

2025

Т. 17, № 3

**МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ
И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ**



БИОСФЕРА

ISSN 2077-1371 / www.21bs.ru

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ
ЗАБОЛЕВАНИЙ ЗЛАКОВЫХ
КУЛЬТУР С ПРИМЕНЕНИЕМ
БАКТЕРИЙ РОДА PANTOEA**
**Ю.Р. Серазетдинова, Д.Е. Колпакова,
Е.Е. Бородина, И.И. Плешивцев,
А.В. Гордиенко, Л.К. Асякина,
А.Ю. Просеков**

*BIOLOGICAL CONTROL OF CEREAL
CROP DISEASES USING BACTERIA
OF THE GENUS PANTOEA*

*Yu.R. Serazetdinova, D.E. Kolpakova,
E.E. Borodina, I.I. Pleshitsev,
A.V. Gordienko, L.K. Asyakina,
A.Yu. Prosekov*

**СООТНОШЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ
ПЕРИОДОВ МЫШЕВИДНЫХ
ГРЫЗУНОВ И ЗМЕЙ-МИОФАГОВ
ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА
И СОДЕРЖАНИЯ АЗОТА И БИОМАССЫ
ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ**
**В.А. Вехник, А.А. Кленина,
Е.С. Корчиков**

*RELATIONS BETWEEN THE REPRODUCTIVE
PERIODS OF MURINE RODENTS AND
MYOPHAGIC SNAKES AND NITROGEN
CONTENT AND BIOMASS OF HERBACEOUS
PLANTS IN THE BROAD-LEAVED FOREST*
V.A. Vekhnik, A.A. Klenina, Ye.S. Korchikov

**ТРУДНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО
ОБРАЗОВАНИЯ В ТЕХНИЧЕСКОМ ВУЗЕ:
АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ**
С.В. Макарова

*DIFFICULTIES OF THE ECOLOGICAL
EDUCATION AT TECHNICAL UNIVERSITY:
AN ANALYSIS OF THE PROBLEM*
S.V. Makarova

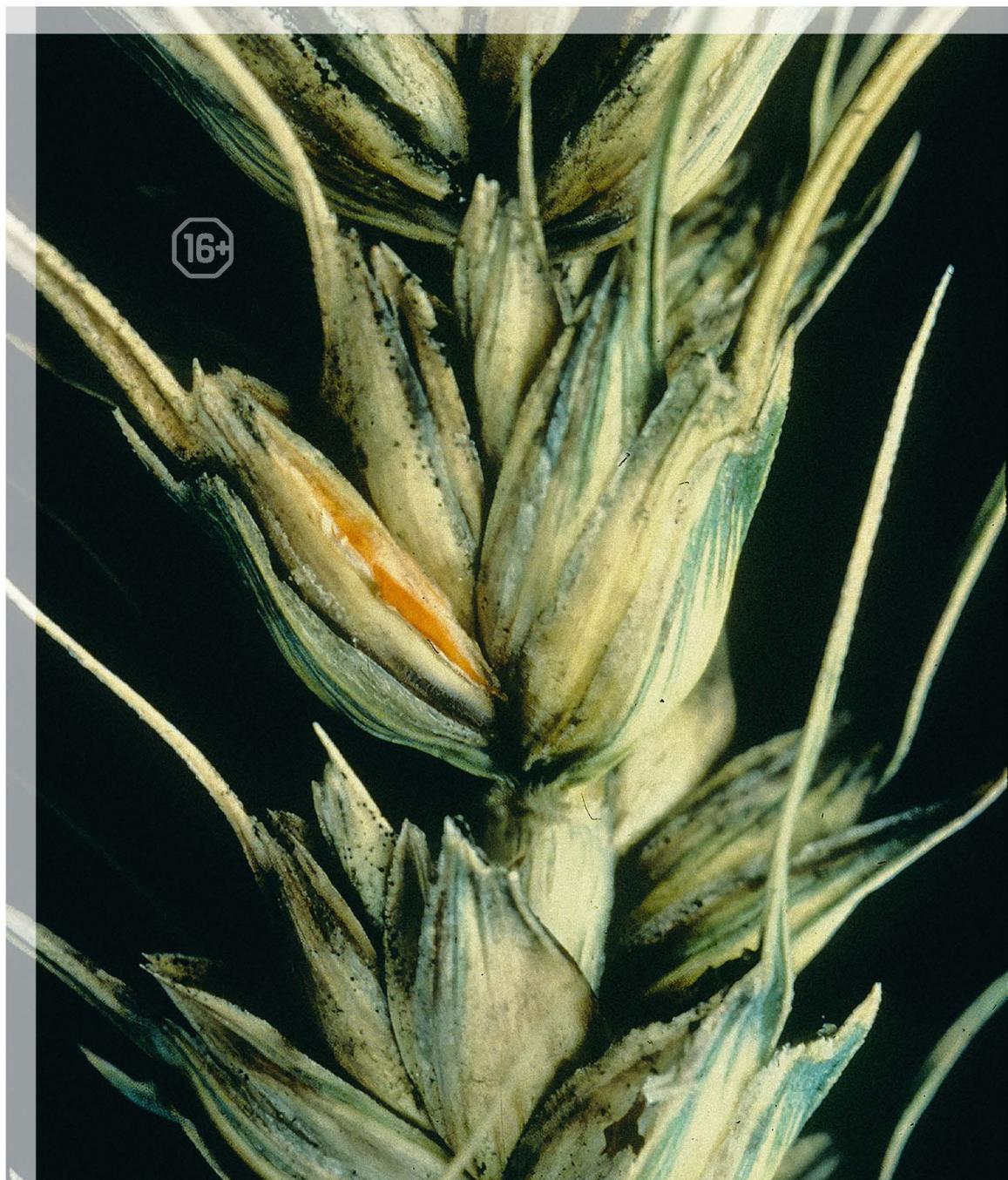


ФОТО: CIMMYT, FLICKR.COM

© ФОНД НАУЧНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ «XXI ВЕК»
РОССИЙСКАЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АКАДЕМИЯ

БИОСФЕРА

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ НАУЧНЫЙ И ПРИКЛАДНОЙ ЖУРНАЛ
ПО ПРОБЛЕМАМ ПОЗНАНИЯ И СОХРАНЕНИЯ БИОСФЕРЫ И ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЕЕ РЕСУРСОВ

Том 17, № 3

Санкт-Петербург

2025



BIOSPHERE

INTERDISCIPLINARY JOURNAL OF BASIC AND APPLIED SCIENCES DEDICATED
TO COMPREHENSION AND PROTECTION OF THE BIOSPHERE AND TO USAGE OF RESOURCES THEREOF

Vol. 17, No. 3

Saint Petersburg

2025

© «XXI CENTURY» RESEARCH FOUNDATION
RUSSIAN ECOLOGICAL ACADEMY

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ**EDITORIAL BOARD****ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР EDITOR-IN-CHIEF****Г.С. РОЗЕНБЕРГ (ТОЛЬЯТТИ) G.S. ROZENBERG (TOGLIATTI)****ЗАМЕСТИТЕЛЬ ГЛАВНОГО РЕДАКТОРА DEPUTY EDITOR-IN-CHIEF****А.Г. ГОЛУБЕВ (С.-ПЕТЕРБУРГ) A.G. GOLUBEV (SAINT PETERSBURG)****СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ:****И.М. ТАТАРНИКОВА**

EDITORIAL SECRETARY:

I.M. TATARNIKOVA

ДИЗАЙН: Е.А. КОРЧАГИНА

DESIGN: YE.A. KORCHAGINA

ВЕРСТКА: Т.А. СЛАЩЕВА

LAYOUT: T.A. SLASCHEVA

Е.В. Абакумов (С.-Петербург) E.V. Abakumov (Saint Petersburg)**Э.В. Баркова (Москва) E.V. Barkova (Moscow)****В.Н. Большаков (Екатеринбург) V.N. Bolshakov (Ekaterinburg)****Л.Я. Боркин (С.-Петербург) L.Ja. Borkin (Saint Petersburg)****А.К. Бродский (С.-Петербург) A.K. Brodsky (Saint Petersburg)****Р.М. Вильфанд (Москва) R.M. Vilfand (Moscow)****В.В. Глупов (Новосибирск) V.V. Glupov (Novosibirsk)****М.Д. Голубовский (Окленд, США) M.D. Golubovskiy (Oakland, CA, USA)****В.А. Драгавцев (С.-Петербург) V.A. Dragavtsev (Saint Petersburg)****Г.В. Жижин (С.-Петербург) G.V. Zhizhin (Saint Petersburg)****Т.Д. Зинченко (Тольятти) T.D. Zinchenko (Togliatti)****Г.А. Ивахненко (С.-Петербург) G.A. Ivakhnenko (Saint Petersburg)****Г.А. Исаченко (С.-Петербург) G.A. Isachenko (Saint Petersburg)****Л.М. Кавеленова (Самара) L.M. Kavelenova (Samara)****Н.А. Кашулин (Апатиты) N.A. Kashulin (Apatity)****М. Клявинш (Рига, Латвия) M. Klavins (Riga, Latvia)****С.В. Кривовичев (С.-Петербург) S.V. Krivovichev (Saint Petersburg)****Г.Р. Кудоярова (Уфа) G.R. Kudoyarova (Ufa)****А.Ю. Кулагин (Уфа) A.Yu. Kulagin (Ufa)****М.Д. Магомедов (Махачкала) M.D. Magomedov (Makhachkala)****Н.Н. Марфенин (Москва) N.N. Marfenin (Moscow)****М.А. Надпорожская (С.-Петербург) M.A. Nadporozhskaya (Saint Petersburg)****Ю.К. Новожилов (С.-Петербург) Yu.K. Novozhilov (Saint Petersburg)****Г.В. Осипов (Москва) G.V. Osipov (Moscow)****В.А. Павлюшин (С.-Петербург) V.A. Pavliushin (Saint Petersburg)****К.М. Петров (С.-Петербург) K.M. Petrov (Saint Petersburg)****О.Н. Пугачев (С.-Петербург) O.N. Pugachev (Saint Petersburg)****Ю.А. Рахманин (Москва) Yu.A. Rakhmanin (Moscow)****В. Реген (Берлин, Германия) W. Regen (Berlin, Germany)****А.А. Редько (С.-Петербург) A.A. Redko (Saint Petersburg)****А.Л. Рижинашвили (С.-Петербург) A.L. Rizhinashvili****Г.А. Софронов (С.-Петербург) G.A. Sofronov (Saint Petersburg)****В.М. Тарбаева (С.-Петербург) V.M. Tarbayeva (Saint Petersburg)****Ф.А. Темботова (Нальчик) F.A. Tembotova (Nalchik)****И.А. Тихонович (С.-Петербург) I.A. Tikhonovich (Saint Petersburg)****М.Д. Уфимцева (С.-Петербург) M.D. Ufimtseva (Saint Petersburg)****М.А. Филатов (Сургут) M.A. Filatov (Surgut)****Е.Я. Фрисман (Биробиджан) Ye.Ya. Frisman (Birobijan)****О. Чертов (Бинген-на-Рейне, Германия) O. Chertov (Bingen am Rhein, Germany)****Л.П. Чурилов (С.-Петербург) L.P. Churilov (Saint Petersburg)****АДРЕС РЕДАКЦИИ:****197110, Санкт-Петербург,****Большая Разночинная ул., д. 28;****Эл. почта: biosphaera@21mm.ru****Электронная версия:****http://21bs.ru (ISSN 2077-1460)****POSTAL ADDRESS:****28 Bolshaya Raznochinnaya,****197110,****Saint Petersburg, Russia;****E-mail: biosphaera@21mm.ru****Online version:****http://21bs.ru (ISSN 2077-1460)**

СОДЕРЖАНИЕ

А3	СОДЕРЖАНИЕ CONTENTS	204	ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННОЙ РИТМИКИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ
	ПРАКТИКА / PRACTICE		Н.Ф. Двойнова, Е.Ю. Дудник
153	БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР С ПРИМЕНЕНИЕМ БАКТЕРИЙ РОДА PANTOEA Ю.Р. Серазетдинова, Д.Е. Колпакова, Е.Е. Бородина, И.И. Плешивцев, А.В. Гордиенко, Л.К. Асякина, А.Ю. Просеков <i>BIOLOGICAL CONTROL OF CEREAL CROP DISEASES USING BACTERIA OF THE GENUS PANTOEA</i> <i>Yu.R. Serazetdinova, D.E. Kolpakova, E.E. Borodina, I.I. Pleshivtsev, A.V. Gordienko, L.K. Asyakina, A.Yu. Prosekov</i>	213	БИОРАЗНООБРАЗИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «НИКОНОВСКИЙ БОР» (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ) И ВЛИЯНИЕ ПИРОГЕННОГО ФАКТОРА НА ИХ СОСТОЯНИЕ А.И. Иванов, В.Ю. Ильин, О.А. Полумордвинов <i>BIODIVERSITY IN THE ECOSYSTEMS OF THE NATURAL RESERVE NIKONOVSKIY BOR (PENZA OBLAST) AND THE IMPACT OF THE PYROGENIC FACTOR</i> <i>A.I. Ivanov, V.Yu. Ilyin, O.A. Polumordvinov</i>
	ПРИРОДА / NATURE		
175	СООТНОШЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПЕРИОДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И ЗМЕЙ-МИОФАГОВ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА И СОДЕРЖАНИЯ АЗОТА И БИОМАССЫ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ В.А. Вехник, А.А. Кленина, Е.С. Корчииков <i>RELATIONS BETWEEN THE REPRODUCTIVE PERIODS OF MURINE RODENTS AND MYOPHAGIC SNAKES AND NITROGEN CONTENT AND BIOMASS OF HERBACEOUS PLANTS IN THE BROAD-LEAVED FOREST</i> <i>V.A. Vekhnik, A.A. Klenina, Ye.S. Korchikov</i>	225	ДИНАМИКА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ФЛАВОНОЛОВ В ЛИСТЬЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (BETULA PENDULA ROTH) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ О.В. Тагирова, А.Ю. Кулагин, Р.С. Иванов <i>DYNAMICS AND VARIABILITY OF FLAVONOL CONTENT IN SILVER BIRCH (BETULA PENDULA ROTH) LEAVES UNDER INDUSTRIAL POLLUTION</i> <i>O.V. Tagirova, A.Yu. Kulagin, R.S. Ivanov</i>
			ОБЩЕСТВО / SOCIETY
192	ОСОБЕННОСТИ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА МЕСТООБИТАНИЙ РЕДКИХ СТЕПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ Д.Т. Габбасова, Н.И. Федоров, П.С. Широких, И.Г. Бикбаев, И.Р. Туктамышев <i>CHARACTERISTICS OF THE TEMPERATURE REGIMEN OF HABITATS OF RARE STEPPE PLANT COMMUNITIES IN THE BASHKIR CIS-URALS</i> <i>D.T. Gabbasova, N.I. Fedorov, P.S. Shirokikh, I.G. Bikbaev, I.P. Tuktamyshev</i>	232	ТРУДНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ В ТЕХНИЧЕСКОМ ВУЗЕ: АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ С.В. Макарова <i>DIFFICULTIES OF THE ECOLOGICAL EDUCATION AT TECHNICAL UNIVERSITY: AN ANALYSIS OF THE PROBLEM</i> <i>S.V. Makarova</i>

БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЗЛАКОВЫХ КУЛЬТУР С ПРИМЕНЕНИЕМ БАКТЕРИЙ РОДА *PANTOEA*

Ю.Р. Серазетдинова¹, Д.Е. Колпакова¹, Е.Е. Бородина^{1*},
И.И. Плешивцев¹, А.В. Гордиенко², Л.К. Асякина¹,
А.Ю. Просеков¹

¹Кемеровский государственный университет и ²ООО «Азот-Агро», Кемерово, Россия

*Эл. почта: kborodina1908@gmail.com

Статья поступила в редакцию 10.08.2025; принята к печати 12.09.2025

Рассмотрена проблема снижения продуктивности злаковых культур грибковыми (*Fusarium*, *Puccinia*, *Zymoseptoria*, *Botrytis*) и бактериальными (*Xanthomonas* и *Erwinia*) фитопатогенами. Обсуждены данные о разнообразии грибковых и бактериальных фитопатогенов, поражающих злаковые культуры, и о молекулярных механизмах их действия. Отмечены ключевые фитопатогены и особенности развития заболеваний. Проанализированы исследования механизмов антагонистической активности, направленной на подавление развития фитопатогенов. В контексте поиска альтернатив химическим средствам защиты растений повышается интерес к бактериям рода *Pantoea* как к перспективным агентам биологического контроля. Анализируются механизмы защиты растений бактериями рода *Pantoea*, в том числе механизмы стимуляции иммунитета и антагонистические соединения, что может способствовать разработке инновационных инокулянтов для комплексного контроля заболеваний. Штаммы бактерий рода *Pantoea*, ассоциированные с растениями, демонстрируют высокую эффективность в стимуляции роста злаковых культур. Этот эффект достигается действием различных механизмов, влияющих на способность фиксировать атмосферный азот, продуцировать фитогормоны и сидерофоры, солюбилизировать фосфаты и калий. Таким образом, род *Pantoea* является перспективным для разработки комплексных биологических средств защиты растений от фитопатогенов и для развития экологически чистых способов ведения сельского хозяйства, снижающих чрезмерное использование химических удобрений и пестицидов.

Ключевые слова: органическое земледелие, биопестициды, *Pantoea*, фитопатогены.

BIOLOGICAL CONTROL OF CEREAL CROP DISEASES USING BACTERIA OF THE GENUS *PANTOEA*

Yu.R. Serazetdinova¹, D.E. Kolpakova¹, E.E. Borodina^{1*}, I.I. Pleshivtsev¹,

A.V. Gordienko², L.K. Asyakina¹, A.Yu. Prosekov¹

¹Kemerovo State University and ²Azot-Agro LLC, Kemerovo, Russia

*Email: kborodina1908@gmail.com

The review addresses the problem of reduced cereal crops productivity caused by phytopathogens, mainly related to the fungal genera *Fusarium*, *Puccinia*, *Zymoseptoria* and *Botrytis* and bacterial genera *Xanthomonas* and *Erwinia*. Data on the diversity of fungal and bacterial phytopathogens affecting cereal crops and on the complex molecular mechanisms of their effects are discussed. The key phytopathogens and features of disease development are considered. In the context of searching for alternatives to chemical plant protection means, interest in bacteria of the genus *Pantoea* as promising biological control agents is increasing. The various plant protection mechanisms demonstrated by *Pantoea* including immunity stimulation and antagonistic compounds production may contribute to the development of innovative inoculants for comprehensive disease control. *Pantoea* strains associated with plants demonstrate high efficiency in stimulating cereal crops growth. This effect is achieved via various mechanisms related to the ability to fix atmospheric nitrogen, produce phytohormones and siderophores, and solubilize phosphates and potassium. Thus, the genus *Pantoea* is promising for the development of complex biological plant protection products against phytopathogens for the formation of environmentally friendly agriculture that reduces the excessive use of chemical fertilizers and pesticides in the environment.

Keywords: organic farming, biopesticides, *Pantoea*, phytopathogens

ВВЕДЕНИЕ

Поддержание высокой урожайности сельскохозяйственных культур представляет собой серьезную проблему в условиях интенсивной эксплуатации земельных ресурсов [54]. Прогнозируемый рост мирового населения до 9 миллиардов человек к 2050 году приведет к увеличению спроса на продовольствие на 35–56%, а при реализации негативных сценариев изменения климата – до 62% [36].

Злаковые культуры являются основным источником питательных веществ во всем мире, обеспечивая население белками, углеводами, микроэлементами, минералами, витаминами и жирами [54]. Среди злаковых культур пшеница (*Triticum aestivum* L.) занимает второе место по объему производства, достигнув в 2024 году валового сбора более 80 миллионов тонн в России по данным Росстата. При этом производство пшеницы сталкивается с рядом существенных ограничений. Интенсификация агротехнологий, направленная на максимизацию урожайности, привела к деградации почвенного покрова и снижению уровня плодородия. Повсеместное применение агрохимикатов не обеспечило ожидаемого прироста продуктивности, поскольку значительная часть элементов питания не усваивается растениями, трансформируется в нерастворимые формы, накапливается в почве и атмосфере [105]. Традиционные методы земледелия привели к деградации микробного биоразнообразия почв, что негативно влияет на функционирование почвенной экосистемы и лимитирует взаимовыгодные симбиотические взаимодействия между растениями и микроорганизмами, играющие ключевую роль в формировании устойчивости растений к биотическим и абиотическим стрессам [64, 167].

В контексте глобального продовольственного кризиса и технологических рисков разработка эффективных и экологически безопасных методов борьбы с фитопатогенами приобретает особую актуальность. В свете Федеральной научно-технической программы «Развитие сельского хозяйства на 2017–2030 годы» и Национального проекта «Технологическое обеспечение продовольственной безопасности», разработка альтернативных методов защиты растений, в том числе микробиологических препаратов, является приоритетным направлением для перехода к экологически чистому агрохозяйству и достижения продовольственной независимости.

Фитопатогены представляют серьезную угрозу для сельского хозяйства, приводя к значительным потерям урожая, которые в годы с неблагоприятной эпидемиологической обстановкой достигают 50–60%. Воздействие фитопатогенов на качество зерна многоаспектно. Начиная с этапа вегетации, заражение растений фитопатогенами негативно влияет на физиологические процессы, в том числе фотосинтез и

транслокацию биологически активных веществ, что приводит к снижению массы, размера и плотности зерна, а также увеличению доли недоразвитых зерен [21, 39]. В послеуборочный период при несоблюдении условий хранения создаются благоприятные условия для развития условно патогенных грибов, вызывающих гниение зерна, сопровождающееся потерями массы, изменением органолептических свойств и снижением технологических качеств [71].

Помимо ухудшения физических параметров, фитопатогены изменяют биохимический состав зерна, расщепляя нутриенты, такие как белки, углеводы и липиды, что снижает пищевую ценность. Например, активность некоторых видов грибов может привести к протеолизу и снижению содержания глютена в пшенице, негативно влияя на хлебопекарные свойства муки. Кроме того, нарушается баланс витаминов и минералов [71]. Одной из наиболее серьезных угроз, связанных с заражением зерна фитопатогенами, является контаминация микотоксинами – вторичными метаболитами, продуцируемыми различными видами микромицетов, преимущественно родов *Fusarium*, *Aspergillus* и *Penicillium* [60]. Эти соединения, в том числе афлатоксины, трихотецены, охратоксин А, зерараленон и фумонизины, токсичны и представляют опасность для здоровья человека и животных, вызывая различные патологические состояния, от острых и хронических интоксикаций до иммуносупрессии, канцерогенеза, мутагенеза и тератогенеза. Устойчивость микотоксинов к высоким температурам и химическим воздействиям существенно осложняет борьбу с ними, поэтому приоритетной задачей является предотвращение заражения зерна грибами-продуцентами [82].

Научные исследования свидетельствуют о существовании высокоэффективных ростостимулирующих штаммов микроорганизмов, которые могут найти широкое применение в органическом сельском хозяйстве. Некоторые штаммы бактерий рода *Pantoea* способны стимулировать рост растений как непосредственно, так и косвенно. Прямое стимулирование роста осуществляется посредством синтеза фитогормонов, таких как ауксины, цитокинины и гиббереллины, которые регулируют процессы роста и развития растений, фиксации атмосферного азота, растворения неорганических форм фосфора и калия [156], а также синтеза сидерофоров [125]. Косвенное стимулирование роста растений осуществляется благодаря антагонистической активности, синтезу антибиотиков, продуцированию ферментов, разрушающих клеточную стенку фитопатогенов, конкуренции за питательные вещества и место обитания, выработке цианистого водорода и стимуляции защитных механизмов растений [87, 175].

Представители рода *Pantoea* демонстрируют уникальную биохимическую активность и ассоциируются с различными растениями-хозяевами, способны

колонизировать корневую систему, листья и стебли растений. Это открывает исключительные возможности для органического сельского хозяйства [42]. На сегодняшний день идентифицировано 27 различных видов *Pantoea* со схожими фенотипическими признаками [83]. В природе *Pantoea* spp. зачастую обнаруживают в ассоциации с растениями. Но они также были обнаружены в различных почвах и водной среде по всему миру [178].

Цель настоящего обзора – критический анализ научной литературы и обобщение данных о потенциале и механизмах действия бактерий рода *Pantoea* в качестве агентов биоконтроля фитопатогенных микроорганизмов, поражающих злаковые культуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Поиск релевантной литературы осуществлялся в наукометрических базах данных Scopus, MDPI, ScienceDirect, Google Scholar, PubMed и других, по ключевым словам и словосочетаниям: фитопатогены злаковых культур, механизмы антагонистической активности, род *Pantoea*, *Pantoea* как ростостимуляторы. В обзор включены публикации, индексированные в указанных базах данных в период с 10.06.2025 по 01.08.2025. Из отобранных источников извлечены полные библиографические описания. Анализ публикаций включал изучение целей, дизайна исследования, полученных результатов и выводов авторов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Поиск в специализированных научных базах данных по заданным ключевым словам выявил 210 публикаций. После удаления дубликатов проведена оценка релевантности 189 публикаций на основе анализа их названий и аннотаций. В результате отбора 147 публикаций включены в настоящий обзор.

Основные фитопатогены злаковых культур

Распространенность заболеваний злаковых культур по регионам Российской Федерации представлена в таблице 1 [3].

Fusarium spp

Грибы рода *Fusarium*, будучи космополитами [158], демонстрируют широкую экологическую распространенность, колонизируя разнообразные субстраты, включая почву, растительные остатки, а также обнаруживаясь в аэрогенных, гидрогенных, фитогенных и энтомогенных нишах [141]. Способность к длительному выживанию в окружающей среде обеспечивается образованием специализированных структур, таких как хламидоспоры – толстостенные покоящиеся споры, устойчивые к неблагоприятным условиям; склероции – компактные массы мицелия, служащие для переживания, и конидии – бесполое споры, обеспечивающие распространение [56]. Повышенная плотность популяций *Fusarium* наблюдается в агроэкосистемах и пастбищных биогеоценозах [5, 113, 138], что обусловлено наличием богатой органической материи и специфическими условиями, способствующими развитию данных грибов. Среди видов *Fusarium* выделяют эвритопные виды, такие как *F. poae* и *F. sporotrichioides*, обладающие широким диапазоном толерантности к экологическим факторам, и стено-топные виды, например *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. cerealis* и *Fusarium oxysporum*, распространение которых ограничено специфическими климатическими зонами и типами почв. Каждый вид *Fusarium* характеризуется определенным экологическим оптимумом, включающим температурный режим, влажность, pH почвы и доступность питательных веществ [40]. Таксономическое разнообразие *Fusarium* в различных географических регионах является результатом комплексного взаимодействия абиотических факторов, таких как климатические условия и физико-химические параметры почвы, и биотических факторов, включая тип и состав растительных сообществ [139].

Фитопатогенные штаммы *Fusarium* ежегодно являются причиной многомиллиардных убытков мировой экономики в секторе сельского хозяйства [15]. Масштаб распространения фузариозных инфекций растений подтверждается включением *F. graminearum* и *F. oxysporum* в список пяти наиболее значимых фитопатогенов.

Табл. 1.

Распространенность заболеваний злаковых культур по регионам Российской Федерации в 2024 году

Заболевание	Регионы распространения
Корневая гниль	Центральный, Южный, Северо-Кавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Мучнистая роса	Южный, Северокавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Бурая ржавчина	Центральный, Южный, Северокавказский, Уральский, Сибирский и Дальневосточный Федеральные округа
Желтая ржавчина	Удмуртская республика, Башкортостан, Владимирская и Тульская области, Ставропольский и Краснодарский края
Септориоз	Южный, Северокавказский, Уральский и Сибирский Федеральные округа
Фузариоз колоса	Центральный, Южный, Уральский и Сибирский Федеральные округа

тогенных грибов, наряду с представителями классов Ustilaginomycetes и Pucciniales, а также возбудителями бурой и серой гнилей [164]. Несмотря на появление новых фунгицидных препаратов, грибы рассматриваемого рода сохраняют значительный адаптивный потенциал, что проявляется в устойчивости к препаратам и способности инфицировать сельскохозяйственные культуры [122]. Характерными симптомами фузариозов являются увядание, корневые и семенные гнили. Фузариоз колоса представляет собой одно из наиболее распространенных и вредоносных заболеваний. Эта инфекция приводит к контаминации зерна микотоксинами и существенному снижению урожайности. Этиология заболевания полимикробна и варьирует в зависимости от географических и климатических условий. Например, в европейских странах доминирующими возбудителями фузариоза являются *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. poae* и *F. avenaceum* [76].

Штамм *F. avenaceum*, демонстрируя широкое распространение в умеренном климате, характеризуется двойственной экологической ролью, функционируя как сапротроф на растительных остатках и как фитопатоген, вызывающий фузариоз овса (*Avena sativa* L.) и пшеницы (*Triticum aestivum* L.), корневые гнили у представителей семейств бобовых (Fabaceae) и гвоздичных (Caryophyllaceae) [118]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогенами рода *Fusarium* создаются при температурах 6–40°C и высокой влажности (70–80%) [9]. Патогенное воздействие *F. avenaceum* проявляется в снижении всхожести семян, задержке роста и развития растений, а также в некротических поражениях корневой системы. *F. moniliforme* (*verticillioides*), поражая преимущественно злаковые культуры (Poaceae), индуцирует комплекс патологических изменений, включая корневые гнили, гипертрофию тканей, вызванную нарушением гормонального баланса, и задержку роста, что в конечном итоге приводит к снижению продуктивности растений [184].

F. culmorum является почвенным грибом, вызывающим гниль корней и коронки, а также фузариоз всходов и колоса у различных мелкозернистых злаков, особенно пшеницы и ячменя. Признаки гнили корней и коронки у зараженного растения зависят от времени заражения. Ранняя стадия заражения грибом вызывает гибель всходов с видимым коричневым изменением цвета на корнях, колептилях и псевдостебле. Симптомы поздней стадии включают коричневое изменение цвета на начальных междоузлиях главного стебля, недоразвитие побегов, образование белых головок и сморщенных белых зерен или отсутствие зерна, что приводит к полеганию [78]. *F. sporotrichioides*, адаптированный к условиям тропического и умеренного климата, инфицирует злаковые культуры, вызывая корневые и стеблевые гнили, что приводит к ослаблению растений и снижению урожайности. Кро-

ме того, *F. sporotrichioides* продуцирует токсин Т-2 – опасный трихотеценовый микотоксин, представляющий угрозу для здоровья человека и животных при попадании в пищевую цепь [149].

Грибы рода *Fusarium* используют разнообразные механизмы для преодоления защитных систем злаковых культур. Один из механизмов связан с секрецией белков, модулирующих иммунный ответ растения-хозяина. Штамм *F. oxysporum*, например, продуцирует функциональные аналоги ощелачивающих пептидов, таких как фактор быстрого подщелачивания [107]. Обнаружение таких метаболитов в инфицированных тканях злаковых указывает на их потенциальную роль в подавлении защитных реакций и усилении патогенности гриба [7]. Ощелачивание апопласта, индуцированное фактором быстрого подщелачивания, активирует сигнальный каскад, связанный с фосфорилированием митоген-активируемых протеинкиназ, что играет ключевую роль в развитии заболевания [106].

Помимо фактора быстрого подщелачивания, в патогенном действии *Fusarium* на злаковых задействованы фитогормоны. Продукция фузариевой и абсцизовой кислот рассматривается как фактор, способствующий развитию инфекции [159]. Абсцизовая кислота, известная своей ролью в адаптации растений к абиотическим стрессам, таким как засуха и засоление, оказывает иммуносупрессивное действие, делая злаковые более восприимчивыми к фитопатогенам рода *Fusarium*. Она ингибирует экспрессию генов, связанных с защитными реакциями, и подавляет синтез защитных белков, создавая благоприятные условия для развития патогена [63, 159]. Таким образом, воздействуя на физиологический статус растения-хозяина посредством абсцизовой кислоты, грибы *Fusarium* spp. эффективно обходят его защитные механизмы [112].

Puccinia spp

Полосатая или желтая ржавчина пшеницы, вызываемая облигатным биотрофным грибом *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, представляет собой серьезную экологическую проблему. Усугубляет ситуацию динамичная эволюция патогена, приводящая к возникновению новых штаммов с повышенной вирулентностью, способных преодолевать генетически обусловленную устойчивость сортов пшеницы и адаптироваться к изменяющимся климатическим условиям. Урединиоспоры полосатой ржавчины легко переносятся ветром на большие расстояния, что способствует быстрому развитию и широкому распространению болезни [47].

Развитие и интенсивность эпидемий полосатой ржавчины обусловлены комплексом факторов, включающим наличие вирулентных штаммов патогена, восприимчивость сорта пшеницы и благоприятные метеорологические условия. Оптимальные условия

для заражения растений создаются при умеренно низких температурах (7–12°C) и высокой влажности, в то время как спорообразование интенсифицируется при более высоких температурах (15–25°C). Экстремально высокие температуры (35–40°C) оказывают летальное воздействие на фитопатоген. Следовательно, регионы с выраженными суточными колебаниями температуры, характеризующиеся прохладными ночами и теплыми днями, представляют собой наиболее благоприятную среду для развития полосатой ржавчины [8, 29].

Географическое распространение *P. striiformis* f. sp. *tritici* охватывает более 60 стран на всех континентах, за исключением Антарктиды. Значительный прогресс, достигнутый за последнее столетие в изучении биологии, экологии и геномики патогена, молекулярных механизмов взаимодействия *P. striiformis* с растением-хозяином, а также эпидемиологии и стратегий управления заболеванием, способствовал разработке более эффективных методов защиты пшеницы [17].

Штамм *P. striiformis*, подобно многим другим представителям рода *Puccinia*, является гетероциклическим грибом, полный жизненный цикл которого включает пять стадий спороношения и требует наличия двух филогенетически различных хозяев: основного (пшеница и другие злаки) и промежуточного (барбарис). Долгое время промежуточный хозяин *P. striiformis* оставался неизвестным, и лишь в 2010 году было экспериментально подтверждено, что базидиоспоры гриба способны инфицировать барбарис, завершая полный цикл развития [73].

Облигатный биотрофизм *P. striiformis* обуславливает невозможность его культивирования на искусственных питательных средах, что существенно затрудняет проведение лабораторных исследований. Для изучения патогена необходимо использовать живые растения пшеницы, что усложняет и замедляет процесс разработки новых методов борьбы. *P. striiformis* способен инфицировать пшеницу на протяжении всего вегетационного периода, от стадии проростков до фазы созревания зерна. В связи с ограниченной продолжительностью защитного действия фунгицидов (20–40 дней), эффективная защита посевов пшеницы от полосатой ржавчины зачастую требует многократного применения фунгицидных препаратов в течение вегетационного сезона [29].

Важную роль в эволюции возбудителей ржавчины пшеницы сыграли межвидовые переходы, также называемые «скачки» хозяев. Современные полиплоидные сорта пшеницы, как считается, произошли от диплоидного дикорастущего вида козлятника (*Aegilops speltoides*). Возбудитель бурой ржавчины пшеницы, *P. triticina*, часто встречается на гексаплоидных и тетраплоидных сортах пшеницы. Козлятник является единственным диплоидным хозяином, на котором *P. triticina*

встречается в естественных условиях, хотя в экспериментальных условиях заражение других дикорастущих злаков искусственным путем также возможно [94].

Zymoseptoria spp.

Гриб *Zymoseptoria tritici* (*Mycosphaerella graminicola*) – возбудитель септориоза листьев пшеницы – является некротрофным аскомицетом. Этот фитопатоген вызывает значительные экономические потери в мировом производстве пшеницы. *Z. tritici* преимущественно поражает культурные виды пшеницы – мягкую (*T. aestivum*) и твердую (*T. turgidum*). Однако исследования показывают, что *Z. tritici* способен инфицировать и другие виды злаков [116].

Z. tritici размножается как половым, так и бесполом путем, образуя аскоспоры и пикнидиоспоры соответственно. Аскоспоры, распространяемые по воздуху, считаются основным фактором дальнего распространения патогена (до сотен километров) и играют важную роль в выживании гриба в межсезонье. Пикнидиоспоры, распространяемые каплями дождя, обеспечивают локальное распространение инфекции в пределах нескольких метров и ответственны за развитие заболевания в течение вегетационного периода [20]. Способность к обоим типам размножения обеспечивает высокую адаптивность *Z. tritici* к изменяющимся условиям среды [99]. Оптимальные условия для заражения растений этим фитопатогеном создаются при температурах 7–30 °C и высокой влажности [23].

Botrytis spp.

Botrytis cinerea – широко распространенный некротрофный фитопатогенный гриб, поражающий свыше 1000 видов растений, включая многие экономически значимые сельскохозяйственные культуры [173]. Вызываемая им серая гниль поражает плоды и овощи как в полевых условиях, так и при послеуборочном хранении, приводя к существенным потерям урожая и экономическому ущербу [110]. Процесс инфицирования растений грибом *B. cinerea* делится на три дискретные стадии: начальная характеризуется формированием локализованных некротических поражений; промежуточная включает комплексные взаимодействия между растением-хозяином и патогеном, определяющие исход инфицирования; поздняя отличается быстрым распространением поражений по тканям растения, что приводит к макроскопически видимым симптомам серой гнили [43, 97]. На молекулярном уровне патогенное действие *B. cinerea* связано с секрецией широкого спектра гидролитических ферментов, фитотоксинов и других эффекторных молекул, способствующих разрушению клеточных стенок растения и подавлению его защитных механизмов. Сложность взаимодействий *B. cinerea* с растениями-хозяевами и высокая генетическая вариабельность

патогена делают борьбу с серой гнилью сложной задачей, требующей комплексного подхода, включающего агротехнические мероприятия и использование устойчивых сортов [111]. Для *B. cinerea* оптимальные температуры заражения обычно находятся в диапазоне от 10,5°C до 34,7°C. Документировано, что он прорастает при температуре от 0°C до 30°C с оптимумом 20–25°C [26].

Бактериальные фитопатогены

Род *Xanthomonas* – граммотрицательные бактерии, включающие фитопатогенные виды, ответственные за более чем 400 различных заболеваний растений, представляющих серьезную угрозу для широкого спектра экономически важных сельскохозяйственных культур [163]. Высокая адаптивность бактерий *Xanthomonas* spp. позволяет им выживать в разнообразных условиях, включая почву, семена, органические остатки, а также устанавливать симбиотические отношения с насекомыми, что способствует распространению и развитию эпифитотий [104, 176]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогенами рода *Xanthomonas* создаются при температурах 5–35°C и высокой влажности [106].

X. campestris pv. *campestris* выделяется как особенно опасный патоген, вызывающий сосудистый бактериоз, известный также как черная гниль. Инфекционный процесс начинается с проникновения бактерии в организм хозяина через естественные отверстия (устьица, гидатоды) или поврежденные ткани. Последующее быстрое распространение по сосудистой системе приводит к характерным симптомам: увяданию, пожелтению и, в итоге, почернению сосудов [133], что делает пораженные культуры непригодными для употребления и реализации, вызывая значительные экономические потери.

Erwinia amylovora – другой значимый граммотрицательный фитопатоген, вызывающий опасное заболевание, известное как бактериальный ожог [118]. Данный патоген поражает широкий круг хозяев, приводя в некоторых случаях к быстрой гибели пораженного растения. Активное развитие и стремительное распространение бактериального ожога в сочетании с отсутствием высокоэффективных химических методов лечения делают заболевание особенно опасным [53]. Оптимальные условия для заражения растений фитопатогеном *E. amylovora* создаются при температурах 4–28°C и высокой влажности [135].

Механизмы антагонистической активности ризобактерий в отношении фитопатогенов злаковых культур

Антагонистическое воздействие бактерий на фитопатогенные грибы реализуется посредством двух

основных механизмов: прямого и косвенного [109]. Прямой антагонизм выражается в паразитировании бактерий на клетках целевого патогена и в конкуренции за питательные вещества. Исследование *in vitro* показало, что в присутствии агента биологического контроля патогенный грибок снижает использование сахарозы, глюкозы и фруктозы [67]. Некоторые виды бактерий из родов *Pseudomonas*, *Bacillus* и *Pantoea* действуют против инфекционных грибков из-за колонизации всех пищевых ресурсов в контролируемых условиях. Обнаружено, что виды *Pseudomonas* и *Bacillus* являются хорошими агентами биологического контроля, секретируя хитиназы, глюканы и протеазы для деградации клеточной стенки патогенных грибов [10, 128]. Противогрибковая активность различных штаммов *Bacillus*, осуществляемая благодаря выработке ферментов, обнаружилась в отношении грибкового патогена *F. solani* [154].

Косвенный антагонизм опосредован активацией системной резистентности растения-хозяина, а также продукции антибиотических метаболитов, ингибирующих рост патогенов [103]. Кроме того, подавление роста патогенных грибов, достигается за счет комплекса дополнительных антагонистических стратегий, включающих биосинтез сидерофоров, конкуренцию за ресурсы (нутриенты и экологическую нишу), эмиссию летучих органических соединений, формирование биопленок на поверхности растений.

Антибиотики представляют собой класс низкомолекулярных органических соединений, используемых для подавления роста и развития других организмов. Их применение считается одним из наиболее эффективных методов биологического контроля, особенно в борьбе с вредителями и болезнями. Механизм действия антибиотиков состоит в нарушении жизненно важных процессов целевых организмов, таких как синтез белка, репликация ДНК или построение клеточной стенки [136]. Широкий спектр антибиотиков производится различными видами микроорганизмов. Многие антибиотики, такие как 2,4-диацетилфлороглюцин, пиолютеорин, феназин-1-карбоксамид, феназин-1-карбоновую кислоту и пирролнитрин, продуцируемые различными видами *Pseudomonas*, обладают противовирусными, антибактериальными и противогрибковыми свойствами [6]. Также виды рода *Bacillus* продуцируют антибиотические липопептиды, такие как итурин, бацилломицин, бациллизин, сурфактин, цвиттермицин и фенгицин. Липопептиды – это молекулы, состоящие из липидной и пептидной частей, и они часто проявляют поверхностно-активные свойства, что способствует их взаимодействию с клеточными мембранами целевых организмов [80].

Эффективность антибиотиков в отношении специфических фитопатогенов доказана как в контроли-

руемых лабораторных условиях (*in vitro*), так и в реальных условиях окружающей среды (*in situ*). Важно отметить, что некоторые виды микроорганизмов способны производить не один, а несколько различных антибиотиков, что позволяет им эффективно бороться с широким спектром вредителей или патогенов. Эта способность к многоцелевому воздействию делает их особенно ценным инструментом в биологическом контроле. Более того, комбинированное действие нескольких антибиотиков снижает вероятность развития резистентности у целевых организмов. Например, штамм *Bacillus cereus*, который продуцирует как цвиттермицин, так и канозамин, проявляет высокую антагонистическую активность в отношении фитопатогенов в лабораторных условиях. Более того, генетически модифицированный штамм *Pseudomonas putida* продуцирует антибиотик феназин, который подавляет развитие заболеваний у пшеницы, выращиваемой в полевых условиях [6, 11].

Цианистый водород (HCN) представляет собой летучее соединение, играющее значительную роль в качестве контролирующего агента в защите растений от фитопатогенов. HCN вырабатывается различными родами бактерий, включая *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Citrobacter*, *Flavobacterium*, *Pantoea*, *Enterococcus*, *Rhizobium* и др. [13, 68, 123]. Так, например, выделенные из ризосферы штаммы *B. megaterium* SNWU3, *B. thuringiensis* SNWU15, *B. paramycooides* MNWU5, *E. sp.* MNWU3, *P. rhizosphaerae* SNWU17 способны продуцировать цианистый водород и проявляют высокую антагонистическую активность в отношении *F. graminearum* [46]. Токсичность HCN обусловлена высокой реакционной способностью и возможностью образовывать стабильные комплексы с ионами металлов, играющими ключевую роль в клеточном метаболизме. В частности, HCN эффективно связывается с ионами меди, железа и марганца. Формирование комплексов с ними нарушает нормальное функционирование металлоферментов, включая цитохромоксидазу, ключевой компонент электрон-транспортной цепи митохондрий. Ингибирование цитохромоксидазы цианистым водородом приводит к блокированию транспорта электронов и, как следствие, к нарушению синтеза аденозинтрифосфата – основного источника энергии для клеточных процессов. Такое энергетическое голодание приводит к дисфункции клеток и, в конечном итоге, их гибели [126].

Способность к биосинтезу цианистого водорода обнаружена у ряда микроорганизмов. В частности, таксоны Proteobacteria (например *Chromobacterium*, *Pseudomonas*, *Rhizobium*) и Cyanobacteria (например *Anacystis*, *Nostoc*) синтезируют HCN из аминокислоты глицина [12, 44]. Этот биосинтетический путь катализируется ферментом HCN-синтазой, локализован-

ной в плазматической мембране. Предполагается, что продукция цианистого водорода микроорганизмами может служить механизмом защиты от патогенов или конкурентов, а также играть роль в сигнальных процессах.

Ризобактерии, стимулирующие рост растений, способны продуцировать литические ферменты, которые деградируют клеточную стенку [45]. В ответ на присутствие фитопатогенов, стимулирующие рост растений бактерии секретируют литические ферменты, такие как хитиназы, β -1,3-глюканазы и протеазы, в непосредственной близости от патогена [160]. Это приводит к лизису клеточной стенки путем образования пор и последующей дезорганизации цитоплазмы, что в итоге нарушает целостность клетки патогена [154].

Синтез литических ферментов является регулируемым процессом, который активируют молекулярные сигналы, генерируемые в результате распознавания организма-мишени ризобактериями. Распознавание запускает каскад внутриклеточных событий, включая перепрограммирование транскрипции и усиленную экспрессию генов, кодирующих эффекторных молекул, вовлеченные в процессы атаки и лизиса. Ключевую роль в механизмах распознавания и передачи сигнала играют различные факторы, ассоциированные с клеточной стенкой мишени, такие как лектины, а также физико-химические свойства поверхности клетки и продуцируемые ею вторичные метаболиты [160]. Эти факторы запускают специфические сигнальные пути, включая каскады митоген-активируемых протеинкиназ, сигнальные пути через циклический аденозинмонофосфат и передачу сигналов, опосредованную G-белками [77].

