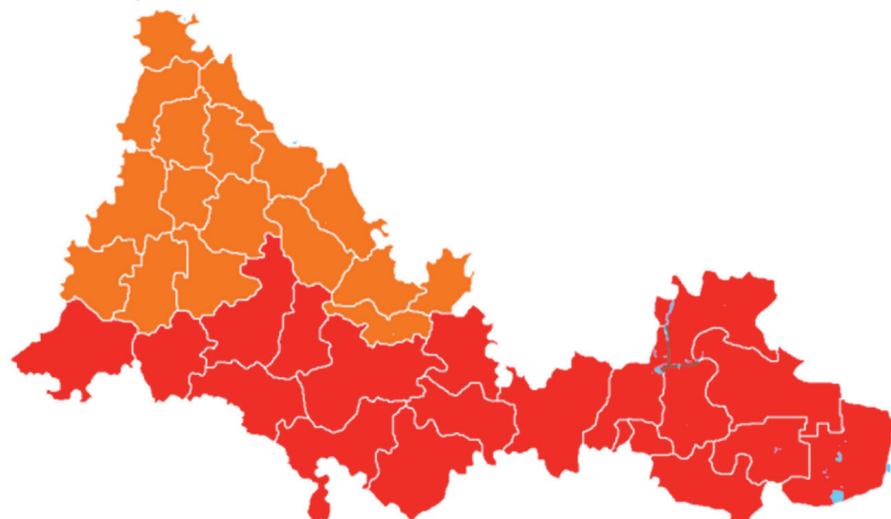


Рис. 1. Агроклиматическое районирование территории Оренбургской области по степени увлажненности (красным цветом отмечены засушливые районы, оранжевым – районы с недостаточным увлажнением)

Fig. 1. Agroclimatic zoning of the Orenburg region based on the degree of moisture (arid areas are marked in red, areas with insufficient moisture are highlighted in orange)

Объект исследования – *Helianthus annuus* L. ‘Посейдон 625’ (подсолнечник однолетний).

Исследования осуществляли с использованием климатической камеры JIUPО BPC500 (Fujian Jiupo Biotechnology Co., КНР). Контрольные образцы проростков выращивали при 10-часовом фотопериоде, температуре 23 °C и влажности 60 %. Почва, используемая в эксперименте, была представлена черноземом обыкновенным с близким к нейтральному pH 7.7.

В работе по изучению механизмов воздействия ТМ на растения подсолнечника использовали ацетаты Cd и Pb. Выбор органических солей металлов определяется их хорошей растворимостью в воде и отсутствием отрицательного воздействия анионного компонента на представителей почвенной биоты. Растворы ТМ с нейтральным pH готовили в деионизированной воде. При внесении в почву содержание Cd варьировали в диапазоне 0.012, 0.024, 0.048, 0.096, 0.192 и 0.384 мг/кг, что соответствовало постепенному переходу от фонового до ориентировочно допустимого значения. Для Pb выбран диапазон содержаний 1.63, 3.26, 6.52, 13.04, 26.08, 52.16 мг/кг, то есть от фонового до предельно допустимого значения.

Увлажненную почву с внесенными ТМ тщательно перемешивали в течение двух недель, после чего ею заполняли вегетационные сосуды и осуществляли посев семян подсолнечника. Эксперимент проводили в трех повторностях, каждая из которых была представлена растениями подсолнечника в количестве 100 шт. Схема исследования представлена на рис. 2.

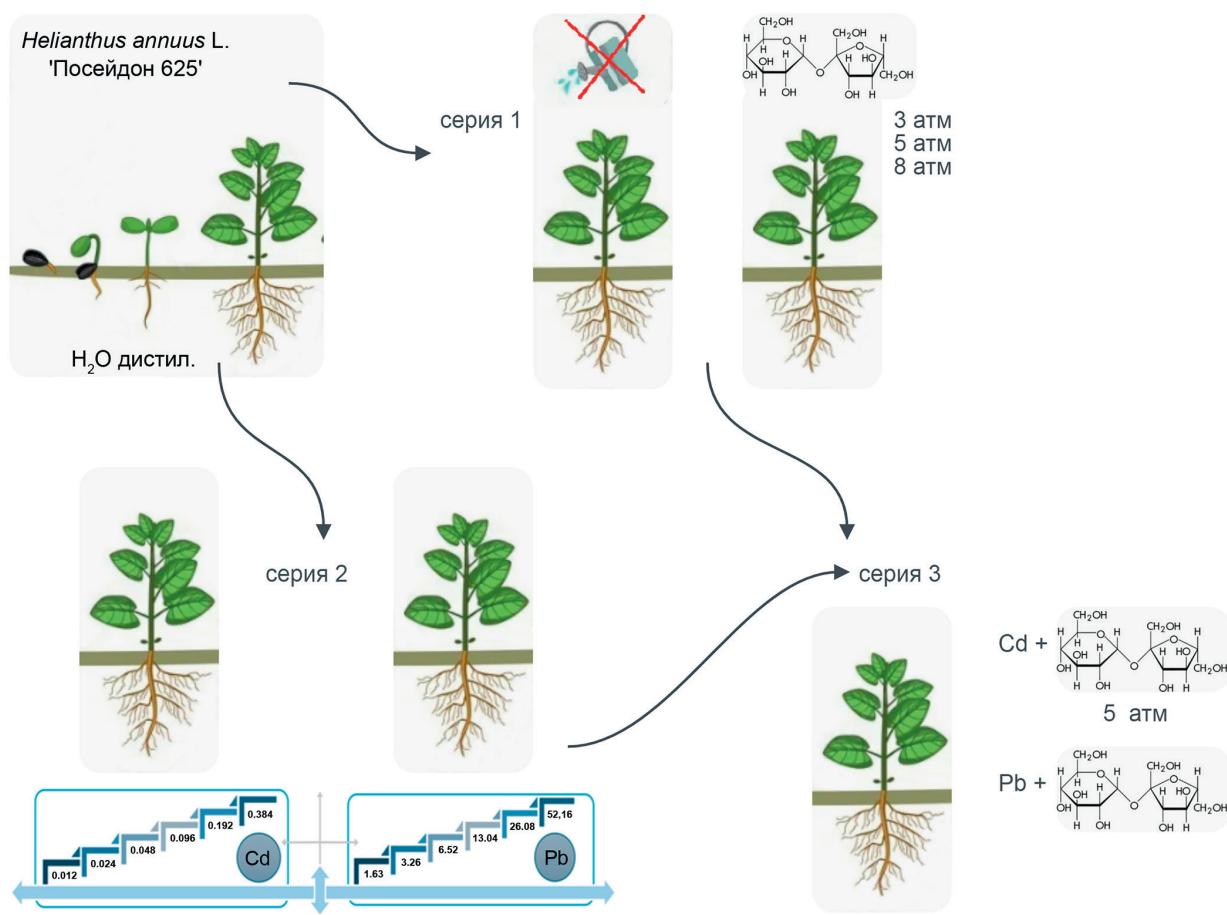


Рис. 2. Схема проводимого исследования
Fig. 2. Schematic outline of the experimental design

Моделирование условий засухи по плану исследования осуществляли путем прекращения полива 5-суточных проростков и снижением влажности в камере до 30 %. Однако кардинальных отличий от показаний контрольных образцов такая модель не показала, поэтому для усиления эффекта засухи использован метод осмотического стресса – полив проростков раствором сахарозы с концентрацией 4.4, 7.4 или 10.5 %, что соответствует осмотическому давлению 3, 5 и 8 атм соответственно. Моделирование условий засухи при комбинированном стрессе осуществляли методом осмотического стресса с применением 7.4 %-ного раствора сахарозы (осмотическое давление 5 атм).

Экспериментальные растения подвергались воздействию стрессоров в нижеперечисленных режимах (рис. 2).

Серия 1. Индивидуальное воздействие засухи.

Серия 2. Индивидуальное воздействие ТМ (различные концентрации Cd или Pb).

Серия 3. Воздействие комбинированного стресса (различные концентрации Cd + засуха или различные концентрации Pb + засуха).

Исследование метрических параметров проводили с использованием цифрового штангенциркуля ADA Mechanic 150 PRO (ADA INSTRUMENTS, КНР). Пигменты фотосинтеза (хлорофиллы *a* (Хл *a*) и *b* (Хл *b*), каротиноиды (Кар)) извлекали из биоматериала с помощью ацетона. Спектрофотометрическое определение содержания каротиноидов и хлорофиллов *a* и *b* проводили по стандартным методикам [31, 32], активность каталазы по методу Chance и Maehly [33], а малонового диальдегида (МДА) согласно методу Heath и Packer [34],

используя биомассу 8-суточных проростков подсолнечника. Все измерения проводили на фотоэлектрическом фотометре КФК 3-01 (ОАО «ЗОМЗ», Россия) при длине волны 662 нм для Хл *a*, 644 нм для Хл *b*, 440.5 нм для Кар, 440 нм для определения каталазы, и 532 нм для определения МДА.

Определение общего содержания фенольных соединений (ОФ) осуществляли из общей пробы, полученной ультразвуковой экстракцией этанолом из измельченной биомассы [35] с предварительным кратковременным замораживанием образцов [36], с использованием реактива Фолина-Чокальтеу по методу Singleton и Rossi [37]. В качестве стандарта использовали флогоглюцину (АО «ЛенРеактив», Россия). При расчете содержания ОФ учитывали все разбавления и массу сырья для каждой повторности эксперимента.

Лабораторные опыты проводили в трех биологических повторностях на 8-суточных проростках, аналитическое определение – в трех повторностях для каждой пробы.

Элементный состав определяли с помощью масс-спектрометра с индуктивно-связанной плазмой Agilent 7900 ICP-MS (Agilent Technologies, США) на биомассе 30-суточных растений подсолнечника.

Статистическую обработку полученных результатов проводили с использованием программных пакетов Excel 2010 (Microsoft Corp., США) и Statistica 10.0 (StatSoft, США). Для оценки значимости различий величин исследуемых параметров использовали *t*-критерий Стьюдента ($p \leq 0.05$).

2. Результаты и их обсуждение

2.1. Морфометрические показатели. В ходе проведенной оценки морфометрических параметров семян подсолнечника установлено, что в условиях достаточного почвенного увлажнения длина побегов проростков подсолнечника практически вдвое превышает размер корневой системы (11 ± 2 и 7 ± 2 см соответственно). Рост побега обусловлен скоростью нарастания гипокотиля, величина которого достигает 9 ± 2 см независимо от условий влагообеспеченности ($r = 0.9$ при $p < 0.05$), а формирование эпикотиля с максимумом 2 ± 2 см и, соответственно, образование первых настоящих листьев, зависит от степени разрастания фотосинтетической поверхности семядолей ($r = 0.8$ при $p < 0.05$), а не от скорости роста подсемядольного колена (табл. 1).

В первой серии проводимых исследований установлено уменьшение длины побега на фоне увеличения стресса от засухи. При наивысшей степени осмостресса значения данного параметра на 27.3 % ниже контрольных показателей. Корневая система, наоборот, показывает тенденцию к увеличению значений, которые уже при минимальном стрессе увеличиваются на 42.3 % относительно контрольных образцов, а при максимальном стрессе длина побега в 2.3 раза превышает контроль.

Среди анализируемых параметров семядолей на фоне усиления стресса отмечается снижение средних значений их длины, однако изменение статистически незначимо. Кроме того, наблюдается прямая корреляция ($r = 0.9$ при $p < 0.05$) длины семядолей и длины побега растений. Таким образом, в этой серии исследований прослеживается тенденция к укорочению надземной части, удлинению корневой системы и изменению формы семядолей, которая приобретает яйцевидную форму при усиении засухи (табл. 2).

Табл. 1. Морфометрические параметры 8-суточных растений подсолнечника ‘Посейдон 625’ при различной влагообеспеченности

Table 1. Morphometric parameters of 8-day-old sunflower plants of the Poseidon 625 variety at different moisture contents

| Условия | Длина побега, см | | | Длина корня, см | | | Соотношение надземной и подземной частей |
|------------------------------------|---------------------|-----------|-----------|----------------------|-----------|-----------|--|
| | Lim | \bar{X} | $c_v, \%$ | Lim | \bar{X} | $c_v, \%$ | |
| Контроль | 7.2–13.6 | 11 ± 2 | 19 | 4.0–9.5 | 7 ± 2 | 24 | 1.6 |
| Засуха (дефицит воды) | 6.8–12.5 | 10 ± 2 | 25 | 7.8–14.6 | 10 ± 3 | 26 | 1.0 |
| Засуха (осмотический стресс 3 атм) | 6.4–9.3 | 8 ± 1 | 15 | 13.0–16.6 | 15 ± 2 | 13 | 0.5 |
| Засуха (осмотический стресс 5 атм) | 6.3–10.2 | 8 ± 2 | 18 | 11.6–23.9 | 15 ± 5 | 33 | 0.5 |
| Засуха (осмотический стресс 8 атм) | 6.8–9.6 | 8 ± 1 | 14 | 8.3–29.5 | 16 ± 8 | 51 | 0.5 |
| | Длина эпикотиля, см | | | Длина гипокотиля, см | | | Соотношения эпикотиля и гипокотиля |
| Контроль | 0.9–3.1 | 2 ± 2 | 40 | 7.2–13.1 | 9 ± 2 | 19 | 0.2 |
| Засуха (дефицит воды) | 0.5–1.5 | 0.9 ± 0.4 | 36 | 6.9–12.9 | 9 ± 3 | 27 | 0.1 |
| Засуха (осмотический стресс 3 атм) | 0.7–1.1 | 0.8 ± 0.2 | 20 | 5.6–8.4 | 7 ± 1 | 16 | 0.1 |
| Засуха (осмотический стресс 5 атм) | 0.3–0.8 | 0.5 ± 0.2 | 38 | 6.5–9.1 | 7 ± 1 | 15 | 0.07 |
| Засуха (осмотический стресс 8 атм) | 0.4–1.5 | 0.9 ± 0.4 | 47 | 5.7–8.7 | 7 ± 1 | 16 | 0.1 |

Табл. 2. Морфометрические параметры семядолей 8-суточных растений подсолнечника ‘Посейдон 625’ при различной влагообеспеченности

Table 2. Morphometric parameters of cotyledons in 8-day-old sunflower plants of the Poseidon 625 variety at different moisture contents

| Условия | Длина, см | | | Ширина, см | | | Соотношение | Форма семядоли |
|------------------------------------|-----------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|-------------|----------------|
| | Lim | \bar{X} | $c_v, \%$ | Lim | \bar{X} | $c_v, \%$ | | |
| Контроль | 2.3–4.3 | 3.2 ± 0.7 | 25 | 1.5–2.2 | 1.8 ± 0.3 | 18 | 1.8 | овальная |
| Засуха (дефицит воды) | 2.2–3.6 | 2.6 ± 0.5 | 19 | 1.4–1.9 | 1.6 ± 0.2 | 13 | 1.6 | овальная |
| Засуха (осмотический стресс 3 атм) | 1.5–3.2 | 2.5 ± 0.4 | 17 | 1.1–2.0 | 1.6 ± 0.3 | 15 | 1.6 | яйцевидная |
| Засуха (осмотический стресс 5 атм) | 1.9–2.8 | 2.3 ± 0.3 | 11 | 1.3–1.9 | 1.6 ± 0.2 | 12 | 1.4 | яйцевидная |
| Засуха (осмотический стресс 8 атм) | 1.8–2.8 | 2.3 ± 0.4 | 16 | 1.1–1.7 | 1.6 ± 0.3 | 17 | 1.4 | яйцевидная |

Окончание табл. 2 / End of Table 2

| | Толщина, см | | | Площадь, см ² | | | |
|------------------------------------|-------------|-------------|-------------|--------------------------|-----------|----|--|
| | Контроль | 0.06–0.1 | 0.10 ± 0.02 | 16 | 5 ± 1 | 23 | |
| Засуха (дефицит воды) | 0.09–0.15 | 0.13 ± 0.03 | 21 | | 4 ± 1 | 30 | |
| Засуха (осмотический стресс 3 атм) | 0.11–0.14 | 0.13 ± 0.01 | 9 | | 3 ± 1 | 32 | |
| Засуха (осмотический стресс 5 атм) | 0.1–0.13 | 0.13 ± 0.01 | 7 | | 2.8 ± 0.7 | 26 | |
| Засуха (осмотический стресс 8 атм) | 0.11–0.15 | 0.13 ± 0.01 | 11 | | 2.4 ± 0.9 | 31 | |

Во второй серии проведенных экспериментов проведена оценка воздействия ТМ (табл. 3). При нормальной влагообеспеченности низкие содержания Cd (0.012–0.048 мг/кг) в почве вызывают мощное развитие корневой системы, длина которой увеличивается до 14 ± 5 см. Это объясняется первичной неспецифической реакцией растения на ТМ [38, 39]. Содержание Cd 0.096 мг/кг является граничным значением, при котором соотношение побега и корня составляет 1 : 1 (9 ± 3 и 9 ± 3 см соответственно). При более высоких содержаниях Cd отмечается нарастание корневой системы до 13 ± 6 см (в 1.7 раза выше контроля) с одновременным уменьшением параметров надземной части проростков, длина которых при этом сокращается до 7 ± 2 см (в 1.4 раза меньше значений для контрольных образцов). В метрических параметрах семядолей достоверных изменений не установлено.

Табл. 3. Морфометрические показатели проростков в условиях стресса от воздействия ТМ**Table. 3.** Morphometric parameters of seedlings under HM stress

| ТМ | Содержание ТМ, мг/кг | Проростки | | | | | | | |
|----|----------------------|------------------|-----------|-----------------|-----------|---------------------|-----------|----------------------|-----------|
| | | Длина побега, см | | Длина корня, см | | Длина эпикотиля, см | | Длина гипокотиля, см | |
| | | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
| Cd | 0.000 | 10 ± 2 | 19 | 7 ± 2 | 24 | 2 ± 2 | 40 | 9 ± 2 | 19 |
| | 0.012 | 10.1 ± 0.9 | 8 | 14 ± 5 | 40 | 1.0 ± 0.4 | 36 | 9.2 ± 0.9 | 9 |
| | 0.024 | 10 ± 1 | 11 | 9 ± 3 | 31 | 1.0 ± 0.4 | 37 | 9 ± 1 | 13 |
| | 0.048 | 8 ± 1 | 13 | 11 ± 3 | 23 | 0.6 ± 0.2 | 35 | 7 ± 1 | 16 |
| | 0.096 | 9 ± 3 | 30 | 9 ± 3 | 37 | 0.4 ± 0.2 | 38 | 10 ± 2 | 22 |
| | 0.192 | 7 ± 2 | 20 | 11 ± 2 | 22 | 0.8 ± 0.4 | 56 | 6 ± 1 | 22 |
| Pb | 0.384 | 7 ± 2 | 18 | 13 ± 6 | 46 | 0.9 ± 0.4 | 43 | 8 ± 1 | 16 |
| | 1.63 | 10 ± 2 | 17 | 12 ± 4 | 29 | 1.4 ± 0.4 | 32 | 8 ± 1 | 15 |
| | 3.26 | 9 ± 1 | 14 | 14 ± 5 | 37 | 1.5 ± 0.5 | 32 | 8 ± 1 | 18 |
| | 6.52 | 10 ± 2 | 16 | 14 ± 4 | 26 | 1.0 ± 0.4 | 42 | 9 ± 2 | 17 |
| | 13.04 | 9 ± 1 | 16 | 10 ± 4 | 35 | 1.3 ± 0.5 | 37 | 8 ± 2 | 20 |
| | 26.08 | 9 ± 2 | 21 | 16 ± 5 | 34 | 0.6 ± 0.2 | 34 | 9 ± 2 | 20 |
| | 52.16 | 9 ± 2 | 15 | 10 ± 2 | 18 | 1.1 ± 0.6 | 57 | 8 ± 1 | 15 |

Окончание табл. 3 / End of Table 3

| | | Семядоли | | | | | | | | |
|----------|-------|-----------|----|------------|----|-------------|----|---|----|--|
| | | Длина, см | | Ширина, см | | Толщина, см | | | | |
| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | |
| Контроль | 0.000 | 3.2 ± 0.7 | 25 | 1.8 ± 0.3 | 18 | 1.1 ± 0.2 | 16 | | | |
| Cd | 0.012 | 2.8 ± 0.2 | 9 | 1.8 ± 0.2 | 13 | 1.1 ± 0.2 | 18 | | | |
| | 0.024 | 2.9 ± 0.4 | 13 | 0.9 ± 0.2 | 11 | 1.0 ± 0.1 | 11 | | | |
| | 0.048 | 2.8 ± 0.4 | 13 | 1.8 ± 0.2 | 13 | 1.0 ± 0.1 | 14 | | | |
| | 0.096 | 3.0 ± 0.3 | 12 | 1.9 ± 0.3 | 14 | 1.1 ± 0.2 | 20 | | | |
| | 0.192 | 2.9 ± 0.4 | 13 | 2.0 ± 0.2 | 11 | 1.1 ± 0.1 | 10 | | | |
| | 0.384 | 3.0 ± 0.4 | 15 | 1.8 ± 0.2 | 12 | 1.1 ± 0.1 | 12 | | | |
| Pb | 1.63 | 3.1 ± 0.3 | 11 | 1.9 ± 0.2 | 8 | 1.1 ± 0.1 | 9 | | | |
| | 3.26 | 2.9 ± 0.4 | 13 | 1.9 ± 0.3 | 14 | 1.1 ± 0.1 | 9 | | | |
| | 6.52 | 2.9 ± 0.3 | 12 | 2.1 ± 0.3 | 14 | 1.1 ± 0.1 | 10 | | | |
| | 13.04 | 3.1 ± 0.3 | 9 | 1.8 ± 0.2 | 10 | 1.1 ± 0.1 | 9 | | | |
| | 26.08 | 2.9 ± 0.4 | 15 | 1.8 ± 0.2 | 14 | 1.1 ± 0.1 | 13 | | | |
| | 52.16 | 3.1 ± 0.7 | 21 | 1.9 ± 0.4 | 20 | 1.1 ± 0.1 | 12 | | | |

Развитие побега менее чувствительно к действию Cd. При его минимальных содержаниях длина гипокотиля равна длине контрольных образцов растений, однако по достижении содержания 0.048 мг/кг этот параметр уменьшается до 7 ± 1 см. Полученные данные указывают на проявление корнем барьерной функции при поступлении кадмия в растение. Вследствие такого механизма защиты корень способен депонировать кадмий, что обеспечивает нормальный рост и развитие побега. Однако при высоких содержаниях (> 0.192 мг/кг) на фоне разрастания корневой системы кадмий преодолевает защитный барьер корня и рост побега угнетается (табл. 3, рис. 3).



Рис. 3. Внешний вид проростков, развивающихся в условиях воздействия Cd (a) и Pb (б). Слева направо: 0.000 (контроль); 0.048; 0.192; 0.384 мг/кг Cd (a) или 0.000 (контроль); 6.52; 26.08; 52.16 мг/кг Pb (б)

Fig. 3. Appearance of seedlings growing under the conditions of Cd (a) and Pb (b) exposure. From left to right: 0.000 (control); 0.048; 0.192; 0.384 mg/kg of Cd (a) or 0.000 (control); 6.52; 26.08; 52.16 mg/kg of Pb (b)

При исследовании воздействия Pb на растения подсолнечника в условиях достаточного влагообеспечения ростовые процессы демонстрируют тенденцию, аналогичную наблюдаемой при воздействии на них Cd. При этом корень является основным барьером на пути поступления Pb в наземную часть растения. Даже низкие содержания Pb приводят к значительному нарастанию корневой системы за счет активного роста главного корня до 16 ± 5 см, двукратно превышая контрольное значение. Это обеспечивает нормальное развитие надземной биомассы, показатели которой практически совпадают с контрольными значениями, а затем при повышении содержания Pb недостоверно снижаются от 10 ± 2 до 9 ± 2 см. Даже при условии достаточного влагообеспечения при достижении максимального содержания Pb (52.16 мг/кг) мощность развития корневой системы снижается почти вдвое (до 10 ± 2 см) по сравнению с наблюдаемой при концентрации Pb 26.08 мг/кг. Это свидетельствует об угнетении депонирующей функции корня в отношении свинца (табл. 3, рис. 3).

В серии комплексного воздействия двух факторов стресса (засуха + Cd) установлено угнетение роста главного корня более, чем в 2 раза (до 6 ± 1 см) по сравнению с контрольными значениями с одновременным увеличением количества боковых корней (ветвление по типу «гусиной лапки») и сохранением длины побега в пределах контрольных цифр (8 ± 3 см). Величина подсемядольного колена сокращается и составляет 7 ± 3 см, эпикотиль нарастает и достигает 0.8 ± 0.2 см, что в 1.3 раза меньше и в 1.6 раза больше соответствующих значений в контрольной группе (табл. 4, рис. 4).

Табл. 4. Морфометрические показатели проростков в условиях комбинированного стресса

Table 4. Morphometric parameters of seedlings under combined stress

| ТМ | Содержание ТМ, мг/кг | Проростки | | | | | | | |
|-------------------|----------------------|------------------|-----------|-----------------|-----------|---------------------|-----------|----------------------|-----------|
| | | Длина побега, см | | Длина корня, см | | Длина эпикотиля, см | | Длина гипокотиля, см | |
| | | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ | \bar{X} | $c_v, \%$ |
| Контроль (засуха) | 0.000 | 8 ± 2 | 18 | 15 ± 5 | 33 | 0.5 ± 0.2 | 38 | 7 ± 1 | 15 |
| Cd | 0.048 | 9 ± 2 | 22 | 5.0 ± 0.8 | 14 | 0.7 ± 0.2 | 31 | 8 ± 2 | 24 |
| | 0.192 | 10 ± 2 | 21 | 4.0 ± 0.8 | 20 | 0.6 ± 0.1 | 20 | 10 ± 2 | 22 |
| | 0.384 | 8 ± 3 | 36 | 6 ± 1 | 20 | 0.8 ± 0.2 | 28 | 7 ± 3 | 37 |
| Pb | 6.52 | 8 ± 2 | 21 | 7.5 ± 0.7 | 10 | 2 ± 1 | 52 | 6.3 ± 0.7 | 12 |
| | 26.08 | 12 ± 2 | 15 | 4.7 ± 0.8 | 18 | 2.7 ± 0.8 | 30 | 9 ± 1 | 16 |
| | 52.16 | 10.0 ± 0.7 | 7 | 5 ± 1 | 23 | 1.6 ± 0.4 | 8 | 8.4 ± 0.7 | 8 |
| | | Семядоли | | | | | | | |
| | | Длина, см | | Ширина, см | | Толщина, см | | | |
| Контроль (засуха) | 0.000 | 2.3 ± 0.3 | 11 | 1.6 ± 0.2 | 12 | 1.13 ± 0.01 | 7 | | |
| Cd | 0.048 | 2.8 ± 0.1 | 5 | 1.7 ± 0.1 | 9 | 1.1 ± 0.2 | 17 | | |
| | 0.192 | 2.6 ± 0.2 | 6 | 1.7 ± 0.1 | 8 | 1.1 ± 0.2 | 17 | | |
| | 0.384 | 3.2 ± 0.7 | 21 | 2.0 ± 0.1 | 6 | 1.1 ± 0.2 | 14 | | |
| Pb | 6.52 | 2.5 ± 0.2 | 7 | 1.7 ± 0.1 | 5 | 0.7 ± 0.1 | 11 | | |
| | 26.08 | 2.7 ± 0.4 | 16 | 1.7 ± 0.2 | 12 | 1.0 ± 0.1 | 10 | | |
| | 52.16 | 2.2 ± 0.3 | 15 | 1.5 ± 0.2 | 11 | 0.7 ± 0.1 | 18 | | |



Рис. 4. Внешний вид проростков, развивающихся в условиях комбинированного стресса. Слева направо: воздействие засухи и 0.000 (контроль); 0.048; 0.192; 0.384 мг/кг Cd (а) или 0.000 (контроль); 6.52; 26.08; 52.16 мг/кг Pb (б)

Fig. 4. Appearance of seedlings growing under the conditions of combined stress. From left to right: exposure of drought and 0.000 (control); 0.048; 0.192; 0.384 mg/kg of Cd (a) or 0.000 (control); 6.52; 26.08; 52.16 mg/kg of Pb (b)

Воздействие засухи и тестируемых содержаний Pb приводят к более выраженному уменьшению длины корня до 5 ± 1 см, что в 3.3 раза ниже значений для контрольной группы. Однако отмечается достоверный рост побега проростков до 10.0 ± 0.7 см. При этом нарастает система главного корня, ветвление отсутствует. Высокие содержания Pb в субстрате настолько ослабляют барьерные функции корневой системы, что происходит активное его поступление в надземную фитомассу. Это ухудшает параметры семядолей. Уменьшение их длины, ширины и толщины с ростом содержания в почве Pb (табл. 4) может свидетельствовать об активизации депонирующей функции побега как следующей линии защиты от воздействия токсиканта. Содержание Pb, равное 52.16 мг/кг, блокирует рост гипокотиля, что свидетельствует о критическом накоплении Pb как в корневой системе, так и в побеге (табл. 4, рис. 4).

2.2. Фотосинтетические пигменты (ФП). При определении содержания ФП в первой опытной серии установлено, что недостаток увлажнения нарушает механизм работы фотосинтетического аппарата проростков, вызывая снижение содержания пигмента Хл *a* до 0.24 ± 0.03 и 0.180 ± 0.002 мг/г при осмострессе 3 и 5 атм соответственно (рис. 5). При аналогичном воздействии осмостресса отмечается значимое увеличение содержания Хл *b* до 0.37 ± 0.02 мг/г (5 атм) и 0.46 ± 0.06 мг/г (3 атм) (рис. 5).

Однако при увеличении концентрации раствора-осмотика до 10.5 % (осмостресс 8 атм) в клетках проростков запускается активный синтез Хл *b*, содержание которого резко повышается до 0.52 ± 0.1 мг/г вследствие усиливающейся под воздействием стресса необходимостью более эффективного использования энергии света и стабилизации фотосинтетического аппарата, поскольку именно этот пигмент, в отличие от Хл *a*, способен поглощать свет в коротковолновой области (425–475 нм) [40]. Таким образом, за счет резкого увеличения концентрации сигнальных молекул Хл *b* у проростков отмечается значительный рост содержания основного пигмента фотосинтеза – Хл *a*, которое при наибольшем влиянии моделируемой засухи (8 атм) возрастает до 0.25 ± 0.05 мг/г, что значительно превышает показания при осмострессе 5 атм.

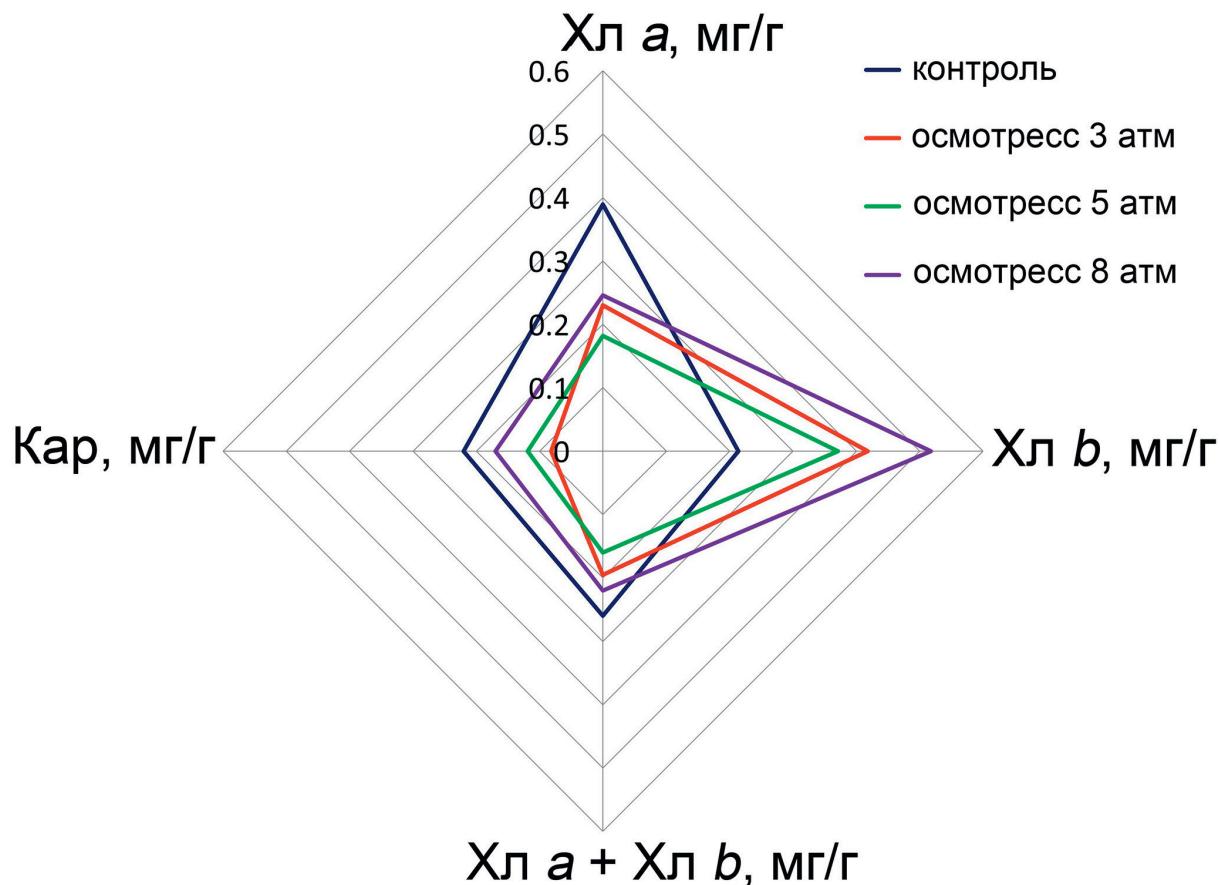


Рис. 5. Изменение содержания фотосинтетических пигментов при экспозиции на возрастающих концентрациях раствора-осмотика в почве

Fig. 5. Changes in the contents of photosynthetic pigments during the exposure to increasing concentrations of osmotic solution in the soil

Во второй серии эксперимента при исследовании воздействия ТМ на проростки подсолнечника отмечается аналогичная тенденция изменения пигментного состава (рис. 6). Установлено предельное содержание каждого из исследуемых металлов в почве, при котором наблюдается значительное угнетение пигментов фотосинтетической системы. Для Cd оно составляет 0.096 мг/кг, для Pb – 13.04 мг/кг. Наиболее губительное влияние оказывает Pb на Хл b, линейно снижая его концентрацию с 0.30 ± 0.03 мг/г до 0.20 ± 0.03 мг/г (рис. 6, б). Содержание Хл a и Кар увеличивается при воздействии Cd и Pb ниже предельных концентраций, что позволяет растениям лучше переносить токсическое воздействие. В литературе такое увеличение содержания пигментов фотосинтеза связывают со стимулирующим действием металла на активность фотосистемы II, обусловленной общей стимуляцией метаболизма растений в ответ на стресс, вызванный ТМ [41]. Все максимальные значения для ФП во второй серии эксперимента отмечены при воздействии на проростки Cd, причем показатели значительно превышают таковые в контрольной группе растений (в 2.2, 1.7 и 2 раза для Хл a, Хл b и Кар соответственно).

По влиянию на пигментную систему Pb является более токсичным для проростков, чем Cd, что подтверждается меньшим содержанием Хл a, общего хлорофилла и каротиноидов в растениях.

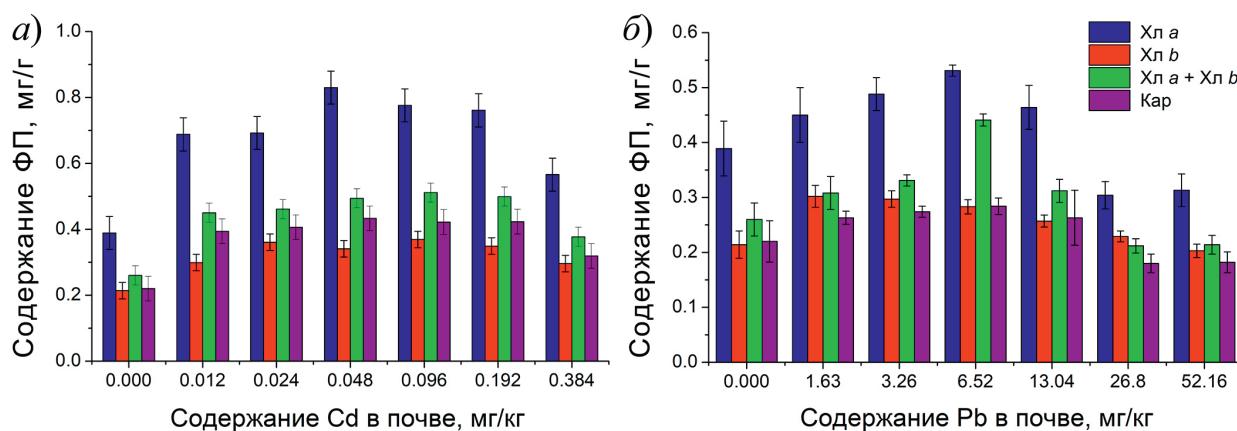


Рис. 6. Содержание фотосинтетических пигментов (Хл а, Хл б, Хл а + Хл б и Кар) в проростках подсолнечника при воздействии различных концентраций Cd (а) и Pb (б)

Fig. 6. Contents of photosynthetic pigments (Chl a, Chl b, Chl a + Chl b, and Car) in sunflower seedlings exposed to various concentrations of Cd (a) and Pb (b)

В третьей серии экспериментов исследовано совместное влияние двух стрессоров (засуха и ТМ) на растения. Особый интерес в этом случае представляет изменение содержания ФП под воздействием Cd в сочетании с засухой. Если под воздействием Pb по мере увеличения его концентрации в почве содержание всех рассматриваемых ФП снижается ($0.58 \pm 0.07 \rightarrow 0.35 \pm 0.02$ мг/г для Хл а, $0.41 \pm 0.01 \rightarrow 0.27 \pm 0.03$ мг/г для Хл б и $0.38 \pm 0.02 \rightarrow 0.24 \pm 0.02$ мг/г для Кар) (рис. 7, а), то для Cd наблюдается обратная тенденция, то есть рост содержания ФП ($0.26 \pm 0.03 \rightarrow 0.42 \pm 0.02$ мг/г для Хл а, $0.19 \pm 0.03 \rightarrow 0.28 \pm 0.01$ мг/г для Хл б и $0.16 \pm 0.02 \rightarrow 0.26 \pm 0.01$ мг/г для Кар) (рис. 7, б) на фоне усиленной адсорбции ионов ТМ из почвенного раствора в сочетании с активным ветвлением корневой системы и стабильным состоянием надземной биомассы.

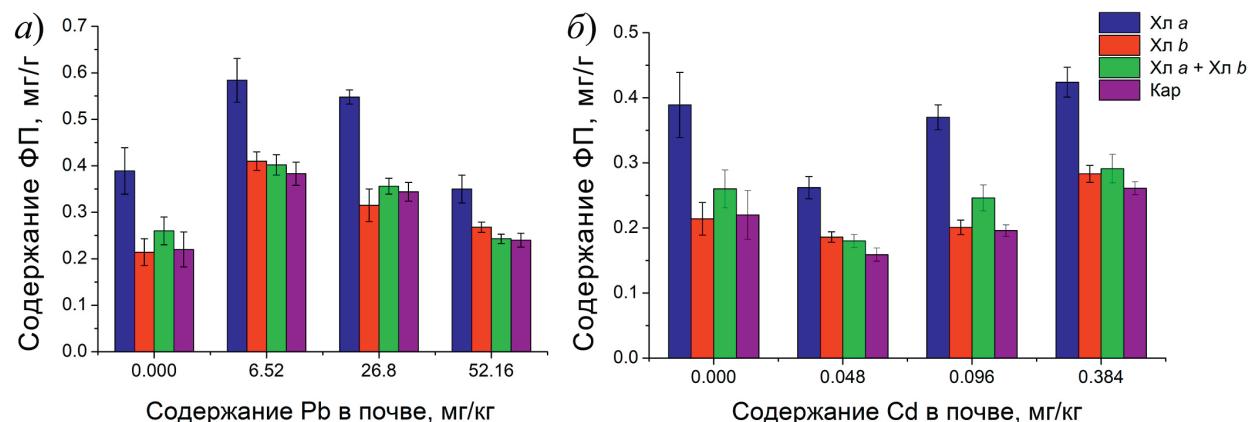


Рис. 7. Изменение содержания фотосинтетических пигментов (Хл а, Хл б, Хл а + Хл б и Кар) в проростках подсолнечника при комбинированном воздействии засухи и различных концентраций Pb (а) и Cd (б)

Fig. 7. Changes in the contents of photosynthetic pigments (Chl a, Chl b, Chl a + Chl b, and Car) in sunflower seedlings under the combined exposure to drought and various concentrations of Pb (a) and Cd (b)

Для характеристики ФП особый интерес представляет соотношение концентраций Хл а и Хл б, которое снижается с 0.55 до 0.47 по мере нарастания стресса от засухи (серия 1), подтверждая нарушение работы фотосистемы I, в частности, ускорение трансформации Хл а в Хл б или интенсивный распад Хл а под воздействием стрессора [42]. Согласно

полученным данным, соотношение концентраций Хл *a* и Хл *b* существенно изменяется при индивидуальном воздействии Cd (серия 2), достигая значения 2.43, что связано с высокой чувствительностью фотосистемы II к металлу. С другой стороны, отсутствие существенного отклонения в соотношении концентраций Хл *a* и Хл *b* при комбинированном стрессе (серия 3) дает основание полагать, что засуха и ТМ не воздействуют непосредственно на процессы биосинтеза или распада Хл и их влияние проявляется косвенно. Соотношение концентраций Хл *a* и Хл *b* при комбинированной воздействии засухи и ТМ варьируется в минимальном диапазоне 1.48–1.84 для Cd и 1.30–1.73 для Pb.

Соотношение содержаний Хл и Кар незначительно увеличивается во всех случаях опыта. Флуктуация значений при комбинированном стрессе составляет 1.17–1.55 в случае Pb и 1.01–1.25 для Cd.

2.3. Антиоксидантная система. При воздействии факторов стресса на растения подсолнечника возникает дисбаланс между генерацией и расходом электронов фотосистемой растений [43], в результате чего образуются активные формы кислорода в субклеточных компартаментах, что подтверждается увеличением содержания МДА в биомассе растений подсолнечника пропорционально степени воздействия стресса. Минимальное значение (0.002 ммол/г) отмечено в контрольной группе растений, максимальное – при индивидуальном воздействии засухи в условиях осмостресса 8 атм (рис. 8). Высокие содержания МДА наблюдаются и при совместном действии засухи и наиболее высоких концентраций металлов (0.5 и 1.3 ммол/г МДА для Cd и Pb соответственно, что в 5 и 10 раз превышает значения для контрольной группы).

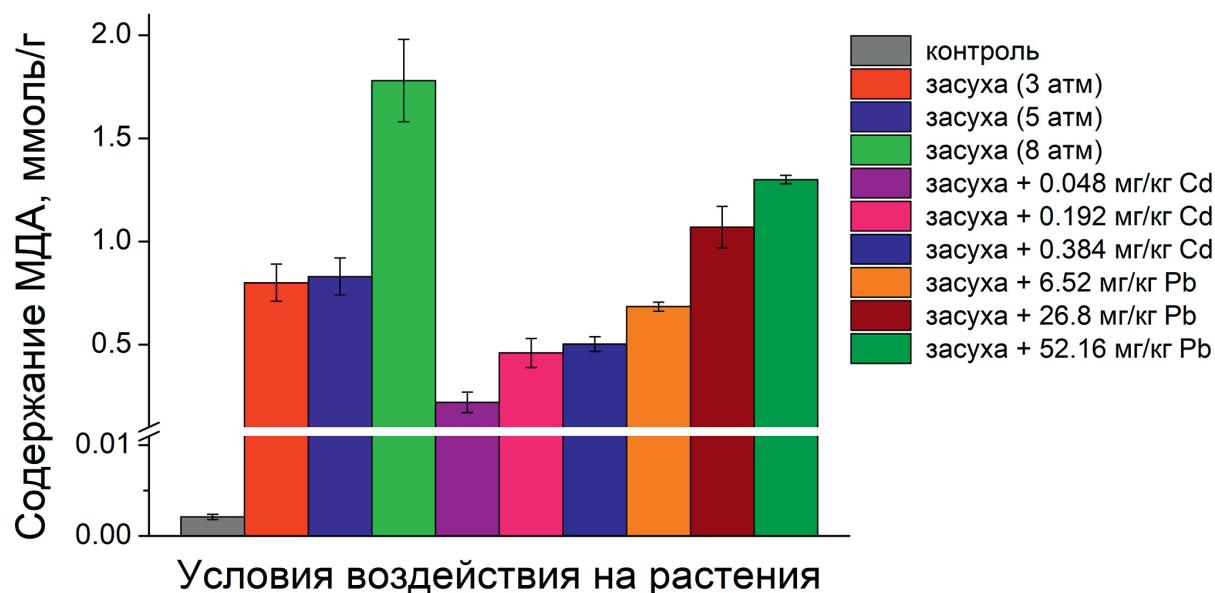


Рис. 8. Содержание МДА в биомассе подсолнечника при воздействии различных факторов стресса
Fig. 8. MDA content in the biomass of sunflower plants under the influence of various stress factors

Накопление активных форм кислорода запускает механизмы антиоксидантной защиты проростков путем синтеза высокомолекулярного фермента – каталазы, концентрация которой нарастает пропорционально накоплению продуктов перекисного окисления липидов. Активность каталазы минимальна у контрольных образцов и составляет 4.9 ед. Максимальное значение 60.4 ед., что в 12.3 раза выше контрольного значения, отмечено в серии 1 при осмотическом стрессе 5 атм (рис. 9).

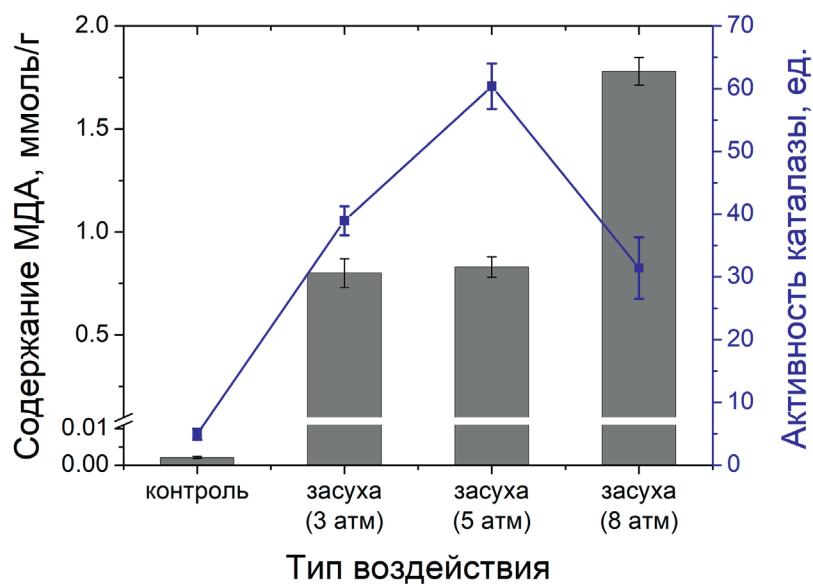


Рис. 9. Изменение содержания МДА и активности каталазы в 8-суточных растениях подсолнечника при воздействии засухи

Fig. 9. Changes in the MDA content and catalase activity in 8-day-old sunflower plants under drought conditions

При индивидуальном воздействии металлов (2 серия) активность каталазы изменяется от 17.1 до 24.4 ед. под воздействием Cd и от 10.9 до 25.1 ед. при воздействии Pb. Увеличение активности фермента происходит с ростом содержания МДА. Установлена прямая зависимость между этими параметрами ($r=0.9$). Однако при достижении пороговых концентраций металлов в субстрате (0.192 мг/кг Cd и 13.04 мг/кг Pb) наблюдается уменьшение активности фермента в 1.3 раза (до 19.4 ед.) и 1.2 раза (до 19.9 ед.) в присутствии Pb и Cd соответственно. Таким образом, при максимальном воздействии ТМ на подсолнечник происходит нарушение защитной системы проростков, то есть достижение порогового значения устойчивости. Снижение активности каталазы свидетельствует о прекращении каталитической деструкции перекисей, а также может быть причиной описанного выше незначительного уменьшения пула хлорофиллов.