Сидерофоры – низкомолекулярные метаболиты, обладающие высоким сродством к ионам трехвалентного железа (Fe^{3+}). Ростстимулирующие ризобактерии посредством сидерофоров способны хелатировать ионы железа из окружающей среды и транспортировать их внутрь микробной клетки [25].

Присутствие микроорганизмов, продуцирующих сидерофоры, в ризосфере растений оказывает защитное действие против фитопатогенов [57]. Механизм такой защиты основан на конкуренции за железо: сидерофоры, продуцируемые стимулирующими рост растений бактериями, эффективно связывают доступное железо, лишая патогены необходимого для их роста и развития микроэлемента. Этот механизм, известный как сидерофор-опосредованное подавление фитопатогенов, позволяет использовать стимулирующие рост растений бактерии в качестве агентов биологического контроля, особенно в отношении патогенов, синтезирующих сидерофоры менее эффективные или в меньших количествах [143].

Дефицит железа оказывает негативное воздействие на клеточный метаболизм патогенов, приводя к задержке роста, ингибированию синтеза ДНК и РНК, снижению споруляции, морфологическим изменениям и нарушению энергетического обмена, затрагивая цикл трикарбоновых кислот, электрон-транспортную цепь и окислительное фосфорилирование [55].

Растения оснащены многоуровневой иммунной системой для защиты от фитопатогенов. При взаимодействии с растениями ризобактерии повышают системную устойчивость к ряду фитопатогенов. Различают системную приобретенную устойчивость (СПУ) и системную индуцированную устойчивость (ИСУ) [132].

При инокуляции патогеном в растении активируется системная приобретенная устойчивость [62]. При этом растения производят один или несколько сигналов, которые передают резистентность в неинфицированные части; следовательно, первичная инфекция предвещает устойчивость растения к дальнейшим заражениям [166]. Было показано, что на молекулярном уровне СПУ развивается по мере увеличения экспрессии большого числа генов, кодирующих малые белки, способные связывать стероидные молекулы хозяина, используемые патогенами для их роста [48].

Считалось, что салициловая кислота является одним из сигналом, активирующим СПУ, однако она хотя и индуцирует СПУ, не является ключевым мобильным сигналом. В качестве таковых были идентифицированы глицерол-3-фосфат, азелаиновая кислота, пипеколовая кислота, N-гидроксипипеколовая кислота, никотинамидаденидинуклеотид, никотинамидаденидинуклеотидфосфат и дегидроабетинол [49]. Была выдвинута гипотеза, что передачу сигнала СПУ, вызывая устойчивость в неинфицированных частях растения, может осуществлять метилсалицилат [134].

Индуцированную системную устойчивость (ИСУ) активируют специфические химические вещества, выделяемые ризобактериями [16, 171]. Например, летучие органические вещества ацетонин и 3-гидрокси-2-бутанон, продуцируемые ризобактерией *B. subtilis*, индуцируют устойчивость к *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* [4]. К метаболитам ризобактерий, способным индуцировать системную устойчивость растений, относятся и 2,4-диацетилфлороглюцинол и пиоцианин. 2,4-диацетилфлороглюцинол индуцирует сигнальный путь, регулируемый этиленом. Азотсодержащий синий пигмент пиоцианин является фактором системной устойчивости растений против серой гнили и пирикулярноза. Эти вещества индуцируют гены, чувствительные к сигнальным путям от салициловой и жасмоновой кислот.

Системная устойчивость против широкого спектра фитопатогенов обеспечивается укреплением клеточной стенки благодаря образованию лигнина, кал-

лозы и гликопротеинов, богатых гидроксипролином [79, 81, 155]. Кроме того, при ИСУ повышается активность таких белков, действующих против патогенов, как хитиназы и β -1,3-глюканазы [31, 38]. В отличие от СПУ, при которой активируются гены, зависящие от салициловой кислоты, ИСУ преимущественно опирается на сигнальные пути через жасмоновую кислоту и этилен. Запуск ИСУ зависит от наличия биостимуляторов в ризосфере и от способности растения их распознавать [81]. Совместная индуцированная и приобретенная системная устойчивость обеспечивает наиболее эффективную защиту от патогенов.

Известно, что ИСУ способны индуцировать не только ризобактерии. Так, сообщалось о повышении уровня салициловой кислоты в тканях растений после воздействия ультрафиолетового излучения [18, 19]. Кроме того, обработка салициловой кислотой снижала повреждающее воздействие УФ-излучения на растения, в частности благодаря повышению активности антиоксидантных ферментов, а также накопления антоцианов [102].

Применение ризобактерий индуцирует системную устойчивость в надземных органах растений различных видов. Индуцированная ризобактериями системная устойчивость схожа с системной приобретенной устойчивостью, характеризующейся повышенной резистентностью предварительно инфицированных участков растения к последующему заражению [14]. Главные различия между ними заключаются в следующем: системная индуцированная устойчивость запускается непатогенными ризобактериями, стимулирующими рост растений, а системная приобретенная устойчивость активируется после заражения патогенами [1]. Индуцированная системная устойчивость ассоциируется с липополисахаридами и салициловой кислотой, хотя некоторые ризобактерии активируют устойчивость через механизмы, зависящие от жасмоновой кислоты, аналогичные системной приобретенной устойчивости [74].

Вторичные метаболиты, выделяемые полезными микроорганизмами, могут и непосредственно противодействовать патогенным бактериям, и усиливать иммунные реакции растения для повышения ИСУ [185]. Противогрибковую активность и способность вызывать ИСУ проявляют феназины, продуцируемые полезными бактериями *Pseudomonas*. Внеклеточные полисахариды *B. cereus* могут индуцировать системную резистентность у *Arabidopsis*. Установлено, что микробные летучие органические соединения (ЛОС) способствуют росту растений благодаря усилению фотосинтеза, укреплению иммунной системы и активации сигнальных путей фитогормонов [86]. Показано что влияние ЛОС на ИСУ осуществляется взаимодействием с сигнальными путями от салициловой и жасмоновой кислот, этилена и ауксина [28, 169]. ИСУ

индуцируют циклические липопептиды сурфактин и ЛОС 2,3-бутандиол, продуцируемые *Bacillus* spp. [50].

В целом, ИСУ связана с разнообразными изменениями в растениях, в том числе укреплением эпидермальных и клеточных стенок при отложении защитных барьеров (лигнин, каллоза, фенолы); повышением активности ферментов (полифенолоксидаза, пероксидаза, хитиназа, фенилаланинаммиазида); стимуляцией продукции фитоалексинов; усилением экспрессии генов, связанных со стрессом. Эти изменения способны проявляться как по отдельности, так и в комбинации. Хотя эффективность биологического контроля в полевых условиях может быть ниже, чем у традиционных методов, комбинация индуцированной и приобретенной системной устойчивости, усиливающая защиту от некоторых бактериальных патогенов, открывает перспективы для интеграции обоих механизмов в сельскохозяйственную практику [22].

Образование биопленки – эффективный защитный механизм на поверхности растений против грибковых патогенов, способствующий адгезии, колонизации и размножению бактерий-антагонистов на пораженных участках формированием микроколоний, защищающих от патогенов. Эти микроколонии интегрированы посредством сигнальных молекул (фарнезол, фенилэтиловый спирт и тирозол) [27], обеспечивающим взаимодействие бактериальных клеток и их адаптацию к окружающей среде. Хотя механизм действия биопленок изучен не полностью, известно, что в некоторых случаях воздействие грибковых патогенов снижается формированием толстых биопленок, например, липопептидами [141]. Кроме того, микроколонии конкурируют с патогенами за ресурсы [63]. Сурфактин, противогрибковое соединение, также способствует образованию биопленок против патогенов на поверхности растений в почве [66, 84, 153].

Клеточная стенка грибов, являясь сложной и прочной структурой, играет ключевую роль в их защите и выживании. Основными компонентами этой стенки являются хитин и β -1,3-глюкан. Хитин, полисахарид, состоящий из N-ацетилглюкозамина, связанного β -1,4-гликозидными связями, образует жесткий экзо-скелет, обеспечивающий структурную поддержку. Другой важный полисахарид, β -1,3-глюкан, формирует матрикс, который переплетается с хитином и другими компонентами клеточной стенки, придавая ей дополнительную прочность и целостность. Это делает клеточную стенку грибов устойчивой к различным внешним воздействиям, включая ферментативное разрушение. Однако у некоторых организмов, в частности антагонистических микроорганизмов, есть механизмы для преодоления этой защиты. Они секретируют специализированные ферменты, такие как

хитиназы, глюканы и протеазы, целенаправленно разрушающие компоненты клеточной стенки грибов [33]. Хитиназы расщепляют хитин, гидролизуя β -1,4-гликозидные связи между молекулами N-ацетилглюкозамина. Глюканы разрушают β -1,3-глюкан, гидролизуя соответствующие связи по двум основным механизмам: экзо-1,3-глюканы последовательно отщепляют молекулы глюкозы с невозстанавливающего конца цепи глюкана, а эндо-1,3-глюканы расщепляют глюкановые цепи в случайных внутренних точках [131]. Такое комбинированное действие различных ферментов обеспечивает эффективное разрушение как хитина, так и глюкана [89].

Протеазы расщепляют белки, которые входят в состав клеточной стенки. Эти ферменты действуют синергетически, эффективно разрушая защитный барьер грибов. Продукция таких ферментов позволяет бактериям-антагонистам эффективно подавлять рост и развитие фитопатогенов [141].

Таким образом, различные механизмы антагонизма бактерий против фитопатогенов включают конкуренцию за питательные вещества, продукцию антибиотиков, сидерофоров, литических ферментов и индукцию системной устойчивости растений. В частности, представители рода *Pantoea* демонстрируют широкий спектр антагонистической активности, используя комбинацию этих механизмов.

Механизмы взаимодействия представителей рода *Pantoea* с фитопатогенами злаковых культур

Полезные бактерии могут ограничивать развитие фитопатогенов, конкурируя за пространственные ниши или источники питательных веществ. Эффективные конкуренты обычно демонстрируют более быстрое усвоение питательных веществ и/или производят специфические соединения, которые позволяют им лучше распространяться по поверхности растений [85, 91, 117]. С фитопатогенами конкурируют некоторые виды *Pantoea*. Так, например, штамм *P. agglomerans* CPA-2, выделенный с поверхности яблока, защищает плоды груши и яблока после сбора урожая от трех распространенных патогенов, а именно *Penicillium expansum*, *Botrytis cinerea* и *Rhizopus stolonifer* [114]. Более того, продемонстрировано, что конкуренция за питательные вещества между *P. agglomerans* CPA-2 и *P. digitatum* и *P. italicum* происходит и на цитрусовых [120].

Род *Pantoea* включает очень разнообразную группу бактерий. Этот род принадлежит к семейству Enterobacteriaceae и включает 19 видов, которые могут оказывать положительное действие на растения: *P. eucalyptii*, *P. agglomerans*, *P. vagans*, *P. conspicua*, *P. deleyi*, *P. anthophila*, *P. brenneri*, *P. ananatis*, *P. allii*, *P. stewartii*, *P. cyripedii*, *P. calida*, *P. gaviniae*, *P. dispersa*, *P.*

séptica, *P. wallisii*, *P. eucrina*, *P. rodasii* и *P. rwandensis* [96]. Это граммотрицательные, неинкапсулированные бактерии, не обладающие способностью к спорообразованию. Они могут быть выделены из разных мест обитания, включая поверхности растений [157].

Способность *Pantoea* spp. защищать растения основана на нескольких механизмах, которые могут действовать независимо или в синергии, включая конкуренцию, прямой антагонизм и стимуляцию иммунитета растений. Свою роль в этих различных механизмах играют многочисленные метаболиты (таблица 2).

Летучие органические соединения – это химические вещества, могущие быть в газообразном состоянии при температуре окружающей среды. Бактериальные ЛОС включают несколько типов молекул, таких как спирты, производные бензола, терпены и др. [162, 179]. Некоторые ЛОС, продуцируемые микроорганизмами, обладают антагонистическими свойствами [71, 124, 183]. Антимикробные ЛОС, продуцируемые *Pantoea* sp., способны подавлять рост и развитие фитопатогенов, в том числе *Alternaria alternaria*, *Septoria lycopersici* и *Corynespora cassiicola* [95]. Основными компонентами этих ЛОС являются 3-метилбутанол и 2-нонанол, которые проявляют противогрибковые свойства. Штамм *Pantoea* sp. Dez632, исследованный в работе [130], является продуцентом антибактериальных ЛОС, которые подавляют подвижность *Bacillus pumilus*, возбудителя корневой гнили свеклы. Данный штамм в основном продуцирует производные бензола, такие как п-ксилол. Летучие органические соединения, продуцируемые несколькими штамма-

ми *P. agglomerans*, оказывают прямое воздействие на *Monilinia fructigena* и *M. laxa* [90]. Они накапливаются в клеточной мембране фитопатогенов, тем самым нарушая ее общую организацию [186]. Проникая в клетки, ЛОС вызывают окислительный стресс, повреждающий внутриклеточные компоненты [37].

Пантоцины, продуцируемые *Pantoea* spp., проявляют сильное антибиотическое действие против фитопатогенных бактерий, включая *Erwinia amylovora* [32]. Синтез пантоцинов был впервые обнаружен у штамма *P. agglomerans* Eh252 (ранее известного как *E. herbicola* Eh252) [172]. Были идентифицированы две отдельные молекулы, пантоцин А и пантоцин В, и их функция была впоследствии описана у *P. agglomerans* Eh318 [182]. Пантоцин А представляет собой низкомолекулярный пептид, продуцируемый видами *Pantoea*, например *P. vagans* C9-1. Штаммы *P. agglomerans* Tx10, *P. agglomerans* P10c и *P. stewartii* S301 также обладают всем нужным для синтеза пантоцина А. Пантоцин А может проникать в бактериальные клетки посредством транспортеров трипептидов и нарушать биосинтез гистидина [127, 148]. Также было установлено, что мишенью пантоцина А является L-гистидинолфосфатаминотрансфераза патогенных бактерий [72]. Выработка пантоцина В наблюдалась только у *P. agglomerans* Eh318 [145], а его антимикробная активность в отношении *E. amylovora* направлена на биосинтез аминокислот и ферменты N-ацетилкарнитинтрансаминазы [24].

В литературных данных встречаются описания антимикробных веществ, синтезируемых *Pantoea* spp.,

Табл. 2.

Метаболиты бактерий рода *Pantoea*, участвующие в антагонизме с фитопатогенами

Метаболиты	Штаммы	Ссылка
Летучие органические соединения	<i>Pantoea</i> sp. (Fe)	95
	<i>Pantoea</i> sp. Dez632	129
	<i>P. agglomerans</i> штаммы ACBC2, ACBP1 и ACBP2	90
Пантоцин А	<i>P. agglomerans</i> Eh252	172
	<i>P. agglomerans</i> Eh318	182
	<i>P. vagans</i> C9-1, <i>P. agglomerans</i> Tx10*, <i>P. agglomerans</i> P10c*, <i>P. stewartii</i> S301 *	41
Пантоцин В	<i>P. agglomerans</i> Eh318	182
PNP-1	<i>P. ananatis</i> BRT175	115
	<i>P. ananatis</i> PANS 99–36*	32
PNP-2	<i>P. agglomerans</i> Tx10	126
PNP-3	<i>P. agglomerans</i> штаммы 3581 и SN01080	180
Феназины	<i>P. agglomerans</i> Eh1087	53
	<i>P. agglomerans</i> R190*	93
	<i>P. eucalypti</i> FBS135 *	150
Дапдиамиды	<i>P. agglomerans</i> CU0119	34
Ананатозиды	<i>P. ananatis</i> BRT175	51
	<i>P. allii</i> u <i>P. stewartii</i>	100
N(2-гидроксигексадецил)диэтаноламиновая кислота	<i>P. brenneri</i> AS3	69

Примечание: *Возможность синтеза следует только из геномных данных.

относящихся к производным аминокислот [115, 147, 181]. К настоящему времени обнаружены и частично охарактеризованы три из них [177]. *P. ananatis* BRT175 производит непротеиногенную аминокислоту 4-формиламинооксивинилглицин, непосредственно участвующую в антибиотическом действии в отношении *E. amylovora* [115] подавляя аминотрансферазу *E. amylovora*, тем самым нарушая метаболизм азота [147]. Производные аминокислот, выделенные из секретов различных штаммов *P. agglomerans*, также проявляют антибактериальные свойства в отношении *E. amylovora* [180].

Феназины продуцируются различными видами *Pantoea* [65]. Основным феназином, идентифицированным среди метаболитов *P. agglomerans*, является D-аланилгризеолутиновая кислота [52]. Продукция этого феназина была описана только для штамма *P. agglomerans* Eh1087 [53]. Однако *P. agglomerans* R190 и *P. eucalypti* FBS135 также обладают генами, кодирующими ферменты, участвующие в биосинтезе феназинов [93, 150]. Считается, что антибактериальный механизм действия феназинов обусловлен их способностью вмешиваться в цепь переноса электронов в клетках фитопатогенов [52].

Ананатозиды А и В представляют собой гликолипиды, идентифицированные в секретах *P. ananatis*. Геномные исследования показывают, что способностью продуцировать ананатозиды могут обладать *P. allii* и *P. stewarti*, однако до сих пор синтез этих молекул был описан только для *P. ananatis* BRT175. Так как ананатозиды тесно связаны с рамнолипидами, которые проявляют сильные противогрибковые свойства, вероятно, что данные молекулы проявляют схожие свойства [51, 101].

N-(2-гидроксигексадецил)-диэтаноламиновая кислота представляет собой биосурфактант, продуцируемый штаммом *P. brenneri* AS3. Он проявляет антагонистическое действие против патогенов рода *Fusarium* [69].

Бактерии рода *Pantoea* способны активировать или праймировать защитные механизмы растений. Штамм *P. agglomerans* PA-AF2, найденный в виноградниках [174], способствует иммунному ответу у винограда, стимулируя накопления активных форм кислорода клетками растения, что вызывает активацию поздних защитных механизмов [100], а также снижает негативное воздействие фитопатогена *Botrytis cinerea*. У этого штамма не наблюдалась прямая противогрибковая активность, что говорит о защите, обусловленной индуцированной системной устойчивостью [168]. В работе [61] показано, что семена редиса, обработанные суспензией *P. agglomerans* E278Ag, приобретают значительную устойчивость к листовому патогену *Xanthomonas campestris* pv. *armoraciae*. Штамм *P. ananatis* PS27 также вызывает индуцированную

резистентность перца к *Xanthomonas axonopodis* pv. *vesicatoria* [75].

Сидерофоры, полученные из культуральной жидкости *P. brenneri* 3.5.1 [156], проявляют высокую антагонистическую активность в отношении *F. oxysporum*. Значительный антагонизм наблюдался во фракции метаболитов, растворенных в метаноле в отсутствие FeCl₃. Как показано в [170], штамм *P. ananatis* AM-0261 проявлял антагонистическую активность в отношении грибов *Cladosporium* sp., *Alternaria alternata* и *Fusarium* sp., продуцируя индольные метаболиты с сильной противогрибковой активностью.

Ростостимулирующие свойства штаммов рода *Pantoea*, перспективные для сельскохозяйственной практики

Некоторые штаммы рода *Pantoea* стимулируют рост растений, действуя через прямые и косвенные механизмы. Прямые механизмы включают продукцию фитогормонов, фиксацию азота, растворение соединений фосфора, калия и других элементов, а также секвестрацию железа бактериальными сидерофорами [30, 63]. К косвенным механизмам можно отнести антагонистическую активность в отношении фитопатогенов [161].

Фитогормоны представляют собой класс органических соединений, которые оказывают положительное влияние на рост и развитие растительных клеток, тканей и органов. К одной из основных групп относятся ауксины [121, 140]. Некоторые виды рода *Pantoea* могут продуцировать ауксины, в частности индолил-3-уксусную кислоту. Они способствуют росту и развитию корней растений [152]. Штамм *P. agglomerans* C1, выделенный из филлосферы растений салата (*Lactuca sativa* L.), обладает способностью растворять фосфаты, продуцировать индолил-3-уксусную кислоту и сидерофоры, а также подавлять рост и развитие фитопатогенов [98].

Азот в больших количествах содержится в атмосфере, но, как правило, является наиболее ограничивающим питательным веществом для растений. Неспособность многих сельскохозяйственных культур, таких как злаки, напрямую использовать свободно доступный атмосферный азот означает, что их рост и производство часто в значительной степени зависят от применения химических удобрений, что приводит к выбросам парниковых газов и эвтрофикации воды [2, 59, 88]. Известно, что штаммы рода *Pantoea* способны фиксировать атмосферный азот, переводя его в доступную для растений форму [146]. Штаммы *P. agglomerans*, выделенные из ризосферы пшеницы и ячменя, обладают способностью фиксировать атмосферный азот, а также выступают в качестве биоудобрения улучшающего рост и развития злаковых культур [96].

Фосфор (P) является одним из важных макроэлементом почвы. Изоляты бактерий рода *Pantoea* способны переводить нерастворимые соединения фосфора в растворимые. Оценка влияния инокуляции штамма *P. agglomerans* V8R67, растворяющего фосфаты, на доступность фосфора и динамику бактериального сообщества полужасушливой почвы в условиях *in vitro* показала высокую эффективность солиubilизации фосфата кальция, связанную со снижением pH из-за секреции глюконовой кислоты [129]. Штамм *P. agglomerans* ZB продемонстрировал высокую способность солиubilизировать различные нерастворимые неорганические источники фосфата. Обнаружена положительная корреляция между продукцией органических кислот и растворением фосфата. Более того, *P. agglomerans* ZB обладает многими признаками, способствующими росту растений, такими как продукция индолил-3-уксусной кислоты, фитазы, щелочной фосфатазы и способность фиксировать азот [92].

Ионы железа (Fe) являются ключевыми компонентами различных метаболических путей в клетке [165]. Пара Fe(II)/Fe(III) участвует в катализе широкого спектра окислительно-восстановительных реакций и в системах переноса электронов. Ростостимулирующие микроорганизмы продуцируют сидерофоры при соответствующих условиях, тем самым регулируя биодоступность Fe [57]. Сидерофоры представляют собой низкомолекулярные соединения с высоким сродством к Fe(III). Основная функция сидерофоров заключается в преобразовании труднорастворимого железа в доступную форму [35, 137]. Ряд видов *Pantoea* продуцируют сидерофоры: *P. diversa*, *P. agglomerans*, *P. eucalyptii*, *P. allii* и *P. ananatis* [144, 145]. Было показано, что внесение *P. ananatis* в почву приводит к растворению переведению фосфора и цинка в раствор и образованию сидерофоров и индолил-3-уксусной кислоты [144]. По данным полногеномного секвенирования, бактерии *Pantoea*, содержат три кластера генов, гомологичных кластерам различных типов сидерофоров [151].

Заключение

Фитопатогены ограничивают продуктивность злаковых культур и приводят к значительным экономическим потерям. Наиболее распространенными фитопатогенами, поражающими злаковые культуры, являются представители грибов родов *Fusarium*, *Puccinia* и *Zymoseptoria*, *Botrytis* и бакте-

рий *Xanthomonas* и *Erwinia*. Их влияние на растения приводит к снижению качества и значительным потерям урожая.

В настоящее время вырос интерес к использованию бактерий *Pantoea* spp. для биологического контроля. Механизмы защиты растений, демонстрируемые бактериями *Pantoea*, разнообразны, но большинство эффектов, наблюдаемых в растениях, основано на секреции специфических соединений, которые проявляют антагонистическую активность в отношении фитопатогенов или способствуют стимулированию индуцированной системной устойчивости растений. С точки зрения биологической защиты род *Pantoea*, по-видимому, очень похож на бактерии *Bacillus* или *Pseudomonas*. Эти бактерии, схожие по способу действия, включая либо стимуляцию иммунитета, либо секрецию антимикробных соединений и биологических поверхностно-активных веществ. Понимание механизма действия бактерий *Pantoea* в стимуляции иммунитета растений и характеристика новых соединений на их основе с антагонистической активностью могут быть полезны для разработки новых инокулянтов с различными механизмами действия, что приведет к более эффективному биологическому контролю заболеваний.

Штаммы *Pantoea*, связанные с растениями, эффективно стимулируют рост многих культурных растений, в частности пшеницы, в основном за счет комбинации различных механизмов, стимулирующих рост растений. Среди этих механизмов – способность фиксировать атмосферный азот, выработка фитогормонов, деградация фитатов, солиubilизация фосфатов и калия, продукция сидерофоров.

Таким образом, штаммы рода *Pantoea* перспективны в разработке комплексных биологических средств защиты растений от фитопатогенов для экологически чистого сельского хозяйства, сокращающего чрезмерное использование химических удобрений и пестицидов в окружающей среде.

Благодарность: Исследование выполнено в рамках гранта Российского научного фонда по теме научного проекта «Новые бактериальные штаммы рода *Pantoea* в повышении устойчивости злаковых культур к фитопатогенам» (№ 25-16-20076) при финансовой поддержке Российского научного фонда (соглашение № 25-16-20076 от 17.04.2025 г.) и Министерства образования Кузбасса (соглашение № 01/2025 от 10.04.2025 г.).

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Кабашникова ЛФ. Прайминг защитных реакций в растениях при патогенезе: приобретенный иммунитет. Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2020;4:19-29. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2020-4-19-29>.
2. Колпакова ДЕ, Серазетдинова ЮР, Фотина НВ, Заушинцена АВ, Асякина ЛК, Лосева АИ. Микробная биофортификация злаковых культур: перспективы и текущее развитие. Техника и технология пищевых производств. 2024;54(2):191-211. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500>.
3. Живых АВ, ред. Обзор фитосанитарного состояния культур в Российской Федерации посевов сельскохозяйственных в 2024 году и прогноз развития вредных объектов в 2025 году. Москва: Министерство сельского хозяйства Российской Федерации; 2025.
4. Тютюрев СЛ. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам. Вестник защиты растений 2015;1(83):3-13.
5. Abdel-Azeem AM, Abdel-Azeem MA, Darwish AG, Nafady NA, Ibrahim NA. Fusarium: Biodiversity, ecological significances, and industrial applications. In: Yadav A, Mishra S, Singh S, Gupta A, eds. Recent advancement in white biotechnology through fungi. Cham: Springer: 2019 p. 201-61. https://doi.org/10.1007/978-3-030-10480-1_6.
6. Abdelaziz AM, Hashem AH, El-Sayyad, GS, El-Wakil DA, Selim S, Alkhalifah DHM, Attia MS. Biocontrol of soil borne diseases by plant growth promoting rhizobacteria. Trop Plant Pathol. 2023;48:105-27. <https://doi.org/10.1007/s40858-022-00544-7>.
7. Abdel-Aziz MS, Ghareeb MA, Hamed AA, Rashad EM, El-Sawy ER, Saad IM, Ghoneem KM. Ethyl acetate extract of *Streptomyces* spp. isolated from Egyptian soil for management of *Fusarium oxysporum*: The causing agent of wilt disease of tomato. Biocatal Agric Biotechnol. 2021;37:102185. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102185>.
8. Aggarwal R, Kulshreshtha D, Sharma S, Singh VK, Manjunatha C, Bhardwaj SC, Saharan MS. Molecular characterization of Indian pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and multigene phylogenetic analysis to establish inter- and intraspecific relationships. Genet Mol Biol. 2018;41(4):834-42. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0171>.
9. Ahmad I, Mazhar K, Atiq M, Khalaf AK, Rashid MHU, Asif M, Ahmed S, Adil Z, Fayyaz A, Al-Sadoon MK, Al-Otaibi HS. Epidemiology and management of Fusarium wilt of Eucalyptus camaldulensis through systemic acquired resistance. PeerJ. 2024;12:e17022. <https://doi.org/10.7717/peerj.17022>.
10. Ali A, Iftikhar Y, Mubeen M, Ali H, Zeshan MA, Asad Z, Zafar-ul-Hye M, Rehman MA, Abbas M, Rafique M, Ghani MU. Antagonistic potential of bacterial species against fungal plant pathogens (FPP) and their role in plant growth promotion (PGP): A review. Int J Exp Bot. 2022;91(9):1859-77. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.021734>.
11. Ali AA, El-Ashry RM, Aioub AAA. Animal manure rhizobacteria co-fertilization suppresses phytonematodes and enhances plant production: evidence from field and greenhouse. J Plant Dis Prot. 2022;129:155-69. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00529-9>.

Общий список литературы/References

1. Kabashnikova LF. [Priming of plant defense responses during pathogenesis: acquired immunity]. Journal of the Belarusian State University. Zhurnal Belorusskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ekologiya. 2020;4:19-29. <https://doi.org/10.46646/2521-683X/2020-4-19-29>. (In Russ.).
2. Kolpakova DE, Serazetdinova YuR, Fotina NV, Zaushintsen AV, Asyakina LK, Loseva AI. [Microbial biofortification of grain crops: current state and prospects]. Tekhnika i Tekhnologiya Pischevykh Proizvodstv. 2024;54(2):191-211. <https://doi.org/10.21603/2074-9414-2024-2-2500>. (In Russ.).
3. Zhiviykh AV, ed. [Review of the Phytosanitary Condition of Crops in the Russian Federation and a Forecast for the Development of Harmful Objects in 2025]. Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation; 2025.
4. Tiuterev SL. [Environmentally safe inducers of plant resistance to diseases and physiological stresses]. Vestnik Zashchity Rasteniy. 2015;1(83):3-13. (In Russ.).
5. Abdel-Azeem AM, Abdel-Azeem MA, Darwish AG, Nafady NA, Ibrahim NA. Fusarium: Biodiversity, ecological significances, and industrial applications. In: Yadav A, Mishra S, Singh S, Gupta A, eds. Recent advancement in white biotechnology through fungi. Cham: Springer: 2019 p. 201-61. https://doi.org/10.1007/978-3-030-10480-1_6.
6. Abdelaziz AM, Hashem AH, El-Sayyad, GS, El-Wakil DA, Selim S, Alkhalifah DHM, Attia MS. Biocontrol of soil borne diseases by plant growth promoting rhizobacteria. Trop Plant Pathol. 2023;48:105-27. <https://doi.org/10.1007/s40858-022-00544-7>.
7. Abdel-Aziz MS, Ghareeb MA, Hamed AA, Rashad EM, El-Sawy ER, Saad IM, Ghoneem KM. Ethyl acetate extract of *Streptomyces* spp. isolated from Egyptian soil for management of *Fusarium oxysporum*: The causing agent of wilt disease of tomato. Biocatal Agric Biotechnol. 2021;37:102185. <https://doi.org/10.1016/j.bcab.2021.102185>.
8. Aggarwal R, Kulshreshtha D, Sharma S, Singh VK, Manjunatha C, Bhardwaj SC, Saharan MS. Molecular characterization of Indian pathotypes of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* and multigene phylogenetic analysis to establish inter- and intraspecific relationships. Genet Mol Biol. 2018;41(4):834-42. <https://doi.org/10.1590/1678-4685-GMB-2017-0171>.
9. Ahmad I, Mazhar K, Atiq M, Khalaf AK, Rashid MHU, Asif M, Ahmed S, Adil Z, Fayyaz A, Al-Sadoon MK, Al-Otaibi HS. Epidemiology and management of Fusarium wilt of Eucalyptus camaldulensis through systemic acquired resistance. PeerJ. 2024;12:e17022. <https://doi.org/10.7717/peerj.17022>.
10. Ali A, Iftikhar Y, Mubeen M, Ali H, Zeshan MA, Asad Z, Zafar-ul-Hye M, Rehman MA, Abbas M, Rafique M, Ghani MU. Antagonistic potential of bacterial species against fungal plant pathogens (FPP) and their role in plant growth promotion (PGP): A review. Int J Exp Bot. 2022;91(9):1859-77. <https://doi.org/10.32604/phyton.2022.021734>.
11. Ali AA, El-Ashry RM, Aioub AAA. Animal manure rhizobacteria co-fertilization suppresses phytonematodes and enhances plant production: evidence from field and greenhouse. J Plant Dis Prot. 2022;129:155-69. <https://doi.org/10.1007/s41348-021-00529-9>.

12. Anand A, Falquet L, Abou-Mansour E, L'Haridon F, Keel C, Weiskopf L. Biological hydrogen cyanide emission globally impacts the physiology of both HCN-emitting and HCN-perceiving *Pseudomonas*. *mBio*. 2023;14(5):e0085723. <https://doi.org/10.1128/mbio.00857-23>.
13. Andrade de LA, Santos CHB, Frezarin ET, Sales LR, Rigobelo EC. Plant growth-promoting rhizobacteria for sustainable agricultural production. *Microorganisms*. 2023;11(4):1088. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11041088>.
14. Aziz A, Verhagen B, Magnin-Robert M, Couderchet M, Clément C, Jeandet P, Trotel-Aziz P. Effectiveness of beneficial bacteria to promote systemic resistance of grapevine to gray mold as related to phytoalexin production in vineyards. *Plant Soil*. 2016;405:141-53. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2783-z>.
15. Bakker MG, Brown DW, Kelly AC, Kim HS, Kurtzman CP, McCormick SP, Ward TJ. *Fusarium mycotoxins*: A trans-disciplinary overview. *Can J Plant Pathol*. 2018;40:161-71. <https://doi.org/10.1080/07060661.2018.1433720>.
16. Bakker PA, Doornbos RF, Zamioudis C, Berendsen RL, Pieterse CM. Induced systemic resistance and the rhizosphere microbiome. *Plant Pathol J*. 2013;29(2):136-43. <https://doi.org/10.5423/PPJ.SI.07.2012.0111>.
17. Bandral D, Gupta V, Gupta SK, Jamwal G, Amin Z, Mohiddin FA, Ashraf, S Raish M. Assessment of pathogenicity and molecular profiles of *Puccinia striiformis* race causing stripe rust in wheat. *Physiol Mol Plant Pathol*. 2025;136:102530. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2024.102530>.
18. Bandurska H, Niedziela J, Chadzinikolau T. Separate and combined responses to water deficit and UV-B radiation. *Plant Sci*. 2013;213:98-105. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2013.09.003>.
19. Bandurska H, Pietrowska-Borek M, Cieślak M. Response of barley seedlings to water deficit and enhanced UV-B irradiation acting alone and in combination. *Acta Physiol. Plant*. 2012;34:161-71. <https://doi.org/10.1007/s11738-011-0814-9>.
20. Banke S, McDonald BA. Migration patterns among global populations of the pathogenic fungus *Mycosphaerella graminicola*. *Mol Ecol*. 2005;14:1881-96. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02536..>
21. Bencheikh A, Belabed I, Rouag N. Fusarium head blight of wheat: current knowledge on associated species and their mycotoxins, pathogenicity diversity, and management strategies. *Australasian Plant Pathol*. 2024;53:457-71. <https://doi.org/10.1007/s13313-024-00995-3>.
22. Bhat BA, Tariq L, Nissar S, Islam ST, Islam SU, Mangral Z, Ilyas N, Sayyed RZ, Muthusamy G, Kim W, Dar TUH. The role of plant-associated rhizobacteria in plant growth, biocontrol and abiotic stress management. *J Appl Microbiol*. 2022;133(5):2717-41. <https://doi.org/10.1111/jam.15796>.
23. Boixel AL, Chelle M, Suffert F. Patterns of thermal adaptation in a globally distributed plant pathogen: Local diversity and plasticity reveal two-tier dynamics. *Ecol Evol*. 2022;12(1):e8515. <https://doi.org/10.1002/ece3.8515>.
24. Brady SF, Wright SA, Lee JC, Sutton AE, Zumoff CH, Wodzinski RS, Beer SJ, Clardy J. Pantocin B, an antibiotic from *Erwinia herbicola* discovered by heterologous expression of cloned genes. *J Am Chem Soc*. 1999;121(50):11912-3. <https://doi.org/10.1021/ja992790m>.
25. Cain TJ, Smith AT. Ferric iron reductases and their contribution to unicellular ferrous iron uptake. *J Inorg Biochem*. 2021;218:111407. <https://doi.org/10.1016/j.jinorgbio.2021.111407>.
26. Campillay-Llanos W, Ortega-Farías S, González-Colville P, Díaz GA, López-Flores MM, López-Olivari R. Modeling the effects of extreme temperatures on the infection rate of *Botrytis cinerea* using historical climate data (1951–2023) of Central Chile. *Agronomy*. 2025;15(3):608. <https://doi.org/10.3390/agronomy15030608>.
27. Carmona-Hernandez S, Reyes-Pérez JJ, Chiquito-Contreras RG, Rincon-Enriquez G, Cerdan-Cabrera CR, Hernandez-Montiel LG. Biocontrol of postharvest fruit fungal diseases by bacterial antagonists: A review. *Agronomy*. 2019;9(3):121. <https://doi.org/10.3390/agronomy9030121>.
28. Cellini A, Spinelli F, Donati I, Ryu CM, Kloepper JW. Bacterial volatile compound-based tools for crop management and quality. *Trends Plant Sci*. 2021;26:968-83. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.05.006>.
29. Chen, X. Pathogens which threaten food security: *Puccinia striiformis*, the wheat stripe rust pathogen. *Food Sec*. 2020;12:239-51. <https://doi.org/10.1007/s12571-020-01016-z>.
30. Cherif-Silini H, Thissera B, Bouket AC, Saadaoui N, Silini A, Eshelli M, Alenezi FN, Vallat A, Luptakova L, Yahiaoui B, Cherrad S, Vacher S, Rateb ME, Belbahri L. Durum wheat stress tolerance induced by endophyte *Pantoea agglomerans* with genes contributing to plant functions and secondary metabolite arsenal. *Int J Mol Sci*. 2019;20(16):3989. <https://doi.org/10.3390/ijms20163989>.
31. Chouhan R, Ahmed S, Gandhi SG. Over-expression of PR proteins with chitinase activity in transgenic plants for alleviation of fungal

- pathogenesis. *J Plant Pathol.* 2023;105(1):69-81. <https://doi.org/10.1007/s42161-022-01226-8>.
32. Clardy J, Fischbach MA, Walsh CT. New antibiotics from bacterial natural products. *Nat Biotechnol.* 2006;(12):1541-50. <https://doi.org/10.1038/nbt1266>.
 33. Davis EW II, Okrent RA, Manning VA, Trippe KM. Unexpected distribution of the 4-formylaminoxyvinylglycine (FVG) biosynthetic pathway in *Pseudomonas* and beyond. *PLoS ONE.* 2021;16(4):e0247348. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0247348>.
 34. Dawlaty J, Zhang X, Fischbach MA, Clardy J. Dapdiamides, tripeptide antibiotics formed by unconventional amide ligases. *J Nat Prod.* 2010;73(3):441-6. <https://doi.org/10.1021/np900685z>.
 35. Dertz EA, Xu J, Stintzi A, Raymond KN. Bacillibactin-mediated iron transport in *Bacillus subtilis*. *J Am Chem Soc.* 2006;128:22-3. <https://doi.org/10.1021/ja055898c>.
 36. Dijk M, Morley T, Rau ML, Saghay Y. A meta-analysis of projected global food demand and population at risk of hunger for the period 2010-2050. *Nat Food.* 2021;2(7):494-501. <https://doi.org/10.1038/s43016-021-00322-9>.
 37. Don SMY, Schmidtke LM, Gambetta JM, Steel CC. Volatile organic compounds produced by *Aureobasidium pullulans* induce electrolyte loss and oxidative stress in *Botrytis cinerea* and *Alternaria alternata*. *Res Microbiol.* 2021;172(1):103788. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2020.10.003>.
 38. Dos Santos C, Franco OL. Pathogenesis-related proteins (PRs) with enzyme activity activating plant defense responses. *Plants.* 2023;12(11):2226. <https://doi.org/10.3390/plants12112226>.
 39. Drakopoulos D, Kägi A, Six J, A Zorn, Wettstein FE, Bucheli TD, Forrer H-R, Vogelgsang S. The agronomic and economic viability of innovative cropping systems to reduce Fusarium head blight and related mycotoxins in wheat. *Agricult Syst.* 2021;192:103198. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2021.103198>.
 40. Du S, Trivedi P, Wei Z, Feng J, Hu HW, Bi L, Liu YR. The proportion of soil-borne fungal pathogens increases with elevated organic carbon in agricultural soils. *Msystems.* 2022;7:e01337-21. <https://doi.org/10.1128/msystems.01337-21>.
 41. Duchateau S, Crouzet J, Dorey S, Aziz A. The plant-associated *Pantoea* spp. as biocontrol agents: Mechanisms and diversity of bacteria-produced metabolites as a prospective tool for plant protection. *Biological Control.* 2024;188:105441. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105441>.
 42. Dutkiewicz J, Mackiewicz B, Lemieszek MK, Golec M, Milanowski J. *Pantoea agglomerans*: a mysterious bacterium of evil and good. Part IV. Beneficial effects. *Ann Agric Environ Med.* 2016;23(2):206-22. <https://doi.org/10.5604/12321966.1203879>.
 43. Eizner E, Ronen M, Gur Y, Gavish A, Zhu W, Sharon A. Characterization of Botrytis-plant interactions using PathTrack© - an automated system for dynamic analysis of disease development. *Mol Plant Pathol.* 2017;18(4):503-12. <https://doi.org/10.1111/mpp.12410>.
 44. El-Rahman A, Shaheen HA, El-Aziz A, Rabab M, Ibrahim DS. Influence of hydrogen cyanide-producing rhizobacteria in controlling the crown gall and root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Egypt J Biol Pest Control.* 2019;29(1):41. <https://doi.org/10.1186/s41938-019-0143-7>.
 45. Fanai A, Bohia B, Lalremruati F, Lalhriatpuii N, Lalrokimi, Lalmuanpuii R, Singh PK, Zothanpuii. Plant growth promoting bacteria (PGPB)-induced plant adaptations to stresses: an updated review. *PeerJ.* 2024;12:e17882. <https://doi.org/10.7717/peerj.17882>.
 46. Fasusi OA, Amoo AE, Babalola OO. Characterization of plant growth-promoting rhizobacterial isolates associated with food plants in South Africa. *Antonie Van Leeuwenhoek.* 2021;114(10):1683-708. <https://doi.org/10.1007/s10482-021-01633-4>.
 47. Figueroa M, Hammond-Kosack KE, Solomon PS. A review of wheat diseases-a field perspective. *Mol Plant Pathol.* 2018;19(6):1523-36. <https://doi.org/10.1111/mpp.12618>.
 48. Gamir J, Darwiche R, Van't Hof P, Choudhary V, Stumpe M, Schneiter R, Mauch F. The sterol-binding activity of pathogenesis-related protein 1 reveals the mode of action of an antimicrobial protein. *Plant J.* 2017;89(3):502-9. <https://doi.org/10.1111/tpj.13398>.
 49. Gao H, Guo M, Song J, Ma Y, Xu Z. Signals in systemic acquired resistance of plants against microbial pathogens. *Mol Biol Rep.* 2021 Apr;48(4):3747-59. <https://doi.org/10.1007/s11033-021-06344-7>.
 50. Garbeva P, Weiskopf L. Airborne medicine: Bacterial volatiles and their influence on plant health. *New Phytol.* 2020;226:32-43. <https://doi.org/10.1111/nph.16282>.
 51. Gauthier C, Lavoie S, Piochon M, Martinez S, Milot S, Déziel E. Structural determination of ananatoside A: An unprecedented 15-membered macrolactone-containing glycolipid from *Pantoea ananatis*. *Carbohydr Res.* 2019;471:13-8. <https://doi.org/10.1016/j.carres.2018.10.009>.
 52. Giddens SR, Bean DC. Investigations into the in vitro antimicrobial activity and mode of action of

- the phenazine antibiotic D-alanylgriseoluteic acid. *Int J Antimicrob Agents*. 2007;29(1):93-7. <https://doi.org/10.1016/j.ijantimicag.2006.08.028>.
53. Giddens SR, Houliston GJ, Mahanty HK. The influence of antibiotic production and pre-emptive colonization on the population dynamics of *Pantoea agglomerans* (*Erwinia herbicola*) Eh1087 and *Erwinia amylovora* in planta. *Environ Microbiol*. 2003;5(10):1016-21. <https://doi.org/10.1046/j.1462-2920.2003.00506.x>.
 54. Giraldo P, Benavente E, Manzano-Agugliaro F, Gimenez E. Worldwide research trends on wheat and barley: A bibliometric comparative analysis. *Agronomy*. 2019;9(7):352. <https://doi.org/10.3390/agronomy9070352>.
 55. Golonka R, Yeoh BS, Vijay-Kumar M. The iron tug-of-war between bacterial siderophores and innate immunity. *J Innate Immun*. 2019;11(3):249-62. <https://doi.org/10.1159/000494627>.
 56. Goncharov AA, Glebova AA, Tiunov AV. Trophic interactions between *Fusarium* species and soil fauna: A meta-analysis of experimental studies. *Appl Soil Ecol*. 2020;145:103302. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2019.06.005>.
 57. Gu S, Wei Z, Shao Z, Friman VP, Cao K, Yang T, Kramer J, Wang X, Li M, Mei X, Xu Y, Shen Q, Kümmerli R, Jousset A. Competition for iron drives phytopathogen control by natural rhizosphere microbiomes. *Nat Microbiol*. 2020;5(8):1002-10. <https://doi.org/10.1038/s41564-020-0719-8>.
 58. Guerinot ML. Microbial iron transport. *Annu Rev Microbiol*. 1994;48:743-72. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.48.100194.003523>.
 59. Guo K, Yang J, Yu N, Luo L, Wang E. Biological nitrogen fixation in cereal crops: Progress, strategies, and perspectives. *Plant Commun*. 2023;4(2):100499. <https://doi.org/10.1016/j.xplc.2022.100499>.
 60. Habschied K, Krstanović V, Zdunić Z, Babić J, Mastanjević K, Šarić GK. Mycotoxins biocontrol methods for healthier crops and stored products. *J Fungi*. 2021;7(5):348. <https://doi.org/10.3390/jof7050348>.
 61. Han DY, Coplin DL, Bauer WD, Hoitink HA. A rapid bioassay for screening rhizosphere microorganisms for their ability to induce systemic resistance. *Phytopathology*. 2000;90(4):327-32. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2000.90.4.327>.
 62. Hartmann M, Zeier J. N-hydroxypipicolinic acid and salicylic acid: a metabolic duo for systemic acquire resistance. *Curr Opin Plant Biol*. 2019;50:44-57. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.02.006>.
 63. Hartung W. The evolution of abscisic acid (ABA) and ABA function in lower plants, fungi and lichen. *Funct Plant Biol*. 2010;37:806-12. <https://doi.org/10.1071/FP10058>.
 64. Hassani MA, Durán P, Hacquard S. Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*. 2018;6(1):58. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0445-0>.
 65. Hendry S, Steinke S, Wittstein K, Stadler M, Harmrolfs K, Adewunmi Y, Sahukhal G, Elasmri M, Thomashow L, Weller D, Mavrodi O, Blankenfeldt W, Mavrodi D. Functional analysis of phenazine biosynthesis genes in *Burkholderia* spp. *Appl Environ Microbiol*. 2021;87(11):e02348-20. <https://doi.org/10.1128/AEM.02348-20>.
 66. Hernandez Montiel LG, Zulueta Rodriguez R, Angulo C, Rueda Puente EO, Quiñonez Aguilar EE, Galicia R. Marine yeasts and bacteria as biological control agents against anthracnose on mango. *J Phytopathol*. 2017;165:833-40. <https://doi.org/10.1111/jph.12623>.
 67. Hernandez-Montiel LG, Gutierrez-Perez ED, Murillo-Amador B, Vero S, Chiquito-Contreras RG, Rincon-Enriquez G. Mechanisms employed by *Debaryomyces hansenii* in biological control of anthracnose disease on papaya fruit. *Postharvest Biol Technol*. 2018;139:37-7. <https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2018.01.015>.
 68. Hyder S, Gondal AS, Rizvi ZF, Ahmad R, Alam MM, Hannan A, Ahmed W, Fatima N, Inam-Ul-Haq M. Characterization of native plant growth promoting rhizobacteria and their anti-oomycete potential against *Phytophthora capsici* affecting chilli pepper (*Capsicum annum* L.). *Sci Rep*. 2020;10(1):13859. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-69410-3>.
 69. Itkina DL, Suleimanova AD, Sharipova MR. Isolation, purification, and identification of the secretion compound *Pantoea brenneri* AS3 with fungicidal activity. *Appl Biochem Microbiol*. 2022;58:456-62. <https://doi.org/10.1134/S000368382204007X>.
 70. Jasim B, Sreelakshmi S, Mathew J, Radhakrishnan EK. Identification of endophytic *Bacillus mojavensis* with highly specialized broad spectrum antibacterial activity. *3 Biotech*. 2016;6(2):187. <https://doi.org/10.1007/s13205-016-0508-5>.
 71. Jiménez-Reyes MF, Carrasco H, Olea AF, Silva-Moreno E. Natural compounds: a sustainable alternative to the phytopathogens control. *Journal of the Chilean Chemical Society*. 2019;64(2):4459-65. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-97072019000204459>.
 72. Jin M, Liu L, Wright SA, Beer SV, Clardy J. Structural and functional analysis of pantocin A: an antibiotic from *Pantoea agglomerans* discovered by heterologous expression of cloned genes. *Angew Chem Int Ed Engl*. 2003;42(25):2898-901. <https://doi.org/10.1002/ange.200351053>.

73. Jin Y, Szabo LJ, Carson M. Century-Old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of berberis as an alternate host. *Phytopathology*. 2010;100:432-35. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-100-5-0432>.
74. Kamle M, Borah R, Bora H, Jaiswal AK, Singh RK, Kumar P. Systemic acquired resistance (SAR) and induced systemic resistance (ISR): role and mechanism of action against phytopathogens. In: Hesham AL, Upadhyay R, Sharma G, Manoharachary C, Gupta V, eds. *Fungal biotechnology and bioengineering. Fungal biology*. Cham: Springer, Cham; 2020. p. 457-70. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41870-0_20.
75. Kang SH, Cho HS, Cheong H, Ryu CM, Kim JF, Park SH. Two bacterial entophytes eliciting both plant growth promotion and plant defense on pepper (*Capsicum annuum* L.). *J Microbiol Biotechnol*. 2007;17(1):96-103.
76. Karlsson I, Persson P, Friberg H. *Fusarium* head blight from a microbiome perspective. *Front Microbiol*. 2021;12:628373. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628373>.
77. Karlsson M, Atanasova L, Jensen DF, Zeilinger S. Necrotrophic mycoparasites and their genomes. *Microbiol Spectr*. 2017;5(2):10.1128/microbiolspec.funk-0016-2016. <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0016-2016>.
78. Kashisaz M, Enayatizamir N, Fu P, Eslahi M. Co-application of beneficial microorganisms and nanoparticles to improve wheat growth in infected *Fusarium culmorum* soil. *Appl Soil Ecol*. 2024;203:105622. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2024.105622>.
79. Kaur S, Samota MK, Choudhary M, Choudhary M, Pandey AK, Sharma A, Thakur J. How do plants defend themselves against pathogens – Biochemical mechanisms and genetic interventions. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2022;28(2):485-504. <https://doi.org/10.1007/s12298-022-01146-y>.
80. Khabbaz S, Zhang L, Cáceres L, Sumarah M, Wang A, Abbasi P. Characterisation of antagonistic *Bacillus* and *Pseudomonas* strains for biocontrol potential and suppression of damping-off and root rot diseases. *Ann Appl Biol*. 2015;166:456-71. <https://doi.org/10.1111/aab.12196>.
81. Khanday AH, Badroo IA, Wagay NA, Rafiq S. Role of phenolic compounds in disease resistance to plants. In: Lone R, Khan S, Mohammed Al-Sadi A, eds. *Plant phenolics in biotic stress management*. Singapore: Springer, Singapore; 2024. p. 455-79. https://doi.org/10.1007/978-981-99-3334-1_19.
82. Kim SH, Vujanovic V. Relationship between mycoparasites lifestyles and biocontrol behaviors against *Fusarium* spp. and mycotoxins production. *Appl Microbiol Biotechnol*. 2016;100:5257-72. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7539-z>.
83. Kini K, Dossa R, Dossou B, Mariko M, Koebnik R, Silué D. A semi-selective medium to isolate and identify bacteria of the genus *Pantoea*. *J Gen Plant Pathol*. 2019;85:424-7. <https://doi.org/10.1007/s10327-019-00862-w>.
84. Kisil OV, Trefilov VS, Sadykova VS, Zvereva ME, Kubareva EA. Surfactin: its biological activity and possibility of application in agriculture. *Appl Biochem Microbiol*. 2023;59(1):1-13. <https://doi.org/10.1134/S0003683823010027>.
85. Köhl J, Kolnaar R, Ravensberg WJ. Mode of action of microbial biological control agents against plant diseases: Relevance beyond efficacy. *Front Plant Sci*. 2019;10:845. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00845>.
86. Kong HG, Shin T.S, Kim T.H, Ryu C-M. Stereoisomers of the bacterial volatile compound 2,3-butanediol differently elicit systemic defense responses of pepper against multiple viruses in the field. *Front Plant Sci*. 2018;9:90. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00090>.
87. Kouzai Y, Akimoto-Tomiya C. Seed-borne bacterium of rice, *Pantoea dispersa* BB1, protects rice from the seedling rot caused by the bacterial pathogen *Burkholderia glumae*. *Life*. 2022;12(6):791. <https://doi.org/10.3390/life12060791>.
88. Kumar S, Kumar S, Mohapatra T. Interaction between macro- and micro-nutrients in plants. *Front Plant Sci*. 2021;12:665583. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.665583>.
89. Kushwaha P, Kashyap PL, Srivastava AK, Tiwari RK. Plant growth promoting and antifungal activity in endophytic *Bacillus* strains from pearl millet (*Pennisetum glaucum*). *Braz J Microbiol*. 2020;51(1):229-41. <https://doi.org/10.1007/s42770-019-00172-5>.
90. Lahlali R, Aksissou W, Lyousfi N, Ezrari S, Blenzar A, Tahiri A, Ennahli S, Hrutić J, MacLean D, Amiri, S. Biocontrol activity and putative mechanism of *Bacillus amyloliquefaciens* (SF14 and SP10), *Alcaligenes faecalis* ACBC1, and *Pantoea agglomerans* ACBP1 against brown rot disease of fruit. *Microbial Pathogenesis*. 2020;139:103914. <https://doi.org/10.1016/j.micpath.2019.103914>.
91. Lahlali R, Ezrari S, Radouane N, Kenfaoui J, Esmaeel Q, El Hamss H, Belabess Z, Barka EA. Biological control of plant pathogens: A global perspective. *Microorganisms*. 2022;10(3):596. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10030596>.
92. Li L, Chen R, Zuo Z, Lv Z, Yang Z, Mao W, Liu Y, Zhou Y, Huang J, Song Z. Evaluation and improvement of phosphate solubilization by an iso-

- lated bacterium *Pantoea agglomerans* ZB. World J Microbiol Biotechnol. 2020;36(2):27. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2744-4>.
93. Lim JA, Lee DH, Kim BY, Heu S. (2014). Draft genome sequence of *Pantoea agglomerans* R190, a producer of antibiotics against phytopathogens and foodborne pathogens. Journal of Biotechnology. 2014;188:7-8. <https://doi.org/10.1016/j.jbiotec.2014.07.440>.
 94. Liu M, Rodrigue N, Kolmer J. Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution. Heredity. 2014;112:443-53. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.123>.
 95. López SMY, Pastorino G., Balatti PA. Volatile organic compounds profile synthesized and released by endophytes of tomato (*Solanum lycopersici* L.) and their antagonistic role. Arch Microbiol. 2021;203(4):1383-97. <https://doi.org/10.1007/s00203-020-02136-y>.
 96. Lorenzi AS, Bonatelli ML, Chia MA, Peresim L, Quecine MC. Opposite sides of *Pantoea agglomerans* and its associated commercial outlook. Microorganisms. 2022;10(10):2072. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10102072>.
 97. Luo M, Purdy H, Avis. TJ. Compost bacteria provide antifungal activity against grey mold and Alternaria rot on bell pepper fruit. Botany. 2019;97(3):221-30. <https://doi.org/10.1139/cjb-2018-0180>.
 98. Luziatelli F, Ficca AG, Cardarelli M, Melini F, Cavalieri A, Ruzzi M. Genome sequencing of *Pantoea agglomerans* C1 provides insights into molecular and genetic mechanisms of plant growth-promotion and tolerance to heavy metals. Microorganisms. 2020;8(2):153. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8020153>.
 99. Madhushan A, Weerasingha DB, Ilyukhin E, Taylor PWJ, Ratnayake AS, Liu J-K, Maharachchikumbura SSN. From natural hosts to agricultural threats: The evolutionary journey of phytopathogenic fungi. Journal of Fungi. 2025;11(1):25. <https://doi.org/10.3390/jof11010025>.
 100. Magnin-Robert M, Quantinet D, Couderchet M, Aziz A, Trotel-Aziz P. Differential induction of grapevine resistance and defense reactions against *Botrytis cinerea* by bacterial mixtures in vineyards. BioControl. 2013;58:117-31. <https://doi.org/10.1007/s10526-012-9474-y>.
 101. Magri M, Abdel-Mawgoud AM. Identification of putative producers of rhamnolipids/glycolipids and their transporters using genome mining. Curr Res Biotechnol. 2022;4:152-66. <https://doi.org/10.1016/j.crbiot.2022.02.002>.
 102. Mahdavian K, Ghorbanli M, Kalantari KM. Role of salicylic acid in regulating ultraviolet radiation-induced oxidative stress in pepper leaves. Russ J Plant Physiol. 2008;55:560-3. <https://doi.org/10.1134/S1021443708040195>.
 103. Mansoori M, Heydari A, Hassanzadeh N, Rezaee S, Naraghi L. Evaluation of *Pseudomonas* and *Bacillus* bacterial antagonists for biological control of cotton Verticillium wilt disease. J Plant Prot Res. 2013;53(2):154-7. <https://doi.org/10.2478/jppr-2013-0023>.
 104. Marin VR, Ferrarezi JH, Vieira G, Sass DC. Recent advances in the biocontrol of *Xanthomonas* spp. World J Microbiol Biotechnol. 2019;35(5):72. <https://doi.org/10.1007/s11274-019-2646-5>.
 105. Martínez-Dalmau J, Berbel J, Ordóñez-Fernández R. Nitrogen fertilization. A review of the risks associated with the inefficiency of its use and policy responses. Sustainability. 2021;13:5625. <https://doi.org/10.3390/su13105625>.
 106. Masachis S, Segorbe D, Turrà D, Leon-Ruiz M, Fürst U, El Ghalid M, Guy L, López-Berges MS, Richards TA, Felix G, Di Pietro A. A fungal pathogen secretes plant alkalinizing peptides to increase infection. Nat Microbiol. 2016;1:10643. <https://doi.org/10.1038/nmicrobiol.2016.43>.
 107. McGovern RJ. Management of tomato diseases caused by *Fusarium oxysporum*. Crop Prot. 2015; 73:78-92. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.02.021>.
 108. Morales G, Moragrega C, Montesinos E, Llorente I. Effects of leaf wetness duration and temperature on infection of Prunus by *Xanthomonas arboricola* pv. pruni. PLoS One. 2018;13(3):e0193813. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193813>.
 109. Morella NM, Zhang X, Koskella B. Tomato seed-associated bacteria confer protection of seedlings against foliar disease caused by *Pseudomonas syringae*. Phytobiomes J. 2019;3(3):177-90. <https://doi.org/10.1094/PBIOMES-01-19-0007-R>.
 110. Mousavi-Derazmahalleh M, Chang S, Thomas G, Derbyshire M, Bayer PE, Edwards D, Nelson MN, Erskine W, Lopez-Ruiz FJ, Clements J, Hane JK. Prediction of pathogenicity genes involved in adaptation to a lupin host in the fungal pathogens *Botrytis cinerea* and *Sclerotinia sclerotiorum* via comparative genomics. BMC Genomics. 2019;20(1):385. <https://doi.org/10.1186/s12864-019-5774-2>.
 111. Nie X, Wang Z, Huang B, Gu Q, Xu R, Yu S, Xiong C, Liu Z, Wei W, Bi K, Zhu W. The cell death-inducing protein BcPlp1 from *Botrytis cinerea* contributes to pathogenicity and modulates plant resistance. Plant Sci. 2025;356:112492. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2025.112492>.

112. Nikitin DA, Ivanova EA, Semenov MV, Zhelezova AD, Ksenofontova NA, Tkhakakhova AK, Kholodov VA. Diversity, ecological characteristics and identification of some problematic phytopathogenic *Fusarium* in soil: A review. *Diversity*. 2023;15(1):49. <https://doi.org/10.3390/d15010049>.
113. Nilsson RH, Anslan S, Bahram M, Wurzbacher C, Baldrian P, Tedersoo L. Mycobiome diversity: High-throughput sequencing and identification of fungi. *Nat Rev Microbiol*. 2019;17:95-109. <https://doi.org/10.1038/s41579-018-0116-y>.
114. Nunes C, Usall J, Teixidó N, Fons E, Viñas I. Post-harvest biological control by *Pantoea agglomerans* (CPA-2) on golden delicious apples. *J Appl Microbiol*. 2002;92(2):247-55. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.2002.01524.x>.
115. Okrent RA, Trippe KM, Manning VA, Walsh CM. Detection of 4-formylaminoxyvinylglycine in culture filtrates of *Pseudomonas fluorescens* WH6 and *Pantoea ananatis* BRT175 by laser ablation electrospray ionization-mass spectrometry. *PLoS One*. 2018;13(7):e0200481. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0200481>.
116. Orton ES, Deller S, Brown JKM. Mycosphaerella graminicola: From genomics to disease control. *Mol Plant Pathol*. 2011;12:413-24. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00688.x>.
117. Palmieri D, Ianiri G, Del Grosso C, Barone G, De Curtis F, Castoria R, Lima G. Advances and perspectives in the use of biocontrol agents against fungal plant diseases. *Horticulturae*. 2022;8(7):577. <https://doi.org/10.3390/horticulturae8070577>.
118. Piqué N, Miñana-Galbis D, Merino S, Tomás JM. Virulence factors of *Erwinia amylovora*: A review. *Int J Mol Sci*. 2015;16(6):12836-54. <https://doi.org/10.3390/ijms160612836>.
119. Pollard AT, Okubara PA. Real-time PCR quantification of *Fusarium avenaceum* in soil and seeds. *J Microbiol Methods*. 2019;157:21-30. <https://doi.org/10.1016/j.mimet.2018.12.009>.
120. Poppe L, Vanhoutte S, Höfte M. Modes of action of *Pantoea agglomerans* CPA-2, an antagonist of postharvest pathogens on fruits. *Eur J Plant Pathol*. 2003;109:963-73. <https://doi.org/10.1023/B:EJPP.0000003747.41051.9f>.
121. Quamruzzaman M, Manik SMN, Shabala S, Zhou M. Improving performance of salt-grown crops by exogenous application of plant growth regulators. *Biomolecules*. 2021;11(6):788. <https://doi.org/10.3390/biom11060788>.
122. Rampersad SN. Pathogenomics and management of *Fusarium* diseases in plants. *Pathogens*. 2020;9:340. <https://doi.org/10.3390/pathogens9050340>.
123. Rana A, Rani A, Nayana KR, Deswal S, Singh AP, Rana S, Chahar M, Singh N, Dhaka RK. Biotic stress alleviation in plant using rhizobacteria: An overview of mechanism of action, antimicrobial compounds production, (nano) formulations and employment methods. *Indian J Microbiol*. 2025;65(2):583-609. <https://doi.org/10.1007/s12088-024-01429-w>.
124. Rani A, Rana A, Dhaka RK, Singh AP, Chahar M, Singh S, Nain L, Singh KP, Minz D. Bacterial volatile organic compounds as biopesticides, growth promoters and plant-defense elicitors: Current understanding and future scope. *Biotechnol Adv*. 2023;63:108078. <https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2022.108078>.
125. Raymond KN, Dertz EA, Kim SS. Enterobactin: An archetype for microbial iron transport. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100:3584-88. <https://doi.org/10.1073/pnas.0630018100>.
126. Rijavec T, Lapanje A. Hydrogen cyanide in the rhizosphere: Not suppressing plant pathogens, but rather regulating availability of phosphate. *Front Microbiol*. 2016;7:1785. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01785>.
127. Robinson LJ, Verrett JN, Sorout N, Stavrinides J. A broad-spectrum antibacterial natural product from the cystic fibrosis isolate, *Pantoea agglomerans* Tx10. *Microbiol Res*. 2020;237:126479. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020126479>.
128. Rong S, Xu H, Li L, Chen R, Gao X, Xu Z. Antifungal activity of endophytic *Bacillus safensis* B21 and its potential application as a biopesticide to control rice blast. *Pestic Biochem Physiol*. 2020;162:69-77. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2019.09.003>.
129. Saadouli I, Mosbah A, Ferjani R, Stathopoulou P, Galiatsatos I, Asimakis E, Marasco R, Daffonchio D, Tsiamis G, Ouzari H-I. The impact of the inoculation of phosphate-solubilizing bacteria *Pantoea agglomerans* on phosphorus availability and bacterial community dynamics of a semi-arid soil. *Microorganisms*. 2021;9(8):1661. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9081661>.
130. Safara S, Harigh, B, Bahramnejad B, Ahmadi S. Antibacterial activity of endophytic bacteria against sugar beet root rot agent by volatile organic compound production and induction of systemic resistance. *Front Microbiol*. 2022;13:921762. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.921762>.
131. Safdarpour F, Khodakaramian G. Assessment of antagonistic and plant growth promoting activities of tomato endophytic bacteria in challenging with *Verticillium dahliae* under in-vitro and in-vivo conditions. *Journal of Microbial*

- Biology. 2019;7:77-90. <https://doi.org/10.22108/bjm.2017.21709>.
132. Salwan R, Sharma M, Sharma A, Sharma V. Insights into plant beneficial microorganism-triggered induced systemic resistance. *Plant Stress*. 2023;7:100140. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2023.100140>.
 133. Samal B, Chatterjee S. Bacterial quorum sensing facilitates *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* invasion of host tissue to maximize disease symptoms. *J Exp Bot*. 2021;72(18):6524-43. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab211>.
 134. Sanchez L, Courteaux B, Hubert J, Kauffmann S, Renault JH, Clément C, Baillieul F, Dorey S. Rhamnolipids elicit defense responses and induce disease resistance against biotrophic, hemibiotrophic, and necrotrophic pathogens that require different signaling pathways in *Arabidopsis* and highlight a central role for salicylic acid. *Plant Physiol*. 2012;160(3):1630-41. <https://doi.org/10.1104/pp.112.201913>.
 135. Santander RD, Biosca EG. *Erwinia amylovora* psychrotrophic adaptations: evidence of pathogenic potential and survival at temperate and low environmental temperatures. *PeerJ*. 2017;5:e3931. <https://doi.org/10.7717/peerj.3931>.
 136. Saravanakumar D, Thomas A, Banwarie N. Antagonistic potential of lipopeptide producing *Bacillus amyloliquefaciens* against major vegetable pathogens. *Eur J Plant Pathol*. 2016;154:319-35. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-01658-y>.
 137. Scavino AF, Pedraza RO. The role of siderophores in plant growth-promoting bacteria. *Bacteria in Agrobiol: Crop Productivity*. 2013:265-85. https://doi.org/10.1007/978-3-642-37241-4_11.
 138. Semenov MV, Krasnov GS, Semenov VM, van Bruggen A. Mineral and organic fertilizers distinctly affect fungal communities in the crop rhizosphere. *J. Fungi*. 2022;8:251. <https://doi.org/10.3390/jof8030251>.
 139. Semenov MV, Nikitin DA, Stepanov AL, Semenov VM. The structure of bacterial and fungal communities in the rhizosphere and root-free loci of gray forest soil. *Eurasian Soil Sci*. 2019;52:319-32. <https://doi.org/10.1134/S1064229319010137>.
 140. Serazetdinova Yu, Chekushkina D, Borodina E, Kolpakova D, Minina V, Altshuler O, Asyakina L. Synergistic interaction between *Azotobacter* and *Pseudomonas* bacteria in a growth-stimulating consortium. *Foods Raw Mater*. 2025;13(2):376-93. <https://doi.org/10.21603/2308-4057-2025-2-651>.
 141. Shafi J, Tian H, Ji M. *Bacillus* species as versatile weapons for plant pathogens: a review. *Biotechnol Equip*. 2017;31(3):446-59. <https://doi.org/10.1080/13102818.2017.1286950>.
 142. Sharma L, Marques G. *Fusarium*, an entomopathogen – A myth or reality? *Pathogens*. 2018;7:93. <https://doi.org/10.3390/pathogens7040093>.
 143. Shen N, Li S, Li S, Zhang H, Jiang M. The siderophore-producing bacterium, *Bacillus siamensis* Gxun-6, has an antifungal activity against *Fusarium oxysporum* and promotes the growth of banana. *Egypt J Biol Pest Control*. 2022;32:34. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00533-7>.
 144. Silva da JF, Barbosa RR, de Souza AN, da Motta OV, Teixeira GN, Carvalho VS, de Souza AL, de Souza Filho GA. Isolation of *Pantoea ananatis* from sugarcane and characterization of its potential for plant growth promotion. *Genet Mol Res*. 2015;14(4):15301-11. <https://doi.org/10.4238/2015.November.30.6>.
 145. Singh P, Singh RK, Li HB, Guo DJ, Sharma A, Lakshmanan P, Malviya MK, Song XP, Solanki MK, Verma KK, Yang LT, Li YR. Diazotrophic bacteria *Pantoea dispersa* and *Enterobacter asburiae* promote sugarcane growth by inducing nitrogen uptake and defense-related gene expression. *Front Microbiol*. 2021;11:600417. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.600417>.
 146. Singh RK, Singh P, Guo DJ, Sharma A, Li DP, Li X, Verma KK, Malviya MK, Song XP, Lakshmanan P, Yang LT, Li YR. Root-derived endophytic diazotrophic bacteria *Pantoea cypripedii* AF1 and *Kosakonia arachidis* EF1 promote nitrogen assimilation and growth in sugarcane. *Front Microbiol*. 2021;12:774707. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.774707>.
 147. Smith DDN, Williams AN, Verrett JN, Bergbusch NT, Manning V, Trippe K, Stavrinides J. Resistance to two vinylglycine antibiotic analogs is conferred by inactivation of two separate amino acid transporters in *Erwinia amylovora*. *J Bacteriol*. 2019;201(9):e00658-18. <https://doi.org/10.1128/JB.00658-18>.
 148. Smits THM, Duffy B, Blom J, Ishimaru CA, Stockwell VO. Pantocin A, a peptide-derived antibiotic involved in biological control by plant-associated *Pantoea* species. *Arch Microbiol*. 2019;201:713-22. <https://doi.org/10.1007/s00203-019-01647-7>.
 149. Somma S, Scarpino V, Quaranta F, Logrieco AF, Reyneri A, Blandino M, Moretti A. Impact of fungicide application to control T-2 and HT-2 toxin contamination and related *Fusarium sporotrichioides* and *F. langsethiae* producing species in durum wheat. *Crop Prot*.

- 2022;159:106020. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2022.106020>.
150. Song Z, Lu Y, Liu X, Wei C, Oladipo A, Fan B. (2020). Evaluation of *Pantoea eucalypti* FBS135 for pine (*Pinus massoniana*) growth promotion and its genome analysis. *J Appl Microbiol.* 2020;129(4):958-70. <https://doi.org/10.1111/jam.14673>.
 151. Soutar CD, Stavrinides J. The evolution of three siderophore biosynthetic clusters in environmental and host-associating strains of *Pantoea*. *Mol Genet Genomics.* 2018;293(6):1453-67. <https://doi.org/10.1007/s00438-018-1477-7>.
 152. Spaepen, S. Plant hormones produced by microbes. In: Lugtenberg, B. (eds.). *Principles of plant-microbe interactions*. Cham: Springer, Cham. 2015. p. 247-56. https://doi.org/10.1007/978-3-319-08575-3_26.
 153. Stoll A, Salvatierra-Martínez R, González M, Araya M. The role of surfactin production by *Bacillus velezensis* on colonization, biofilm formation on tomato root and leaf surfaces and subsequent protection (ISR) against *Botrytis cinerea*. *Microorganisms.* 2021;9(11):2251. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9112251>.
 154. Stoykov YM, Pavlov AI, Krastanov AI. Chitinase biotechnology: Production, purification, and application. *Eng. Life Sci.* 2014;15:30-38. <https://doi.org/10.1002/elsc.201400173>.
 155. Suguna S, Parthasarathy S, Karthikeyan G. Induction of systemic resistant molecules in phylloplane of rice plants against *Magnaporthe oryzae* by *Pseudomonas fluorescens*. *Int Res J Pure Appl Chem.* 2020;21(3):25-36. <https://doi.org/10.9734/irjpac/2020/v21i330158>.
 156. Suleimanova AD, Beinhauer A, Valeeva LR, Chastukhina IB, Balaban NP, Shakirov EV, Greiner R, Sharipova MR. Novel glucose-1-phosphatase with high phytase activity and unusual metal ion activation from soil bacterium *Pantoea* sp. strain 3.5.1. *Appl Environ Microbiol.* 2015;81(19):6790-9. <https://doi.org/10.1128/AEM.01384-15>.
 157. Suleimanova AD, Sokolnikova LV, Egorova EA, Berkutova ES, Pudova DS, Khilyas IV, Sharipova MR. Antifungal activity of siderophore isolated from *Pantoea brenneri* against *Fusarium oxysporum*. *Russ J Plant Physiol.* 2023;70:199. <https://doi.org/10.1134/S1021443723602744>.
 158. Summerell BA. Resolving *Fusarium*: Current status of the genus. *Annu Rev Phytopathol.* 2019;57:323-39. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082718-100204>.
 159. Syrova DS, Shaposhnikov AI, Makarova NM, Gagkaeva TY, Khrapalova IA, Emelyanov VV, Gogolev YV, Gannibal PB, Belimov AA. Prevalence of the ability to produce abscisic acid in phytopathogenic fungi. *Mikol Fitopathol.* 2019;53:301-10. <https://doi.org/10.1134/S0026364819050064.1>
 160. Taokaew S, Kriangkrai W. Chitinase-assisted bioconversion of chitinous waste for development of value-added chito-oligosaccharides products. *Biology (Basel).* 2023;12(1):87. <https://doi.org/10.3390/biology12010087>.
 161. Thissera B, Alhadrami HA, Hassan MHA, Hassan HM, Behery FA, Bawazeer M, Yaseen M, Belbahri L, Rateb ME. Induction of cryptic antifungal pulicatin derivatives from *Pantoea agglomerans* by microbial co-culture. *Biomolecules.* 2020;10(2):268. <https://doi.org/10.3390/biom10020268>.
 162. Tilocca B, Cao A, Migheli Q. Scent of a Killer: Microbial volatilome and its role in the biological control of plant pathogens. *Front Microbiol.* 2020;7;11:41. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.00041>.
 163. Timilsina S, Potnis N, Newberry EA, Liyanapathirana P, Iruegas-Bocardo F, White FF, Goss EM, Jones JB. *Xanthomonas diversity*, virulence and plant-pathogen interactions. *Nat Rev Microbiol.* 2020;18(8):415-27. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-0361-8>.
 164. Timmusk S, Nevo E, Ayele F, Noe S, Niinemets Ü. Fighting *Fusarium pathogens* in the era of climate change: A conceptual approach. *Pathogens.* 2020;9:419. <https://doi.org/10.3390/pathogens9060419>.
 165. Timofeeva AM, Galyamova MR, Sedykh SE. Bacterial siderophores: Classification, biosynthesis, perspectives of use in agriculture. *Plants.* 2022;11(22):3065. <https://doi.org/10.3390/plants11223065>.
 166. Tripathi D, Raikhy G, Kumar D. Chemical elicitors of systemic acquired resistance – Salicylic acid and its functional analogs. *Current Plant Biology.* 2019;17:48-59. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2019.03.002>.
 167. Trivedi P, Batista BD, Bazany KE, Singh BK. Plant–microbiome interactions under a changing world: Responses, consequences and perspectives. *New Phytol.* 2022;234:1951-9. <https://doi.org/10.1111/nph.18016>.
 168. Trotel-Aziz P, Couderchet M, Biagianni S, Aziz A. Characterization of new bacterial biocontrol agents *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Pantoea* and *Pseudomonas* spp. mediating grapevine resistance against *Botrytis cinerea*. *Environ Exp Bot.* 2008;64:21-32. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.12.009>.

169. Tyagi S, Mulla SI, Lee K-J, Chae J-C, Shukla P. VOCs-mediated hormonal signaling and crosstalk with plant growth promoting microbes. *Crit Rev Biotechnol.* 2018;38:1277-96. <https://doi.org/10.1080/07388551.2018.1472551>.
170. Valbuena-Rodríguez JL, Fonseca-Guerra I, Buitrago-Yomayusa C, Puentes-S A, Roza MEB. Isolation and characterization of *Pantoea ananatis* and *P. agglomerans* in quinoa: *P. ananatis* as a potential fungal biocontroller and plant growth promoter. *Int Microbiol.* 2024. <https://doi.org/10.1007/s10123-024-00608-5>.
171. van Loon LC. The intelligent behavior of plants. *Trends Plant Sci.* 2016;21(4):286-94. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.11.009>.
172. Vanneste JL, Yu J, Beer SV. Role of antibiotic production by *Erwinia herbicola* Eh252 in biological control of *Erwinia amylovora*. *Journal of Bacteriology.* 1992;174(9):2785-96. <https://doi.org/10.1128/jb.174.9.2785-2796.1992>.
173. Veloso J, van Kan JAL. Many shades of grey in Botrytis-host plant interactions. *Trends Plant Sci.* 2018;23(7):613-22. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.03.016>.
174. Verhagen B, Trotel-Aziz P, Jeandet P, Baillieul F, Aziz A. Improved resistance against *Botrytis cinerea* by grapevine-associated bacteria that induce a prime oxidative burst and phytoalexin production. *Phytopathology.* 2011;101(7):768-77. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-10-0242>
175. Verma SK, Kingsley K, Irizarry I, Bergen M, Kharwar RN, White JF. Seed-vectored endophytic bacteria modulate development of rice seedlings. *J Appl Microbiol.* 2017;122(6):1680-91. <https://doi.org/10.1111/jam.13463>.
176. Vique G, Mendoza-Barberá E, Ramos-Barbero MD, Blanco-Picazo P, Sala-Comorera L, Quirós P, Atares S, Salaet I, Muniesa M, Rodríguez-Rubio L. Efficacy of *Erwinia amylovora* and *Xanthomonas campestris* pv *campestris* phages to control fire blight and black rot in vivo. *Microbiol Spectr.* 2025;13(7):e0028025. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00280-25>.
177. Walterson AM, Smith DDN, Stavrínides J. Identification of a *Pantoea biosynthetic* cluster that directs the synthesis of an antimicrobial natural product. *PLoS ONE.* 2014;9(5):e96208. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096208>.
178. Walterson AM, Stavrínides J. *Pantoea*: insights into a highly versatile and diverse genus within the Enterobacteriaceae. *FEMS Microbiology Reviews.* 2015;39:968-84. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuv027>.
179. Weisskopf L, Schulz S, Garbeva P. Microbial volatile organic compounds in intra-kingdom and inter-kingdom interactions. *Nat Rev Microbiol.* 2021;19(6):391-404. <https://doi.org/10.1038/s41579-020-00508-1>.
180. Williams AN, Stavrínides J. Genetic and evolutionary characterization of the major facilitator superfamily transporters of the antibacterial, *Pantoea* Natural Product 3. *Res Microbiol.* 2022;173(1-2):103899. <https://doi.org/10.1016/j.resmic.2021.103899>.
181. Williams AN, Stavrínides J. *Pantoea* Natural Product 3 is encoded by an eight-gene biosynthetic gene cluster and exhibits antimicrobial activity against multi-drug resistant *Acinetobacter baumannii* and *Pseudomonas aeruginosa*. *Microbiological Research.* 2020;234:126412. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126412>.
182. Wright SA, Zumoff CH, Schneider L, Beer SV. *Pantoea agglomerans* Strain EH318 produces two antibiotics that inhibit *Erwinia amylovora* in vitro. *Appl Environ Microbiol.* 2001;67(1):284-92. <https://doi.org/10.1128/AEM.67.1.284-292.2001>.
183. Xie S, Liu J, Gu S, Chen X, Jiang H, Ding T. Antifungal activity of volatile compounds produced by endophytic *Bacillus subtilis* DZSY21 against *Curvularia lunata*. *Ann Microbiol.* 2020;70:2. <https://doi.org/10.1186/s13213-020-01553-0>
184. Yang H, Zhang W, Tian P, Li B, Wei S, Zhang S, Li N, Lyu Y, Hu Y. Insights into the mechanism of Sub3 inhibiting *Fusarium moniliforme* infection in maize. *Grain and Oil Science and Technology.* 2022;5(1):22-34. <https://doi.org/10.1016/j.gaost.2021.11.002>.
185. Yu Y, Gui Y, Li Z, Jiang C, Guo J, Niu D. Induced systemic resistance for improving plant immunity by beneficial microbes. *Plants.* 2022;11(3):386. <https://doi.org/10.3390/plants11030386>.
186. Zhao X, Zhou J, Tian R, Liu Y. Microbial volatile organic compounds: antifungal mechanisms, applications, and challenges. *Front Microbiol.* 2022;13:922450. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.922450>.

СООТНОШЕНИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПЕРИОДОВ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ И ЗМЕЙ-МИОФАГОВ ШИРОКОЛИСТВЕННОГО ЛЕСА И СОДЕРЖАНИЯ АЗОТА И БИОМАССЫ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

В.А. Вехник^{1*}, А.А. Клеина^{1**}, Е.С. Корчиков^{2***}

¹Институт экологии Волжского бассейна РАН, Самарский федеральный исследовательский центр РАН

и ²Самарский национальный исследовательский университет имени академика С.П. Королева, Тольятти, Россия

Эл. почта: * ivavika@rambler.ru; ** colubrida@yandex.ru; *** evkor@inbox.ru

Статья поступила в редакцию 20.05.2025; принята к печати 10.07.2025

Размножение животных зависит от доступности ресурсов, но может начинаться задолго до пиков обилия кормов, обеспечивая достаточное количество пищи для потомства. Для выявления возможных связей такого рода в условиях строгой сезонности размножения мы провели исследования на уровне трех звеньев пищевой цепи широколиственного леса: определяли динамику биомассы и содержания азота в живой массе двух видов травянистых растений (сныть обыкновенная и осока волосистая), интенсивность размножения мышевидных грызунов и репродуктивный период змей-миофагов. Учеты проводили с конца мая до конца июля. В начале периода отловов встречались только половозрелые особи двух изучаемых видов мышей (*Sylvaemus uralensis* и *S. flavicollis*) из-за отсутствия их размножения в предыдущем году по причине его климатических особенностей. У мышей размножение начиналось более чем за месяц до пика концентрации азота и максимума биомассы растений. В период максимальной обеспеченности кормами у большинства самок наблюдались разные этапы репродукции – эструс, беременность или лактация. У большей части самцов также отмечалась репродуктивная активность. На фоне уменьшения показателей растительной массы происходило снижение интенсивности репродуктивной активности самцов и доли лактирующих самок. После распада выводков многие самки снова переходили в состояние эструса, однако активные самцы практически отсутствовали, что делало появление следующих выводков маловероятным. Предположительно, ко времени начала самостоятельной жизни детенышей основным кормом грызунов становились постепенно появляющиеся семена травянистых и древесных растений. Как и у мышевидных грызунов, размножение у змей начиналось задолго до максимума численности добычи. У исследованных видов, медянки *Coronella austriaca* и гадюки *Vipera berus*, спаривание происходит практически сразу после выхода из спячки в апреле-мае. Период беременности самок приходился на время выведения потомства грызунами. Вероятно, мелкие новорожденные детеныши мышей и кормящие самки становятся легкой добычей и источником пищи беременных змей. Яйцеживорождение у них совпало с окончанием лактационного периода грызунов. После выхода сеголеток из гнезд змеи получают возможность восстанавливать потраченные ресурсы. Следовательно, спаривание у змей предшествует периоду спаривания мышей, служащих их добычей, а пик вегетации растений, входящих в рацион грызунов, наступает уже после начала их лактационного периода. И у грызунов, и у змей репродуктивный цикл начинается задолго до максимума доступности ресурсов, а критические периоды в жизненном цикле совпадают с периодами высокой обеспеченности кормами.

Ключевые слова: *мышь желтогорлая, мышь лесная, гадюка обыкновенная, периодизация размножения, опережающее размножение, обилие ресурсов*

RELATIONS BETWEEN THE REPRODUCTIVE PERIODS OF MURINE RODENTS AND MYOPHAGIC SNAKES AND NITROGEN CONTENT AND BIOMASS OF HERBACEOUS PLANTS IN THE BROAD-LEAVED FOREST

V.A. Vekhnik^{1*}, A.A. Klenina^{1**}, Ye.S. Korchikov^{2***}

¹Institute of Volga Basin Ecology, Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences and ²Acad. S.P. Korolev Samara National Research University, Togliatti, Russia

Email: * ivavika@rambler.ru; ** colubrida@yandex.ru; *** evkor@inbox.ru

Animal reproduction depends on resource availability, but may start long before the peaks of food availability to ensure food supply for the offspring. To identify possible relations of this kind in conditions of strict seasonality, we carried out our study at three food chain levels of the broad-leaved forest to assess the dynamics of herbaceous plants biomass and nitrogen content per wet weight of two plant species (ground elder and hairy sedge), the rate of reproduction of murine rodents (*Sylvaemus uralensis* and *S. flavicollis*) during summer, and the reproductive

period of myophagous snakes *Coronella austriaca* and *Vipera berus*. The censuses were conducted from late May to late July. At the beginning of the capture period, only sexually mature rodents were encountered due to the lack of reproduction in the previous year because of its climatic features. In the two mouse species, reproduction began more than a month before the peak of plant nitrogen level and biomass. During the period of maximum food supply, most female mice were at different stages of reproduction – oestrus, pregnancy, or lactation. Most males were also reproductively active. Upon a decrease in plant biomass, the rates of reproductive activities of males and the proportion of lactating females decreased. After litters disbanded, many females entered oestrus again, but there were almost no active males, which made subsequent litters improbable. Presumably, by the time of weaning, the gradually appearing seeds of herbaceous and woody plants could become the main food. Similarly to murine rodents, snakes started reproduction long before the availability of prey reached maximum. In the studied species, mating occurs almost immediately after emerging from hibernation in April-May. The gestation period of female *C. austriaca* and *V. berus* coincided with the period of rodent breeding. Probably, small newborn mice and lactating females become easy prey for pregnant snakes. Ovoviviparity in *C. austriaca* and *V. berus* coincides with the end of the lactation period of rodents. After progeny left their nests, the snakes acquired the opportunity to restore the resources they had spent. Thus, snakes mate immediately after the end of hibernation and before the mating period of mice, and plants vegetation peaks after the beginning of the lactation period of rodents. Both rodents and snakes start their reproduction long before the maximum of resources availability, whereas the critical periods of life cycle coincide with food abundance.

Keywords: yellow-necked mouse, wood mouse, bank vole, common viper, patterned snake, timing of reproduction, anticipatory reproduction, resource abundance

ВВЕДЕНИЕ

Зависимость интенсивности размножения млекопитающих от количества доступных ресурсов служит одним из базовых принципов в популяционной биологии. Динамика численности, демографическая структура популяций, структура индивидуальных территорий обитания и многие другие характеристики также считаются во многом функциями обилия пищи в конкретной местности [1, 16, 28, 38, 87, 121 и др.]. Однако универсальность действия этого принципа теряется при более детальном рассмотрении регуляции размножения в сообществах с ограниченным периодом доступности высокоэнергетических кормов. Так, триггерами начала размножения могут выступать продолжительность светового дня [43, 49], количество осадков [85], содержание химических веществ в растениях [45, 92].

Подробные исследования широко распространенных модельных видов способствуют выявлению ряда неочевидных механизмов репродуктивной регуляции. Так, описаны механизмы того, как влияет на размножение грызунов содержание бора [91], кальция [58], кремния [117] в пищевом рационе. Одним из наиболее значимых факторов в репродукции грызунов считается содержание аминокислот и азота в растениях [93, 113, 116].

Вопросы соотношения периодизации размножения и наиболее благоприятных кормовых условий рассматриваются довольно редко [47, 81, 114]. Цикличность размножения хищников и их жертв также рассматривается чаще всего вне зависимости от репродуктивной биологии растительноядных видов [57, 61 и др.]. Многолетние исследования массовых видов млекопитающих основаны на несравнимо более масштабной временной шкале, не включающей детальные исследования коротких репродуктивных периодов [17, 29, 40, 108, 119].

В ряде случаев размножение начинается задолго до пиков обилия ресурсов [46, 48, 86, 118]. В умеренных широтах с резкой сезонной сменой кормов это представляется необходимым для выживаемости потомства [67, 95]. Механизмы репродуктивной регуляции млекопитающих были обобщены в статье [50], включающей наиболее вероятную общую схему триггерного воздействия абиотических и биотических факторов на размножение. Продолжительность фотопериода воздействует в разной степени на начало размножения млекопитающих. Это облигатный триггер функционирования гонад одних видов [44, 94] и практически не имеет значения для других видов [85, 101].

Продолжительность фотопериода может воздействовать на живые организмы на всех трофических уровнях [42, 76, 77]. Обязательным условием для размножения млекопитающих, независимо от видоспецифичных регуляторных механизмов и сезонности репродукции, выступает достаточное количество питательных веществ, или пищевой фактор. Совокупное действие этих факторов рассмотрено в ряде статей [60, 89, 107]. При этом для грызунов выявлен комплекс облигатных факторов, в разной степени влияющих на размножение разных видов [55]. Кроме «определения» оптимального времени начала размножения, механизмы регуляции размножения должны служить и более сложной задаче – обеспечению будущего потомства пищей.

В естественных условиях влияние будущего обилия пищи на интенсивность размножения исследовалось преимущественно на видах с медленным жизненным циклом, позволяющим определить конкретные регуляторные механизмы [69, 99, 100]. Целью данного исследования стало изучение периодизации размножения массовых видов млекопитающих с быстрым жизненным циклом – мышевидных грызунов – и динамики биомассы фоновых видов травя-

нистых растений, а также возможных взаимосвязей с репродуктивным периодом хищников, питающихся грызунами.

Для выявления возможных механизмов регуляции интенсивности воспроизводства животных в рамках строгой сезонности размножения были проведены исследования на уровне трех звеньев пищевой цепи широколиственного леса. В качестве продуцентов были взяты наиболее массовые виды травянистых растений – сныть и осока, а мышевидные грызуны, наиболее многочисленная группа млекопитающих умеренных широт, выступали консументами первого порядка. На уровне консументов второго порядка были исследованы обитающие в районе отловов змеи-миофаги. Параллельно с учетами исследуемых видов животных рассматривалась динамика биомассы травянистых растений и содержания азота в двух видах растений, входящих в рацион питания мышей и полевок в первой половине лета до созревания семян. При анализе, чтобы проверить соотношение репродукции и непосредственного содержания питательных веществ в кормах в текущих условиях увлажнения, учитывалась зеленая фитомасса растений [35], а не сухой вес, как принято при сравнительных исследованиях питательной ценности кормов [1]. Период учетов продолжался с первых отловов мышевидных грызунов живоловкой до откладки яиц змеями-миофагами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследования

Исследования проводили в Жигулевском государственном природном биосферном заповеднике имени И.И. Спрыгина (Самарская область). Большая часть заповедника охватывает Жигулевские горы с максимальной высотой 381 м. Климат умеренный континентальный с морозной зимой и теплым летом. Средняя температура января $-10,2^{\circ}\text{C}$, минимальная -45°C . Средняя температура июня $20,4^{\circ}\text{C}$. Состав древостоя в долинах включает преимущественно следующие виды: липу сердцевидную (*Tilia cordata* Mill.), дуб черешчатый (*Quercus robur* L.), клен остролиственный (*Acer platanoides* L.), осину обыкновенную (*Populus tremula* L.), березу повислую (*Betula pendula* Roth), вяз шершавый (*Ulmus glabra* Huds.), яблоню лесную (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) и черемуху обыкновенную (*Prunus padus* L.). Чаще всего в подлеске жигулевских лесов встречаются лещина обыкновенная (*Corylus avellana* L.) и бересклет бородавчатый (*Euonymus verrucosus* Scop.) [18].