Проведен корреляционный анализ маркеров стресса с содержанием ФП у опытных образцов при различных типах воздействия. Для растений, произрастающих в условиях дефицита увлажнения (серия 1), установлена значимая прямая корреляция между концентрациями Хл *a* и Хл *b* ($r = 0.9$) и диаметрально противоположная между Хл *a* или Хл *b* и активностью каталазы ($r = -0.6$ и -0.72 соответственно). В серии 2 наиболее тесная связь отмечена между активностью каталазы и Хл *a* ($r = 0.95$), Хл *b* ($r = 0.96$) и Kap ($r = 0.95$) при воздействии 6.52 мг/кг Pb. Однако при более высоком содержании Pb (28.6 мг/кг) отмечается снижение уровня Хл *b* на фоне увеличения активности каталазы, что отражается в отрицательном коэффициенте корреляции между ними ($r = -0.99$). Этот факт свидетельствует о фотодеструктивных процессах на фоне сильного стресса. Снижение содержания хлорофилла может быть результатом дефицита железа, необходимого для синтеза пигмента. Недостаток железа возникает вследствие резкого повышения активности антиоксидантного железопротеида каталазы.

Работа антиоксидантной системы под действием тех или иных стресс-факторов и их комбинаций регулируется функционированием ее составляющих различного уровня. Инкубиро-

вание растений подсолнечника в условиях комбинированного стресса (серия 3) в присутствии Cd приводит к значительному увеличению ОФ (до 2.43 мг/г относительно 0.19 мг/г для контрольной группы) как неферментативной составляющей системы антиоксидантной защиты. Однако при увеличении концентрации Cd отмечается снижение содержания ОФ при одновременном увеличении активности белковых антиоксидантов (катализы) (рис. 10, а).

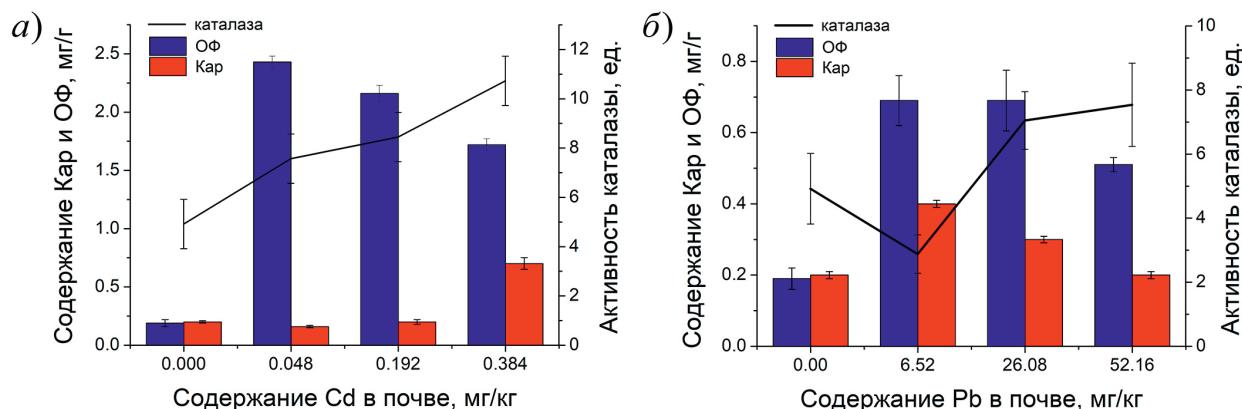


Рис. 10. Антиоксидантные параметры 8-суточных растений подсолнечника при комбинированном воздействии засухи и различных концентраций Cd (а) и Pb (б)

Fig. 10. Antioxidant parameters of 8-day-old sunflower plants under the combined exposure to drought and various concentrations of Cd (а) and Pb (б)

Таким образом, в отличие от индивидуального воздействия засухи или Cd, приводящего к инактивации низкомолекулярного звена антиоксидантной защиты, комбинированный стресс (совместное воздействие засухи и Cd) способствует биосинтезу низкомолекулярных антиоксидантов (фенольные соединения и Кар), что позволяет считать их первичной системой удаления активных форм кислорода в растениях подсолнечника, подвергающихся «тяжелым» стрессовым условиям.

Инкубирование растений подсолнечника в условиях комбинированного стресса в виде засухи и воздействия Pb показывает ту же самую тенденцию, что и в случае сочетания засухи с Cd, то есть активацию первичной защиты от окисления через запуск механизмов низкомолекулярной антиоксидантной системы (рис. 10, б). Однако OF и Кар ниже (не более 0.69 ± 0.07 и 0.40 ± 0.01 мг/г соответственно), чем в аналогичных условиях с Cd. При комбинированном воздействии засухи и Pb максимальное содержание Кар (0.40 ± 0.01 мг/г) двукратно превышает значение для контрольной группы и наблюдается при минимальной концентрации металла. Затем происходит постепенное снижение концентрации Кар, которая достигает уровня контрольной группы при максимальном содержании Pb в почве. OF в целом повторяет тенденцию для Кар, причем при воздействии максимальных концентраций металла OF в 2.3 раза выше контрольных. В целом увеличение содержания Pb в субстрате в отсутствии оптимальной гидратации способствует активации как низкомолекулярных, так и высокомолекулярных белковых компонентов антиоксидантной системы, однако их активность значительно ниже, чем в аналогичных условиях влагообеспечения в присутствии Cd.

Сравнивая функционирование антиоксидантной системы на самых ранних этапах комбинированного воздействия засухи и Pb установлено более выраженное снижение активности каталазы (до 3 ед.), чем в аналогичных условиях с Cd. Таким образом, можно сделать вывод о низкой эффективности работы антиоксидантной системы, что может быть связано с

недостаточной адаптивной способностью подсолнечника к действию стрессоров. С другой стороны, можно констатировать факт высокой аккумуляции Pb в растении без явного проявления признаков окислительного стресса, что подтверждает принадлежность подсолнечника к группе металлоакопителей в отношении Pb.

2.4. Концентрация металлов в исследуемых растениях. Методом масс-спектрометрии оценено общее содержание металлов в 30-суточных растениях подсолнечника. Накопление ТМ в биомассе демонстрирует дозозависимый характер (рис. 11).

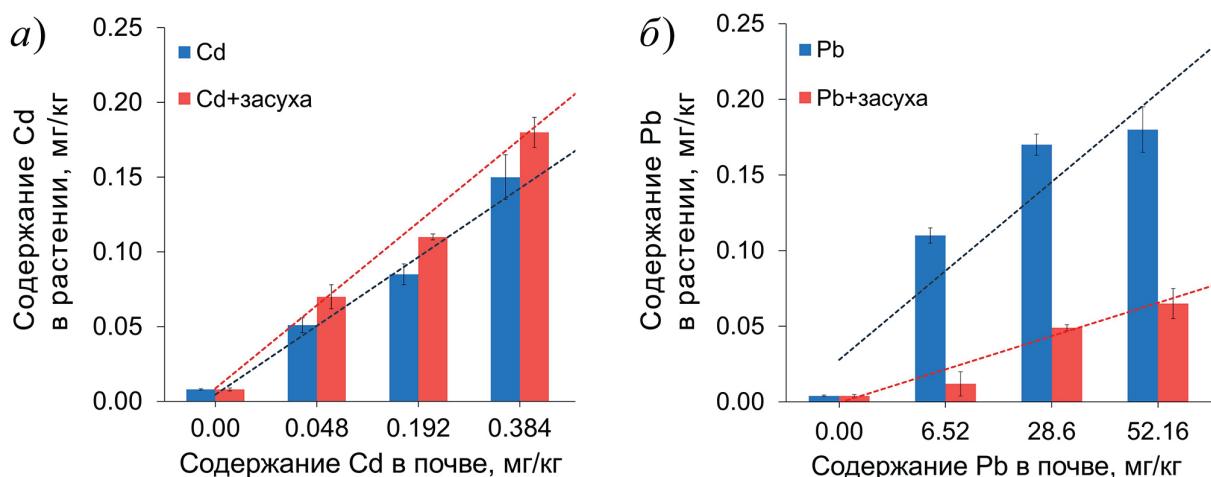


Рис. 11. Содержание Cd (a) и Pb (б) в 30-суточных растениях подсолнечника

Fig. 11. Cd (a) and Pb (b) contents in 30-day-old sunflower plants

В условиях комбинированного стресса (серия 3) наблюдается интенсификация накопления Cd по сравнению с таковым при индивидуальном воздействии металла (серия 2). Накопление Pb в растении возрастает во всех сериях, однако при достаточном увлажнении значения показателя гораздо выше. Таким образом, при экспозиции проростков в субстратах с разным содержанием Pb и Cd отмечаются разнонаправленные тенденции накопления металлов. Вероятнее всего, это объясняется особенностями формирования корневой системы при воздействии Pb, в частности, значительным сокращением ее объема с преимущественным развитием главного корня (при нормальном увлажнении). Отсутствие ветвления корневой системы, как и резкое снижение скорости нарастания главного корня в длину при комбинированном стрессе, сокращает поглотительную способность подземной части растений в целом и, как следствие, поступление ионов Pb.

Заключение

Установлено снижение высоты проростков подсолнечника и изменение формы семядолей с овальной на яйцевидную на фоне недостаточного увлажнения. Индивидуальное влияние каждого фактора стресса (засуха или воздействие ТМ) оказывает стимулирующее действие на рост корневой системы. При комбинированном стрессе, наоборот, происходит укорочение корневой системы. При воздействии засухи и Cd это сопровождается увеличением количества боковых корней и ветвлением по типу «гусиной лапки».

Под воздействием стресса от засухи наблюдается снижение содержания Хл *a* и значительное увеличение содержания Хл *b*. По влиянию на пигментную систему при индивидуальном воздействии металлов Pb является более токсичным для проростков, чем Cd, что

подтверждается меньшим содержанием Хл *a*, общего хлорофилла и Кар у растений в присутствии Pb в почве.

При индивидуальном влиянии стрессоров отмечена инактивация низкомолекулярной составляющей антиоксидантной защиты растительного организма. Комбинированный стресс активирует первичную защиту путем биосинтеза фенольных антиоксидантов и Кар. Сопоставление различных типов стресса показало, что комбинация засухи с ТМ является наиболее разрушительной для растений и приводит к негативным последствиям в виде нарушения обмена веществ, ингибирования работы фотосинтетического аппарата, ограничения эффективности использования метаболитов-антиоксидантов и дестабилизации окисительно-восстановительного равновесия в сторону прооксидантов.

Показано дозозависимое поглощение и накопление металлов в растениях подсолнечника. Усиленное накопление Cd в биомассе происходит в условиях засухи, тогда как для Pb характерно усиленное поглощение при достаточном увлажнении.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

- Chen Y.-G., He X.-L.-S., Huang J.-H., Luo R., Ge H.-Z., Wołowicz A., Wawrzkiewicz M., Gladysz-Płaska A., Li B., Yu Q.-X., Kolodyńska D., Lv G.-Y., Chen S.-H. Impacts of heavy metals and medicinal crops on ecological systems, environmental pollution, cultivation, and production processes in China // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2021. V. 219. Art. 112336. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112336>.
- Khalid M.F., Khan R.I., Jawaad M.Z., Shafqat W., Hussain S., Ahmed T., Rizwan M., Ercisli S., Pop O.L., Marc R.A. Nanoparticles: The plant saviour under abiotic stresses // Nanomaterials. 2022. V. 12, No 21. Art. 3915. <https://doi.org/10.3390/nano12213915>.
- Nguyen T.Q., Sesin V., Kisiala A., Emery R.J.N. Phytohormonal roles in plant responses to heavy metal stress: Implications for using macrophytes in phytoremediation of aquatic ecosystems // Environ. Toxicol. Chem. 2021. V. 40, No 1. P. 7–22. <https://doi.org/10.1002/etc.4909>.
- Hailegnaw N.S., Mercl F., Pračke K., Praus L., Száková J., Thustoš P. The role of biochar and soil properties in determining the available content of Al, Cu, Zn, Mn, and Cd in soil // Agronomy. 2020. V. 10, No 6. Art. 885. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060885>.
- Akbar W.A., Rahim H.U., Irfan M., Sehrish A.K., Mudassir M. Assessment of heavy metal distribution and bioaccumulation in soil and plants near coal mining areas: Implications for environmental pollution and health risks // Environ. Monit. Assess. 2024. V. 196, No 1. Art. 97. <https://doi.org/10.1007/s10661-023-12258-7>.
- Iqbal Z., Imran M., Natasha, Rahman G., Miandad M., Shahid M., Murtaza B. Spatial distribution, health risk assessment, and public perception of groundwater in Bahawalnagar, Punjab, Pakistan: A multivariate analysis // Environ. Geochem. Health. 2023. V. 45, No 2. P. 381–391. <https://doi.org/10.1007/s10653-021-01182-9>.
- Pasricha S., Mathur V., Garg A., Lenka S., Verma K., Agarwal S. Molecular mechanisms underlying heavy metal uptake, translocation and tolerance in hyperaccumulators—an analysis: Heavy metal tolerance in hyperaccumulators // Environ. Challenges. 2021. V. 4. Art. 100197. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100197>.
- Riyazuddin R., Nisha N., Ejaz B., Khan M.I.R., Kumar M., Ramteke P.M., Gupta R. A comprehensive review on the heavy metal toxicity and sequestration in plants // Biomolecules. 2022. V. 12, No 1. Art. 43. <https://doi.org/10.3390/biom12010043>.
- Thakur M., Praveen S., Divte P.R., Mitra R., Kumar M., Gupta C.K., Kalidindi U., Bansal R., Roy S., Anand A., Singh B. Metal tolerance in plants: Molecular and physicochemical interface

- determines the “not so heavy effect” of heavy metals // Chemosphere. 2022. V. 287, Pt 1. Art. 131957. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131957>.
10. Kama R., Liu Y., Zhao S., Hamani A.K.M., Song J., Cui B., Aidara M., Liu C., Li Z. Combination of intercropping maize and soybean with root exudate additions reduces metal mobility in soil-plant system under wastewater irrigation // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2023. V. 266. Art. 115549. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115549>.
 11. Haider F.U., Liqun C., Coulter J.A., Cheema S.A., Wu J., Zhang R., Wenjun M., Farooq M. Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2021. V. 211. Art. 111887. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887>.
 12. Ismael M.A., Elyamine A.M., Moussa M.G., Cai M., Zhao X., Hu C. Cadmium in plants: Uptake, toxicity, and its interactions with selenium fertilizers // Metallomics. 2019. V. 11, No 2. P. 255–277. <https://doi.org/10.1039/c8mt00247a>.
 13. Karalija E., Selović A., Bešta-Gajević R., Šamec D. Thinking for the future: Phytoextraction of cadmium using primed plants for sustainable soil clean-up// Physiol. Plant. 2022. V. 174, No 4. Art. e13739. <https://doi.org/10.1111/ppl.13739>.
 14. Keshavarzi A., Kumar V. Spatial distribution and potential ecological risk assessment of heavy metals in agricultural soils of Northeastern Iran // Geol., Ecol., Landscapes. 2019. V. 4, No 2. P. 87–103. <https://doi.org/10.1080/24749508.2019.1587588>.
 15. Fasani E., Giannelli G., Varotto S., Vissioli G., Bellin D., Furini A., DalCorso G. Epigenetic control of plant response to heavy metals // Plants. 2023. V. 12, No 18. Art. 3195. <https://doi.org/10.3390/plants12183195>.
 16. Hu Z., Zhao C., Li Q., Feng Y., Zhang X., Lu Y., Ying R., Yin A., Ji W. Heavy metals can affect plant morphology and limit plant growth and photosynthesis processes // Agronomy. 2023. V. 13, No 10. Art. 2601. <https://doi.org/10.3390/agronomy13102601>.
 17. Makuch-Pietraś I., Grabek-Lejko D., Górką A., Kasprzyk I. Antioxidant activities in relation to the transport of heavy metals from the soil to different parts of *Betula pendula* (Roth.) // J. Biol. Eng. 2023. V. 17, No 1. Art. 19. <https://doi.org/10.1186/s13036-022-00322-8>.
 18. Liu C., Guo B., Li H., Fu Q., Li N., Lin Y., Xu G. Azolla incorporation under flooding reduces grain cadmium accumulation by decreasing soil redox potential // Sci. Rep. 2021. V. 11. Art. 6325. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85648-x>.
 19. Fan P., Wu L., Wang Q., Wang Y., Luo H., Song J., Yang M., Yao H., Chen S. Physiological and molecular mechanisms of medicinal plants in response to cadmium stress: Current status and future perspective // J. Hazard. Mater. 2023. V. 450. Art. 131008. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131008>.
 20. Goncharuk E.A., Zagorskina N.V. Heavy metals, their phytotoxicity, and the role of phenolic antioxidants in plant stress responses with focus on cadmium: Review // Molecules. 2023. V. 28, No 9. Art. 3921. <https://doi.org/10.3390/molecules28093921>.
 21. Guo Z., Gao Y., Yuan X., Yuan M., Huang L., Wang S., Liu C., Duan C. Effects of heavy metals on stomata in plants: A review // Int. J. Mol. Sci. 2023. V. 24, No 11. Art. 9302. <https://doi.org/10.3390/ijms24119302>.
 22. Hlihor R.M., Roșca M., Hagiuc-Zaleschi L., Simion I.M., Daraban G.M., Stoleru V. Medicinal plant growth in heavy metals contaminated soils: Responses to metal stress and induced risks to human health // Toxics. 2022. V. 10, No 9. Art. 499. <https://doi.org/10.3390/toxics10090499>.
 23. Mansoor S., Ali A., Kour N., Bornhorst J., AlHarbi K., Rinklebe J., Abd El Moneim D., Ahmad P., Chung Y.S. Heavy metal induced oxidative stress mitigation and ROS scavenging in plants // Plants. 2023. V. 12, No 16. Art. 3003. <https://doi.org/10.3390/plants12163003>.
 24. Abbas T., Rizwan M., Ali S., Adrees M., Mahmood A., Zia-Ur-Rehman M., Ibrahim M., Arshad M., Qayyum M.F. Biochar application increased the growth and yield and reduced cadmium in drought stressed wheat grown in an aged contaminated soil // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2018. V. 148. P. 825–833. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.063>.

25. Adrees M., Khan Z.S., Ali S., Hafeez M., Khalid S., Zia Ur Rehman M., Hussain A., Hussain K., Chatha S.A.S., Rizwan M. Simultaneous mitigation of cadmium and drought stress in wheat by soil application of iron nanoparticles // Chemosphere. 2020. V. 238. Art. 124681. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124681>.
26. Nazarova N., Fedorova D., Gvozdikova A. Determination of the mechanisms of resistance of *Helianthus annuus* L. to drought using the osmoprime method // E3S Web of Conf. 2024. V. 539. Art. 01044. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202453901044>.
27. Ahmed T., Noman M., Manzoor N., Shahid M., Abdullah M., Ali L., Wang G., Hashem A., Al-Arjani A.-B.F., Alqarawi A.A., Abd-Allah E.F., Li B. Nanoparticle-based amelioration of drought stress and cadmium toxicity in rice via triggering the stress responsive genetic mechanisms and nutrient acquisition // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2021. V. 209. Art. 111829. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111829>.
28. Benavides B.J., Drohan P.J., Spargo J.T., Maximova S.N., Guiltinan M.J., Miller D.A. Cadmium phytoextraction by *Helianthus annuus* (sunflower), *Brassica napus* cv Wichita (rapeseed), and *Chrysopogon zizanioides* (vetiver) // Chemosphere. 2021. V. 265. Art. 129086. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.129086>.
29. Akhter N., Habiba O., Hina M., Muhammad M.S., Alzuairi F.M., Alamri S., Hashem M., Khalid N., Aqeel M., Noman A. Structural, biochemical, and physiological adjustments for toxicity management, accumulation, and remediation of cadmium in wetland ecosystems by *Typha domingensis* Pers // Water, Air, Soil Pollut. 2022. V. 233, No 5. Art. 151. <https://doi.org/10.1007/s11270-022-05613-w>.
30. Fu Y., Zhatova H., Li Y., Liu Q., Trotsenko V., Li C. Physiological and transcriptomic comparison of two sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars with high/low cadmium accumulation // Front. Plant Sci. 2022. V. 13. Art. 854386. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.854386>.
31. Практикум по физиологии растений / под ред. Третьякова Н.Н. М.: КолосС, 2003. 288 с.
32. Шлык А.А. О спектрофотометрическом определении хлорофиллов *a* и *b* // Биохимия. 1968. Т. 33, вып. 2. С. 275–285.
33. Chance B., Maehly A.C. Assay of catalases and peroxidases // Methods Enzymol. 1955. V. 2. P. 764–775. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8).
34. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation // Arch. Biochem. Biophys. 1968. V. 125, No 1. P. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1).
35. Попова О.С., Скрыпник Л.Н. Сравнительная характеристика эффективности различных методов экстракции полифенолов из растений семейства Яснотковые // Успехи современного естествознания. 2017. № 6. С. 34–38.
36. Каримов Д.Р., Макаров В.В., Кручин С.О., Березин Д.Б., Смирнова Н.Л., Березин М.Б., Желтова Е.И., Стрельников А.И., Кустов А.В. Оптимизация условий выделения хлорофиллов из крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и спирулины (*Spirulina platensis*) // Химия растит. сырья. 2014. № 4. С. 189–196. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201404310>.
37. Singleton V.L., Rossi J.A. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents // Am. J. Enol. Vitic. 1965. V. 16, No 3. P. 144–158. <https://doi.org/10.5344/ajev.1965.16.3.144>.
38. Серегин И.В. Распределение тяжелых металлов в растениях и их действие на рост: дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2009. 333 с.
39. Munzuroglu O., Geckil H. Effects of metals on seed germination, root elongation, and coleoptile and hypocotyl growth in *Triticum aestivum* and *Cucumis sativus* // Arch. Environ. Contam. Toxicol. 2002. V. 43, No 2. P. 203–213. <https://doi.org/10.1007/s00244-002-1116-4>.
40. Тютерева Е.В., Дмитриева В.А., Войцеховская О.В. Хлорофилл *b* как источник сигналов, регулирующих развитие и продуктивность растений // Сельскохозяйственная биология. 2017. Т. 52, № 5. С. 843–855. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843rus>.

41. Tukendorf A., Baszyński T. The *in vivo* effect of cadmium on photochemical activities in chloroplasts of runner bean plants // *Acta Physiol. Plant.* 1991. V. 13, No 1. P. 51–57.
42. Зарипова Н. Р. Действие избыточных концентраций тяжелых металлов на экспрессию хлоропластных генов растений ячменя: дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2008. 144 с.
43. Гарифзянов А.Р., Жуков Н.Н., Иванищев В.В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений // Современные проблемы науки и образования. 2011. № 2. С. 26–32.

References

1. Chen Y.-G., He X.-L.-S., Huang J.-H., Luo R., Ge H.-Z., Wołowicz A., Wawrzkiewicz M., Gladysz-Płaska A., Li B., Yu Q.-X., Kołodyńska D., Lv G.-Y., Chen S.-H. Impacts of heavy metals and medicinal crops on ecological systems, environmental pollution, cultivation, and production processes in China. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2021, vol. 219, art. 112336. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112336>.
2. Khalid M.F., Khan R.I., Jawaaid M.Z., Shafqat W., Hussain S., Ahmed T., Rizwan M., Ercisli S., Pop O.L., Marc R.A. Nanoparticles: The plant saviour under abiotic stresses. *Nanomaterials*, 2022, vol. 12, no. 21, art. 3915. <https://doi.org/10.3390/nano12213915>.
3. Nguyen T.Q., Sesin V., Kisiala A., Emery R.J.N. Phytohormonal roles in plant responses to heavy metal stress: Implications for using macrophytes in phytoremediation of aquatic ecosystems. *Environ. Toxicol. Chem.*, 2021, vol. 40, no. 1, pp. 7–22. <https://doi.org/10.1002/etc.4909>.
4. Hailegnaw N.S., Mercl F., Pračke K., Praus L., Száková J., Tlustoš P. The role of biochar and soil properties in determining the available content of Al, Cu, Zn, Mn, and Cd in soil. *Agronomy*, 2020, vol. 10, no. 6, art. 885. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060885>.
5. Akbar W.A., Rahim H.U., Irfan M., Sehrish A.K., Mudassir M. Assessment of heavy metal distribution and bioaccumulation in soil and plants near coal mining areas: Implications for environmental pollution and health risks. *Environ. Monit. Assess.*, 2024, vol. 196, no. 1, art. 97. <https://doi.org/10.1007/s10661-023-12258-7>.
6. Iqbal Z., Imran M., Natasha, Rahman G., Miandad M., Shahid M., Murtaza B. Spatial distribution, health risk assessment, and public perception of groundwater in Bahawalnagar, Punjab, Pakistan: A multivariate analysis. *Environ. Geochem. Health*, 2023, vol. 45, no. 2, pp. 381–391. <https://doi.org/10.1007/s10653-021-01182-9>.
7. Pasricha S., Mathur V., Garg A., Lenka S., Verma K., Agarwal S. Molecular mechanisms underlying heavy metal uptake, translocation and tolerance in hyperaccumulators—an analysis: Heavy metal tolerance in hyperaccumulators. *Environ. Challenges*, 2021, vol. 4, art. 100197. <https://doi.org/10.1016/j.envc.2021.100197>.
8. Riyazuddin R., Nisha N., Ejaz B., Khan M.I.R., Kumar M., Ramteke P.M., Gupta R. A comprehensive review on the heavy metal toxicity and sequestration in plants. *Biomolecules*, 2022, vol. 12, no. 1, art. 43. <https://doi.org/10.3390/biom12010043>.
9. Thakur M., Praveen S., Divte P.R., Mitra R., Kumar M., Gupta C.K., Kalidindi U., Bansal R., Roy S., Anand A., Singh B. Metal tolerance in plants: Molecular and physicochemical interface determines the “not so heavy effect” of heavy metals. *Chemosphere*, 2022, vol. 287, pt. 1, art. 131957. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2021.131957>.
10. Kama R., Liu Y., Zhao S., Hamani A.K.M., Song J., Cui B., Aidara M., Liu C., Li Z. Combination of intercropping maize and soybean with root exudate additions reduces metal mobility in soil-plant system under wastewater irrigation. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2023, vol. 266, art. 115549. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115549>.
11. Haider F.U., Liqun C., Coulter J.A., Cheema S.A., Wu J., Zhang R., Wenjun M., Farooq M. Cadmium toxicity in plants: Impacts and remediation strategies. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2021, vol. 211, art. 111887. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111887>.

12. Ismael M.A., Elyamine A.M., Moussa M.G., Cai M., Zhao X., Hu C. Cadmium in plants: Uptake, toxicity, and its interactions with selenium fertilizers. *Metalomics*, 2019, vol. 11, no. 2, pp. 255–277. <https://doi.org/10.1039/c8mt00247a>.
13. Karalija E., Selović A., Bešta-Gajević R., Šamec D. Thinking for the future: Phytoextraction of cadmium using primed plants for sustainable soil clean-up. *Physiol. Plant.*, 2022, vol. 174, no. 4, art. e13739. <https://doi.org/10.1111/ppl.13739>.
14. Keshavarzi A., Kumar V. Spatial distribution and potential ecological risk assessment of heavy metals in agricultural soils of Northeastern Iran. *Geol., Ecol., Landscapes*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 87–103. <https://doi.org/10.1080/24749508.2019.1587588>.
15. Fasani E., Giannelli G., Varotto S., Visioli G., Bellin D., Furini A., DalCorso G. Epigenetic control of plant response to heavy metals. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 18, art. 3195. <https://doi.org/10.3390/plants12183195>.
16. Hu Z., Zhao C., Li Q., Feng Y., Zhang X., Lu Y., Ying R., Yin A., Ji W. Heavy metals can affect plant morphology and limit plant growth and photosynthesis processes. *Agronomy*, 2023, vol. 13, no. 10, art. 2601. <https://doi.org/10.3390/agronomy13102601>.
17. Makuch-Pietras I., Grabek-Lejko D., Górką A., Kasprzyk I. Antioxidant activities in relation to the transport of heavy metals from the soil to different parts of *Betula pendula* (Roth.). *J. Biol. Eng.*, 2023, vol. 17, no. 1, art. 19. <https://doi.org/10.1186/s13036-022-00322-8>.
18. Liu C., Guo B., Li H., Fu Q., Li N., Lin Y., Xu G. Azolla incorporation under flooding reduces grain cadmium accumulation by decreasing soil redox potential. *Sci. Rep.*, 2021, vol. 11, art. 6325. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-85648-x>.
19. Fan P., Wu L., Wang Q., Wang Y., Luo H., Song J., Yang M., Yao H., Chen S. Physiological and molecular mechanisms of medicinal plants in response to cadmium stress: Current status and future perspective. *J. Hazard. Mater.*, 2023, vol. 450, art. 131008. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2023.131008>.
20. Goncharuk E.A., Zagorskina N.V. Heavy metals, their phytotoxicity, and the role of phenolic antioxidants in plant stress responses with focus on cadmium: Review. *Molecules*, 2023, vol. 28, no. 9, art. 3921. <https://doi.org/10.3390/molecules28093921>.
21. Guo Z., Gao Y., Yuan X., Yuan M., Huang L., Wang S., Liu C., Duan C. Effects of heavy metals on stomata in plants: A review. *Int. J. Mol. Sci.*, 2023, vol. 24, no. 11, art. 9302. <https://doi.org/10.3390/ijms24119302>.
22. Hlihor R.M., Roșca M., Hagiuz-Zaleschi L., Simion I.M., Daraban G.M., Stoleru V. Medicinal plant growth in heavy metals contaminated soils: Responses to metal stress and induced risks to human health. *Toxics*, 2022, vol. 10, no. 9, art. 499. <https://doi.org/10.3390/toxics10090499>.
23. Mansoor S., Ali A., Kour N., Bornhorst J., AlHarbi K., Rinklebe J., Abd El Moneim D., Ahmad P., Chung Y.S. Heavy metal induced oxidative stress mitigation and ROS scavenging in plants. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 16, art. 3003. <https://doi.org/10.3390/plants12163003>.
24. Abbas T., Rizwan M., Ali S., Adrees M., Mahmood A., Zia-Ur-Rehman M., Ibrahim M., Arshad M., Qayyum M.F. Biochar application increased the growth and yield and reduced cadmium in drought stressed wheat grown in an aged contaminated soil. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2018, vol. 148, pp. 825–833. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.11.063>.
25. Adrees M., Khan Z.S., Ali S., Hafeez M., Khalid S., Zia Ur Rehman M., Hussain A., Hussain K., Chatha S.A.S., Rizwan M. Simultaneous mitigation of cadmium and drought stress in wheat by soil application of iron nanoparticles. *Chemosphere*, 2020, vol. 238, art. 124681. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.124681>.
26. Nazarova N., Fedorova D., Gvozdikova A. Determination of the mechanisms of resistance of *Helianthus annuus* L. to drought using the osmoprimer method. *E3S Web of Conf.*, 2024, vol. 539, art. 01044. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202453901044>.
27. Ahmed T., Noman M., Manzoor N., Shahid M., Abdullah M., Ali L., Wang G., Hashem A., Al-Arjani A.-B.F., Alqarawi A.A., Abd-Allah E.F., Li B. Nanoparticle-based amelioration

- of drought stress and cadmium toxicity in rice via triggering the stress responsive genetic mechanisms and nutrient acquisition. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2021, vol. 209, art. 111829. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2020.111829>.
28. Benavides B.J., Drohan P.J., Spargo J.T., Maximova S.N., Guiltinan M.J., Miller D.A. Cadmium phytoextraction by *Helianthus annuus* (sunflower), *Brassica napus* cv Wichita (rapeseed), and *Chrysopogon zizanioides* (vetiver). *Chemosphere*, 2021, vol. 265, art. 129086. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.129086>.
 29. Akhter N., Habiba O., Hina M., Muhammad M.S., Alzuairi F.M., Alamri S., Hashem M., Khalid N., Aqeel M., Noman A. Structural, biochemical, and physiological adjustments for toxicity management, accumulation, and remediation of cadmium in wetland ecosystems by *Typha domingensis* Pers. *Water, Air, Soil Pollut.*, 2022, vol. 233, no. 5, art. 151. <https://doi.org/10.1007/s11270-022-05613-w>.
 30. Fu Y., Zhatova H., Li Y., Liu Q., Trotsenko V., Li C. Physiological and transcriptomic comparison of two sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars with high/low cadmium accumulation. *Front. Plant Sci.*, 2022, vol. 13, art. 854386. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.854386>.
 31. *Praktikum po fiziologii rastenii* [Practical Course in Plant Physiology]. Tret'yakov N.N. (Ed.). Moscow, KolosS, 2003. 288 p. (In Russian)
 32. Shlyk A.A. On spectrophotometric determination of chlorophyll *a* and *b*. *Biokhimiya*, 1968, vol. 3, no. 2, pp. 275–285. (In Russian)
 33. Chance B., Maehly A.C. Assay of catalases and peroxidases. *Methods Enzymol.*, 1955, vol. 2, pp. 764–775. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(55\)02300-8](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(55)02300-8).
 34. Heath R.L., Packer L. Photoperoxidation in isolated chloroplasts: I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch. Biochem. Biophys.*, 1968, vol. 125, no. 1, pp. 189–198. [https://doi.org/10.1016/0003-9861\(68\)90654-1](https://doi.org/10.1016/0003-9861(68)90654-1).
 35. Popova O.S., Skrypnik L.N. Comparative description of the efficiency of various methods for extracting polyphenols from plants of the family Lamiaceae. *Usp. Sovrem. Estestvozn.*, 2017, no. 6, pp. 34–38. (In Russian)
 36. Karimov D.R., Makarov V.V., Kruchin S.O., Berezin D.B., Smirnova N.L., Berezin M.B., Zheltova E.I., Strel'nikov A.I., Kustov A.V. Optimization of the conditions for chlorophyll extraction from common nettle (*Urtica dioica* L.) and spirulina (*Spirulina platensis*). *Khim. Rastit. Syr'ya*, 2014, no. 4, pp. 189–196. <https://doi.org/10.14258/jcprm.201404310>. (In Russian)
 37. Singleton V.L., Rossi J.A. Colorimetry of total phenolics with phosphomolybdic-phosphotungstic acid reagents. *Am. J. Enol. Vitic.*, 1965, vol. 16, no. 3, pp. 144–158. <https://doi.org/10.5344/ajev.1965.16.3.144>.
 38. Seregin I.V. Distribution of heavy metals in plants and their effects on growth. *Dr. Sci. (Biology) Diss.* Moscow, 2009. 333 p. (In Russian)
 39. Munzuroglu O., Geckil H. Effects of metals on seed germination, root elongation, and coleoptile and hypocotyl growth in *Triticum aestivum* and *Cucumis sativus*. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.*, 2002, vol. 43, no. 2, pp. 203–213. <https://doi.org/10.1007/s00244-002-1116-4>.
 40. Tyutereva E.V., Dmitrieva V.A., Voitsekhovskaya O.V. Chlorophyll *b* as a source of signals steering plant development. *S-kh. Biol.*, 2017, vol. 52, no. 5, pp. 843–855. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2017.5.843rus>. (In Russian)
 41. Tukendorf A., Baszyński T. The *in vivo* effect of cadmium on photochemical activities in chloroplasts of runner bean plants. *Acta Physiol. Plant.*, 1991, vol. 13, no. 1, pp. 51–57.
 42. Zaripova N.R. Effect of excess concentrations of heavy metals on the expression of chloroplast genes in barley plants. *Cand. Sci. (Biology) Diss.* Moscow, 2008. 144 p. (In Russian)
 43. Garifzyanov A.R., Zhukov N.N., Ivanishchev V.V. Formation and physiological reactions of reactive oxygen species in plant cells. *Sovrem. Probl. Nauki Obraz.*, 2011, no. 2, pp. 26–32. (In Russian)

Информация об авторах

Дарья Геннадьевна Федорова, кандидат биологических наук, директор ботанического сада, старший научный сотрудник НОЦ «Биологические системы и нанотехнологии», Оренбургский государственный университет

E-mail: daryaorlova24@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5323-4965>

Наталья Михайловна Назарова, кандидат биологических наук, руководитель научной группы ботанического сада, старший научный сотрудник НОЦ «Биологические системы и нанотехнологии», Оренбургский государственный университет

E-mail: nazarova-1989@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7449-0378>

Анастасия Михайловна Гвоздикова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биологических испытаний и экспертиз, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий РАН

E-mail: anastasiapov@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7981-7245>

Булат Сирикбаевич Укенов, кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии и почвоведения, старший научный сотрудник ботанического сада, Оренбургский государственный университет

E-mail: 89198660945@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1407-441X>

Author Information

Daria G. Fedorova, Cand. Sci. (Biology), Director of Botanical Garden, Senior Researcher of Scientific and Educational Center “Biological Systems and Nanotechnology”, Orenburg State University

E-mail: daryaorlova24@rambler.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5323-4965>

Natalia M. Nazarova, Cand. Sci. (Biology), Head of Research Group of Botanical Garden, Senior Researcher of Scientific and Educational Center “Biological Systems and Nanotechnology”, Orenburg State University

E-mail: nazarova-1989@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7449-0378>

Anastasia M. Gvozdikova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Laboratory of Biological Testing and Expertise, Federal Research Center of Biological Systems and Agrotechnologies of Russian Academy of Sciences

E-mail: anastasiapov@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7981-7245>

Bulat S. Ukenov, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor of Department of Biology and Soil Science, Senior Researcher of Botanical Garden, Orenburg State University

E-mail: 89198660945@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1407-441X>

Поступила в редакцию 24.12.2024

Принята к публикации 05.04.2025

Received December 24, 2024

Accepted April 5, 2025

Оригинальная статья

УДК 504.4.054

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.482-498>

Особенности загрязнения вод дельты р. Волги хлорорганическим пестицидом ДДТ

В.О. Татарников, Д.Р. Светашева[✉]

ФГБУ «Каспийский морской научно-исследовательский центр», г. Астрахань, Россия

[✉]svetashevadr@yandex.ru

Аннотация

Представлены результаты исследования содержания ДДТ в водотоках дельты реки Волги. На основе данных государственного экологического мониторинга за 1985–2022 гг. определены концентрации ДДТ и уровень загрязнения вод. Установлены основные источники загрязнения дельты р. Волги пестицидом и рассчитаны экологические риски. Для анализа данных использованы стандартные статистические методы. Для каждого периода установлен диапазон концентраций ДДТ и выявлена его высокая пространственная и временная неоднородность. Показано, что содержание ДДТ за последние десятилетия в среднем не превышает регламентируемое нормативами качества среды. Выделены районы с наибольшей степенью загрязненности ДДТ и установлено, что основным источником загрязнения дельты является транзитный сток. Анализ экологического риска загрязнения ДДТ не выявил опасений, однако подтверждена необходимость регулярных наблюдений за содержанием ДДТ в водотоках дельты р. Волги.

Ключевые слова: хлорорганические пестициды, ДДТ, дельта р. Волги, экологический риск, допустимые концентрации, коэффициент вариации, источники загрязнения, транзитный сток.

Благодарности. Авторы выражают благодарность кандидату биологических наук, ученому секретарю ФГБУ «КаспМНИЦ» Дегтяревой Ларисе Вячеславне.

Для цитирования: Татарников В.О., Светашева Д.Р. Особенности загрязнения вод дельты р. Волги хлорорганическим пестицидом ДДТ // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 482–498. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.482-498>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.482-498>

Pollution of the waters in the Volga River delta with organochlorine pesticide DDT

V.O. Tatarnikov, D.R. Svetasheva[✉]

Caspian Marine Scientific Research Center, Astrakhan, Russia

[✉]svetashevadr@yandex.ru

Abstract

This article describes the results of a study on DDT content in the watercourses of the Volga River delta. Based on the data from the long-term state environmental monitoring in 1985–2022, DDT concentrations in the water of the investigated region were determined, as well as the main sources and levels of DDT pollution. The associated environmental risks were assessed. All data were processed using standard statistical methods. For each period, a range of DDT concentrations was established, with significant spatial and temporal variations. It was demonstrated that, on average, DDT concentrations in recent decades have remained in compliance with general environmental quality standards. The areas with the highest levels of DDT pollution were identified. The transit runoff was found to be the primary source of DDT pollution. The environmental risk analysis revealed that the impact of DDT pollution in the Volga River delta is of no concern, but systematic monitoring is needed to manage it effectively.

Keywords: organochlorine pesticides, DDT, Volga River delta, environmental risk, permissible concentrations, coefficient of variation, sources of pollution, transit runoff

Acknowledgments. Thanks are due to Larisa V. Degtyareva (Cand. Sci. (Biology), Academic Secretary of Caspian Marine Scientific Research Center).

For citation: Tatarnikov V.O., Svetasheva D.R. Pollution of the waters in the Volga River delta with organochlorine pesticide DDT. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 482–498. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.482-498>. (In Russian)

Введение

Хлорорганические пестициды (ХОП) относятся к числу стойких органических соединений, которые широко применялись в сельском хозяйстве в середине прошлого века [1]. Одним из представителей ХОП является ДДТ (дихлордифенилтрихлорметилметан) ($(\text{C}_6\text{H}_4)_2\text{CHCCl}_3$), который активно использовали в прошлом на территориях сельхозгодий и многолетних насаждений как средство химической защиты от вредителей сельскохозяйственных культур. Кроме того, в процессе использования была установлена его эффективность при борьбе с трансмиссивными заболеваниями, например, малярией [2]. Промышленный синтез ДДТ в СССР был наложен с 1947 года [3]. Подавляющее большинство предприятий, выпускающих ДДТ, было сосредоточено на территории водосборного бассейна р. Волги [4].

ХОП обладают высоким токсическим эффектом для водных организмов, в частности, ДДТ способен накапливаться в живых организмах по трофическим цепям. Увеличение степени загрязнения поверхностных вод пестицидами и усиление их токсического эффекта наблюдается в присутствии синтетических поверхностно-активных веществ и нефтяных углеводородов. Синергетический токсический эффект ХОП и нефтяных углеводородов подтвержден в исследованиях осетровых рыб в Каспийском море [1, 5, 6].

Уже с 1950-х гг. в СССР стали ограничивать применение ДДТ [7], а к 1970 г. ввели полный запрет на использование ДДТ в сельском хозяйстве [8]. В 2001 году была подписана Стокгольмская конвенция о стойких органических загрязнителях [4], которая запрещает применение ХОП. В Российской Федерации эта конвенция была ратифицирована в 2011 г.

В настоящее время в условиях запрета использования пестицидов появление их следов в окружающей среде, в том числе, в водных объектах, обусловлено наличием точечных и диффузных источников [9]. Точечными источниками называют, например, шламонакопители химических предприятий, производивших ХОП в прошлом, склады устаревших пестицидов, пункты сбора и утилизации отходов и т. д. Диффузными или рассеянными источниками остатков этих токсикантов являются сельскохозяйственные территории. В водную среду пестициды попадают в растворенной форме или в составе коллоидов в результате вымывания, эрозии и выщелачивания почв. Пестициды обладают высокой персистентностью. Период их полного распада в зависимости от различных физико-химических факторов среды (окисление, фотолиз, гидролиз, термолиз), может варьироваться от 22 до 152 лет. Кроме того, пестициды, адсорбированные в донных отложениях водотоков, могут стать источником вторичного загрязнения водной среды при изменении условий окружающей среды, например, при увеличении скорости течения (увеличении взмучивания), повышении щелочности среды и/или повышении температуры [9].

При исследовании районов, подвергавшихся в прошлом противомалярийной обработке, установлено, что в почвах прибрежных территорий, которые в период половодья оказываются занятymi разливами, ХОП сохраняются недолго. Это свидетельствует об интенсивном вымывании пестицидов из почв и загрязнении водоемов, что может приводить к повышенному содержанию ХОП по сравнению с фоновым уровнем. В более поздних исследованиях [1], напротив, говорится, что доля ХОП, которая выносится в водные объекты поверхностным стоком, не столь велика и достигает 18 % [9]. Смыв и выщелачивание пестицидов из загрязненных почв зависят от особенностей почвенно-климатических условий [1, 10]. Следует отметить, что среди мер, направленных на снижение загрязненности поверхностных вод ксенобиотиками, выделяют поддержание загрязненных почв в затопленном или в водонасыщенном состоянии [1].

В настоящее время на территории водосборного бассейна р. Волги располагается около половины сельскохозяйственного производства России [6]. При этом в почве сельхозугодий до сих пор регистрируются остаточные количества ХОП, в том числе и ДДТ [11]. Учитывая этот факт, можно предположить, что водотоки р. Волги с обширными прилегающими территориями заливных лугов подвергаются подобного рода загрязнению. Так, например, при исследовании поверхностных вод Самарской области в 2010 г. установлено, что концентрация пестицидов превышала ПДК (0.01 мкг/л) для рыбохозяйственных водоемов в 10 раз [1, 12]. Исследования в низовьях Волги говорят о том, что, вероятнее всего, содержание пестицидов в дельте обусловлено в первую очередь транзитным стоком. Исторический максимум содержания пестицидов в водоемах дельты достигал 42 ПДК в августе 1990 г. [13].

Исследования зарубежных ученых в рамках изучения ХОП в значительной степени посвящены изучению экологических рисков и рисков для здоровья человека в результате загрязнения водоемов пестицидами, а также их распространению и миграции [14, 15]. Обширные исследования биоаккумуляции пестицидов в Китае показали, что водно-болотные угодья испытывают наибольшую нагрузку от воздействия пестицидов на свою экосистему ввиду динамичности системы и быстрой миграции ХОП. Водно-болотные угодья сильно загрязнены пестицидами в результате роста численности населения, индустриализации и сельскохозяйственного развития, а также чрезмерного использования ХОП в прошлом [16].

Изучение фоновых уровней концентрации ХОП в поверхностных водах Индии и Пакистана указывает на действующие локальные источники загрязнения пестицидами и подтверждает необходимость регулярных мониторинговых исследований пестицидов в водной среде [17]. Высокий уровень загрязненности создает потенциальную опасность для водных организмов [18, 19].

Достаточно остро стоит проблема загрязнения пестицидами в странах африканского континента, где ХОП до сих пор используются в сельском хозяйстве [20–22]. В исследованиях зачастую отмечают, что загрязнение ХОП в Африке носит локальный характер. В некоторых исследуемых районах концентрации пестицидов выше нормативных значений (0.1 мкг/л) Агентства по охране окружающей среды США (U.S. EPA), которые использованы в исследовании в качестве реперных. Однако суммарная концентрация ХОП на всех участках ниже нормативного уровня, что говорит о достаточно низких потенциальных экотоксикологических рисках [20–23].

Таким образом, представляет интерес сравнение уровня загрязнения ДДТ поверхностных вод зарубежных стран и в дельте р. Волги.

Важнейшим инструментом в предотвращении негативных последствий применения и миграции пестицидов является фоновый и локальный мониторинг. Непосредственный контроль над уровнями накопления остаточных количеств пестицидов и их метаболитов является частной задачей такого мониторинга [24, 25]. Анализ содержания ХОП в поверхностных водах, а также идентификация источников загрязнения являются важнейшей составляющей мониторинга. Кроме того, имеет значение оценка экологического риска современного загрязнения пестицидами поверхностных вод ввиду переноса их остаточных количеств на большие расстояния и высокой чувствительности водных экосистем к ХОП, которая проявляется даже при чрезвычайно малых концентрациях ксенобиотиков [1].

С применением методов оценки риска исследователи из Португалии показали, что, несмотря на соответствие концентраций пестицидов в водной толще стандартам качества окружающей среды, принятым в Европейском союзе, такие ХОП, как ДДТ и его метаболиты, могут представлять высокий экотоксикологический риск [26, 27].

Цель работы состоит в выявлении многолетних изменений уровня и характера загрязнения ДДТ дельты р. Волги, а также проведении сравнительного анализа и оценке экологического риска загрязнения.