Для изучения репродуктивной биологии мышевидных грызунов были выбраны 3 модельных биотопа:

1. Дно оврага с высокой влажностью воздуха и почвы, теневым световым режимом; в древесном ярусе – липа сердцевидная, клен остролиственный и дуб

черешчатый с преобладанием липы сердцевидной; в кустарниковом ярусе – клен татарский (*Acer tataricum* L.) и лещина; в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.) и осока волосистая (*Carex pilosa* Scop.), также встречаются будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), крапива двудомная (*Urtica dioica* L.), майник двулистный (*Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt), ландыш майский (*Convallaria majalis* L.), чина весенняя (*Lathyrus vernus* (L.) Bernh.), вороний глаз четырехлистный (*Paris quadrifolia* L.) и другие виды растений.

2. Подножие склона в верховьях оврага с колеблющейся в течение дня влажностью воздуха, теневым световым режимом; в древесном ярусе – клен остролиственный, липа сердцевидная, вяз шершавый, сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.), черемуха обыкновенная и дуб черешчатый с преобладанием клена остролистного; в кустарниковом ярусе – лещина обыкновенная и бересклет бородавчатый; в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе осока волосистая и сныть обыкновенная, также встречаются чина весенняя, копытень европейский (*Asarum europaeum* L.), ландыш майский, фиалка удивительная (*Viola mirabilis* L.), мятлик луговой (*Poa pratensis* L.), звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.), крапива двудомная, вязель разноцветный (*Coronilla varia* L.) и другие виды растений.

3. Выровненный участок с колеблющейся в течение дня влажностью воздуха, полутеневым световым режимом; в древесном ярусе – береза повислая, клен остролиственный, липа сердцевидная, яблоня лесная при преобладании березы повислой; в кустарниковом ярусе – лещина обыкновенная; в травяном покрове доминируют по проективному покрытию и по биомассе сныть обыкновенная и осока волосистая, также встречаются ежевика сизая (*Rubus caesius* L.), мятлик луговой, колокольчик крапиволистный (*Campanula trachelium* L.), фиалка удивительная и другие виды растений.

Объекты исследования

Травянистые растения. В качестве модельных видов были выбраны два вида, типичных для широколиственных лесов. Они составляют основную биомассу травянистых растений в начале лета, доминируют по проективному покрытию и по биомассе в изучаемых биотопах и входят в рацион питания изучаемых видов грызунов в раннелетний период: сныть обыкновенная и осока волосистая. Они являются сивлантами (лесными) и мезотермами (суббореальными), однако осока менее требовательна к плодородию почвы (мезотроф) и произрастает на свежих (мезофит) почвах в теневых (сциофит) биотопах, тогда как сныть – мегатроф, мезогигрофит и гелиосциофит

[21], что обеспечивает их доступность как объектов питания мышевидных грызунов в разных местообитаниях.

Мышевидные грызуны. На территории Жигулевского заповедника обитают 10 видов мышевидных грызунов. Из них лесными можно считать три фоновых широко распространенных вида: рыжую полевку (*Myodes glareolus* Schreber, 1780), лесную мышшь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и желтогорлую мышшь (*Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834) [12, 36]. В ходе проведенного исследования были отловлены все перечисленные виды, а также полевая мышшь (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771). При анализе данные по рыжей полевке и полевой мышши были исключены из-за недостаточных выборок.

Модельные виды являются полиэстральными с небольшой продолжительностью жизни до 2–3 лет. Период размножения *S. flavicollis* на Самарской Луке длится с конца марта–начала апреля до середины сентября [31, 32]. В других регионах – с марта–апреля до августа–октября [3, 24, 37]. Продолжительность беременности около 25 дней. Число выводков – от одного до трех, в неблагоприятные годы размножение может отсутствовать [33]. Размер выводка – от одного до десяти детенышей [9, 24, 33, 66]. Возраст полового созревания колеблется от двух до девяти месяцев. Молодые особи последнего осеннего помета обычно включаются в размножение после зимовки [24, 25].

Период размножения *S. uralensis* может продолжаться с марта по ноябрь в разных частях ареала [15, 37, 39]. Продолжительность беременности 20–25 дней. Потомство появляется от двух до пяти раз в год в разных регионах [13, 22, 37]. В выводках от двух до девяти детенышей, в среднем шесть [13, 39]. Молодые самки, рожденные весной, приносят потомство в возрасте 80–90 дней, рожденные летом – следующей весной в возрасте шести–девяти месяцев [13].

Оба вида являются преимущественно растительноядными с четкой сменой кормов. В начале весны они питаются сохранившимися запасами семян деревьев, затем переходят на питание появляющимися зелеными частями растений и в конце лета – семенами древесных и травянистых видов [20, 37, 39, 54]. На Жигулевской возвышенности основными наживочными кормами желтогорлой мышши служат желуди и липовые орешки [32]. При этом характер питания у желтогорлой мышши более семенной, чем у лесной [25]. Выбранные модельные виды растений встречаются в питании мышши преимущественно в начале лета [23, 26, 31, 32, 59, 65].

Змеи. В местах отлова грызунов обитают три вида змей, в рацион питания которых входят мелкие млекопитающие: узорчатый полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773), обыкновенная гадюка *Vipera berus* (Linnaeus, 1758), обыкновенная медянка *Coronella austriaca*

Laurenti, 1768. Все они занесены в Красную книгу Самарской области, и их численность относительно невысокая [30]. Все половозрелые самки *E. dione* оказались яловыми, что можно объяснить неблагоприятными погодными условиями предыдущего года [74, 83, 102], вследствие чего данные по этому виду были исключены из анализа.

Гадюка *V. berus* – ядовитый яйцеживородящий вид семейства Viperidae. Спаривание на Самарской Луке начинается в апреле–мае. Продолжительность беременности составляет 2,5–3 месяца, однако оплодотворение происходит через несколько недель после спаривания. Возможны паузы в развитии эмбрионов. Рождение детенышей происходит с конца июля до середины августа. Половозрелость достигается в возрасте 4–5 лет [5, 8]. Является териофагом и батрахофагом, реже проявляет себя как герпетофаг и орнитофаг [5, 11, 34]. В Самарской области в питании преобладают мелкие млекопитающие, составляя 84% содержимого желудков [5].

Медянка *C. austriaca* – неядовитый яйцеживородящий вид семейства Colubridae. Спаривание происходит в апреле–мае, рождение детенышей в июле–августе [5]. Считается факультативным заурофагом, реже потребляет насекомых, мелких грызунов, птенцов птиц, змей [5, 7, 11, 112]. В Самарской области отмечены случаи потребления землероек в природе [19], в террариумных условиях зарегистрировано поедание неопущенных детенышей полевок и мышши, что также подтверждено в литературе [11, 105, наши данные].

Методы

Сбор травянистых растений. Образцы травянистых растений собирали два раза в месяц в период проведения учетов мышевидных грызунов – всего 5 раз за вегетационный период (вторая половина мая, первая и вторая половина июня и июля). Среднюю биомассу травянистых растений определяли взвешиванием всех надземных частей срезанных травянистых растений на десяти случайно выбранных пробных площадях площадью 1 м², расположенных на расстоянии 50–70 м одна от другой, в районе проведения исследований. Взвешивание производили на лабораторных весах «SCL-300» (CAS, Тайвань) непосредственно после сбора с точностью 0,1 г.

Определение содержания азота. На постоянном участке первого биотопа размером 50×50 м 5 раз за вегетационный период брали среднюю пробу надземной фитомассы из 15 образцов модельных видов травянистых растений (сныть обыкновенная и осока волосистая), доминирующих в сообществе по проективному покрытию и по биомассе, взвешивали на весах «Scout-Pro» (Ohaus, США) с точностью 0,01 г. и консервировали 10% раствором серной кислоты. Затем в лаборатории кафедры экологии, ботаники и охраны природы Самарского национального исследователь-

ского университета имени академика С.П. Королева производили мокрое сжигание образцов в концентрированной серной кислоте при температуре 445°C в присутствии катализатора (смеси медного купороса и сульфата натрия в соотношении 1:10) в течение 120 минут в дигесторе ПМП-8А по Кьельдалю (ГОСТ..., 2016)¹. Затем производили перевод азота из сульфата аммония в аммиак добавлением 33% раствора гидроксида натрия до побурения раствора и отгоняли образовавшийся аммиак парами воды в 4% раствор борной кислоты в течение 4-х минут с помощью полуавтоматического аппарата для отгонки по Кьельдалю АКВ-10 с последующим титрованием 0,1 н раствором серной кислоты в присутствии смеси индикаторов метилового красного и метиленового голубого до фиолетовой окраски раствора. Затем рассчитывали содержание общего азота в пробе по приведенной в ГОСТ (2019) формуле².

Отлов мышевидных грызунов. Отловы проводили в течение летнего репродуктивного сезона грызунов два раза в месяц на трех линиях из 20 живоловок со второй половины мая до конца июля 2024 года с интервалом примерно две недели в зависимости от погодных условий параллельно с отбором проб наземной фитомассы растений, всего 5 раз за сезон. Продолжительность каждого из пяти учетных туров составляла пять дней. Фабричные металлические живоловки с падающей дверцей размером 120×65×65 мм выставляли на расстоянии 5 м одна от другой. Приманкой служил хлеб, обжаренный в подсолнечном масле. Проверку осуществляли два раза в сутки.

Для предотвращения повторной регистрации одних и тех же особей мышей метили раствором бриллиантового зеленого красителя. Чтобы избежать перекрытия данных разных учетных туров, метки обновляли при каждом отлове.

Отловленных животных взвешивали на портативных весах S1 (JBH, Китай), определяли пол, возраст и репродуктивное состояние. По размерам тела и пропорциям выделяли две возрастные категории зверьков: сеголетки (возрастом не старше двух месяцев) и взрослые. Так как молодые зверьки в начале лета отловлены не были, взрослых особей на разные категории по возрасту не разделяли. Данные по сеголеткам в анализ не включали. Репродуктивное состояние взрослых особей в полевых условиях определяли визуально. Различали три категории репродуктивного состояния самок. В случае закрытого влагалища самки учитывались как неактивные, часть из них могли быть

беременными. Так как эстральный цикл мышей короткий в сравнении с периодом анэструса, циклирующих самок в полевых условиях в случае открытого влагалища считали находящимися в состоянии эструса [52, 53, 75]. Лактующих самок определяли по состоянию молочных желез и шерсти вокруг них, независимо от состояния влагалища. У самцов выделяли две категории: неактивные особи и репродуктивно активные со значительно увеличенными семенниками, учитывая при этом, что при визуальной оценке количество активных особей может быть заниженным.

Отлов змей. Поиск змей осуществляли со второй половины мая до конца июля 2024 года с интервалом примерно две недели в зависимости от погодных условий параллельно с отбором проб наземной фитомассы растений и отловом мышевидных грызунов, всего 5 раз за сезон, в периоды максимальной суточной активности рептилий визуальным методом, включая осмотр и поднятие потенциальных укрытий. Часть пойманных змей пожизненно поместили микрочипами 1,4×8 мм («Все звери», Россия), введенными под кожу в последнюю треть туловища. Проводили мечение только относительно крупных животных, а именно половозрелых экземпляров *E. dione* и *V. berus*. Ювенильных особей и *C. austriaca* не метили из-за риска повреждения мягких тканей в связи с небольшими размерами. Всего микрочипы вживили в 31 особь. При анализе были использованы данные только по самкам, так как у самцов по внешним признакам проследить репродуктивную активность невозможно. Беременность определяли методом пальпации или визуально по увеличенным яйцеводам [14].

Статистический анализ. Данные проверяли на нормальность тестом Шапиро-Уилка. Различия по массе тела грызунов в разных репродуктивных состояниях, а также по содержанию азота в растениях на протяжении разных учетных туров анализировали с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Для апостериорного анализа выявленных различий использовали тест Тьюки и t-тест. Для малых выборок при анализе биомассы растений использовали непараметрический тест Краскела-Уоллеса. При анализе изменений соотношения мышей в разных репродуктивных состояниях применяли тест хи-квадрат с поправкой Йетса. Анализ проводили с использованием Excel 2016 и R 4.3.3 [96].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Динамика наземной фитомассы травянистых растений

В районе исследований значимую наземную фитомассу формируют 10 видов сосудистых растений: сныть обыкновенная, осока волосистая, крапива двудомная, чина весенняя, будра плющевидная, гравилат городской, майник двулистный, звёздчатка ланцето-

¹ ГОСТ Р 54607.7-2016. Услуги общественного питания. Методы лабораторного контроля продукции общественного питания. Ч. 7. Определение белка методом Кьельдаля. М.: Стандартинформ; 2016.

² ГОСТ 13496.4-2019. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения содержания азота и сырого протеина. М.: Стандартинформ; 2019

лиственная, ландыш майский, вороний глаз четырехлиственный при преобладании сныти обыкновенной и осоки волосистой.

Динамика изменения надземной фитомассы носит колоколообразный характер: так, во второй половине мая при достаточном увлажнении почвы после таяния снега наблюдается активная вегетация травянистых растений (рис. 1). В первой половине июня фитомасса травянистых растений в лесных биотопах на 1 м² максимальна, а со второй половины июня наблюдалось плавное снижение этого показателя в связи с ранним наступлением в изучаемом регионе осеннего фенологического периода ($\chi^2 = 28,361, p < 0,001$). В конце периода учетов, во второй половине июля, масса собранных растений достигла минимума.

Содержание азота в модельных видах растений

Динамика содержания азота (рис. 2) в доминирующих видах растений отражала содержание белков в живой зеленой массе растений. В течение вегетационного периода максимальное содержание общего азота наблюдалось у сныти уже в период начала активной вегетации – во второй половине мая ($F_{4,65} = 8,328, p < 0,001$). При попарном сравнении с помощью построчного теста Тьюки статистически значимыми были различия между первой и второй половинами июня ($p = 0,003$), второй половиной июня и первой половиной июля ($p = 0,004$), между первой и второй половинами июля отличия близки к статистически значимым ($p = 0,06$).

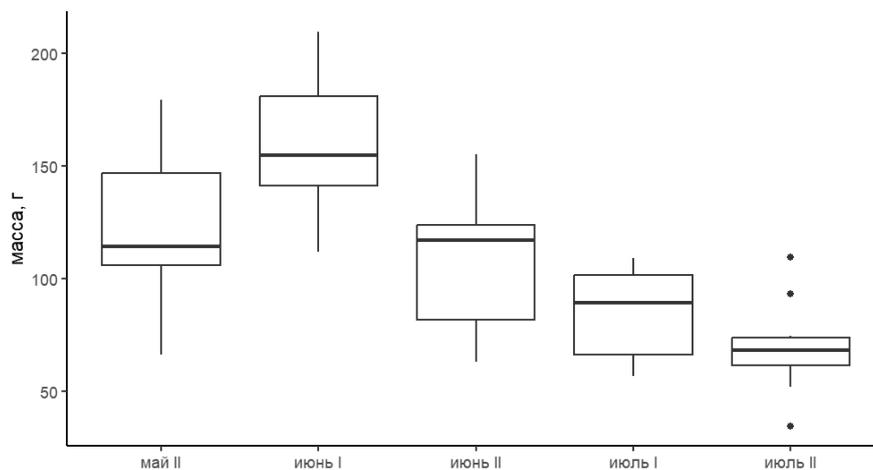


Рис. 1. Динамика массы наземных частей травянистых растений на 1 м² в модельных биотопах Жигулевской возвышенности в 2024 году. Приведены медианы, 25% и 75% квантили и 1,5 межквартильных разброса.

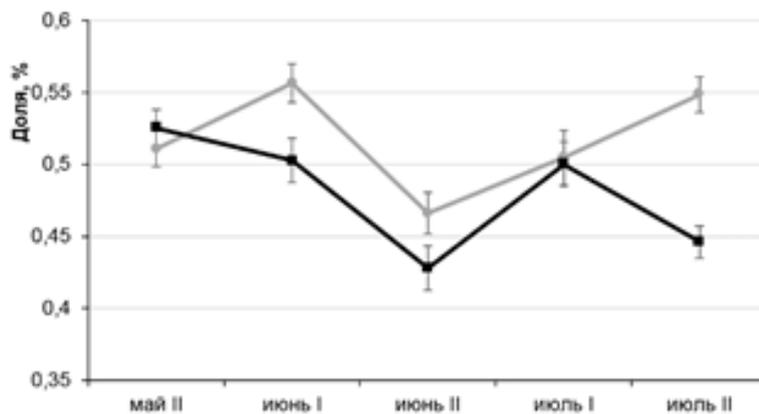


Рис. 2. Массовая доля азота в фитомассе доминирующих видов травянистых растений в модельных биотопах Жигулевской возвышенности в 2024 года. Приведены средние со стандартными ошибками.

У осоки различия по содержанию азота были не столь выраженными. Максимальные показатели отмечались в начале лета – в первой половине июня ($F_{4,64} = 5,991, p < 0,001$). При попарном сравнении значимыми были различия между первой и второй половинами июня (пост-хок-тест Тьюки, $p < 0,001$). Повышенная доля белков в живой массе растений в весенний и раннелетний периоды при очевидно большем увлажнении в начале лета характеризует их высокую метаболическую активность, сопровождающуюся ростовыми и другими анаболическими процессами, закономерно затухающими к концу июня. Дальнейший закономерный рост содержания белка в фитомассе коррелирует с плавным ее уменьшением, что естественным образом связано с уменьшением содержания воды в растительных тканях. Для мезофитной осоки такое снижение воды в тканях не является критическим, а для мезогигрофитной сныти оказалось фатальным, что привело к видимому пожелтению растений и, как следствие, к распаду азотсодержащих молекул.

Динамика репродуктивной активности мышевидных грызунов

У обоих видов мышей схемы репродуктивной активности в течение летнего пика размножения были сходными (рис. 3). При анализе учитывались данные по взрослым половозрелым особям. Во второй половине мая в связи с низкой температурой воздуха и соответственно низкой активностью грызунов количество отловленных особей было незначительным. Однако репродуктивное состояние животных указывало на период спариваний. Единственная самка желтогорлой мыши была в состоянии эструса, а самцы были активными.

В первой половине июня продолжалось интенсивное размножение. Подавляющее большинство самцов были активными. Отлавливались кормящие и эстральные самки. Часть самок были неактивными, вероятнее всего, беременными.

Во второй половине июня наблюдался спад репродуктивной активности самцов ($\chi^2 = 14,376, df = 1, p < 0,001$). Доля неактивных самцов стала выше, чем активных. Доля самок в эстрале сократилась ($\chi^2 = 15,843, df = 1, p < 0,001$), и подавляющее большинство самок стали кормящими ($\chi^2 = 9,635, df = 1, p = 0,002$).

В первой половине июля самки в эстрале отсутствовали совсем. Число лактирующих самок резко снизилось ($\chi^2 = 18,708, df = 1, p < 0,001$). Большинство самок были неактивными. Во второй половине июля появилось значительное число выкормивших потомство самок в эстрале, однако доля репродуктивно активных самцов достигла минимума за период учетов.

Масса тела мышевидных грызунов в разных репродуктивных состояниях

У желтогорлой мыши достоверных изменений массы тела в ходе размножения не выявлено (самки: $F_{2,75} = 0,834, p = 0,438$, самцы: $F_{1,76} = 0,015, p = 0,903$) (рис. 4). Вес самок в период лактации незначительно повышался.

У лесной мыши обнаружены различия массы тела самок в разных репродуктивных состояниях ($F_{2,87} = 3,262, p = 0,043$) (рис. 5). При попарных сравнениях масса у лактирующих самок в среднем была достоверно выше, чем у неактивных, в том числе, беременных (пост-хок-тест Тьюки, $p = 0,034$). Масса у репродуктивно активных самцов была выше, чем у неактивных (самцы: $F_{1,58} = 5,258, p = 0,026$).

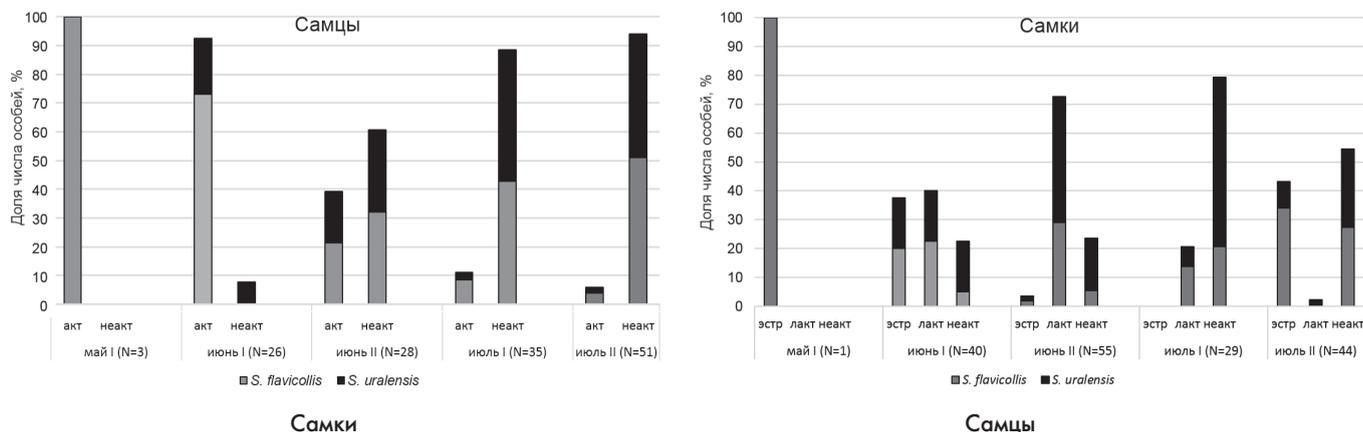


Рис. 3. Динамика репродуктивной активности мышевидных грызунов в течение летнего пика размножения на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Эстр – эструс, лакт – лактация, неакт – неактивные, акт – репродуктивно активные.

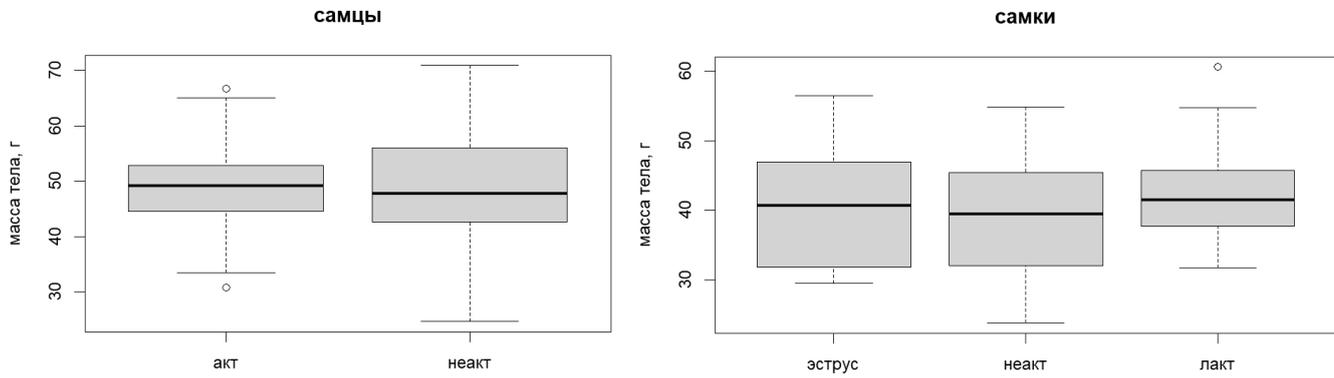


Рис. 4. Масса тела желтогорлых мышей на разных стадиях репродуктивного цикла на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Неакт – неактивные, лакт – лактирующие, акт – активные.

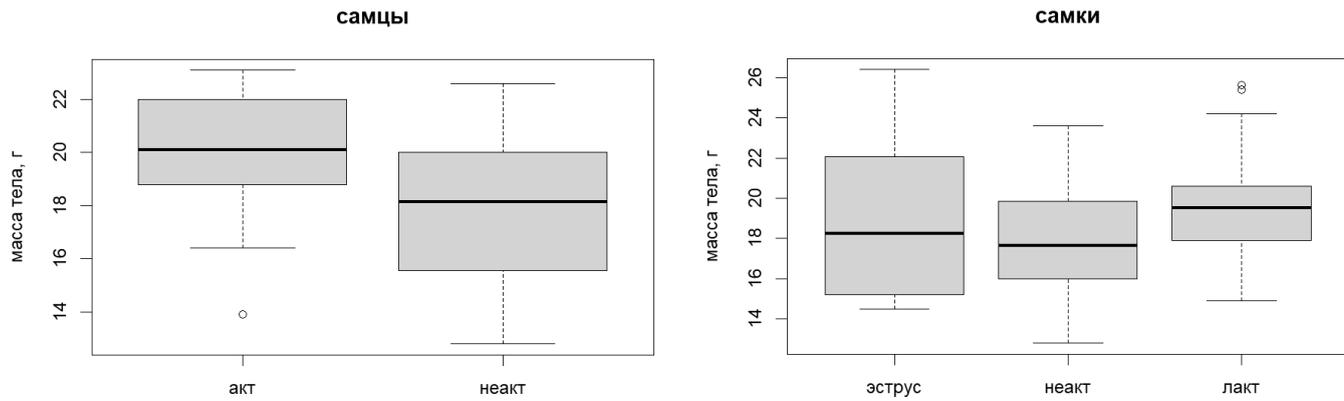


Рис. 5. Масса тела лесных мышей на разных стадиях репродуктивного цикла на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Неакт – неактивные, лакт – лактирующие, акт – активные.

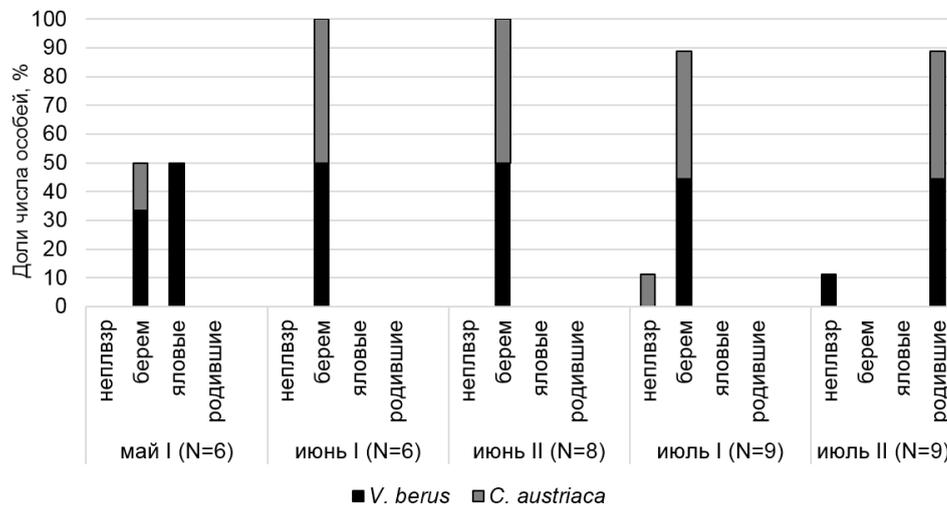


Рис. 6. Динамика репродуктивной активности самок змей-миофагов с мая по июль на Жигулевской возвышенности в 2024 году. Непловзр – неполовозрелые, берем – беременные

Структура репродуктивного периода змей

В районе отловов мышевидных грызунов общая численность змей была небольшой, однако территориальность исследованных особей позволила проследить их период размножения. Схемы репродуктивной активности исследованных видов были сходными у обоих яйцеживородящих видов змей (*C. austriaca*, *V. berus*) (рис. 6). Во второй половине мая уже отлавливались беременные особи. Часть самок гадюки обыкновенной были яловыми.

В июне все отловленные самки были беременными, хотя их численность была непостоянной. В первой половине июля были зарегистрированы последние беременные самки, во второй половине месяца они были отловлены уже родившими. Встречались также неполовозрелые особи, родившиеся в предыдущие годы.

ОБСУЖДЕНИЕ

В каждой группе исследованных организмов наблюдались значительные сезонные изменения жизнедеятельности. С учетом рекогносцировочного характера наблюдений при анализе фенологических периодов модельных видов можно говорить о ряде тенденций. Так, период максимального развития вегетативных частей травянистых растений совпал с пиком содержания азота в зеленой массе осоки. У сныти максимум содержания азота пришелся уже на первый тур исследований – вторую половину мая. Разница может быть связана с отличиями в физиологии модельных видов, четко видимыми далее в динамике содержания азота на протяжении периода исследований в условиях постепенного снижения увлажнения. Эти данные дают основание предположить, что вегетативные части растений служат одним из источников питательных веществ для лактирующих самок и репродуктивно активных самцов в начале периода размножения задолго до созревания высокоэнергетических семян деревьев.

При анализе выявленных закономерностей размножения животных можно говорить только об определенных тенденциях, поскольку все животные являются полифагами, и четкая корреляция с одним конкретным видом растений, употребляемым в пищу, маловероятна. Год проведения исследований оказался не совсем типичным для популяционной динамики животных, так как в конце предшествующего 2023 года и ранней весной 2024 года из-за неблагоприятных погодных и кормовых условий, судя по результатам отловов, размножение грызунов не происходило, и в начале периода учетов молодые особи полностью отсутствовали, что способствовало четкой идентификации молодых особей-сеголеток и позволяло анализировать сравнительно однородные данные по половозрелым особям.

Исходя из результатов отловов, можно считать, что репродуктивная активность самцов и самок началась гораздо раньше, чем мыши начали массово попадать в живоловки, и происходила в течение более раннего периода роста растений не менее чем за месяц до пика содержания азота. Начало периода спариваний, вероятнее всего, приходилось на период более низкого обилия кормов в весенний период. Это возможно благодаря меньшим энергозатратам самок в период беременности, чем во время лактации [80, 104]. Очевидно, триггером для начала репродуктивной активности служит достижение минимальных необходимых значений внешних факторов, таких как продолжительность светового дня, обеспеченность кормами, температура или количество осадков. В нашем случае установить полевыми методами триггер начала размножения грызунов затруднительно, потому что в мае в исследованной местности число отловленных грызунов было недостаточным из-за низкой температуры воздуха. Первые животные были пойманы после перехода ночных температур выше 16°C.

В начале июня, в период большого количества азота и максимума биомассы растений, у большей части самцов наблюдались признаки репродуктивной активности. Число самок в эструсе и лактирующих особей было значительным. Таким образом, лактация происходила в период пика доступности зеленых кормов и содержания аминокислот в отдельных видах, таких как сныть, задолго до созревания семенных кормов. Для двух видов мышей, доминировавших в отловах, это может иметь важное значение, поскольку они считаются преимущественно семеноядными [51, 70, 71]. Благодаря сезонной смене кормов подросшие детеныши в период распада выводков и перехода к самостоятельному образу жизни могут употреблять в пищу не вегетативные части растений, а постепенно созревающие семена травянистых и древесных растений, преимущественно желуди и липовые орешки [13, 25, 31, 32, 110]. Таким образом, протекание беременности и лактации во время максимальной обеспеченности зелеными кормами взрослых особей способствуют качественно другим кормовым условиям для потомства. Изменения питательной ценности растений могут выступать критическим фактором жизнедеятельности травоядных [2].

На фоне снижения показателей зеленой массы в июле происходило значительное уменьшение доли репродуктивно активных самцов и лактирующих самок. Появление значительного числа выкормивших потомство самок в эструсе в конце июля свидетельствовало о потенциальной возможности появления следующих выводков у полиэстральных видов мышей. Однако доля активных самцов осталась очень низкой, что было связано с неблагоприятными условиями для их репродуктивной активности, одним из которых могло

быть содержание питательных веществ в растительных кормах. Ранее для желтогорлой мыши было показано, что интенсивность размножения вида в широколиственных лесах определяется репродуктивной активностью самцов [111]. Это подтверждают также исследования других авторов [24, 41]. Начало периода репродуктивной активности самцов в субоптимальных условиях при достаточном количестве рецептивных самок способствует синхронизации лактации с периодом максимальной обеспеченности зелеными кормами и их пищевой ценности. Увеличение содержания азота в модельных видах после значительного спада при снижении общей биомассы травянистых растений связано с понижением содержания влаги в растениях, что также может снижать пищевую ценность кормов при отсутствии постоянных источников воды. Нельзя сказать, насколько значимым предиктором будущего урожая семян служат показатели обилия и пищевой ценности зеленых частей растений, но они представляются достаточным источником питательных веществ для поддержания репродуктивной активности самцов до созревания семян деревьев.

При анализе массы тела грызунов в разных репродуктивных состояниях видно ярко выраженное адаптивное значение приуроченности лактации к периоду обилия ресурсов у обоих видов мышей. У желтогорлой мыши различия по массе тела самок в разных репродуктивных состояниях не наблюдались, ожидаемые потери массы в период лактации не зафиксированы. У лесной мыши масса у лактирующих самок была даже выше, чем у эстральных и неактивных, в том числе беременных, особей. У самцов в период репродуктивной активности масса тела была выше, чем в остальное время. Это свидетельствует о значительной компенсации энергетических затрат на размножение за счет поступления питательных веществ из окружающей среды. Отсутствие видимых репродуктивных плат в условиях зависимости репродуктивного периода от короткого периода обилия корма было отмечено у более крупных видов грызунов [63, 79]. У дикого кролика доказано увеличение времени кормления самок в период лактации для компенсации энергетических затрат [98]. В то же время, наличие репродуктивных плат было подтверждено у большого числа видов млекопитающих [напр., 4, 88, 90], в том числе у самцов [62, 78]. Существенное влияние обеспеченности ресурсами на параметры жизненных циклов грызунов признается и в теоретических работах [72, 106, 120].

В периодизации размножения змей, объектами питания которых могут служить исследованные виды грызунов, был выявлен ряд возможных зависимостей. Подобно ситуации с мышевидными грызунами, если исходить из данных учетов, спаривание у змей началось задолго до пика обилия добычи. У исследо-

ванных видов спаривание происходит практически сразу после выхода из спячки в апреле–мае [5, 74], а доля спаривающихся самок зависит от их состояния и энергетических запасов, накопленных за годы, предшествующие беременности [97]. Значительная часть периода беременности самок *C. austriaca* и *V. berus* совпадала с периодом выведения потомства грызунами, что позволяет предположить наличие пищевых адаптаций у змей-миофагов в этот период. С одной стороны, во время беременности из-за растущих внутри самок эмбрионов значительно повышаются энергозатраты организма, снижается мобильность особей; со временем эмбрионы перекрывают пищевод змеи, и она не может питаться. В связи с этим вероятно, что мелкие новорожденные детеныши грызунов становятся легкой добычей и обильным источником пищи беременных змей. В то же время известно, что самки змей приспособлены к заглатыванию крупной добычи и запасанию энергии, поэтому часто вырастают крупнее самцов своего вида, имеют более крупные головы и более массивны [102]. Это позволяет предположить, что беременные и родившие самки грызунов в условиях ограничения подвижности также становятся частой добычей змей на начальных этапах беременности. Количество накопленных энергетических ресурсов может становиться критическим на последних стадиях беременности, когда поедание пищи становится невозможным, и жизнедеятельность змей поддерживается только за счет накопленных энергетических запасов. Важность обеспечения самок добычей в период вынашивания детенышей связана с очень высокими энергозатратами [97], которые могут привести к смерти змей [82, 84].

Яйцеживорождение у *C. austriaca* и *V. berus* совпадает с окончанием лактационного периода у большей части грызунов. Общая численность грызунов многократно возрастает в ходе летнего периода размножения, и змеи получают возможность для восстановления потраченных ресурсов. Эти выводы согласуются с более ранними наблюдениями для исследованной местности [73].

Сходная периодизация размножения хищников, предшествующего пику численности добычи, была обнаружена у филина (*Aegolius funereus*), максимальные охотничьи усилия которого наблюдались в фазе роста численности грызунов, а не в период пика обилия добычи, что повышало выживаемость молодняка [68]. У морских птиц также период максимального обилия пищи приходится на время выведения потомства [103]. Подобная ситуация, при которой начало размножения предшествует пику обилия ресурсов, при детальном исследовании обнаруживается у ряда видов млекопитающих [56, 64, 109].

Представленные закономерности отражают последовательность пиков вегетации растений, репродук-

ции грызунов и созревания эмбрионов змей-миофагов и в настоящее время далеки от окончательного установления причинно-следственных связей. Спаривание у змей происходит сразу после окончания спячки в апреле и предшествует началу периода спаривания мышей, служащих их добычей, а пик вегетации растений, входящих в рацион питания грызунов, наступает уже после начала лактационного периода грызунов. У отловленных видов мышей триггерным сигналом для начала репродукции может служить достижение минимального порогового уровня доступности пищевых ресурсов. Фактор содержания белков и непосредственно азота вполне может выступать лимитирующим фактором для размножения [80], как и обилие объектов охоты для змей-миофагов [85]. Выявленные тенденции синхронизации жизнедеятельности разных

групп живых организмов служат примером сложных экологических взаимодействий, охватывающих три трофических уровня, выступающих адаптацией к резким сезонным колебаниям количества доступной пищи в сообществах широколиственных лесов.

БЛАГОДАРНОСТИ. Авторы выражают искреннюю признательность с.н.с. Жигулевского заповедника В.П. Вехнику за помощь в проведении полевых исследований и г.н.с. ИПЭЭ РАН проф. Б.Д. Абатурову за ценные замечания при подготовке рукописи. Авторы очень благодарны анонимным Рецензентам за замечания, позволившие значительно улучшить рукопись. Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (грант № 24-24-00350).

ЛИТЕРАТУРА

Список русскоязычной литературы

1. Абатуров БД. Питание и кормовые ресурсы диких растительноядных млекопитающих в степных экосистемах. М.: КМК; 2021.
2. Абатуров БД, Магомедов МРД. Питательная ценность и динамика кормовых ресурсов как фактор состояния популяций растительноядных млекопитающих. Зоол журн. 1988;67(2):223-34.
3. Аврин ЮВ, Лозан МН, Мунтяну АИ. Млекопитающие. (Сер. «Животный мир Молдавии»). Кишинев: Штиинца; 1979.
4. Бабицкий АФ, Чабовский АВ, Савинецкая ЛЕ. Плата за размножение у самок крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Gild., 1770). Бюлл МОИП. Отд биол. 2006;111(5):80-4
5. Бакиев АГ, Гаранин ВИ, Гелашвили ДБ, Горелов РА, Доронин ИВ, Зайцева ОВ, Зиненко АИ, Клёнина АА, Макарова ТН, Маленев АЛ, Павлов АВ, Петрова ИВ, Ратников ВЮ, Старков ВГ, Ширяева ИВ, Юсупов РХ, Яковлева ТИ. Гадюки (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Волжского бассейна. Часть 1. Тольятти: Кассандра; 2015.
6. Бакиев АГ, Маленев АЛ, Зайцева ОВ, Шуршина ИВ. Змеи Самарской области. Тольятти: Кассандра; 2009.
7. Банников АГ, Даревский ИС, Ищенко ВГ, Рустамов АК, Щербак НН. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М.: Просвещение; 1977.
8. Баринев ВГ. Исследование герпетофауны Самарской Луки. В кн.: Экология и охрана животных. Межвуз сб. Куйбышев: КГУ; 1982. С. 116-29.
9. Вехник ВП. Критические замечания к фаунотаксономическому составу млекопитающих Самарской Луки. В кн.: С.В. Саксонов, ред. Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. Москва-Самара; 2000. С. 310-7.
10. Гаранин ВИ. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука; 1983.
11. Гаранин ВИ. О поведении медянки. В кн.: Змеи Восточной Европы: Материалы международной конференции. Тольятти; 2003. С. 9-12.
12. Громов ИМ, Гуреев АА. Млекопитающие фауны СССР. Часть 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1963.
13. Громов ИМ, Ербаева МА. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб; 1995.
14. Гуртовой НН, Матвеев БС, Дзержинский Ф.Я., Практическая зоотомия позвоночных: Земноводные. Пресмыкающиеся. Учебное пособие. М.: Высшая школа; 1978.
15. Дьякова КГ. К изучению динамики численности мышевидных грызунов в нагорных дубравах Хоперского заповедника. Труды Хоперского заповедника. 1959;3:97-102.
16. Жарков ИВ. Экология и значение лесных мышей в лесах Кавказского заповедника. Труды Кавказского заповедника. 1938;1:153-87.
17. Жигальский ОА. Синергетический подход к анализу вероятностной и детерминистической составляющих сезонной и многолетней динамики лесных полевков в центре ареала. Изв РАН. Сер биол.. 2016;6:663-71.
18. Заблоцкая ЛВ. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных ле-

- сов. Труды Приокско-Тerrasного заповедника. 1957;1:170-241.
19. Завьялов ЕЛ, Герлинская ЛА, Овчинникова ЛЕ, Евсиков ВИ. Стресс и территориальная организация локального поселения водяной полевки (*Arvicola terrestris*). Зоол журн. 2007;86(2):242-51.
 20. Кадацкий НГ. Грызуны Талыша и Ленкоранской низменности и их распространение по ландшафтно-географическим районам. Зоол журн. 1964;11:1693-707.
 21. Кирис ИД. Белка. Киров: Волго-Вятское книжное издательство; 1973.
 22. Кудинов КА, Вехник ВА, Вехник ВП, Ефимова ОА, Киселева ДС, Краснобаев ЮП, Краснобаева ТП, Лебедева ГП, Любвина ИВ, Сиротюк ВМ, Снарский АЮ, Чап ТФ, Егорова ВН. Жигулевский заповедник. Самара: Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина; 2021.
 23. Кшнясев ИА, Давыдова ЮА. Популяционные циклы и синдром Читти. Экология. 2021;1:51-7.
 24. Лепин АТ. Обзор амфибий и рептилий Жигулевского заповедного участка. Жигулевский заповедник; 1939.
 25. Магомедов МШ, Магомедова ММ. Распределение трофического ресурса у совместно обитающих видов мышевидных грызунов в условиях высокогорной зоны Республики Дагестан. Экология. 2023;4(4):311-7.
 26. Матвеев НМ. Биоэкологический анализ флоры и растительности (на примере лесостепной и степной зоны). Самара: Самарский университет; 2006.
 27. Наумов НП. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР; 1948.
 28. Нуриманова ЕР, Жигарев ИА, Алпатов ВВ. Некоторые механизмы трофических адаптаций рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus*) в рекреационных лесах Подмосковья. Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2009;3:10-20.
 29. Нуруллина АН. Сезонный цикл размножения желтогорлой мыши и рыжей полевки в дубравах Балашовской области. Труды Института леса АН СССР. 1957;35:122-36.
 30. Образцов ПВ, Штильмарк ФР. Лесохозяйственное значение мышевидных грызунов в дубравах европейской части СССР. Труды Института леса АН СССР. 1957;35:5-121.
 31. Петров ОВ. Питание мышевидных грызунов лесостепных дубрав в лабораторных условиях. Вопросы экологии и биоценологии. 1963;8:119-73.
 32. Равкин ЮС, Ефимов ВМ. Пространственная организация животного населения: эмпирические и теоретические представления. Зоол журн. 2006;85(3):418-32.
 33. Раутиан АС, Сенников АГ. Отношения хищник-жертва в филогенетическом масштабе времени. Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. 2001;4:29-46.
 34. Садыков ОФ, Бененсон ИЕ. Динамика численности мелких млекопитающих: Концепции, гипотезы, модели. М.: Наука; 1992.
 35. Свириденко ПА. Размножение и колебания численности желтогорлой мыши. Труды Ин-та зоологии АН СССР. 1951;6:46-77.
 36. Симак СВ, Кузовенко АЕ, Сачков СА, Файзулина АИ (ред.). Красная книга Самарской области. Т. 2. Редкие виды животных. Самара: Изд-во Самарской гос обл академии Наевой; 2019.
 37. Снигиревская ЕМ. Экология и хозяйственное значение мышевидных грызунов в широколиственных лесах Жигулевской возвышенности. Дисс... канд. биол. наук. Ленинград, 1954.
 38. Снигиревская ЕМ. Данные по питанию и колебаниям численности желтогорлой мыши в Жигулях. Зоол журн. 1955;34(2):432-40.
 39. Табачишин ВГ, Табачишина ИЕ, Завьялов ЕВ. Современное распространение и некоторые аспекты экологии гадюки Никольского на севере Нижнего Поволжья. Поволжский экол журн. 2003;1:82-6.
 40. Титлянова АА, Базилевич НИ, Шмакова ЕИ, Снытко ВА, Дубынина СС, Магомедова ЛН, Нефедьева ЛГ, Семенов НВ, Тишков АА, Тран ТИ, Хакимзянова ФИ, Шатохина НГ, Кыргыз ЧО, Самбуу АД. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е издание, исправленное и дополненное. Новосибирск: ИПА СО РАН; 2018.
- Общий список литературы / Reference List**
1. Abaturov B.D Pitaniye i Kormovye Resursy Dikikh Rastitelnoyadnykh Mlekoopitayushchikh v Stepykh Ekosistemakh. Moscow: KMK; 2021. (In Russ.)
 2. Abaturov BD, Magomedov MRD. [Nutritional value and dynamics of food resources as a factor in the state of populations of herbivorous mammals]. Zoologicheskij Zhurnal. 1988;67(2):223-234. (In Russ.)
 3. Averin YuV, Lozan MN, Muntyanu AI. Mlekoopitayushchiye (Ser. "Zhivotnyi Mir Moldavii"). Chisinau: Shtiintsa; 1979. (In Russ.)
 4. Babitsky AF, Chabovsky AV, Savinetskaya LE [Cost of reproduction in females of the spotted