1. Материалы и методы

Исследования содержания пестицидов проводили в водотоках дельты р. Волги по результатам многолетних наблюдений на 8 стационарных гидрологических постах (с. Верхнелебяжье, пос. Ильинка, с. Красный Яр, г. Камызяк, рук. Кривая Болда, с. Подчалык,

г. Астрахань – ПОС (правобережные очистные сооружения), г. Астрахань – ЦКК (целлюлозно-картонный комбинат)) (рис. 1), которые расположены на правом и левом берегах, а также в стружне.

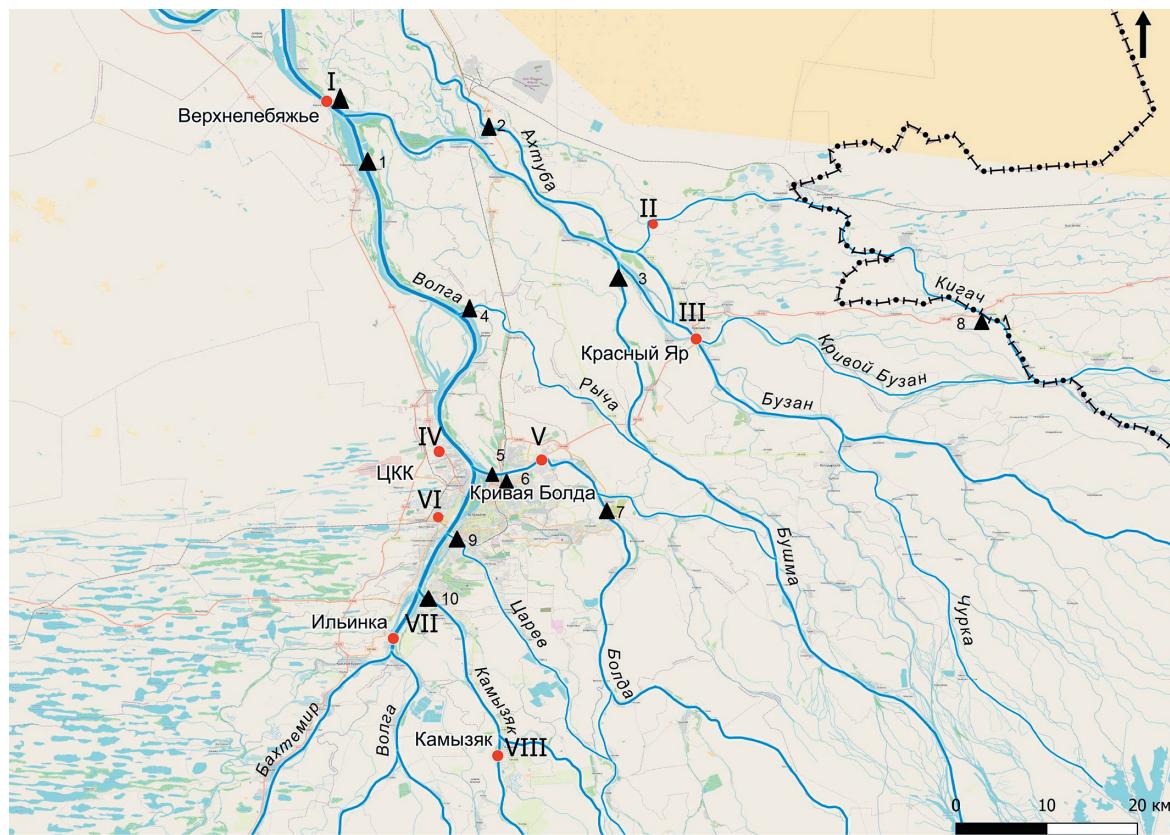


Рис. 1. Схема расположения гидрологических постов (отмечены красным кругом), на которых проводили определение ДДТ: I – с. Верхнелебяжье, II – с. Подчалык, III – с. Красный Яр, IV – г. Астрахань ЦКК, V – рук. Кривая Болда, VI – г. Астрахань ПОС, VII – пос. Ильинка, VIII – г. Камызяк

Fig. 1. Map of the hydrological monitoring stations (red circles) where DDT was measured: I – Verkhnelebyazhye village, II – Podchalyk village, III – Krasny Yar village, IV – Astrakhan Pulp and Cardboard Mill, V – Krivaya Bolda River, VI – Astrakhan Right-Bank Wastewater Treatment Facility, VII – Ilyinka settlement, VIII – Kamyzyak

Анализ данных по содержанию ДДТ и продукта его распада дихлордифенилэтилена (ДДЭ) в водах дельты р. Волги проводили по пятнадцати имеющимся рядам наблюдений за период с 1985 по 2022 гг. с перерывами в 1998–2000 гг. Количественный химический анализ ДДТ и ДДЭ проведен в аккредитованной лаборатории Федеральной службы по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Определение пестицидов в воде после извлечения *n*-гексаном и очистки экстракта концентрированной серной кислотой проводили методом газовой хроматографии с детектором электронного захвата согласно РД 52.24.412-2009 [28].

Общее количество анализируемых значений концентрации ДДТ составило 1497, а ДДЭ – 1391. Концентрации ДДЭ приведены только для расчета отношения ДДТ/ДДЭ и отдельно не рассматриваются.

Сток ДДТ рассчитывали как произведение расхода воды р. Волги в вершине дельты и средней концентрации ДДТ в воде по посту с. Верхнелебяжье.

Анализ данных проводили с помощью стандартного пакета инструментов в Excel (Microsoft Corp., США). Результаты представляли как среднее, минимальное и максималь-

ное значения, а также стандартное квадратичное отклонение (СКО) и коэффициент вариации c_v . Функциональные зависимости между параметрами устанавливали с помощью корреляции Пирсона.

Для оценки экологического риска, связанного с загрязнением ДДТ, использовали метод расчета коэффициента риска, «risk quotient (RQ)», разработанный Европейской комиссией [27] и используемый в расчетах риска в поверхностных водах водохранилища Алькева (Португалия) [26]. Согласно этой методике, коэффициент риска (уравнение 1) рассчитывали как отношение «measured environmental concentrations» (MEC) (средняя или максимальная концентрация ДДТ) к «predicted no effect concentration» ($PNEC$) (концентрация, не оказывающая воздействие).

$$RQ = \frac{MEC}{PNEC}. \quad (1)$$

В свою очередь, $PNEC$ рассчитывали по уравнению 2

$$PNEC = \frac{LC_{50}}{f}, \quad (2)$$

где f – оценочный коэффициент, взятый для характерных видов рыб и равный 1000, LC_{50} – полулетальная концентрация. Для расчетов использовали значения уровня полулетальной концентрации ДДТ для рыб, полученные из открытой базы данных ECOTOX [29]. Полулетальную концентрацию вычисляли как среднее значение для видов рыб, характерных для дельты р. Волги (карповые, сазан, линь, уклека, щука). Среднее значение концентрации ДДТ, при которой наблюдается гибель половины подопытных рыб, составила 0.61 мг/л.

Критерии экологического риска в рамках примененной методики ранжируются следующим образом: $0.01 \leq RQ < 0.1$ указывает на низкий риск; $0.1 < RQ < 1$ представляет средний экологический риск, а $RQ > 1$ говорит о высоком риске [26, 27].

2. Результаты и их обсуждение

Результаты статистического анализа массива данных по концентрациям ДДТ за период наблюдений 1985–2022 гг. представлены в табл. 1. Для пространственного распределения пестицида свойственна высокая неоднородность за весь период наблюдений. До 2010 года коэффициент вариации ($c_v >> 100\%$) указывает на наличие в дельте локальных источников загрязнения ДДТ, в период 2010–2019 гг. значение параметра снизилось. За последние несколько лет (2020–2022 гг.) коэффициент вариации снова демонстрирует тенденцию к увеличению до 133.1 % (в районе п. Ильинка), однако значения 1980-х и 1990-х гг. не достигаются (табл. 1). В среднем по дельте р. Волги за период 1985–2022 гг. концентрация ДДТ снижается пропорционально значениям стока, однако динамика снижения является не монотонно убывающей. В период 1985–1989 гг. среднее содержание ДДТ в водотоках дельты составляло 2.5 ПДК на гидрологических постах с. Верхнелебяжье и с. Красный Яр, 3 и 3.2 ПДК на пунктах наблюдений г. Астрахань ЦКК и г. Камызяк соответственно. Максимальная концентрация в этот период достигала 35 ПДК в районе г. Астрахань. В 1990-х гг. концентрация ДДТ во всех водотоках снизилась более чем в 10 раз, максимум (21 ПДК) регистрировался в г. Астрахань. Наименьшие средние значения концентрации наблюдались в 2000-х гг. (табл. 1), после чего произошло увеличение значений концентрации на порядок. В последние годы (2020–2022 гг.) наблюдается стабилизация содержания ДДТ во всех водотоках дельты.

Табл. 1. Концентрация ДДТ (мкг/л) в речной воде на различных постах дельты Волги в период 1985–2022 гг. (< ПрО – значение ниже предела обнаружения)

Table 1. DDT concentrations ($\mu\text{g/L}$) in the water at various sites of the Volga River delta for 1985–2022 (< LOD – value below the limit of detection)

| Период | Пункт наблюдения | Концентрация ДДТ, мкг/л | | | СКО | $c_v, \%$ |
|-----------|-------------------|-------------------------|------------|------------|--------|-----------|
| | | \bar{c} | c_{\min} | c_{\max} | | |
| 1985–1989 | с. Верхнелебяжье | 0.0249 | < ПрО | 0.2075 | 0.043 | 173.8 |
| | п. Ильинка | 0.0173 | < ПрО | 0.0850 | 0.027 | 154.2 |
| | с. Красный Яр | 0.0246 | < ПрО | 0.0995 | 0.030 | 121.8 |
| | г. Камызяк | 0.0318 | < ПрО | 0.2400 | 0.057 | 179.1 |
| | рук. Кривая Болда | 0.0200 | < ПрО | 0.1400 | 0.034 | 168.1 |
| | г. Астрахань ЦКК | 0.0303 | < ПрО | 0.3510 | 0.076 | 252.2 |
| 1990–1999 | с. Верхнелебяжье | 0.0032 | < ПрО | 0.0520 | 0.010 | 329.6 |
| | п. Ильинка | 0.0054 | < ПрО | 0.0550 | 0.013 | 243.0 |
| | с. Красный Яр | 0.0040 | < ПрО | 0.0855 | 0.015 | 375.9 |
| | г. Камызяк | 0.0041 | < ПрО | 0.0660 | 0.013 | 324.6 |
| | рук. Кривая Болда | 0.0053 | < ПрО | 0.0930 | 0.016 | 310.0 |
| | г. Астрахань ЦКК | 0.0108 | < ПрО | 0.2155 | 0.039 | 359.6 |
| 2000–2009 | с. Верхнелебяжье | 0.0003 | < ПрО | 0.0020 | 0.0005 | 165.3 |
| | п. Ильинка | 0.0002 | < ПрО | 0.0020 | 0.001 | 255.4 |
| | с. Красный Яр | 0.0004 | < ПрО | 0.0030 | 0.001 | 163.5 |
| | г. Камызяк | 0.0005 | < ПрО | 0.0040 | 0.001 | 147.1 |
| | рук. Кривая Болда | 0.0003 | < ПрО | 0.0020 | 0.001 | 233.3 |
| | г. Астрахань ЦКК | 0.0002 | < ПрО | 0.0020 | 0.000 | 233.0 |
| 2010–2019 | с. Верхнелебяжье | 0.0023 | < ПрО | 0.0060 | 0.002 | 66.1 |
| | п. Ильинка | 0.0020 | < ПрО | 0.0060 | 0.001 | 67.5 |
| | с. Красный Яр | 0.0022 | < ПрО | 0.0060 | 0.001 | 66.7 |
| | г. Камызяк | 0.0025 | < ПрО | 0.0070 | 0.002 | 65.3 |
| | рук. Кривая Болда | 0.0020 | < ПрО | 0.0070 | 0.002 | 76.7 |
| | г. Астрахань ЦКК | 0.0022 | < ПрО | 0.0060 | 0.001 | 63.2 |
| 2020–2022 | с. Верхнелебяжье | 0.0012 | < ПрО | 0.0040 | 0.001 | 92.7 |
| | п. Ильинка | 0.0013 | < ПрО | 0.0085 | 0.002 | 133.1 |
| | с. Красный Яр | 0.0015 | < ПрО | 0.0060 | 0.001 | 98.2 |
| | г. Камызяк | 0.0015 | < ПрО | 0.0050 | 0.002 | 110.3 |
| | рук. Кривая Болда | 0.0016 | < ПрО | 0.0050 | 0.001 | 91.9 |
| | г. Астрахань ЦКК | 0.0009 | < ПрО | 0.0030 | 0.001 | 111.3 |

Для выявления закономерностей распределения ДДТ в дельте р. Волги необходимо оценить количество пестицида, поступающего с речным стоком. Сток ДДТ рассчитывали за весь период наблюдений с 1985 г. по 2022 г. По многолетним данным, с серединой 1980-х гг. значение стока снизилось на порядок. Наибольший уровень стока ДДТ зарегистрирован

в 1989 г. и составил 13.4 тонны. В 1990 г. поступление ДДТ со стоком сократилось более чем в два раза, и в последующие годы продолжило снижаться, достигнув значения < 1 тонны в 2002 г. (рис. 2). В период 2016–2019 гг. наблюдалась тенденция увеличения стока ДДТ, которая в 2020 г. сменилась на снижение с последующей стабилизацией на уровне 200–400 кг ДДТ в год (рис. 2, вставка). Среднее значение стока ДДТ за период 1985–2022 гг. составило 1.2 ± 2.8 т/г. В целом графики отражают снижение массы пестицидов, поступающих в Волгу после введения запрета на использование пестицидов.

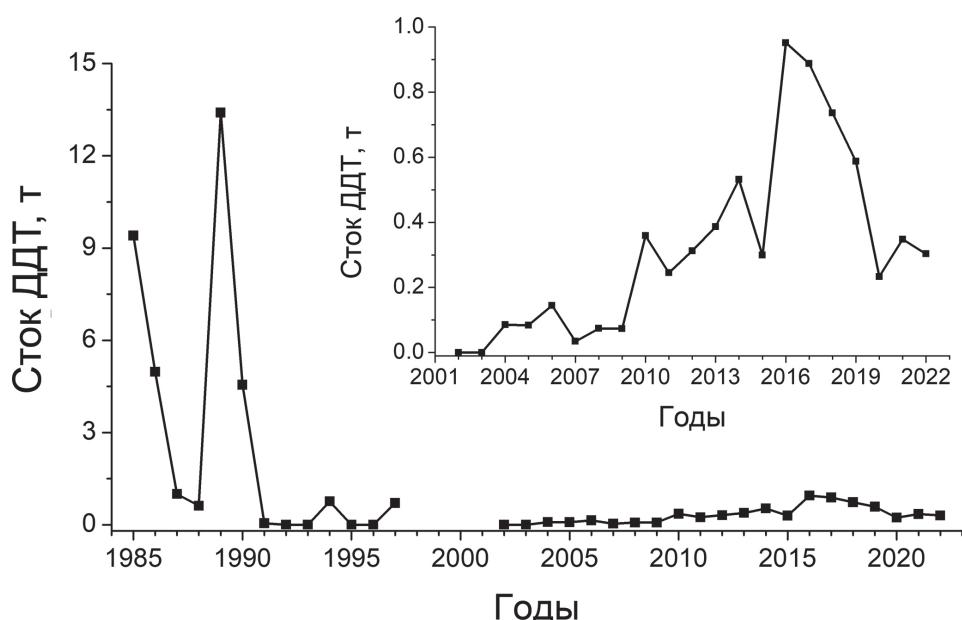


Рис. 2. Многолетняя динамика стока ДДТ в вершине дельты Волги

Fig. 2. Long-term dynamics of the DDT runoff in the upper reaches of the Volga River delta

Если предположить, что основные источники загрязнения ДДТ находятся выше вершины дельты Волги, где и формируется подавляющая часть стока, то многолетняя динамика концентрации на всех исследуемых станциях должна быть единообразной. Для оценки уровня зависимости между стоком ДДТ (по станции с. Верхнелебяжье) и концентрацией ДДТ на гидрологических постах, расположенных ниже по течению реки, использован корреляционный анализ, результаты которого представлены на рис. 3. Получена устойчивая прямая корреляционная зависимость между стоком ДДТ, рассчитанным в вершине дельты (по посту с. Верхнелебяжье), и концентрацией ДДТ на станциях мониторинга ($r > 0.20$, при $n = 110$ и $\alpha = 0.05$, $r_{\text{крит}} = 0.186$). Самый высокий уровень значимости исследуемых связей наблюдался на станции ЦКК в г. Астрахани.

Такая оценка указывает на то, что транзитный сток оказывает определяющее влияние на загрязнение дельты р. Волги пестицидом. Однако следует отметить, что до 2000-х гг. средние и максимальные концентрации в районе г. Астрахани и г. Камызяк значительно выше таковых в вершине дельты (район гидрологического поста с. Верхнелебяжье). Это может косвенно указывать на наличие источников загрязнения ДДТ в районе г. Астрахани и г. Камызяк, что, в свою очередь, подтверждается высокими значениями c_v (табл. 1). Также необходимо учитывать, что основные объемы сельскохозяйственного производства в дельте р. Волга сконцентрированы в ее западной части, где часто наблюдались самые высокие значения концентрации ДДТ (г. Астрахань, г. Камызяк, пос. Ильинка).

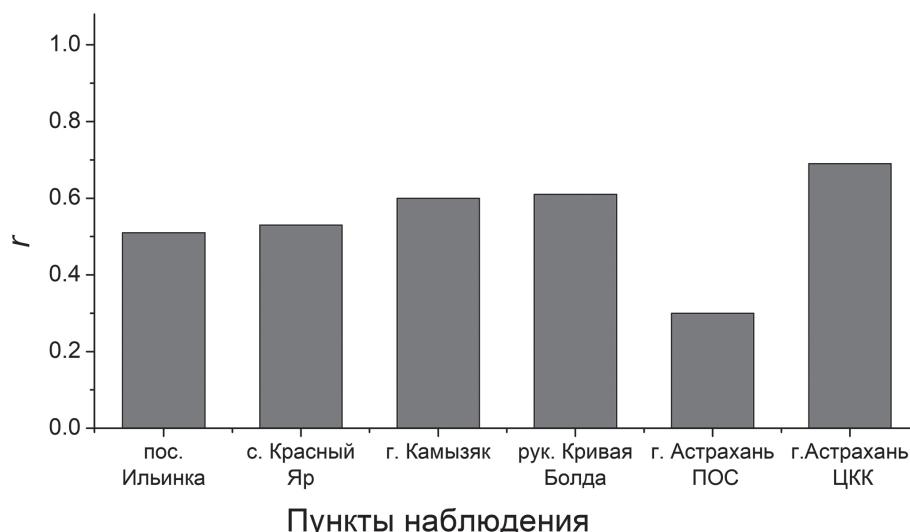


Рис. 3. Коэффициенты корреляции между стоком ДДТ в районе с. Верхнелебяжье и концентрацией ДДТ на гидрологических постах, расположенных ниже по течению

Fig. 3. Correlation coefficients between the DDT runoff near the Verkhnelebyazhye village and the DDT concentration at the downstream hydrological monitoring stations

Кроме того, проведенный в рамках исследования корреляционный анализ не показал наличия взаимосвязи между концентрацией ДДТ и содержанием нефтяных углеводородов на тех же станциях мониторинга. Таким образом, пространственное распределение ДДТ в дельте р. Волги не зависит от содержания нефтяных углеводородов, вопреки некоторым литературным данным [5].

Согласно полученным результатам, концентрация ДДТ в исследуемых водотоках определяется его поступлением в вершину дельты. Однако не следует исключать и влияние локального фактора. Так, используя соотношение концентраций ДДТ и его метаболита ДДЭ (табл. 2), можно говорить о степени деградации ДДТ, то есть о длительности его нахождения в окружающей среде. При этом значения, близкие к единице, будут указывать на относительно недавнее поступление ДДТ в окружающую среду.

Табл. 2. Многолетняя динамика соотношения ДДТ/ДДЭ в воде дельты р. Волги на разных пунктах наблюдений

Table 2. Long-term dynamics of the DDT/DDE ratio in the water of the Volga River delta at different monitoring sites

| Период | с. Верхнелебяжье | г. Астрахань ЦКК | п. Ильинка | г. Камызяк | с. Красный Яр | рук. Кривая Болда |
|-----------|------------------|------------------|------------|------------|---------------|-------------------|
| 1985-1989 | 0.09 | 0.03 | 0.13 | 0.07 | 0.09 | 0.13 |
| 1990-1999 | 0.05 | 0.01 | 0.04 | 0.25 | <0.01 | 0.09 |
| 2000-2009 | 0.60 | 0.19 | 0.11 | 0.15 | 0.37 | 0.31 |
| 2010-2019 | 1.02 | 1.07 | 0.96 | 0.85 | 1.00 | 0.98 |
| 2020-2022 | 0.36 | 0.76 | 0.66 | 0.61 | 0.64 | 0.33 |

Данные табл. 2 показывают, что в 1980-е гг. вода всех водотоков содержала пестициды, которые достаточно долгое время находились в воде и успели подвергнуться разложению. Схожая картина наблюдалась и в 1990-х гг., за исключением поста г. Камызяк, на котором

отмечено резкое повышение отношения ДДТ/ДДЭ. В 2000-х гг. на всех постах соотношение увеличивается, а в 2010-х гг. оно указывает на поступление относительно «свежих» пестицидов по всей акватории дельты. В 2020-х гг., судя по величине соотношения ДДТ/ДДЭ, в вершину дельты Волги поступает более «состаренный» ДДТ по сравнению с наблюдаемыми на большинстве остальных постов, что также может указывать на локальное поступление ДДТ в водотоки дельты.

Несмотря на то, что концентрация ДДТ в водоемах дельты в последнее время соответствует нормативам ПДК, с учетом международного опыта в исследованиях пестицидов, проведена оценка возможного экологического риска (RQ). Результаты расчета риска по средним и максимальным концентрациям ДДТ (по данным всей территории дельты р. Волга) за два последних десятилетия представлены на рис. 4.

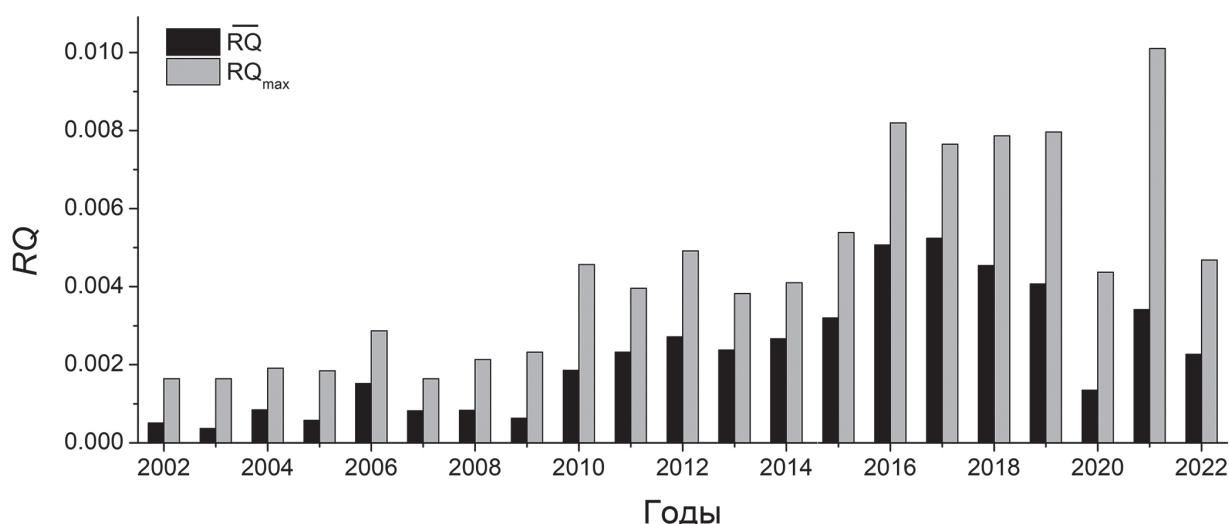


Рис. 4. Экологические риски загрязнения ДДТ дельты р. Волги

Fig. 4. Environmental risks associated with DDT pollution of the Volga River delta

С 2001 г. экологический риск, рассчитанный по средним концентрациям ДДТ, не превышает 0.01 ед. и оценивается как «низкий». За весь период наблюдений самое низкое значение риска отмечается в 2003 г., а самые высокие значения зарегистрированы в 2016–2017 гг. Экологический риск, рассчитанный по максимальным значениям концентрации ДДТ, не превышает 0.03 ед. за весь период наблюдений и также характеризуется как «низкий» (рис. 4). Таким образом, концентрация ДДТ в водах дельты р. Волги на данном этапе исследований не вызывает серьезных опасений.

Как правило, высокие концентрации ДДТ наблюдаются в регионах, где производится и разрешено использование ДДТ (Юго-восточная Азия, Африка). В этом случае значения концентраций ДДТ могут превышать российские нормативы в десятки и более раз (табл. 3). В то же время территории, удаленные от центров производства ДДТ и на которых использование ДДТ под запретом уже много десятилетий (Северная Америка, Южная Америка), характеризуются низкими содержаниями пестицида. В реках Российской Федерации содержание ДДТ достигает 0.1 ПДК и лишь в единичных случаях. По мониторинговым исследованиям наиболее загрязненными водами рек бассейна Каспийского моря по уровню ДДТ оказались воды рек Иранского побережья [35], а наименьшее содержание показала р. Урал [36], однако различия статистически незначимы. Концентрации ДДТ в водах дельты р. Волги, рек Ирана и р. Урал находятся примерно на одном уровне.

Табл. 3. Концентрация ДДТ в реках различных регионов мира

Table 3. DDT concentrations in river waters across different regions of the world

| Период | Страна | Водный объект | c_{DDT} , мкг/л | Литература |
|-----------|----------|--------------------------------|--------------------------|------------|
| 2015 | Пакистан | р. Рави | 0.0076 | [18] |
| 2014 | США | реки бассейна Великих озер | 0.000074 | [23] |
| 2015–2016 | ЮАР | р. Буффало | 0.100 | [30] |
| 2015–2016 | Китай | реки района г. Пекин | 0.0002 | [31] |
| 2016 | Эфиопия | р. Акаки | 0.0156 | [32] |
| 2015 | Индия | р. Хугли | 0.015 | [33] |
| 2020–2021 | Колумбия | р. Пьедрас | 0.00001 | [34] |
| 2019 | Иран | реки бассейна Каспийского моря | 0.0015 | [35] |
| 2023 | Россия | реки Приазовья | 0.001 | [36] |
| | | р. Пясина | 0.001 | |
| | | р. Урал | 0.001 | |
| 2020–2022 | Россия | дельта р. Волги | 0.0013 | Эта работа |

По сравнению с экологическими рисками, полученными для вод дельты Волги, риски в других регионах мира могут быть значительно выше. Так, в реках Китая, Индии, Бразилии наиболее распространеными пестицидами являются линдан и ДДТ [15–19]. При этом отмечается, что обычно в эстуариях рек наблюдается более высокое содержание пестицидов [16]. В то же время при относительно высоких концентрациях пестицидов канцерогенный риск для рек может и отсутствовать [14]. С другой стороны, оценка экологического риска в районах со значительным уровнем загрязнения поверхностных вод ДДТ и поступлением относительно свежих пестицидов в воду показала потенциальную опасность [17].

Сходная картина наблюдается и в Африке, где ДДТ является одним из наиболее распространенных пестицидов [21]. Самые высокие содержания ДДТ зарегистрированы в Южной Африке и в Египте, причем метаболиты ДДТ обнаруживаются во всех исследованных водных системах африканского континента [22]. Высокие фоновые содержания ДДТ со значительным уровнем биоразложения и фотохимических трансформаций наблюдаются также в водах лагуны Лагос в Нигерии. Поскольку концентрации ХОП значительно превышают нормативы качества по стандартам U.S. EPA, то есть вероятность возникновения неблагоприятных последствий для местной экосистемы [20].

В Европе установлен высокий экотоксикологический риск для водных организмов в экосистеме водохранилища Алкева (Португалия) несмотря на то, что концентрация ДДТ соответствует нормативам U.S. EPA [26]. В целом все исследования свидетельствуют о необходимости регулярных наблюдений за уровнем ХОП, что справедливо и для дельты Волги. Постоянное поступление пестицидов в водотоки дельты со стоком р. Волги требуют непрерывного мониторинга за содержанием пестицидов в водной среде.

Заключение

Несмотря на многолетние запреты производства и использования ДДТ в России и мире, этот пестицид продолжает присутствовать в окружающей среде. Причиной этому могут быть несанкционированное использование старых запасов пестицидов, диффузные стоки с полей, поступление с атмосферными осадками.

Результаты исследований показывают, что основным источником загрязнения ДДТ дельты р. Волги является его сток. Концентрация ДДТ в исследуемых водотоках определяется его поступлением в вершину дельты, то есть основной источник загрязнения находится за пределами объекта исследований. Однако различия в пространственном распределении ДДТ и пики концентрации могут свидетельствовать о действии временных локальных источников ДДТ в дельте, что, в свою очередь, подтверждается соотношением ДДТ и его метаболита ДДЭ и может указывать на действие отдельных источников, локализованных в дельте Волги. Таким образом, можно сделать вывод о смешанном поступлении пестицида в водотоки дельты. Несмотря на то, что рассчитанные экологические риски на данном этапе исследований оказались низкими и не вызывают опасений, постоянное поступление ДДТ в воды дельты р. Волги требует регулярных наблюдений и контроля.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Галиулин Р.В., Башкин Н.В. Оценка экологического риска загрязнения поверхностных вод стойкими хлорорганическими пестицидами // Вестн. Моск. ун-та. Серия: География. 2008. № 2. С. 3–7.
2. Сарикян С.Я. Противомалярийные мероприятия в зоне верховья Цимлянского водохранилища и строительства Волго-Донского канала (опыт двухлетней работы) // Гигиена и санитария. 1955. № 10. С. 18–22.
3. Развитие химической промышленности в СССР (1917–1980). Развитие отдельных отраслей химической промышленности / отв. ред. Казарян П.Е. М.: Наука, 1984. 400 с.
4. Федоров Л.А., Яблоков А.В. Пестициды – токсический удар по биосфере и человеку. М.: Наука, 1999. 461 с.
5. Алтуфьев Е.В., Гераскин П.П. Мониторинг морфофункционального состояния мышечной ткани осетровых и костистых рыб Каспия // Проблемы региональной экологии. 2003. № 6. С. 111–124.
6. Гурьев В.А., Ахмадиев Г. М. Научные основы и принципы сохранения и предотвращения загрязнения реки Волги // Бюллетень науки и практики. 2018. Т. 4, № 1. С. 132–136.
7. Методические указания о мероприятиях по борьбе с зимними клещами (*Hyalomma scupense*) сельскохозяйственных животных от 11.05.1956.
8. Постановление Совета Министров СССР от 16.02.1965 г. N 86 «О мероприятиях по охране здоровья населения в связи с расширением применения в сельском хозяйстве химических средств защиты растений».
9. Галиулин Р.В., Галиуллина Р.А. Загрязнение водных объектов остатками хлорорганических инсектицидов ДДТ и ГХЦГ из точечных и диффузных источников // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 2. С. 50–54.
10. Богданова М.Д., Герасимова М.И. Опасность загрязнения пахотных почв России пестицидами: опыт интерпретации свойств и режимов почв // Вестн. Моск. ун-та. Серия: Почвоведение. 1995. № 3. С. 33–40.
11. Ежегодник «Состояние загрязнения пестицидами объектов природной среды Российской Федерации в 2022 году». Обнинск: ФГБУ «НПО «Тайфун»», 2023. 88 с.
12. Приказ Министерства сельского хозяйства от 13 декабря 2016 года N 552 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения».

13. Проблемы загрязнения устьевой области Волги / отв. ред. Островская Е.В. Астрахань: Издатель Сорокин Роман Васильевич, 2021. 328 с.
14. *Xie W., Wang G., Yu E., Xie J., Gong W., Li Z., Zhang K., Xia Y., Tian J., Li H.* The lingering menace: How legacy organochlorine pesticides still threaten our rivers and food chains // Ecotoxicol. Environ. Saf. 2025. V. 289. Art. 117422. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2024.117422>.
15. *Gao J., Liu L., Liu X., Lu J., Zhou H., Huang S., Wang Z., Spear P.A.* Occurrence and distribution of organochlorine pesticides – lindane, *p,p'*-DDT, and heptachlor epoxide – in surface water of China // Environ. Int. 2008. V. 34, No 8. P. 1097–1103. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2008.03.011>.
16. *Hu Q., Liang Y., Zeng H., Huang H., Chen W., Qin L., Song X., Yan X.* Organochlorine pesticides in water and sediment at a typical karst wetland in Southwest China // J. Geochem. Explor. 2024. V. 264. Art. 107519. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2024.107519>.
17. *Tariq T., Mahmood A., Majid M., Nazir R., Elgorban A.M., Abid I., Ullah R., Sivasamugham L.A.* Screening levels spatial interpolation of lifetime carcinogenic risk by organochlorine pesticides across catchments of River Chenab // J. King Saud Univ. Sci. 2024. V. 36, No 10. Art. 103422. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2024.103422>.
18. *Baqar M., Sadeq M., Ahmad S.R., Mahmood A., Li J., Zhang G.* Organochlorine pesticides across the tributaries of River Ravi, Pakistan: Human health risk assessment through dermal exposure, ecological risks, source fingerprints and spatio-temporal distribution // Sci. Total Environ. 2018. V. 618. P. 291–305. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.234>.
19. *do Rego E.L., de Souza J.R., Nakamura T.S., Portela J.F., Diniz P.H.G.D., da Silva J.D.S.* Pesticides in surface water of the Ondas river watershed, western Bahia, Brazil: Spatial-seasonal distribution and risk assessment // Chemosphere. 2024. V. 354. Art. 141659. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141659>.
20. *Benson N.U., Unyimadu J.P., Tenebe I.T.* Distribution of organochlorine pesticides (OCPs) in surface-mixed layer water and intertidal sediments of Lagos lagoon, Gulf of Guinea // Reg. Stud. Mar. Sci. 2023. V. 67. Art. 103187. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103187>.
21. *Asefa E.M., Mergia M.T., Damtew Y.T., Mengistu D.A., Dugusa F.F., Tessema R.A., Enoe J., Ober J., Teklu B.M., Woldemariam E.D.* Organochlorine pesticides in Ethiopian waters: Implications for environmental and human health // Toxicol. Rep. 2024. V. 12. P. 622–630. <https://doi.org/10.1016/j.toxrep.2024.06.001>.
22. *Makgoba L., Abrams A., Röösli M., Cissé G., Dalvie M.A.* DDT contamination in water resources of some African countries and its impact on water quality and human health // Heliyon. 2024. V. 10, No 7. Art. e28054. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e28054>.
23. *Alvarez D.A., Corsi S.R., De Cicco L.A., Villeneuve D.L., Baldwin A.K.* Identifying chemicals and mixtures of potential biological concern detected in passive samplers from Great Lakes tributaries using high-throughput data and biological pathways // Environ. Toxicol. Chem. 2021. V. 40, No 8. P. 2165–2182. <https://doi.org/10.1002/etc.5118>.
24. *Андреева Л.Н.* Мониторинг пестицидов в окружающей среде и продукции // Научные и образовательные проблемы гражданской защиты. 2010. № 3. С. 3–5.
25. *Zheng S., Chen B., Qiu X., Chen M., Ma Z., Yu X.* Distribution and risk assessment of 82 pesticides in Jiulong River and estuary in South China // Chemosphere. 2016. V. 144. P. 1177–1192. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.09.050>.
26. *Palma P., Köck-Schulmeyer M., Alvarenga P., Ledo L., Barbosa I.R., López de Alda M., Barceló D.* Risk assessment of pesticides detected in surface water of the Alqueva reservoir (Guadiana basin, southern of Portugal) // Sci. Total Environ. 2014. V. 488–489. P. 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.04.088>.
27. *De Brujin J., Hansen B., Johansson S., Luotamo M., Munn S.J., Musset C., Olsen S.I., Olsson H., Paya-Perez A.B., Pedersen F., Rasmussen K., Sokull-Klutgen B.* Technical Guidance Document on

- Risk Assessment: Part. II. European Commission – Joint Research Centre, Institute for Health and Consumer Protection, European Chemicals Bureau. Report EUR 20418 EN/2. Luxembourg: Office Off. Publ. Eur. Communities, 2003. 337 p.
28. РД 52.24.412-2009. Массовая концентрация гексахлорбензола, альфа-, бета-, и гамма-гхцг, дикофола, дигидрогептахлора, 4,4'-ДДТ, 4,4'-ДДЕ, 4,4'-ДДД, трифлуралина в водах. Методика выполнения измерений газохроматографическим методом. Ростов-на-Дону: Росгидромет, ГУ ГХИ, 2009. 52 с.
 29. The ECOTOXicology Knowledgebase (ECOTOX). URL: www.epa.gov/ecotox.
 30. Yahaya A., Okoh O.O., Okoh A.I., Adeniji A.O. Occurrences of organochlorine pesticides along the course of the Buffalo River in the Eastern Cape of South Africa and its health implications // Int. J. Environ. Res. Public Health. 2017. V. 14, No 11. Art. 1372. <https://doi.org/10.3390/ijerph14111372>.
 31. Shao Y., Han S., Ouyang J., Yang G., Liu W., Ma L., Luo M., Xu D. Organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in surface water around Beijing // Environ. Sci. Pollut. Res. 2016. V. 23, No 24. P. 24824–24833. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7663-4>.
 32. Kassegne A.B., Okonkwo J.O., Berhanu T., Daso A.P., Olukunle O.I., Asfaw S.L. Ecological risk assessment of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in water and surface sediment samples from Akaki River catchment, central Ethiopia // Emerg. Contam. 2020. V. 6. P. 396–404. <https://doi.org/10.1016/j.emcon.2020.11.004>.
 33. Khuman S.N., Chakraborty P. Air-water exchange of pesticidal persistent organic pollutants in the lower stretch of the transboundary river Ganga, India // Chemosphere. 2019. V. 233. P. 966–974. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.05.223>.
 34. Ramírez D.G., Valderrama J.F.N., Tobón C.A.P., García J.J., Echeverri J.D., Sobotka J., Vrana B. Occurrence, sources, and spatial variation of POPs in a mountainous tropical drinking water supply basin by passive sampling // Environ. Pollut. 2023. V. 318. Art. 120904. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120904>.
 35. Behrooz R.D., Esmaili-Sari A., Chakraborty P. Distribution and eco-toxicological risk assessment of legacy persistent organic pollutants in surface water of Talar, Babolrood and Haraz rivers // Water. 2020. V. 12, No 11. Art. 3104. <https://doi.org/10.3390/w12113104>.
 36. Качество поверхностных вод Российской Федерации / под ред. Трофимчука М.М. Ростов-на-Дону: Росгидромет, ФГБУ «Гидрохимический институт», 2024, 596 с.

References

1. Galiulin R.V., Bashkin N.V. Assessment of the environmental risk of surface water pollution with persistent organochlorine pesticides. *Vestn. Mosk. Univ. Ser.: Geogr.*, 2008, no. 2, pp. 3–7. (In Russian)
2. Sarikyan S.Ya. Preventive measures against malaria in the upper Tsimlyansk Reservoir and the Volga–Dons Canal construction area (two years of work). *Gig. Sanit.*, 1955, no. 10, pp. 18–22. (In Russian)
3. Razvitiye khimicheskoi promyshlennosti v SSSR (1917–1980). Razvitiye otdel'nykh otraspeli khimicheskoi promyshlennosti [Development of the Chemical Industry in the USSR (1917–1980). Development of Individual Branches of the Chemical Industry]. Kazaryan P.E. (Ed.). Moscow, Nauka, 1984. 400 p. (In Russian)
4. Fedorov L.A., Yablokov A.V. Pestitsidy – toksicheskii udar po biosfere i cheloveku [Pesticides – A Toxic Blow to the Biosphere and Humans]. Moscow, Nauka, 1999. 461 p. (In Russian)
5. Altuf'ev E.V., Geraskin P.P. Monitoring of the morphofunctional state of muscle tissue in Caspian sturgeon and bony fishes. *Probl. Reg. Ekol.*, 2003, no. 6, pp. 111–124. (In Russian)
6. Gur'ev V.A., Akhmadiev G.M. Scientific foundations and principles that guide conservation and pollution prevention of the Volga River. *Byull. Nauki Prakt.*, 2018, vol. 4, no. 1, pp. 132–136. (In Russian)

7. Methodological Guidelines for the Management of Winter Mites (*Hyalomma scupense*) in Agricultural Animals of May 11, 1956. (In Russian)
8. Resolution of the USSR Council of Ministers of February 16, 1965 No. 86 "On measures for safeguarding public health in connection with the expansion of use of chemical plant protection agents in agriculture". (In Russian)
9. Galiulin R.V., Galiulina R.A. Pollution of water bodies with DDT and HCH organochlorine insecticides from point and diffuse sources. *Samar. Luka: Probl. Reg. Global'noi Ekol.*, 2014. vol. 23, no. 2, pp. 50–54. (In Russian)
10. Bogdanova M.D., Gerasimova M.I. The danger of pollution of arable soils in Russia with pesticides: An interpretation of soil properties and regimes. *Vestn. Mosk. Univ. Ser.: Pochvoved.*, 1995, no. 3, pp. 33–40. (In Russian)
11. *Ezhegodnik "Sostoyanie zagryazneniya pestitsidami ob'ektov prirodnoi sredy Rossiiskoi Federatsii v 2022 godu"* [The Status of Pesticide Pollution of Natural Environment in the Russian Federation During 2022: A Yearbook]. Obninsk, FGBU "NPO "Taifun", 2023. 88 p. (In Russian)
12. Order of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation of December 13, 2016 No. 552 "On the approval of water quality standards for water bodies of commercial fishing importance, including maximum permissible concentrations of harmful substances in fishery waters".
13. *Problemy zagryazneniya ust'evoi oblasti Volgi* [Problems of Pollution in the Estuary Region of the Volga River]. Ostrovskaya E.V. (Ed.). Astrakhan, Izd. Sorokin Roman Vasil'evich, 2021. 328 p. (In Russian)
14. Xie W., Wang G., Yu E., Xie J., Gong W., Li Z., Zhang K., Xia Y., Tian J., Li H. The lingering menace: How legacy organochlorine pesticides still threaten our rivers and food chains. *Ecotoxicol. Environ. Saf.*, 2025, vol. 289, art. 117422. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2024.117422>.
15. Gao J., Liu L., Liu X., Lu J., Zhou H., Huang S., Wang Z., Spear P.A. Occurrence and distribution of organochlorine pesticides – lindane, *p,p'*-DDT, and heptachlor epoxide – in surface water of China. *Environ. Int.*, 2008, vol. 34, no. 8, pp. 1097–1103. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2008.03.011>.
16. Hu Q., Liang Y., Zeng H., Huang H., Chen W., Qin L., Song X., Yan X. Organochlorine pesticides in water and sediment at a typical karst wetland in Southwest China. *J. Geochem. Explor.*, 2024, vol. 264, art. 107519. <https://doi.org/10.1016/j.gexplo.2024.107519>.
17. Tariq T., Mahmood A., Majid M., Nazir R., Elgorban A.M., Abid I., Ullah R., Sivasamugham L.A. Screening levels spatial interpolation of lifetime carcinogenic risk by organochlorine pesticides across catchments of River Chenab. *J. King Saud Univ. Sci.*, 2024, vol. 36, no. 10, art. 103422. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2024.103422>.
18. Baqar M., Sadef M., Ahmad S.R., Mahmood A., Li J., Zhang G. Organochlorine pesticides across the tributaries of River Ravi, Pakistan: Human health risk assessment through dermal exposure, ecological risks, source fingerprints and spatio-temporal distribution. *Sci. Total Environ.*, 2018, vol. 618, pp. 291–305. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.10.234>.
19. do Rego E.L., de Souza J.R., Nakamura T.S., Portela J.F., Diniz P.H.G.D., da Silva J.D.S. Pesticides in surface water of the Ondas river watershed, western Bahia, Brazil: Spatial-seasonal distribution and risk assessment. *Chemosphere*, 2024, vol. 354, art. 141659. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2024.141659>.
20. Benson N.U., Unyimadu J.P., Tenebe I.T. Distribution of organochlorine pesticides (OCPs) in surface-mixed layer water and intertidal sediments of Lagos lagoon, Gulf of Guinea. *Reg. Stud. Mar. Sci.*, 2023, vol. 67, art. 103187. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2023.103187>.
21. Asefa E.M., Mergia M.T., Damtew Y.T., Mengistu D.A., Dugusa F.F., Tessema R.A., Enoe J., Ober J., Teklu B.M., Woldemariam E.D. Organochlorine pesticides in Ethiopian waters: Implications for environmental and human health. *Toxicol. Rep.*, 2024, vol. 12, pp. 622–630. <https://doi.org/10.1016/j.toxrep.2024.06.001>.

22. Makgoba L., Abrams A., Röösli M., Cissé G., Dalvie M.A. DDT contamination in water resources of some African countries and its impact on water quality and human health. *Heliyon*, 2024, vol. 10, no. 7, art. e28054. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e28054>.
23. Alvarez D.A., Corsi S.R., De Cicco L.A., Villeneuve D.L., Baldwin A.K. Identifying chemicals and mixtures of potential biological concern detected in passive samplers from Great Lakes tributaries using high-throughput data and biological pathways. *Environ. Toxicol. Chem.*, 2021, vol. 40, no. 8, pp. 2165–2182. <https://doi.org/10.1002/etc.5118>.
24. Andreeva L.N. Monitoring of pesticides in the environment and products. *Nauchn. Obraz. Probl. Grazhdanskoi Zashch.*, 2010, no. 3, pp. 3–5. (In Russian)
25. Zheng S., Chen B., Qiu X., Chen M., Ma Z., Yu X. Distribution and risk assessment of 82 pesticides in Jiulong River and estuary in South China. *Chemosphere*, 2016, vol. 144, pp. 1177–1192. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2015.09.050>.
26. Palma P., Köck-Schulmeyer M., Alvarenga P., Ledo L., Barbosa I.R., López de Alda M., Barceló D. Risk assessment of pesticides detected in surface water of the Alqueva reservoir (Guadiana basin, southern of Portugal). *Sci. Total Environ.*, 2014, vol. 488–489, pp. 208–219. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.04.088>.
27. De Bruijn J., Hansen B., Johansson S., Luotamo M., Munn S.J., Musset C., Olsen S.I., Olsson H., Paya-Perez A.B., Pedersen F., Rasmussen K., Sokull-Kluttgen B. Technical Guidance Document on Risk Assessment: Part II. European Commission – Joint Research Centre, Institute for Health and Consumer Protection, European Chemicals Bureau. Report EUR 20418 EN/2. Luxembourg, Office Off. Publ. Eur. Communities, 2003. 337 p.
28. Guidance Document 52.24.412-2009. Mass concentration of hexachlorobenzene, alpha-, beta-, and gamma-HCG, dicofol, dihydroheptachlor, 4,4'-DDT, 4,4'-DDE, 4,4'-DDD, trifluuralin in water. Measurement by gas chromatographic method. Rostov-on-Don, Rosgidromet, GU GKhl, 2009. 52 p. (In Russian)
29. The ECOTOXicology Knowledgebase (ECOTOX). URL: www.epa.gov/ecotox.
30. Yahaya A., Okoh O.O., Okoh A.I., Adeniji A.O. Occurrences of organochlorine pesticides along the course of the Buffalo River in the Eastern Cape of South Africa and its health implications. *Int. J. Environ. Res. Public Health*, 2017, vol. 14, no. 11, art. 1372. <https://doi.org/10.3390/ijerph14111372>.
31. Shao Y., Han S., Ouyang J., Yang G., Liu W., Ma L., Luo M., Xu D. Organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in surface water around Beijing. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 2016, vol. 23, no. 24, pp. 24824–24833. <https://doi.org/10.1007/s11356-016-7663-4>.
32. Kassegne A.B., Okonkwo J.O., Berhanu T., Daso A.P., Olukunle O.I., Asfaw S.L. Ecological risk assessment of organochlorine pesticides and polychlorinated biphenyls in water and surface sediment samples from Akaki River catchment, central Ethiopia. *Emerging Contam.*, 2020, vol. 6, pp. 396–404. <https://doi.org/10.1016/j.emcon.2020.11.004>.
33. Khuman S.N., Chakraborty P. Air-water exchange of pesticidal persistent organic pollutants in the lower stretch of the transboundary river Ganga, India. *Chemosphere*, 2019, vol. 233, pp. 966–974. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.05.223>.
34. Ramírez D.G., Valderrama J.F.N., Tobón C.A.P., García J.J., Echeverri J.D., Sobotka J., Vrana B. Occurrence, sources, and spatial variation of POPs in a mountainous tropical drinking water supply basin by passive sampling. *Environ. Pollut.*, 2023, vol. 318, art. 120904. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2022.120904>.
35. Behrooz R.D., Esmaili-Sari A., Chakraborty P. Distribution and eco-toxicological risk assessment of legacy persistent organic pollutants in surface water of Talar, Babolrood and Haraz rivers. *Water*, 2020, vol. 12, no. 11, art. 3104. <https://doi.org/10.3390/w12113104>.
36. *Kachestvo poverkhnostnykh vod Rossiiskoi Federatsii* [Surface Water Quality in the Russian Federation]. Trofimchuk M.M. (Ed.). Rostov-on-Don, Rosgidromet, FGBU “Gidrokhim. Inst.”, 2024. 596 p. (In Russian)

Информация об авторах

Виталий Олегович Татарников, старший научный сотрудник, ФГБУ «Каспийский морской научно-исследовательский центр»

E-mail: *tatarnikov@caspianmonitoring.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7734-8740>

Диана Рафаилевна Светашева, младший научный сотрудник, ФГБУ «Каспийский морской научно-исследовательский центр»

E-mail: *svetashevadr@yandex.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5388-8136>

Author Information

Vitaly O. Tatarnikov, Senior Researcher, Caspian Marine Scientific Research Center

E-mail: *tatarnikov@caspianmonitoring.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7734-8740>

Diana R. Svetashova, Junior Researcher, Caspian Marine Scientific Research Center

E-mail: *svetashevadr@yandex.ru*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-5388-8136>

Поступила в редакцию 04.02.2025

Received February 4, 2025

Принята к публикации 08.04.2025

Accepted April 8, 2025

Оригинальная статья

УДК 631.4

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.499-516>**Оценка возможности прогноза эмиссии CO₂ в полевом эксперименте по показателям гумусного состояния при распашке залежных почв****К.Г. Гиниятуллин[✉], И.А. Сахабиев, Е.В. Смирнова, Д.В. Тишин, Т.А. Макарова**

Казанский федеральный университет, г. Казань, Россия

[✉]ginijatullin@mail.ru**Аннотация**

В модельном полевом эксперименте за два вегетационных периода (2022, 2023 гг.) на распаханных участках с низким, средним и высоким содержанием почвенного органического вещества (ПОВ) (варианты опыта) и соседних залежах (контроль) оценена возможность прогноза эмиссии CO₂ по показателям гумусного состояния старопахотного горизонта залежной светло-серой лесной почвы. Эмиссия CO₂ на распаханных участках в 3.2–3.4 выше в первый год, во второй год – в 2.6–3.3 раза, чем на залежи. Средняя разница эмиссии CO₂ между опытом и контролем составила для участка с низким содержанием ПОВ – 0.175, для участка со средним содержанием ПОВ – 0.214, для участка с высоким содержанием ПОВ – 0.225 г C-CO₂/(m²×ч). Содержание углерода, растворимого в смеси Na₄P₂O₇–NaOH (C_{щел}), на участках со средним и высоким содержанием ПОВ значительно снижается, уменьшение содержания общего углерода (C_{общ}) не значимо, а содержание углерода, растворимого в кипящей воде (C_{кв}), возрастает. Содержание C_{щел} является перспективным показателем гумусного состояния залежи для построения прогнозных моделей оценки эмиссии CO₂ при смене землепользования.

Ключевые слова: залежные почвы, гумусное состояние, изменение системы землепользования, эмиссия углекислого газа.

Благодарности. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00242).

Для цитирования: Гиниятуллин К.Г., Сахабиев И.А., Смирнова Е.В., Тишин Д.В., Макарова Т.А. Оценка возможности прогноза эмиссии CO₂ в полевом эксперименте по показателям гумусного состояния при распашке залежных почв // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 499–516. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.499-516>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.499-516>

Field evaluation of the potential for CO₂ emission prediction using humus parameters of fallow soils under tillage

K.G. Giniyatullin[✉], I.A. Sahabiev, E.V. Smirnova, D.V. Tishin, T.A. Makarova

Kazan Federal University, Kazan, Russia

[✉]ginijatullin@mail.ru

Abstract

A model field experiment was carried out over two consecutive growing seasons (2022 and 2023) in the tilled areas with low, medium, and high levels of soil organic matter (SOM) (experimental sites) and adjacent fallows (control sites) to evaluate the potential for predicting CO₂ emissions from humus parameters of the old-arable horizon of fallow light gray forest soil. The CO₂ emissions from the experimental sites exceeded those from the fallows by 3.2–3.4 times in the first year and by 2.6–3.3 times in the second year. The mean differences in CO₂ emissions between the experimental and control sites were 0.175, 0.214, and 0.225 g C-CO₂/(m²×h) in case of low, medium, and high SOM levels, respectively. The content of Na₄P₂O₇-NaOH-soluble carbon (C_{alk}) decreased significantly at the sites with medium and high SOM levels, while the decline in total carbon (C_{tot}) was not significant, and boiling-water-soluble carbon (C_{bw}) increased. Among the studied parameters, C_{alk} showed the greatest potential as an indicator of humus state in fallow soils for predictive modeling of CO₂ emissions during land use change.

Keywords: fallow soils, humus state, changes in land use system, carbon dioxide emissions

Acknowledgments. This study was supported by the Russian Science Foundation (project no. 22-24-00242).

For citation: Giniyatullin K.G., Sahabiev I.A., Smirnova E.V., Tishin D.V., Makarova T.A. Field evaluation of the potential for CO₂ emission prediction using humus parameters of fallow soils under tillage. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 499–516. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.499-516>. (In Russian)

Введение

Тенденция перевода сельскохозяйственных угодий в залежное состояние наблюдается в мире с 1950-х годов и характерна как для развитых, прежде всего Европы и Северной Америки, так и некоторых развивающихся стран [1, 2]. Процесс вывода земель из пахотного оборота затронул также страны Восточной Европы и Россию вследствие изменения экономических условий хозяйствования предприятий агропромышленного комплекса в последние три десятилетия [3]. Количественные оценки площадей пашни, выведенных из сельскохозяйственного оборота в России с 1990 г., сильно отличаются и могут составлять, по данным различных источников, от 9 до 45 млн га [3–8], то есть до 22 % от исходной

площади пахотных угодий. Вместе с тем необходимо отметить, что в последнее время в некоторых регионах России наблюдается и обратный процесс – возвращение залежных земель в пахотный оборот [8]. В будущем эта тенденция может усилиться, поскольку с 2021 г. в России были начаты масштабные работы по оценке состояния плодородия 8.9 млн га неиспользуемых пахотных земель и планируется вовлечение в пахотный оборот до 13.2 млн га залежей к 2030 году [9].

Последствия забрасывания сельскохозяйственных земель для биоразнообразия и других показателей экосистемного состояния территорий оцениваются неоднозначно. Они могут быть как положительными, так и отрицательными в зависимости от статуса сохранности территории, агроклиматических условий и местных факторов [2, 10]. Постагрогенная трансформация почв, как правило, сопровождается увеличением содержания в почве органического вещества (ОВ) в верхнем слое старопахотного горизонта [11–15], а также существенным изменением его качественного состава [16–18]. Многие авторы отмечают важность изменения гумусного состояния залежных почв в аспекте секвестрации в них атмосферного углерода и предотвращения глобального изменения климата [19]. В работе [6] общий дополнительный сток углерода на заброшенных пахотных землях оценивается примерно в 155 ± 27 Мт С в год, что может покрывать, по мнению авторов, до 36 % выбросов CO₂, попадающего в атмосферу при сжигании ископаемого топлива.

Вместе с тем необходимо учитывать, что накопление ОВ под залежной растительностью происходит в основном за счет потенциально минерализуемого пула органических соединений [16]. Так, в работе [20] на примере изучения постагрогенных светло-серых лесных почв показано, что накопление ОВ в старопахотных горизонтах происходит преимущественно за счет лабильных, потенциально легко окисляемых органических соединений, главным образом фульватной природы. Неконтролируемое возвращение залежных земель в пахотный оборот без разработки необходимых агротехнических и мелиоративных мероприятий может привести к быстрой минерализации ОВ залежных почв и резкому увеличению эмиссии CO₂ в атмосферу, что, по мнению В.Н. Кудеярова [19], может представлять определенные экологические риски. Реалистичная оценка как масштабов секвестрации атмосферного углерода в залежных почвах различных регионов, так и прогноз масштабов эмиссии CO₂ при их распашке являются, безусловно, актуальными задачами современной науки. Неудивительно, что в последнее время наблюдается серьезный интерес к точным количественным оценкам залежных земель и их состояния в различных регионах мира (включая Россию), основанным, в том числе, на цифровом картографировании почвенного покрова и анализе данных дистанционного зондирования Земли [21–25]. Создание последовательных временных рядов данных дистанционного зондирования позволяет дать объективную оценку площадей земель, занятых залежной растительностью, и состояния постагрогенных почв в России в целом, а также в отдельных ее регионах. Использование данных дистанционного зондирования обеспечивает создание точных и надежных цифровых карт залежных земель. В работе Лесив с соавторами [26] представлены карты пахотных и заброшенных земель с общей точностью от 78 ± 3 до 95 ± 1 % для отдельных регионов бывшего Советского Союза. Такие карты могут продуктивно использоваться в будущем в качестве необходимого топографического материала как для реалистичной оценки секвестрационного потенциала залежных земель, так и для прогноза масштабов эмиссии CO₂ в атмосферу при возвращении постагрогенных почв в сельскохозяйственный оборот.

Сами по себе показатели интенсивности эмиссии CO₂ из различных почв в атмосферу являются малоинформативными без оценки баланса углерода в системе почва – растительность – атмосфера. Баланс CO₂ в экосистемах (NEP, net ecosystem production, г C/m² в год) оценивается по разности между годовым суммарным дыханием микроорганизмов (MR-microbial respiration, г C/m² в год), разлагающих ПОВ и растительные остатки, и чистой первичной продуктивностью фитоценоза (NPP, primary production г C/m² в год). Последняя представляет собой сумму ежегодного прироста надземной и подземной фитомассы (в пересчете на углерод) и характеризует поступление CO₂ из атмосферы в экосистему [27]. Отрицательные значения NEP соответствуют преобладанию стока CO₂ из атмосферы в различные компоненты экосистемы, а положительные, наоборот, преобладанию эмиссии CO₂. Вместе с тем необходимо учитывать, что сток углерода в экосистемную продукцию почв, в отличие от накопления в почвах ОВ в устойчивых к минерализации формах, может определять только краткосрочную неустойчивую секвестрацию углерода [28, 29]. При проведении балансовых расчетов необходимо учитывать, что если интенсивность разложения растительных остатков и годовой прирост фитомассы поддается экспериментальному определению, то микробное разложение ПОВ – процесс более длительный и трудно поддающийся прогнозу. Поэтому важную роль играет объективный выбор показателей гумусного состояния залежных почв, которые могут использоваться как надежные предикторы для пространственного моделирования эмиссии CO₂ после повторной распашки постагрогенных земель.

Цель работы – оценить в полевом эксперименте возможность использования различных показателей гумусного состояния залежных светло-серых лесных почв для пространственного прогноза масштабов эмиссии CO₂ в атмосферу при смене землепользования.

1. Материалы и методы

В качестве объекта исследований использовали массив постагрогенной светло-серой лесной почвы площадью 10.2 га. Залежь (возраст 20–25 лет) находится в стадии внедрения в луговый фитоценоз древесных пород, причем одновременно с травянистыми сообществами присутствовали и древесные, представленные мелколиственными и хвойными породами. Наличие хвойных пород на участке определяется близким соседством с сосновыми посадками. Полевым геоботаническим обследованием на участке были выделены 3 типа залежного растительного покрова: лиственная древесная растительность (березняк землянично-осоковый), хвойная древесная растительность (сосняк мертвопокровный), травянистая растительность (луг разнотравный, вейниково-мелколепестниковый). Массив залежи приурочен к одному элементу рельефа – слабопологому склону юго-восточной экспозиции.

Ранее с применением различных методов интерполяции для данного массива были созданы карты содержания ПОВ, плотности сложения и мощности старопахотного горизонта. По ним были сформированы итоговые карты пространственной вариабельности содержания в старопахотном горизонте общих и накопленных (в слое 0–15 см) запасов ПОВ. Методика создания карт пространственного варьирования запасов ПОВ описана в работе [14]. Установлено, что среднее содержание накопленного ПОВ в слое 0–15 см составило 9.9 т/га, что соответствует 21 % от общего запаса ПОВ (47.5 т/га). Накопленные запасы ПОВ на массиве залежи характеризуются высокой вариабельностью (размах варьирования составляет 8.0 т/га). По картам запасов ПОВ выделены три участка – с низким, средним и высоким содержанием ОВ в старопахотном горизонте.

На выбранных участках были организованы полевые опыты для изучения интенсивности эмиссии CO₂ и оценки изменения гумусного состояния старопахотного горизонта под влиянием условий, имитирующих возвращение залежей в пахотный оборот. Были заложены делянки квадратной формы (2 × 2 м) и распаханы на глубину 0–20 см с тщательной заделкой дернины и растительных остатков. С делянок регулярно убирали сорняки и производили рыхление верхнего слоя почвы (0–2 см) для предотвращения образования корки. На каждой делянке установили по 3 стационарных цилиндрических ПВХ-изолятора диаметром 110 см и длиной 15 см, направляющих потоки CO₂. Изоляторы обеспечивают измерение эмиссии CO₂ без нарушения строения пахотного слоя. В качестве контроля использовали прилегающие участки залежной растительности, на которых при минимальном нарушении корнеобитаемого слоя также установили ПВХ-изоляторы. Оценку почвенных потоков CO₂ осуществляли «камерным методом» по изменению концентрации CO₂ в цилиндрических ПВХ-камерах объемом 1.5 л и диаметром 110 мм, которые устанавливали на изоляторы, вмонтированные в верхний слой почвы. Измерения проводили с помощью портативного инфракрасного газоанализатора CD 210 (Wohler, Германия) со встроенным вентилятором для перемешивания воздуха в камере. Разрешение прибора составляло 1 ppm. Параллельно с определением содержания CO₂ в камере измеряли атмосферное давление и температуру приземного слоя воздуха и почвы на глубине 1 и 5 см с помощью портативного термометра Checktemp-1 (HANNA Instruments, Германия) с точностью до 0.1°C.

Для расчета изменения массы углерода углекислого газа (C-CO₂) в камере за время экспозиции использовали выражение, основанное на уравнении Менделеева–Клапейрона (1)

$$\Delta C = \frac{12 \times 10^{-6} \times \Delta M \times P \times V}{8.314(t + 273)}, \quad (1)$$

где ΔC – изменение содержания углерода в камере, г C-CO₂, 12 – молярная масса углерода, г/моль, 10⁻⁶ – коэффициент пересчета из ppm в объемные доли, 1/ppt, ΔM – изменение концентрации CO₂ в камере, ppt; P – атмосферное давление, Па, V – объем камеры, м³, 8.314 – универсальная газовая постоянная, (Па×м³)/(К×моль), t – температура воздуха, °C, 273 – параметр для пересчета температуры воздуха в K.

Результаты измерения пересчитывали в показатели интенсивности эмиссии CO₂ и выражали в г C-CO₂ с 1 м² площади почвы за 1 ч. Измерения проводили в трех повторностях. Полевые опыты были заложены в первой половине мая 2022 г., первое измерение было проведено через 7 дней после подготовки опытных участков, то есть после стабилизации состояния почвенной микрофлоры и потоков газов. Общая продолжительность эксперимента составила 2 вегетационных периода 2022–2023 гг.

Для оценки изменения гумусного состояния старопахотного горизонта получали смешанные образцы и определяли исходные значения показателей (сразу после распашки участка постановки опыта). Смешанные образцы составляли из десяти индивидуальных образцов, отобранных тростевым буром на всю глубину свежевспаханного горизонта. По той же схеме отбирали образцы для оценки изменения показателей гумусного состояния через 6, 12 и 18 мес с начала проведения полевого эксперимента. Определяли содержание общего углерода (C_{общ}) по методу Тюрина [30], содержание углерода, растворимого в кипящей воде (C_{кв}), по методике Коршенса–Шульца [31] и содержание углерода, растворимого в смеси Na₄P₂O₇-NaOH (C_{щел}), пирофосфатным методом по Кононовой–Бельчиковой [32].

Результаты представляли в виде среднего значения параметра и стандартной ошибки среднего значения по выборке. Оценку разности средних значений показателей гумусного состояния проводили с использованием теста Стьюдента (*t*-критерий) для независимых выборок с оценкой равенства дисперсий по *F*-критерию Фишера. Для оценки значимости изменений содержания C_{общ} и C_{щел} в ходе полевого эксперимента использовали однофакторный дисперсионный анализ. Статистические расчеты проводили в среде MS Excel (Microsoft Corp., США).

2. Результаты и их обсуждение

Результаты полевых измерений эмиссии CO₂ на распаханных участках (варианты опыта) и примыкающих к ним участках залежи (контроль) в течение вегетационного периода 2022 г. демонстрируют сильную изменчивость (табл. 1). В литературе варьирование показателей почвенного дыхания в течение вегетационного периода традиционно объясняется изменением температуры и влажности почвы, которые определяют скорость деструкции ОВ и интенсивность выделения CO₂ из почвы [33–35]. В вегетационный период интенсивность эмиссии CO₂ из почвы может существенно увеличиваться и достигать значимых величин. Например, в работе Кургановой [36] интенсивность выделения CO₂ из почв под луговыми ценозами южной тайги в среднем составляла 100 мг C/(m²×ч), но при высоких температурах воздуха достигала значений 250–380 мг C/(m²×ч). Такого же порядка интенсивность выделения CO₂ в теплые месяцы получена в настоящей работе под залежной растительностью. Возрастание численности и биомассы различных групп микроорганизмов, сопровождающееся увеличением интенсивности дыхания в залежных почвах по сравнению с аналогичными пахотными почвами, отмечается в работах [37, 38]. Известно также, что годовая сумма почвенного дыхания под залежной растительностью может достигать исходного уровня, который был в ненарушенных естественных экосистемах, за то же время, что и восстановление запасов фитомассы, но значительно раньше, чем воссоздается запас ПОВ [39].

Ожидаемо низкие значения эмиссии CO₂ характерны для всех участков в начале и в конце вегетационного периода, а максимальная эмиссия достигается в середине вегетации. Резкое увеличение эмиссии CO₂ на опытном участке наблюдается в июле до 0.62–1.00 г C-CO₂/(m²×ч), что, скорее всего, связано с увеличением среднесуточных температур, приводящим к значительному усилению минерализации растительных остатков и части ПОВ на распаханных участках залежи. Вместе с тем средние значения эмиссии CO₂, рассчитанные за весь вегетационный период, подчиняются следующей закономерности: минимальная эмиссия на контрольной и опытных делянках характерна для участка с минимальным содержанием ПОВ, средняя – для участка со средним содержанием ПОВ и максимальная – для участка с наиболее высоким содержанием ПОВ. Поэтому можно сделать вывод, что эмиссия CO₂ как под залежами, так и после их распашки во многом определяется содержанием ПОВ в старопахотном горизонте. В целом выделение углекислого газа из распаханного старопахотного горизонта в 3.2–3.4 раза выше, чем под исходной растительностью.

Табл. 1. Интенсивность эмиссии CO₂(г C-CO₂/(m²×ч)) на контрольных и опытных участках в течение вегетационных периодов 2022–2023 гг.
Table 1. CO₂ emission intensity (g C-CO₂/(m²×h)) of the control and experimental sites during the growing seasons of 2022–2023

| Участок | Интенсивность эмиссии CO ₂ , г C-CO ₂ /(m ² ×ч) | | | | | | Средняя эмиссия за вегетационный период, г C-CO ₂ /(m ² ×ч) | |
|---------------------------------------|--|----------------------|----------------------|---------------|---------------|---------------|---|-------|
| | Вторая половина мая | Первая половина июня | Вторая половина июня | Июль | Август | Сентябрь | Октябрь | |
| Вегетационный период 2022 г. | | | | | | | | |
| Участок с низким содержанием ПОВ | Контроль 0.031 ± 0.006 | 0.156 ± 0.005 | 0.079 ± 0.002 | 0.114 ± 0.004 | 0.218 ± 0.004 | 0.132 ± 0.004 | 0.039 ± 0.006 | 0.110 |
| | Опыт 0.22 ± 0.02 | 0.38 ± 0.03 | 0.29 ± 0.05 | 0.62 ± 0.03 | 0.43 ± 0.05 | 0.31 ± 0.01 | 0.203 ± 0.008 | 0.351 |
| Участок со средним содержанием ПОВ | Контроль 0.031 ± 0.008 | 0.156 ± 0.006 | 0.268 ± 0.006 | 0.20 ± 0.01 | 0.051 ± 0.007 | 0.065 ± 0.008 | 0.024 ± 0.003 | 0.114 |
| | Опыт 0.21 ± 0.02 | 0.41 ± 0.03 | 0.51 ± 0.03 | 0.74 ± 0.04 | 0.32 ± 0.02 | 0.27 ± 0.02 | 0.23 ± 0.02 | 0.383 |
| Участок с высоким содержанием ПОВ | Контроль 0.050 ± 0.005 | 0.170 ± 0.008 | 0.13 ± 0.01 | 0.25 ± 0.02 | 0.193 ± 0.008 | 0.101 ± 0.004 | 0.031 ± 0.002 | 0.132 |
| | Опыт 0.21 ± 0.02 | 0.41 ± 0.03 | 0.38 ± 0.02 | 1.00 ± 0.03 | 0.51 ± 0.02 | 0.35 ± 0.02 | 0.19 ± 0.01 | 0.434 |
| Средняя температура почвы на глубине* | | | | | | | | |
| Глубина | 1 см 9.3 | 16.3 | 16.7 | 20.5 | 23.2 | 15.3 | 4.0 | |
| | 0.5 | 1.38 | 2.04 | 2.03 | 5.90 | 1.42 | 0.19 | |
| | 5 см 9.2 | 14.3 | 15.3 | 18.9 | 19.2 | 15.2 | 5.0 | |
| | 0.44 | 1.38 | 0.96 | 1.11 | 4.13 | 1.38 | 0.19 | |
| Вегетационный период 2023 г. | | | | | | | | |
| Участок с низким содержанием ПОВ | Контроль 0.15 ± 0.02 | 0.124 ± 0.009 | 0.08 ± 0.01 | 0.10 ± 0.02 | 0.12 ± 0.01 | 0.10 ± 0.01 | 0.097 ± 0.009 | 0.111 |
| | Опыт 0.48 ± 0.06 | 0.18 ± 0.02 | 0.24 ± 0.02 | 0.41 ± 0.05 | 0.41 ± 0.03 | 0.13 ± 0.02 | 0.17 ± 0.03 | 0.285 |
| Участок со средним содержанием ПОВ | Контроль 0.17 ± 0.01 | 0.14 ± 0.02 | 0.10 ± 0.02 | 0.063 ± 0.007 | 0.10 ± 0.02 | 0.022 ± 0.003 | 0.035 ± 0.007 | 0.091 |
| | Опыт 0.66 ± 0.02 | 0.21 ± 0.02 | 0.25 ± 0.04 | 0.46 ± 0.06 | 0.35 ± 0.04 | 0.11 ± 0.02 | 0.107 ± 0.008 | 0.307 |
| Участок с высоким содержанием ПОВ | Контроль 0.18 ± 0.02 | 0.115 ± 0.009 | 0.08 ± 0.01 | 0.079 ± 0.009 | 0.087 ± 0.008 | 0.04 ± 0.01 | 0.07 ± 0.01 | 0.093 |
| | Опыт 0.661 ± 0.009 | 0.19 ± 0.03 | 0.24 ± 0.03 | 0.44 ± 0.04 | 0.43 ± 0.07 | 0.098 ± 0.006 | 0.17 ± 0.02 | 0.319 |
| Средняя температура почвы на глубине* | | | | | | | | |
| Глубина | 1 см 21.8 | 17.9 | 19.7 | 23.3 | 18.2 | 16.7 | 14.6 | |
| | 2.87 | 2.64 | 4.22 | 3.95 | 2.84 | 1.07 | 4.04 | |
| | 5 см 18.6 | 15.6 | 15.8 | 19.6 | 17.7 | 15.0 | 12.0 | |
| | 2.45 | 1.62 | 2.75 | 2.02 | 2.49 | 1.18 | 2.03 | |

Примечание: * – среднее значение (в числителе) и стандартное отклонение (в знаменателе)

На рис. 1 представлена динамика разности эмиссии CO₂ на опытных и контрольных участках в течение вегетационного периода 2022 г. Невысокие значения этого параметра наблюдаются в начале и конце вегетационного периода. Резкое увеличение происходит в июле, что, скорее всего, связано с увеличением интенсивности минерализации растительных остатков и накопленного под залежной растительностью ПОВ на распаханных участках вследствие повышения температуры старопахотного горизонта. Минимальная разница средней эмиссии между опытом и контролем за весь вегетационный период (0.241 г С-CO₂/(m²×ч)) характерна для участка с низким содержанием ПОВ, средняя (0.269 г С-CO₂/(m²×ч)) – для участка со средним содержанием ПОВ, а максимальная (0.302 г С-CO₂/(m²×ч)) – для участка с высоким содержанием ПОВ.

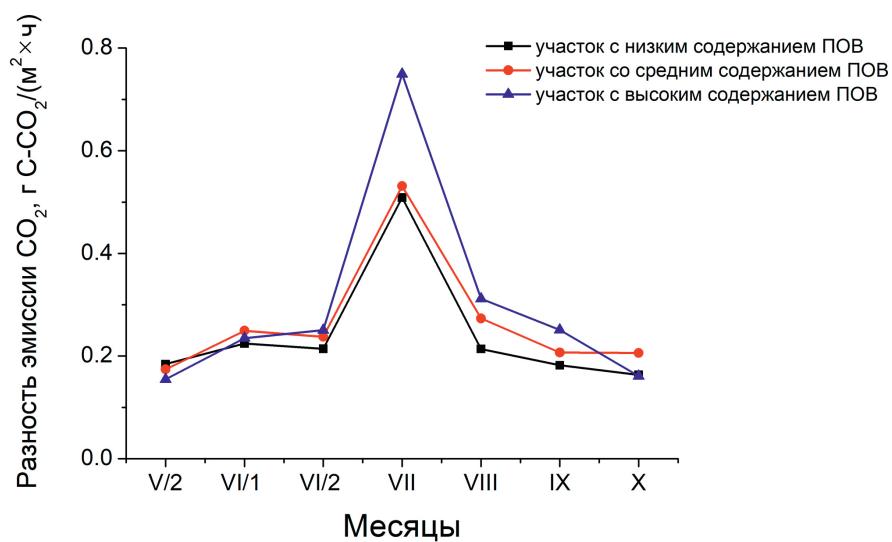


Рис. 1. Динамика разности интенсивности эмиссии CO₂ на опытных и контрольных участках с различным содержанием ПОВ по месяцам вегетационного периода 2022 г. (первый год полевого эксперимента, V/2 – вторая половина мая, VI/1 – первая половина июня, VI/2 – вторая половина июня, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь, X – октябрь)

Fig. 1. Monthly dynamics of the differences in CO₂ emission intensity between the experimental and control sites with various SOM levels during the growing season of 2022 (first year of the field experiment, V/2 – second half of May, VI/1 – first half of June, VI/2 – second half of June, VII – July, VIII – August, IX – September, X – October)

К концу первого вегетационного периода полевого эксперимента проведено предварительное определение содержания C_{общ}, C_{кв} и C_{щел}. Сравнение с исходным состоянием показывает снижение содержание C_{общ} в среднем на 3–4 %, однако это отличие статистически не значимо. Содержание C_{кв}, наоборот, увеличивается в среднем на 15–30 %, что, видимо, связано с новообразованием этой фракции ПОВ за счет разложения растительных остатков. Содержание углерода, экстрагируемого кипящей водой и другими «мягкими» растворителями, при формировании залежей растет по сравнению с таковым для пашни, но показатель является лабильным и в значительной мере может определяться поступлением в почву растительных остатков и обилием микробной биомассы [17]. Содержание C_{щел} на распаханных участках к концу первого вегетационного периода в различных вариантах опыта уменьшается на 15–20 % по сравнению с исходным. Статистический анализ данных с применением t-теста независимых выборок показал значимость выявленных различий (при $p = 0.05$) в вариантах опыта, поставленных на участках со средним ($t = 3.67$ при $t_{\text{крит}} = 2.91$) и высоким ($t = 3.00$ при $t_{\text{крит}} = 2.13$) содержанием ПОВ. Для участка с низким содержанием ПОВ раз-

личие статистически не значимо ($t = 1.87$ при $t_{\text{крит}} = 2.13$). В дальнейшем в вариантах опыта проводили определение только $C_{\text{общ}}$ и $C_{\text{щел}}$ как наиболее перспективных и информативных показателей в аспекте оценки минерализации ПОВ при распашке залежей.

В течение вегетационного периода 2023 г. эмиссия CO₂ на контрольных и опытных участках изменяется статистически значимо (табл. 1). Высокие значения интенсивности эмиссии получены для мая, июля и августа, которые в 2023 г. характеризовались высокими положительными температурами, а низкие значения наблюдаются в июне, сентябре и октябре. Несмотря на существенные колебания эмиссии CO₂ из старопахотного горизонта, средние значения, рассчитанные на весь вегетационный период 2023 г., демонстрируют выраженную закономерность, заключающуюся в более высокой эмиссии CO₂ (в 2.6–3.3 раза) на опытных участках по сравнению с контрольными. В целом интенсивность выделения CO₂ из распаханного участка залежи за вегетационный период 2023 г. снижается на 20–30 % по сравнению с вегетационным периодом 2022 г. При этом сохраняется прямая зависимость средних значений интенсивности от исходного содержания ПОВ (табл. 1).

На рис. 2 представлен график изменения разности эмиссии CO₂ на опытных и контрольных участках в течение вегетационного периода 2023 г. Максимальная разница проявляется в мае, июле и августе, а минимальная – в июне, сентябре и октябре при выраженном снижении температуры почвы. В 2023 г., как и 2022 г. проявляется общая закономерность: минимальная разность величин средней эмиссии CO₂ за весь вегетационный период на опытных и контрольных участках достигается в случае низкого содержания ПОВ (0.174 г C-CO₂/(m²·ч)), среднее значение разности – при среднем содержании ПОВ (0.216 г C-CO₂/(m²·ч)) и максимальное – при высоком содержании ПОВ (0.226 г C-CO₂/(m²·ч)). Средняя разность эмиссии между опытом и контролем снижается на второй год поведения эксперимента на 20–30 % по сравнению с первым годом, но все же остается достаточно высокой.

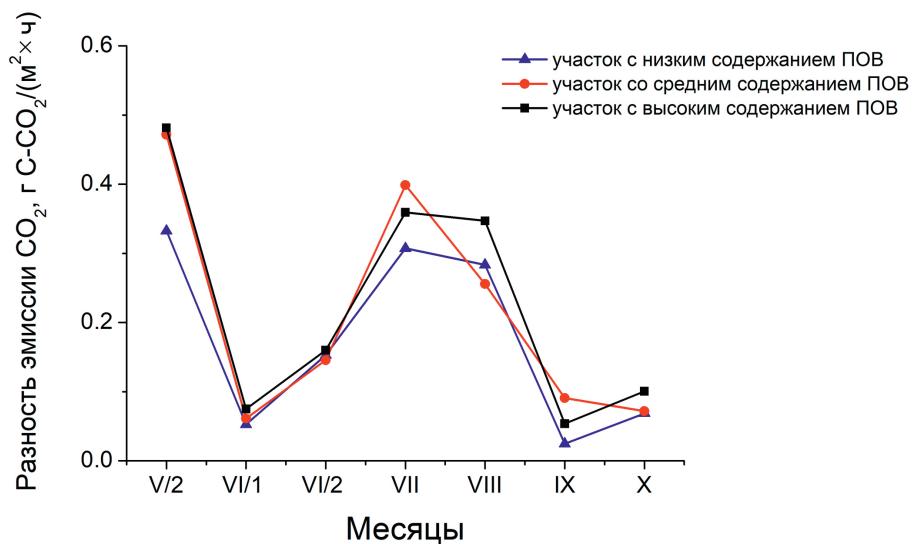


Рис. 2. Динамика разности интенсивности эмиссии CO₂ на опытных и контрольных участках с различным содержанием ПОВ по месяцам вегетационного периода 2023 г. (второй год полевого эксперимента, V/2 – вторая половина мая, VI/1 – первая половина июня, VI/2 – вторая половина июня, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь, X – октябрь)

Fig. 2. Monthly dynamics of the differences in CO₂ emission intensity between the experimental and control sites with various SOM levels during the growing season of 2023 (second year of the field experiment, V/2 – second half of May, VI/1 – first half of June, VI/2 – second half of June, VII – July, VIII – August, IX – September, X – October)

Через 12 и 18 месяцев от начала полевого эксперимента изучены изменения содержания C_{общ} и C_{щел} в результате распашки залежи (табл. 2), а также проведена оценка их статистической значимости.

Табл. 2. Изменение содержания C_{общ} и C_{щел} в полевом эксперименте длительностью 6, 12 и 18 месяцев по сравнению с исходным состоянием ($n = 3$)

Table 2. C_{tot} and C_{alk} changes during the field experiment that lasted 6, 12, and 18 months as compared to the initial state ($n = 3$)

| Тип участка | Длительность опыта, мес. | C _{общ} , % | C _{щел} , % |
|------------------------------------|--------------------------|----------------------|----------------------|
| Участок с низким содержанием ПОВ | 0 (исходное состояние) | 0.84 ± 0.07 | 0.41 ± 0.04 |
| | 6 | 0.81 ± 0.07 | 0.04 ± 0.03 |
| | 12 | 0.81 ± 0.03 | 0.03 ± 0.03 |
| | 18 | 0.80 ± 0.02 | 0.03 ± 0.02 |
| Участок со средним содержанием ПОВ | 0 (исходное состояние) | 1.01 ± 0.08 | 0.45 ± 0.05 |
| | 6 | 0.97 ± 0.09 | 0.37 ± 0.01 |
| | 12 | 0.97 ± 0.04 | 0.35 ± 0.03 |
| | 18 | 0.95 ± 0.04 | 0.35 ± 0.02 |
| Участок с высоким содержанием ПОВ | 0 (исходное состояние) | 1.3 ± 0.1 | 0.51 ± 0.05 |
| | 6 | 1.25 ± 0.08 | 0.40 ± 0.04 |
| | 12 | 1.21 ± 0.08 | 0.40 ± 0.03 |
| | 18 | 1.19 ± 0.06 | 0.38 ± 0.03 |

Анализ данных показывает снижение содержания C_{общ} и C_{щел} в течение всех 18 мес., что в целом согласуется с результатами полевого определения интенсивности эмиссии CO₂ из старопахотного горизонта. Показано, что через 18 мес. после распашки залежей снижение содержания C_{общ} по отношению к исходному составляет 4.8 % для участка с низким содержанием ПОВ, 6.0 % для участка со средним содержанием ПОВ и 8.5 % для участка с высоким содержанием ПОВ. Однако по данным однофакторного дисперсионного анализа различие статистически незначимо для всех вариантов (табл. 3).

Табл. 3. Результаты однофакторного дисперсионного анализа данных по изменению содержания C_{общ} и C_{щел} в различных вариантах полевого эксперимента длительностью 6, 12 и 18 месяцев по сравнению с исходным состоянием (* – различие статистически значимо)

Table 3. One-way ANOVA results for the C_{tot} and C_{alk} changes in various variants of the field experiment that lasted 6, 12, and 18 months as compared to the initial state (* – statistically significant difference)

| Варианты полевого эксперимента | F-критерий | | | |
|----------------------------------|---|--|---|--|
| | C _{общ} , 6,12 мес (F _{крит} = 5.14) | C _{общ} , 6,12 и 18 мес (F _{крит} = 4.07) | C _{щел} , 6,12 мес (F _{крит} = 5.14) | C _{щел} , 6,12 и 18 мес (F _{крит} = 4.07) |
| Почва с низким содержанием ПОВ | 0.16 | 0.21 | 3.21 | 3.14 |
| Почва со средним содержанием ПОВ | 0.21 | 0.26 | 5.43* | 4.79* |
| Почва с высоким содержанием ПОВ | 0.37 | 0.42 | 7.16* | 6.15* |

Уменьшение содержания C_{щел} по сравнению с исходным уровнем достигает 21.9, 22.2 и 25.5 % на участках с низким, средним и высоким содержаниями ПОВ соответственно. При этом различие в C_{щел} для полевого опыта и исходного состояния на участках со средним и высоким содержанием ПОВ является статистически значимым (табл. 3).

В результате проведения полевого эксперимента в течение двух вегетационных периодов показано, что эмиссия CO₂ на распаханных участках заметно выше, чем на прилегающих залежных участках. Она зависит от исходного содержания ПОВ и сопровождается статистически значимым уменьшением содержания C_{щел} при достаточно высоком уровне накопления запасов ПОВ. Проведенный эксперимент не предполагал раздельную оценку потоков CO₂ из распаханной залежной почвы, образующихся за счет разложения растительных остатков и минерализации ПОВ, поскольку реализация такого подхода в полевых опытах представляется чрезвычайно трудной, а, возможно, в определенной степени и нерешаемой задачей. По мнению некоторых авторов [37], разделение источников эмиссии CO₂ из почв по показателю базального дыхания является более перспективным при проведении лабораторных инкубационных опытов с удалением и без удаления корневой массы. Вместе с тем признание наличия прямых и обратных связей между содержанием ПОВ и показателями обилия фитоценозов постулируется для большинства концептуальных моделей, ориентированных на оценку динамики ОВ в почвах [40, 41]. В работе [25] показано наличие тесной корреляции ($r = 0.91$, $p = 0.01$) между содержанием сухого вещества корней и растительных остатков под залежами и запасом ПОВ в слое (0–10 см) старопахотного горизонта. Наличие подобных связей позволяет допустить, что оптимально подобранные показатели гумусного состояния могут быть использованы при построении прогнозных пространственных моделей эмиссии CO₂ не только в качестве прямых предикторов, отражающих потенциальную подверженность ПОВ залежей минерализации при распашке, но и как косвенных предикторов, отражающих потоки углекислого газа, поступающего в атмосферу за счет минерализации растительных остатков.

Заключение

В ходе проведения полевого эксперимента, моделирующего распашку постагрогенных почв, показано, что эмиссия CO₂ в первый и второй вегетационные периоды выше (в 3.2–3.4 и 2.6–3.3 раза соответственно), чем под нетронутой залежной растительностью. Выявлено, что интенсивность эмиссии CO₂ в значительной степени определяется содержанием ПОВ. Разница средней эмиссии для опытных и контрольных участков за первый вегетационный период (2022 г.) увеличивается с ростом содержания ПОВ. Во второй вегетационный период (2023 г) эта тенденция сохраняется несмотря на то, что средняя разница эмиссии CO₂ уменьшается на 20–30 % по сравнению с первым годом. Установлено статистически значимое снижение содержания C_{щел} после распашки залежи относительно исходного (22.2 и 25.5 % для участков со средним и высоким содержанием ПОВ). Результаты проведенного полевого эксперимента показали, что содержание C_{щел} может оцениваться как наиболее перспективный показатель гумусного состояния старопахотного горизонта постагрогенных почв, который может использоваться для построения прогнозных моделей эмиссии CO₂ в атмосферу при распашке залежных земель, но только при достаточно высоких запасах ПОВ, накопленных за постагрогенную эволюцию.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. *Li S., Li X.* Global understanding of farmland abandonment: A review and prospects // *J. Geogr. Sci.* 2017. V. 27, No 1. P. 1123–1150. <https://doi.org/10.1007/s11442-017-1426-0>.
2. *Ustaoglu E., Collier M.J.* Farmland abandonment in Europe: An overview of drivers, consequences, and assessment of the sustainability implications // *Environ. Rev.* 2018. V. 26, No 4. P. 396–416. <https://doi.org/10.1139/er-2018-0001>.
3. *Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Нефедова Т.Г.* Динамика сельскохозяйственных земель России в XX в. и постагротенное восстановление растительности и почв. М.: Геос, 2010. 416 с.
4. *Иванов А.Л., Завалин А.А., Кузнецов М.С., Захаренко В.А., Свинцов И.П., Карпухин А.И., Исаев В.А., Гулюк Г.Г., Чекмарев П.А., Ефанов П.А., Кирюшин В.И., Хитров Н.Б., Каиштанов А.Н., Апарин Б.Ф., Карманов И.И., Булгаков Д.С., Молчанов Э.Н., Рожков В.А., Симакова М.С., Рухович Д.И., Любимова И.Н., Назарова Л.Ф., Алексахин Р.М., Санжарова Н.И., Шубина О.А., Прудников П.В., Новиков А.А., Титов И.Е., Кизяев Б.М., Кирейчева Л.В., Ковалев Н.Г., Сычев В.Г., Лунев М.И., Павлихина А.В., Еськов А.И., Тарасов С.И., Черкасов Г.Н., Масютенко Н.П., Кулик К.Н., Сизов О.А., Косолапов В.М., Кутузова А.Н., Добровольский Г.В., Шоба С.А., Урусевская И.С., Алябина И.О., Карпова Д.В., Люри Д.И., Горячкин С.В., Караваева Н.А., Денисенко Е.А., Волков С.Н., Вершинин В.В., Варламов А.А., Лойко П.Ф., Миндрин А.С., Сапожников П.Н., Оглезнев А.К., Сорокина О.А., Федоренко В.Ф.* Агроэкологическое состояние и перспективы использования земель, выбывших из активного сельскохозяйственного производства / под ред. Романенко Г.А. М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2008. 64 с.
5. *Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Швиденко А.З., Сапожников П.М.* Изменение общего пула органического углерода в залежных почвах России в 1990–2004 гг. // *Почвоведение*. 2010. № 3. С. 361–368.
6. *Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y.* Large-scale carbon sequestration in post-agrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan // *Catena*. 2015. V. 133. P. 461–466. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.06.002>.
7. *Kudeyarov V.N.* Soil-biogeochemical aspects of arable farming in the Russian Federation // *Eurasian Soil Sci.* 2019. V. 52, No 1. P. 94–104. <https://doi.org/10.1134/S1064229319010095>.
8. *Некрич А.С., Люри Д.И.* Изменения динамики аграрных угодий России в 1990–2014 гг. // *Известия РАН. Сер. географическая*. 2019. № 3. С. 64–77. <https://doi.org/10.31857/S2587-55662019364-77>.
9. Постановление Правительства Российской Федерации от 14 мая 2021 г. № 731 «О Государственной программе эффективного вовлечения в оборот земель сельскохозяйственного назначения и развития мелиоративного комплекса Российской Федерации». URL: <http://base.garant.ru/400773886/>
10. *Alcantara C., Kuemmerle T., Baumann M., Bragina E.V., Griffiths P., Hostert P., Knorn J., Müller D., Prishchepov A.V., Schierhorn F.* Mapping the extent of abandoned farmland in Central and Eastern Europe using MODIS time series satellite data // *Environ. Res. Lett.* 2013. V. 8, No 3. Art. 035035. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035035>.
11. *Guo L.B., Gifford R.M.* Soil carbon stock and land use change: A meta analysis // *Global Change Biol.* 2002. V. 8, No 4. P. 345–360. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2002.00486.x>.
12. *Mueller C.W., Koegel-Knabner I.* Soil organic carbon stocks, distribution, and composition affected by historic land use changes on adjacent sites // *Biol. Fertil. Soils*. 2009. V. 45, No 4. P. 347–359. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0336-9>.
13. *Kalinina O., Chertov O., Dolgikh A.V., Goryachkin S.V., Lyuri D.I., Vormstein S., Giani L.* Self-restoration of post-agrogenic Albeluvisols: Soil development, carbon stocks and dynamics of carbon pools // *Geoderma*. 2013. V. 207–208. P. 221–233. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.05.019>.
14. *Гиниятуллин К.Г., Рязанов, Смирнова Е.В., Латыпова Л.И., Рыжих Л.Ю.* Использование геостатистических методов для оценки запасов органического вещества в залежных почвах // Ученые

- записки Казанского университета. Серия Естественные науки. 2019. Т. 161, кн. 2. С. 275–292. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.2.275-292>.
15. Курганова И.Н., Телеснина В.М., Лопес де Гереню В.О., Личко В.И., Караванова Е.И. Динамика пулов углерода и биологической активности агродерново-подзолов южной тайги в ходе постагрогенной эволюции // Почвоведение. 2021. № 3. С. 287–303. <https://doi.org/10.31857/S0032180X21030102>.
 16. Семенов В.М., Крачченко И.К., Иванникова Л.А., Кузнецова Т.В., Семенова Н.А., Гисперт Н., Пардини Д. Экспериментальное определение активного органического вещества в некоторых почвах природных и сельскохозяйственных экосистем // Почвоведение. 2006. № 3. С. 282–292.
 17. Ерохова А.А., Макаров М.И., Моргун Е.Г., Рыжкова И.М. Изменение состава органического вещества дерново-подзолистых почв в результате естественного восстановления леса на пашне // Почвоведение. 2014. № 11. С. 1308–1314. <https://doi.org/10.7868/S0032180X14110045>.
 18. Giniyatullin K.G., Smirnova E.V., Ryzhikh L.Yu., Latipova L.I. Spectral characteristics of water-soluble and alkaline-soluble organic substance of fallow light-gray forest soils // IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci. 2019. V. 315, No 5. Art. 052021. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/315/5/052021>.
 19. Кудеяров В.Н. Современное состояние углеродного баланса и предельная способность почв к поглощению углерода на территории России // Почвоведение. 2015. № 9. С. 1049–1060. <https://doi.org/10.7868/S0032180X15090087>.
 20. Гиниятуллин К.Г., Сахабиев И.А., Окунев Р.В., Кадырова Р.Г., Рыжих Л.Ю. Изучение в длительном лабораторном инкубационном эксперименте потенциальной подверженности минерализации органического вещества постагрогенных светло-серых почв // Аграрная наука. 2024. Вып. 1. С. 97–101. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-378-1-97-101>.
 21. Ioffe G., Nefedova T., Kirsten D.B. Land abandonment in Russia // Eurasian Geogr. Econ. 2012. V. 53, No 4. P. 527–549. <https://doi.org/10.2747/1539-7216.53.4.527>.
 22. Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., McCarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive // Remote Sens. Environ. 2015. V. 159. P. 28–43. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.11.027>.
 23. Goga T., Feranec J., Bucha T., Rusnák M., Sačkov I., Barka I., Kopecká M., Papčo J., Ot'ahel' J., Szatmári D., Pazúr R., Sedliak M., Pajtik J., Vladovič J. A review of the application of remote sensing data for abandoned agricultural land identification with focus on Central and Eastern Europe // Remote Sens. 2019. V. 11, No 23. Art. 2759. <https://doi.org/10.3390/rs11232759>.
 24. Ershov D.V., Gavril'yuk E.A., Koroleva N.V., Belova E.I., Tikhonova E.V., Shopina O.V., Titovets A.V., Tikhonov G.N. Natural afforestation on abandoned agricultural lands during post-Soviet period: A comparative Landsat data analysis of bordering regions in Russia and Belarus // Remote Sens. 2022. V. 14, No 2. Art. 322. <https://doi.org/10.3390/rs14020322>.
 25. Giniyatullin K.G., Sahabiev I.A., Ryazanov S.S., Smirnova E.V., Tishin D.V., Latypova K.I. Possibility of using zoning of fallow vegetation by vegetation indices to assess organic matter accumulation in postagrogenic soils // Eurasian Soil Sci. 2023. V. 56, No 8. P. 1130–1138. <https://doi.org/10.1134/S1064229323600951>.
 26. Lesiv M., Schepaschenko D., Moltchanova E., Bun R., Dürrauer M., Prischepov A.V., Schierhorn F., Estel S., Kuemmerle T., Alcántara C., Kussul N., Shchepashchenko M., Kutovaya O., Martynenko O., Karminov V., Shvidenko A., Havlik P., Kraxner F., See L., Fritz S. Spatial distribution of arable and abandoned land across former Soviet Union countries // Sci. Data. 2018. V. 5. Art. 180056. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.56>.
 27. Курганова И.Н., Ермолаев А.М., Лопес де Гереню В.О., Ларионова А.А., Кузяков Я., Келлер Т., Ланге Ш. Баланс углерода в почвах залежей Подмосковья // Почвоведение. 2007. № 1. С. 60–68.
 28. Когут Б.М., Семенов В.М., Артемьевна З.С., Данченко Н.Н. Дегумусирование и почвенная секвестрация углерода // Агрохимия. 2021. № 5. С. 3–13. <https://doi.org/10.31857/S0002188121050070>.
 29. Кудеяров В.Н. Почвенное дыхание и секвестрация углерода (обзор) // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1011–1022. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23990017>.