- ground squirrel (*Spermophilus suslicus* Giild., 1770)]. *Bulleten MOIP Biol.* 2006;111(5):80-4. (In Russ.)
5. Bakiyev AG, Garanin VI, Gelashvili DB, Gorelov RA, Doronin IV, Zaitseva OV, Zinenko AI, Klenina AA, Makarova TN, Malenev AL, Pavlov AV, Petrova IV, Ratnikov VYu, Starkov VG, Shiryaeva IV, Yusupov RH, Yakovleva TI. *Gadyuki (Reptilia: Serpentes: Viperidae: Vipera) Volzhskogo Basseyna. Chast 1. Toglyatti: Kassandra; 2015. (In Russ.)*
 6. Bakiyev AG, Malenev AL, Zaitseva OV, Shurshina IV. *Zmei Samarskoi Oblasti. Toglyatti: Kassandra; 2009. (In Russ.)*
 7. Bannikov AG, Darevsky IS, Ishchenko VG, Rustamov AK, Shcherbak NN. *Opredelitel Zemnovodnyh i Presmykayuschihhsya Fauny SSSR. Moscow: Prosveshcheniye; 1977. (In Russ.)*
 8. Barinov VG. [Studies of Herpetofauna of Samarskaya Luka]. In: *Ekologiya i Okhrana Zhivotnykh. Kuibyshev: KSU; 1982. P. 116-29. (In Russ.)*
 9. Diakova KG [On the study of the population dynamics of murine rodents in the upland oak groves of the Khopersky Reserve]. *Trudy Khoperskogo Zapovednika. 1959;3:97-102. (In Russ.)*
 10. Garanin VI. [On the behavior of the smooth snake]. In: *Zmei Vostochnoy Yevropy: Toglyatti; 2003. P. 9-12. (In Russ.)*
 11. Garanin VI. *Zemnovodnye i Presmykayushchiesya Volzhsko-Kamskogo Kraya. Moscow: Nauka; 1983. (In Russ.)*
 12. Gromov IM, Erbaeva MA. *Mlekopitayushchiye Fauny Rossii i Sopredelnykh Territoriy. Zaitseobraznye i Gryzuny. Saint Petersburg; 1995. (In Russ.)*
 13. Gromov IM, Gureyev AA. *Mlekopitayushchiye Fauny SSSR. Chast 1. Moscow-Leningrad.: Izdatelstvo AN SSSR; 1963. (In Russ.)*
 14. Gurtovoy NN, Matveyev BS, Dzerzhinsky FY. *Practicheskaya Zootomiya Pozvonochnykh: Amphibii. Reptilii.. Moscow: Vysshaya Shkola; 1978. (In Russ.)*
 15. Kadatsky NG [Rodents of Talysh and Lenkoran Lowland and their distribution across landscape-geographical regions]. *Zoologicheskiy Zhurnal. 1964;11:1693-707. (In Russ.)*
 16. Kiris ID. *Belka. Kirov: Volgo-Viatskoye Knizhnoye Izdatel'stvo; 1973. (In Russ.)*
 17. Kshniasev IA, Davydova YuA [Population cycles and Chitty syndrome]. *Ecologiya. 2021;(1):51-7. (In Russ.)*
 18. Kudinov KA, Vekhnik VA, Vekhnik VP, Yefimova OA, Kiseleva DS, Krasnobayev YuP, Krasnobayeva TP, Lebedeva GP, Liubvina IV, Sirotiuk VM, Snarskiy AYU, Chap TF, Yegorova VN. *Zhigulyovskiy Zapovednik. Samara: Zhigulevskiy Gosudarstvennyi Prirodnyi Biosfernyi Zapovednik imeni I.I. Sprygina; 2021. (In Russ.)*
 19. Lepin AT. *Obzor Amfibiyy i Reptiliyy Zhigulyovskogo Zapovednogo Uchastka. Zhigulyovskiy Zapovednik; 1939. (In Russ.)*
 20. Magomedov MS, Magomedova MM. [Distribution of trophic resources and cohabiting species of murine rodents in the conditions of the high-mountain zone of the Republic of Dagestan]. *Ecologiya. 2023;4(4):311-7. (In Russ.)*
 21. Matveyev NM. *Bioecological Analis Flory i Rastitelnosti (Na Primere Lesostepnoy i Stepnoy Zony). Samara: Samarskiy Universitet; 2006. (In Russ.)*
 22. Naumov NP. *Ocherki Sravnitelnoy Ekologii Gryzunov. Moscow: Izdatelstvo Akademii Nauk SSSR; 1948. (In Russ.)*
 23. Nurimanova EP, Zhigarev IA, Alpatov VV [Some mechanisms of trophic adaptations of bank voles (*Clethrionomys glareolus*) in recreational forests of the Moscow region]. *Bulleten Rossiyskogo Universiteta Druzhby Narodov Seriy Ekologiya i Bezopasnost Zhiznedeyatelnosti. 2009;3:10-20. (In Russ.)*
 24. Nurullina AN [Seasonal reproduction cycle of the yellow-necked mouse and the bank vole in oak groves of the Balashov Region]. *Trudy Instituta Lesa Akademii Nauk SSSR. 1957;35:122-36. (In Russ.)*
 25. Obratsov PV, Shtilmark FR [Forestry significance of mouse-like rodents in oak groves of the European part of the USSR]. *Trudy Instituta Lesa Akademii Nauk SSSR. 1957;35:5-121. (In Russ.)*
 26. Petrov OV [Nutrition of mouse-like rodents of forest-steppe oak groves under laboratory conditions]. *Voprosy Ekologii i Biotsenologii. 1963;8:119-73. (In Russ.)*
 27. Rautian AS, Sennikov AG [Predator-prey relationships on a phylogenetic time scale]. *Ecosystemnye Perestroiki i Evolutsia Biosfery. 2001;4:29-46. (In Russ.)*
 28. Ravkin YuS, Yefimov VM [Spatial organization of animal population: empirical and theoretical concepts]. *Zoologicheskiy Zhurnal. 2006;85(3):418-32. (In Russ.)*
 29. Sadykov OF, Benenson IE. *Dynamika Chislennosti Melkikh Mlekopitayushchikh: Kontseptsii, Gipotezy, Modeli. Moscow: Nauka; 1992. (In Russ.)*
 30. Simak SV, Kuzovenko AE, Sachkov SA, Faizulin AI, eds. *Krasnaya Kniga Samarskoi Oblasti. T 2. Redkiye Vidy Zhivotnykh. Samara: Izdatel'stvo Samarskoy Gosudarstvennoy Oblastnoy Akademii Nayanovoy; 2019. (In Russ.)*
 31. Snigirevskaya EM. [Ecology and economic importance of murine rodents in broad-leaved

- forests of the Zhiguli Elevation]. PhD Thesis. Leningrad, 1954. (In Russ.).
32. Snigirevskaya EM. [Data on nutrition and fluctuations in the number of the yellow-necked mouse in the Zhiguli Mts]. Zoologicheskii Zhurnal. 1955;34(2):432-40. (In Russ.)
 33. Sviridenko PA [Reproduction and population fluctuations of the yellow-necked mouse]. Trudy Instituta Zoologii Akademii nauk SSSR. 1951;6:46-77. (In Russ.)
 34. Tabachishin VG, Tabachishina IE, Zavyalov EV [Modern distribution and some aspects of the ecology of Nikolskiy's viper in the north of the Lower Volga Region]. Povolzhskiy Ekologicheskii Zhurnal. 2003;1:82-6. (In Russ.)
 35. Titlianova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefedyeva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, Tran TI, Khakimzyanova FI, Shatokhina NG, Kyrgyz ChO, Sambuu AD. Biologicheskaya Productivnost' Travianykh Ekosistem. Geographicheskkiye Zakonomernosti i Ekologicheskkiye Osobennosti. Novosibirsk: IPA SB RAS; 2018. (In Russ.)
 36. Vekhnik VP. [Critical remarks on fauna and taxonomy of mammals in Samarskaya Luka]. In: Saksonov S.V., ed. Biologicheskoye Raznoobrazie Zapovednykh Territoryi: Otsenka, Okhrana, Monitoring. Moscow-Samara; 2000. P. 310-7. (In Russ.)
 37. Zablotskaya LV [Materials on the ecology of the main species of mouse-like rodents of the Prioksko-Terrasny Reserve and adjacent forests]. Trudy Prioksko-Terrasnogo Zapovednika. 1957;1:170-241. (In Russ.)
 38. Zavyalov EL, Gerlinskaya LA, Ovchinnikova LE, Yevsikov VI [Stress and territorial organization of a local settlement of the water vole (*Arvicola terrestris*)]. Zoologicheskii Zhurnal. 2007;86(2):242-51. (In Russ.)
 39. Zharkov IV. [Ecology and significance of wood mice in the forests of the Kavkazskiy Reserve]. Trudy Kavkazskogo Zapovednika. 1938;1:153-87. (In Russ.)
 40. Zhigal'skiy OA [Synergetic approach to the analysis of probabilistic and deterministic components of seasonal and long-term dynamics of forest voles in the center of their range]. Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk Biol Ser. 2016;6:663-71. (In Russ.)
 41. Adamczewska KA. Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) during the period 1954–1959. Acta Theriol.. 1961;5:1-21.
 42. Aujard F, Perret M. Regulation by photoperiod of seasonal changes in body mass and reproductive function in gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*): Differential responses by sex. Int J Primatol. 2001;22(1):5-24.
 43. Barrett P, Bolborea M. Molecular pathways involved in seasonal body weight and reproductive responses governed by melatonin. J Pineal Res. 2012;52(4):376-88.
 44. Beasley LJ, Zucker I. Photoperiod influences the annual reproductive cycle of the male pallid bat (*Antrozous pallidus*). Reproduction. 1984;70(2):567-73.
 45. Berger PJ, Negus NC, Sanders EH, Gardner PD. Chemical triggering of reproduction in *Microtus montanus*. Science. 1981;214:69-70.
 46. Bergeron P, Réale D, Humphries MM, Garant D. Anticipation and tracking of pulsed resources drive population dynamics in eastern chipmunks. Ecology. 2011;92:2027-34.
 47. Bomford M. Food and reproduction of wild house mice I. Diet and breeding seasons in various habitats on irrigated cereal farms in New South Wales Aust. Wildl Res. 1987;14:183-96.
 48. Boutin S, Wauters LA, McAdam AG, Humphries MM, Tosi G, Dhondt AA. Anticipatory reproduction and population growth in seed predators. Science. 2006;14:1928-30.
 49. Bronson FH. Climate change and seasonal reproduction in mammals. Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci. 2009;364:3331-40.
 50. Bronson FH, Heideman PD. Seasonal regulation of reproduction in mammals. In: Knobil E, Neill JD, eds. The Physiology of Reproduction. New York, NY: Raven Press, 1994. P. 541-83.
 51. Butet A, Delettre YR. Diet differentiation between European arvicoline and murine rodents. Acta Theriol. 2011;56:297-304.
 52. Byers SL, Wiles MV, Dunn SL, Taft RA. Mouse estrous cycle identification tool and images. PLoS ONE. 2012;7(4):e35538.
 53. Champlin AK, Dorr DL, Gates AH. Determining the stage of the estrous cycle in the mouse by the appearance of the vagina. Biol Reproduction. 1973;8(4):491-4.
 54. Canova L. Resource partitioning between the bank vole *Clethrionomys glareolus* and the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in woodland habitats. Boll Zool. 1993;60:193-8.
 55. Dantas MRT, Souza-Junior JBF, Castelo TS, Lago AEA, Silva AR. Understanding how environmental factors influence reproductive aspects of wild myomorphic and hystricomorphic rodents. Anim Reprod. 2021;18(1):e20200213.
 56. Dantzer B, McAdam AG, Humphries MM, Lane JE, Boutin S. Decoupling the effects of food and density on life-history plasticity of wild animals using field experiments: Insights from

- the steward who sits in the shadow of its tail, the North American red squirrel. *J Anim Ecol.* 2020;89:2397-414.
57. Delattre P. Relations prédateurs-proies; le modele arvicola-hermine. *Arvicola.* 1984;1:9-12.
 58. Ducibella T, Schultz RM, Ozil JP. Role of calcium signals in early development. *Semin Cell Develop Biol.* 2006;17(2):324-32.
 59. Eccard JA, Ylönen H. Adaptive food choice of bank voles in a novel environment: choices enhance reproductive status in winter and spring. *Ann Zool Fenn.* 2006;43(1):2-8.
 60. Edmonds KE, Riggs L, Stetson MH. Food availability and photoperiod affect reproductive development and maintenance in the marsh rice rat (*Oryzomys palustris*). *Physiol Behav.* 2003;78(1):41-9.
 61. Elmhagen B, Hellstrom P, Angerbjorn A, Kindberg J. Changes in vole and lemming fluctuations in northern Sweden 1960-2008 revealed by fox dynamics. *Ann Zool Fenn.* 2001;48:167e179.
 62. Fietz J, Klose SM, Kalko EKV. Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (*Glis glis*). *Naturwissenschaften.* 2010;97:883-90.
 63. Franceschini-Zink C, Millesi E. Reproductive performance in female common hamsters. *Zoology.* 2008;111:76-83.
 64. Gashwiler JS. Deer mouse reproduction and its relation to the tree seed crop. *Am Midl Nat.* 1979;102:95-104.
 65. Gębszyńska S. Food habits of the bank vole and phenological phases of plants in an Oak Hornbeam Forest. *Acta Theriologica.* 1976;21(16):223-36.
 66. Gosalbez J, Castien E. Reproductive cycle, abundance and population structure of *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the western Pyrenees. *Mammalia.* 1995;59:385-96.
 67. Gustine D, Barboza P, Adams L, Griffith B, Cameron R, Whitten K. Advancing the match-mismatch framework for large herbivores in the Arctic: Evaluating the evidence for a trophic mismatch in caribou. *PLoS One.* 2017;12(2):e0171807.
 68. Hakkarainen H, Korpimäki E. Does feeding effort of Tengmalm's owls reflect offspring survival prospects in cyclic food conditions? *Oecologia.* 1994;97:209-14.
 69. Hämäläinen A, McAdam AG, Dantzer B, Lane JE, Haines JA, Humphries MM, Boutin S. Fitness consequences of peak reproductive effort in a resource pulse system. *Sci Rep.* 2017;7:9335.
 70. Hansson L. The food of bank voles, wood mice and yellow-necked mice. *Symp Zool Soc Lond.* 1985;55:141-68.
 71. Heroldova M, Janova E. Feeding strategy of two rodent species in a set-aside field and its influence on alimentary tract morphometry. *Mammalia.* 2019; 83(1):34-40.
 72. Holliday R. Food, fertility and longevity. *Biogerontology.* 2006;7:139-41.
 73. Korosov A. *System Ecology of the Common Adder.* Dusseldorf: LAP Lambert Academic Publ.; 2017.
 74. Klenina AA, Vekhnik VA. New data on the reproduction and possible prey objects of *Elaphe dione* (Pallas, 1773) (Reptilia: Colubridae) in specially protected areas of the Samara Region. *J Wildlife Biodiversity.* 2025;9(1):202-8.
 75. Koshkina TV. Ecologic differentiation of species; the vole as an example. *Acta Theriol.* 1967;12(11):135-63.
 76. Kramer A, Merrow M. *Circadian Clocks.* Heidelberg-New York-Dordrecht-London: Springer; 2013.
 77. Kumar V (ed.). *Biological Timekeeping: Clocks, Rhythms and Behaviour.* Springer (India) Pvt. Ltd.; 2017.
 78. Lane JE, Boutin S, Speakman JR, Humphries MM. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *J Anim Ecol.* 2010;79(1):27-34.
 79. Lebl K, Kürbisch K, Bieber C, Ruf T. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *J Comp Physiol.* 2010;180:447-56.
 80. Leshner AI. Dietary Self-Selection by Pregnant and Lactating Rats. *Physiol Behav.* 2010;8:151-4.
 81. Lindström E. Reproductive effort in the red fox, *Vulpes vulpes*, and future supply of a fluctuating prey. *Oikos.* 1988;52:115-9.
 82. Luiselli L, Capula M, Shine R. Reproductive output, costs of reproduction, and ecology of the smooth snake, *Coronella austriaca*, in the eastern Italian Alps. *Oecologia (Heidelberg).* 1996;106(1):100-10.
 83. Luiselli LM, Anibaldi C. The diet of the adder (*Vipera berus*) in two alpine environments. *Amphibia-Reptilia.* 1991;12(2):214-7.
 84. Madsen T, Shine R. Costs of reproduction in a population of European adders. *Oecologia.* 1993;94:488-95.
 85. Madsen T, Ujvari B, Shine R, Olsson M. Rain, rats and pythons: Climate-driven population dynamics of predators and prey in tropical Australia. *Austral Ecol.* 2006;31(1):30-7.
 86. Marcello GJ, Wilder SM, Meikle DB. Population dynamics of a generalist rodent in relation to variability in pulsed food resources in a fragmented landscape. *J Anim Ecol.* 2008;77:41-6.
 87. Messier GD, Garant D, Bergeron P, Réale D. Environmental conditions affect spatial genetic

- structures and dispersal patterns in a solitary rodent. *Mol Ecol.* 2012;21:5363-73.
88. Millesi E, Huber S, Everts LG, Dittami JP. Reproductive decisions in female European ground squirrels: factors affecting reproductive output and maternal investment. *Ethology.* 1999;105(2):163-75.
 89. Nelson RJ, Gubernick DJ, Blom JM. Influence of photoperiod, green food, and water availability on reproduction in male California mice (*Peromyscus californicus*). *Physiol Behav.* 1995; 57(6):1175-80.
 90. Neuhaus P. Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behav Ecology Sociobiol.* 2000;48:75-83.
 91. Nielsen FH. The emergence of boron as nutritionally important throughout the life cycle. *Nutrition.* 2000;16(7-8):512-4.
 92. Olsen P. The stimulating effect of a phytohormone, gibberellic acid, on reproduction of *Mus musculus*. *Aust Wildl Res.* 1981;8:321-5.
 93. Palo RT, Olsson GE. Nitrogen and carbon concentrations in the stomach content of bank voles (*Myodes glareolus*). Does food quality determine abundance? *Open Ecol J.* 2009;2:86-90.
 94. Pendergast BJ, Kriegsfeld LJ, Nelson R. Photoperiodic polyphenisms in rodents: neuroendocrine mechanisms, costs and functions. *Q Rev Biol.* 2001. 76:293-321.
 95. Petrullo L, Boutin S., Lane JE, McAdam AG. Phenotype–environment mismatch errors enhance lifetime fitness in wild red squirrels. *Science.* 2023;379(6629):269-72.
 96. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. 2024. <https://www.R-project.org>
 97. Reading CJ. The influence of body condition and prey availability on female breeding success in the smooth snake (*Coronella austriaca* Laurenti). *J Zool.* 2004;264(1):61-7.
 98. Rödel HJ, Valencak TG, Handrek A, Monclúsa R. Paying the energetic costs of reproduction: reliance on postpartum foraging and stored reserves. *Behav Ecol.* 2017;27(3):748-56.
 99. Ruf T, Bieber C. Physiological, behavioral, and life-history adaptations to environmental fluctuations in the edible dormouse. *Front Physiol.* 2020;11:423.
 100. Selonen V, Varjonen R, Korpimäki E. Immediate or lagged responses of a red squirrel population to pulsed resources. *Oecologia.* 2015;177(2):401-11.
 101. Shanas U, Haim A. Diet salinity and vasopressin as reproduction modulators in the desertdwelling golden spiny mouse (*Acomys russatus*). *Physiol Behav.* 2004;81:645-50.
 102. Shine R. Reproductive strategies in snakes. *Proc R Soc B.* 2003;270:995-1004.
 103. Shultz MT, Piatt JF, Harding AMA, Kettle AB, Van Pelt TIV. Timing of breeding and reproductive performance in murrelets and kittiwakes reflect mismatched seasonal prey dynamics. *Mar Ecol Prog Ser.* 2009;393:247-58.
 104. Speakman JR. The physiological costs of reproduction in small mammals. *Philos Transact Roy Soc B: Biol Sci.* 2008;363(1490):375-98.
 105. Spellerberg IF. Behaviour of a young smooth snake, *Coronella austriaca* Laurenti. *Biol J Linnean Society.* 1977;9(4):323-30.
 106. Stearns SC. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften.* 2000;87:476-86.
 107. Steinman MQ, Knight JA, Trainor BC. Effects of photoperiod and food restriction on the reproductive physiology of female California mice. *Gen Compar Endocrinol.* 2012;176(3):391-9.
 108. Stenseth NC, Viljūgrein H, Jędrzejewski W, Mysterud A, Pucek Z. Population dynamics of *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus flavicollis*: seasonal components of density dependence and density independence. *Acta Theriologica.* 2002;47:39-67.
 109. Stott P, Harris S. Demographics of the European hare (*Lepus europaeus*) in the Mediterranean climate zone of Australia. *Mamm Biol.* 2006;71:214-26.
 110. Suchomel J, Heroldová M. Effect of seed crop of trees on the abundance and body parameters of granivorous mammals in isolated forest stands of Southern Moravia (Czech Republic). *Pol J Ecology.* 2008;56(1):181-6.
 111. Vekhnik VA, Vekhnik VP, Rozentsvet OA, Bogdanova ES. Possible relations between reproduction of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) and oak yield. *Russ J Theriol.* 2019;18(1):33-42.
 112. Vlašín M. Smooth snake (*Coronella austriaca*). In: Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic. Brno; Praha: AOPK ČR; 2001. P. 213-7.
 113. Von Blanckenhagen F, Eccard JA, Ylönen H. Animal protein as a reproductive constraint in spring reproduction of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*). *Ecoscience.* 2007;14(3):323-9.
 114. Wauters LA, Githiru M, Bertolino S, Molinari A, Tosi G, Lens L. Demography of alpine red squirrel populations in relation to fluctuations in seed crop size. *Ecography.* 2008;31:104-14.
 115. Wendland V. Cyclic population changes in three mouse species in the same woodland. *Oecologia.* 1981;48(1):7-12.

116. White TCR. *The Inadequate Environment: Nitrogen and the Abundance of Animals*. Heidelberg: Springer-Verlag; 1993.
117. Wiczorek M, Zub K, Szafrńska PA, Książek A, Konarzewski M. Plant-herbivore interactions: Silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles. *Funct Ecol*. 2015;29:187-94.
118. Williams CT, Lane JE, Humphries MM, McAdam AG, Boutin S. Reproductive phenology of a food-hoarding mast-seed consumer: resource- and density-dependent benefits of early breeding in red squirrels. *Oecologia*. 2014;174:777-88.
119. Wolff JO, Macdonald DW. Promiscuous females protect their offspring. *Trends Ecol Evol*. 2004;19:127-34.
120. Zera AJ, Harshman LG. The physiology of life history trade-offs in animals. *Annu Rev Ecol Systematics*. 2001;32(1):95-126.
121. Zwolak R, Bogdziewicz M, Rychlik L. Beech masting modifies the response of rodents to forest management. *Forest Ecol Management*. 2016;359:268-76.



ОСОБЕННОСТИ ТЕМПЕРАТУРНОГО РЕЖИМА МЕСТООБИТАНИЙ РЕДКИХ СТЕПНЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ БАШКИРСКОГО ПРЕДУРАЛЬЯ

Д.Т. Габбасова*, **Н.И. Федоров**, **П.С. Широких**,
И.Г. Бикбаев, **И.Р. Туктамышев**

Уфимский институт биологии Уфимского федерального исследовательского центра РАН, Уфа, Россия

*Эл. почта: dilara.gt@yandex.ru

Статья поступила в редакцию 21.04.2025; принята к печати 01.07.2025

Температура почвы является одним из параметров, полезных для понимания как поверхностных энергетических процессов, так и региональных экологических и климатических условий и их изменений. Цель настоящей работы – анализ результатов изучения климатических особенностей степных местообитаний уязвимых экосистем Башкирского Предуралья. Температуры почв степных объектов определяли с помощью датчиков Thermochron DS-1922, а иные климатические параметры анализировали с использованием базы данных Era5-Land. Исследования проводились на шести объектах по широтному ряду от северной Мезягутовской лесостепи до степных экосистем на границе с Оренбургской областью. Различия температурного режима почвы местообитаний редких степных сообществ определяются сочетанием ряда факторов: крутизна и экспозиция склонов, состояние растительного покрова, тип почвы, количество осадков, а в зимний период – высота снежного покрова.

Ключевые слова: датчики температуры, температура почвы, осадки, степь, Башкирское Предуралье.

CHARACTERISTICS OF THE TEMPERATURE REGIMEN OF HABITATS OF RARE STEPPE PLANT COMMUNITIES IN THE BASHKIR CIS-URALS

D.T. Gabbasova*, **N.I. Fedorov**, **P.S. Shirokikh**, **I.G. Bikbaev**, **I.P. Tuktamyshv**

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

*Email: dilara.gt@yandex.ru

Soil temperature is essential for understanding both surface energy transfer processes and the regional ecological and climatic conditions and their changes. The objective of the present work is to analyze the results of studies of climatic characteristics of steppe habitats of vulnerable ecosystems of the Bashkir Cis-Urals. Soil temperatures were monitored using Thermochron DS-1922 sensors. Other climatic parameters were analyzed using information available in the Era5-Land database. Studied were six sites along the latitudinal dimension from Mesiagutovskaya forest-steppe to steppe ecosystems at the Orenburg Region borderline. Differences in the soil temperature regime in the habitats of rare steppe plant communities were found to depend on the steepness of hillsides and their exposition to sunlight, the conditions of vegetation cover, the type of soil, and the amount of precipitations and, in winter, on the height of snow cover.

Keywords: temperature sensors, soil temperature, precipitations, steppe, Bashkir Cis-Urals.

Введение

В настоящее время многие экосистемы испытывают климатически обусловленные воздействия, последствия которых могут быть необратимые структурные изменения и снижение биоразнообразия в целом. Однако в разных частях планеты эти изменения происходят с разной скоростью и по-разному влияют на экосистемы. Среди них есть наиболее уязвимые, что обуславливает необходимость оценки влияния климатических изменений на них.

Среди процессов, влияющих на региональную погоду и климат на суше, особую роль играет обмен энергией между атмосферой и земной поверхностью. Его скорость зависит от нескольких факторов, включая температуру почвы. Колебания почвенной температуры изменяют ее распределение от поверхности и влияют на процессы в пограничном слое атмосферы и региональную циркуляцию [35]. Тепловой режим почв является важнейшей составной частью почвенного климата [10]. Температуры почвы на разных глубин-

нах полезны для описания как поверхностных энергетических процессов в экосистеме, так и региональных экологических и климатических условий [40, 41]. Исследованию изменений температуры верхних и глубинных слоев почвы в период современного потепления климата посвящено большое число работ [4, 5, 7, 19, 20-22, 25, 32]. Тенденции изменений температуры в верхних слоях почвы сложны, так как они связаны с режимом осадков и продолжительностью залегания и высоты снежного покрова [6, 23]. Именно тепловой режим, наряду с водным, определяет емкость и интенсивность процессов почвообразования, и в целом биопродуктивность различных экосистем [10]. В Южно-Уральском регионе сохранились ставшие редкими в России крупные участки редких степных ландшафтов, на которых отмечается исключительно высокое разнообразие редких и эндемичных видов растений, в частности – петрофитные степи [12, 14, 15, 28]. Для понимания роли температуры почвы в процессах на поверхности земли, влияющих на погоду и климат, необходим надежный набор данных о температуре почвы [36]. Целью настоящей работы является анализ результатов изучения климатических особенностей местообитаний степных уязвимых природных экосистемах Башкирского Предуралья.

Материалы и методы

В качестве модельных уязвимых редких степных экосистем были выбраны участки существующих и проектируемых особо охраняемых природных территорий в Башкирском Предуралье: в Месягутовской лесостепи – гора Большая Тастуба; в Предбелье (центральная часть Предуралья) – гора Торатау, гора Сусактау, гора Ярыштау, на Белебеевской возвышенности (восточная часть Бугульмино-Белебеевской возвышенности) – степные участки Природного парка "Аслы-Куль"; в Южном Предуралье – Гора Канонникова (рис. 1, табл. 1).

В системе эколого-флористической классификации сообщества модельных уязвимых степных экосистем, на которых проводились исследования, представлены 4 ассоциациями (табл. 1), относящимися к союзам *Helictotricho desertori-Stipion rubentis* Toman 1969 и *Helictotricho desertorum-Orostachion spinosae* Korolyuk 2017 prov., которые объединяют сообщества настоящих и луговых степей степной и южной части лесостепной зоны на территории Западной Сибири и Северного Казахстана, а также степных и лесостепных предгорий и низкогорий Южного Урала и Западного Алтая. В Башкирском Предуралье сообщества ассоциаций обоих союзов занимают лишь небольшие

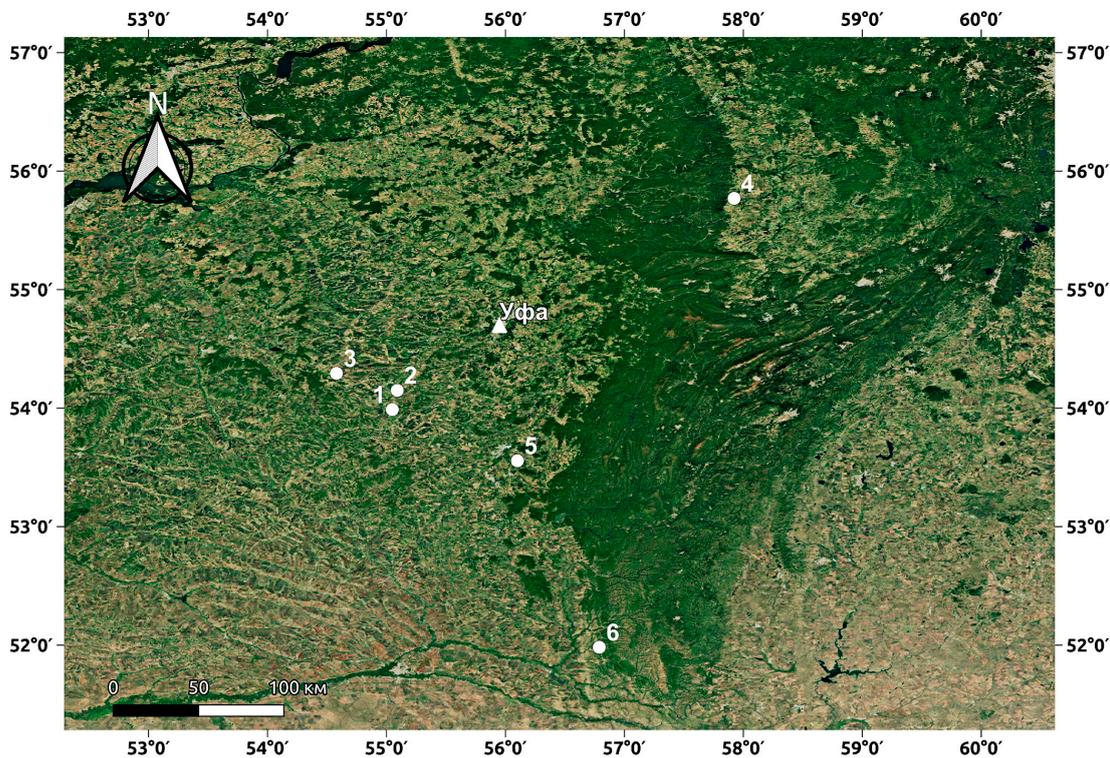


Рис. 1. Расположение модельных участков. Обозначения: 1 – гора Сусактау; 2 – гора Ярыштау; 3 – Природный парк «Аслы-Куль»; 4 – гора Большая Тастуба; 5 – гора Торатау; 6 – гора Канонникова.

площади на вершинах холмов и склонах преимущественно южных экспозиций невысоких сопок и останцев с мелкопрофильными каменистыми или щебнистыми почвами, а также на органогенно-щебнистых и слабо развитых маломощных черноземах, подстилаемых карбонатными породами [26, 27, 29]. На горах Ярыштау и Сусактау петрофитные степи распространены на песчаных почвах, сформировавшихся при разрушении карбонатизированных песчаников.

Экологические условия местообитаний отличаются высокой степенью каменистости (20–60%). Проективное покрытие травяного яруса варьирует в широких пределах (табл. 1). Помимо присутствия ковылей в травостое с высоким обилием и постоянством встречаются: василек сибирский (*Centaurea sibirica*) и овсец пустынный (*Helictotrichon desertorum*). Ядро сообществ составляют виды каменистых степей: лук красноватый (*Allium rubens*), бурачок извилистый (*Alyssum tortuosum*), полынь Маршалла (*Artemisia marschalliana*), мордовник русский (*Echinops crispus*), хвойник двухколосковый (*Ephedra distachya*), тимьян Талиева (*Thymus talijevii*), осока стоповидная (*Carex pediformis*), тонконог жестколистный (*Koeleria sclerophylla*), копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum*), астрагал Гельма (*Astragalus helmii*), углостебельник высокий (*Goniolimon elatum*), пустынная Корина (*Eremogone koriniana*), полынь Лерха (*Artemisia lerchiana*) и ряд дифференцирующих видов [8, 9, 17, 19, 28, 45]. По флористическому составу сообщества отличаются присутствием группы редких и исчезающих видов растений, включенных в Красную Книгу Республики Башкортостан: копеечник крупноцветковый (*Hedysarum grandiflorum*), копеечник серебристолистный (*Hedysarum argyrophyllum*), астрагал Гельма (*Astragalus helmii*), тонконог жестколистный (*Koeleria sclerophylla*), минуартия Краснинникова (*Minuartia krascheninnikovii*), флокс сибирский (*Phlox sibirica*), ковыль Лессинга (*Stipa lessingiana*), ковыль Залесского (*Stipa zaleskii*), ковыль Коржинского (*Stipa korshinskyi*), ковыль красивый (*Stipa pulcherrima*), остролодочник Ипполита (*Oxytropis hippolyti*), бедренец разрезаннолистный (*Pimpinella tomiophylla*) и др.) [11], что делает данные сообщества объектами особого внимания за их состоянием в результате климатических изменений.

Для анализа сезонной и годичной динамики температуры почвы в степных объектах были использованы данные датчиков измерения температуры (Thermochron DS-1922). На каждом модельном участке было установлено по одному датчику в почве на глубине 5–7 см. Регистрация температуры почвы проводилась с 09.11.2022 по 18.10.2023. Показания фиксировались каждый час. В вегетационный период с 16.05.2023 по 18.10.2023 использовались данные датчиков температуры с участков гор Большая Тастуба,

Ярыштау, Сусактау, Торатау и Природного парка "Аслы-Куль". В холодный период с 09.11.2022 по 09.03.2023 использовались данные датчиков температуры с участков гор Ярыштау, Сусактау, Канонникова и Природного парка "Аслы-Куль". На трех участках (Гора Канонникова с 16.05.2023 по 18.10.2023, горы Торатау и Большая Тастуба с 09.11.2022 по 09.03.2023) датчики температуры вышли из строя, в связи с чем показания имели небольшой временной охват.

Для анализа сезонной динамики скорости ветра и количества твердых и жидких осадков также использовались данные климатической базы данных Era5-Land (<https://cds.climate.copernicus.eu/>). Для анализа состояния растительности рассчитывался вегетационный индекс NDVI по космоснимкам Landsat 8 (<https://earthexplorer.usgs.gov/>) в программе QGIS 3.26 (<http://qgis.osgeo.org/>).

Результаты

При анализе данных датчиков температуры почвы за 2023 год установлено, что с начала и до середины вегетационного периода наиболее высокие температуры почвы наблюдались на горе Торатау, а наиболее низкие – на горе Большая Тастуба и в Природном парке "Аслы-Куль" (рис. 2). С середины и до конца вегетационного периода температура почвы в южной части склон гор Сусактау и Ярыштау характеризовались максимальными показателями температуры, даже по сравнению с температурой почв северной части склона горы Торатау, расположенной южнее. В осенний период чаще наблюдались более низкие температуры на горе Торатау.

В середине вегетационного периода среднюю максимальную положительную температуру почвы показали датчики температуры, расположенные на горе Торатау – 25°C, минимальную – датчики, расположенные в Природном парке "Аслы-Куль" – 19°C (рис. 2).

Согласно данным климатической базы данных (Era5-Land), максимальное количество выпавших осадков на протяжении всего вегетационного периода в 2023 году наблюдалось на горе Большая Тастуба, минимальное количество осадков на горе Ярыштау (рис. 3). При этом в середине вегетационного периода наибольшее количество осадков выпало в Природном парке "Аслы-Куль", а наименьшее – на горе Канонникова.

От количества и частоты выпадения осадков зависит состояние растительности. Оно может быть охарактеризовано с использованием вегетационного индекса NDVI, которое также отражает соотношение между зеленой растительностью и ветошью [14]. В 2023 году на объектах степной растительности в середине сезонного развития (15.06.2023 – день 166) NDVI составлял от 0,43 (Ярыштау), что соответствует угнетенной растительности, до 0,64 (Большая Тастуба), что соответ-

Характеристика модельных участков, на которых были установлены датчики температуры

Объект	Период наблюдений	Географические координаты в системе WGS-84	Союз	Ассоциация	Проективное покрытие травяного яруса, % / средняя высота травостоя, см	Высота над уровнем моря, м	Рельеф: уклон, градусы	Экспозиция
Гора Сусактау	09.11.22-18.10.23	53°59'13" с.ш. 55°2'56" в.д.	<i>Helictotricho desertorum-Orostachyion spinosae</i>	<i>Astragalo helmii-Stipetum lessingianae</i> Martynenko et al. 2018	35/25	244	9,98°	95 (ВЮВ)
Гора Ярыштау	09.11.22-18.10.23	54°8'57" с.ш. 55°5'27" в.д.	<i>Helictotricho desertorum-Orostachyion spinosae</i>	<i>Astragalo helmii-Stipetum lessingianae</i> Martynenko et al. 2018	60/30	233	12,15°	154 (ЮЮВ)
Природный парк «Аслы-Куль»	09.11.22-09.03.23	54°17'36" с.ш. 54°34'47" в.д.	<i>Helictotricho desertorum-Orostachyion spinosae</i>	<i>Astragalo helmii-Stipetum lessingianae</i> Martynenko et al. 2018	60/30	316	14,21°	79 (ВСВ)
Гора Большая Тастуба	16.05.23-18.10.23	55°46'11" с.ш. 57°55'24" в.д.	<i>Helictotricho-Stipion</i>	<i>Minuartio krascheninnikovii-Festucetum pseudovinae</i> Bayanov in Yamalov et al. 2011	50/30	393	6,47°	140 (ЮЮВ)
Гора Торатау	16.05.23-18.10.23	53°33'19" с.ш. 56°6'5" в.д.	<i>Helictotricho-Stipion</i>	<i>Trinio muricatae-Centauretum sibiricae</i> Yamalov, Bayanov, Martynenko, Muldashev et Shirokikh 2011	40/25	351	24,01°	68 (ВСВ)
Гора Канонникова	09.11.22-09.03.23	51°58'54" с.ш. 56°47'22" в.д.	<i>Helictotricho-Stipion</i>	<i>Hedysaro argyrophylli-Centauretum sibiricae</i> Yamalov et Sultangareeva 2010	50/25	410	8,81°	242 (ЮЮЗ)

ствуется зеленой растительности. Таким образом, в этот период наблюдалась наибольшая фотосинтетическая активность растительности на севере Предуралья в Месягутовской лесостепи на горе Большая Тастуба, а наименьшая – в центральной части Башкирского Предуралья на горе Ярыштау (рис. 4).

Для выявления особенностей формирования температурного режима почвы в зимний период использовались данные по скорости ветра и количеству осадков только за тот период, где были получены данные с датчиков температуры. Из рисунка 5 видно, что максимальное ветровое воздействие в начале зимнего периода испытывал участок на горе Канонникова, а на-

именьшее воздействие — участок на горе Ярыштау.

Ветровое воздействие влияет на высоту снежного покрова в связи с чем наиболее высокие значения температуры почвы наблюдались на горе Ярыштау, а наиболее низкие — на горе Канонникова (рис. 6). Низкие температуры почвы в зимний период на горе Канонникова связаны также с наименьшим количеством выпавших осадков в ноябре-марте — 92 мм (табл. 2). Из рисунка 6 видно, что к началу весеннего периода линии хода температур на всех участках сближались и в начале марта (04.03.2023 г. — день 63) происходило оттаивание почвы на участках гор Ярыштау, Сусактау, Канонникова и в Природном парке «Аслы-Куль».

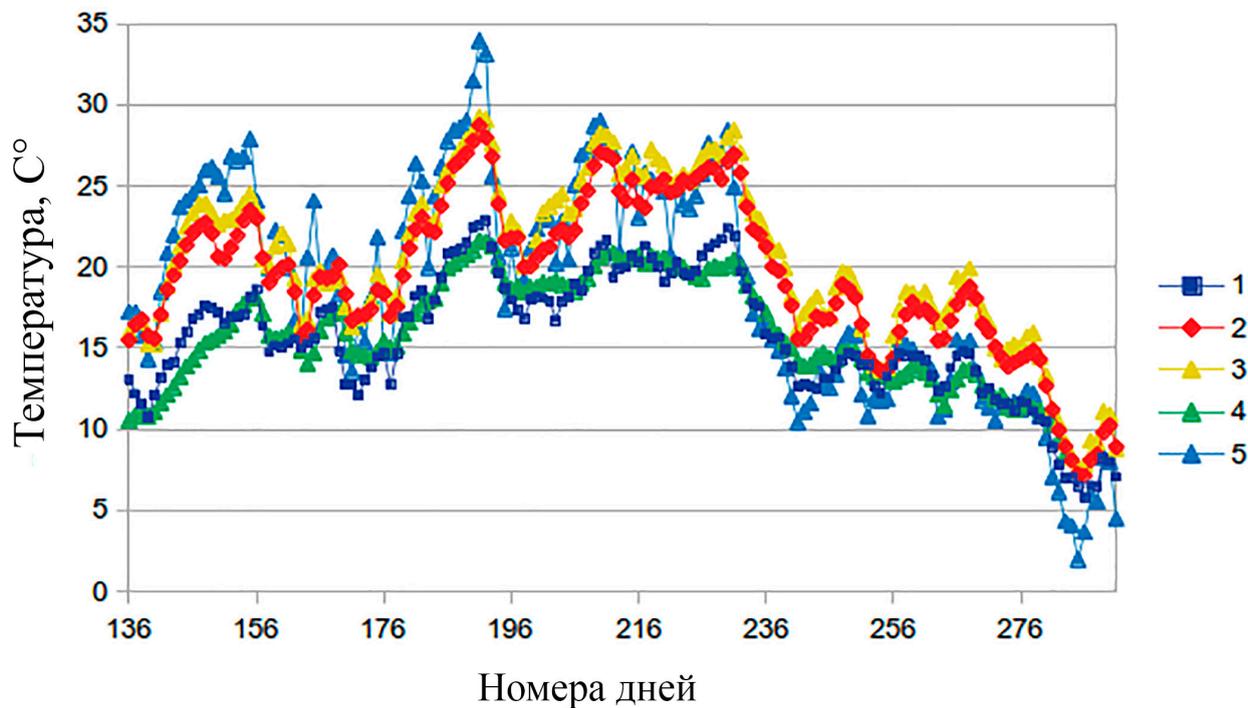


Рис. 2. Динамика среднесуточных температур по данным измерений датчиков температуры на модельных участках за вегетационный период (16.05.2023 по 18.10.2023). Обозначения: 1 – гора Большая Тастуба; 2 – гора Ярыштау; 3 – гора Сузактау; 4 – Природный парк "Аслы-Куль"; 5 – гора Торатау. Отсутствие данных с участка горы Канонникова связано с неисправностью датчиков температуры

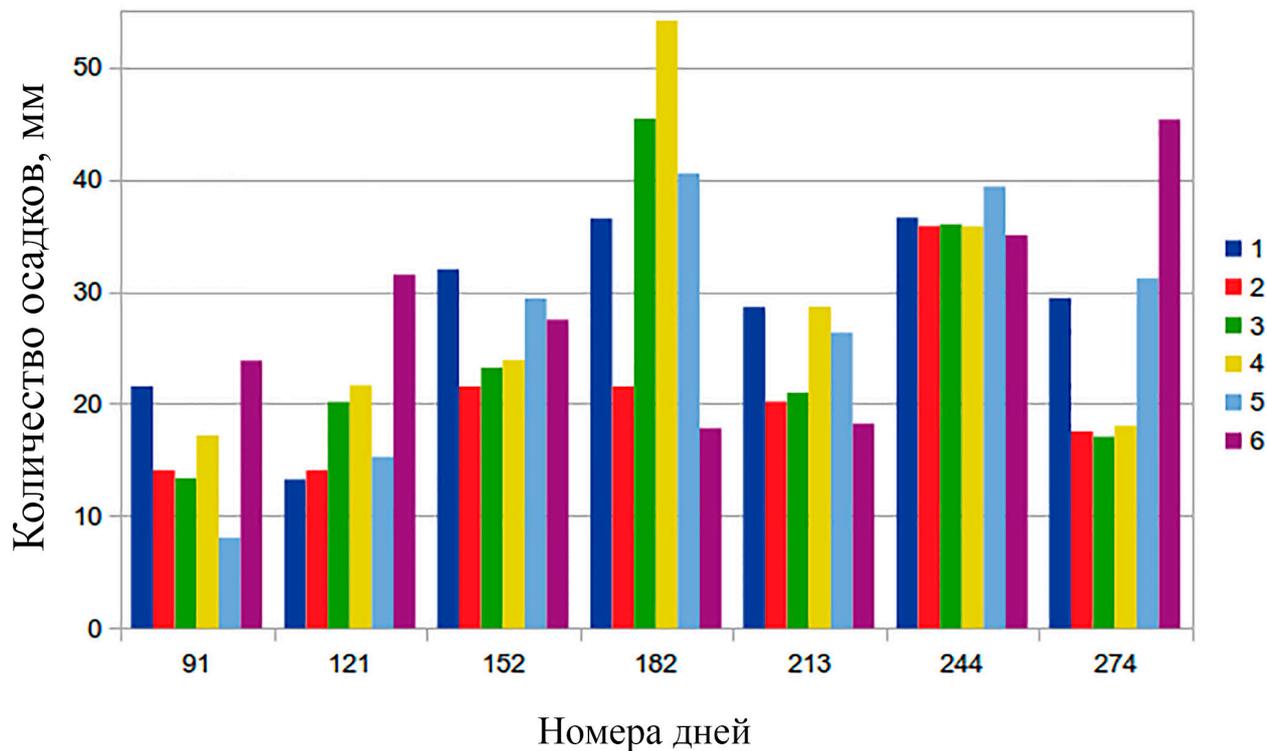


Рис. 3. Показатели количества осадков на модельных участках, по данным климатической базы данных Era5-Land, за вегетационный период (с 01.04.23 по 18.10.23 гг.). Обозначения: 1 – гора Большая Тастуба; 2 – гора Ярыштау; 3 – гора Сузактау; 4 – Природный парк "Аслы-Куль"; 5 – гора Торатау; 6 – гора Канонникова.

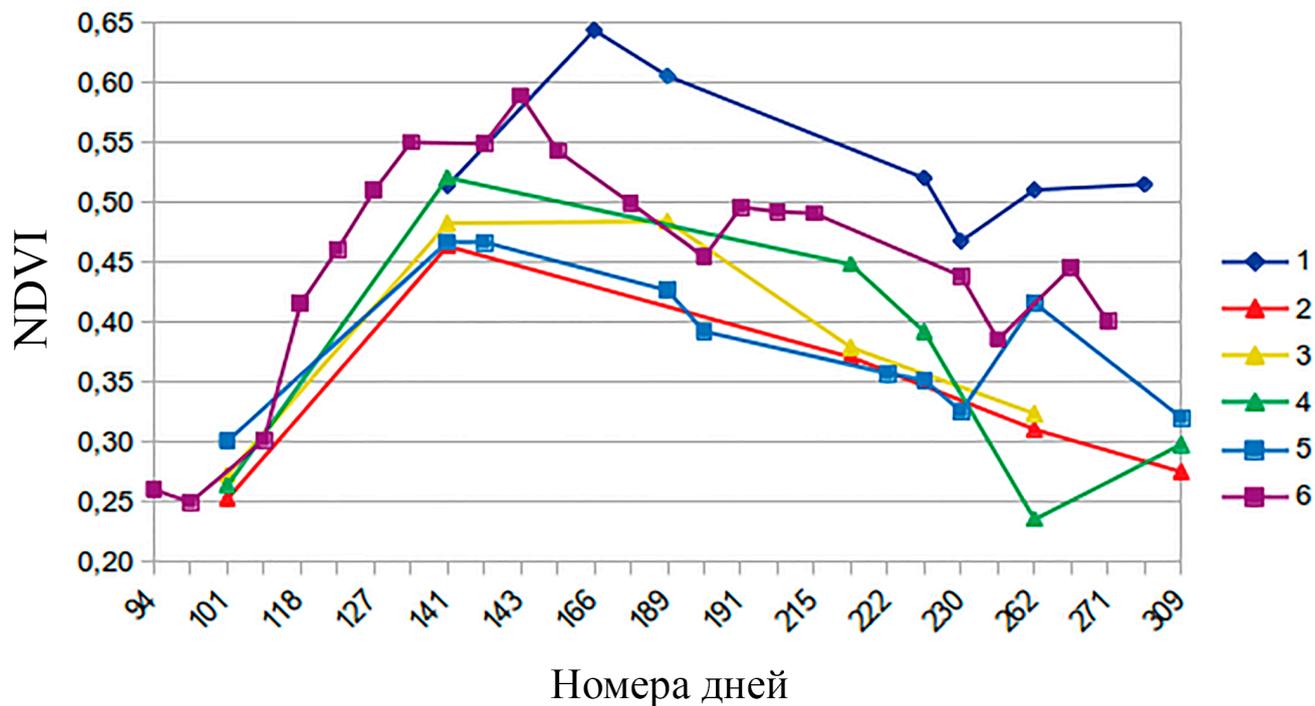


Рис. 4. Значение показателя NDVI на модельных участках за вегетационный период (с 04.04.2023 по 05.11.2023). Обозначения: см. рис. 3.

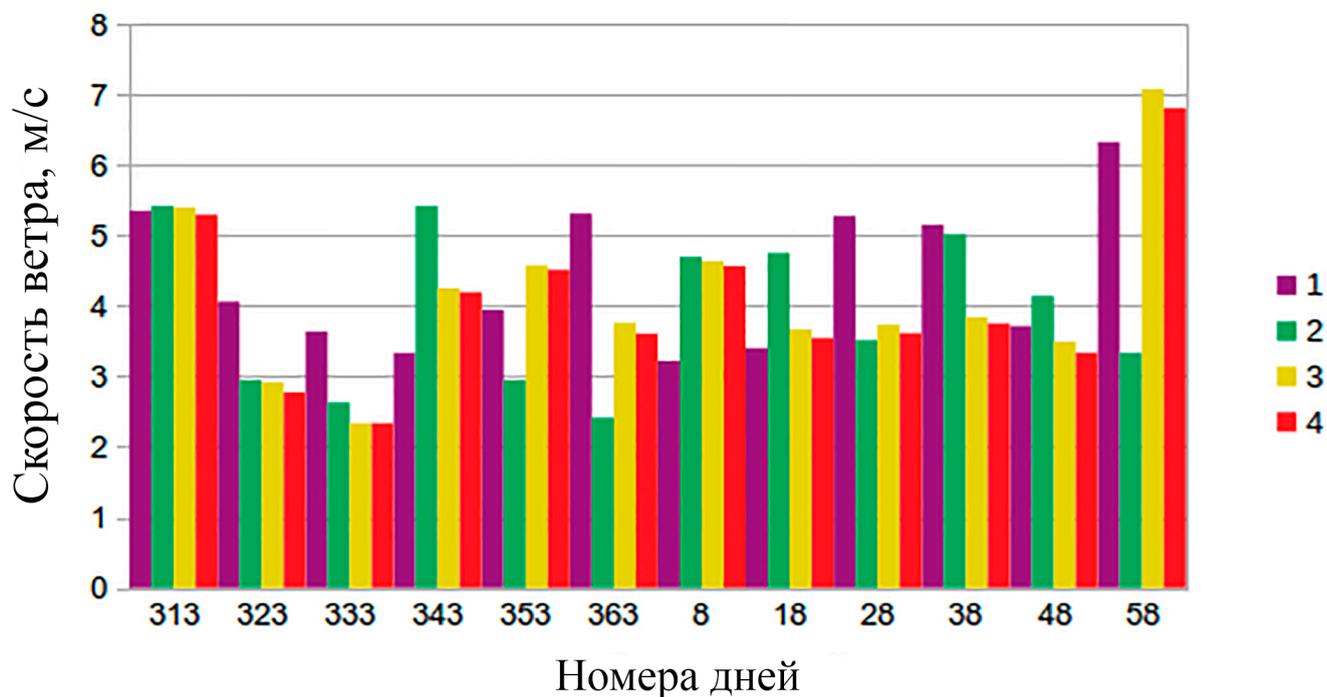


Рис. 5. Максимальная скорость ветра на модельных участках в холодный период (09.11.22 - 09.03.23 гг.) по данным климатической базы данных Era5-Land. Обозначения: 1 – гора Канонникова; 2 – Природный парк "Аслы-Куль"; 3 – гора Сусактау; 4 – гора Ярыштау.

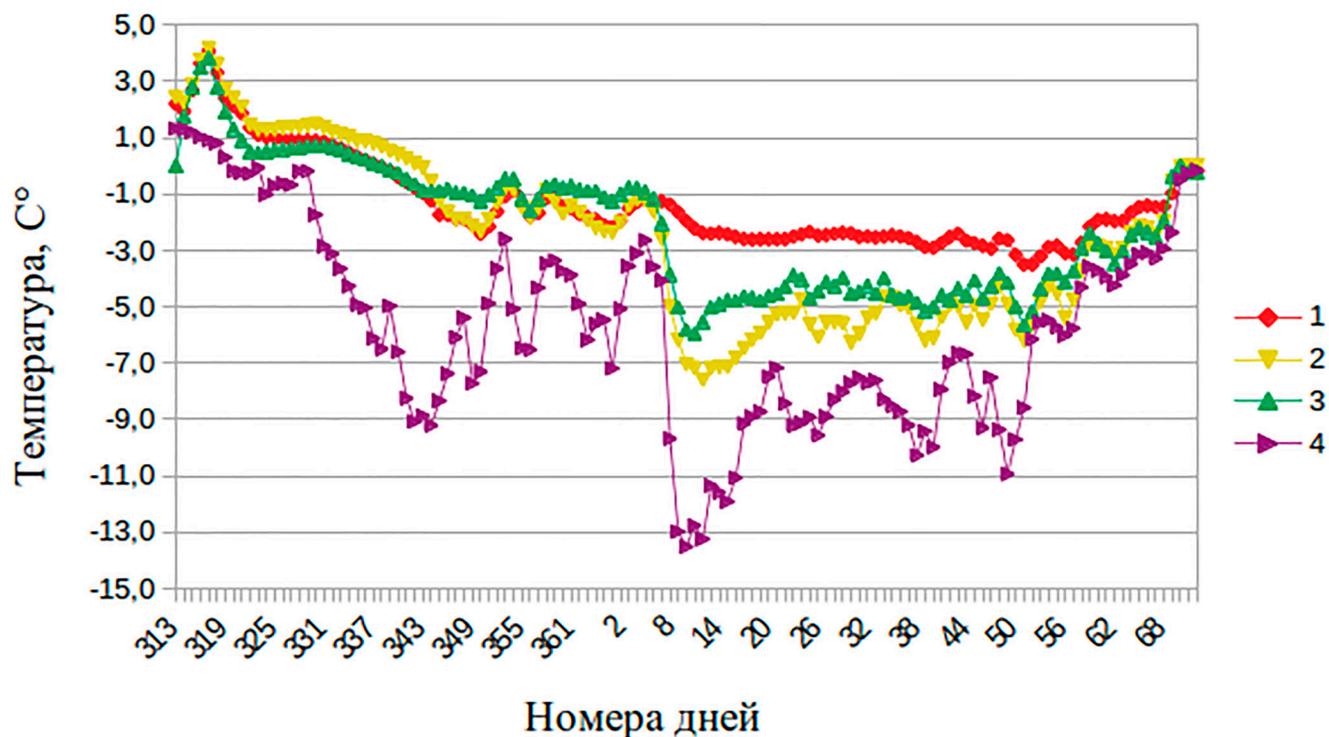


Рис. 6. Динамика среднесуточных температур по данным измерений датчиков температуры на модельных участках в холодный период (09.11.22 по 09.03.23 гг.). Обозначения: 1 – гора Ярыштау; 2 – гора Сусактау; 3 – Природный парк "Аслы-Куль"; 4 – Гора Канонникова. Отсутствие данных с гор Торатау и Большая Тастуба связано с неисправностью датчиков температуры.

Табл. 2.

Показатели количества осадков в (мм) по данным климатической базы данных Era5-Land на модельных участках Горы Канонникова и гор Ярыштау, Сусактау и Природного парка "Аслы-Куль" за период с 09.11.2022 по 09.03.2023.

Месяц	Декада	Гора Канонникова	Гора Ярыштау	Гора Сусактау	Природный парк "Аслы-Куль"
Ноябрь	2	4,39	23,59	22,51	23,86
	3	1,57	28,91	29,20	29,34
Декабрь	1	0,87	2,69	2,57	2,26
	2	0,05	3,20	2,89	3,69
	3	18,97	15,99	14,35	17,66
Январь	1	8,19	25,28	25,24	2,44
	2	0,04	0,33	0,34	0,00
	3	0,04	1,00	0,69	0,01
Февраль	1	0,06	1,62	1,34	1,29
	2	5,79	4,96	5,01	4,88
	3	28,27	13,65	13,69	14,05
Март	1	24,40	18,21	18,21	21,64
Сумма		92,64	139,44	136,03	121,12

Обсуждение

Изучение природы варьирования температуры почвы и факторов, которые оказывают на нее влияние в условиях изменяющейся среды, необходимо для более точной оценки быстротекущих почвенно-биологических процессов, понимания как поверхностных энергетических процессов, так и региональных экологических и климатических условий [36]. Изменение температуры почвы оказывает прямое воздействие на почвенные биотические процессы и гидрологический цикл почвы, например почвенное дыхание [42] и разложение углерода в почве [31, 44]. Процессы промерзания и оттаивания почвы определяют доступность почвенной воды для растительного покрова. Время оттаивания почвы влияет на количество инфильтрации талого снега, вследствие чего происходят изменения в гидрологических характеристиках почвы [30]. При анализе данных за 2023 год выявлено, что в средней части Башкирского Предуралья направление и крутизна склона являлись своеобразными «перераспределителями» инсоляции, что может влиять на интенсивность испарения воды [3]. Данное явление наблюдалось на горе Торатау, которая отличается наибольшей крутизной склона. Там датчики температуры фиксировали с начала и до середины вегетационного периода максимальные значения температур.

Экспозиция склона имеет большое значение в формировании температуры почвы. На южных инсолируемых склонах происходит испарение большего количества воды, чем на северных теневых, и это различие усиливается с повышением крутизны склонов, которое наряду с экспозицией контролирует испарение [38]. Соответственно, растительные сообщества здесь испытывают дефицит влаги, в то время как теневой склон может иметь достаточное увлажнение [9]. В 2023 году наименьшее количество осадков наблюдалось в июле, когда происходит плодоношение многих степных видов. Влияние дефицита влаги в большей степени проявлялась на южных склонах гор Сусактау и Ярыштау, где датчики температуры показывали максимальные значения температуры с середины вегетационного периода в сравнении с температурой почв северной части склона горы Торатау, которая расположена южнее.

Еще одним фактором, определяющим температурный режим почвы, является состояние растительного покрова, отвечающего за формирование приземного микроклимата [23, 35]. Показателем, отражающим интенсивность фотосинтеза растений, является NDVI, значительно коррелирующий с влажностью почвы и количеством выпавших осадков. В обычные годы, значение NDVI степной растительности увеличивается до конца июня – периода максимального развития степной растительности (начала плодоношения злаков и цветения разнотравья). Вполне ожидаемо,

что почвы под более густой растительностью будут в меньшей степени подвержены колебанию температур, поскольку наличие растительности способствует формированию более мягкого микроклимата по сравнению с оголенными участками. Самые высокие показатели NDVI в достаточно засушливый 2023 год наблюдались на горе Большая Тастуба. Данное явление может быть связано с тем, что в этом районе выпало наибольшее количество осадков, и исследуемый участок горы отличается наименьшей крутизной склона.

Горы Ярыштау, Сусактау и Торатау характеризуются наиболее низкими значениями NDVI по сравнению с другими изучаемыми объектами. Причиной этого может являться состав почв. На данных модельных участках почва эрозионного происхождения сложена алевролитами, песчаниками, аргиллитами, мергелями, известняками [17], ввиду этого на склонах распространены песчаные и петрофитные степные сообщества. Кроме того, Ярыштау, Сусактау и Торатау отличаются наибольшей крутизной склона по сравнению с другими объектами. Вследствие этого даже эпизодическое ливневое выпадение жидких осадков в теплый период обеспечивает промывной режим в почвах, увеличивающий вымывание питательных элементов, что снижает продуктивность растительности [13].

Количество выпавших осадков оказывает опосредованное влияние на температурный режим, поскольку в зависимости от этого изменяется объемная теплоемкость почвы [1]. Теплоемкость сырых почв выше, а скорость нагревания при прочих равных условиях меньше, чем у сухих. Наибольшее количество осадков, выпавших в Природном парке "Аслы-Куль" в середине вегетационного периода, вероятно стало одной из причин колебания показателя температуры почвы в этот период времени. Гора Торатау, характеризующаяся наибольшей крутизной склона, отличается более высокой температурой почв при не самом низком показателе количества осадков при сравнении с остальными участками. Вероятно, это объясняется тем, что на крутых склонах происходит быстрый сток атмосферных осадков, и они таким образом оказывают меньшее влияние на температуру почв.

Высота снежного покрова является сильным регулятором температуры почвы и глубины ее промерзания [34]. Самыми холодными на любой территории являются участки с минимальной высотой снежного покрова [1]. Ветровой режим влияет на изменение диапазона минимальных температур почв, а именно на количество твердых осадков. В ветреные дни количество твердых осадков соответственно уменьшается, что влияет на температуру почв. С учетом рельефа местности, даже незначительный ветер уменьшает высоту снежного покрова на элементах рельефа, подверженных ветровому воздействию [34, 37, 39, 43]. От-

существование снега в начале зимы и минимальная высота снежного покрова объясняет низкие значения температуры почв участка горы Канонникова при сравнении с участком горы Ярыштау, где отмечались высокие значения температур почв, вследствие выпадения большего количества осадков на протяжении всего зимнего периода.

Различия температурных режимов почв местобитания редких степных сообществ определяются сочетанием ряда факторов: крутизна и экспозиция склонов, состояние растительного покрова, тип почвы, количество осадков, а в зимний период высота снежного покрова.

Заключение

При прогнозируемых климатических изменениях предполагается аридизация климата Южно-Уральского региона с увеличением температуры и зимних осадков при снижении осадков в летний период, а также увеличение частоты засух (<https://www.meteorf.gov.ru/>

[upload/pdf_download/doklad_klimat2020.pdf](https://www.meteorf.gov.ru/upload/pdf_download/doklad_klimat2020.pdf)). Мониторинг температуры почвы при помощи стандартных метеорологических данных, таких как температура воздуха, количество осадков, скорость ветра, высота снежного покрова, а также рельефа местности позволяют лучше понять биологические и энергетические процессы, происходящие в почве и различия во флористическом составе растительных сообществ. Степные объекты, расположенные по широтному ряду от северной Месягутовской лесостепи до границы с Оренбургскими степями, могут сделать возможной оценку влияния климатических изменений на широкий спектр степных сообществ от луговых до настоящих степей и их петрофитных вариантов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 123020800001-5 «Анализ и прогноз комплексного влияния антропогенных факторов и климатических изменений на растительный покров Южно-Уральского региона».

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Алфимов АВ, Берман ДИ, Булахова НА. Зимние температурные условия в корнеобитаемом слое почв в Сибири и на северо-востоке Азии. Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН. 2012;(3):10-18.
2. Аненхонов ОА, Лю Х, Ху Г, Бадмаева НК. Мониторинг гидротермических условий в экспозиционной лесостепи Западного Забайкалья. Вестник Бурятского научного центра Сибирского отделения Российской академии наук. 2014;(3):255-263.
3. Аненхонов ОА, Санданов ДВ, Лю Х, Королюк АЮ, Ху Г, Гуо В, Чимитов ДГ. Значение термических условий почв в дифференциации растительности экспозиционной лесостепи Забайкалья. Сибирский экологический журнал. 2020;(5):632-646.
4. Васильев АА, Дроздов ДС, Москаленко НГ. Динамика температуры многолетнемерзлых пород Западной Сибири в связи с изменениями климат. Криосфера Земли. 2008;12(2):10-18.
5. Гиличинский ДА, Быховец СС, Сороковиков ВА, Федоров-Давыдов ДГ, Барри РГ, Жанг Т, Алексеева ОИ. Использование данных метеорологических станций для оценки тенденций многолетних изменений температуры почв на территории сезонной и многолетней криолитозоны России. Криосфера Земли. 2000;4(3):59-66
6. Дюкарев ЕА, Головацкая ЕА. Особенности температурного режима торфяной залежи олиготрофного болота в южной тайге Западной Сибири. География и природные ресурсы. 2013;(1):65-71.
7. Золотов СЮ, Ипполитов ИИ, Логинов СВ, Луцицкая ИО, Белая НИ. Сравнение данных реанализа NCEP/NCAR профилей температуры почвы с данными измерений сети станций на территории Западной Сибири. Криосфера Земли. 2011;15(2):14.
8. Золотарева НВ, Королюк АЮ, Ямалов СМ. Сообщества класса Festuco-Brometea Br.-Bl. et tx. Ex Soó 1947 Месягутовской и Красноуфимской лесостепей (Среднее Предуралье). Растительность России. 2019;(37):29-78.
9. Королюк АЮ. Подходы к анализу структуры растительного покрова ландшафтов с пересеченным рельефом. Изв. Самар. науч. центра РАН. 2012;14(5):1280-3.
10. Копысов СГ, Пеньков НА. Термический режим почв как индикатор гидролого-климатических особенностей экосистем. Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 50-летию Института почвоведения и агрохимии СО РАН; 10-14 сентября 2018 г.; Новосибирск. Томск: Издательский Дом Томского государственного университета; 2018. стр. 214-217.

11. Мартыненко ВБ. Красная книга Республики Башкортостан: Растения и грибы. – Москва: Студия онлайн; 2021.
 12. Мелентьева АИ, Мартыненко ВБ. Уникальные памятники природы – шиханы Тратау и Юрактау. - Уфа: Гилем, Башкирская энциклопедия; 2014.
 13. Миркин БМ. Что такое растительные сообщества. Москва: Наука; 1986.
 14. Миркин БМ. Флора и растительность Национального парка «Башкирия». Уфа: Гилем; 2010.
 15. Миркин БМ, Мартыненко ВБ. Природные условия и биота Природного парка «Аслы-Куль». Уфа: Башкирская энциклопедия; 2018.
 16. Миркин БМ, Наумова ЛГ, Соломещ АИ. Современная наука о растительности. М.: Логос. 2002.
 17. Мулдашев АА, Позднякова ЭП, Едренкина ЛА, Сагитов ШЗ, Волков АМ, Богдан ЕА, Соколов ЮВ. Реестр особо охраняемых природных территорий республиканского значения. - Уфа: Белая река; 2016.
 18. Мулдашев АА, Маслова НВ, Елизарьева ОА, Галеева АХ. Характеристика возрастного состава популяций *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) в Башкирском Предуралье. Вестник Оренбургского государственного университета. 2013;10(159):198-201.
 19. Павлов АВ. Мониторинг криолитозоны. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео»; 2008.
 20. Трофимова ИЕ. Современное состояние и тенденции многолетних изменений мерзлотно-термического режима почв Прибайкалья. География и природные ресурсы. 2006;(4):38-45.
 21. Трофимова ИЕ, Балыбина АС. Мониторинг температуры почвы и толщины снежного покрова на территории Иркутской области. Лед и снег. 2012;(1):62-8.
 22. Трофимова ИЕ, Шеховцов АИ. Оценка термического режима почв котловин Прибайкалья и Северного Забайкалья. География и природные ресурсы. 2011;(4):100-7.
 23. Хорошаев ДА, Курганова ИН, де Геренно ВОЛ. Температурный режим серой лесной почвы под сеяным лугом и чистым паром в полевом эксперименте по имитации почвенных засух. Агрофизика. 2019;(4):31-8.
 24. Хорошев АВ, Калмыкова ОГ, Дусаева ГХ. Оценка индекса NDVI как источника информации о наземной фитомассе в степях. Исследование Земли из космоса. 2023;3:27-43.
 25. Шерстюков АБ. Корреляция температуры почвогрунтов с температурой воздуха и высотой снежного покрова. Криосфера Земли. 2008;12(1):79-87.
 26. Ямалов СМ, Баянов АВ, Мулдашев АА, Аверина ЕА. Ассоциации луговых степей Южного Урала. Растительность России. 2013;(22):106-25.
 27. Ямалов СМ, Баянов АВ, Муллагулов РТ, Мулдашев АА. Разнообразие сообществ степей Зауралья Республики Башкортостан. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013;15(3):1531-5.
 28. Ямалов СМ, Баянов АВ, Мартыненко ВБ, Мулдашев АА, Широких ПС. Эндемичные ассоциации петрофитных степей палеорифов Южного Урала. Растительность России. 2011;(19):117-26.
 29. Ямалов СМ, Миркин БМ. Флористическая и географическая дифференциация настоящих и луговых степей Южного Урала. Растительный мир Азиатской России. 2010;2(6):58-65.
- Общий список литературы / Reference List**
1. Alfimov AV, Berman DI, Bulakhova NA [Winter temperature conditions in the root-inhabited layer of soils in Siberia and northeast Asia]. Vestnik Severo-Vostochnogo Nauchnogo Tsentra DVO RAN. 2012;(3):10-8. (In Russ.)
 2. Anenkhonov OA, Liu X, Hu G, Badmayeva NK [Monitoring of hydrothermal conditions in the exposed forest-steppe of Western Transbaikalia]. Vestnik Buriatskogo Nauchnogo Tsentra Sibirskogo Otdeleniya Rossiyskoy Akademii Nauk. 2014;(3):255-63. (In Russ.)
 3. Anenkhonov OA, Sandanov DV, Liu X, Korolyuk AY, Hu G, Guo W, Chimitov DG [Significance of soil thermal conditions in differentiation of vegetation of the exposed forest-steppe of Transbaikalia]. Sibirskiy Ekologicheskiy Zhurnal. 2020;(5):632-46. (In Russ.)
 4. Vasilyev AA, Drozdov DS, Moskalenko NG [Temperature dynamics of perennially frozen rocks in Western Siberia in connection with climate change]. Kriosfera Zemli. 2008;12(2):10-18. (In Russ.)
 5. Gilichinsky DA, Bykhovets SS, Sorokovikov VA, Fedorov-Davydov DG, Barry RG, Zhang T, Alekseyeva OI [Use of meteorological station data for assessment of trends in multiyear changes in soil temperature in the seasonal and perennial cryolithozone of Russia]. Kriosfera Zemli. 2000;4(3):59-66. (In Russ.)
 6. Diukarev EA, Golovatskaya EA [Peculiarities of temperature regime of peat deposit of oligotrophic bog in the southern taiga of Western Siberia]. Geografiya i prirodnye resursy. 2013;(1):65-71. (In Russ.)
 7. Zolotov SY, Ippolitov II, Loginov SV, Luchitskaya IO, Belaya NI [Comparison of NCEP/NCAR

- reanalysis data of soil temperature profiles with data of station network measurements in Western Siberia]. *Kriosfera Zemli*. 2011;15(2):14. (In Russ.)
8. Zolotareva NV, Korolyuk AY, Yamalov SM [Communities of the class Festuco-Brometea Br.-Bl. et tx. Ex Soó 1947 Mesyagutovskaya and Krasnoufimskaya forest-steppe (Middle Urals)]. *Rastitelnost Rossii*. 2019;(37):29-78. (In Russ.)
 9. Korolyuk AY [Approaches to analyzing the structure of the vegetation cover of landscapes featuring rugged relief]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra RAN*. 2012;14(5):1280-3. (In Russ.)
 10. Kopysov SG, Pen'kov NA [Thermal soil mode as the indicator of the hydrological-climate features of ecosystems]. *Materialy Vserossijskoj nauchnoj konferencii s mezhdunarodnym uchastiem, posvyashchennoj 50-letiyu Instituta pochvovedeniya i agrohimii SO RAN; 110-14 sentyabrya 2018 g.; Novosibirsk. Tomsk: Izdatel'skij Dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta; 2018. p. 214-217. (In Russ.)*
 11. Martynenko VB [The Red Book of the Republic of Bashkortostan: Plants and Mushrooms]. *Moskva: Studiya onlain; 2021. (In Russ.)*
 12. Melentyeva AI, Martynenko VB [Unique natural monuments include the Tratau and Yuraktau hills]. *Ufa: Gilem, Bashkirskaya Entsiklopediya; 2014. (In Russ.)*
 13. Mirkin BM [What are plant communities]. *Moscow: Nauka; 1986. (In Russ.)*
 14. Mirkin BM [Flora and vegetation of the Bashkiria National Park]. *Ufa: Gilem; 2010. (In Russ.)*
 15. Mirkin BM, Martynenko VB [Natural conditions and biota of the Asly-Kul Nature Park]. *Ufa: Bashkirskaya Entsiklopediya; 2018. (In Russ.)*
 16. Mirkin BM, Naumova LG, Solomeshch AI [Modern science of vegetation]. *Moscow: Logos; 2002. (In Russ.)*
 17. Muldashev AA, Pozdnyakova EP, Edrenkina LA, Sagitov ShZ, Volkov AM, Bogdan EA, Sokolov YuV [Register of specially protected natural areas of national importance]. *Ufa: Belaya Reka; 2016. (In Russ.)*
 18. Muldashev AA, Maslova NV, Elizaryeva OA, Galeyeva AH [Characterization of age composition of *Hedysarum grandiflorum* Pall. (Fabaceae) populations in the Bashkir Pre-Urals]. *Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2013;10(159):198-201. (In Russ.)
 19. Pavlov AV. [Monitoring of Cryolithozone]. *Novosibirsk: Geo; 2008. (In Russ.)*
 20. Trofimova IE [Current state and trends of multi-year changes in permafrost-thermal regimen of soils in Pribaikalye]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*. 2006;(4):38-45. (In Russ.)
 21. Trofimova IE, Balybina AS [Monitoring of soil temperature and snow cover thickness in the Irkutsk region]. *Led i Sneg*. 2012;(1):62-8. (In Russ.)
 22. Trofimova IE, Shekhovtsov AI [Assessment of the thermal regimen of soils in the basins of Pribaikalye and Northern Transbaikalia]. *Geografiya i Prirodnye Resursy*. 2011;(4):100-107.
 23. Khoroshayev DA, Kurganova IN, de Guerenu VOL [Temperature regimen of gray forest soil under sown meadow and clean fallow in a field experiment on soil drought simulation]. *Agrofizika*. 2019;(4):31-38. (In Russ.)
 24. Khoroshev AV, Kalmykova OG, Dusayeva GK [Assessment of the NDVI index as a source of information about terrestrial phytomass in steppes]. *Issledovaniye Zemli iz Kosmosa*. 2023;3:27-43.
 25. Sherstiukov AB [Correlation of soil temperature with air temperature and snow cover height]. *Kriosfera Zemli*. 2008;12(1):79-87. (In Russ.)
 26. Yamalov SM, Bayanov AV, Muldashev AA, Averinova EA [Associations of meadow steppes of the Southern Urals]. *Rastitelnost Rossii*. 2013;(22):106-25. (In Russ.)
 27. Yamalov SM, Bayanov AV, Mullagulov RT, Muldashev AA [Diversity of steppe communities in the Trans-Urals of the Republic of Bashkortostan]. *Izvestiya Samarskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk*. 2013;15(3):531-5. (In Russ.)
 28. Yamalov SM, Bayanov AV, Martynenko VB, Muldashev AA, Shirokikh PS [Endemic associations of petrophytic steppe paleophytes of the Southern Urals]. *Rastitelnost Rossii*. 2011;(19):117-26. (In Russ.)
 29. Yamalov SM, Mirkin BM [The floristic and geographical differentiation of true and meadow steppes of the Southern Urals]. *Rastitel'nyj mir Aziatskoj Rossii*. 2010; 2(6):58-65. (In Russ.)
 30. Barnett TP, Adam JC, Lettenmaier DP. Potential impacts of a warming climate on water availability in snow-dominated regions. *Nature*. 2005;438(7066):303-9.
 31. Davidson EA, Janssens IA. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*. 2006;440(7081):165-73.
 32. Duchkov AD. Characteristics of permafrost in Siberia. In: *Advances in the Geological Storage of Carbon Dioxide*. Berlin: Springer Publ; 2006. P. 81-92.
 33. Gxasheka M, Dlamini P. Slope aspect of a mountainous grassland landscape shapes the structure of an encroaching shrub (*Euryops floribundus* NE Br): insights from communal grazing sites locat-

- ed at varying distances from rural homesteads. *Comm Ecol.* 2024;25(2):127-143.
34. Hardy JP, Groffman PM, Fitzhugh RD, Henry KS, Welman AT, Demers JD, Nolan S. Snow depth manipulation and its influence on soil frost and water dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry.* 2001; 56:151-74.
 35. Hu G, Liu H, Anenkhonov OA, Korolyuk AY, Sandanov DV, Guo D. Forest buffers soil temperature and postpones soil thaw as indicated by a three-year large-scale soil temperature monitoring in the forest-steppe ecotone in Inner Asia. *Global and Planetary Change.* 2013;104:1-6.
 36. Hu Q, Feng S. A daily soil temperature dataset and soil temperature climatology of the contiguous United States. *J Appl Meteorol.* 2003;42(8):1139-56.
 37. Kubin E, Poikolainen J. Snow and frost conditions in an uncut forest and open clear-cut areas prepared in various ways. *Folia Forestalia. - Helsinki (Finland): Finnish Forest Research Institute; 1982.*
 38. Liu H, He S, Anenkhonov OA, Hu G, Sandanov DV, Badmaeva NK. Topography-controlled soil water content and the coexistence of forest and steppe in Northern China. *Phys. Geogr.* 2012;33(6):561-73.
 39. Mellander PE, Laudon H, Bishop K. Modelling variability of snow depths and soil temperatures in Scots pine stands. *Agricult Forest Meteorol.* 2005;133(1):109-18.
 40. Pan HL, Mahrt L. Interaction between soil hydrology and boundary-layer development. *Boundary-Layer Meteorol.* 1987;38:185-202.
 41. Peters-Lidard CD, Blackburn E, Liang X, Wood EF. The effect of soil thermal conductivity parameterization on surface energy fluxes and temperatures. *J Atmosph Sci.* 1998;55(7):1209-24.
 42. Schlesinger WH, Andrews JA. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry.* 2000;48:7-20.
 43. Stadler D, Wunderli H, Auckenthaler A, Fluhler H, Brundl M. Measurement of frost induced snowmelt runoff in a forest soil. *Hydrol Processes.* 1996;10:1293-304.
 44. von Lutzow M, Kogel-Knabner I. Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition – what do we know? *Biol Fertil Soils.* 2009;46:1-15.
 45. Zang Y, Chen W, Smith SL, Riseborough DW, Cihlar J. Soil temperature in Canada during the twentieth century: Complex responses to anthropogenic climate change. *J Geophys Res.* 2005;110:D03112.



ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННОЙ РИТМИКИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Н.Ф. Двойнова¹, Е.Ю. Дудник²

Сахалинский государственный университет, Южно-Сахалинск, Россия

Эл. почта: ¹dnfsach@yandex.ru, ²cnopa2000@mail.ru

Статья поступила в редакцию 12.05.2025; принята к печати 10.07.2025

Исследованы различия по сезонной ритмике клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и рябины смешанной (*Sorbus commixta* Hedl.), используемых в озеленении территории городского округа «город Южно-Сахалинск» между периодами 1971–1981 годов и 2023–2024 годов. Применялся маршрутный метод наблюдения за прохождением ключевых фенологических фаз в течение всего вегетационного сезона. Выявлены значимые сдвиги во временных рамках протекания фенологических явлений, вызванные природно-климатическими переменами и особенностями городской среды. Отмечено значительное увеличение продолжительности вегетационного периода, а также пространственно-временная дифференциация в прохождении фаз распускания почек, начала цветения и окончания листопада между центральными городскими и пригородными территориями. Работа создает основу для оценки устойчивости древесных растений к изменяющимся климатическим условиям, для формирования практических рекомендаций по озеленению округа и повышения привлекательности зеленых зон для жителей и туристов путем учета биоритмов деревьев.

Ключевые слова: фенология, онтогенез, клен остролистный (*Acer platanoides* L.), рябина смешанная (*Sorbus commixta* Hedl.), маршрутный метод, природно-климатические условия, городская среда.

STUDY OF SEASONAL RHYTHMICS OF WOODY PLANTS IN URBANIZED TERRITORIES

N.F. Dvoynova¹, E.Y. Dudnik²

Sakhalin State University Yuzhno-Sakhalinsk, Russia

Email: ¹dnfsach@yandex.ru, ²cnopa2000@mail.ru

The article reports on the comparison of the seasonal rhythmicity of holly maple (*Acer platanoides* L.) and mixed mountain ash (*Sorbus commixta* Hedl.), which are used for landscaping the territory of the Yuzhno-Sakhalinsk Urban District, in the period 1971–1981 and in the modern time (2023–2024). The route method of observation was used for monitoring the passage of key phenological phases throughout the vegetation season. Significant shifts in the time frames of the phenological phenomena caused by natural and climatic changes and the peculiarities of the urban environment have been identified. There was a significant increase in the duration of the vegetation season, as well as a spatiotemporal differentiation in the phases of budding, of the onset of flowering and of the end of leaf fall between central urban and suburban areas. The work provides a basis for assessing the resistance of woody plants to changing climatic conditions, for developing of recommendations for urban landscaping, and for increasing the attractiveness of green areas for residents and tourists due to taking into account the biorhythms of trees.

Keywords: phenology, ontogenesi, holly maple (*Acer platanoides* L.), mixed mountain ash (*Sorbus commixta* Hedl.), route method, natural and climatic conditions, urban environment.

Введение

Рост и развитие растений связаны с условиями внешней среды [4, 9, 11, 18, 22, 36, 39]. Городская среда создает уникальные условия для роста древесных растений, которые сталкиваются с различными стрессовыми факторами [8, 14, 19, 28]. Климатические, почвенно-грунтовые и топографические факторы составляют комплекс факторов абиотической среды или косной природы. Только при наличии всех этих факторов и оптимальном их сочетании растения могут нормально расти и развиваться [17, 27]. Фенология древесных растений представляет собой важное

направление исследовательской работы, связанное с анализом временных периодов жизненных циклов, в частности, цветения, распускания листьев и других фенофаз растений [6, 12, 33, 38]. Наблюдения за этими процессами в условиях городской среды особенно актуальны, так как городская экосистема значительно влияет на эти циклы. Одним из главных факторов влияния являются суммы эффективных температур, определяющие сроки наступления ключевых жизненных фаз древесных растений. Поэтому постоянный мониторинг фенологических изменений необходим для прогнозирования рационального городского озе-

ления и повышения точности прогнозирования последствий климатических сдвигов [1, 2, 7, 10, 21, 26].

Несмотря на разнообразные ботанические исследования [5, 16, 20, 25, 29, 30, 31], в Сахалинской области практически отсутствуют данные по сезонной ритмике древесных растений на урбанизированных территориях. Однако в 1984 году был выпущен сборник «Эколого-фенологические исследования Сахалинской области», в котором приведены результаты исследований по фенологии развития древесных растений клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и рябины смешанной (*Sorbus commixta* Hedl.) в условиях г. Южно-Сахалинска и его окрестностей в 1971–1981 годы [15]. Данные материалы исследования были использованы нами в качестве контрольных, что позволило сравнить полученные ранее данные с результатами современных наблюдений, проведенных нами в 2023–2024 годах и выявить произошедшие изменения в сроках развития фенофаз исследуемых растений под воздействием изменений природно-климатических факторов, главным образом изменения температуры.

Материалы и методы

Исследовано сезонное развитие древесных растений в городском округе «Город Южно-Сахалинск» (ГО). ГО расположен на равнине юго-востока о. Са-

халин в центральной части Сусунайской долины, вытянутой в меридиональном направлении, между двух хребтов Сусунайским и Бамбуковым (рис. 1). Исследование проводилось на трех территориях, включенных в ГО: г. Южно-Сахалинск и планировочные районы Хомутово и Ново-Александровск (рис. 2).

Площадки исследования подобраны с максимально возможным сходством: рельеф равнинный, водоемы отсутствуют, залегание грунтовых вод верхнее с глубиной от 1,8 до 2,0 м; почва имеет схожие свойства: механические (песчаники легкого гранулометрического состава); физические (водопроницаемость высокая – от 40 до 46 см/сут, объем пористости 45–55%, реакция среды умеренно-кислая, $pH \approx 5,6-6,2$); общий азот – от 0,15 до 0,35%; доступный фосфор – от 16 до 30 мг/кг почвы; обменный калий – от 220 до 280 мг/кг почвы; удаленность от дорог и промышленных предприятий. Все площадки имеют одинаковую ориентацию по сторонам света – юго-запад).

Поскольку исследуемые площадки расположены близко друг к другу, даты наступления сезонов и подсезонов представлены на территории ГО в целом (табл. 1). Анализ показывает заметные изменения в характере наступления сезонов и подсезонов на исследуемой территории. За последние десятилетия отмечается

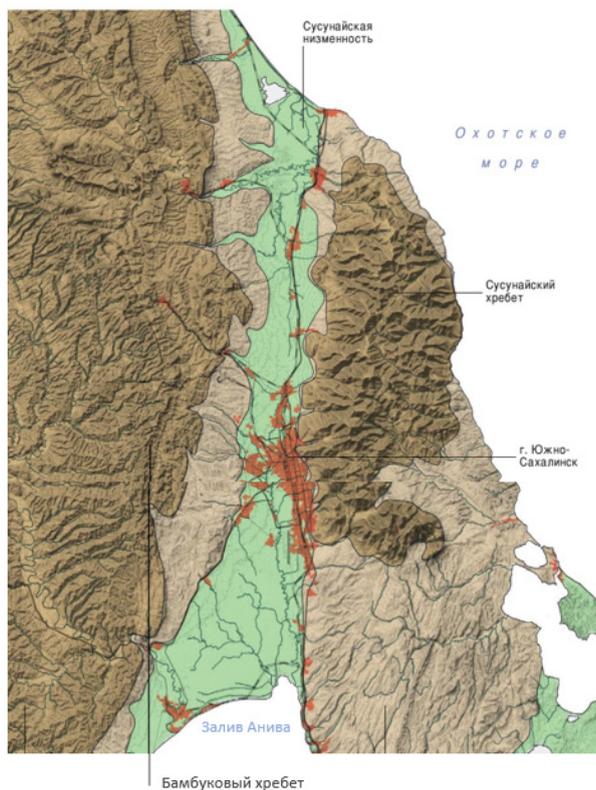


Рис. 1. Географическое положение г. Южно-Сахалинск на о. Сахалин

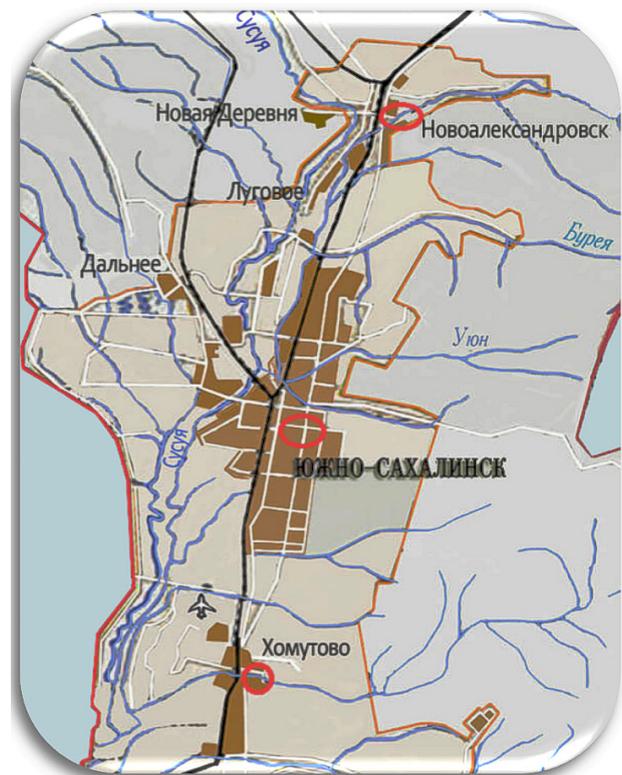


Рис. 2. Точки постоянного фенологического мониторинга объектов исследования

тенденция к сокращению продолжительности зимнего периода, что выражается в более раннем завершении холодных месяцев. Вместе с тем весенний этап демонстрирует постепенное расширение границ, свидетельствуя о быстром пробуждении природы и усиленном развитии растительности. Летний сезон претерпел лишь небольшие изменения в длительности, сохранив стабильность несмотря на повышение среднегодовых температур. Осень же характеризуется большей вариативностью: ее отдельные фазы демонстрируют разноплановые сдвиги, включая и некоторое увеличение начальной стадии осени. Общее изменение структуры сезонов позволяет говорить о формирующемся новом режиме чередования тепла и холода.

Природно-климатические особенности аналогичных территорий в 1971–1981 и 2023–2024 годах сопоставлены в табл. 2. Используются метеорологические данные по Южно-Сахалинску, Ново-Александровску Хомутову, доступные на сайте GISMETEO (раздел – дневник погоды) и на сайте Atlas-yakutia.ru, а именно данные «ВНИИГМИ-МЦД» (<http://meteo.ru/data/>), где представлена статистика за последние 100 лет.

Исходя из данных табл. 2, можно сделать вывод об отчетливой тенденции изменения природно-климатических условий на исследованных территориях. Наблюдаются повышение среднегодовой температуры, смягчение зимнего периода (увеличение абсолютного минимума), интенсивное нагревание летом (рост абсолютного максимума), уменьшение количества осадков, сокращение продолжительности снежного покрова и раннее наступление положительных температур весной. Особенно важным является то, что переход температуры через 0°C в 2023–2024 годах происходит раньше на 10 – 20 дней, чем в 1971–1981 годах, что ускоряет процессы таяния снега и влияет на гидрологический режим территорий.

Анализ данных среднемесячных температур исследуемых территорий с 1971 по 2024 год показал, что средние температуры каждого месяца в 2023–2024 годах были выше, чем в 1971–1981 годах, в среднем на 0,2–2,4 °C. Этот вывод сделан на основании обработки статистических материалов за указанный период.

В геоботаническом отношении ГО расположен в подзоне южной темнохвойной тайги, характеризующейся рядом особенностей. Распространены елово-пихтовые и березовые леса с преобладанием пихты, а также теплолюбивые древесные виды, например, тис и широколиственные (дуб, клен, вяз, ясень и др.), лиственные леса (береза, ива, тополь, осина) в сочетании с лиственницей и кустарниковый компонент тайги (рябина, боярышник, черемуха). Исследования показывают, что разнообразие древесных растений в ГО разное на разных территориях: в парках отмечается большое число видов, в то время как на открытых

участках города это число заметно уменьшается. В зеленых зонах было зафиксировано 56 видов древесных растений, в то время как по городу 38.