30. ГОСТ 26213-91. Почвы. Методы определения органического вещества. М.: Издательство стандартов, 1992. 7 с.
31. Шульц Е., Деннер Б., Хоффман Г. Метод определения углерода и азота, экстрагируемых горячей водой // Методы исследования органического вещества почв. М.: Россельхозакадемия – ГНУ ВНИПТИОУ, 2005. С. 230–240.
32. Кононова М.М., Бельчикова Н.П. Ускоренные методы определения состава гумуса минеральных почв // Почвоведение. 1961. № 10. С. 75–87.
33. Lomander A., Kätterer T., Andrén O. Carbon dioxide evolution from top- and subsoil as affected by moisture and constant and fluctuation temperature // Soil Biol. Biochem. 1998. V. 30, No 14. P. 2017–2022. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00076-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00076-5).
34. Kurganova I., Lopes De Gerenyu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature sensitivity of soil respiration in two temperate forest ecosystems: The synthesis of a 24-year continuous observation // Forests. 2022. V. 13, No 9. Art. 1374. <https://doi.org/10.3390/f13091374>.
35. Курганова И.Н., Лопес Де Гереню В.О., Мякишина Т.Н., Сапронов Д.В., Хорошаев Д.А., Аблеева В.А. Температурная чувствительность дыхания почв луговых ценозов в зоне умеренно-континентального климата: анализ данных 25-летнего мониторинга // Почвоведение. 2023. № 9. С. 1059–1076. <https://doi.org/10.31857/S0032180X23600476>.
36. Курганова И.Н. Эмиссия и баланс диоксида углерода в наземных экосистемах России: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва, 2010. 48 с.
37. Ананьева Н.Д., Сусыян Е.А., Рыжова И.М., Бочарникова Е.О., Стольникова Е.В. Углерод микробной биомассы и микробное продуцирование двуокиси углерода дерново-подзолистыми почвами постагрогенных биогеоценозов и коренных ельников южной тайги (Костромская область) // Почвоведение. 2009. № 9. С. 1108–1116.
38. Полянская Л.М., Суханова Н.И., Чакмазян К.В., Звягинцев Д.Г. Особенности изменения структуры микробной биомассы почв в условиях залежи // Почвоведение. 2012. № 7. С. 792–798.
39. Карелин Д.В., Горячкин С.В., Кудиков А.В., Лопес де Гереню В.О., Лунин В.Н., Долгих А.В., Люри Д.И. Изменения запасов углерода и эмиссии CO₂ в ходе постагrogenной сукцессии растительности на серых почвах в Европейской части России // Почвоведение. 2017. № 5. С. 580–594. <https://doi.org/10.7868/80032180X17050070>.
40. Росновский И.Н. Системный анализ и математическое моделирование процессов в почвах. Томск: Томский государственный университет, 2007. 312 с.
41. Шеин Е.В., Рыжова И.М. Математическое моделирование в почвоведении. М.: ИП Маракушев А.Б., 2016. 377 с.

References

- Li S., Li X. Global understanding of farmland abandonment: A review and prospects. *J. Geogr. Sci.*, 2017, vol. 27, no. 1, pp. 1123–1150. <https://doi.org/10.1007/s11442-017-1426-0>.
- Ustaoglu E., Collier M.J. Farmland abandonment in Europe: An overview of drivers, consequences, and assessment of the sustainability implications. *Environ. Rev.*, 2018, vol. 26, no. 4, pp. 396–416. [https://doi.org/10.1139\(er-2018-0001](https://doi.org/10.1139(er-2018-0001).
- Люри Д.И., Горячкін С.В., Караваєва Н.А., Денисенко Е.А., Недєдова Т.Г. *Dinamika sel'skokhozyaistvennykh zemel' Rossii v XX v. i postagrogennoe vosstanovlenie rastitel'nosti i pochv* [Dynamics of Agricultural Lands in Russia in the 20th century and Post-Agrogenic Restoration of Vegetation and Soils]. Moscow, Geos, 2010. 416 p. (In Russian)
- Ivanov A.L., Zavalin A.A., Kuznetsov M.S., Zakharenko V.A., Svintsov I.P., Karpukhin A.I., Isaev V.A., Gulyuk G.G., Chekmarev P.A., Efanov P.A., Kiryushin V.I., Khitrov N.B., Kashtanov A.N., Aparin B.F., Karmanov I.I., Bulgakov D.S., Molchanov E.N., Rozhkov V.A., Simakova M.S., Rukhovich D.I., Lyubimova I.N., Nazarova L.F., Aleksakhin R.M., Sanzharova N.I., Shubina O.A., Prudnikov P.V., Novikov A.A., Titov I.E., Kizyaev B.M., Kireicheva L.V., Kovalev N.G., Sychev V.G., Luney M.I.,

- Pavlikhina A.V., Es'kov A.I., Tarasov S.I., Cherkasov G.N., Masyutenko N.P., Kulik K.N., Sizov O.A., Kosolapov V.M., Kutuzova A.N., Dobrovolskii G.V., Shoba S.A., Urusevskaya I.S., Alyabina I.O., Karpova D.V., Lyuri D.I., Goryachkin S.V., Karavaeva N.A., Denisenko E.A., Volkov S.N., Vershinin V.V., Varlamov A.A., Loiko P.F., Mindrin A.S., Sapozhnikov P.N., Ogleznev A.K., Sorokina O.A., Fedorenko V.F. *Agroekologicheskoe sostoyanie i perspektivy ispol'zovaniya zemel', vybyvshikh iz aktivnogo sel'skokhozyaistvennogo proizvodstva* [Agroecological State and Prospects for the Use of Lands Abandoned for Active Agricultural Production]. Romanenko G.A. (Ed.). Moscow, FGNU "Rosinformagrotekh", 2008. 64 p. (In Russian)
5. Kurganova I.N., Lopes De Gerenu V.O., Shvidenko A.Z., Sapozhnikov P.M. Changes in the organic carbon pool of abandoned soils in Russia (1990–2004). *Eurasian Soil Sci.*, 2010, vol. 43, no. 3, pp. 333–340. <https://doi.org/10.1134/S1064229310030129>.
 6. Kurganova I., Lopes de Gerenu V., Kuzyakov Y. Large-scale carbon sequestration in post-agrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan. *Catena*, 2015, vol. 133, pp. 461–466. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.06.002>.
 7. Kudeyarov V.N. Soil-biogeochemical aspects of arable farming in the Russian Federation. *Eurasian Soil Sci.*, 2019, vol. 52, no. 1, pp. 94–104. <https://doi.org/10.1134/S1064229319010095>.
 8. Nekrich A.S., Lyuri D.I. Changes in the dynamics of agricultural lands in Russia in 1990–2014. *Izv. Ross. Akad. Nauk. Ser. Geogr.*, 2019, no. 3, pp. 64–77. <https://doi.org/10.31857/S2587-55662019364-77>. (In Russian)
 9. Resolution of the Government of the Russian Federation of May 14, 2021 no. 731 "On the State Program for the Effective Involvement of Agricultural Lands into Circulation and the Development of the Land Reclamation Complex of the Russian Federation". URL: <http://base.garant.ru/400773886/>. (In Russian)
 10. Alcantara C., Kuemmerle T., Baumann M., Bragina E.V., Griffiths P., Hostert P., Knorn J., Müller D., Prishchepov A.V., Schierhorn F. Mapping the extent of abandoned farmland in Central and Eastern Europe using MODIS time series satellite data. *Environ. Res. Lett.*, 2013, vol. 8, no. 3, art. 035035. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/8/3/035035>.
 11. Guo L.B., Gifford R.M. Soil carbon stock and land use change: A meta analysis. *Global Change Biol.*, 2002, vol. 8, no. 4, pp. 345–360. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2002.00486.x>.
 12. Mueller C.W., Koegel-Knabner I. Soil organic carbon stocks, distribution, and composition affected by historic land use changes on adjacent sites. *Biol. Fertil. Soils*, 2009, vol. 45, no. 4, pp. 347–359. <https://doi.org/10.1007/s00374-008-0336-9>.
 13. Kalinina O., Chertov O., Dolgikh A.V., Goryachkin S.V., Lyuri D.I., Vormstein S., Giani L. Self-restoration of post-agrogenic Albeluvisols: Soil development, carbon stocks and dynamics of carbon pools. *Geoderma*, 2013, vols. 207–208, pp. 221–233. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2013.05.019>.
 14. Giniyatullin K.G., Ryazanov S.S., Smirnova E.V., Latypova L.I., Ryzhikh L.Yu. Using geostatistical methods for evaluating organic matter reserves in fallow soils. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 2, pp. 275–292. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2019.2.275-292>. (In Russian)
 15. Kurganova I.N., Telesnina V.M., Lopes de Gerenu V.O., Lichko V.I., Karavanova E.I. The dynamics of carbon pools and biological activity of retic albic podzols in southern taiga during the postagrogenic evolution. *Eurasian Soil Sci.*, 2021, vol. 54, no. 3, pp. 337–351. <https://doi.org/10.1134/S1064229321030108>.
 16. Semenov B.M., Kravchenko I.K., Ivannikova L.A., Kuznetsova T.V., Semenova N.A., Gispert M., Pardini J. Experimental determination of the active organic matter content in some soils of natural and agricultural ecosystems. *Eurasian Soil Sci.*, 2006, vol. 39, no. 3, pp. 251–260. <https://doi.org/10.1134/S1064229306030033>.
 17. Erokhova A.A., Makarov M.I., Morgun E.G., Ryzhova I.M. Effect of the natural reforestation of an arable land on the organic matter composition in soddy-podzolic soils. *Eurasian Soil Sci.*, 2014, vol. 47, no. 11, pp. 1100–1106. <https://doi.org/10.1134/S1064229314110040>.

18. Giniyatullin K.G., Smirnova E.V., Ryzhikh L.Yu., Latipova L.I. Spectral characteristics of water-soluble and alkaline-soluble organic substance of fallow light-gray forest soils. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 2019, vol. 315, no. 5, art. 052021. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/315/5/052021>.
19. Kudeyarov V.N. Current state of the carbon budget and the capacity of Russian soils for carbon sequestration. *Eurasian Soil Sci.*, 2015, vol. 48, no. 9, pp. 923–933. <https://doi.org/10.1134/S1064229315090070>.
20. Ginijatullin K.G., Sakhabiev I.A., Okunev R.V., Kadyrova R.G., Ryzhikh L.Yu. Study in a long-term laboratory experiment of the potential susceptibility to mineralization of organic matter in post-agrogenic light gray soils. *Agrar. Sci.*, 2024, no. 1, pp. 97–101. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2024-378-1-97-101>. (In Russian)
21. Ioffe G., Nefedova T., Kirsten D.B. Land abandonment in Russia. *Eurasian Geogr. Econ.*, 2012, vol. 53, no. 4, pp. 527–549. <https://doi.org/10.2747/1539-7216.53.4.527>.
22. Potapov P.V., Turubanova S.A., Tyukavina A., Krylov A.M., McCarty J.L., Radeloff V.C., Hansen M.C. Eastern Europe's forest cover dynamics from 1985 to 2012 quantified from the full Landsat archive. *Remote Sens. Environ.*, 2015, vol. 159, pp. 28–43. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.11.027>.
23. Goga T., Feranec J., Bucha T., Rusnák M., Sačkov I., Barka I., Kopecká M., Papčo J., Ot'ahel' J., Szatmári D., Pazúr R., Sedliak M., Pajtik J., Vladovič J. A review of the application of remote sensing data for abandoned agricultural land identification with focus on Central and Eastern Europe. *Remote Sens.*, 2019, vol. 11, no. 23, art. 2759. <https://doi.org/10.3390/rs11232759>.
24. Ershov D.V., Gavrilyuk E.A., Koroleva N.V., Belova E.I., Tikhonova E.V., Shopina O.V., Titovets A.V., Tikhonov G.N. Natural afforestation on abandoned agricultural lands during post-Soviet period: A comparative Landsat data analysis of bordering regions in Russia and Belarus. *Remote Sens.*, 2022, vol. 14, no. 2, art. 322. <https://doi.org/10.3390/rs14020322>.
25. Giniyatullin K.G., Sahabiev I.A., Ryazanov S.S., Smirnova E.V., Tishin D.V., Latypova K.I. Possibility of using zoning of fallow vegetation by vegetation indices to assess organic matter accumulation in postagrogenic soils. *Eurasian Soil Sci.*, 2023, vol. 56, no. 8, pp. 1130–1138. <https://doi.org/10.1134/S1064229323600951>.
26. Lesiv M., Schepaschenko D., Moltchanova E., Bun R., Dürauer M., Prishchepov A.V., Schierhorn F., Estel S., Kuemmerle T., Alcántara C., Kussul N., Shchepashchenko M., Kutowaya O., Martynenko O., Karminov V., Shvidenko A., Havlik P., Kraxner F., See L., Fritz S. Spatial distribution of arable and abandoned land across former Soviet Union countries. *Sci. Data*, 2018, vol. 5, art. 180056. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.56>.
27. Kurganova I.N., Yermolaev A.M., Lopes de Gerenu V.O., Larionova A.A., Kuzyakov Ya., Keller T., Lange S. Carbon balance in the soils of abandoned lands in Moscow region. *Eurasian Soil Sci.*, 2007, vol. 40, no. 1, pp. 51–58. <https://doi.org/10.1134/S1064229307010085>.
28. Kogut B.M., Semenov V.M., Artem'eva Z.S., Danchenko N.N. Humus depletion and soil carbon sequestration. *Agrokhimiya*, 2021, no. 5, pp. 3–13. <https://doi.org/10.31857/S0002188121050070>. (In Russian)
29. Kudeyarov V.N. Soil respiration and carbon sequestration: A review. *Eurasian Soil Sci.*, 2023, vol. 56, no. 9, pp. 1191–1200. <https://doi.org/10.1134/S1064229323990012>.
30. State Standard 26213-91. Soils. Methods for determination of organic matter. Moscow, Izd. Stand., 1992. 7 p. (In Russian)
31. Schultz E., Denner B., Hoffman G. Method for determination of carbon and nitrogen extractable by hot water. In: *Metody issledovaniya organiceskogo veshchestva pochv* [Methods of Studying Soil Organic Matter]. Moscow, Rossel'khozakademiya – GNU BNIPTIOU, 2005, pp. 230–240. (In Russian)
32. Kononova M.M., Bel'chikova N.P. Accelerated methods for determining the composition of humus in mineral soils. *Pochvovedenie*, 1961, no. 10, pp. 75–87. (In Russian)

33. Lomander A., Kätterer T., Andrén O. Carbon dioxide evolution from top- and subsoil as affected by moisture and constant and fluctuation temperature. *Soil Biol. Biochem.*, 1998, vol. 30, no. 14, pp. 2017–2022. [https://doi.org/10.1016/S0038-0717\(98\)00076-5](https://doi.org/10.1016/S0038-0717(98)00076-5).
34. Kurganova I., Lopes De Gerenu V., Khoroshaev D., Myakshina T., Sapronov D., Zhmurin V. Temperature sensitivity of soil respiration in two temperate forest ecosystems: The synthesis of a 24-year continuous observation. *Forests*, 2022, vol. 13, no. 9, art. 1374. <https://doi.org/10.3390/f13091374>.
35. Kurganova I.N., Lopes De Gerenu V.O., Myakshina T.N., Sapronov D.V., Khoroshaev D.A., Ableeva V.A. Temperature sensitivity of soil respiration in grasslands in temperate continental climate zone: Analysis of 25-year-long monitoring data. *Eurasian Soil Sci.*, 2023, vol. 56, no. 9, pp. 1232–1246. <https://doi.org/10.1134/S1064229323601130>.
36. Kurganova I.N. Emission and balance of carbon dioxide in terrestrial ecosystems of Russia. *Extended Abstract of Dr. Sci. (Biology) Diss.* Moscow, 2010. 48 p. (In Russian)
37. Ananyeva N.D., Susyan E.A., Ryzhova I.M., Bocharnikova E.O., Stolnikova E.V. Microbial biomass carbon and the microbial carbon dioxide production by soddy-podzolic soils in postagrogenic biogeocenoses and in native spruce forests of the southern taiga (Kostroma oblast). *Eurasian Soil Sci.*, 2009, vol. 42, no. 9, pp. 1029–1037. <https://doi.org/10.1134/S1064229309090105>.
38. Polyanskaya L.M., Sukhanova N.I., Chakmazyan K.V., Zvyagintsev D.G. Changes in the structure of soil microbial biomass under fallow. *Eurasian Soil Sci.*, 2012, vol. 45, no. 7, pp. 710–716. <https://doi.org/10.1134/S1064229312030088>.
39. Karelina D.V., Goryachkin S.V., Kudikov A.V., Lopes de Gerenu V.O., Lunin V.N., Dolgikh A.V., Lyuri D.I. Changes in carbon pool and CO₂ emission in the course of postagrogenic succession on gray soils (Luvic Phaeozems) in European Russia. *Eurasian Soil Sci.*, 2017, vol. 50, no. 5, pp. 559–572. <https://doi.org/10.1134/S1064229317050076>.
40. Rosnovskii I.N. *Sistemnyi analiz i matematicheskoe modelirovanie protsessov v pochvakh* [Systems Analysis and Mathematical Modeling of Processes in Soils]. Tomsk, Tomsk. Gos. Univ., 2007. 312 p. (In Russian)
41. Shein E.V., Ryzhova I.M. *Matematicheskoe modelirovanie v pochvovedenii* [Mathematical Modeling in Soil Science]. Moscow, IP Marakushev A.B., 2016. 377 p. (In Russian)

Информация об авторах

Камиль Гашикович Гиниятуллин, кандидат биологических наук, доцент кафедры почвоведения имени И.В. Тюрина Института экологии, биотехнологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: ginijatullin@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4102-2209>

Ильназ Алимович Сахабиев, кандидат биологических наук, доцент кафедры почвоведения имени И.В. Тюрина Института экологии, биотехнологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: ilnassoil@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4339-9704>

Елена Васильевна Смирнова, кандидат биологических наук, доцент, заведующий кафедрой почвоведения имени И.В. Тюрина Института экологии, биотехнологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: elenavsmirnova@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3081-7615>

Денис Владимирович Тишин, кандидат биологических наук, доцент кафедры общей экологии Института экологии, биотехнологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: denis.tishin@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4790-2840>

Татьяна Алексеевна Макарова, аспирант кафедры почвоведения имени И.В. Тюрина Института экологии, биотехнологии и природопользования, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: t.deni1797@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9824-4905>

Author Information

Kamil G. Giniyatullin, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of Soil Science, Institute of Ecology, Biotechnology, and Nature Management, Kazan Federal University

E-mail: giniyatullin@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4102-2209>

Ilnas A. Sahabiev, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of Soil Science, Institute of Ecology, Biotechnology, and Nature Management, Kazan Federal University

E-mail: ilnassoil@yandex.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-4339-9704>

Elena V. Smirnova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Head of Department of Soil Science, Institute of Ecology, Biotechnology, and Nature Management, Kazan Federal University

E-mail: elenavsmirnova@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3081-7615>

Denis V. Tishin, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of General Ecology, Institute of Ecology, Biotechnology, and Nature Management, Kazan Federal University

E-mail: denis.tishin@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-4790-2840>

Tatyana A. Makarova, Postgraduate Student, Department of Soil Science, Institute of Ecology, Biotechnology, and Nature Management, Kazan Federal University

E-mail: t.deni1797@gmail.com

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-9824-4905>

Поступила в редакцию 23.12.2024

Received December 23, 2024

Принята к публикации 31.03.2025

Accepted March 31, 2025

Оригинальная статья

УДК 631.95

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.517-528>

Оценка повторяемости опустынивания пастбищ Калмыкии на основе дистанционных методов

В.Г. Юферев, В.В. Дорошенко 

Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук, г. Волгоград, Россия

 doroshenko-vv@yfanc.ru

Аннотация

Геоинформационное исследование ретроспективных материалов спутниковой съемки позволило установить пространственно-временную динамику изменения площади участков комплексного опустынивания и повторяемость опустынивания на территории Республики Калмыкия (за исключением распаханных земель). Оценка повторяемости проведена с использованием послойного анализа ячеек регулярной сетки площадью 100 га. Из результатов ежегодной оценки площади участков комплексного опустынивания (1984–2024 гг.) выбраны 17 ключевых лет, существенно отличающиеся по площади и количеству очагов опустынивания. Для определения пересечения суммарно установлено 67 тыс. участков комплексного опустынивания (площадь которых за 17 лет составила более 24 млн га), и с помощью регулярной сетки проведена оценка повторяемости опустынивания в эти годы. Нулевая повторяемость отмечается на 0.5 % площади исследований, повторяемость от 1 до 5 раз на 21.4 % площади и 6–10 раз на 47.5 % площади. Наиболее стабильные очаги опустынивания с повторяемостью 16–17 раз отмечены на 3.6 % площади.

Ключевые слова: геоинформационный анализ, дистанционное зондирование, опустынивание, открытые пески, повторяемость, Республика Калмыкия.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания ФНЦ агроэкологии РАН НИР №124013000646-7 FNFE-2024-0009 «Опустынивание территорий аридных, субаридных и сухих субгумидных регионов, картографирование современного состояния и динамики опустынивания земель, моделирование и прогнозирование процессов опустынивания, для планирования восстановления деградированных земель с применением геоинформационных технологий и аэрокосмических методов в условиях усиливающихся засух, песчаных и пыльных бурь».

Для цитирования: Юферев В.Г., Дорошенко В.В. Оценка повторяемости опустынивания пастбищ Калмыкии на основе дистанционных методов // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 517–528. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.517-528>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.517-528>

Assessing pasture desertification recurrence in Kalmykia using remote sensing methods

V.G. Yuferev, V.V. Doroshenko 

Federal Research Center of Agroecology, Complex Melioration, and Forest Reclamations, Russian Academy of Sciences, Volgograd, Russia

 doroshenko-vv@yfanc.ru

Abstract

A geoinformation analysis of the retrospective satellite images was performed to reconstruct the spatiotemporal dynamics of changes in the area of the complex desertification sites and the recurrence of desertification processes in the Republic of Kalmykia (excluding arable lands). The recurrence rates were quantified using a layered assessment within a 100-ha regular grid. From the annual assessments of the area of the complex desertification sites (1984–2024), 17 key years were selected, all differing significantly in the overall area affected and the number of desertification hotspots. A total of 67 000 complex desertification sites (spanning over 24 million ha over 17 key years) were identified in order to find intersections, and the recurrence rates of desertification over this period were determined using the grid approach. The desertification sites with zero recurrence accounted for 0.5 % of the territory, while 21.4 % and 47.5 % of the territory had the recurrence of 1–5 and 6–10 times, respectively. The most persistent desertification hotspots with the recurrence of 16–17 times covered 3.6 % of the territory.

Keywords: geoinformation analysis, remote sensing, desertification, open sands, recurrence, Republic of Kalmykia

Acknowledgments. This study was carried out as part of the state assignment to the Federal Research Center of Agroecology, Complex Melioration, and Forest Reclamations of the Russian Academy of Sciences (project no. 124013000646-7 FNFE-2024-0009, “Desertification in arid, subarid and dry subhumid regions, mapping of the current state and dynamics of land desertification, modeling and forecasting of desertification processes, to develop strategies for the restoration of degraded lands using geoinformation technologies and aerospace methods under the conditions of intensifying droughts, as well as sand and dust storms”).

For citation: Yuferev V.G., Doroshenko V.V. Assessing pasture desertification recurrence in Kalmykia using remote sensing methods. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 517–528. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.517-528>. (In Russian)

Введение

Проблема опустынивания территорий аридных и субаридных регионов юга европейской части России в условиях аридизации климата приобретает все большую актуальность. К процессам опустынивания земель можно отнести природные и антропогенные процессы (дегумификация, дефляция, эрозия, засоление и др.), которые приводят к снижению плодородия почв вплоть до невозможности их использования по назначению. Это снижает экономический

потенциал регионов, в которых значительную часть хозяйственной и производственной деятельности представляет растениеводство, скотоводство и другие формы сельского хозяйства.

Территория Республики Калмыкия в большой мере подвержена опустыниванию, связанному с воздействием как антропогенных (высокая пастбищная нагрузка), так и климатических факторов. Последние включают непостоянство проявления погодных явлений, в том числе низкое количество осадков, высокие летние и низкие зимние температуры воздуха и наличие сильных восточных и юго-восточных ветров, которые часто вызывают пыльные бури и проявления длительных воздушных и почвенных засух, что приводит к деградации естественных растительных фитоценозов по биомассе и по видовому составу, а также дальнейшей интенсификации процессов опустынивания [1, 2].

При антропогенном воздействии на пастбища разрушается естественная растительная экосистема, нарушаются почвенный покров, что приводит к их неустойчивости, ограничению возможности полного самовосстановления и, в конечном итоге, к опустыниванию [2–4]. Нерациональная распашка участков пастбищ, а также участков в местах выхода солей, перевыпас скота на пастбищах приводят к уменьшению продуктивности растительности и разрушению структуры верхнего слоя почв, в том числе в результате золового воздействия [5, 6]. В засушливых регионах фактором повышения риска развития опустынивания являются ландшафтные пожары, которые приводят к повреждению поверхностного слоя и сукцессионным изменениям видового состава растительности, а также изменяют отражательные характеристики поверхности [7–9]. В целом процессы опустынивания приводят к снижению продуктивности, уменьшению проективного покрытия и видового разнообразия фитоценозов пастбищ Калмыкии [2]. В условиях аридного климата опустынивание в результате перевыпаса и сокращения видового состава растительного покрова может стать необратимым.

На территории Калмыкии при проведении анализа опустынивания по данным дистанционного зондирования Земли проводилась дифференциация пространственного распределения участков земель, суммарно подверженных различным видам деградации 2, 3 и 4 степени (участков комплексного опустынивания) согласно ГОСТ Р 70526-2022 «Мелиорация земель. Почвы. Оценка степени деградации» [10], а именно в учет были взяты:

- мощность неплодородного наноса (более 11 см);
- площадь обнаженной почвообразующей или подстилающей породы, % от общей площади полигона (более 6 %);
- площадь подвижных песков, % от общей площади полигона (более 6 %);
- суммарное содержание токсичных солей в верхнем плодородном слое, % (более 0.26 %);
- потери почвенной массы, т/га год (более 26 т/(га×год));
- увеличение площади средне- и сильно эродированных почв, % в год (более 1.1%);
- площадь выведенных из землепользования угодий (лишенная растительности на естественных угодьях), % от общей площади (более 31 %);
- проективное покрытие пастбищной растительности, % от зонального (уменьшение от 51 %);
- скорость роста площади деградированных пастбищ, % в год (более 1.1%);
- увеличение площади подвижных песков, % в год (более 1.1%).

Территория Калмыкии является хорошо изученным в контексте опустынивания регионом в связи с высоким хозяйственным значением ее пастбищных угодий и формированием антропогенной пустыни на местах нерациональной распашки целинных земель в XX веке. При этом большая часть исследований касается определения фактического состо-

ятия опустыненных участков по состоянию на год или несколько следующих друг за другом лет (периодами до 40 лет) [2, 11]. Целью настоящего исследования является выявление многолетней динамики конкретных участков комплексного опустынивания и определение повторяемости возникновения участков комплексного опустынивания на пастбищах Республики Калмыкия. Мониторинг динамики пространственного положения не зарастающих в течение многих лет участков, занятых песками, или выявление новых динамичных очагов комплексного опустынивания важно для своевременного планирования и осуществления мероприятий по борьбе с опустыниванием и его предотвращения. Территория Калмыкии располагается в сухостепной и полупустынной природно-климатической зоне, в которой количество осадков недостаточно для естественного восстановления пастбищных фитоценозов в условиях высокой антропогенной нагрузки и участившихся пыльных бурь, препятствующих формированию сплошного покрова хозяйственно ценных и многолетних трав [1, 12].

Применение ГИС-технологий и результатов космической съемки повышает эффективность и точность работ по определению степени, масштабов опустынивания и его пространственно-временной динамики.

1. Материалы и методы

Основным методом изучения динамики процессов опустынивания является ретроспективное дешифрирование материалов спутниковой съемки (дистанционного зондирования Земли). На основе результатов дешифрирования создаются векторные картографические слои, достоверно отражающие пространственно-временную динамику опустынивания и позволяющие проводить систематический анализ для выявления закономерностей и критических точек с учетом воздействия внешних факторов. Такая методика обеспечивает оперативное получение достоверных данных и используется в масштабных исследованиях мирового уровня [13–15].

Дешифрирование проводили полуавтоматическим методом в программе QGIS с использованием инструмента «Калькулятор растров» на основе определения спектральной яркости пикселей и последующей классификации диапазонов спектральной яркости по группам для выявления участков комплексного опустынивания, отличающихся от покрытых травянистой растительностью территорий светлым тоном и цветом (белые и желтые оттенки). Методика дешифрирования спутниковых снимков основана на способах дешифрирования состояния пастбищ и почвы, подверженной деградации, которые отработаны в камеральных условиях, верифицированы полевыми методами и приведены в авторских патентах [16, 17]. В ГОСТ Р 70526-2022 приведены основные критерии, позволяющие определить степень деградации земель [10]. В качестве источника данных для дешифрирования были выбраны спутниковые снимки «Landsat», так как они охватывают значительный период времени (с 1984 г. по настоящее время), их пространственное разрешение (30 м) достаточно для выявления очагов комплексного опустынивания площадью более 0.1 га, а временное разрешение (периодичность повторной съемки одной и той же территории) позволяет выбирать наиболее подходящие по времени года снимки с отсутствием облачного покрова [11, 18, 19]. Исследование многолетних данных осложняется необходимостью подбора безоблачных спутниковых снимков для большой территории. Особенности климатических условий Калмыкии (большое количество солнечных дней в году, малое количество осадков в течение летнего периода) исключают использование методов маскировки облаков и других усредняющих или интерполирующих методик, которые могут повлиять на точность определения динамики процессов опустынивания [15, 20, 21].

Применение инструментов классификации, основанных на точных значениях спектральной яркости, исключает возможность ошибок, связанных с особенностями визуального дешифрирования, но требует предварительного отсечения заведомо не опустыненных участков. Для проведения оценки опустынивания пастбищных угодий на территории исследований участки, занятые пашней и залежами, были исключены из анализа, так как спектральные характеристики участков пашни в большинстве случаев схожи с характеристиками участков комплексного опустынивания [22].

Для оценки повторяемости опустынивания применяли оверлейные операции с регулярной сеткой, поскольку отслеживание динамики комплексного опустынивания на каждом конкретном участке затрудняется их большим количеством и неравными интервалами между годами наблюдений. Используемая сетка состоит из квадратных ячеек со стороной 1000 м и площадью 100 га, обеспечивая достаточную точность пересечений для временного анализа и позволяя сократить затраты времени на вычисление процентного соотношения занятых участками комплексного опустынивания площадей в каждой ячейке. Последовательные операции пересечения позволили присвоить каждой ячейке с фиксированным идентификатором значения площадей участков комплексного опустынивания в каждый год исследования, а также определить повторяемость появления участков комплексного опустынивания в каждой ячейке [22]. Из результатов ежегодной оценки площади участков комплексного опустынивания (1984–2024 гг.) выбраны 17 ключевых лет (1984, 1988, 1991, 1994, 1998, 2002, 2007, 2011 и ежегодно с 2016 по 2024 гг.), существенно отличающиеся по площади и количеству очагов комплексного опустынивания от относительно стабильных значений в промежуточные годы.

Обработка исходных данных, оверлейные операции с векторными данными и формирование итоговых картографических материалов проведены с использованием специализированного программного обеспечения для геоинформационных работ QGIS. Статистическая обработка результатов проводилась с использованием программного комплекса MS Excel (Microsoft Corp., США).

2. Результаты и их обсуждение

По результатам дешифрирования за 17 выбранных лет всего выделено 65133 объектов общей площадью 24421.7 тыс. га (от 0.01 до 1492.4 тыс. га). В течение исследуемого периода количество объектов сокращалось при возрастании средней площади опустыненных участков в связи с объединением множества массивов в результате дефляции (рис. 1) [23].

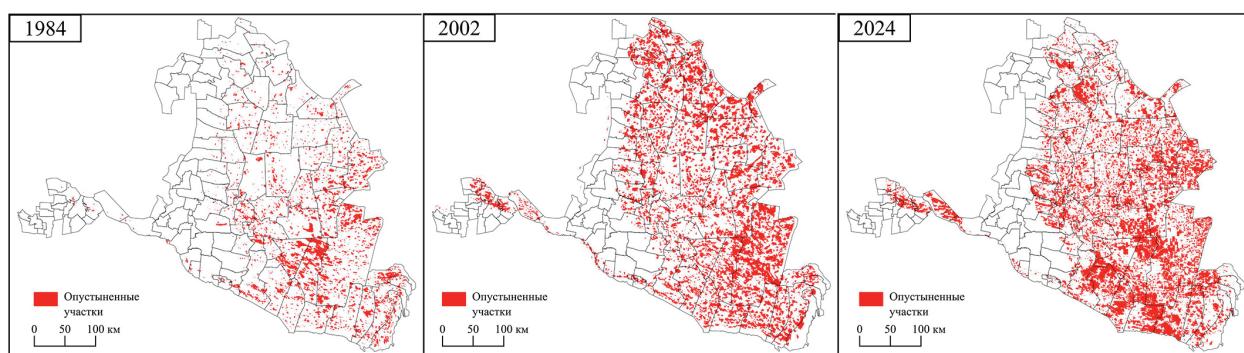


Рис. 1. Площади опустынивания в начале, середине и конце периода исследования

Fig. 1. Area of the desertification sites at the beginning, middle, and end of the study period

Изменения суммарной площади участков комплексного опустынивания по выбранным годам представлены на рис. 2. Наибольшие суммарные площади участков комплексного опустынивания соответствуют годам, в течение которых на территории Калмыкии наблюдалась высокая ветровая нагрузка на фоне низкого годового количества осадков [24–26]. Наибольшие площади отмечены в 2018 г. (2652.8 тыс. га). Значительное уменьшение площади опустынивания отмечено в периоды, когда годовое количество осадков превышало среднегодовую норму, а эффект воздействия ветров был существенно ниже. Наибольшие зафиксированные скорости ветра наблюдались во время или сразу после выпадения осадков, что значительно снижало возможность дефляции. В эти годы развивались фитоценозы малоценных в кормовом отношении и ядовитых растений, увеличивающих проективное покрытие опустыненных территорий, но не повышающих кормовую базу пастбищ [23].

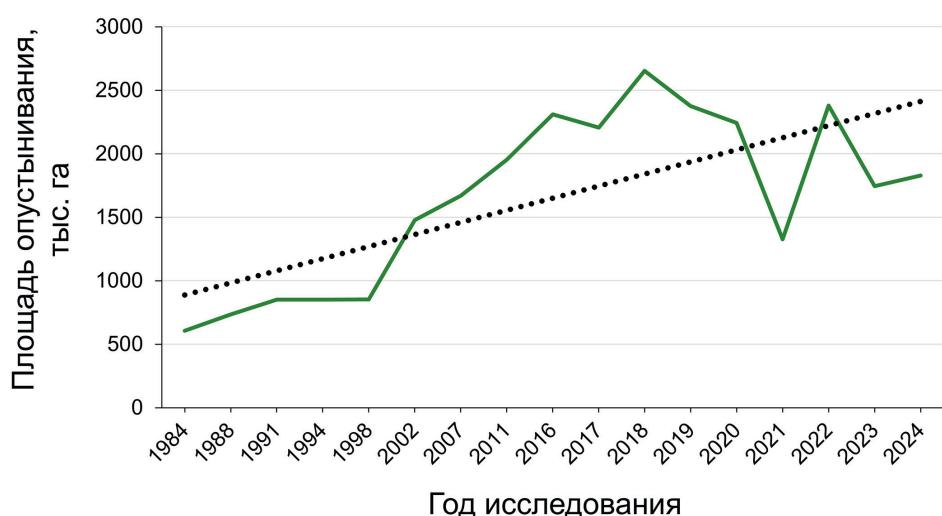


Рис. 2. Площади опустынивания по годам исследования

Fig. 2. Area of the desertification sites in the studied years

При создании регулярной сетки на территории Калмыкии было размещено 76185 ячеек площадью 100 га, с учетом того, что часть ячеек выходила за пределы границ региона. Классификация ячеек проведена по доле площади, занимаемой в них участками комплексного опустынивания (рис. 3). При этом соотношение ячеек, занятых участками комплексного опустынивания более чем на 80 % и составляющих крупные массивы опустыненных земель, и ячеек, занятых участками комплексного опустынивания на 40–80 %, примыкающих к ним, сохраняется постоянным в течение всего периода исследования и составляет примерно 2:1.

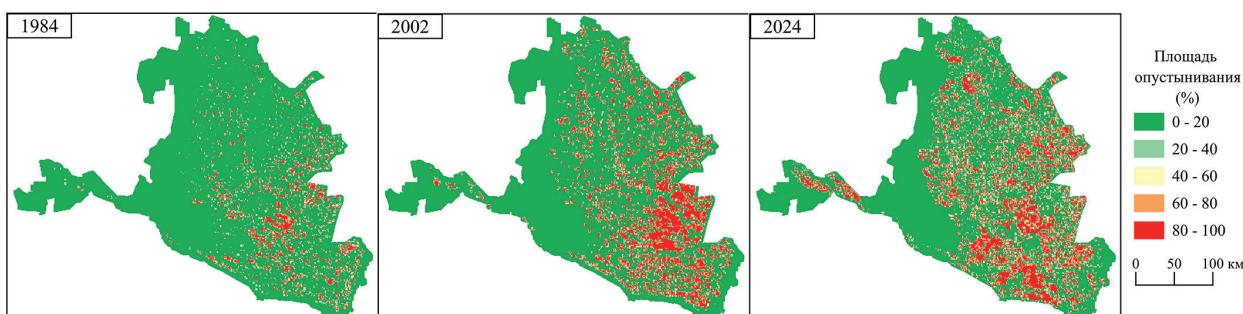


Рис. 3. Доля опустыненной территории в ячейках регулярной сетки (на примере 1984, 2002 и 2024 гг.)

Повторяемость опустынивания (рис. 4) в ячейке оценивалась как частота ненулевого значения в ячейке. Нулевая повторяемость на территории исследования, за исключением участков, занятых пашней и залежами, отмечается только в 288 ячейках из 76185 (0.5%). Повторяемость 1–5 раз отмечена в 21.4 % ячеек, 6–10 раз в 47.5 % ячеек. Наиболее стабильные очаги опустынивания отмечены в 16072 ячейках с повторяемостью в 11–15 раз (26.9 %) и 16–17 раз за 17 исследованных лет в 2149 ячейках (3.6 % от общего количества). Данные о пространственном положении таких участков можно использовать в качестве ориентира при планировании мероприятий по фитомелиорации пастбищ и формированию лесопастбищных комплексов на песках [12, 27].

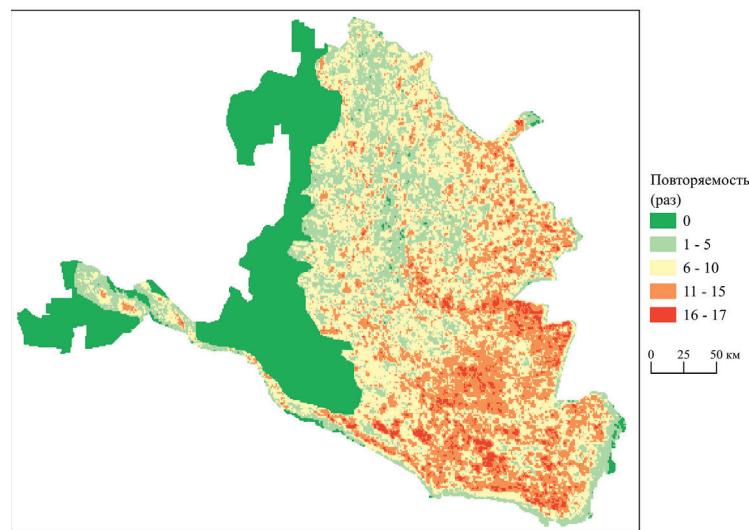


Рис. 4. Схема повторяемости опустынивания

Fig. 4. Scheme of desertification recurrence

Использованная методика оценки повторяемости позволяет выявить период возникновения очага опустынивания и время его существования. Так, при разделении периода исследования по границе веков, можно выявить очаги, образовавшиеся и заросшие за период исследований (рис. 5).

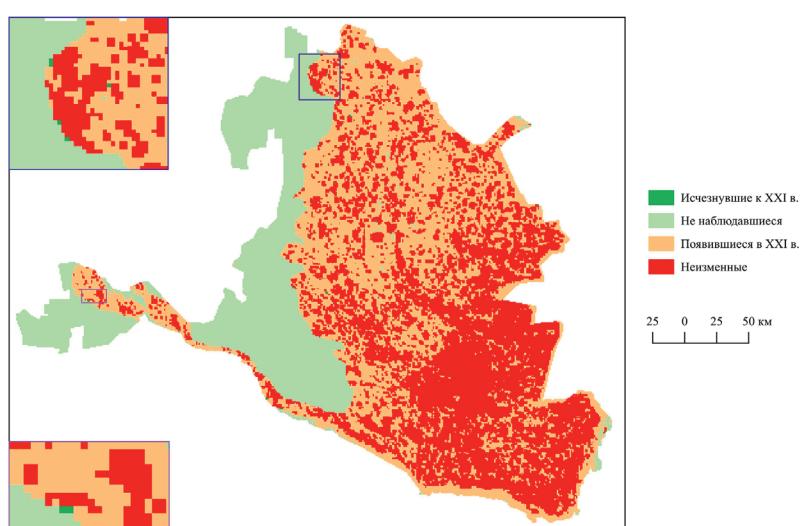


Рис. 5. Время появления или исчезновения очагов опустынивания

Fig. 5. Occurrence and disappearance of the desertification hotspots over time

К началу XXI века полностью заросли растительностью массивы песков только в 31 ячейке, тогда как после начала века образовались новые очаги, отмеченные в 26989 ячейках (35.4 % от общего количества). По результатам исследований установлено значительное увеличение площади опустыненных земель на территории Калмыкии в первую очередь за счет уменьшения проективного покрытия, что свидетельствует о снижении продуктивности пастбищных фитоценозов. Определено местоположение устойчивых участков опустынивания, отмеченных в 32224 ячейках (42.2 %), на которых не формируются или очень редко формируются растительные фитоценозы. Таким образом, можно отметить, что почти половина площади Калмыкии практически постоянно находится в состоянии опустынивания и здесь требуются первоочередные мероприятия по фиксации подвижных песков кустарниково-кулисами с последующим формированием фитоценозов.

Повышение природно-ресурсного потенциала деградированных пастбищ возможно на основе комплексных мелиораций, направленных на снижение площади опустыненных земель. При этом фитомелиорация, которая основывается на использовании биологического восстановительного потенциала растений, является объективно ведущим методом реабилитации опустыненных земель [12, 28].

Заключение

Оценка повторяемости опустынивания территории Республики Калмыкия, проведенная с использованием послойного анализа пространственного размещения участков комплексного опустынивания в 76185 ячейках регулярной сетки площадью 100 га, позволила установить динамику площади участков опустынивания, полученных за период 1984–2024 гг.

Установлено пространственное положение суммарно без учета перекрытия 67 тыс. участков комплексного опустынивания (за 17 лет более 24 млн га).

Для реабилитации опустыненных земель на установленных участках опустынивания требуются первоочередные мероприятия по фиксации подвижных песков кустарниково-кулисами с последующим формированием фитоценозов. В условиях высокой антропогенной нагрузки большую долю естественных фитоценозов составляет рудеральная растительность (плохопоедаемая, колючая, ядовитая и т. д.), в связи с чем требуется применение методов повышения хозяйственной ценности пастбищ.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Дорошенко В.В. Оценка ежемесячной динамики площадей открытых песков на востоке Ставропольского края в 2023 г. // Геодезия и картография. 2024. Т. 85, № 4. С. 10–19. <https://doi.org/10.22389/0016-7126-2024-1006-4-10-19>.
2. Кулик К.Н. Агролесомелиоративное картографирование и фитоэкологическая оценка аридных ландшафтов. Волгоград: Изд. ВНИАЛМИ, 2004. 248 с.
3. Шинкаренко С.С., Барталев С.А. Спутниковые наблюдения пыльных бурь на юге России в 2022 году // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2022. Т. 19, № 6. С. 293–300. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-6-293-300>.
4. Шинкаренко С.С., Выприцкий А.А., Васильченко А.А., Берденгалиева А.Н. Анализ влияния антропогенных нагрузок на процессы опустынивания в северном Прикас-

- пии по спутниковым данным // Исследование Земли из космоса. 2023. № 3. С. 44–57. <https://doi.org/10.31857/S0205961423030065>.
5. Дорошенко В.В. Влияние развития процессов опустынивания на распространение ландшафтных пожаров в Ставропольском крае // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2023. Т. 165, кн. 3. С. 486–498. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2023.3.486-498>.
 6. Дорошенко В.В. Пыльные бури на востоке Ставропольского края в 2017–2022 гг. // Вопросы степеведения. 2023. № 3. С. 41–48. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2023-3-41-48>.
 7. Ильина В.Н. Пирогенное воздействие на растительный покров // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011. Т. 20, № 2. С. 4–30.
 8. Шинкаренко С.С. Изменение спектрально-отражательных характеристик зональных ландшафтов Северного Прикаспия при пирогенном воздействии // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2021. Т. 18, № 3. С. 192–206. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-3-192-206>.
 9. Павлейчик В.М., Калмыкова О.Г., Сорока О.В. Особенности теплового режима и увлажнения постпирогенных степных ландшафтов // Изв. РАН. Сер. географическая. 2020. Т. 84, № 4. С. 541–550. <https://doi.org/10.31857/S2587556620040111>.
 10. ГОСТ Р 70526-2022. Мелиорация земель. Почвы. Оценка степени деградации. М: Российский институт стандартизации, 2022. 12 с.
 11. Глушико А.Я., Разумов В.В., Рейхани М.Д. Деградация земель Юга европейской части России под воздействием пыльных бурь // Юг России: экология, развитие. 2010. Т. 5, № 1. С. 146–151. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2010-1-146-151>.
 12. Кулик К.Н., Рулев А.С., Сажин А.Н. Глобальные процессы дефляции в степных экосистемах // Метеорология и гидрология. 2018. № 9. С. 72–80.
 13. Xu D., Kang X., Qiu D., Zhuang D., Pan J. Quantitative assessment of desertification using Landsat data on a regional scale – a case study in the Ordos Plateau, China // Sensors. 2009. V. 9, No 3. P. 1738–1753. <https://doi.org/10.3390/s90301738>.
 14. Dara A., Baumann M., Freitag M., Höltzel N., Hostert P., Kamp J., Müller D., Prishchepov A.V., Kuemmerle T. Annual Landsat time series reveal post-Soviet changes in grazing pressure // Remote Sens. Environ. 2020. V. 239. Art. 111667. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.111667>.
 15. Миклашевич Т.С., Барталев С.А., Плотников Д.Е. Интерполяционный алгоритм восстановления длинных временных рядов данных спутниковых наблюдений растительного покрова // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2019. Т. 16, № 6. С. 143–154. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-6-143-154>.
 16. Юферев В.Г., Кулик К.Н., Рулев А.С., Бакурова К.Б. Способ определения состояния пастбищ, подверженных деградации Патент РФ на изобретение № 2327107. 2008. Бюл. ФИПС № 17.
 17. Кулик К.Н., Юферев В.Г., Рулев А.С., Бакурова К.Б. Способ определения состояния почвы, подверженной деградации. Патент РФ на изобретение № 2265839. 2005. Бюл. ФИПС № 34.
 18. Виноградов Б.В., Кулик К.Н. Аэрокосмический мониторинг динамики опустынивания Черных земель Калмыкии по повторным съемкам // Проблемы освоения пустынь. 1987. № 4. С. 45–53.
 19. Виноградов Б.В. Аэрометоды изучения растительности аридных зон. М., Л.: Наука, 1966. 361 с.
 20. Кашицкий А.В., Бурцев М.А., Прошин А.А. Технология создания безоблачных композитных изображений по данным спутников серии Sentinel-2 // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2022. Т. 19, № 5. С. 76–85. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-5-76-85>.
 21. Baetens L., Desjardins C., Hagolle O. Validation of Copernicus Sentinel-2 cloud masks obtained from MAJA, Sen2Cor, and FMask processors using reference cloud masks generated with a supervised active learning procedure // Remote Sens. 2019. V. 11, No 4. Art. 433. <https://doi.org/10.3390/rs11040433>.
 22. Юферев В.Г., Кулик К.Н., Пугачёва А.М., Кузенко А.И., Денисова Е.В., Берденгалиева А.Н., Дорошенко В.В., Синельникова К.П., Вытрицкий А.А., Васильченко А.А., Мелихова А.В., Матвеев Ш.