В качестве объектов нашего исследования выбраны широко применяемые в городском озеленении ГО древесные виды – клен остролистный (*Acer platanoides* L.) и рябина смешанная (*Sorbus commixta* Hedl.). Этот выбор сделан, поскольку фенофазы тех же видов были изучены в 1971–1981 годах [15]. В табл. 3 представлены характеристики объектов исследования.

Фенологические наблюдения проводили по общепринятым методикам [3, 23, 34]. Важным аспектом исследования стала визуальная регистрация сроков начала и окончания фенологических явлений, что позволило оценить влияние абиотических факторов на развитие и сохранение этих видов. В ходе исследования учитывались концептуальные основы фенологии по И.Н. Бейдеману [3]: «Фенофазы морфологически должны выражаться в появлении на растениях определенных органов – почек, листьев, бутонов, плодов – это связано не только с природными особенностями, но и с комплексом внешних условий. Для комплексной оценки сезонного развития растений в целом по каждой наблюдаемой фенофазе необходимо отмечать количественные показатели фенофаз, устанавливая их путем визуального числа органов, вступивших в фенофазу в пределах одного растения. Началом фенологической фазы считается момент, при котором от 5 до 10 % ветвей древесного растения имеют признаки этой фазы. Конец фенологической фазы отмечается в том случае, когда осталось всего 5 – 10 % ветвей растений с признаками этой фазы. При соблюдении правил проведения наблюдений, сроки наступления фенологических фаз у наблюдаемых экземпляров регистрируются с точностью до суток».

Отмечали следующие фенофазы:

- набухание почек (Пч₁);
- распускание почек (Пч₂);
- начало облиствения (Л₁);
- полное облиствение (Л₂);
- начало цветения (Ц₄);
- конец цветения (Ц₅);
- начало созревания плодов (Пл₁);
- конец созревания плодов (Пл₂);
- начало пожелтения листьев (Л₄₋₁);
- полное пожелтение листьев (Л₄₋₂);
- начало опадения листьев (Л₅₋₁);
- полное опадение листьев (Л₅₋₂);
- начало опадения плодов (Пл₄₋₁);
- конец опадения плодов (Пл₄₋₂).

Эти фенофазы позволяют также определять продолжительность вегетации, цветения и созревания плодов [37]. По данным фенологического мониторинга построены фенологические спектры растений (рис. 3, 4).

Табл. 1

Даты наступления сезонов и подсезонов на территории городского округа «город Южно-Сахалинск», периоды 1971–1981 и 2023–2024 годы.

Сезон/подсезон	Дата начала	Дата завершения	Длительность, дни	Дата начала	Дата завершения	Длительность, дни
	1971 – 1981 гг.			2023 – 2024 гг.		
<i>ГОД</i>	13.11	12.11	365	15.11	14.11	365
<i>ЗИМА</i>	13.11	14.04	153	15.11	07.04	144
Предзимье	13.11	11.12	29	15.11	11.12	26
Глубокая зима	12.12	28.03	107	12.12	27.03	106
Предвесенье	29.03	11.04	14	28.03	07.04	11
<i>ВЕСНА</i>	12.04	06.06	56	08.04	07.06	61
Первовесенье	12.04	21.04	10	08.04	20.04	13
Голая весна	22.04	21.05	30	21.04	19.05	29
Зеленая весна	22.05	06.06	16	20.05	07.06	19
<i>ЛЕТО</i>	07.06	03.09	89	08.06	06.09	91
Перволетье	07.06	16.07	40	08.06	14.07	37
Полное лето	17.07	17.08	32	15.07	16.08	33
Позднее лето	18.08	03.09	17	16.08	06.09	22
<i>ОСЕНЬ</i>	04.09	12.11	70	07.09	14.11	69
Первоосенье	04.09	03.10	30	07.09	08.10	32
Глубокая осень	04.10	29.10	26	09.10	01.11	24
Послеосенье	30.10	12.11	14	02.11	13.11	12

Табл. 2

Сравнительная характеристика климатических показателей исследуемых площадок

Название	Южно-Сахалинск		Хомутово		Ново-Александровск		
	1971 – 1981	2023 – 2024	1971 – 1981	2023 – 2024	1971 – 1981	2023 – 2024	
Тип климата	Умеренно-муссонный						
Среднегодовая температура, °С	+2,5	+2,8	+2,5	+2,7	+2,2	+2,6	
Абсолютный минимум, °С	-36,2	-33,1	-36,8	-34,2	-37,0	-35,6	
Абсолютный максимум, °С	+32,4	+34,7	+34,2	+35,2	+31,4	+33,8	
Количество осадков, мм/год	890	861	874	868	886	857	
Среднегодовая влажность воздуха, %	82	82	82	82	82	82	
Количество часов солнечного сияния	1911	1933	1920	1936	1908	1919	
Высота снежного покрова, см	48	43	52	48	54	50	
Длительность снежного покрова, дн.	142	122	139	117	146	127	
Время схождения снега	Конец апреля – первая половина мая	Середина -	Конец апреля – первая половина мая	Середина – конец апреля	Конец апреля – первая половина мая	Конец апреля – первые числа мая	
Переход температуры выше 0°С	В первой декаде марта	В середине февраля	В первой декаде марта	В середине февраля	В середине марта	В конце февраля	
Преобладающие ветры	Зима	Северные	Северные	Северные, северо-западные	Северные, северо-западные	Северо-западные	Северо-западные летом
	Лето	Южные	Южные	Южные	Южные	Северо-восточные	Северо-восточные

Характеристика объектов фенологических исследований в 2023–2024 годах

Место	Южно-Сахалинск	Хомутово	Ново-Александровск
<i>Клен остролистный</i>			
Число деревьев	12	10	8
Число площадок / площадь, км ²	1/0,07	1/0,04	1/0,19
Возраст, годы	25	23	29
Возрастное состояние	Средневозрастное		
Посадка	Групповая		
<i>Рябина смешанная</i>			
Число деревьев	10	9	11
Число площадок / площадь, км ²	1/0,07	1/0,04	1/0,19
Возраст, лет	20	25	23
Возрастное состояние	Средневозрастное		
Посадка	Групповая		

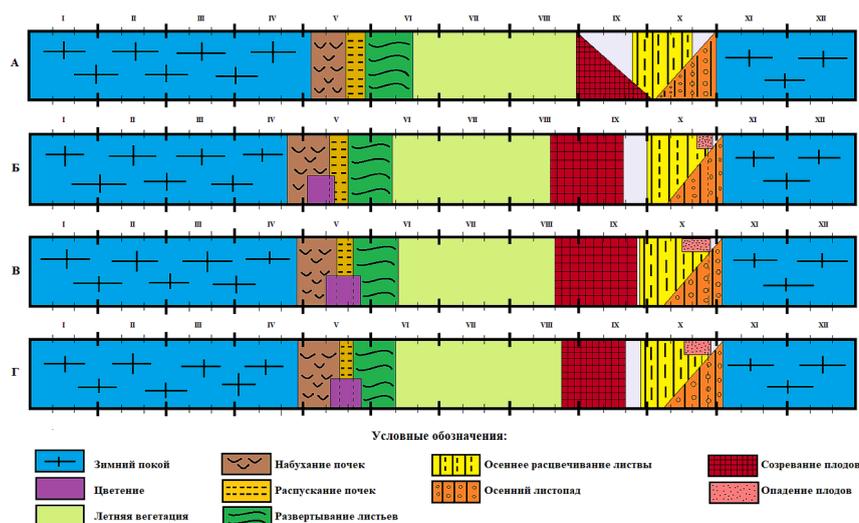


Рис. 3. Линейный феноспектр клена остролистного. А: 1971–1981 годы, Б: Южно-Сахалинск (2023–2024); В: Ново-Александровск (2023–2024); Г: Хомутово (2023–2024).

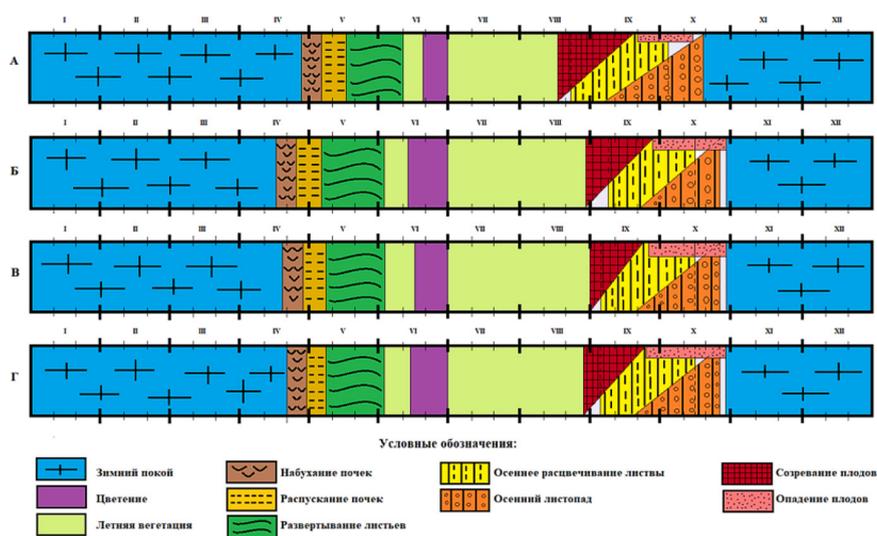


Рис. 4. Линейный феноспектр рябины смешанной. А – 1971–1981 годы, Б: Южно-Сахалинск (2023–2024); В: Ново-Александровск (2023–2024); Г: Хомутово (2023–2024).

Табл. 4

Средние даты наступления фенологических фаз клена остролистного

Период / место	Развитие ростовых почек		Развитие листвы						Цветение		Созревание и опадение плодов (семян)				Длительность, дни		
	Пч ₁	Пч ₂	Л ₁	Л ₂	Л ₄₋₁	Л ₄₋₂	Л ₅₋₁	Л ₅₋₂	Ц ₄	Ц ₅	Пл ₁	Пл ₂	Пл ₄₋₁	Пл ₄₋₂	Цветение	Созревание плодов	Vegetация
1971–81	03.05	19.05	27.05	18.06	23.09	20.10	03.10	30.10	НД*	НД	31.08	01.10	НД	НД	НД	31	170
2023-4 Южно-Сахалинск	23.04	11.05	20.05	09.06	30.09	27.10	09.10	02.11	02.05	14.05	18.08	19.09	22.10	30.10	12	32	199
2023-4 Ново-Александровск	27.04	14.05	22.05	11.06	27.09	27.10	07.10	02.11	10.05	26.05	20.08	25.09	15.10	28.10	16	36	189
2023-4 Хомутово	28.04	16.05	22.05	10.06	27.09	27.10	07.10	02.11	12.05	26.05	23.08	20.09	16.10	28.10	14	29	188

* Нет данных

Табл. 5

Средние даты наступления фенологических фаз рябины смешанной

Период / место	Развитие ростовых почек		Развитие листвы						Цветение		Созревание и опадение плодов (семян)				Длительность, дни		
	Пч ₁	Пч ₂	Л ₁	Л ₂	Л ₄₋₁	Л ₄₋₂	Л ₅₋₁	Л ₅₋₂	Ц ₄	Ц ₅	Пл ₁	Пл ₂	Пл ₄₋₁	Пл ₄₋₂	Цветение	Созревание плодов	Vegetация
1971–81	27.04	5.05	16.05	10.06	22.08	3.10	6.09	19.10	19.06	30.06	16.08	18.09	20.09	14.10	11	33	159
2023-4 Южно-Сахалинск	15.04	24.04	05.05	02.06	07.09	15.10	21.09	26.10	12.06	30.06	29.08	27.09	27.09	29.10	18	29	197
2023-4 Ново-Александровск	18.04	28.04	07.05	02.06	04.09	15.10	19.09	26.10	15.06	30.06	30.08	22.09	25.09	29.10	15	31	194
2023-4 Хомутово	20.04	29.04	07.05	02.06	04.09	15.10	19.09	26.10	13.06	30.06	28.08	24.09	25.09	29.10	17	27	192

Табл. 6

Сдвиги по фенологическим фазам сезонного развития клена остролистного, дни

Период / место	Фенологические фазы														
	Пч ₁	Пч ₂	Л ₁	Л ₂	Л ₄₋₁	Л ₄₋₂	Л ₅₋₁	Л ₅₋₂	Ц ₄	Ц ₅	Пл ₁	Пл ₂	Пл ₄₋₁	Пл ₄₋₂	
1971–81: дата	03.05	19.05	27.05	18.06	23.09	20.10	03.10	30.10	-	-	31.08	01.10	-	-	
2023-4: сдвиг Южно-Сахалинск	+10	+8	+7	+9	-7	-7	-6	-3	02.05	14.05	+13	+12	22.10	30.10	
2023-4: сдвиг Ново-Александровск	+6	+5	+5	+7	-4	-7	-4	-3	-8	-12	+11	+6	+7	+2	
2023-4: сдвиг Хомутово	+5	+3	+5	+8	-4	-7	-4	-3	-10	-12	+8	+11	+6	+2	

Табл. 7

Сдвиги по фенологическим фазам сезонного развития рябины смешанной, дни

Период / место	Фенологические фазы														
	Пч ₁	Пч ₂	Л ₁	Л ₂	Л ₄₋₁	Л ₄₋₂	Л ₅₋₁	Л ₅₋₂	Ц ₄	Ц ₅	Пл ₁	Пл ₂	Пл ₄₋₁	Пл ₄₋₂	
1971–81: дата	27.04	5.05	16.05	10.06	22.08	3.10	6.09	19.10	19.06	30.06	16.08	18.09	20.09	14.10	
2023-4: сдвиг Южно-Сахалинск	+12	+11	+11	+8	-16	-12	-15	-7	+7	0	-13	-9	-7	-15	
2023-4: сдвиг Ново-Александровск	+9	+7	+9	+8	-13	-12	-13	-7	+4	0	-14	-4	-5	-15	
2023-4: сдвиг Хомутово	+7	+6	+9	+8	-13	-12	-13	-7	+6	0	-12	-6	-5	-15	

Результаты и обсуждение

Проведены двухлетние фенологические наблюдения в 2023 и 2024 годах за кленом остролистным и рябиной смешанной в трех районах: г. Южно-Сахалинск (центр) и планировочные районы Ново-Александровск и Хомутово.

Средние даты наступления фенологических фаз для исследуемых древесных растений представлены в табл. 4, 5. Сравнительная оценка исследуемых древесных растений по сезонному развитию в центре города и на окраине (1971–1981 и 2023–2024 годы) представлены в таблицах 6, 7.

На рисунках 3 и 4 показаны фенологические спектры клена остролистного и рябины смешанной в периоды 1971–1981 и 2023–2024 годов в трех районах исследования.

В 2023–2024 годах фенологические фазы у клена остролистного проходят раньше, чем в 1971–1981 годах. Исключение составляют осенние фазы (желтение и листопад), которые приходят позже. К главным изменениям можно отнести раннее распускание почек, начальное и полное облиствение, а также начало цветения. Наименьший сдвиг – полная фаза цветения, наибольший – распускание почек. В Южно-Сахалинске весенние фенофазы наступают в 2023–2024 годах на 5–11 суток раньше, чем в 1971–1981. В периферийных районах (Хомутово и Ново-Александровск) эти процессы происходят позже, чем в городе, на 2–6 суток. Вегетационный период у клена остролистного увеличился во всех пунктах исследования. Наибольший прирост наблюдается в центре Южно-Сахалинска (29 дней), наименьший – в планировочных районах Хомутово (19 дней) и Ново-Александровск (17 дней).

Подобно клену, у рябины смешанной в 2023–2024 годах наблюдается раннее прохождение весенних фенофаз и некоторое отставание осенних при сравнении с 1971–1981 годами. Быстрое распускание почек и облиствение в городе на 11 суток раньше, чем в 1971–1981 годах. Начало пожелтения и листопада на 7–16 суток, в Хомутово задержка на 3–5 суток при сравнении с городом, а в Ново-Александровске интервал промежуточный между интервалами в городе и Хомутово. Вегетационный период у рябины смешанной значительно увеличился во всех пунктах исследования. Наибольший прирост наблюдается в городе (38 дней), меньший прирост – в планировочных районах Хомутово, Ново-Александровск (30 дней).

Таким образом, в 2023–2024 годах отмечены изменения фенологических фаз у древесных растений

при сравнении с периодом 1971–1981 годов: весенние фазы наступают раньше, увеличивается продолжительность вегетационного периода. Также можно отметить пространственные различия между центром города и окраинами.

Заключение

Проведенное исследование выявило изменения в природно-климатических условиях, сезонной ритмике клена остролистного и рябины смешанной в 2023–2024 годах при сравнении с аналогичным исследованием в 1971–1981 годах на рассмотренных территориях Городского округа. В исследуемых районах среднемесячные температуры в 2023–2024 годах стабильно превышают показатели 1971–1981 годов на 0,2–2,4°C, среднегодовые – на 0,3–0,4°C, что сопровождается смягчением зимнего минимума и увеличением максимальной летней температуры. Объем осадков уменьшился на 23–29 мм, а продолжительность снежного покрова сократилась на 15–29 дней создавая предпосылки для раннего наступления весенних фенофаз. Одна из важнейших тенденций – ранний переход температуры через 0°C, происходящий в феврале против марта в 1971–1981 годах, что укорачивает период низких температур и стимулирует более ранние вегетационные процессы у растений.

Удлинение вегетационного периода у исследуемых видов стало возможным благодаря сокращению зимнего периода, удлинению летнего, в связи с чем распускание почек, облиствение, цветение происходят раньше, а пожелтение и листопад наступают позже, чем в 1971–1981 годах, что увеличивает эффективный период роста и развития растений. Городская среда явно демонстрирует эффект «теплового острова», стимулирующий ускорение фенологических фаз. В отличие от контрольного периода, распускание почек, к примеру, у клена в городе проходит на 8 суток раньше, а цветение начинается на 7–10 суток раньше, чем на периферийных участках.

Использованные методы исследования фенологических фаз оказались эффективными инструментами для выявления связей между изменениями природно-климатических условий и фенологией растений. Полученные нами результаты исследования могут служить основой для формирования базы данных фенологической информации о растениях, последующей интеграции с моделями прогнозирования долгосрочной стратегии рационального городского озеленения.

Литература

1. Абаимов ВФ. Дендрология: учебник и практикум для вузов. М.: Юрайт; 2025.
2. Авдеева ЕВ. Специфика роста древесных растений в условиях городской среды. Вестник КрасГАУ. 2008;(4):182-6.
3. Бейдеман ИН. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука; 1974.
4. Березина НА. Экология растений: учебник для вузов. М.: Юрайт; 2025.
5. Беркутенко АН. Древесные растения северного Сахалина. Атлас-определитель. Иркутск.: Облмашинформ; 2007.
6. Булыгин НЕ. Биологические основы дендрофенологии: учебное пособие по курсу дендрологии. Л.: ЛТА; 1982.
7. Булыгин НЕ. Дендрология. Л.: Агропромиздат; 1991.
8. Булыгин НЕ, Калугин ЮГ. Фенологические особенности некоторых видов в Санкт-Петербурге. Растительные ресурсы. 2000;(3):39-47.
9. Бухарина ИЛ, Двоглазова АА. Биоэкологические особенности травянистых и древесных растений в городских насаждениях: монография. Ижевск: Удмуртский университет; 2010.
10. Бухарина ИЛ, Поварничина ТМ, Ведерников КЕ. Эколого-биологические особенности древесных растений в урбанизированной среде. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА; 2007.
11. Владимиров ВН. История фенологических наблюдений [Электронный ресурс] <https://www.agroxxi.ru/zhurnal-agromir-xxi/stati-rastenievodstvo/nakoplenie-i-razvitie-fenologicheskikh-znaniy-v-rossii.html> (дата обращения 22.04.2025).
12. Воскресенский ВС. Экологические особенности древесных растений в урбанизированной среде: автореф... дисс. кан. биол. наук. Казань: 2011.
13. Герасимова АА. Фенологический мониторинг древесно-кустарниковой растительности г. Тюмени: автореф... дисс. кан. биол. наук. Тюмень, 2015.
14. Зайцев ГН. Фенология древесных растений. М.: Наука; 1981.
15. Карташов ЮГ, Корнева ИГ. Эколого-фенологические исследования в Сахалинской области: сборник научных трудов. – Владивосток: Дальневосточный научный центр АН СССР; 1984.
16. Таран АА, Таран Ана, Чабаненко СИ, Шейко ВВ, Кажаяева МВ. Каталог растений Сахалинского ботанического сада ДВО РАН. Южно-Сахалинск: СФ БСИ ДВО РАН; 2011.
17. Кунина ВА. Эколого-биологическая характеристика видов древесных растений в условиях городской среды: автореф... дисс. кан. биол. наук. Ялта; 2021.
18. Латынина НА. Значение фенологии при изучении древесных растений [Электронный ресурс] <https://flora.kak-pochemy.ru/znachenie-fenologii-pri-izuchenii-drevesnyh-rasteniy> (дата обращения 22.04.2025).
19. Лисотова ЕВ. Эколого-физиологические особенности древесных растений в искусственных насаждениях (на примере г. Красноярск): дисс. канд. с.-х. наук. Красноярск; 2022.
20. Матвеева АФ. Флора юго-восточной части острова Сахалин. Международный журнал гуманитарных и естественных наук. 2023;(87): 54-60.
21. Медведева ЕЮ, Сродных ТБ. Фенологическое развитие тополей в условиях города Екатеринбурга. Аграрный вестник Урала. 2014;(121): 56-9.
22. Неверова ОА, Колмогорова ЕЮ. Древесные растения и урбанизированная среда: экологические и биотехнологические аспекты. Новосибирск: Наука; 2003.
23. Никольская АН. Практикум по экологии и охране окружающей среды. М.: Владос; 2001.
24. Янцер ОВ, Терентьева ЕЮ. Общая фенология и методы фенологических исследований. Екатеринбург: УрГПУ; 2013.
25. Петухов АВ. Атлас сосудистых растений окрестностей Южно-Сахалинска. Южно-Сахалинск: Эйкон; 2010.
26. Полякова ЕВ. Особенности развития и жизнеспособность древесных растений в условиях городской среды (на примере г. Владивостока): автореф... дисс. кан. биол. наук. Владивосток; 2004.
27. Саидов НС. Биологические и эколого-физиологические особенности древесных растений



- в условиях городской среды: автореф дисс. канд. биол. наук. Душанбе; 2010.
28. Сунгурова ГА. Особенности фенологии древесных видов на северном и южном пределе их ареалов в условиях интродукционного стресса. Лесной вестник. 2023;(2):49-58.
 29. Смирнов АА. Распространение сосудистых растений на острове Сахалин. Южно-Сахалинск: Институт морской геологии и геофизики Сахалинского научного центра ДВО РАН; 2002.
 30. Толмачев АИ. Геоботаническое районирование острова Сахалина. Л.: АН СССР; 1955.
 31. Толмачев АИ. О флоре острова Сахалина. Комаровские чтения. 1959;(12): 23-31.
 32. Третьяков НН, Третьяков ТВ, Карнаухова ЛА. Практикум по физиологии растений. М.: Агропромиздат; 1990.
 33. Терентьева ЕЮ. Учебно-методический комплекс дисциплины «Методы феномониторинга». Екатеринбург: Урал. гос. ун-т им. А. М. Горького; 2008.
 34. Тишин ДВ, Чижикова НА. Фенология (методика наблюдений). Казань: Казанский федеральный университет; 2022.
 35. Шалыт МС. Стационарные фенологические наблюдения над растительностью и построение фитофенологических спектров. Труды фенологического совещания. 1960;(3):349-58.
 36. Широкова НП. Взаимосвязь фенологии и биологии некоторых видов древесных растений средней полосы России. Молодой ученый. 2014;(21):260-3.
 37. Шиманюк АП. Дендрология. М.: Лесная промышленность; 1974.
 38. Шульц ГЭ. Общая фенология. Л.: Наука; 1981.
 39. Сазонов ЭВ. Экология городской среды: учебник для вузов. М.: Юрайт; 2025.



БИОРАЗНООБРАЗИЕ В ЭКОСИСТЕМАХ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ «НИКОНОВСКИЙ БОР» (ПЕНЗЕНСКАЯ ОБЛАСТЬ) И ВЛИЯНИЕ ПИРОГЕННОГО ФАКТОРА НА ИХ СОСТОЯНИЕ

А.И. Иванов^{1*}, В.Ю. Ильин², О.А. Полумордвинов²

¹Пензенский государственный аграрный университет и ²Пензенский государственный университет,
Пенза, Россия

* Эл. почта: rcgekim@mail.ru

Статья поступила в редакцию 17.03.2025; принята к печати 03.07.2025

Дана комплексная характеристика природных условий, флоры, микобиоты и фауны памятника природы регионального значения (ППРЗ) «Никоновский бор», площадью 860 га, расположенного на надпойменной террасе р. Суры. Наиболее сухие возвышенные участки занимают сосняки: лишайниковые, лишайниково-зеленомошные, разнотравные и черничные. В заболоченных междонных котловинах распространены верховые сфагновые болота. Низины в зоне перехода надпойменной террасы в пойму занимают ольховые леса. Сосудистые растения в пределах ППРЗ представлены 135 видами. Особенностью изученной флоры является присутствие степных видов. На территории ППРЗ обитают виды, занесенные в Красную книгу Пензенской области (2024). Из них 4 вида относятся к сосудистым растениям, 5 видов – к мхам, 8 видов – к лишайникам и 5 видов – к агарикоидным грибам. Кроме того, здесь отмечены 8 видов позвоночных животных и 21 вид насекомых, занесенных в Красную книгу Пензенской области. Из них 6 входят также в Красную книгу Российской Федерации (2019). Это стрекоза дозорщик-император (*Anax imperator*), шмель степной (*Bombus fragrans*), жуки красотел пахучий (*Calosoma sycophanta*) и бронзовка гладкая (*Protaetia speciosissima*), бабочка аполлон обыкновенный (*Parnassius apollo*), оса парнопес крупный (*Parnopes grandior*). Важнейший фактор среды, поддерживающий биоразнообразие и баланс между степными и лесными экотопами в условиях ППРЗ – пирогенный. Первым этапом восстановления растительности на гарях является формирование кустарниковой песчаной степи, которая постепенно трансформируется в лесное сообщество. Кроме того, лесные пожары, уничтожая лесную растительность, создают открытые пространства, благоприятные для обитания редких видов насекомых и растений, необходимых для развития их личинок. Особое влияние пирогенный фактор оказывает на сумчатые грибы из класса Pezizomycetes. «Никоновский бор» представляет собой важнейший ППРЗ, обеспечивающий охрану биоразнообразия не только Пензенской области, но европейской части РФ в целом.

Ключевые слова: грибы, насекомые, памятники природы, пирогенный фактор, позвоночные животные, сосняки.

BIODIVERSITY IN THE ECOSYSTEMS OF THE NATURAL RESERVE NIKONOVSKIY BOR (PENZA OBLAST) AND THE IMPACT OF THE PYROGENIC FACTOR

A.I. Ivanov^{1*}, V.Yu. Ilyin¹, O.A. Polumordvinov²

¹Penza State Agrarian University and Penza State University, Penza, Russia

*Email: rcgekim@mail.ru

Natural conditions, flora, fauna, and mycobiota of the regional nature reserve (RNR) "Nikonovskiy Bor", which occupies 680 hectares above the flood plain of the river Sura in Penza Oblast are characterized comprehensively. The dry elevated plots there are covered by pine forests of the lichen, lichen-mossy, herbaceous and bilberry types. Swampy areas between dunes feature bog-moss mires. Lowlands on the borders between upper terraces and flood plains are occupied by alder woods. Vascular plants in the RNR are represented by 135 species. A peculiar feature of flora there is the presence of steppe species. Species registered in the Red Book of Penza Oblast include 4 vascular plants, 5 mosses, 8 lichens, and 5 agarics and 8 vertebrates and 21 insects. Among insects, eight species are registered in Red Book of the Russian Federation (2024): *Anax imperator*, *Bombus fragrans*, *Calosoma sycophanta*, *Parnassius apollo*, *Parnopes grandior* and *Protaetia speciosissima*. A highly important environmental biodiversity-promoting factor, which helps to maintain a balance between sylvan and steppe ecotopes in RNR condition, is wild fires. The first stage of restoration of vegetation on burnt-out areas is the development of the sandy bush steppe, which gradually transforms into forest communities. Besides, forest fires eliminate forest vegetation and thus create open spaces favorable for rare insect and plants required for development of their larvae. The pyrogenic factor is especially important for Ascomycota species of the Pezizomycetes class. On a whole, "Nikonovskiy Bor" is extremely important for biodiversity conservation in Penza Oblast and moreover the European Russia.

Keywords: mushrooms, insects, natural reserves, pyrogenic factor, pine forests

Введение

Массивы сосновых лесов, расположенные в условиях надпойменных террас речных долин в пределах лесостепной зоны Русской равнины, имеют большое значение с точки зрения охраны биологического разнообразия. С ними связаны южные границы распространения сосняков зеленомошных, лишайниковых и черничных, а также сфагновых болот. По этим лесам проходят южные границы ареалов большого числа бореальных видов сосудистых растений, мхов, грибов и лишайников, а также представителей зообиоты. Этим лесам посвящено множество работ как классиков отечественного лесоведения и лесоводства [38, 39], так и современных исследователей [10, 22, 23, 40]. Однако большинство этих публикаций посвящено трем таким лесным массивам: Хреновский и Усманский сосновые боры в Воронежской и Бузулукский бор в Самарской области. Информация по ряду других подобных лесных массивов отсутствует или крайне ограничена. Одним из них является памятник природы регионального значения «Никоновский бор» в Пензенской области.

В связи с тем, что рассматриваемые сосновые леса расположены в условиях лесостепи, для климата которой характерны периодически повторяющиеся засухи, им свойственна повышенная пожарная опасность. Таким образом, рассматриваемые экосистемы и присущее им биологическое разнообразие формировалось под влиянием пирогенного фактора. Его влиянию наземные экосистемы подвергались в течение всей их эволюции, особенно в тех районах планеты, где периодически повторяются продолжительные засухи [46]. На длительность и силу воздействия пирогенного фактора на живые организмы указывает возникновение в процессе эволюции различных приспособлений к нему у живых организмов. К ним относятся, например, строение семян, которое позволяет сохранить зародыш после воздействия огня, а также толстая корка у деревьев, защищающая камбий [48]. Кроме того, низовые пожары стимулируют прорастание семян у некоторых видов растений, например ракитника русского (*Chamaecytisus ruthenicus* (Fisch. ex Wolf.) Klask). Большое значение пирогенный фактор имеет в циклах развития некоторых грибов, в частности представителей класса пецицимицетов (*Pezizomycetes*) [50].

Основной причиной возгораний всегда были разряды молний. Когда лесные и степные пожары не тушились человеком, и растительность ежегодно выгорала на значительных площадях, живые организмы приспособлялись к пирогенной сукцессии. В результате возникали новые виды, экологические ниши которых соответствуют определенным стадиям восстановления растительности после выгорания, что способствовало увеличению биологического раз-

нообразия. В связи с этим ослабление воздействия пирогенного фактора за счет быстрой локализации и тушения природных пожаров, ведет к существенным изменениям природных экосистем, которое может иметь негативный характер.

Влиянию пирогенного фактора на экосистемы посвящено большое число работ [4, 7, 11, 21]. Наиболее подробно в этом плане изучены степные сообщества. В обзорной статье В.Н. Ильиной [21] детально рассматриваются как положительные, так и отрицательные стороны воздействия пожаров на степную растительность. В отношении же лесов преобладает негативная оценка рассматриваемого фактора. В статье А.П. Гераськиной и соавт. [4] дан подробный обзор отечественной и зарубежной литературы по этой проблеме. Однако в большинстве работ, цитируемых этими авторами, рассматривается деструктивное влияние пожаров на биоту в краткосрочный период непосредственно после выгорания растительности, что несомненно верно в отношении климаксовых лесных сообществ и населяющих их видов. Однако это односторонняя оценка, так как в состав лесных экосистем входят растения, грибы, беспозвоночные и позвоночные животные, которые связаны не с климаксовыми сообществами, а с сообществами, представляющими собой определенные стадии пирогенной сукцессии в процессе их формирования, в первую очередь на гарях после лесных пожаров. На данную закономерность указывает также Г.Б. Гонгальский в отношении почвенных беспозвоночных. Им выявлена особая форма вторичной сукцессии почвенной фауны после лесных пожаров с наличием профильных видов, свидетельствующая о естественном характере лесных пожаров в бореальной зоне, необходимом для их устойчивого функционирования и поддержания биоразнообразия [6].

Лесные пожары оказывают существенное влияние и на физико-химические свойства почв. В литературе имеются доказательства как прямого, так и косвенного влияния пожаров на почвы и подтверждается роль пирогенного фактора как важного агента, влияющего на функционирование и развитие почв лесных экосистем [29, 41].

Действие пожаров малой и средней интенсивности при оптимальном соотношении тепла и влаги может приводить к повышению микробиологической активности почв. При высокой интенсивности пожаров в первые годы микробиологическая активность может снижаться.

О пролонгированном воздействии пирогенного фактора на лесные экосистемы и сукцессионные процессы информации значительно меньше. В большинстве опубликованных работ посвящены изменениям биоты непосредственно на гарях. Их влияние на растительный и животный мир на обширных территориях, где встречаются как выгоревшие в разное время, так

и не затронутые пожаром участки леса, изучено значительно слабее. В обзоре Д.А. Дрисколла с соавторами [43] показано, что следствием пожаров может быть фрагментация лесных сообществ. Из-за выгорания они становятся неоднородными. При этом сообщества, уже перенесшие воздействие пирогенного фактора, могут сдерживать распространение огня на не пострадавшие от него участки. Следствием этого является временное увеличение биоразнообразия. Оно происходит, главным образом, за счет краевого эффекта, который проявляется при пирогенной сукцессии. Следует подчеркнуть, что большинство опубликованных работ посвящены влиянию пирогенного фактора на растительные объекты и почвенную биоту. Информация о влиянии лесных пожаров на энтомофауну и фауну позвоночных очень ограничена [4, 44, 45].

Целью данной работы было на основе комплексного изучения территории памятника природы регионального значения «Никоновский бор» определить влияние пирогенного фактора на современное состояние и формирование биологического разнообразия этого объекта.

Материалы и методы исследования

Исследования проводились в пределах памятника природы регионального значения (ППРЗ) «Никоновский бор». Он находится на территории Городищенского района Пензенской области, в окрестностях остановочной платформы Никоново Куйбышевской железной дороги на землях Чаадаевского лесхоза.

Этот объект относится к числу наиболее крупных лесных особо охраняемых природных территорий (ООПТ) региона и был утвержден в статусе памятника природы Постановлением Законодательного собрания Пензенской области от 26.05.1999 №357-16/23С «Об отнесении природных объектов к памятникам природы областного значения». Первоначально его площадь составляла 1010 га. Однако в дальнейшем в связи с реконструкцией нефтепровода, проходящего по границе, рассматриваемой ООПТ, она была уменьшена до 859,4 га. Материалом для данной статьи послужили результаты полевых исследований авторов, проводившиеся на территории ППРЗ с 1990 по 2024 год. Кроме того, в работе были использованы топографические карты и материалы космической съемки. Изучение растительного покрова и фауны осуществлялось общепринятыми методами с привязкой к квартальной сети и материалам лесоустройства [9, 24]. Для проведения исследований были проложены два маршрута протяженностью около 20 км, охватившие все экотопы, характерные для ППРЗ. Для изучения восстановления растительности на гарях использовались также стационарные исследования на пяти пробных площадях размером 20×20 м. Собранные на маршрутах коллекционные материалы определялись с использованием соответствующих руководств [5, 8, 18, 19, 28, 30, 32, 46].

Общая характеристика ППРЗ «Никоновский бор»

ППРЗ «Никоновский бор» состоит из трех участков, разделенных полотном Куйбышевской железной дороги (рис. 1). Он располагается в пределах надпойменной террасы, которая характеризуется уклоном на юго-восток и слабо всхолмленной поверхностью дюнного характера с перепадами относительных высот от 7 до 19 м. Высоты 165–176 м над уровнем моря соответствуют верхним частям большинства дюнных всхолмлений. Расположенные между дюнами понижения характеризуются высотами от 157 до 160 м.

Надпойменная терраса сложена четвертичными аллювиальными песчаными отложениями [3]. В пойму терраса спускается уступами, имеющими форму вытянутых перпендикулярно руслу р. Суры песчаных грив.

Уровень залегания грунтовых вод в пределах ППРЗ «Никоновский бор», достаточно высок. В связи с этим междюнные котловины характеризуются различной степенью заболачивания и застоем талых вод в весенний период.

Водно-болотные угодья на территории ППРЗ представлены участком р. Сундоровка, оз. Красное, а также 30 низинными осоково-сфагновыми болотами. Общая площадь водных объектов и болот на его территории составляет 30,5 га, или 3,5% от всей площади. Кроме того непосредственно к юго-восточной границе ППРЗ примыкает участок русла р. Суры.

Почвенный покров ППРЗ «Никоновский бор» формировался в различных условиях увлажнения. В условиях песчаных отложений надпойменных террас преобладают дерново-подзолистые слабо дифференцированные песчаные почвы. В мелких понижениях, под редколесьями из березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) с напочвенным покровом из осок и сфагновых мхов, представлены верховые болотно-торфяно-глеевые очень кислые почвы (рН 3,5–3,7). В пойме р. Сундоровка и между песчаными гривами, заходящими в пойму р. Суры распространены пойменные торфянисто-болотные оглеенные супесчаные почвы.

На участках, расположенных на уровне 159–160 м, располагаются верховые сфагновые болота, в условиях которых формируется бурый торф. На участках, прилегающих к пойме, покрытых ольховым лесом, почву подстилает черный осоко-древесный торф, мощность слоев которого не превышает 1 м.

Результаты исследования Сосудистые растения и мхи

Сосудистые растения на территории ППРЗ «Никоновский бор» представлены 135 видами. Из них 62 связаны с влажными ольховыми, ольхово-березовыми, березовыми лесами, травяными и осоково-сфагновыми болотами. Флора сухих местообитаний не-



Рис. 1. Положение ППРЗ «Никоновский бор» относительно Москвы и Пензы и карта-схема объекта.

сколько богаче. В связанных с ними сосновых лесах обитает 79 видов сосудистых растений. Общими для рассматриваемых местообитаний являются 6 видов. Редкими, занесенными в Красную книгу Пензенской области [27], являются 4 вида. Это гвоздика волжская (*Dianthus volgicus* Juz.), плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum* L.), прострел раскрытый (*Pulsatilla patens* (L.) Mill.) и ковыль перистый (*Stipa pennata* L.).

Растительность ППРЗ «Никоновский бор» формировалась в специфичных микроклиматических условиях. С одной стороны южная экспозиция склона, на котором расположена надпойменная терраса, и сухие песчаные грунты в условиях дюнных всхолмлений создают условия крайней сухости. С другой стороны на пониженных участках между дюнами, особенно в условиях замкнутых котловин, имеет место забо-

лачивание и торфообразование. В связи с этим здесь встречаются на одной близкой территории как растения ксерофиты, так и мезофиты и гигрофиты.

К наиболее сухим склонам дюн приурочены сосновые леса. В основном это культуры в возрасте от 8 до 74 лет. Лишь в квартале 133 (рис. 1), имеются насаждения в возрасте 100–105 лет, возможно имеющие естественное происхождение. Для рассматриваемых лесов характерны изреженные древостои с сомкнутостью крон 70–80%, под пологом которых и на прогалинах происходит естественное возобновление сосны обыкновенной (*Pinus silvestris* L.). Популяция данного вида имеет полночленный характер. Это позволяет характеризовать рассматриваемое насаждение как лесную экосистему, не утратившую способности к самовоспроизведению. В подлеске наряду с подростом *P. silvestris* встречается подрост *B. pubescens* и рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia* L.) Ярус кустарников в сосновых лесах сильно изрежен. Проективное покрытие составляет 5–7 %. Кустарники представлены как степными видами – ракитником *C. ruthenicus* и вишней кустарниковой (*Cerasus fruticosa* Pall.), так и лесными – бересклетом бородавчатым (*Euonymus verrucosus* Scop.) и розой майской (*Rosa majalis* Herrm.)

Напочвенный покров соответствует типам сосняков в зависимости от экспозиции склонов и увлажнения. Южные и юго-восточные склоны занимают сосняки лишайниковые, северные и северо-западные лишайниково-зеленомошные. Развитие мохового и лишайникового покрова соответствует возрасту насаждений. В культурах в возрасте 50–75 лет проективное покрытие мхов и лишайников составляет от 30 до 50 %, в сосняках, возраст которых превышает 100 лет, оно возрастает до 60–80%. Среди эпигейных лишайников здесь доминируют кладония лесная (*Cladonia arbuscula* (Wallr.) Flot.) и кладония оленья (*C. rangiferina* (L.) Weber ex F.Y. Wigg). Наряду с указанными видами в пределах ООПТ отмечены редкие лишайники, занесенные в Красную книгу Пензенской области [27], такие как кладонии остроконечная (*C. acuminata* (Ach.) Norrl.), грациозная (*C. gracilis* (Clem.) Whetzel), бескорковая (*C. decorticata* (Florke) Speng.), звездчатая (*C. stellaris* (Opiz) Pouzar et Vězda), дюймовая (*C. uncialis* (L.) F.H. Wigg.), а также эверния мезоморфная (*Evernia mesomorpha* Nyl.), усней жестковолосистая (*Usnea hirta* (L.) F.H. Wigg.) и почти цветущая (*U. subfloridana* Stirt.).

В моховом покрове доминируют дикранум многожковый (*Dicranum polysetum* Sw.) и плеврозий Шрейбера (*Pleurozium schreberi* (Willd. ex Brid) Mitt.) Куртины лишайников и мхов чередуются с пятнами мертвого покрова и изреженным травостоем, представленным кощачьей лапкой двудомной (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn.), вейником наземным (*Calamagrostis epigejos* (L.) Roth.), ландышем майским (*Convallaria majalis* L.), земляникой лесной (*Fragaria*

vesca L.), змееголовником Рюйша (*Dracocephalum ruy-schiana* L.), горчичником горным (*Peucedanum oreoselinum* Moench), купеной аптечной (*Polygonatum officinale* (Mill.) Druce), орляком обыкновенным (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn), очитком большим (*Sedum maximum* (L.) Hoffm.), прострелом *P. patens*, золотарником обыкновенным (*Solidago virgaurea* L.) и др.

На невысоких узких песчаных гривах, пересекающих болота, где влажность воздуха оказывается более высокой, распространены сосняки разнотравные. Подлесок в них имеет проективное покрытие от 30 до 40%. Доминирующим видом в нем является бересклет *E. verrucosus*, встречаются также рябина *S. aucuparia* и крушина ломкая (*Frangula alnus* L.). Травяной покров изреженный. Его проективное покрытие не превышает 40%. В нем доминирует ландыш *C. majalis*. Ему сопутствуют кощачья лапка *A. dioica*, земляника *F. vesca*, орляк *P. aquilinum* и звездчатка ланцетолистная (*Stellaria holostea* L.).

В условиях среднего увлажнения, в приболотных сообществах в основании дюн распространены сосняки черничные, где преобладают растения мезофиты. В основном это представители таежной флоры, находящиеся в пределах рассматриваемой территории на южной границе ареала. В первую очередь это черника обыкновенная (*Vaccinium myrtillus* L.) и брусника обыкновенная (*Vaccinium vitis-idea* L.), местами образующие сплошные заросли, а также зимолюбка зонтичная (*Chimaphila umbellata* (L.) Barton) и ортлия однобокая (*Pirola secunda* L.). Кроме того здесь обычны ландыш *C. majalis*, земляника *F. vesca*, молиния голубая (*Molinia coerulea* (L.) Moench), костяника каменистая (*Rubus saxatilis* L.) и плаун *L. clavatum*. В этих условиях в древостоях усиливается присутствие березы *B. pubescens*, в подлеске появляется крушина *F. alnus* и костяника *R. idaeus*. По мере усиления заболачивания сосняки сменяются сфагновыми болотами с доминированием сфагнума берегового (*Sphagnum riparium* Aongstr.). Кроме того здесь отмечены виды сфагновых мхов сфагнум волосолистный (*S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw.), сфагнум извилистый (*S. flexuosum* Dozy et Molk.) и сфагнум Йенсена (*S. jensenii* H. Lindb.), занесенные в Красную книгу Пензенской области [27]. Из редких видов зеленых мхов в русле р. Сундоровка отмечен водный мох фонтиналис противопожарный (*Fontinalis antipyretica* Hedw.).

На самых сухих южных склонах в сосновых редколесьях и на прогалинах характерно присутствие степных видов псаммофитов, таких как полынь полевая (*Artemisia campestris* L.), хондрилла широколистная (*Chondrilla latifolia* M. Biev.), гвоздика *D. volgicus*, качим метельчатый (*Gypsophila paniculata* L.), овсяница валлиская (*Festuca vallesiaca* Schleich. Ex Gaudin), цмин песчаный (*Helichrysum arenarium* (L.) Moench.), тонконог сизый (*Koeleria glauca* Spreng. DC.), льнянка

дроколистная (*Linaria genyifolia* (L.) Mill.) и ковыль *S. pennata*. В этих условиях увеличивают свое обилие и некоторые виды, рассеяно встречающиеся под пологом леса. Это горичник горный (*Peucedanum oreoselinum* Moench), прострел *P. patens* и очиток *S. maximum*. Кроме травянистых растений в этих условиях обычны степные кустарники вишня *C. pumila* и рабитник *C. ruthenicus*.