Геоинформационное картографирование опустынивания аридных, субаридных и сухих субгумидных регионов Российской Федерации на основе данных дистанционного зондирования и полевых исследований: тестовая модель методики. Волгоград: ФНЦ агрэкологии РАН, 2024. 271 с.

23. Манаенков А.С., Кулик А.К. Закрепление и облесение песков засушливой зоны. Волгоград: ФГБНУ ВНИАЛМИ, 2016. 55 с.
24. Национальный доклад «Глобальный климат и почвенный покров России: проявления засухи, меры предупреждения, борьбы, ликвидация последствий и адаптационные мероприятия (сельское и лесное хозяйство)» / под ред. Эдельгериева Р.С.-Х. М: ООО «Издательство МБА», 2021. Т. 3. 700 с. <https://doi.org/10.52479/978-5-6045103-9-1>.
25. Юферев В.Г., Беляев А.И., Синельникова К.П. Опустынивание земель сельскохозяйственного назначения в Черноземельском районе Калмыкии // Известия НВ АУК. 2022. № 4(68). С. 465–473. <https://doi.org/10.32786/2071-9485-2022-04-55>.
26. Кулик К.Н., Петров В.И., Юферев В.Г., Ткаченко Н.А., Шинкаренко С.С. Геоинформационный анализ опустынивания Северо-Западного Прикаспия // Аридные экосистемы. 2020. Т. 26, № 2(83). С. 16–24. <https://doi.org/10.24411/1993-3916-2020-10091>.
27. Малиновская Е.А. Трансформация эоловых форм рельефа при ветровом воздействии // Изв. РАН. Физика атмосферы и океана. 2019. Т. 55, № 1. С. 54–64. <https://doi.org/10.31857/S0002-351555154-64>.
28. Виноградов Б.В., Кулик К.Н., Сорокин А.Д., Федотов П.Б. Картографирование зон экологического неблагополучия по динамическим критериям // Экология. 1988. № 4. С. 243–251.

References

1. Doroshenko V.V. Assessing the monthly dynamics of open sand areas in the east of the Stavropol krai in 2023. *Geod. Kartogr.*, 2024, vol. 85, no. 4, pp. 10–19. <https://doi.org/10.22389/0016-7126-2024-1006-4-10-19>. (In Russian)
2. Kulik K.N. *Agrolesomeliorativnoe kartografirovaniye i fitoekologicheskaya otsenka aridnykh landshaftov* [Agroforestry Mapping and Phytoecological Assessment of Arid Landscapes]. Volgograd, Izd. VNIALMI, 2004. 248 p. (In Russian)
3. Shinkarenko S.S., Bartalev S.A. Satellite observations of dust storms in the south of Russia in 2022. *Sovrem. Probl. Distantionnogo Zondirovaniya Zemli Kosmosa*, 2022, vol. 19, no. 6, pp. 293–300. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-6-293-300>. (In Russian)
4. Shinkarenko S.S., Vypritskiy A.A., Vasilchenko A.A., Berdengalieva A.N. Analysis of anthropogenic influence on desertification processes in the Northern Caspian region according to satellite data. *Izv. Atmos. Ocean. Phys.*, 2023, vol. 59, no. 9, pp. 1115–1125. <https://doi.org/10.1134/S0001433823090177>.
5. Doroshenko V.V. Understanding the impact of desertification progress on the spread of landscape fires in the Stavropol region. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta Seriya Estestvennye Nauki*, 2023, vol. 165, no. 3, pp. 486–498. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2023.3.486-498>. (In Russian)
6. Doroshenko V.V. Dust storms in the east of the Stavropol region for 2017–2022. *Steppe Sci.*, 2023, no. 3, pp. 41–48. <https://doi.org/10.24412/2712-8628-2023-3-41-48>. (In Russian)
7. Ilyina V.N. Pyrogenic impact on vegetation cover. *Samar. Luka: Probl. Reg. Global'noi Ekol.*, 2011, vol. 20, no. 2, pp. 4–30. (In Russian)
8. Shinkarenko S.S. Changes in spectral reflectance characteristics of the Northern Caspian zonal landscapes under pyrogenic influence. *Sovrem. Probl. Distantionnogo Zondirovaniya Zemli Kosmosa*, 2021, vol. 18, no. 3, pp. 192–206. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-3-192-206>. (In Russian)
9. Pavleichik V.M., Kalmykova O.G., Soroka O.V. Features of the thermal regime and humidification of post-pyrogenic steppe landscapes. *Izv. Ross. Akad. Nauk. Ser. Geogr.*, 2020, vol. 84, no. 4, pp. 541–550. <https://doi.org/10.31857/S2587556620040111>. (In Russian)
10. State Standard R 70526-2022. Land reclamation. Soil. Assessment of degradation. Moscow, Ross. Inst. Stand., 2022. 12 p. (In Russian)

11. Glushko A.Ya., Rasumov V.V., Reikhany M.D. South European part of Russia land's degradation under the influence of dusty storms. *South Russ.: Ecol., Dev.*, 2010, vol. 5, no. 1, pp. 146–151. <https://doi.org/10.18470/1992-1098-2010-1-146-151>. (In Russian)
12. Kulik K.N., Rulev A.S., Sazhin A.N. Global processes of deflation in steppe ecosystems. *Russ. Meteorol. Hydrol.*, 2018, vol. 43, no. 9, pp. 607–612. <https://doi.org/10.3103/S1068373918090078>.
13. Xu D., Kang X., Qiu D., Zhuang D., Pan J. Quantitative assessment of desertification using Landsat data on a regional scale – a case study in the Ordos Plateau, China. *Sensors*, 2009, vol. 9, no. 3, pp. 1738–1753. <https://doi.org/10.3390/s90301738>.
14. Dara A., Baumann M., Freitag M., Hölzel N., Hostert P., Kamp J., Müller D., Prishchepov A.V., Kuemmerle T. Annual Landsat time series reveal post-Soviet changes in grazing pressure. *Remote Sens. Environ.*, 2020, vol. 239, art. 111667. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2020.111667>.
15. Miklashevich T.S., Bartalev S.A., Plotnikov D.E. Interpolation algorithm for the recovery of long satellite data time series of vegetation cover observation. *Sovrem. Probl. Distantionnogo Zondirovaniya Zemli Kosmosa*, 2019, vol. 16, no. 6, pp. 143–154. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2019-16-6-143-154>. (In Russian)
16. Yuferev V.G., Kulik K.N., Rulev A.S., Bakurova K.B. Method for determining the condition of pastures under degradation. Patent RF no. 2327107. *Byull. FIPS*, 2008, no. 17. (In Russian)
17. Kulik K.N., Yuferev V.G., Rulev A.S., Bakurova K.B. Method for determining the condition of soil under degradation. Patent RF no. 2265839. *Byull. FIPS*, 2005, no. 34. (In Russian)
18. Vinogradov B.V., Kulik K.N. Aerospace monitoring of desertification dynamics in the Chernye Zemli of Kalmykia based on repeated surveys. *Probl. Osvoeniya Pustyn'*, 1987, no. 4, pp. 45–53. (In Russian)
19. Vinogradov B.V. *Aerometody izucheniya rastitel'nosti aridnykh zon* [Aerial Methods of Studying Vegetation in Arid Zones]. Moscow, Leningrad, Nauka, 1966. 361 p. (In Russian)
20. Kashnitskii A.V., Burtsev M.A., Proshin A.A. Technology to create cloud-free composites from Sentinel-2 satellite data. *Sovrem. Probl. Distantionnogo Zondirovaniya Zemli Kosmosa*, 2022, vol. 19, no. 5, pp. 76–85. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-5-76-85>. (In Russian)
21. Baetens L., Desjardins C., Hagolle O. Validation of Copernicus Sentinel-2 cloud masks obtained from MAJA, Sen2Cor, and FMask processors using reference cloud masks generated with a supervised active learning procedure. *Remote Sens.*, 2019, vol. 11, no. 4, art. 433. <https://doi.org/10.3390/rs11040433>.
22. Yuferev V.G., Kulik K.N., Pugacheva A.M. Kuzepko A.I., Denisova E.V., Berdengalieva A.N., Doroshenko V.V., Sinelnikova K.P., Vypritskiy A.A., Vasil'chenko A.A., Melikhova A.V., Matveev Sh. *Geoinformatsionnoe kartografirovaniye opustynivaniya aridnykh, subaridnykh i sukhikh subgumidnykh regionov Rossiiskoi Federatsii na osnove dannykh distantsionnogo zondirovaniya i polevykh issledovanii: testovaya model' metodiki* [Geoinformation Mapping of Desertification in Arid, Subarid, and Dry Subhumid Regions of the Russian Federation based on Remote Sensing and Field Surveys: A Test Methodological Model]. Volgograd, FNTs Agroekol. Ross. Akad. Nauk, 2024. 271 p. (In Russian)
23. Manaenkov A.S., Kulik A.K. *Zakreplenie i oblesenie peskov zasushlivoi zony* [Stabilization and Afforestation of Sands in Arid Zones]. Volgograd, FGBNU VNIALMI, 2016. 55 p. (In Russian)
24. *Natsional'nyi doklad "Global'nyi klimat i pochvennyi pokrov Rossii: proyavleniya zasukhi, mery preduprezhdeniya, bor'by, likvidatsiya posledstviy i adaptatsionnye meropriyatiya (sel'skoe i lesnoe khozyaistvo)"* [National Report "Global Climate and Soil Cover of Russia: Manifestations of Drought, Prevention, Control, Elimination of Consequences, and Adaptation Measures (Agriculture and Forestry)"]. Vol. 3. Edelgeriev R.S.-Kh. (Ed.). Moscow, OOO "Izd. MBA", 2021. 700 p. <https://doi.org/10.52479/978-5-6045103-9-1>. (In Russian)
25. Yuferev V.G., Belyaev A.I., Sinelnikova K.P. Desertification of agricultural lands in the Chernozemelsky district of Kalmykia. *Proc. Lower Volga Agro-Univ. Complex*, 2022, no. 4(68), pp. 465–473. <https://doi.org/10.32786/2071-9485-2022-04-55>. (In Russian)
26. Kulik K.N., Petrov V.I., Yuferev V.G., Tkachenko N.A., Shinkarenko S.S. Geoinformation analysis of desertification of the Northwestern Caspian. *Arid Ecosyst.*, 2020, vol. 10, no. 2, pp. 98–105. <https://doi.org/10.1134/S2079096120020080>.

27. Malinovskaya E.A. Transformation of aeolian relief forms under wind influence. *Izv. Atmos. Ocean. Phys.*, 2019, vol. 55, no. 1, pp. 50–58. <https://doi.org/10.1134/S0001433819010067>.
28. Vinogradov B.V., Kulik K.N., Sorokin A.D., Fedotov P.B. Mapping of ecological distress zones by dynamic criteria. *Ekologiya*, 1988, no. 4, pp. 243–251. (In Russian)

Информация об авторах

Валерий Григорьевич Юферев, доктор сельскохозяйственных наук, доцент, главный научный сотрудник – заведующий лабораторией геоинформационного моделирования и картографирования агролесоландшафтов, Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук

E-mail: yuferevv@vfanc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1046-0196>

Валерия Витальевна Дорошенко, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник лаборатории геоинформационного моделирования и картографирования агролесоландшафтов, Федеральный научный центр агроэкологии, комплексных мелиораций и защитного лесоразведения Российской академии наук

E-mail: doroshenko-vv@vfanc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3253-1132>

Author Information

Valerij G. Yuferev, Dr. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Chief Researcher – Head of Laboratory of Geoinformation Modeling and Mapping of Agroforestry Landscapes, Federal Research Center of Agroecology, Complex Melioration, and Forest Reclamations, Russian Academy of Sciences

E-mail: yuferevv@vfanc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-1046-0196>

Valeriya V. Doroshenko, Cand. Sci. (Agriculture), Researcher, Laboratory of Geoinformation Modeling and Mapping of Agroforestry Landscapes, Federal Research Center of Agroecology, Complex Melioration, and Forest Reclamations, Russian Academy of Sciences

E-mail: yuferevv@vfanc.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-3253-1132>

Поступила в редакцию 05.03.2025

Received March 5, 2025

Принята к публикации 02.04.2025

Accepted April 2, 2025

Оригинальная статья

УДК 549.755+551.312
<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.529-543>

Вивианитовая минерализация на Западно-Биклянском месторождении бентонитовых глин

**Э.А. Королёв¹, И.С. Нуриев¹✉, А.А. Ескин¹, А.И. Латыпов¹, Р.Р. Мухаметбареев²,
О.В. Дубинин², Р.Р. Газизянов³**

¹*Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия*

²*ООО «Баулюкс», г. Альметьевск, Россия*

³*Татнефть-Добыча, ПАО «Татнефть», г. Альметьевск, Россия*

✉ *Ildar.Nuriev@kpfu.ru*

Аннотация

Впервые на территории карьера Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин установлена вивианитовая минерализация. Характерными формами выделения вивианитов являются радиально-лучистые конкреции, секреции, корочки и землистые агрегаты ярко-синей окраски. В качестве вмещающих пород выступают делювиальные суглинки, обогащенные сингенетическим органическим веществом – остатками колоний анаэробных микроорганизмов. Участок карьера с включениями вивианитовых агрегатов приурочен к площади распространения ранее существовавшего болота, на что указывают торфяные пласти в кровле разрезов. В местах отсутствия болотных отложений вивианитовая минерализация в стенках карьера не отмечается. Поэтому образование агрегатов вивианита связывается с проникновением в нижележащие делювиальные суглинки болотных вод, обогащенных подвижными формами соединений железа и фосфора. Постоянное поступление питательных органических веществ стимулировало развитие в суглинках колоний анаэробных микроорганизмов, в результате жизнедеятельности которых происходило концентрирование минерального вещества с последующей кристаллизацией зерен вивианита и пирита, срастающихся в агрегаты. Смена восстановительных условий среды на окислительные способствовала образованию поверх вивианитовых и пиритовых агрегатов лимонитовых корочек, сложенных гетитом и гидрогематитами.

Ключевые слова: вивианит, морфология, генезис, вмещающие суглинки, Западно-Биклянское месторождение, Татарстан.

Благодарности. Авторы выражают благодарность сотрудникам ООО «АЗГП» за предоставленную возможность изучения вивианитовой минерализации в обнажениях карьера Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин.

Для цитирования: Королёв Э.А., Нуриев И.С., Ескин А.А., Латыпов А.И., Мухаметбареев Р.Р., Дубинин О.В., Газизянов Р.Р. Вивианитовая минерализация на Западно-Биклянском месторождении бентонитовых глин // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 529–543.
<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.529-543>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.529-543>

Vivianite mineralization at the Zapadno-Biklyanskoye deposit of bentonite clays

**E.A. Korolev¹, I.S. Nuriev¹✉, A.A. Eskin¹, A.I. Latypov¹, R.R. Mukhametbareev²,
O.V. Dubinin², R.R. Gazizyanov³**

¹*Kazan Federal University, Kazan, Russia*

²*LLC Baulux, Almetyevsk, Russia*

³*Tatneft-Dobycha, PJSC Tatneft, Almetyevsk, Russia*

✉ Ildar.Nuriev@kpfu.ru

Abstract

For the first time, vivianite mineralization was observed in the West-Biklyanskoye bentonite clay deposit quarry. Vivianite occurred as radiating nodules, secretions, crusts, and earthy aggregates of bright blue color. The host rocks were deluvial loams enriched with syngenetic organic matter originating from the remains of anaerobic microbial colonies. The quarry site with the inclusions of vivianite aggregates was confined to a former bog area, as evidenced by the presence of peat layers in the roof of the sections. In areas where bog deposits were absent, no vivianite mineralization was found along the quarry walls. The formation of vivianite aggregates is therefore associated with the infiltration of bog waters containing mobile forms of iron and phosphorus compounds into the underlying deluvial loams. A continuous input of nutritious organic substances stimulated the proliferation of anaerobic microorganisms within these sediments. Their metabolic activity led to the concentration of mineral phases and the crystallization of vivianite and pyrite grains, which coalesced into aggregates. The change from reducing to oxidizing conditions contributed to the development of limonite crusts composed of goethite and hydrogoethites on top of the vivianite and pyrite aggregates.

Keywords: vivianite, morphology, genesis, host loams, Zapadno-Biklyanskoye deposit, Tatarstan

Acknowledgments. Thanks are due to the staff of LLC AZGP for providing access to study the vivianite mineralization in the outcrops of the Zapadno-Biklyanskoye deposit of bentonite clays.

For citation: Korolev E.A., Nuriev I.S., Eskin A.A., Latypov A.I., Mukhametbareev R.R., Dubinin O.V., Gazizyanov R.R. Vivianite mineralization at the Zapadno-Biklyanskoye deposit of bentonite clays. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 529–543. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.529-543>. (In Russian)

Введение

Вивианит относится к относительно редким минералам в пределах Восточно-Европейской платформы. Его находки известны лишь на небольших участках Керченского полуострова, в Челябинской области и в карьерах Подмосковья [1]. Имеются редкие упоминания о вивианитовых проявлениях в четвертичных отложениях Татарстана [2]. В последнее время появились сведения о вивианитах, развивающихся в донных осадках пролива Кембридж и

Земли Франца Иосифа (Баренцево море) [3]. Немногочисленные проявления вивианитовой минерализации на Европейской части России обусловливают актуальность исследований новых находок этого минерала, что позволяет накопить сведения об условиях его образования.

С химической точки зрения вивианит представляет собой гидратированный фосфат железа с формулой $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \times 8\text{H}_2\text{O}$. В природе он образует призматические кристаллы и землистые агрегаты темно-синей окраски, постепенно переходящей в черную при окислении железа. Вивианит относится к гипергенным минералам, образующимся в корах выветривания по железорудным месторождениям и в торфяниках [4–6]. Благодаря ярко-синему насыщенному цвету, вивианит считается привлекательным декоративно-коллекционным минералом, украшением частных и музеиных коллекций. Именно по специфической окраске и было установлено новое проявление вивианитовой минерализации в карьере Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин.

1. Объекты и методы исследования

Западно-Биклянское месторождение расположено на территории Нижнекамского района Татарстана неподалеку от села Биклянь, находящегося в 15.0 км от г. Набережные Челны. На месторождении разрабатываются глины неогеновых отложений, сформировавшиеся в позднеплиоценовую эпоху трансгрессии Акчагыльского моря в Среднем Поволжье [7–9]. Бентонитовая залежь представляет собой линзообразное тело, сложенное полиминеральными глинами с небольшой примесью тонкоалевритового аллотигенного материала [10]. Бентонитовые глины существенно обогащены органическим веществом, обуславливающим их темно-зеленовато-серую окраску. Разработка месторождения ведется открытым способом. В целях снижения затрат на вскрышные работы карьер заложен в правом борту естественного оврага плейстоценового возраста. В настоящее время в горной выработке обустроено два уступа высокой 3.5–4.0 м (рис. 1). Вивианитовая минерализация отмечена в восточном борту верхнего уступа около обустроенного транспортного съезда в забой карьера.



Рис. 1. Фотография карьера по добыче бентонитовых глин Западно-Биклянского месторождения

Fig. 1. Photo of the bentonite clay quarry of the Zapadno-Biklyanskoje deposit

Учитывая отсутствие вивианитовых кристаллов с хорошо выраженным габитусными элементами и землистую форму выделения его агрегатов, для достоверной идентификации минерала использовали рентгенофазовый анализ. С помощью этого же метода определяли минеральный состав вмещающих осадочных пород в интервале разреза, где зафиксированы агрегаты аутигенного фосфата железа. Анализ порошковых препаратов проводили с помощью рентгеновского дифрактометра D2 Phaser (Bruker, Германия) при напряжении 30 кВ, токе 30 мА с шагом и скоростью сканирования 0.02° и $1^\circ/\text{мин}$ соответственно. Диапазон углов сканирования в геометрии Брэгга–Брентано составлял от 3 до 40° .

Для детализации условий осадконакопления глинистых пород в разрезе использовали термический анализ, который проводили на приборе STA 449 JupiterF3 (Netzsch, Германия). Шаг повышения температуры составлял 10 град/мин, интервал нагрева составлял от 30 до 1000°C . Основное внимание удалено диапазону температур, в котором происходит термическое разложение органического вещества.

2. Результаты исследования

В разрезе восточной стенки выработки снизу вверх наблюдается описанная ниже последовательность залегания осадочных пород неоген-четвертичного возраста. В нижней части расположены неогеновые глины, относящиеся к верхнеакчагыльскому подъярусу (биклянский горизонт) (рис. 2, *a*). Породы по составу полиминеральные, относительно плотные, характеризуются темно-серой и зеленовато-серой окраской, пелитовой структурой и горизонтально слоистой текстурой за счет неравномерно послойного распределения сингенетического органического вещества, пластичные, жирные на ощупь. В обнажении пласт глины сложен несколькими обособленными более тонкими слойками, отделенными друг от друга горизонтальными трещинами разгрузки. За счет наличия параллельных разрывных нарушений (трещины расширения) создается эффект плитчатых отдельностей в глинистом слое. Отдельные тонкие глинистые слойки слабо деформированы, что выражается в их волнообразном изгиении. Неогеновые глины плохо проникаемы, обладают субкапиллярной пористостью, поэтому в их верхней части сформирован слой обводненного грунта. Видимая мощность неогеновых отложений составляет около 5.0 м.



Рис. 2. Фото участков обнажения с основными типами осадочных пород в области развития вивианитовой минерализации: неогеновые глины (*a*), делювиальные суглинки (*б*) и заторфованный грунт (*в*)

Fig. 2. Photos of the outcrop sites with the main types of sedimentary rocks in the area of vivianite mineralization: Neogene clays (*a*), deluvial loams (*b*), and peat soil (*c*)

На породах верхнеакчагыльского подъяруса со стратиграфическим несогласием залегают четвертичные делювиальные суглинки неоплейстоценового возраста (рис. 2, *б*). Породы характеризуются полиминеральным составом, светло-коричневой окраской, содержат

светло-серые известковые журавчики, с полостями, выполненными корневой системой растительности, и разбиты системами трещин на оскольчатые отдельности. В средней части суглинки содержат прослойки слабо сцементированных супесей. За счет повышенной пористости слой суглинков является областью вертикального дренирования вод атмосферных осадков. Видимая мощность неоплейстоценовых суглинков в разрезе достигает 6.0–7.0 м. На данном участке в кровле толщи делювиальных суглинков залегает слой заторфованных грунтов, сформированных в голоцене (рис. 2, в). Слой представлен легкими суглинками и супесями, существенно обогащенными разложившимися фрагментами болотной растительности. Высокое содержание органического вещества обуславливает черную окраску породы и наличие комковатой структуры. В заторфованных грунтах отмечаются рассеянные фрагменты раковин пресноводных двустворчатых моллюсков семейства унионид. Видимая мощность слоя заторфованных суглинков и супесей составляет 0.5–0.6 м. Венчает разрез восточной стенки карьера почвенно-растительный слой, представленный дерново-подзолистой почвой, пронизанной корнями травянистой растительности. Мощность почвенного горизонта составляет 0.2–0.25 м.

Вивианитовая минерализация пространственно приурочена к толще светло-коричневых делювиальных суглинков. Новообразованные железистые минералы спорадически появляются в интервале разреза от кровли глин верхнеакчагыльского подъяруса до подножия слоя заторфованных грунтов. Следует отметить, что вивианит в отложениях делювиальных суглинков – не единственный железистый минерал. В верхней части разреза отмечается прослой, обогащенный темно-бурыми конкреционными агрегатами окислов железа. Конкреционные стяжения располагаются на расстоянии 1.6–1.8 м под подошвой черного слоя заторфованного грунта. Железистые агрегаты представлены двумя разновидностями, в частности, пирит-гетит-гидрогетитовой и кальцит-гетит-гидрогетитовой ассоциациями минералов (рис. 3).



Рис. 3. Фотографии конкреционных агрегатов пирит-гетит-гидрогетитового (а) и кальцит-гетит-гидрогетитового (б) состава в основании озерно-болотной котловины

Fig. 3. Photos of pyrite-goethite-hydrogoethite (a) and calcite-goethite-hydrogoethite (b) nodule aggregates at the base of the lake-bog basin

Первые встречаются в виде эллипсоидных концентрически-зональных конкреций размером до 6.0 см, ядро которых сложено пиритовыми агрегатами с нарастающей вокруг лимонитовой периферийной оболочкой. Внешняя лимонитовая оболочка характеризуется наличием хорошо выраженных волнистых слойков, нарастающих друг на друга. Подобные волнисто-слоистые строматолитоподобные текстуры, как правило, формируются микробиальными колониями, развивающимися по поверхности твердого субстрата, в данном случае – по ранее образованным пиритовым агрегатам. Кальцит-гетит-гидрогетитовые агрегаты образуют плитчатые

отдельности длиной до 8.0 см, шириной до 5.0 см и толщиной до 3.0–4.0 см. Ядра плитчатых отдельностей сложены светло-серыми агрегатами пелитоморфного кальцита, прорезанными многочисленными пересекающимися темно-бурыми гетит-гидрогетитовыми прожилками толщиной 1.0–2.0 мм. Внутри известкового ядра присутствуют многочисленные включения фрамбоидальных пиритовых агрегатов, частично замещенных минералами гидроксидов железа. Вокруг карбонатного ядра сформирована темно-бурая гетит-гидрогетитовая оторочка. Лимонитовая корочка-оторочка неоднородна по строению, внутри нее присутствуют фрамбоидальные образования в виде горошин, скементированных гетит-гидрогетитовой землистой массой. По реликтовым фрагментам пирита можно заключить, что фрамбоидальные агрегаты первично имели пиритовый состав.

Ниже по разрезу на удалении до 2.0 м от прослоя, обогащенного железистыми конкрециями, начинается зона вивианитовой минерализации, которая прослеживается до поверхности слоя неогеновых глин. Новообразованные минералы водных фосфатов железа хорошо выделяются в обнажениях, благодаря своей ярко-синей и голубой окраске. На одних интервалах глубин вивианит образует одиночные, относительно крупные (до 3.0–4.0 см) гнездовидные агрегаты, а на других формирует многочисленные скопления более мелких (<1.5 см) агрегатных обособлений (рис. 4). Участками вивианитовая минерализация развивается по трещинам. В этом случае форма выделения минералов подчиняется геометрическим параметрам области кристаллизации. Направленное вдоль полостей протяженных трещин движение питательных элементов (Fe^{2+} , H_2PO_4^-) создает предпосылки для образования удлиненно-вытянутых агрегатов либо корочек и примазок землистых масс на стенах трещин. Контакты с вмещающей породой весьма резкие, а у крупных агрегатных обособлений часто подчеркиваются концентрическими трещинами, отделяющими их от делювиальных суглинков. Вероятно, образование подобных структурных деформаций обусловлено неравномерным уплотнением увлажненного глинистого грунта при его обезвоживании.

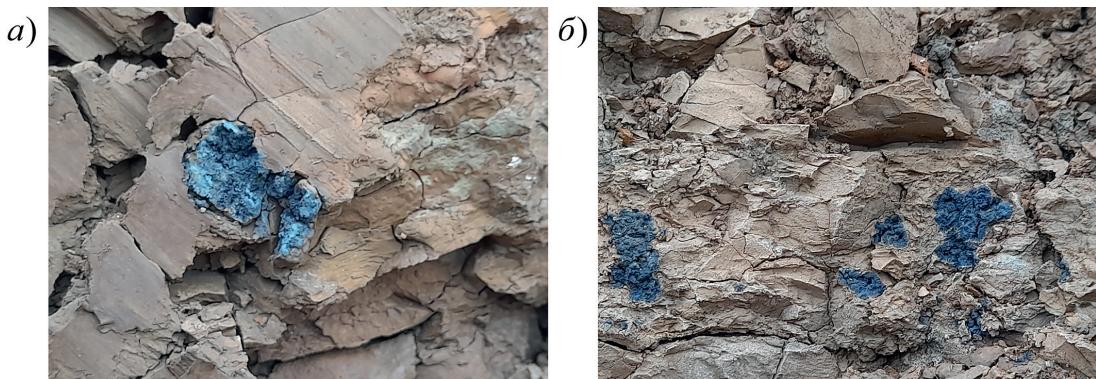


Рис. 4. Фото вивианитовых агрегатов в делювиальных суглинках разреза Западно-Биклянского месторождения: одиночная конкреция (а) и скопления конкреций (б)

Fig. 4. Photos of vivianite aggregates in deluvial loams of the Zapadno-Biklyanskoе deposit section: single nodule (a) and accumulations of nodules (b)

Из вивианитовых агрегатов наиболее распространеными в разрезе являются секреции и конкреции (рис. 5, а). Секреции представляют собой зональные агрегаты по форме выделения приближенные к изометричному облику. Их внешняя периферия представлена плотной темно-буровой корочкой, сложенной гетит-гидрогетитовыми чешуйками, находящимися в срастание друг с другом. Гетит-гидрогетитовая корочка с поверхности осложнена пузырчатыми наростами в виде полусфер, возвышающимися на поверхности секреций. По-

добная морфология выделения агрегатов характерна для биохемогенных процессов аккумуляции минерального вещества. С большой долей вероятности можно предположить, что в образовании секреций принимали участия микробиальные сообщества железофиксаторов. С внутренней стороны лимонитовой корочки шел процесс образования шестоватых зерен вивианита. Постепенно увеличиваясь в размерах, зерна вивианита заполняли полость внутри секреций. Периодически рост фосфатных минералов приостанавливается, чтобы возобновиться несколько позднее. За счет этого внутри секреций формировалось несколько слоев вивианитовых корочек, нарастающих друг на друга. При этом в центральной части секреционных агрегатов сохраняется незалеченная полость, в некоторых случаях при сохранении герметичности стенок, выполненная водным раствором.

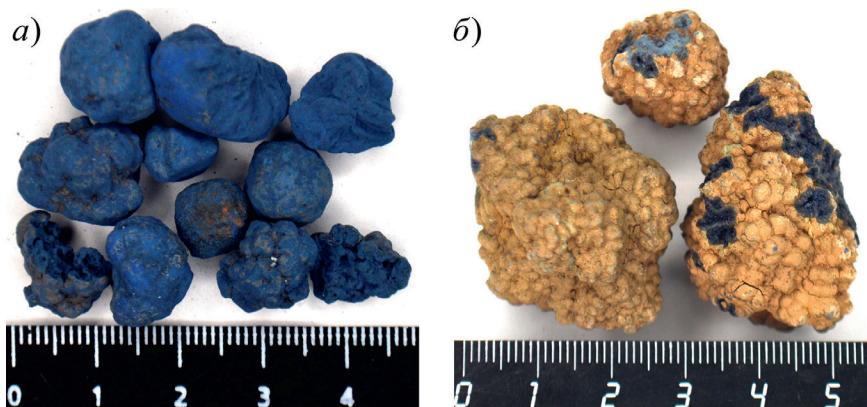


Рис. 5. Фото вивианитовых агрегатов из делювиальных суглинков разреза Западно-Биклянского месторождения: конкреции и секреции (а), агрегаты по типу «икряного камня» (б)

Fig. 5. Photos of vivianite aggregates in deluvial loams of the Zapadno-Biklyansko deposit section: nodules and secretions (a) and aggregates of the “botryoidal stone” type (b)

Конкремции представлены различными по размерам сферолитовыми агрегатами. В разрезе вивианитовые конкреции либо образуют отдельные гнездовидные обособления, либо сростки из многочисленных более мелких (до 2.0 мм) сферолитовых агрегатов, нарастающих друг на друга с образованием «икряного камня» (рис. 5, б). Если все гнездовидные обособления имеют хорошо выраженные округлые или эллипсоидные очертания, то агрегатные сростки по типу «икряного камня» формируют самые разнообразные по морфологии скульптурные тела. Вивианитовые конкреции характеризуются радиально-лучистым строением. В них все минеральные индивиды расположены по радиусу, разрастаясь из одного общего центра кристаллизации. С внешней стороны все конкреции покрыты плотной, темно-буровой гетит-гидрогетитовой корочкой в виде периферийной оболочки. Вероятно, наличие плотной лимонитовой корочки способствовало сохранности радиально-лучистых вивианитовых агрегатов. В противном случае минеральные индивиды фосфатов железа, являющиеся весьма хрупкими по своей природе, были бы деформированы делювиальными суглинками при их уплотнении. Особенности строения вивианитовых конкреций указывают на то, что агрегаты формировались в условиях рыхлой, обводненной среды. Минеральные индивиды, оказывая кристаллизационное давление на окружающий грунт, постепенно «отвоевывали» пространство для своего роста. Питающее минеральное вещество, вероятно, поступало к растущим граням кристаллов за счет диффузационного подтока. Только при медленном росте кристаллов в радиально-лучистых агрегатах проявляется фактор геометрического отбора с постепенным образованием габитусных элементов. Формирование агрегатов по типу

«икряного камня», вероятно, обусловлено раскристаллизацией коллоидного минерального вещества, сконцентрированного вокруг колоний аэробных железофиксирующих микробиальных колоний. Именно такой механизм образования вивианитовых агрегатов рассматривается в работах [11, 12].

Приуроченность вивианитовой минерализации к рассматриваемому участку разреза и его отсутствие в других вскрышных породах бентонитового карьера подразумевает наличие специфических условий седиментации, которые отсутствуют на основной территории ведения работ Западно-Биклянского месторождения. Для выявления литолого-минералогических отличий участка проведено определение минерального состава пород разреза с вивианитовой минерализацией. Поскольку современные гипотезы образования агрегатов водного фосфата железа подразумевают наличие в грунтовой толще микробиальных колоний, часть образцов пород исследована на предмет следов сингенетического органического вещества.

Согласно результатам рентгенографического анализа осадочные породы в разрезе Западно-Биклянского месторождения характеризуются относительно однородным минеральным составом (рис. 6).

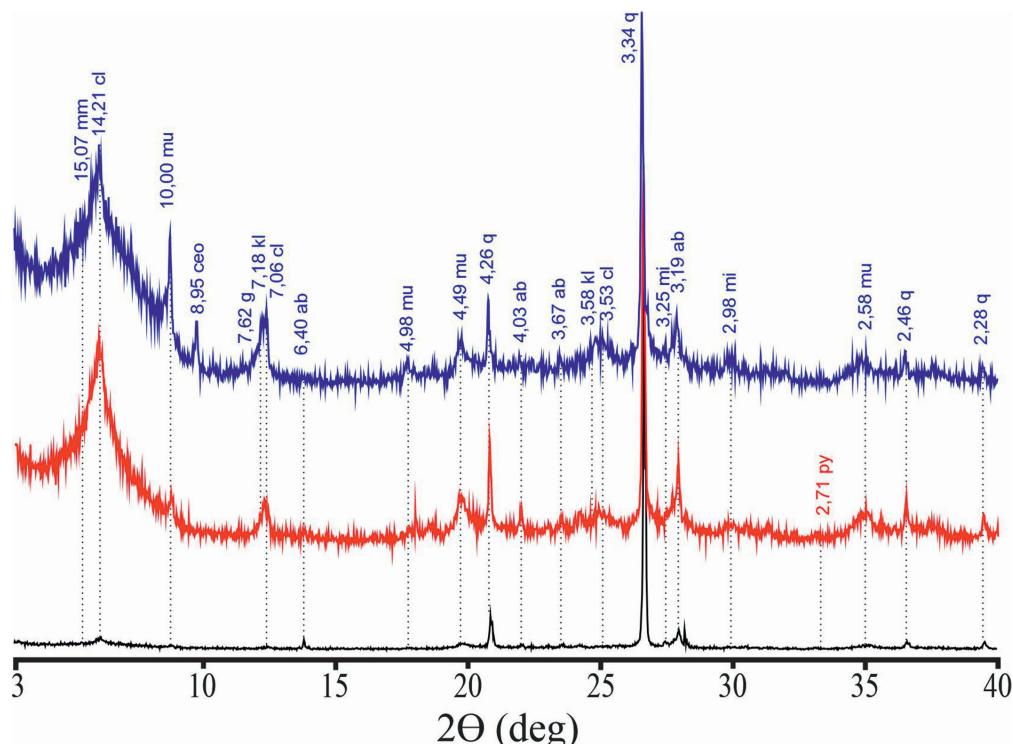


Рис. 6. Рентгеновские дифрактограммы глинистых пород. Черная линия – заторфованный грунт, красная – делювиальные суглинки под дном озерно-болотной котловины, синяя – неогеновые глины, подстилающие делювиальные суглинки. Обозначение минералов: **mm** – монтмориллонит, **cl** – хлорит, **mu** – мусковит, **ceo** – цеолит, **g** – гипс, **kl** – каолинит, **q** – кварц, **ab** – альбит, **mi** – микроклин, **py** – пирит

Fig. 6. X-ray diffractograms of clay rocks. Black line – peat soil, red line – deluvial loams under the bottom of the lake–bog basin, and blue line – Neogene clays underlying deluvial loams. Mineral abbreviations: **mm** – montmorillonite, **cl** – chlorite, **mu** – muscovite, **ceo** – zeolite, **g** – gypsum, **kl** – kaolinite, **q** – quartz, **ab** – albite, **mi** – microcline, **py** – pyrite

Схожесть минеральных ассоциаций в породах, вероятно, объясняется общим источником сноса терригенного материала с близкорасположенной областью денудации. В составе глинистых пород неоген-четвертичного возраста преобладают глинистые минералы, пред-

ставленные монтмориллонитом (43–46 %), иллитом (10–14 %), каолинитом (4–5 %) и хлоритом (6–7 %), из обломочных минералов присутствуют алевритовые зерна кварца (10–14 %), альбита (7–13 %) и микроклина (6–7 %), в нижней части разреза отмечаются цеолиты (до 6 %). В торфяных отложениях среди привнесенных терригенных минералов присутствуют в основном зерна кварца (54 %), альбита (21 %) и микроклина (7 %), а также существенно меньшие количества глинистых минералов, представленных монтмориллонитами (6 %), иллитом (6 %) и хлоритом (5 %). В целом по разрезу нет взаимосвязи между вещественным составом осадочных пород и вивианитовой минерализацией.

Термический анализ показал, что все осадочные породы в разрезе содержат органическое вещество. Это проявляется на термограммах в виде серии экзотермических эффектов на кривой дифференциальной сканирующей калориметрии (ДСК) в диапазоне температур 250–560 °C, сопровождающихся потерей веса на термогравиметрической кривой (ТГ) (рис. 7). Наибольшее количество органического вещества зафиксировано в заторфованном грунте, содержание которого приближается к 12 %. При этом четко выражены три экзотермических эффекта в диапазоне температур 250–450, 450–490 и 490–560 °C, отвечающие удалению продуктов термической деструкции гуминовых кислот. Достаточно высокие начальные температуры термического преобразования указывают на относительно низкую степень разложения остатков болотной растительности [13]. В глинистых грунтах неоген-четвертичного возраста нет четкого разделения экзотермических эффектов. Органическое вещество при термическом разложении дает на ДСК-кривых широкое гало в области 250–560 °C. Такое поведение характерно для реликтов микробиальных колоний и планктонного вещества различной степени разложения, захоронившихся в грунтовых толщах [14].

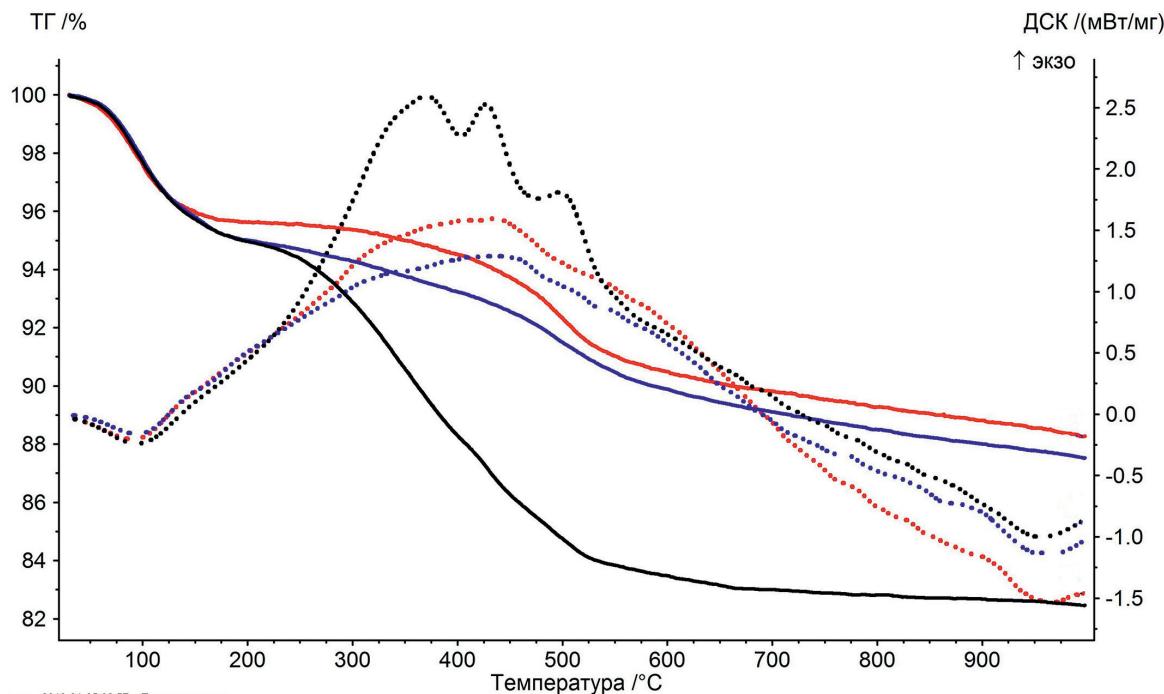


Рис. 7. Результаты термического анализа. Сплошные кривые ТГ, прерывистые кривые ДСК. Черные линии – заторфованный грунт, красные – делювиальные суглинки под дном озерно-болотной котловины, синие – неогеновые глины, подстилающие делювиальные суглинки

Fig. 7. Results of thermal analysis. Solid lines – TG curves, dashed lines – DSC curves. Black lines – peat soil, red lines – deluvial loams under the bottom of the lake–bog basin, and blue lines – Neogene clays underlying deluvial loams

3. Обсуждение результатов

Полученные результаты исследований позволяют восстановить условия формирования вивианитовой минерализации в четвертичных отложениях вскрышных пород Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин. Приуроченность агрегатов вивианита к участкам, где в кровле разреза залегают торфы и заторфованные грунты, указывает на непосредственное участие процессов заболачивания территории в образовании природных соединений фосфатов железа и сопутствующих им минералов. Причем, судя по мощности торфяных отложений, болото существовало достаточно длительный период времени голоцен, оказывая постоянное влияние на нижележащие неоплейстоценовые суглинки. Наличие в заторфованных грунтах многочисленных створок раковин пресноводных двустворчатых моллюсков семейства унионид указывает на то, что очагом болотообразования являлась плоскодонная озерная котловина. Вероятно, озерно-болотная система на водоразделе Палео-Камы сформировалась в атлантический период климатического оптимума голоцена (6–8 тыс. лет назад). По мере накопления растительного дегрита и зарастания озерной котловины из органических остатков и привнесенных глинистых минералов, накапливающихся в придонном слое пресноводного водоема, в растворимую форму переходили фосфат-ионы, а также двухвалентные ионы железа и кальция. Постепенно за счет диффузационной миграции под действием градиента концентраций, Fe^{2+} , Ca^{2+} и PO_4^{3-} проникали в поровое пространство нижележащих делювиальных суглинков, подстилающих торфы и заторфованные грунты. Создавая восстановительные условия в поровых растворах глинистых грунтов и поставляя питательные биофильные элементы, инфильтрующиеся болотные воды обусловливали всплеск активности жизнедеятельности анаэробных колоний микробиальных сообществ [15]. В результате этого в делювиальных суглинках, расположенных под озерно-болотной котловиной, сформировались факультативно-анаэробные бактерии с различными типами метаболизма. Именно их реликтовые остатки фиксируются на ДСК-кривых в виде широкого гало для экзотермического эффекта. Непосредственно под дном озерно-болотной котловины, судя по наличию пиритовых агрегатов, развивались сульфатредуцирующие микроорганизмы. Нахождение совместно с ними известковых конкреций указывает на осаждение карбонатных агрегатов на этом уровне. Вероятно, в грунтах под болотом присутствовали также и метанредуцирующие бактерии, способные осаждать кальцит. В результате совместной жизнедеятельности метанотрофов и сульфатредуцирующих прокариот в переувлажненных делювиальных суглинках сформировался слой, обогащенный железистыми и известковыми конкрециями. Несколько позднее по времени восстановительная среда сменилась на окислительную и вокруг пиритовых и известковых конкреций сформировался лимонитовый слой, состоящий из чешуек гетита-гидрогетита. Причем, судя по волнисто-слоистой строматолитоподобной микротекстуре лимонитовых корочек, в образовании гетит-гидрогетитовых агрегатов принимали участие сообщества железофиксирующих хемотрофных анаэробных микроорганизмов.

Часть фосфат-ионов и ионов железа мигрировала в более заглубленные участки толщи переувлажненных делювиальных суглинков. Здесь они перехватывались другими группами анаэробных микроорганизмов, среди которых преобладали железофиксирующие бактерии. Колонии анаэробных микроорганизмов образовывали относительно крупные обособления, окруженные биопленками, способными пропускать необходимые для жизнедеятельности органоминеральные вещества. Внутри колоний многочисленные клетки находятся в погруженном состоянии в выделяемом ими внеклеточном полимерном веществе (внеклеточный

матрикс), которое можно рассматривать как гелевый субстрат [16]. Именно в этом субстрате и происходит процесс образования вивианитовых зерен. Согласно наблюдениям, приведенным в работе [11], в «теле» микробактериальных колоний создаются условия для нуклеации ассоциатов фосфат-ионов и ионов двухвалентного железа. Сначала формируются аморфные сгустки скоагулированного минерального вещества, затем, по мере их укрупнения, начинается процесс кристаллизации зерен водного фосфата железа ($\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2 \times 8\text{H}_2\text{O}$). Последующий рост зерен вивианита стимулировался поступлением к их поверхности новых порций Fe^{2+} и PO_4^{3-} в условиях установившегося динамического равновесия между твердой и жидкой фазами. Причем лимитирующим фактором, определяющим рост минералов, являлась концентрация в растворе Fe^{2+} . То есть PO_4^{3-} в переувлажненных делювиальных суглинках было в избытке. Если в системе было ограниченное количество центров нуклеации, то в грунтах под озерно-болотной котловиной формировались относительно крупные конкреции, если центров нуклеации было много, то формировались сростки мелких сферолитовых конкреций, образующих агрегаты по типу «икряной камень». Преобладание последних свидетельствует о том, что в минералообразующих системах доминировал гетерогенный механизм зародышебразования, когда вблизи друг от друга одновременно формировались много минеральных затравок. В дальнейшем от центров кристаллизации во все стороны разрастались игольчатые и шестоватые вивианитовые зерна, постепенно формируя радиально-лучистые агрегаты. Кристаллизационное давление растущих вивианитовых кристаллов отодвигало частички грунта, образуя вокруг агрегатов водных фосфатов железа пустотное пространство. Таким образом, по периферии конкреций создавались области из разуплотненного грунта с повышенным содержанием водного раствора. При снижении содержания жидкой фазы в системе конкреционные агрегаты сближались между собой, образуя сростки сферолитовых новообразований в виде «икряного камня». При образование вивианитовых секреций в «теле» микробиальных анаэробных колоний формировался газовый пузырь. Зарождение вивианитовых зерен происходило на периферии этого пузыря, что предопределяло последующее развитие игольчатых и шестоватых кристаллов водного фосфата железа от краев зарождающихся агрегатов к центру. На определенном этапе развития секреций вивианитовые зерна испытывали недостаток подтока минерального вещества, в результате чего в них сохранились не до конца залеченные полости газовых пузырей.

Постепенно озерно-болотная котловина застала растительностью, происходил процесс обезвоживания как торфяников, так и залегающих под ними переувлажненных делювиальных суглинков. Неравномерный уход из глинистых грунтов избыточной влаги способствовал образованию в них локальных напряжений. Силы сжатия, возникающие при обезвоживании и переуплотнении делювиальных суглинков, создали условия для возникновения в них протяженных трещин, уходящих в глубь грунтовой толщи от dna пересыхающей заболоченной котловины до кровли неогеновых глин. Вероятно, в трещины некоторое время еще поступали водные растворы, обогащенные PO_4^{3-} и Fe^{2+} , что привело к появлению биохемогенных вивианитовых агрегатов в виде удлиненно-вытянутых конкреций, корочек и землистых примазок в полостях и на стенах трещин.

Судя по наличию вокруг вивианитовых агрегатов темно-бурых гетит-гидрогетитовых периферийных оболочек, в заключительной стадии развития конкреций и секреций восстановительные условия среды сменились на окислительные. Возможно, в этот период в поровые растворы перестали поступать фосфатные соединения, а все железо связывалось в гидроксидные минеральные фазы. Наличие вокруг вивианитовых агрегатов лимонитовых корочек в последующем способствовало лучшей сохранности аутигенных новообразований водных

фосфатов железа в сжимающихся при обезвоживании делювиальных суглинках. Таким образом, вивианитовая минерализация в разрезах четвертичных отложений Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин смогла просуществовать до настоящего времени (рис. 8).

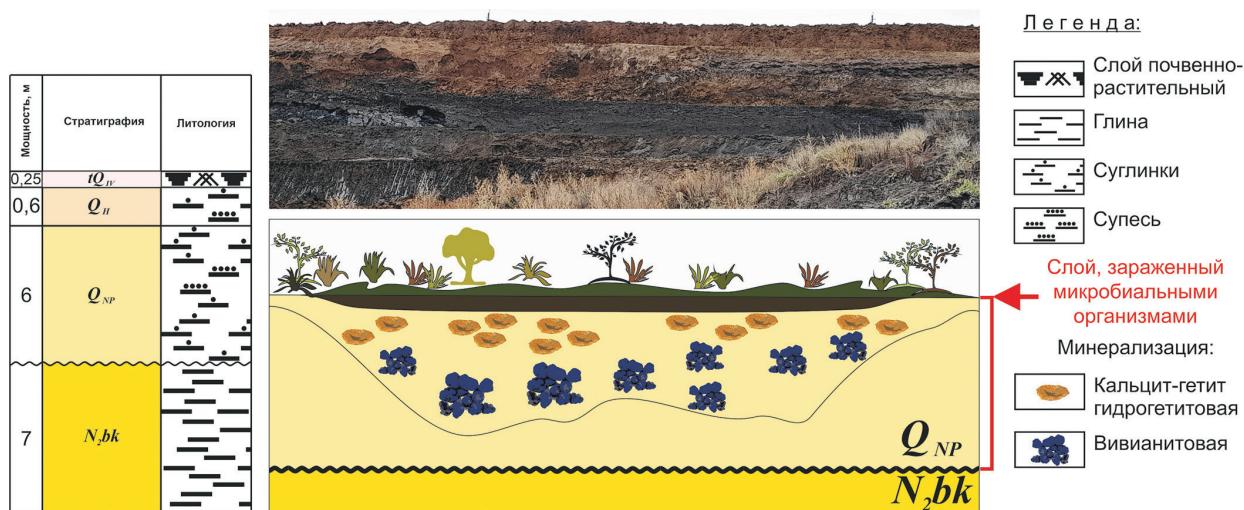


Рис. 8. Стратиграфическая колонка, совмещенная со схематичным профилем зоны вторичной минерализации пирит-лимонитовых, лимонит-кальцитовых и вивианитовых агрегатов в основании озерно-болотной котловины

Fig. 8. Stratigraphic column with a schematic profile of the secondary mineralization zone comprising pyrite-limonite, limonite-calcite, and vivianite aggregates at the base of the lake-bog basin

Заключение

Анализ характера проявления вивианитовой минерализации в обнажениях карьера Западно-Биклянского месторождения бентонитовых глин позволил сделать выводы, перечисленные ниже.

- Участок образования аутигенных вивианитов на территории разрабатываемого карьера пространственно приурочен к области развития озерно-болотной котловины голоценовой эпохи четвертичного периода.

- В разрезе восточного борта карьера вивианитовые новообразования развиты только в делювиальных суглинках, расположенных между торфяными отложениями и кровлей неогеновых бентонитовых глин. Это обусловлено расположением глинистых грунтов в зоне нисходящей фильтрации поверхностных озерно-болотных вод, обогащенных PO_4^{3-} , а также Fe^{2+} и Ca^{2+} .

- Характерной формой выделения аутигенных минералов водных фосфатов железа являются конкреции, секреции, корочки и землистые примазки по стенкам трещин.

- Совместно с вивианитовой минерализацией в парагенезисе отмечаются агрегаты пирита, кальцита и гетит-гидрогетита. Выявленная последовательность образования аутигенных минералов в разрезе свидетельствует о смене геохимической обстановки минералообразования с восстановительной на окислительную в процессе эволюции болотной геосистемы.

- Образование вивианитовых агрегатов связано с всплеском жизнедеятельности анаэробных микроорганизмов, способных аккумулировать PO_4^{3-} и Fe^{2+} .

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Колосниченков С.В., Захаров К.А. Новые, 2013 года, геологические и минералогические находки на Южном Урале // Всероссийские научные чтения памяти Ильменского минералога В.О. Полякова. 2013. № 4. С. 73–83.
2. Кротов Б.П. О месторождениях вивианита и о характере вмещающих его глин в Казанском крае. Зап. ВМО. 1924. Часть 53. Вып. 2. С. 359–383.
3. Мурдмаа И.О., Овсепян Е.А., Иванова Е.В., Якимова К.С. Гранулярный вивианит в проливе Кембриджа, Земля Франца Иосифа (Баренцево море) // Литология и полезные ископаемые. 2023. № 4. С. 359–364. <https://doi.org/10.31857/S0024497X23700167>.
4. Бгатов В.И., Матухина В.Г., Григорьева Т.Р., Алтухов В.М. Минерально-сыревая база болот Западной Сибири // Геология и геофизика. 1983. Т. 24, вып. 5. С. 63–68.
5. Фосфатоносные коры выветривания и фосфориты Маймече-Котуйской провинции ультраосновных-щелочных пород / под. ред. Николаевой И.В. М.: Наука, 1982. 75 с.
6. Занин Ю.Н. Геохимические обстановки формирования парагенезисов минералов фосфатсодержащих пород // Геология и геофизика. 1993. Т. 34, вып. 7. С. 3–22.
7. Есин Н.В., Есин Н.И., Подымов И.С., Лиценчук А.В., Мельникова И.В. Механизмы образования каспийских трансгрессивных морей в плейстоцене // Экология гидросферы. 2019. № 1(3). С. 13–23. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-1\(3\)-13-23](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-1(3)-13-23).
8. Петрова Е.В., Линкина Л.И. О положении биклянского и омарского горизонтов в разрезах неоген-четвертичных отложений Среднего Поволжья // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2012. Т. 154, кн. 3. С. 186–195.
9. Петрова Е.В., Линкина Л.И. Реконструкция климата и ландшафтов гелазского века (ранний квартер) в пределах Среднего Поволжья // Вестник ВГУ. Серия: геология. 2015. № 4. С. 18–27.
10. Сабитов А.А. Месторождения бентонитов Республики Татарстан: геология и генезис, направление использование сырья // Георесурсы. 2015. № 4(63), ч. 1. С. 38–43. <http://dx.doi.org/10.18599/grs.63.4.6>.
11. Шерышева Н.Г., Моров В.П. Динамика образования вивианита в накопительных культурах метанотрофных и водородокисляющих бактерий в процессе анаэробного Fe(III) восстановления // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2012. Т. 21, № 3. С. 16–24.
12. Шерышева Н.Г., Осипов Г.А. Трансформация структуры микробного сообщества в восстановительном процессе в донных отложениях озера Серебрянка (Самарская лука) // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 489–496.
13. Недайводин Е.Г., Петров А.В., Лебедева Н.Ш. Термохимическое исследование пиролиза верхового торфа // Вестник Воронежского института ГПС МЧС России. 2016. № 2(19). С. 17–20.
14. Шарыпов В.И., Иванов И.П., Фетисова О.Ю., Таран О.П., Страховенков В.Д., Кузнецов Б.Н. Исследование термических превращений сапропелей озер Качкулья и Барчин Новосибирской области методами ДТГ-ДСК и РФА // Журнал СФУ. Химия. 2013. Т. 6, № 2. С. 122–131.
15. Дацко Р.Э., Карпенко А.Г., Колосова Д.Л. Инженерно-геологические процессы как результат деятельности микроорганизмов (на примере подземного пространства Санкт-Петербургского региона) // Геоэкология. Инженерная геология. Гидрогеология. Геокриология. 2023. № 5. С. 3–16. <https://doi.org/10.31857/S086978092305003X>.
16. Хрянин А.А. Биопленки микроорганизмов: современные представления // Антибиотики и химиотерапия. 2020. Т. 65, № 5–6. С. 70–77. <https://doi.org/10.37489/0235-2990-2020-65-5-6-70-77>.

References

1. Kolisnichenkov S.V., Zakharov K.A. New geological and mineralogical finds in the Southern Urals, 2013. In: *Vserossiiskie nauchnye chteniya pamyati Il'menskogo mineraloga V.O. Polyakova* [All-Russian Scientific Lectures in Memory of Ilmen Mineralogist V.O. Polyakov], 2013, no. 4, pp. 73–83. (In Russian)

2. Krotov B.P. On the deposits of vivianite and the nature of its clays in the Kazan region. *Zap. VMO*, 1924, pt. 53, no. 2, pp. 359–383. (In Russian)
3. Murdmaa I.O., Ovsepyan E.A., Ivanova E.V., Iakimova K.S. Granulated vivianite in Cambridge Strait, Franz Josef Land (Barents Sea). *Lithol. Miner. Resour.*, 2023, vol. 58, no. 4, pp. 311–316. <https://doi.org/10.1134/S0024490223700177>.
4. Bgatov V.I., Matukhina V.G., Grigor'eva T.R., Altukhov V.M. Mineral resources of bogs in Western Siberia. *Geol. Geofiz.*, 1983, vol. 24, no. 5, pp. 63–68. (In Russian)
5. *Fosfatonosnye kory vyvetrivaniya i fosfority Maimecha-Kotuiskoi provintsi ul'traosnovnykh-shchelochnykh porod* [Phosphate-Bearing Weathering Crust and Phosphorites in the Maimecha-Kotui Province of Ultrabasic Alkaline Rocks]. Nikolaeva I.V. (Ed.). Moscow, Nauka, 1982. 75 p. (In Russian)
6. Zanin Yu.N. Geochemical conditions for the formation of mineral parageneses of phosphate-bearing rocks. *Geol. Geofiz.*, 1993, vol. 34, no. 7, pp. 3–22. (In Russian)
7. Esin N.V., Esin N.I., Podymov I.S., Lifanchuk A.V., Mel'nikova I.V. Formation mechanisms of the Caspian transgressive seas in the Pleistocene. *Ekol. Gidrosfera*, 2019, no. 1(3), pp. 13–23. [https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-1\(3\)-13-23](https://doi.org/10.33624/2587-9367-2019-1(3)-13-23). (In Russian)
8. Petrova E.V., Linkina L.I. On the state of the Biklyan and Omar horizons in the sections of Neogene-Quaternary sediments of the Middle Volga. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2012, vol. 154, no. 3, pp. 186–195. (In Russian)
9. Petrova E.V., Linkina L.I. Reconstruction of climate and landscape in the Gelasian Stage (early Quarternary) of Middle Volga region. *Vestn. VGU. Ser.: Geol.*, 2015, no. 4, pp. 18–27. (In Russian)
10. Sabitov A.A. Bentonite deposits in Tatarstan: Geology and genesis, use of raw materials. *Georesursy*, 2015, no. 4(63), pt. 1, pp. 38–43. <http://dx.doi.org/10.18599/grs.63.4.6>. (In Russian)
11. Sherysheva N.G., Morov V.P. Dynamics of vivianite formation in enrichment cultures of methanotrophic and H₂-oxidizing bacteria during anaerobic Fe(III) reduction. *Samar. Luka: Probl. Reg. Global'noi Ekol.*, 2012, vol. 21, no. 3, pp. 16–24. (In Russian)
12. Sherysheva N.G., Osipov G.A. Transformation of the microbial community structure during Fe(III) reduction in the bottom sediments in Lake Serebryanka (Samarskaya Luka). *Izv. Samar. Nauchn. Tsentr Ross. Akad. Nauk*, 2013, vol. 15, no. 3, pp. 489–496. (In Russian)
13. Nedaivodin E.G., Petrov A.V., Lebedeva N.Sh. Thermochemical study of peat pyrolysis. *Vestn. Voronezh. Inst. GPS MChS Ross.*, 2016, no. 2(19), pp. 17–20. (In Russian)
14. Sharypov V.I., Ivanov I.P., Fetisova O.Yu., Taran O.P., Strakhovenko V.D., Kuznetsov B.N. A study of thermal conversions of sapropels from Lakes Kachkulnya and Barchin of the Novosibirsk region using DTG-DSC and XRD methods. *Zh. SFU. Khim.*, 2013, vol. 6, no. 2, pp. 122–131. (In Russian)
15. Dashko R.E., Karpenko A.G., Kolosova D.L. Engineering geological processes as a result of microorganisms activity (on the example of St. Petersburg subsurface). *Geoekologiya*, 2023, no. 5, pp. 3–16. <https://doi.org/10.31857/S086978092305003X>. (In Russian)
16. Khryanin A.A. Microbial biofilms: Modern concepts. *Antibiot. Khimioter.*, 2020, vol. 65, nos. 5–6, pp. 70–77. <https://doi.org/10.37489/0235-2990-2020-65-5-6-70-77>. (In Russian)

Информация об авторах

Эдуард Анатольевич Королёв, кандидат геолого-минералогических наук, доцент, доцент кафедры общей геологии и гидрографии Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: edik.korolev@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0963-8134>

Ильдар Саяхович Нуриев, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры общей геологии и гидрографии Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: Ildar.Nuriev@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6505-5294>

Алексей Александрович Ескин, кандидат геолого-минералогических наук, доцент, доцент кафедры минералогии и литологии Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: eskin.aleksey@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7133-2710>

Айрат Исламгалиевич Латыпов, доктор геолого-минералогических наук, доцент, доцент кафедры общей геологии и гидрогеологии Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: airatlat@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9584-4676>

Рустем Равилевич Мухаметбареев, заместитель генерального директора по научно-технологическому развитию ООО «Баулюкс»

E-mail: muhamedbareevrr@baulux.org

Олег Владимирович Дубинин, генеральный директор ООО «Баулюкс»

E-mail: dubinin.ov@baulux.org

Раиль Ринатович Газизянов, заместитель начальника отдела планирования и геологического сопровождения ремонта скважин управления геолого-технических мероприятий, Татнефть-Добыча, ПАО «Татнефть»

E-mail: gazizyanovrr@mail.ru

Author Information

Eduard A. Korolev, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, Department of General Geology and Hydrogeology, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: edik.korolev@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0003-0963-8134>

Ildar S. Nuriev, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, Department of General Geology and Hydrogeology, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: Ildar.Nuriev@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6505-5294>

Aleksey A. Eskin, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, Department of Mineralogy and Lithology, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: eskin.aleksey@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-7133-2710>

Airat I. Latypov, Dr. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, Department of General Geology and Hydrogeology, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: airatlat@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9584-4676>

Rustem R. Mukhametbareev, Deputy General Director for Scientific and Technological Development, LLC Baulux

E-mail: muhamedbareevrr@baulux.org

Oleg V. Dubinin, General Director, LLC Baulux

E-mail: dubinin.ov@baulux.org

Rail R. Gazizyanov, Deputy Head of Department of Planning and Geological Support for Well Repair, Geological and Technical Activities Directorate, Tatneft-Dobycha, PJSC Tatneft

E-mail: gazizyanovrr@mail.ru

Поступила в редакцию 18.02.2025

Принята к публикации 17.05.2025

Received February 18, 2025

Accepted May 17, 2025

Оригинальная статья

УДК 551.583.7:551.735+551.736

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.544-564>**Сравнительный анализ палеоклиматических данных для карбона и перми Кузнецкого бассейна****Е.В. Карасев^{1, 2}✉, А.С. Фелькер^{1, 2}, А.С. Бакаев^{1, 2, 3, 4}, М.Н. Уразаева¹, В.В. Жаринова^{1, 5}**¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, г. Москва, Россия²Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия³Удмуртский государственный университет, г. Ижевск, Россия⁴Самаркандинский государственный университет имени Шарофа Рашидова, г. Самарканда, Узбекистан⁵Филиал Казанского (Приволжского) федерального университета в городе Джизак, г. Джизак, Узбекистан

✉karasev@paleo.ru

Аннотация

Работа посвящена сравнительному анализу палеоклиматических данных для позднего палеозоя Кузнецкого бассейна. В основе исследования лежат опубликованные данные симуляции климата фанерозоя, которые использованы для получения типов климата по классификации Кёппена – Гейгера на территории Кузнецкого бассейна для восьми временных интервалов позднего палеозоя. Характеристики полученных типов климата сопоставлены с имеющимися палеоботаническими, палеоэкологическими и литологическими индикаторами, а также дополнены анализом ценологических характеристик (таксономическое разнообразие, доминирование и др.). Типы палеоклиматов, полученные на основе результатов симуляции, в целом отражают известные глобальные климатические тренды позднего палеозоя – от влажного тропического климата раннего карбона к более аридным условиям перми. Расхождения между результатами моделирования и палеонтологическими свидетельствами наблюдаются при интерпретации краткосрочных климатических эпизодов и локальных изменений.

Ключевые слова: палеоклимат, таксономическое разнообразие, абсолютный возраст, карбон, пермь, Кузнецкий бассейн.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность В.В. Силантьеву за плодотворное обсуждение результатов работы. Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (№ 22-77-10045, <https://rscf.ru/project/22-77-10045/>).

Для цитирования: Карасев Е.В., Фелькер А.С., Бакаев А.С., Уразаева М.Н., Жаринова В.В. Сравнительный анализ палеоклиматических данных для карбона и перми Кузнецкого бассейна // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2025. Т. 167, кн. 3. С. 544–564. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.544-564>.

Original article

<https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.544-564>

Comparative analysis of paleoclimatic data for Carboniferous and Permian of the Kuznetsk Basin

E.V. Karasev^{1, 2}✉, A.S. Felker^{1, 2}, A.S. Bakaev^{1, 2, 3, 4}, M.N. Urazaeva¹, V.V. Zharinova^{1, 5}

¹Borissiak Paleontological Institute, Moscow, Russia

²Kazan Federal University, Kazan, Russia

³Udmurt State University, Izhevsk, Russia

⁴Samarkand State University named after Sharof Rashidov, Samarkand, Uzbekistan

⁵Branch of Kazan Federal University in the City of Jizzakh, Jizzakh, Uzbekistan

✉ karasev@paleo.ru

Abstract

This article presents the results of a comparative analysis of paleoclimatic data on the late Paleozoic of the Kuznetsk Basin. Using existing simulations of the Phanerozoic climate, Köppen–Geiger climate types were identified for eight time intervals across the late Paleozoic of the studied territory. The characteristics of the obtained climate types were compared with available paleobotanical, paleozoological, and lithological indicators. Their cenological metrics (taxonomic diversity, dominance, etc.) were examined. On average, the findings agree with established global climate trends of the late Paleozoic – from the humid tropical climate of the early Carboniferous to the more arid conditions of the Permian. Discrepancies between the simulation outcomes and the paleontological evidence were observed mainly in the interpretation of the short-term climatic episodes and local environmental changes.

Keywords: paleoclimate, taxonomic diversity, absolute age, Carboniferous, Permian, Kuznetsk Basin

Acknowledgments. V.V. Silantiev is gratefully acknowledged for fruitful discussion of the results. This study was supported by the Russian Science Foundation (no. 22-77-10045, <https://rscf.ru/project/22-77-10045/>).

For citation: Karasev E.V., Felker A.S., Bakaev A.S., Urazaeva M.N., Zharinova V.V. Comparative analysis of paleoclimatic data for Carboniferous and Permian of the Kuznetsk Basin. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2025, vol. 167, no. 3, pp. 544–564. <https://doi.org/10.26907/2542-064X.2025.3.544-564>. (In Russian)

Введение

Первые представления о климатах прошлого стали складываться в XVII веке. Фундаментальными работами, освещавшими различные аспекты реконструкции древних климатов Евразии являются монографии Н.М. Страхова [1, 2] и В.М. Синицына [3, 4]. Для реконструкции палеоклиматов позднего палеозоя большое значение имеют работы палеоботаников А.Н. Криштофовича [5], В.А. Вахрамеева [6, 7], С.В. Мейена [8, 9], М.Ф. Дуранте [10–12] и других. Для перми и триаса на территории Евразии предложены палеоклиматиче-

ские зоны в работах С.В. Наугольных [13, 14], М.А. Жаркова и Н.М. Чумакова [15, 16]. На глобальном уровне следует отметить работы по реконструкции палеоклиматической зональности всей планеты с привлечением литологических, геохимических и палеонтологических данных [17–21].

Развитие и совершенствование климатических моделей и дальнейшее накопление данных о литологических, палеоботанических и палеозоологических показателях древних климатов дало возможность использовать эти модели для реконструкции температуры поверхности и количества среднемесячных осадков в прошлом [22]. В 2022 году группа исследователей [23] опубликовала результаты симуляции климата, используя для реконструкции палеоклиматических параметров модель Земной системы (Community Earth System Model (CESM), вер. 1.2.2). Она включает компоненты для атмосферы, океана, морского льда, суши и биогеохимических циклов и предсказывает среднемесячные показатели температуры и влажности для каждого месяца в течение года с разрешением, равным $0.9^\circ \times 1.25^\circ$ по широте и долготе. Выбранные нами восемь результатов симуляции (от 320 до 260 млн лет) включают время от середины каменноугольного и до конца пермского периодов, которое приходится на время глобальной перестройки климата планеты и перехода его от ледникового к безморозному [3, 18]. Климат является основным фактором, определяющим географическую дифференциацию наземных флор в глобальном масштабе [12].

Целью работы является анализ данных климатического моделирования для позднего палеозоя Кузнецкого бассейна и сравнение их с палеоботаническими и палеофаунистическими сигналами. Чтобы получить обобщенное представление о климатических параметрах для территории Кузнецкого бассейна, была использована классификация климата Кёппена – Гейгера [24, 25]. Она позволяет установить типы климата с помощью количественных значений среднемесячных температур и суммы осадков, которые определяют растительность и типы почв [26, 27]. Позднее классификация модифицировалась и совершенствовалась [28, 29]. Классификация Кёппена – Гейгера и в настоящее время не теряет своей актуальности для анализа современного климата и прогнозирования [30, 31], а также для анализа климатов прошлого [22].

1. Материалы и методы

Карта географического положения Кузнецкого бассейна (рис. 1) подготовлена с использованием QGIS ver. 3.4 [32]. Данные о проанализированных палеоклиматических параметрах взяты из работы Х. Li с соавт. [23]. Для чтения и форматирования исходных данных в формате NetCDF использованы пакеты tidyverse и tidyverse для языка R [33, 34], а для расчета палеокоординат Кузнецкого бассейна – пакет chronosphere [35] и модель тектонических плит проекта PALEOMAP [36].

Для территории Кузнецкого бассейна рассчитаны описательные статистики (минимум, среднее арифметическое и максимум) среднегодовых температур и среднемесячных сумм осадков для восьми временных интервалов. Классификация климатических условий по Кёппену – Гейгеру выполнена с помощью функции *kg_class*, адаптированной для языка R [30, 37]. Информация о распространении ископаемых растений для региональных горизонтов Кузнецкого бассейна взята из таблиц, приведенных в приложении к работе И.В. Будникова и С.Г. Гореловой [38], а данные о составе континентальной фауны Кузнецкого бассейна собраны и скомпилированы из нескольких литературных источников [39–43]. Актуализированные данные по составу сообществ насекомых Кузнецкого бассейна и таксономическим

преобразованиям отдельных групп взяты из базы данных лаборатории артропод Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Редактирование векторных данных и финальная подготовка иллюстраций к публикации выполнены с помощью Inkscape 1.4 [44].

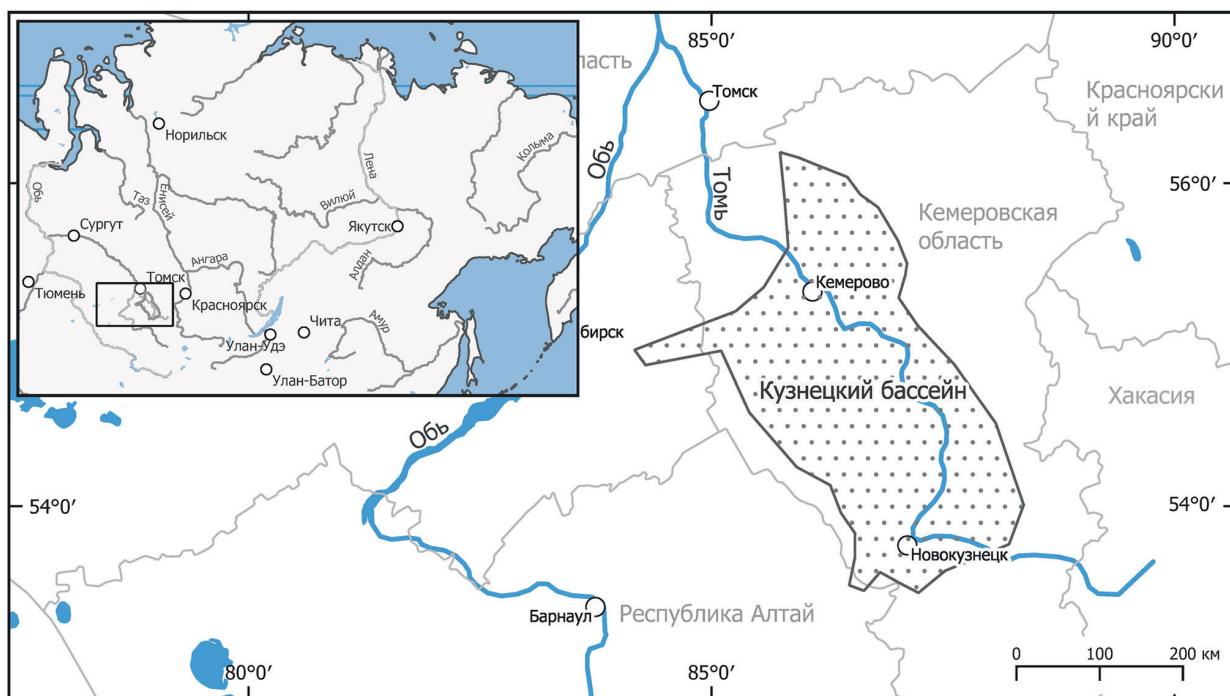


Рис. 1. Географическое положение Кузнецкого бассейна

Fig. 1. Geographical position of the Kuznetsk Basin

2. Результаты и их обсуждение

2.1. Климат серпуховского времени (330 млн лет). На большей части Кузнецкого бассейна в серпуховское время согласно данным, полученным с помощью моделирования, реконструируется зона умеренного безморозного климата (рис. 2, a). Осадки в серпуховское время выпадают преимущественно весной и зимой, а среднемесячные температуры не имеют отрицательных значений. Среднегодовая температура является самой высокой за рассматриваемый период (рис. 3, a).

Отложения Кузнецкого бассейна серпуховского времени соответствуют евсеевскому биостратиграфическому горизонту. Флора евсеевского горизонта характеризуется массовым распространением толстоствольных лепидофитов, присутствием прапапоротников *Chacassopteris* и птеридоспермов *Cardiopteridium* [50]. Для доминирующих в это время толстоствольных лепидофитов характерен маноксилический тип строения стволов, присущий в современной флоре лишь растениям тропиков и субтропиков, что указывает на теплый, безморозный климат [10] и не противоречит результатам симуляции климата.

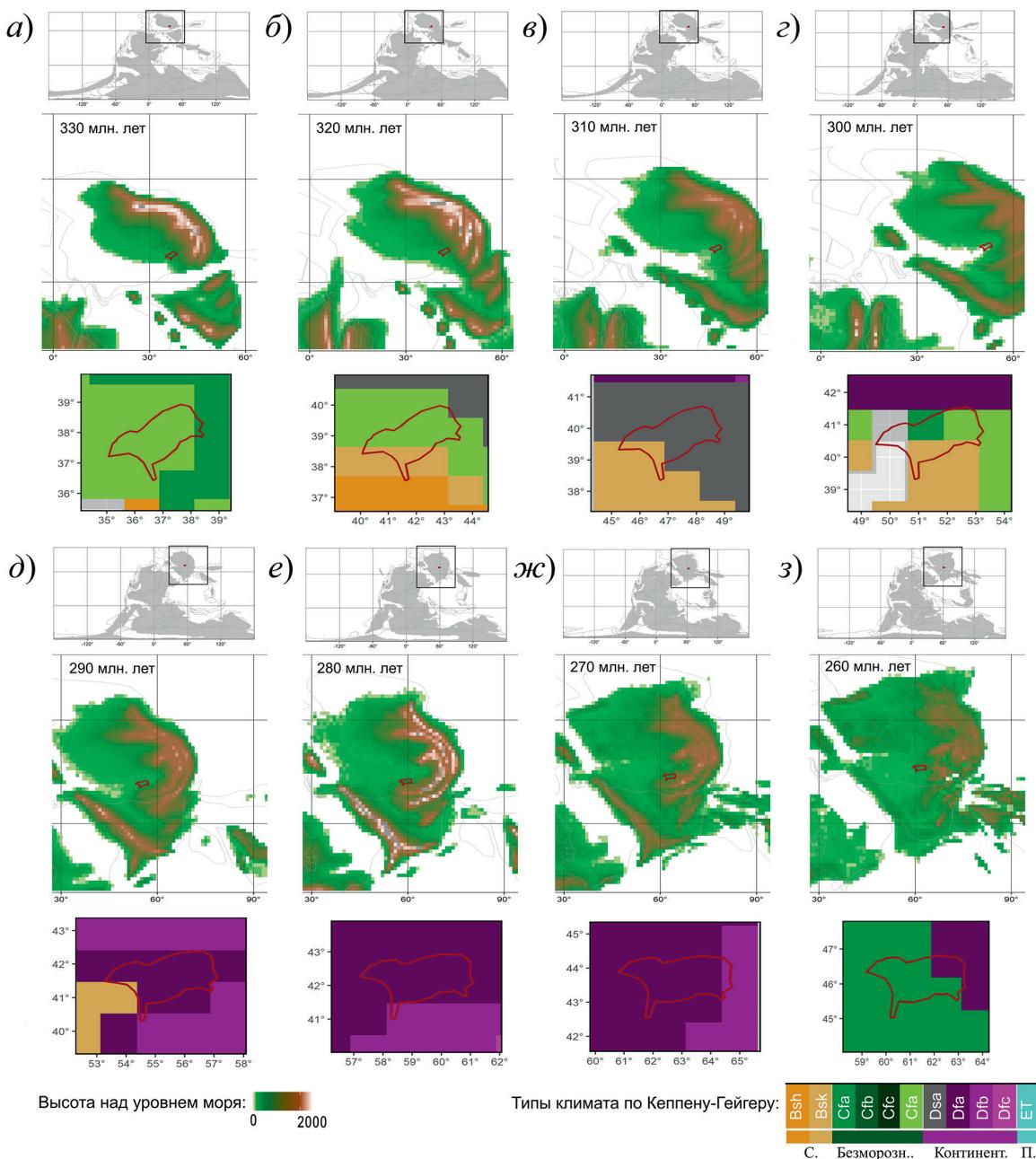


Рис. 2. Палеогеография Ангариды и типы климата по классификации Кёппена – Гейгера на территории Кузнецкого бассейна в позднем палеозое. Сверху вниз: общая палеогеографическая карта, прямоугольник указывает положение Ангариды; ниже – детали палеогеографии окрестностей Кузнецкого бассейна; внизу – типы климата по Кёппену – Гейгеру на территории бассейна. Временные интервалы: *a* – серпуховский; *b* – башкирский; *c* – московский; *g* – позднегжельский; *d* – позднесакмарский–раннеартинский; *e* – кунгурский; *ж* – казанский; *з* – позднесеверодвинский–ранневятский. Типы климатов, обозначенные цветом: BSh/BSk – semi-arid, dry; Cfa/Cfb/Cfc – temperate, frost-free; Dfa/Dfb/Dfc – continental, cold (подробное описание см. в [4, 30])

Fig. 2. Paleogeography of Angaraland and Köppen–Geiger climate types in the Kuznetsk Basin during the late Paleozoic. From top to bottom: general paleogeographic map, with the rectangle indicating the position of Angaraland; below – paleogeographic details of the Kuznetsk Basin region; at the bottom – Köppen–Geiger climate types across the basin area. Time intervals: *a* – Serpukhovian; *b* – Bashkirian; *c* – Moscovian; *d* – late Gzhelian; *e* – late Sakmarian–early Artian; *f* – Kungurian; *g* – Kazanian; *h* – late Severodvinskian–early Vyatkian. Climate types indicated by color: BSh/BSk – semi-arid, dry; Cfa/Cfb/Cfc – temperate, frost-free; Dfa/Dfb/Dfc – continental, cold (for detailed classification, see [4, 30])

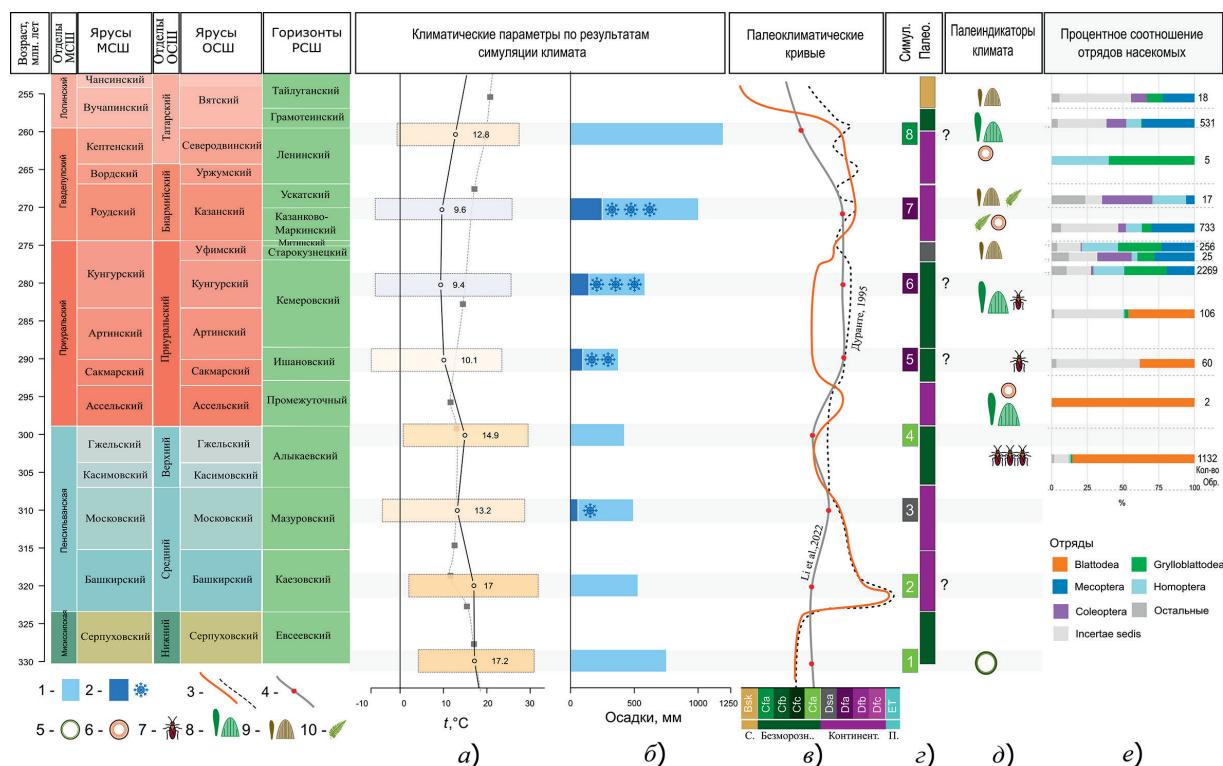


Рис. 3. Результаты сравнительного анализа палеоклиматических данных. Сопоставление региональных стратиграфических подразделений Кузнецкого бассейна с общей стратиграфической шкалой России (ОСШ) [45] и Международной стратиграфической шкалой (МСШ) [64] для пермской системы приведено согласно данным радиоизотопного датирования [46–48], для каменноугольной системы – согласно решениям Межведомственного стратиграфического комитета России [49]: *a* – среднегодовая температура поверхности для Кузнецкого бассейна (сплошная линия) и всей планеты (пунктирная линия) [18] (ширина прямоугольников показывает диапазон изменения температуры в течение года); *b* – годовая сумма осадков: *c* – палеоклиматические кривые, обозначения см. рис. 2; *d* – сравнение типов климата (слева – результаты симуляции, справа – палеонтологические данные); *e* – соотношение отрядов насекомых в коллекциях лаборатории артропод ПИН РАН. Условные обозначения: 1 – годовая сумма осадков с положительной среднемесячной температурой; 2 – то же, с отрицательной среднемесячной температурой (снежинки равны количеству месяцев); 3 – палеоклиматическая кривая (красная – принятая в этой работе на основе анализа палеонтологических индикаторов, пунктирная – по палеоботаническим данным из работы [10]); 4 – палеоклиматическая кривая по данным симуляции; 5 – пикноксилическая древесина; 6 – маноксилическая древесина древовидных лепидофитов; 7 – находки Blattodea; 8 – крупные размеры листьев и редкое жилкование; 9 – мелкие размеры листьев и густое жилкование; 10 – птеридоспермы, мигранты из низких широт

Fig. 3. Comparative analysis of the paleoclimatic data. Correlation of regional stratigraphic subdivisions of the Kuznetsk Basin with the General Stratigraphic Scale of Russia (GSS) [45] and the International Chronostratigraphic Chart (ICS) [64] is based on the radioisotope dating for the Permian [46–48] and on the decisions of the Interdepartmental Stratigraphic Committee of Russia for the Carboniferous [49]: *a* – mean annual surface temperature in the Kuznetsk Basin (solid line) and globally (dashed line) [18] (the width of rectangles indicates the intra-annual temperature range); *b* – annual precipitation; *c* – paleoclimate curves, see Fig. 2 for the scale legend; *d* – comparison of the climate types (left – simulation results, right – paleontological evidence); *e* – paleoclimatic indicators; *f* – taxonomic composition of insect orders in the collections of the Arthropod Laboratory, Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences. Key: 1 – annual precipitation under positive monthly mean temperatures; 2 – same, under negative temperatures (snowflake icons indicate number of months); 3 – paleoclimate curve (red – adopted in this study based on the analysis of paleontological indicators, dashed – using the paleobotanical data from [10]); 4 – paleoclimate curve based on the simulation; 5 – pycnoxylic wood; 6 – manoxylic wood of arborescent lycophytes; 7 – Blattodea records; 8 – large leaves with sparse venation; 9 – small leaves with dense venation; 10 – migrating pteridosperms from low latitudes

2.2. Климат башкирского времени (320 млн лет). В башкирское время климат в целом сохраняет свои основные параметры за исключением общего количества выпадающих осадков. Суммарное годовое количество осадков в башкирское время сократилось на 20 % относительно серпуховского (580 и 725 мм/год соответственно) (рис. 3, б). Так же, как и в серпуховское время, на большей территории Кузбасса климат соответствовал зоне умеренного безморозного климата с северо-западными областями на севере района (рис. 2, б).

Башкирскому времени в Кузнецком бассейне соответствуют отложения каезовского биостратиграфического горизонта [50]. В начале башкирского времени на границе евсеевского и каезовского горизонтов исчезают крупноствольные крупноподушечные лепидофиты и существенно сокращается общее разнообразие комплекса. Основными компонентами флоры во время этого непродолжительного этапа становятся птеридоспермы и тонкоствольные лепидофиты. В литературе этот этап широко известен после работ С.В. Мейена [51–53] как «острогский эпизод», а также упоминается в работе М.В. Дуранте [54] как «постлепидофитовая флора». Причиной значительной и быстрой смены теплолюбивой лепидофитовой флоры на постлепидофитовую обычно считается похолодание [10, 12, 51, 54]. Однако есть и альтернативная точка зрения [55], указывающая на то, что изменения имели региональный масштаб и носили постепенный характер. Если похолодание все-таки было, то в пределах Ангариды оно было кратковременным и уже в середине башкирского века сменилось относительным потеплением [55]. Во второй половине башкирского века постлепидофитовая флора сменяется более разнообразной птеридоспермо-кордайтовой (руфлориевой) флорой [10], а климат становится более теплым и влажным, о чем свидетельствует увеличение разнообразия теплолюбивых птеридофитов, рас пространение кордайтов и появление угленосных отложений.

Климатические данные, полученные для башкирского времени в результате симуляции, противоречат палеонтологическими данными о климате. Это выражается в значительных изменениях таксономического состава и разнообразия флоры, указывающих на изменения климата, тогда как согласно результатам симуляции климат башкирского времени не отличался от серпуховского.

2.3. Климат московского времени (310 млн лет). В московское время сохраняется тренд на уменьшение суммы годовых осадков и среднегодовой температуры. Климат на большей части территории Кузнецкого бассейна классифицируется как континентальный с четко выраженным летом и зимой, а также с сухим и жарким летом (рис. 2, в). Судя по результатам симуляции, один месяц в году среднемесячная температура отрицательна, соответственно, в это время были вероятны осадки в виде снега (рис. 3, б).

В Кузнецком бассейне московскому времени отвечают отложения мазуровского горизонта [50]. Этот горизонт, так же, как и верхняя часть каезовского, характеризуется птеридоспермо-кордайтовой (руфлориевой) флорой. По палеоботаническим данным климат от середины каменноугольного периода (башкирский – гжельский ярусы) в пределах большей части Ангариды имеет выраженную тенденцию к потеплению, которая сохраняется вплоть до сакмарского времени [10].

Климатические данные, полученные в результате симуляции для московского времени, в целом согласуются с палеонтологическими данными о климате, однако тренды изменения климатических условий разнонаправленные. Согласно данным симуляции климат становится более прохладным и сухим, тогда как палеонтологические (палеофлористические) данные указывают на потепление и увеличение влажности климата.

2.4. Климат второй половины гжельского времени (300 млн лет). В конце гжельского века при сходном уровне годовых осадков увеличивается среднегодовая температура.

Климат в это время снова становится близким к умеренному безморозному, средиземноморскому типу, хотя в северной части Кузнецкого бассейна сохраняются районы с семиаридным типом климата (рис. 2, *г*). Среднемесячные температуры не опускались ниже нуля градусов, а основное количество осадков приходилось на зимний период (рис. 3, *б*). Летом максимальные среднемесячные температуры достигали 30 °C (рис. 3, *а*), как и в серпуховское время, но на фоне существенного уменьшения количества осадков.

В Кузнецком бассейне вторая половина гжельского времени соответствует отложениям алыкаевского горизонта [50]. Флора алыкаевского горизонта представлена разнообразными ангарскими птеридоспермами (роды *Angaropteridium*, *Paragondwanidium*, *Angaridium* и др.), кордайтами, папоротниками и членистостебельными. В составе флоры встречено большое количество общих форм с растениями Евразийской области (*Calamostachys*, некоторые *Neuropteris*, *Annularia*), что вместе с увеличением разнообразия птеридоспермов указывает на значительное потепление [9].

К отложениям алыкаевского горизонта приурочены наиболее многочисленные местонахождения насекомых позднего карбона: Желтый Яр и Завьялово. Большую часть энтомокомплексов этого этапа составляют тараканы сем. *Phylloblattidae* [56, 57], что, по-видимому, подтверждает данные о теплом и влажном климате. Присутствие крупных *Palaedictyoptera*, а также не единичных *Diaphanopteroidea* предполагает наличие открытых пространств, характерных для обитания этих групп насекомых [57].

На границе алыкаевского и промежуточного горизонтов на фоне сокращения разнообразия каменноугольных птеридоспермов и лепидофитов происходит увеличение доли ангарских кордайтов и членистостебельных, что указывает на относительное похолодание в ранней перми [10].

Климатические данные, полученные в результате симуляции для гжельского времени, в целом согласуются с палеонтологическими данными о безморозном климате в течение года (рис. 3, *г*).

2.5. Климат позднесакмарского и раннеартинского времени (290 млн лет). Согласно результатам симуляции на это время приходится наименьшая сумма годовых осадков за анализируемый период (рис. 3, *б*). Среднемесячные температуры опускаются ниже нуля градусов дважды в год, а средняя температура самого холодного месяца достигает –7 °C (рис. 3, *а*). Климатические параметры этого времени на большей части территории Кузнецкого бассейна соответствуют зоне континентального влажного климата без сухого сезона (рис. 2, *д*).

В сакмаро-артинское время в Кузнецком бассейне формировались отложения ишановского биостратиграфического горизонта. В составе флоры ишановского горизонта Кузбасса доминируют кордайты, субдоминантами являются членистостебельные и папоротники, реже встречаются листья птеридоспермов (*Zamiopteris*, *Pursongia*). В это время раннепермские кордайты Ангарской области активно внедряются в разные части Субангарского пояса на юге [10, 12]. Единообразие состава и облика кордайтовой флоры на всей территории Ангариды в сакмаро-артинское время свидетельствует об однотипности климатических условий в пределах этого обширного региона [10]. Разнообразие ишановского горизонта значительное и составляет около 70 видов, большая часть которых представлена кордайтами и членистостебельными. Исчезновение типичных для карбона птеридоспермов (*Angaridium*, *Paragondwanidium*, *Angaropteridium*) указывает на более прохладный климат, чем в алыкаевское время [9]. Ишановские энтомофауны не столь многочисленны, как алыкаевские и

старокузнецкие [57]. По составу отрядов и заметному доминированию тараканов в энтомо-комплексе они скорее близки к алыкаевским, что все еще свидетельствует об относительно теплом и влажном климате этого времени.

Климатические данные, полученные в результате симуляции для позднесакмарского и раннеартинского времен, плохо согласуются с палеонтологическими данными о климате (рис. 3, *г*). Основное противоречие заключается в присутствии тараканов в энтомофаунах, что скорее должно свидетельствовать об относительно теплом и влажном климате этого времени. Палеоботанические данные также неоднозначны. Большое разнообразие комплекса также может быть связано с теплым климатом, однако полное исчезновение теплолюбивых птеридоспермов, напротив, может быть связано с похолоданием.

2.6. Климат кунгурского времени (280 млн лет). Для кунгурского времени согласно данным симуляции реконструируется континентальный и влажный климат (рис. 2, *е*). Четко выраженное лето с достаточно высокими среднемесячными температурами (24–26 °С в июле) и прохладная зима (от –4 до –6 °С в течение трех зимних месяцев) (рис. 3, *а*). Увеличивается среднемесячное количество осадков в виде снега в зимнее время (45–52 мм) (рис. 3, *б*).

Кунгурское время соответствует верхней части кемеровского горизонта, для флоры которого наблюдается гигантизм стеблей и листьев хвощей и кордайтов, что указывает на благоприятные климатические условия для роста растений [58]. Часто встречающиеся массовые скопления семян *Sylvella* и *Skokia*, возможно, связаны с сезонным сбрасыванием, то есть отчетливо выраженной сезонностью климата [50]. Для верхних частей кемеровского горизонта (усятских слоев) характерны своеобразные ориктоценозы листостебельных мхов *Salairia*. Листостебельные мхи, обитатели низинных болот, способствуют образованию торфяников и образуют монотопные захоронения вблизи пластов угля [50, 59, 60].

Из отложений нижней части кемеровского горизонта описаны небольшие коллекции насекомых (около 10 экз.). Важной особенностью этого этапа является отсутствие тараканов (Blattodea). Определены единичные представители отрядов Grylloblattodea, Mecoptera, Hemiptera: Homoptera (сем. Prosbolidae [57]). В отложениях верхней части кемеровского горизонта (усятских слоях) при сходном составе отрядов зарегистрировано последнее (для палеозоя) появление тараканов (рис. 2). При этом их количество в коллекциях составляет не менее половины от общего числа найденных насекомых (рис. 3, *е*). Это может указывать на возобновление теплых и влажных условий в конце кунгура [57].

Комплекс лучеперых рыб представлен одним видом (*Paraeurynotus chabakovi* Obruchev), описанным по нескольким фрагментам скелета из местонахождения Березовоярская (=местонахождение насекомых Порывайка).

Таким образом, для большей части кемеровского горизонта характерен теплый и влажный климат (гигантизм органов растений, мощные угли, частые находки листостебельных мхов) с хорошо выраженной сезонностью и, возможно, холодными зимами.

Следующему за кунгурским уфимскому веку в Кузнецком бассейне по возрасту соответствуют старокузнецкий и митинский горизонты. Появление нового сообщества древесно-кустарниковой растительности, значительно отличающейся по морфологии листьев и побегов от предыдущих ассоциаций, указывает на увеличение засушливости климата и изменение ландшафта в уфимское время. Растения, обнаруженные в старокузнецком и митинском горизонтах, демонстрируют уменьшение размеров листовой пластинки, увеличение ее жесткости и возросшей густоты жилкования, связанные, вероятно, с адаптацией к

периодическим засухам и высоким температурам. Тонкие стебли членистостебельных при отсутствии растений углеобразователей указывают на менее благоприятные, засушливые, условия [50], что подтверждается почти полным отсутствием углей во второй половине кунгуря. Характерно появление листьев пельтаспермовых *Periocallipteris ivancevia* (Gorelova) Naugolnykh – мигрантов из южной Субангарской области.

От верхнебалахонских (нижнепермских) энтомофаун Кузнецкого бассейна кузнецкие (объединенные отложения старокузнецкого и митинского горизонтов) отличаются меньшим количеством и разнообразием древнекрылых при более богатом составе отрядов насекомых, а также полным отсутствием тараканов. В целом для всех кузнецких энтомофаун характерно отсутствие (Blattodea) и малочисленность (единичные Lophioneurida) теплолюбивых форм. При этом наиболее многочисленны отряды Grylloblattodea, Hemiptera: Homoptera и Mecoptera. Доминирование представителей последних двух отрядов при немногочисленности или редкости крупных древнекрылых – обитателей открытых пространств – предполагает развитие лесной растительности и влажность климата [57]. Разнообразие лучеперых рыб низкое (комплекс включает только один вид – *Holuropsis yavorskyi* Berg из местонахождения Сарбала) [43] при значительном обилии остатков (множество целых скелетов и их фрагментов).

Климатические данные, полученные для кунгурского времени в результате симуляции, плохо согласуются с палеонтологическими данными о климате (рис. 3, г). Основные причины противоречий сходны с таковыми для позднесакмарского и раннеартинского времени (см. раздел 2.5).

2.7. Климат казанского времени (270 млн лет). Для казанского времени сохраняется континентальный и влажный тип климата (рис. 2, ж). Среднегодовая температура в казанское время по сравнению с кунгурским временем незначительно увеличивается (от 9.4 до 9.6 °C) (рис. 3, а). При этом сумма среднегодовых осадков существенно увеличивается (от 583 до 1004 мм/год), в том числе в теплое время года (рис. 3, б). Максимальное количество среднемесячных осадков (до 116 мм) приходится на весенние месяцы.

В Кузнецком бассейне отложения казаново-маркинского и ускатского горизонтов соответствуют казанскому времени. В казаново-маркинской и ускатской флоре доминируют мелколистные руффории угнетенного облика. Листья рода *Cordaites* небольших размеров с густым жилкованием. В ускатской флоре листостебельные мхи получают широкое распространение что, вероятно, указывает на более влажный климат.

Разнообразие рыб достаточно высокое. Комплекс включает по крайней мере шесть видов актиноптеригий из различных семейств (*Eurynotoides multa* (Sergienko), *Usolia* sp., cf. *Sludalepis* sp., *Eurynotoididae* indet., *Elonichthidae* indet., *Acrolepididae* indet.), описанных на основании изолированных чешуй из местонахождений Чусовитино и Митино-1, -2, -3 [41]. Энтомокомплексы местонахождений включают редких *Lophioneuridae* (родственники трипсов и сеноедов; возможные индикаторы потеплений). Помимо этого, увеличивается количество жуков со схизофороидными надкрыльями (предполагаемая возможность задерживать влагу и противостоять засухе [61]). Среди полужесткокрылых (Hemiptera) отмечается отсутствие влаголюбивых *Archescytinidae*, однако доминирующее положение занимают предполагаемые предки клопов *Scytinopteridae*, по-видимому, обитавшие в прибрежной растительности и способные на некоторое время заныривать под воду [62, 63]. Таким образом, присутствие данного сообщества насекомых свидетельствует о возможности недолгих интервалов потепления и даже засухи в это время. Помимо этого, в них практически полностью

отсутствуют крупные древнекрылые насекомые (отряды Palaeodictyoptera, Megasecoptera, Diaphanopteroidea, Odonata, Ephemeroptera), известные из более древних отложений Кузбасса [57]. Следует отметить, что эти отряды испытали расцвет в позднем карбоне – ранней перми и, за исключением последних двух (поденки и стрекозы), вымерли к концу палеозоя [57, 64]. Таким образом, отсутствие древнекрылых насекомых может быть связано как с относительной молодостью комплекса, так и с отсутствием открытых пространств и возможным заполнением биотопов густой растительностью [57].

Климат казанского времени на территории Кузнецкого бассейна отличался стабильностью, умеренной влажностью и выраженным чередованием влажных и сухих сезонов, а также изменчивой ландшафтной обстановкой [50]. На это указывают несогласованные палеоклиматические сигналы флоры и фауны казанково-маркинского и ускатского горизонтов. Зимы, по-видимому, были холодные, на что косвенно указывает отсутствие тараканов и малое количество сеноедов. Климатические данные, полученные для казанского времени в результате симуляции, в целом согласуются с палеонтологическими данными, указывающими на прохладный и влажный климат.

2.8. Климат позднесеверодвинского-ранневятского времени (260 млн лет). Для позднесеверодвинского времени, согласно результатам симуляции, на большей части Кузнецкого бассейна реконструируется влажный безморозный умеренный климат (рис. 2, з) за счет большого количества осадков и увеличения среднегодовой температуры на 3 °С по сравнению с предыдущим времененным интервалом. Среднемесячные температуры в течение года не опускаются ниже нуля (рис. 3, а). Количество годовых осадков достигает максимальных значений за рассматриваемый период (рис. 3, б).

Для сравнения с результатами симуляции климата позднесеверодвинского и ранневятского времени использованы палеонтологические данные, полученные из отложений ленинского и грамотеинского горизонтов. Чтобы проследить тенденции изменения климата, его характеристики были дополнены из более позднего тайлаганского горизонта.

Ориктоценозы в нижней части ленинского горизонта еще содержат руфлории, которые практически исчезают выше, усиливается роль сульцивных *Cordaites*, широко распространены кордайты с хорошо развитыми папиллами и кольцами роста в древесине [50, 65]. Появляются первые птеридоспермы мезофитного облика [50]. Остатки рыб в отложениях ленинского горизонта немногочисленны, большая часть таксонов известна по единичным находкам. Комплекс рыб включает три вида (*Gregarialepis binaria* Bakaev et Sergienko, cf. *Eurynotoides* sp. и *Strelnia* sp.) из местонахождения Ерунаково-1 [42]. Остатки насекомых ленинского горизонта довольно бедны (рис. 3, е) и известны лишь по единичным остаткам *Grylloblattodea* и *Trichoptera* из отдельных скважин.

Флора грамотеинского горизонта характеризуется почти полным отсутствием руфлорий, массовым развитием и гигантизмом редкожильных несульцивных и сульцивных листьев *Cordaites*. Распространены разнообразные листостебельные мхи [60], листья птеридоспермов *Comia* и *Permocallipteris*, а также многочисленные членистостебельные *Annularia* с крупными стеблями и мутовками. Крупные стебли членистостебельных указывают на благоприятные для роста растений условия. В отличие от ленинской свиты, состав комплекса древесин грамотеинского горизонта более разнообразен [65]. Сообщества насекомых грамотеинского горизонта гораздо более разнообразны, чем ленинские, и включают три отряда: Mecoptera, Coleoptera, Hemiptera: Homoptera. [61, 63]. Представители Blattodea, которые могли бы указывать на безморозный климат, не обнаружены (рис. 3, е).

Во флорах тайлаганского горизонта в целом доминируют мелколистные кордайты, папоротники и птеридоспермы, более редки членистостебельные. Регулярно встречаются представители таких термофильных групп, как цикадофиты (*Yavorskyia*, *Tomia*), некоторые птеридоспермы (*Comia*, *Psygtophyllum*) и гинкгофиты (*Ginkgoites*), что указывает на достаточно влажный и теплый, вероятно, безморозный климат. В верхней части горизонта наблюдается общее сокращение разнообразия кордайтов и уменьшение размеров их листьев, что можно связать с прогрессирующей аридизацией. Небольшие коллекции насекомых (около 20 экз.) известны из самых верхов тайлаганского горизонта, обнажающихся на местонахождении Бабий Камень. По составу отрядов доминируют скорпионницы (Mecoptera), немногочисленны тараканосверчки (Grylloblattodea) и жуки (Coleoptera). На теплый климат может указывать присутствие единичных лофионеврид (*Lophioneurida*) – родственников современных трипсов. В то же время в отложениях тайлаганского горизонта все еще не найдены остатки тараканов (Blattodea), вновь появляющиеся в разрезе Кузбасса в вышележащем мальцевском горизонте. Этот факт, как и присутствие жуков со схизофороидными надкрыльями, может подтверждать прогрессирующую аридизацию в конце рассматриваемого времени.

Таким образом, данные симуляции для позднесеверодвинского-ранневятского времени (260 млн лет) лучше согласуются с палеоклиматическими сигналами из более позднего грамотеинского, чем с данными из ленинского горизонта. Найдки древесины с хорошо выраженным кольцами роста и бедная угнетенная фауна в отложениях ленинского горизонта плохо согласуется с безморозным, умеренным типом климата, установленным в результате симуляции. В то же время палеонтологические индикаторы грамотеинского горизонта указывают на повышенную влажность и общее потепление климата.

Заключение

Сравнительный анализ палеоклиматических данных для Кузнецкого бассейна, полученных с помощью компьютерного моделирования, и палеоклиматических условий, реконструированных на основе палеонтологических индикаторов, показал, что, несмотря на совпадение общих трендов эволюции климата, отдельные временные срезы существенно различаются. Из восьми проанализированных эпизодов половина в той или иной степени соответствует результатам моделирования. В оставшихся четырех случаях отмечены расхождения.

В башкирское время результаты симуляции климата (для 320 млн лет) не отражают хотя и непродолжительное, но хорошо заметное по изменению состава растительности климатическое событие на границе серпуховского и башкирского ярусов. Следующие два примера несогласования – данные для 290 и 280 млн лет (сакмаро-артинское и кунгурское время соответственно). Полученные в результате моделирования климатические параметры указывают на гумидный континентальный климат с отрицательными среднемесячными температурами до -7°C в течение двух месяцев в году. Однако выраженное доминирование тараканов в энтомокомплексах, интенсивное углеобразование [66] и крупные размеры органов растений скорее свидетельствуют о теплом и безморозном климате. Наконец, данные, полученные в результате моделирования климата для 260 млн лет (северодвинское время), лучше согласуются с палеоклиматическими сигналами из более позднего (грамотеинского) горизонта, чем с ранними сведениями из ленинского горизонта с угнетенной флорой и фауной.

Таким образом, сравнительный анализ результатов симуляции климата показал, что они могут быть полезны в качестве модели распределения палеоклиматических параметров в пространстве и для понимания закономерности изменения климата в прошлом. Однако значительные противоречия с палеонтологическими данными заставляют с осторожностью относиться к частным результатам климатического моделирования.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflicts of Interest. The authors declare no conflicts of interest.

Литература

1. Страхов Н.М. Основы теории литогенеза. Т. 1. Типы литогенеза и их размещение на поверхности Земли. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1960. 231 с.
2. Страхов Н.М. Типы литогенеза и их эволюция в истории Земли. М., 1963. 535 с.
3. Синицын В.М. Древние климаты Евразии. Часть 3. Вторая половина палеозоя (девон, карбон и пермь). Л.: Издательство Ленинградского университета, 1970. 134 с.
4. Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра, 1980. 248 с.
5. Криштофович А.Н. Ботанико-географическая зональность и этапы развития флоры верхнего палеозоя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1937. № 3. С. 383–404.
6. Вахрамеев В.А. Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии и их значение для стратиграфии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1957. № 11. С. 82–102.
7. Вахрамеев В.А., Добрускина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. Труды ГИН. Вып. 208. М.: Наука, 1970. 430 с.
8. Мейен С.В. Кордaitовые верхнего палеозоя Северной Евразии (морфология, эпидермальное строение, систематика и стратиграфическое значение). Труды Геологического института. Вып. 150. М.: Наука, 1966. 224 с.
9. Мейен С.В. Теоретические проблемы палеоботаники. М.: Наука, 1990. 287 с.
10. Дуранте М.В. Реконструкция климатических изменений в позднем палеозое Ангариды (на основе фитогеографических данных) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1995. Т. 3. № 2. С. 25–37.
11. Durante M.V., Dmitriyev V.Yu., Pavlova Ye.Ye. The paleobiogeography of Mongolia and neighboring regions in the Late Paleozoic // Int. Geol. Rev. 1985. V. 27, No 12. P. 1396–1406. <https://doi.org/10.1080/00206818509466515>.
12. Добрускина И.А., Дуранте М.В. Перестройка флор на границе палеофита и мезофита в связи с глобальными изменениями климата // Растительный мир в пространстве и времени / под ред. Дуранте М.В., Игнатьева В.И. М.: ГЕОС, 2004. С. 173–183.
13. Наугольных С.В. Первые почвы и происхождение наземных растений // Наука в России. 2008. № 1. С. 37–43.
14. Наугольных С.В. Пермские флоры Урала. Труды Геологического института. Вып. 524. М.: ГЕОС, 2007. 322 с.
15. Жарков М.А. Палеогеографические перестройки и обстановки седиментации в перми и раннем триасе // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек / под ред. Семихатова М.А., Чумакова Н.М. М.: Наука, 2004. С. 217–243.
16. Чумаков Н.М., Жарков, М.А. Климат во время пермо-триасовых биосферных перестроек. Статья 2. Климат поздней перми и раннего триаса. Общие выводы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2003. Т. 11. № 4. С. 55–70.

17. Boucot A.J., Xu C., Scotese C.R., Morley R.J. Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. Ser.: SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology. Vol. 11. Tulsa, OK: SEPM, 2013. 478 p. <https://doi.org/10.2110/sepmcsp.11>.
18. Scotese C.R., Song H., Mills B.J.W., van der Meer D.G. Phanerozoic paleotemperatures: The earth's changing climate during the last 540 million years // Earth-Sci. Rev. 2021. V. 215. Art. 103503. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103503>.
19. Montañez I.P. Current synthesis of the penultimate icehouse and its imprint on the Upper Devonian through Permian stratigraphic record // Lucas S.G., Schneider J.W., Wang X., Nikolaeva S. (Eds.) The Carboniferous Timescale. Ser: Geological Society, London, Special Publications. V. 512. London: Geol. Soc., 2022. P. 213–245. <https://doi.org/10.1144/sp512-2021-124>.
20. Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.L. The late Paleozoic ice age – a review of current understanding and synthesis of global climate patterns // Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.L. (Eds.) Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space. Ser.: GSA Special Papers. V. 441. Boulder, CO: Geol. Soc. Am., 2008. P. 343–354. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(24\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(24)).
21. Montañez I.P., Tabor N.J., Niemeier D., Dimichele W.A., Frank T.D., Fielding C.R., Isbell J.L., Birgenheier L.P., Rygel M.C. CO₂-forced climate and vegetation instability during Late Paleozoic deglaciation // Science. 2007. V. 315, No 5808. P. 87–91. <https://doi.org/10.1126/science.1134207>.
22. Pohl A., Wong Hearing T., Franc A., Sepulchre P., Scotese C.R. Dataset of Phanerozoic continental climate and Köppen–Geiger climate classes // Data Brief. 2022. V. 43. Art. 108424. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108424>.
23. Li X., Hu Y., Guo J., Lan J., Lin Q., Bao X., Yuan S., Wei M., Li Z., Man K., Yin Z., Han J., Zhang J., Zhu C., Zhao Z., Liu Y., Yang J., Nie J. A high-resolution climate simulation dataset for the past 540 million years // Sci. Data. 2022. V. 9, No 1. Art. 371. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01490-4>.
24. Köppen W. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahresablauf // Petermanns Geogr. Mitt. 1918. Bd. 64. S. 193–203.
25. Köppen W. II. Teil. Das geographische System der Klimate // Die Klimate der Erde: Grundriss der Klimakunde. Berlin, Boston, MA: De Gruyter, 1923. S. 98–167. <https://doi.org/10.1515/9783111491530-003>.
26. Köppen W. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt // Geogr. Z. 1900. Bd. 6, H. 11. S. 593–611.
27. Rohli R.V., Joyner T.A., Reynolds S.J., Ballinger T.J. Overlap of global Köppen–Geiger climates, biomes, and soil orders // Phys. Geogr. 2015. V. 36, No 2. P. 158–175. <https://doi.org/10.1080/02723646.2015.1016384>.
28. Köppen W. Grundriss der Klimakunde. Berlin, Boston: De Gruyter, 1931. 388 S. <https://doi.org/10.1515/9783111667751>.
29. Köppen W., Geiger R. Klima der Erde. Wandkarte 1:16 Mill. Gotha: Klett-Perthes, 1954.
30. Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R., Vergopolan N., Berg A., Wood E.F. Present and future Köppen–Geiger climate classification maps at 1-km resolution // Sci. Data. 2018. V. 5, No 1. Art. 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>.
31. Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated // Meteorol. Z. 2006. V. 15, No 3. P. 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>.
32. QGIS geographic information system. URL: <https://www.qgis.org>.
33. Sumner M. Tidync: A tidy approach to “NetCDF” data exploration and extraction, 2024. URL: <https://docs.ropensci.org/tidync/>.
34. RStudio: Integrated development environment for R: Manual. Boston, MA: RStudio, PBC, 2024.
35. Kocsis Á.T., Raja-Schoob N. Chronosphere R client. Zenodo, 2023.
36. Scotese C. PALEOMAP. PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program. 2016.
37. Galván S., Gamboa S., Varela S. Köppen-Geiger climatic classification for R users // EarthArXiv Preprint, 2023. <https://doi.org/10.31223/X5839B>.

38. Будников И.В., Горелова С.Г. Современное представление об основных проблемах фитостратиграфии позднего палеозоя Ангариды // Кузбасс – ключевой район в стратиграфии верхнего палеозоя Ангариды. Том 1. / под ред. Будникова И.В. Новосибирск: Южсибгеолком и ПССС «Интергео», 1996. С. 19–23.
39. Берг Л.С. О новой рыбе *Holuropsis yavorskii* n. sp. (Palaeoniscoidei) из пермских отложений Кузнецкого бассейна // Вестник Западно-Сибирского геологического управления. 1947. № 3. С. 53–58.
40. Bakaev A.S. Actinopterygians from the continental Permian–Triassic boundary section at Babiy Kamen (Kuznetsk Basin, Siberia, Russia) // Palaeoworld. 2025. V. 34, No 2. Art. 100861. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2024.05.007>.
41. Bakaev A.S. Revision of Permian ray-finned fishes from the Kazankovo-Markino Formation of the Kuznetsk Basin // Paleontol. J. 2023. V. 57, No 3. P. 335–342. <https://doi.org/10.1134/S0031030123030036>.
42. Bakaev A.S. Revision of Permian ray-finned fishes from the Leninsk and Tailugan Formations of the Kuznetsk Basin // Paleontol. J. 2024. V. 58, No 1. P. 95–100. <https://doi.org/10.1134/S0031030123060011>.
43. Обручев Д.В. Тип Vertebrata. Позвоночные // Биостратиграфия палеозоя Саяно-Алтайской горной области. Том III. Верхний палеозой / под ред. Халфина Л.Л. Новосибирск: СНИИГГиМС, 1962. С. 440–442.
44. Inkscape. URL: <https://inkscape.org>.
45. Общая стратиграфическая шкала. URL: https://vsegei.ru/ru/about/msk/str_scale/os_scale-03-24.pdf.
46. The ICS International Chronostratigraphic Chart. URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSSchart/ChronostratChart2024-12.pdf>.
47. Silantiev V.V., Gutak Y.M., Tichomirowa M., Käßner A., Kutygin R.V., Porokhovnichenko L.G., Karasev E.V., Felker A.S., Bakaev A.S., Naumcheva M.A., Urazaeva M.N., Zharinova V.V. U-Pb Dating of the Kolchugino Group basement (Kuznetsk Coal Basin, Siberia): Was the change in Early–Middle Permian floras simultaneous at different latitudes in Angaraland? // Geosciences. 2024. V. 14, No 1. Art. 21. <https://doi.org/10.3390/geosciences14010021>.
48. Силантьев В.В., Гутак Я.М., Тихомирова М., Кулникова А.В., Фелькер А.С., Уразаева М.Н., Пороховнichenko Л.Г., Карасев Е.В., Бакаев А.С., Жаринова В.В., Наумчева М.А. Первые радиометрические датировки тонштейнов из угленосных отложений Кузнецкого бассейна: U-Pb-геохронология тайлуганской свиты // Георесурсы. 2023. Т. 25, № 2. С. 203–227. <https://doi.org/10.18599/grs.2023.2.15>.
49. Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. / под ред. Жамойды А.И. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. 131 с.
50. Бетехтина О.А., Горелова С.Г., Дрягина Л.Л., Данилов В.И., Батяева С.П., Токарева П.А. Верхний палеозой Ангариды: Фауна и флора. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. 265 с.
51. Мейен С.В. О возрасте острогской свиты Кузбасса и об аналогах намюра в континентальных отложениях Северной Азии // Доклады АН СССР. 1968. Т. 180, № 4. С. 186–189.
52. Meyen S.V. The Carboniferous and Permian Floras of Angaraland: A Synthesis. Ser.: Biological Memoirs. V. 7. Lucknow: Int. Publ., 1982. 109 p.
53. Мейен С.В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М.: Недра, 1987. 403 с.
54. Durante M.V. Global cooling in the Middle Carboniferous // Newslett. Carboniferous Stratigr. 2000. V. 18. P. 31–32.
55. Мосейчик Ю.В. Раннекаменноугольные фитохории Северной Евразии: структура, система, эволюция // Lethaea Rossica. Российский палеоботанический журнал. 2010. Т. 2. С. 1–27.
56. Schneider J.W., Scholze F., Germann S., Lucas S.G. The Late Pennsylvanian nearshore insect fauna of the Kinney Brick Quarry invertebrate and vertebrate fossil lagerstätte, New Mexico // N. M. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull. 2021. V. 84. P. 255–285.

57. Палеозойские насекомые Кузнецкого бассейна. Труды ПИН РАН. Т. 85. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 746 с.
58. Wright I.J., Dong N., Maire V., Prentice I.C., Westoby M., Diaz S., Gallagher R.V., Jacobs B.F., Kooyman R., Law E.A., Leishman M.R., Niinemets Ü., Reich P.B., Sack L., Villar R., Wang H., Wilf P. Global climatic drivers of leaf size // *Science*. 2017. V. 357, No 6354. P. 917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>.
59. Комляр Г.В., Пухонто С.К., Бураго В.И. Межрегиональная корреляция континентальных и морских пермских отложений Северо-Востока России, юга Дальнего Востока, Сибири и Печорского Приуралья // *Тихоокеанская Геология*. 2018. Т. 37, № 1. С. 3–21.
60. Нейбург М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений Ангариды. Труды Геологического института. Вып. 19. М.: АН СССР, 1960. 188 с.
61. Ponomarenko A.G. Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Late Permian and Early Triassic // *Paleontol. J.* 2004. V. 38. No S2. P. S185–S196.
62. Shcherbakov D.E. A peculiar new genus of Scytinopteridae (Hemiptera, Cicadomorpha) from the Permian-Triassic boundary beds of Mongolia // *Palaeoentomology*. 2022. V. 5, No 3. P. 218–221. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.5.3.2>.
63. Shcherbakov D.E. Permian faunas of Homoptera (Hemiptera) in relation to phytogeography and the Permo-Triassic crisis // *Paleontol. J.* 2000. V. 34, No S3. P. S251–267.
64. Беляева Н.В., Вишнякова В.Н., Жерихин В.В., Калугина Н.С., Пономаренко А.Г., Попов Ю.А., Притыкина Л.Н., Расницын А.П., Родендорф Б.Б., Синиченкова Н.Д., Сукачева И.Д., Чернова О.А. Историческое развитие класса насекомых. Труды палеонтологического института. Т. 175. М.: Наука, 1980. 256 с.
65. Лепехина В.Г. Палеоксилологическая характеристика верхнепалеозойских угленосных отложений Кузнецкого бассейна // Биостратиграфический сборник. 1969. Вып. 4. С. 126–153.
66. Авдеев А.П., Череповский В.Ф., Шаров Г.Н. Угольная база России. Том 2. Угольные бассейны и месторождения Западной Сибири (Кузнецкий, Горловский, Западно-Сибирский бассейны, месторождения Алтайского края и Республики Алтай). М.: Геоинформцентр, 2003. 604 с.

References

- Strakhov N.M. *Osnovy teorii litogeneza* [Fundamentals of the Theory of Lithogenesis]. Vol. 1: Types of lithogenesis and their occurrence at the Earth's surface. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1960. 231 p. (In Russian)
- Strakhov N.M. *Tipy litogeneza i ikh evolyutsiya v istorii Zemli* [Types of Lithogenesis and Their Evolution in the History of the Earth]. Moscow, 1963. 535 p. (In Russian)
- Sinitsyn V.M. *Drevnie klimaty Evrazii* [Ancient Climates of Eurasia]. Pt. 3. The second half of the Paleozoic (Devonian, Carboniferous, and Permian)]. Leningrad, Izd. Leningr. Univ., 1970. 134 p. (In Russian)
- Sinitsyn V.M. *Vvedenie v paleoklimatologiyu* [Introduction to Paleoclimatology]. Leningrad, Nedra, 1980. 248 p. (In Russian)
- Kristofovich A.N. Botanical and geographical zonality and stages of development of the Upper Paleozoic flora. *Izv. Akad. Nauk SSSR. Ser. Geol.*, 1937, no. 3, pp. 383–404. (In Russian)
- Vakhrameev V.A. The development of the Eurasian botanical and geographic regions during the Palaeozoic and Mesozoic eras and their stratigraphical importance. *Izv. Akad. Nauk SSSR. Ser. Geol.*, 1957, no. 11, pp. 82–102. (In Russian)
- Vakhrameev V.A., Dobruskina I.A., Zaklinskaya E.D., Meyen S.V. Paleozoic and Mesozoic floras of Eurasia and the phytogeography of this time. In: *Trudy Geologicheskogo Instituta* [Proceedings of the Geological Institute]. Vol. 208. Moscow, Nauka, 1970. 430 p. (In Russian)

8. Meyen S.V. Cordaites of the Upper Paleozoic of Northern Eurasia (morphology, epidermal structure, systematics, and stratigraphic significance). In: *Trudy Geologicheskogo Instituta* [Proceedings of the Geological Institute]. Vol. 150. Moscow, Nauka, 1966. 224 p. (In Russian)
9. Meyen S.V. *Teoreticheskie problemy paleobotaniki* [Theoretical Problems of Paleobotany]. Moscow, Nauka, 1990. 287 p. (In Russian)
10. Durante M.V. Reconstruction of climatic changes in the late Paleozoic of Angaraland (based on phytogeographic data). *Stratigr. Geol. Korrel.*, 1995, vol. 3, no. 2, pp. 25–37. (In Russian)
11. Durante M.V., Dmitriyev V.Yu., Pavlova Ye.Ye. The paleobiogeography of Mongolia and neighboring regions in the Late Paleozoic. *Int. Geol. Rev.*, 1985, vol. 27, no. 12, pp. 1396–1406. <https://doi.org/10.1080/00206818509466515>.
12. Dobruskina I.A., Durante M.V. Reorganization of floras at the paleophyte-mesophyte boundary in connection with global climate change. In: Durante M.V., Ignatiev V.I. (Eds.) *Rastitel'nyi mir v prostranstve i vremeni* [The World of Plants in Space and Time]. Moscow, GEOS, 2004, pp. 173–183. (In Russian)
13. Naugolnykh S.V. The first soils and the origin of terrestrial plants. *Nauka Ross.*, 2008, no. 1, pp. 37–43. (In Russian)
14. Naugolnykh S.V. Permian floras of the Urals. *Trudy Geologicheskogo Instituta* [Proceedings of the Geological Institute]. Vol. 54. Moscow, GEOS, 2007. 322 p. (In Russian)
15. Zharkov M.A. Paleogeographic reorganizations and sedimentation environments in the Permian and Early Triassic. In: Semikhatov M.A., Chumakov N.M. (Eds.) *Klimat v epokhi krupnykh biosfernykh perestroek* [Climate in the Epochs of Major Biospheric Reorganizations]. Moscow, Nauka, 2004, pp. 217–243. (In Russian)
16. Chumakov N.M., Zharkov, M.A. Climate during the Permian–Triassic biosphere reorganizations. Article 2. Climate of the Late Permian and Early Triassic. General conclusions. *Stratigr. Geol. Korrel.*, 2003, vol. 11, no. 4, pp. 55–70. (In Russian)
17. Boucot A.J., Xu C., Scotese C.R., Morley R.J. Phanerozoic Paleoclimate: An Atlas of Lithologic Indicators of Climate. Ser.: SEPM Concepts in Sedimentology and Paleontology. Vol. 11. Tulsa, OK, SEPM, 2013. 478 p. <https://doi.org/10.2110/sepmcsp.11>.
18. Scotese C.R., Song H., Mills B.J.W., van der Meer D.G. Phanerozoic paleotemperatures: The earth's changing climate during the last 540 million years. *Earth-Sci. Rev.*, 2021, vol. 215, art. 103503. <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103503>.
19. Montañez I.P. Current synthesis of the penultimate icehouse and its imprint on the Upper Devonian through Permian stratigraphic record. In: Lucas S.G., Schneider J.W., Wang X., Nikolaeva S. (Eds.) *The Carboniferous Timescale*. Ser.: Geological Society, London, Special Publications. Vol. 512. London, Geol. Soc., 2022, pp. 213–245. <https://doi.org/10.1144/sp512-2021-124>.
20. Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.L. The late Paleozoic ice age – a review of current understanding and synthesis of global climate patterns. In: Fielding C.R., Frank T.D., Isbell J.L. (Eds.) *Resolving the Late Paleozoic Ice Age in Time and Space*. Ser.: GSA Special Papers. Vol. 441. Boulder, CO, Geol. Soc. Am., 2008, pp. 343–354. [https://doi.org/10.1130/2008.2441\(24\)](https://doi.org/10.1130/2008.2441(24)).
21. Montañez I.P., Tabor N.J., Niemeier D., Dimichele W.A., Frank T.D., Fielding C.R., Isbell J.L., Birgenheier L.P., Rygel M.C. CO_2 -forced climate and vegetation instability during Late Paleozoic deglaciation. *Science*, 2007, vol. 315, no. 5808, pp. 87–91. <https://doi.org/10.1126/science.1134207>.
22. Pohl A., Wong Hearing T., Franc A., Sepulchre P., Scotese C.R. Dataset of Phanerozoic continental climate and Köppen–Geiger climate classes. *Data Brief*, 2022, vol. 43, art. 108424. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2022.108424>.
23. Li X., Hu Y., Guo J., Lan J., Lin Q., Bao X., Yuan S., Wei M., Li Z., Man K., Yin Z., Han J., Zhang J., Zhu C., Zhao Z., Liu Y., Yang J., Nie J. A high-resolution climate simulation dataset for the past 540 million years. *Sci. Data*, 2022, vol. 9, no. 1, art. 371. <https://doi.org/10.1038/s41597-022-01490-4>.

24. Köppen W. Klassifikation der Klimate nach Temperatur, Niederschlag und Jahresablauf. *Petermanns Geogr. Mitt.*, 1918, Bd. 64, S. 193–203. (In German)
25. Köppen W. II. Teil. Das geographische System der Klimate: Grundriss der Klimakunde. In: *Die Klimate der Erde*. Berlin, Boston, MA, De Gruyter, 1923, S. 98–167. <https://doi.org/10.1515/9783111491530-003>. (In German)
26. Köppen W. Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. *Geogr. Z.*, 1900, Bd. 6, H. 11, S. 593–611. (In German)
27. Rohli R.V., Joyner T.A., Reynolds S.J., Ballinger T.J. Overlap of global Köppen–Geiger climates, biomes, and soil orders. *Phys. Geogr.*, 2015, vol. 36, no. 2, pp. 158–175. <https://doi.org/10.1080/02723646.2015.1016384>.
28. Köppen W. *Grundriss der Klimakunde*. Berlin, Boston, MA, De Gruyter, 1931. 388 S. <https://doi.org/10.1515/9783111667751>. (In German)
29. Köppen W., Geiger R. *Klima der Erde*. Wandkarte 1:16 Mill. Gotha, Klett-Perthes, 1954. (In German)
30. Beck H.E., Zimmermann N.E., McVicar T.R., Vergopolan N., Berg. A., Wood E.F. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci. Data*, 2018, vol. 5, no. 1, art. 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>.
31. Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., Rubel F. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol. Z.*, 2006, vol. 15, no. 3, pp. 259–263. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2006/0130>.
32. QGIS geographic information system. URL: <https://www.qgis.org>.
33. Sumner M. Tidync: A tidy approach to “NetCDF” data exploration and extraction, 2024. URL: <https://docs.ropensci.org/tidync/>.
34. RStudio: Integrated development environment for R: Manual. Boston, MA, RStudio, PBC, 2024.
35. Kocsis Á.T., Raja-Schoob N. Chronosphere R client. Zenodo, 2023.
36. Scotese C. PALEOMAP. PaleoAtlas for GPlates and the PaleoData Plotter Program. 2016.
37. Galván S., Gamboa S., Varela S. Köppen-Geiger climatic classification for R users. *EarthArXiv Preprint*, 2023. <https://doi.org/10.31223/X5839B>.
38. Budnikov I.V., Gorelova S.G. Current perspectives on the main problems of phytostratigraphy in the late Paleozoic of Angaraland. In: Budnikov I.V. (Ed.) *Kuzbass – klyuchevoi raion v stratigrafiu verkhnego paleozoya Angaridy* [Kuzbass – A Key Region for the Upper Paleozoic Stratigraphy of Angaraland]. Vol. 1. Novosibirsk, Yuzhsibgeolkom PSSS “Intergeo”, 1996, pp. 19–23. (In Russian)
39. Berg L.S. On a new fish *Holuopsis yavorskyi* n. sp. (Palaeoniscoidei) from the Permian deposits of the Kuznetsk Basin. *Vestn. Zapadno-Sib. Geol. Upr.*, 1947, no. 3, pp. 53–58. (In Russian)
40. Bakaev A.S. Actinopterygians from the continental Permian–Triassic boundary section at Babiy Kamen (Kuznetsk Basin, Siberia, Russia). *Palaeoworld*, 2025, vol. 34, no. 2, art. 100861. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2024.05.007>.
41. Bakaev A.S. Revision of Permian ray-finned fishes from the Kazankovo-Markino Formation of the Kuznetsk Basin. *Paleontol. J.*, 2023, vol. 57, no. 3, pp. 335–342. <https://doi.org/10.1134/S0031030123030036>.
42. Bakaev A.S. Revision of Permian ray-finned fishes from the Leninsk and Tailugan Formations of the Kuznetsk Basin. *Paleontol. J.*, 2024, vol. 58, no. 1, pp. 95–100. <https://doi.org/10.1134/S0031030123060011>.
43. Obruchev D.V. Type Vertebrata. Vertebrates. In: Khalfin L.L. (Ed.) *Biostratigrafiya paleozoya Sayano-Altaiskoi gornoj oblasti* [Biostratigraphy of the Paleozoic of the Sayan-Altai Mountain Region]. Vol. III: Upper Paleozoic. Novosibirsk, SNIIGGiMS, 1962, pp. 440–442. (In Russian)
44. Inkscape. URL: <https://inkscape.org>.
45. General Stratigraphic Scale. URL: https://vsegei.ru/ru/about/msk/str_scale/os_scale-03-24.pdf. (In Russian)

46. The ICS International Chronostratigraphic Chart. URL: <http://www.stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2024-12.pdf>.
47. Silantiev V.V., Gutak Y.M., Tichomirova M., Käßner A., Kutygin R.V., Porokhovnichenko L.G., Karasev E.V., Felker A.S., Bakaev A.S., Naumcheva M.A., Urazaeva M.N., Zharinova V.V. U-Pb Dating of the Kolchugino Group basement (Kuznetsk Coal Basin, Siberia): Was the change in Early–Middle Permian floras simultaneous at different latitudes in Angaraland? *Geosciences*, 2024, vol. 14, no. 1, art. 21. <https://doi.org/10.3390/geosciences14010021>.
48. Silantiev V.V., Gutak Ya.M., Tichomirova M., Kulikova A.V., Felker A.S., Urazaeva M.N., Porokhovnichenko L.G., Karasev E.V., Bakaev A.S., Zharinova V.V., Naumcheva M.A. First radiometric dating of tonsteins from coal-bearing succession of the Kuznetsk Basin: U-Pb Geochronology of the Tailugan Formation. *Georesursy*, 2023, vol. 25, no. 2, pp. 203–227. <https://doi.org/10.18599/grs.2023.2.15>. (In Russian)
49. Zhamoida A.I. (Ed.) *Sostoyanie izuchenosti stratigrafi dokembriya i fanerozooya Rossii. Zadachi dal'neishikh issledovanii. Postanovleniya Mezhvedomstvennogo stratigraficheskogo komiteta i ego postoyannyykh komissii* [The Current State of Studies on the Precambrian and Phanerozoic of Russia. Problems of Further Research. Resolutions of the Interdepartmental Stratigraphic Committee and Its Permanent Commissions]. Vol. 38. St. Petersburg, VSEGEI, 2008. 131 p. (In Russian)
50. Betekhtina O.A., Gorelova S.G., Dryagina L.L., Danilov V.I., Batyaeva S.P., Tokareva P.A. *Verkhni paleozoi Angaridy: Fauna i flora* [Upper Paleozoic of Angaraland: Fauna and Flora]. Novosibirsk, Nauka, Sib. Otd., 1988. 265 p. (In Russian)
51. Meyen S.V. On the age of the Ostrog Formation of Kuzbass and on the analogues of the Namurian in the continental deposits of Northern Asia. *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 1968, vol. 180, no. 4, pp. 186–189. (In Russian)
52. Meyen S.V. *The Carboniferous and Permian Floras of Angaraland: A Synthesis*. Ser.: Biological Memoirs. Vol. 7. Lucknow, Int. Publ., 1982. 109 p.
53. Meyen S.V. *Osnovy paleobotaniki. Spravochnoe posobie* [Fundamentals of Palaeobotany. A Handbook]. Moscow, Nedra, 1987. 403 p. (In Russian)
54. Durante M.V. Global cooling in the Middle Carboniferous. *Newsl. Carboniferous Stratigr.*, 2000, vol. 18, pp. 31–32.
55. Mosseichik Yu.V. Early Carboniferous phytochoria of the North Eurasia: Structure, system, evolution. *Lethaea Rossica. Ross. Paleobot. Zh.*, 2010, vol. 2, pp. 1–27. (In Russian)
56. Schneider J.W., Scholze F., Germann S., Lucas S.G. The Late Pennsylvanian nearshore insect fauna of the Kinney Brick Quarry invertebrate and vertebrate fossil lagerstätte, New Mexico. *N. M. Mus. Nat. Hist. Sci. Bull.*, 2021, vol. 84, pp. 255–285.
57. *Paleozoiskie nasekomye Kuznetskogo basseina* [Paleozoic Insects of the Kuznetsk Basin]. In: *Trudy PIN RAN* [Proceedings of the Paleontological Institute of the Russian Academy of Sciences]. Vol. 85. Moscow, Izd. Akad. Nauk SSSR, 1961. 746 p. (In Russian)
58. Wright I.J., Dong N., Maire V., Prentice I.C., Westoby M., Díaz S., Gallagher R.V., Jacobs B.F., Kooyman R., Law E.A., Leishman M.R., Niinemets Ü., Reich P.B., Sack L., Villar R., Wang H., Wilf P. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, vol. 357, no. 6354, pp. 917–921. <https://doi.org/10.1126/science.aal4760>.
59. Kotlyar G.V., Pukhonto S.K., Burago V.I. Interregional correlation of the Permian continental and marine deposits of Northeastern Russia, Southern Far East, Siberia, and Pechora Cisurals. *Russ. J. Pac. Geol.*, 2018, vol. 12, no. 1, pp. 1–19. <https://doi.org/10.1134/S1819714018010037>.
60. Neuburg M.F. Leafy mosses from the Permian deposits of Angaraland. In: *Trudy Geologicheskogo Instituta* [Proceedings of the Geological Institute]. Vol. 19. Moscow, Akad. Nauk SSSR, 1960. 188 p. (In Russian)
61. Ponomarenko A.G. Beetles (Insecta, Coleoptera) of the Late Permian and Early Triassic. *Paleontol. J.*, 2004, vol. 38, no. S2, pp. S185–S196.

62. Shcherbakov D.E. A peculiar new genus of Scytinopteridae (Hemiptera, Cicadomorpha) from the Permian-Triassic boundary beds of Mongolia. *Palaeoentomology*, 2022, vol. 5, no. 3, pp. 218–221. <https://doi.org/10.11646/palaeoentomology.5.3.2>.
63. Shcherbakov D.E. Permian faunas of Homoptera (Hemiptera) in relation to phytogeography and the Permo-Triassic crisis. *Paleontol. J.*, 2000, vol. 34, no. S3, pp. S251–S267.
64. Belyaeva N.V., Vishnyakova V.N., Zherikhin V.V., Kalugina N.S., Ponomarenko A.G., Popov Yu.A., Pritykina L.N., Rasnitsyn A.P., Rohdendorf B.B., Sinichenkova N.D., Sukacheva I.D., Chernova O.A. Historical development of the Class Insecta. In: *Trudy Paleontologicheskogo Instituta* [Proceedings of the Paleontological Institute]. Vol. 175. Moscow, Nauka, 1980. 256 p. (In Russian)
65. Lepikhina V.G. Paleoecological characterization of the Upper Paleozoic coal-bearing deposits of the Kuznetsk Basin. In: *Biostratigraficheskii sbornik* [Biostratigraphic Collection], 1969, vol. 4, pp. 126–153. (In Russian)
66. Avdeev A.P., Cherepovskii V.F., Sharov G.N. *Ugol'naya baza Rossii* [Coal Base of Russia]. Vol. 2: Coal basins and deposits of Western Siberia (Kuznetsk, Gorlovsky, and Western Siberian basins, along with deposits of the Altai territory and the Altai Republic). Moscow, Geoinformtsentr, 2003. 604 p. (In Russian)

Информация об авторах

Евгений Владимирович Карапасев, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории палеоботаники, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; старший научный сотрудник НИЛ стратиграфии нефтегазоносных резервуаров Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: karasev@paleo.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6720-3609>

Анастасия Сергеевна Фелькер, кандидат геолого-минералогических наук, младший научный сотрудник лаборатории артропод, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; младший научный сотрудник НИЛ стратиграфии нефтегазоносных резервуаров Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: lab@palaeoentomolog.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3734-2026>

Александр Сергеевич Бакаев, кандидат геолого-минералогических наук, научный сотрудник лаборатории палеоихтиологии, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; младший научный сотрудник НИЛ стратиграфии нефтегазоносных резервуаров Института геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет; доцент, Институт естественных наук, Удмуртский государственный университет; доцент кафедры геологии и гидрометеорологии, Самаркандинский государственный университет имени Шарофа Рашидова

E-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3185-6851>

Миляуша Назимовна Уразаева, кандидат геолого-минералогических наук, доцент кафедры палеонтологии и стратиграфии, Институт геологии и нефтегазовых технологий, Казанский (Приволжский) федеральный университет

E-mail: Milyausha.Urazaeva@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6265-346X>

Жаринова Вероника Владимировна, кандидат геолого-минералогических наук, старший преподаватель кафедры палеонтологии и стратиграфии, Казанский (Приволжский) федеральный университет; старший преподаватель кафедры точных наук и информационных технологий, Филиал Казанского (Приволжского) федерального университета в городе Джизак

E-mail: VeVZharinova@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5961-0431>

Author Information

Eugen V. Karasev, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Laboratory of Paleobotany, Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences; Senior Researcher, Laboratory of Stratigraphy of Oil-and-Gas Bearing Reservoirs, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: [karasev@paleo.ru](mailto:karaev@paleo.ru)

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-6720-3609>

Anastasia S. Felker, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Junior Researcher, Arthropod Laboratory, Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences; Junior Researcher, Laboratory of Stratigraphy of Oil-and-Gas Bearing Reservoirs, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: lab@palaeoentomolog.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3734-2026>

Aleksandr S. Bakaev, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Researcher, Laboratory of Paleoichthyology, Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences; Junior Researcher, Laboratory of Stratigraphy of Oil-and-Gas Bearing Reservoirs, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University; Associate Professor, Institute of Natural Sciences, Udmurt State University; Associate Professor, Department of Geology and Hydrometeorology, Samarkand State University named after Sharof Rashidov

E-mail: alexandr.bakaev.1992@mail.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-3185-6851>

Milyausha N. Urazaeva, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Associate Professor, Department of Paleontology and Stratigraphy, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University

E-mail: Milyausha.Urazaeva@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-6265-346X>

Veronika V. Zharinova, Cand. Sci. (Geology and Mineralogy), Senior Lecturer, Department of Paleontology and Stratigraphy, Institute of Geology and Petroleum Technologies, Kazan Federal University; Senior Lecturer, Department of Exact Sciences and Information Technologies, Branch of Kazan Federal University in the City of Jizzakh

E-mail: VeVZharinova@kpfu.ru

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5961-0431>

Поступила в редакцию 18.04.2025

Принята к публикации 06.05.2025

Received April 18, 2025

Accepted May 6, 2025