Низины, расположенные между дюнами в зоне перехода надпойменной террасы в пойму занимают ольховые леса. В наиболее влажных местах они представлены чистыми насаждениями ольхи клейкой (*Alnus glutinosa* (L.) Graetn) и насаждениями, с незначительным участием березы *B. pubescens*. На менее увлажненных участках роль *B. pubescens* возрастает, и она становится главной лесобразующей породой. В переходной зоне, в основании дюн наряду с *A. glutinosa* в древостоях присутствует дуб обыкновенный (*Quercus robur* L.). Возраст рассматриваемых насаждений варьирует от 50 до 80 лет. Подлесок в них формирует черемуха обыкновенная (*Padus racemosa* L.), встречаются также крушина *F. alnus*, тростник обыкновенный (*Phragmites communis* L.) и малина обыкновенная (*Rubus idaeus* L.). Основным доминантом травяного покрова под пологом леса является крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) На прогалинах и в редколесьях возрастает роль камыша лесного (*Scirpus silvaticus* L.), а в западинах, где долго застаивается вода, небольшие заросли образует *Ph. communis*. Остальные виды встречаются с меньшим обилием и распределяются в зависимости от увлажнения. С наименее заболоченными участками, для которых не характерно застаивание полых вод, связаны сныть обыкновенная (*Aegopodium podagraria* L.), дудник гигантский (*Angelica gigas* Nakai), щитовник гребенчатый (*Dryopteris cristata* (L.) A. Gray), таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* (L.) Maxim), будра плющевидная (*Glechoma hederacea* L.), яснотка крапчатая (*Lamium maculatum* (L.) L.), зюзник европейский (*Lycopus europaeus* L.), вербейник обыкновенный (*Lysimachia vulgaris* L.), бор развесистый (*Milium effusum* L.), мятлик дубравный (*Poa nemoralis* L.) и норичник узловатый (*Scrophularia nodosa* L.). На более влажных местах, где полые воды застаиваются до конца мая – начала июня, характерны череда трехраздельная (*Bidens tripartita* L.), сердечник луговой (*Cardamine pratensis* L.), бодяк огородный (*Cirsium oleraceum* (L.) Scop.), недотрога обыкновенная (*Impatiens noli-tangere* L.), горец перечный *Persicaria hydropiper* (L.) Delarbr., чистяк весенний (*Ranunculus ficaria* L.), лютик ползучий (*R. repens* L.) и шлемник обыкновенный (*Scutellaria galericulata* L.). С сильно заболоченными участками, где вода обычно застаивается до середины лета связаны: осоки сероватая (*Carex canescens* L.), удлиненная (*C. elongata* L.) и береговая (*C. riparia* Curt.), подмаренники болотный

(*Galium palustre* L. и приручейный (*G. rivale* (Sibth. et Sm.) Griseb.) и чистец болотный (*Stachys palustris* L.). Для этих местообитаний характерно присутствие лиан полой заборный (*Calystegia sepium* (L.) R. Br.) и хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.)

Грибы

Грибы, относящиеся к классу агарикомицеты (Agaricomycetes), в пределах рассматриваемой ООПТ изучены достаточно подробно [12-15, 17]. Здесь они представлены 215 видами. Из них пять – паутинник фиолетовый (*Cortinarius violaceus* (Bull.) Quel.), гиропор синеющий (*Gyroporus cyanescens* (Bull.) Quel.), галерина болотная (*Galerina paludosa* (Fr.) Kuehner), галерина сфагновая (*G. sphagnorum* (Pers.) Kuehner) и сыроежка березовая (*Russula betularum* Hora) занесены в Красную книгу Пензенской области [27]. На изучаемой ООПТ выявлено большое число бореальных видов агарикомицетов. Это мухомор порфиновый (*Amanita porphyria* Alb. Et Schwein), паутинники бело-фиолетовый (*Cortinarius alboviolaceus* (Pers.) Fr.), браслетчатый (*C. armillatus* (Fr.) Fr.) и кольчатый (*C. caperatus* (Pers.) Fr.), мокруха розовая (*Gomphidius roseus* (Fr.) Oudem), березовик разноцветный (*L. varicolor* Watling), красноголовик сосновый (*L. vulpinum* Watling), сыроежка желтая (*R. claroflava* Grove), масленок желто-бурый (*S. variegatus* (Sw.) Richon et Roze.) и др. [15]. Здесь они находятся на южной границе своего распространения в условиях Русской равнины. Таким образом, памятник природы Никоновский бор имеет большое значение с точки зрения охраны биологического разнообразия агарикомицетов.

Фауна

Разнообразие почв, микроклиматических условий и растительных сообществ, а также водоемов, различных по размерам, гидрологическим условиям и качеству воды, создают условия для формирования богатой фауны беспозвоночных и позвоночных животных.

В пределах рассматриваемого ППРЗ обитают виды позвоночных животных, характерные для лесных ландшафтов средней полосы России. Из крупных, в том числе промысловых копытных, здесь отмечались сибирская косуля (*Capreolus pygargus* Pall.), пятнистый олень (*Cervus nippon* Temminck) и благородный олень (*C. elaphus* L.), европейский лось (*Alces alces* L.). Все олени кроме *A. alces* – интродуценты. В разные годы их завозили в охотхозяйства области. Оттуда они и проникали на территорию ППРЗ, привлекательность которой для этих животных определяется не только кормовыми ресурсами, но и наличием водоемов. Среди них в первую очередь следует указать реку Сундуровку, которая характеризуется постоянным стоком и высоким качеством воды.

Наличие старых дуплистых деревьев и открытых пространств, в первую очередь поймы и русла реки Суры, а также вырубок и гарей благоприятно для рукокрылых, которые представлены на территории ППРЗ четырьмя видами. Это водяная ночница (*Myotis daubentoni* Kuhl.), бурый ушан (*Plecotus auritus* L.), рыжая вечерница (*Nyctalus noctula* Schreber) и двухцветный кожан (*Vespertilio murinus* L.).

Примечательно, что на территории рассматриваемого ППРЗ обитают представители лесной фауны, которые существуют здесь на южном пределе своих ареалов [20]. К ним относятся обыкновенный глухарь (*Tetrao urogallus* L.), тетерев-косач (*Lyrurus tetrix* L.), рябчик (*Tetrastes bonasia* L.) и множество других лесных видов. Это касается и млекопитающих – зайца-беляка (*Lepus timidus* L.), белки обыкновенной (*Sciurus vulgaris* L.), желтогорлой мыши (*Sylvaemus flavicollis* Melchior), лесной мыши (*S. uralensis* Pallas), рыжей полевки (*Myodes glareolus* Schreber) и лесной куницы (*Martes martes* L.).

Наряду с широко распространенными в Пензенской области видами позвоночных в пределах рассматриваемого памятника природы были отмечены восемь видов, занесенных в Красную книгу Пензенской области [25]: из класса земноводных (Amphibia) – травяная лягушка (*Rana temporaria* L.), из класса пресмыкающихся (Reptilia) – обыкновенная медянка (*Coronella austriaca* Laurenti), из класса птицы (Aves) – большой подорлик *Aquila clanga* Pallas, беркут (*A. chrysaetos* L.) и малый погоньш (*Porzana parva* Scopoli.). Эти виды обнаруживались здесь в период сезонных миграций. К гнездящимся видам на территории ООПТ относятся обыкновенная горлица (*Streptopelia turtur* L.), серая неясыть (*Strix aluco* L.), зеленый дятел (*Picus viridis* L.). Из представителей класса млекопитающих (Mammalia) в зимний период отмечены заходы обыкновенной рыси (*Lynx lynx* L.).

Флористическое разнообразие, наличие водоемов и обширных открытых пространств в виде полей и зарастающих гарей создают благоприятные условия для развития богатейшей энтомофауны, насчитывающей в пределах рассматриваемого памятника природы порядка 700 видов, большая часть которых определена и опубликована [1, 2, 33-37]. Из них 21 таксон относится к числу редких видов, нуждающихся в охране и занесенных в Красную книгу России [26] и Красную книгу Пензенской области [25]. Ниже приводится их перечень, в котором виды, занесенные в Красную книгу России [26] отмечены знаком «**», а виды, включенные в Красную книгу Пензенской области [25] – знаком «*».

По принадлежности к экотопам редкие виды можно разделить на четыре экологические группы [9, 24]: виды лесные – 14, лесостепные – 3, степные – 2 и виды гетеротопные – 2.

К лесным видам относятся представители следующих отрядов: жесткокрылые (Coleoptera) – **красотел пахучий (*Calosoma sycophanta* L.), *красотел бронзовый (*Calosoma inquisitor* L.), *жужелица шагреневая (*Carabus coriaceus* L.), **бронзовка гладкая (*Protaetia speciosissima* Scop.); чешуекрылые (Lepidoptera) – *перламутровка (*Argynnis laodice* Pall.), *мнемозина (*Driopa mnemosyne* L.), *пяденица разноцветная (*Epiranthia diversata* D. et S.), *коконопряд пушистый (*Eriogaster lanestris* L.), *бражник осиновый (*Laothoe amurensis* Staud.), *краеглазка петербургская (*Lasiommata petropolitana* Fabric.), *краеглазка эгерия (*Pararge aegeria* L.), **аполлон обыкновенный (*Parnassius apollo* L.), *мотылек окончатый (*Thyris fenestrella* Scop.); перепончатокрылые (Hymenoptera) – **парнопес крупный (*Parnopes grandior* Pall.).

К лесостепным видам относятся представители Coleoptera *хрущ мраморный (*Polyphylla fullo* L.) и Lepidoptera *голубянки арион (*Phengaris arion* L.) и орион (*Scolitantides orion* Pall.). К степным – Hymenoptera *сколия степная (*Scolia hirta* Schr.) и **шмель степной (*Bombus fragrans* Pall.). К гетеротопным видам (личинки которых развиваются в водоемах) – стрекозы (Odonata) **дозорщик-император (*Anax imperator* Leach.) и *красотка-девушка (*Calopteryx virgo* L.) [24].

Кроме того, в пределах рассматриваемого памятника природы обитает бабочка подалирий (*Iphiclides podalirius* L.), внесение которого планируется в третьем издании Красной книги Пензенской области. Популяция этого вида имеет здесь стабильную численность за счет надежной кормовой базы для гусениц, развивающихся на листьях рябины *S. aucuparia* – вида, широко распространенного в подлеске сосновых лесов.

Важнейшим условием сохранения редких видов насекомых является охрана популяций кормовых растений в пределах ППРЗ и сопредельных территорий. Среди них в первую очередь следует указать очиток *S. maximum*, на котором развиваются личинки бабочек *P. apollo* [33] и *S. orion* [24]. Благодаря широкому распространению этого растения в пределах ППРЗ и расширению его местообитаний за счет заселения им гарей здесь существует наиболее крупная в Пензенской области (возможно и в Среднем Поволжье) популяция *P. apollo*, характеризующаяся стабильно высокой численностью вида. С точки зрения охраны редких видов чешуекрылых имеют значение наряду с *S. maximum* прострел *P. patens* – кормовое растение для мотылька *Th. fenestrella*, хохлатка плотная (*Corydalis solida* L.) – для *D. mnemosyne* [34], фиалка болотная (*Viola palustris* L.) – для *A. laodice*, душица обыкновенная (*Oryganum vulgare* L.) – для *Ph. arion* [24]. Таким образом, охрана кормовых растений для личинок редких видов насекомых, особенно монофагов, является важнейшим условием их сохранения на территории ППРЗ.

Не менее важное природоохранное значение имеют здесь также виды растений, обеспечивающие нектаром имаго редких видов, в частности бабочек. Например, у *P. apollo* здесь выявлено питание на цветущих пусторебернике зубчатом (*Cenolophium denudatum* Tutin.), васильке шероховатом (*Centaurea scabiosa* L.), герани кровавокрасной (*Geranium sanguineum* L.) и наголоватке васильковой (*Jurinea cyanooides* (L.) Reich.) [35].

Пирогенный фактор

Формирование биологического разнообразия ППРЗ «Никоновский бор» тесно связано с длительным влиянием пирогенного фактора на его экосистемы. Об этом свидетельствует присутствие углей в разных почвенных горизонтах, которое обнаруживается при изучении почвенных разрезов. Масштабные лесные пожары в последние десятилетия на территории рассматриваемого памятника природы происходили в 2010 году. В результате этого на значительных площадях, порядка 20% территории ППРЗ, лесная растительность была полностью уничтожена.

Как показали наши наблюдения на пробных площадях, проводившиеся с 2010 по 2024 год, первым этапом формирования растительности на выгоревших участках является массовое развитие иван-чая узколистного (*Epilobium angustifolium* (L.) Scop.) и сорных видов: мари гибридной (*Chenopodium hybridum* (L.) S. Fuentes, Uotila et Borsch), гречишки вьюнковой (*Fallopia convolvulus* (L.) A. Love), мелкопестника канадского (*Erigeron canadensis* L.) и др. Низовой пожар также стимулирует прорастание семян ракатника *Ch. ruthenicus*, который на затронутых им участках формирует сплошные заросли. В течении 5–6 лет на горях происходит формирование песчаной кустарниковый степи, где на фоне куртин *Ch. ruthenicus* и вишни *C. fruticosa* распространены степные виды трав и псаммофитов: полыни *A. campestris*, хондриллы *Ch. latifolia*, гвоздики *D. volgicus*, овсяницы *F. vallesiaca*, качима *G. paniculata*, бессмертника *H. arenarium*, тонконога *K. glauca*. В дальнейшем на 9–12 год в сообщество песчаной степи вселяется семенной подрост березы *B. pubescens* и сосны *P. silvestris*, что в итоге ведет к естественному восстановлению лесной растительности. В том случае, если на горях создаются лесные культуры, восстановление лесной растительности резко ускоряется, а наблюдаемые стадии пирогенной сукцессии выпадают. Это негативно сказывается на биоразнообразии территории ППРЗ в целом.

Несмотря на приуроченность к избыточно увлажненным местам, осоково-сфагновые болота в засушливые годы также страдают от пожаров. Это связано с тем, что при понижении уровня грунтовых вод оторфованная подстилка и торф просыхают, в связи с чем оказывается возможным их возгорание. Выгорание торфа приводит к углублению котловины,

занимаемой болотом, и усилению заболачивания, а также к смене растительности. После пожаров сфагновые болота сменяются травяными с преобладанием тростника *Ph. communis* и кустарниковых видов ив. Восстановление нарушенного пожаром сообщества начинается по периферии сгоревшего болота. Здесь развивается самосев березы *B. pubescens* и восстанавливается моховой покров из уцелевших от пожара куртин сфагновых мхов. Как показывают наблюдения на выработанных и сгоревших торфяниках в 40-е годы XX века, этот процесс занимает 50–60 лет [16]. Поэтому, нарушения, созданные пожаром, не являются необратимыми.

Сильное влияние пирогенный фактор оказывает на микобиоту. Выгорание климаксовых сообществ сосновых лесов ведет к сокращению площадей местообитаний типичных для них напочвенных агарикомицетов и лихенизированных грибов, в первую очередь редких, занесенных в Красную книгу Пензенской области [27]. Так, после пожаров 2010 года в пределах рассматриваемого памятника природы исчез редкий вид лишайников цетрария исландская (*Cetraria islandica* (L.) Ach.) и сильно сократились площади обитания кладонии *C. stellaris*. Однако на горях стал развиваться, не отмечавшийся до пожаров вид *C. de-corticata*.

Особенно сильное влияние пирогенный фактор оказывает на сумчатые грибы, относящиеся к классу Pezizomycetes [15]. В первую очередь это ризина волнистая (*Rhizina undulata* Fr.) – вид, который развивается исключительно после низовых пожаров и плодовых тел вне гарей не образует. В этих условиях плодовые тела этого вида развиваются массово. Обычно ему сопутствует базидиальный гриб чешуйчатка угольная (*Pholiota highlandensis* (Peck) Quadr. et Lunghini). С горями связаны также все находки строчка съедобного (*Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr.) в пределах рассматриваемой ППРЗ. Сильное влияние пирогенный фактор оказывает на сморчок конический (*Morchella elata* Fr.). Это связано с тем, что в цикле развития данного вида имеются склероции – структуры, образованные толстостенными гифами, находящиеся в состоянии покоя [49]. Они при обычных условиях не прорастают одновременно и сохраняются в почве достаточно долго в состоянии анабиоза. Высокая температура, возникающая в результате выгорания подстилки, стимулирует их одновременное прорастание. Развивающийся из склероциев мицелий после пожаров оказывается вне конкуренции со стороны других видов грибов напочвенных сапротрофов, не устойчивых к высоким температурам, что обеспечивает массовое развитие плодовых тел рассматриваемого вида. Формирование целой группы видов, в циклах развития которых существенную роль играет пирогенный фактор, указывает на его эволюционное значение.

На фауну пирогенный фактор также оказывает существенное влияние. Во время пожаров большинство видов позвоночных, способных к быстрому передвижению, покидают подверженную им территорию. Однако в дальнейшем, в процессе пирогенной сукцессии, травянистые растения и подрост деревьев, появляющиеся на зарастающих гарях, привлекают оленей *C. elaphus*, лосей *A. alces* и других травоядных. Это закономерность имеет место и в других регионах [45].

Образующиеся открытые пространства после выгорания леса способствуют увеличению численности насекомых, включая редких, живущих в условиях песков, это оса *S. hirta*, занесенная в Красную книгу Пензенской области [25], а также пчела осмия приморская (*Melanostmia maritima* Friese), включение которой планируется в третье издание Красной книги Пензенской области. Это северный лесной вид, связанный с дюнным рельефом. В Европе он ассоциируется с прибрежными дюнами. Его популяции фрагментированы, и по результатам европейской региональной оценки этот вид занесен в «European Red List of Bees» [49] как находящийся под угрозой исчезновения. До настоящего времени данный вид в Пензенской области был обнаружен только в пределах рассматриваемого памятника природы. Кроме того, с песками связаны более распространенные виды насекомых, численность которых увеличивается в условиях гарей: жук скакун лесной (*Cicindela sylvatica* L.), оса церцерис песчаный (*Cerceris arenaria* L.), голубокрылая кобылка (*Oedipoda caerulea* L.) и др. С песками также связаны несколько видов семейства муравьиных львов (Myrmeleontidae spp.). Их личинки устраивают в песке свои ловчие воронки, при помощи которых они ловят представителей различных видов муравьев из родов *Myrmica*, *Formica*, *Lasius* и др.

Обилие обгоревшего валежника и сухостоя на гарях способствует увеличению численности некоторых видов насекомых-ксилофагов, например, это жуки большая сосновая златка (*Chalcophora mariana* L.), усач бронзовый сосновый (*Cerambyx galloprovincialis* Oliv.) и др., а по краям болот на обгорелых стволах ив (*Salix*) – древооточек пахучий (*Cossus cossus* L.) и усач ивовый толстяк (*Lamia textor* L.).

Углубление котловин торфяных болот и затопление их водой способствует увеличению численности гетеротопных видов насекомых, личинки которых развиваются в воде. Это улучшает кормовую базу околоводных птиц. Кроме того, активное развитие поросли осины (*Populus tremula* L.) и кустарниковых видов ив *Salix* sp. на выгоревших болотах обеспечивает кормом копытных особенно в зимнее время.

Благодаря хорошему освещению увеличивают свое обилие кормовые растения, такие как очиток *S. maximum*, для личинок редких видов насекомых, а также

виды растений, цветки которых служат источником пищи для имаго.

В тоже время следует подчеркнуть, что позитивное влияние на биоту пирогенный фактор может оказывать только в том случае, если ООПТ имеет достаточно большую площадь. Если пожар не уничтожает полностью свойственную ей лесную растительность, а разбивает ее на фрагменты, представленные уцелевшими от пожара лесными сообществами и гарями, находящимися на разных стадиях пирогенной сукцессии, увеличивается число экотопов, и как следствие возрастает численность биологических видов, населяющих подобную территорию.

Поэтому в условиях сосновых лесов в лесостепной зоне для создания ООПТ следует выделять участки площадью не менее 500 га. Например, как показывает анализ ситуации, площади очагов выгорания во время лесных пожаров в условиях Пензенской области обычно не превышают 100 га, потому что меры по их тушению принимаются достаточно оперативно. Гари не следует исключать из состава ООПТ и создавать на их месте лесные культуры, чтобы не нарушать естественный сукцессионный процесс восстановления соснового леса, включающий на разных стадиях широкий круг организмов, не свойственных климаксовым сообществам.

Заключение

Памятник природы регионального значения «Никоновский бор» площадью 860 га является важнейшим природоохранным объектом в Пензенской области. Его роль в экологическом каркасе региона определяется тем, что по его территории проходит южная граница распространения многих бореальных видов растений, грибов и животных, в том числе и редких, занесенных в красные книги РФ (2019) и Пензенской области (2024). Среди факторов среды, определяющих формирование экосистем рассматриваемого объекта, большое значение имеет пирогенный фактор. Если пожар не уничтожает полностью лесную растительность, свойственную той или иной ООПТ, а разбивает ее на фрагменты, представленные уцелевшими от огня лесными сообществами и гарями, увеличивается число экотопов и, как следствие, возрастает общее количество биологических видов, населяющих подобную территорию.

Пирогенный фактор оказывает сильное воздействие на все компоненты биоты. В течение 5–6 лет на гарях происходит формирование песчаной кустарниковой степи, где на фоне куртин раkitника *Ch. ruthenicus* и вишни *C. fruticosa* распространены степные виды трав: ковыль *S. pennata*, овсяница *F. vallesiaca* и др. Таким образом, благодаря пожарам в условиях рассматриваемого объекта, наряду с бореальными видами присутствуют степные виды.

На фауну пирогенный фактор также оказывает существенное влияние. Во время пожаров большинство видов позвоночных, способных к быстрому передвижению, покидает подверженную пожарам территорию. Однако в дальнейшем, в процессе пирогенной сукцессии, травянистые растения и подрост деревьев, появляющиеся на зарастающих гарях, привлекают оленей *C. elaphus*, лосей *A. alces* и других травоядных.

Образующиеся открытые пространства после выгорания леса способствуют увеличению численности насекомых, живущих в условиях песков, в том числе и редких, например, осы *S. hirta* и пчелы *M. maritima*. Благодаря хорошему освещению на гарях увеличивается обилие кормовых растений для личинок редких видов насекомых, а также видов растений, цветки которых служат источником пищи для имаго.

Сильное влияние пирогенный фактор оказывает на микобиоту в первую очередь на сумчатые грибы, относящиеся к классу Pezizomycetes. В первую очередь это ризина *Rh. undulata* – вид, который развивается исключительно после низовых пожаров и вне гарей плодовых тел не образует, а также сморчок *M. elata*. В его цикле развития имеются склероции – структуры,

образованные толстостенными гифами, находящиеся в состоянии покоя. Высокая температура, возникающая в результате выгорания подстилки, стимулирует их одновременное прорастание и массовое появление плодовых тел.

Позитивное влияние на биоту пирогенный фактор может оказывать только в том случае, когда ООПТ имеет достаточно большую площадь. Если пожар не уничтожает полностью свойственную ей лесную растительность, а разбивает ее на фрагменты, представленные уцелевшими от пожара лесными сообществами и гарями, находящимися на разных стадиях пирогенной сукцессии, увеличивается число экотопов и, как следствие, возрастает количество биологических видов, населяющих подобную территорию.

Памятник природы регионального значения «Никонский бор» является важнейшей ООПТ обеспечивающей охрану биоразнообразия не только Пензенской области, но и европейской части РФ в целом. В связи с этим рассматриваемый объект имеет не меньшее природоохранное значение, чем широко известные в литературе Хреновский и Усманский сосновые боры в Воронежской и Бузулукский бор в Самарской области.

Литература

1. Большаков ЛВ, Полумордвинов ОА, Шibaев СВ. Пяденицы (Lepidoptera, Geometridae) Пензенской области. Кавказский энтомологический бюллетень. 2008; 4(1):101-20.
2. Большаков ЛВ, Полумордвинов ОА, Шibaев СВ. Пестрянки (Lepidoptera: Zygaenidae) Пензенской области. Кавказский энтомологический бюллетень. 2010;6(2):189-4.
3. Ремизовская ТА, ред. Геологическая карта. Атлас Пензенской области. Москва: ГУГК, 1982. С. 18.
4. Гераскина АП, Тебенькова ДН, Ершов ДВ, Ручинская ЕВ, Сибирцева НВ, Лукина НВ. Пожары как фактор утраты биоразнообразия и функций лесных экосистем. Вопросы лесной науки. 2021;(2):11-42.
5. Голубкова НС. Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Кладониевые, Акароспоровые. Л.: Наука; 1978.
6. Гонгальский ГБ. Закономерности восстановления сообществ почвенных животных после лесных пожаров. Дисс. ... докт. биол. наук. Москва; 2015.
7. Григорьевская АЯ, Горбунова ЮС, Девятова ТА. Фиторазнообразии как индикатор восстановления формации *Pinus sylvestris* L. Усманского бора после лесного пожара. Теоретическая и прикладная экология. 2022; (3):192-7.
8. Громов ИМ, Гуреев АА, Новиков ГА, Соколов ИИ, Стрелков ПП, Чапский КК. Млекопитающие фауны СССР. М.-Л.: АН СССР; 1963.
9. Дунаев ЕА. Методы эколого-энтомологических исследований. М.: МосгорСЮН; 1997.
10. Даркшевич ЯН. Бузулукский бор. Чкалов; 1953.
11. Евдина ТВ, Горбунова ЮС, Григорьевская АЯ, Горбунова НС, Девятова ТА. Влияние изменения физико-химических свойств почв на физико-химический состав пирогенных территорий лесостепи Среднерусской равнины АгроЭкоИнфо Электронный научно-производственный журнал. 2022; 1. http://agroecoinfo.ru/STATYI/2022/1/st_117.pdf. DOI: 10.51419/202121117.
12. Иванов АИ К флоре агариковых грибов Пензенской области I. Новости систематики низших растений. 1981;(18):86-93.
13. Иванов АИ К флоре агариковых грибов Пензенской области II. Новости систематики низших растений. 1982;(19):49-55.

14. Иванов АИ. К флоре агариковых грибов Пензенской области III. Новости систематики низших растений. 1983;(20):76-83.
15. Иванов АИ Грибы семейств Morchellaceae, Discinaceae, Rhizinaceae Приволжской возвышенности в пределах Пензенской области. Микол фитопатол. 2017;51(17):340-9.
16. Иванов АИ, Ильин ВЮ. Дудкин ЕА. Водно-болотные угодья Пензенской области. РИО ПГС-ХА; Пенза; 2016.
17. Иванов АИ, Миронова АА, Ермолаева АА. Влияние фактора увлажнения на расселение микоризообразующих макромицетов в условиях памятника природы регионального значения «Никоновский бор». Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2022;1(37):64-75.
18. Игнатов МС. Игнатова ЕА. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. Sphagnaceae–Nedwigiaceae. М.: КМК; 2003.
19. Игнатов МС, Игнатова ЕА. Флора мхов средней части европейской России. Том. 2. Fontinaliaceae–Amblystegiaceae. М.: КМК; 2004.
20. Ильин ВЮ, Быстракова НВ, Добролюбов АН, Ермаков ОА, Золина НФ, Курмаева НМ, Лукьянов СБ, Павлова СВ, Смирнов ДГ, Титов СВ. Конспект фауны млекопитающих Пензенской области. Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. 2006;1(5):73-89.
21. Ильина ВН. Пирогенное воздействие на растительный покров. Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2011;5(2):4-30.
22. Кин НО. Сравнительный анализ спектра ведущих семейств флоры боров на южном пределе распространения *Pinus sylvestris*. В кн.: Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда РБО и конференции «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна» (Тольятти 16-22 сент. 2013). Тольятти: Кассандра; 2013. Т. 2. С.104-6.
23. Кин НО. Таксономическая структура флоры Хреновского бора (Воронежская область). Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014;16(5):1594-6.
24. Кожанчиков ИВ. Методы исследования экологии насекомых. М.: Высшая школа; 1961.
25. Ильин ВЮ, ред. Красная книга Пензенской области. Т. 2. Животные. Воронеж: Издательство им. Е.А. Болховитинова; 2019.
26. Павлов ДС, ред. Красная книга Российской Федерации. Животные. М.: ФГБУ «ВНИИ Экология»; 2021.
27. Иванов АИ, ред. Красная книга Пензенской области. Т. 1. Сосудистые растения, мхи, лишайники, грибы. М.- Пенза: Студия онлайн; 2024.
28. Маевский ПФ. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК; 2014.
29. Максимова ЕЮ. Воздействие лесных пожаров на почвенный покров на примере постпирогенных территорий Самарской области. Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2013; 3 (7):2088-91.
30. Мучник ЕЭ, Инсарова ИД, Казакова М.В. Учебный определитель лишайников Средней России: учебно-методическое пособие. Рязань: Рязанский государственный университет им. С.А. Есенина; 2011.
31. Нездоймино ЭЛ. Определитель грибов России. Порядок агариковые. Вып. 1. Семейство паутинниковые. Санкт-Петербург: Наука; 1996.
32. Бей-Биенко ГЯ, ред. Определитель насекомых Европейской части СССР. М.-Л: Наука; 1964-1987.
33. Полумордвинов ОА. Древооточцы (Lepidoptera, Cossidae) Пензенской области. Энтомологические и паразитологические исследования в Поволжье. 2012;(10):67-81.
34. Полумордвинов ОА, Монахов АМ. Красотел пахучий *Calosoma sycophanta* (Coleoptera, Carabidae) на территории Пензенской области. Вестник молодых ученых ПГПУ им. В.Г. Белинского. 2003;(2):34-7.
35. Полумордвинов ОА, Шибаев СВ. Биология и экология парусника аполлона *Parnassius apollo* L., 1758 (Lepidoptera: Papilionidae) на территории Пензенской области. Известия ПГПУ. Сектор молодых ученых. 2006; 2(4):20-5.
36. Полумордвинов ОА, Шибаев СВ. Материалы к распространению, экологии и биологии парусника мнемозины *Driopa mnemosyne* (L., 1758) (Lepidoptera: Papilionidae) на территории Пензенской области. Известия ПГПУ Сектор молодых ученых. 2007; 3(7):308-13.
37. Полумордвинов ОА, Шибаев СВ. К степной энтомофауне Пензенской области. В кн.: Степи Северной Евразии: материалы VII Международного симпозиума. Оренбург: ИС УрО РАН, Димур; 2015. С. 669-72.
38. Сукачев ВН. Типы леса Бузулукского бора. Труды Бузулукской Экспедиции. Л; 1931. Т. 1. С. 109-245.
39. Танфильев ГИ. Пределы лесов на юге России. Труды экспедиции, снаряженной Лесным департаментом под руководством профессора Докучаева. Санкт-Петербург: М-во зем и гос имуществ, 1894.

40. Чибилев АА, Вельмовский ПВ, Кин НО, Чибилев МЛ, Камышова ЛВ. Бузулукский бор: эколого-экономическое обоснование организации национального парка. Екатеринбург: УрО РАН; 2008.
41. Шахматова ЕЮ. Послепожарная изменчивость серогумусовых почв в редкотравных сосновых лесах Западного Забайкалья. *Природа Внутренней Азии*. 2023;2(24):73-82.
42. Шибяев СВ, Полумордвинов ОА. Обзор фауны перепончатокрылых (Insecta, Hymenoptera) Пензенской области. *Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В.Г. Белинского. Естественные науки*. 2012; 29:274-9.
43. Driscoll D A, Armenteras D, Bennett AF, Brotons L, Clarke MF et al. How fire interacts with habitat loss and fragmentation. *Biol Rev*. 2021;96:976-98.
44. Kelly LT, Brotons L. Using fire to promote biodiversity. *Science*. 2017;355:1264-5.
45. Kharuk V I, Ponomarev EI, Ivanova GA, Dvinskaya ML, Coogan SC, Flannigan MD. Wildfires in the Siberian taiga. *Ambio*. 2021;50:1-22.
46. Knudsen H, Vesterholt J, eds. *Funga Nordica*. Copenhagen: Nordsvamp; 2012.
47. Miller JED, Safford HD. Are plant community responses to wildfire contingent upon historical disturbance regimes? *Glob Ecol Biogeogr*. 2020;29:1621-33.
48. Nieto A, Roberts SPM, Kemp J, Rasmont P, Kuhlmann M, García Criado M, Biesmeijer J, Bogusch P, Dathe HH, De la Rúa P, et al. *European Red List of Bees*. Luxembourg: Publication Office of the European Union; 2014.
49. Volk TJ, Leonard TJ. Cytology of the life-cycle of *Morhella*. *Mycol Res*. 1990;94:399-406.



ДИНАМИКА И ИЗМЕНЧИВОСТЬ СОДЕРЖАНИЯ ФЛАВОНОЛОВ В ЛИСТЯХ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ (*BETULA PENDULA* ROTH) В УСЛОВИЯХ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

О.В. Тагирова, А.Ю. Кулагин, Р.С. Иванов

Уфимский институт биологии – обособленное структурное подразделение
Федерального государственного бюджетного научного учреждения

Уфимский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Уфа, Россия

Эл. почта: olecyi@mail.ru; coolagin@list.ru

Статья поступила в редакцию 14.05.2025; принята к печати 22.08.2025

Исследована динамика содержания флавонолов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth), произрастающей в условиях промышленного загрязнения. Исследования проведены в пределах Уфимского промышленного центра (УПЦ) на постоянных пробных площадях на маркированных листьях модельных деревьев березы в течение вегетационного периода 2022 года. В течение июня-июля-августа-сентября были произведены измерения индекса эпидермальных флавонолов (ИЭФ) в листьях (1882 измерения) с использованием портативного прибора «Dualox Scientific+» (точность определения адсорбции 5%). Показано, что в промышленной зоне УПЦ с выраженным углеводородным типом загрязнения окружающей среды у березы повислой среднелистной и мелколистной формы на адаксиальной стороне листьев ИЭФ значительно более высокий при сравнении с абаксиальной стороной. В сочетании с повышенным содержанием флавонолов в основании листьев в условиях УПЦ это свидетельствует об адаптивных реакциях ассимиляционных органов на загрязнение окружающей среды.

Ключевые слова: флавонолы, сезонная динамика, береза, загрязнение.

DYNAMICS AND VARIABILITY OF FLAVONOL CONTENT IN SILVER BIRCH (*BETULA PENDULA* ROTH) LEAVES UNDER INDUSTRIAL POLLUTION

O.V. Tagirova, A.Yu. Kulagin, R.S. Ivanov

Ufa Institute of Biology, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia

Email: olecyi@mail.ru; coolagin@list.ru

The article presents the results of studies on the dynamics of flavonol content in the leaves of silver birch (*Betula pendula* Roth) growing under conditions of industrial pollution. The studies were conducted within the Ufa Industrial Center (UIC) on permanent test plots on marked leaves on model birch trees during the vegetation period of 2022. During June-July-August-September, measurements of the epidermal flavonol index (EFI) in birch leaves (1882 measurements) were made using a portable Dualox Scientific+ device (adsorption detection accuracy is 5%). It is shown that in the industrial zone of the UIC with a pronounced hydrocarbon type of environmental pollution, the EFI on the adaxial side of the leaves of medium-leaved and small-leaved silver birch is significantly higher than on the abaxial side of the leaves. The increased content of flavonols at the base of leaves under UIC conditions also indicates adaptive reactions of assimilation organs to environmental pollution.

Keywords: flavonols, seasonal dynamics, silver birch, medium-leaved and small-leaved forms, industrial pollution.

Введение

В растениях фенольные соединения выполняют различные функции и принимают участие во многих физиологических процессах: фотосинтез, дыхание, рост, защитные реакции растений и др. [10, 19, 20]. Большое количество фенольных соединений в листьях и генеративных органах растений [1] связывают с участием таких соединений в обеспечении продуктивности и устойчивости растений и их адаптации к действию критических факторов [5, 21, 22]. В целом древесные

растения не являются распространенными объектами исследований как источники флавоноидов для фармацевтических целей. Однако при изучении динамики накопления флавоноидов в листьях ольхи серой и результатов количественного определения флавоноидов показано, что максимальное содержание биологически активных соединений приходится на период с начала мая до начала июля. Этот период рекомендован для заготовки листьев ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench) [11]. Установлено, что наибольшее суммар-

ное содержание флавоноидов в листьях тополя черного (*Populus nigra* L.), дуба черешчатого (*Quercus robur* L.), ореха грецкого (*Juglans regia* L.) отмечается в конце мая и в начале июня [3, 9, 12].

Береза повислая (*Betula pendula* Roth) является источником различных биологически активных веществ, и были проведены исследования в том числе количественного содержания флавоноидов в листьях березы [6, 17]. Показано, что уровень освещенности местообитания берез фактически не оказывает влияние на качественный состав флавоноидов в листьях, но отражается на их количественном составе [2, 20, 21]. Проведена оценка влияния антропогенных факторов на состояние растений (стационарные источники, передвижные источники загрязнения) [8], на содержание флавоноидов в листьях берез и было установлено, что в неблагоприятных экологических условиях снижается содержание флавоноидов в листьях [15, 18]. Отмечено, что в листьях березы повислой в период с мая по август максимальное содержание флавоноидов приходится на конец мая, что связывается с основной функцией флавоноидов – защита эпидермальных тканей от ультрафиолетовой радиации [10, 21, 22]. Следует отметить, что морфологические различия листьев древесных растений определяют устойчивость к экстремальным природным и техногенным факторам: мелколистная форма адаптирована к почвенной и атмосферной засухе, в меньшей степени повреждаются атмосферными промышленными загрязнителями [7, 16].

Для анализа флавоноидов в растениях используются как правило срезанные листья, что не позволяет охарактеризовать сезонную динамику содержания флавоноидов с учетом морфологической изменчивости листьев и отдельных растений. Представляется целесообразным проведение исследований сезонной динамики содержания физиологически активных соединений на маркированных листьях модельных деревьев березы с учетом формовой принадлежности [14]. Фрагментарные исследования изменчивости содержания флавоноидов в листьях березы обуславливают целесообразность характеристики сезонной динамики содержания флавоноидов с использованием методов неразрушающего анализа в условиях промышленного загрязнения окружающей среды это позволит оценить возможный вклад этих соединений в адаптацию растений к экстремальным условиям произрастания.

Цель работы – изучить сезонную динамику и характер изменений содержания флавоноидов в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях загрязнения окружающей среды на территории Уфимского промышленного центра.

Объекты и методы исследования

Объекты исследования – насаждения березы повислой в промышленной и рекреационной

зонах Уфимского промышленного центра (УПЦ). Исследования выполнены на постоянных пробных площадях (ПП) (рис. 1) на маркированных деревьях березы в течение вегетационного периода 2022 года. ПП1 заложена в непосредственной близости к нефтеперерабатывающим предприятиям, а ПП11 – в зоне относительного контроля на удалении 10-15 км от группы нефтеперерабатывающих предприятий в рекреационной зоне УПЦ. В 2010 году при закладке ПП для проведения систематических исследований были выделены и пронумерованы деревья (ПП1 – №8 дерево среднелистной формы и №10 дерево мелколистной формы; ПП11 – №11 дерево среднелистной формы и №12 дерево мелколистной формы). Подробная характеристика пробных площадей и модельных деревьев представлена ранее [13].

На каждом дереве в нижней части кроны на брасслах были выделены и пронумерованы листья (по 10 листьев на каждом дереве). На каждом листе содержание флавоноидов оценивали в 12 точках в межжилковом пространстве: на адаксиальной и абаксиальной сторонах листа, на левой и правой половине листа, в верхней, средней части и в основании листа (общее число измерений 7680). В течение с июня по сентябрь 2022 года (ежемесячно в одни и те же сроки и на пронумерованных листьях) были произведены измерения содержания флавоноидов в листьях березы с использованием портативного прибора «Dualox Scientific+» («Force-A», Франция) [14].

Оценка содержания флавоноидов в эпидермисе основана на физическом эффекте экранирования флуоресценции, который реализован в работе прибора «Dualox Scientific+» и выражается в единицах относительной абсорбции. Численно результаты представлены как индекс эпидермальных флавоноидов (ИЭФ, у.е.). Измерения проводились в диапазоне 0,00–3,00 ИЭФ (в расчете на сырую массу), точность определения абсорбции – 5%.

По климатическим условиям в вегетационный период 2022 года не отмечены резкие перепады температур, экстремально низкие или экстремально высокие температуры, засухи, выпадения большого количества осадков. По материалам Государственного доклада «О состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2022 году» (Уфа, 2023) в целом 2022 год характеризовался как умеренно теплый. Минимальная температура воздуха на территории УПЦ в вегетационный период 2022 года была в мае месяце и в сентябре (–2°C и –4°C, соответственно). Максимальная температура воздуха была в период с июля по сентябрь месяцы (+32°C, +31°C и +32°C, соответственно). Наибольший средний показатель влажности воздуха в течении вегетационного периода в 2022 году был в июне месяце и составлял 74% (в сентябре – 72%);

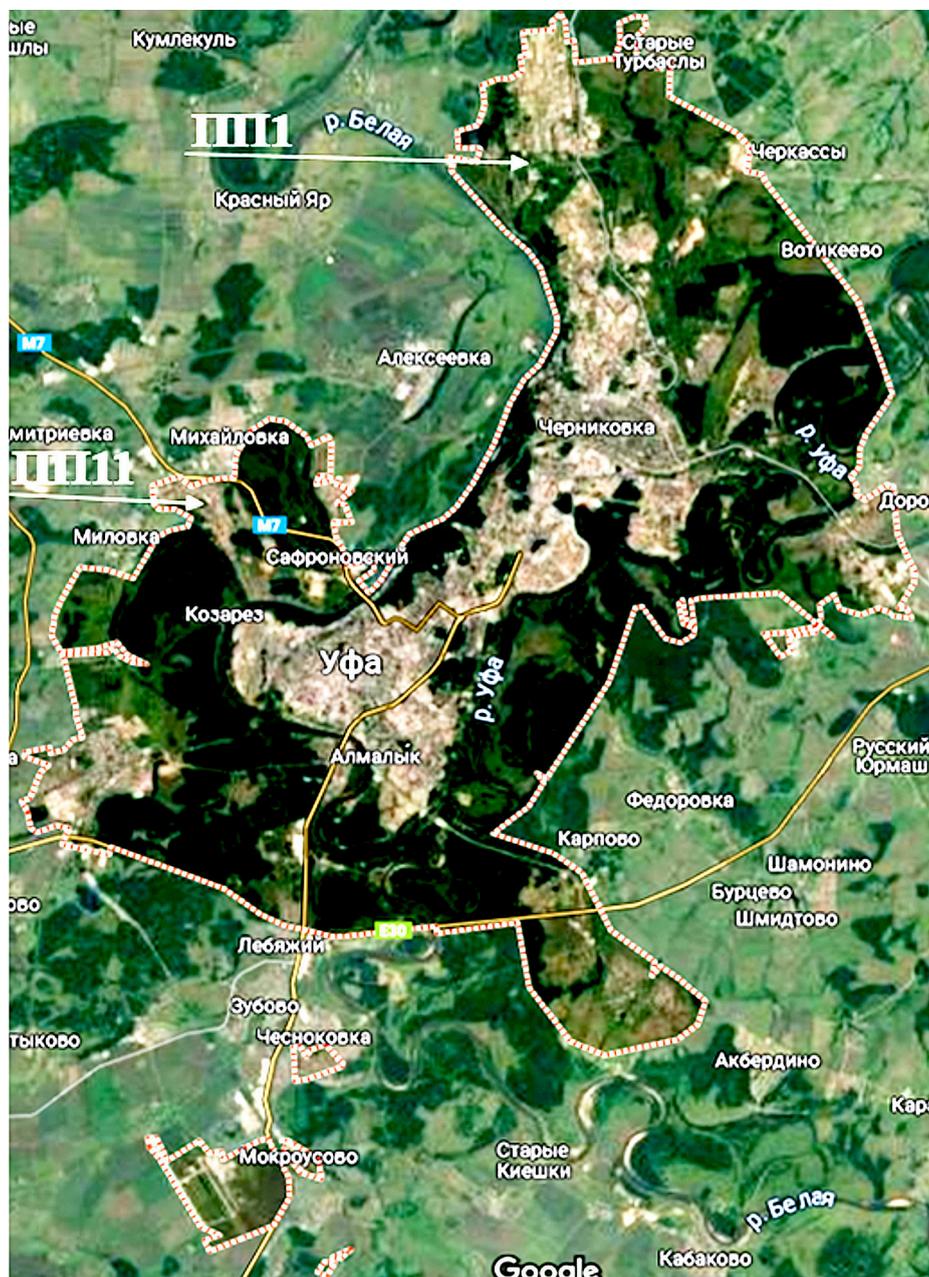


Рис. 1. Картограмма Уфимского промышленного центра с указанием местоположения постоянных пробных площадей (<https://www.google.ru/maps>)

минимальный показатель влажности был в сентябре месяце и составил 15%.

Климатические условия вегетационного периода 2022 года позволили минимизировать их вклад в изменчивость содержания флавонолов в листьях березы и сделать акцент на влиянии промышленного загрязнения и формового разнообразия листьев (среднелиственная и мелколистная формы).

Статистическая обработка результатов исследований производилась в программах Excel и Graph Pad Prism [4].

Результаты исследования и их обсуждение

По материалам Государственного доклада «О состоянии природных ресурсов и окружающей среды Республики Башкортостан в 2022 году» (Уфа, 2023) в 2022 году уровень загрязнения атмосферы в соответствии с критериями СанПин 2.1.6.3492-21 в УПЦ характеризуется как высокий. В итоговое значение индекса загрязнения атмосферы (ИЗА) входят парциальные доли ИЗА по формальдегиду, взвешенным веществам, диоксиду азота, бензопи-

рену, существенный вклад в ИЗА привносит хлорид водорода.

Установлено, что для березы среднелистной формы среднее значение показателя ИЭФ в листьях (с июня по сентябрь) выше на территории промышленной зоны (ПП1) и составляет 1,20 у.е., в то время как на территории селитебно-рекреационной зоны – 1,04 у.е. Выявлены статистически значимые различия между среднелиственными формами березы для промышленной зоны и селитебно-рекреационной зоны (табл. 1).

У мелколистных форм наибольший показатель среднего значения ИЭФ в листьях (с июня по сентябрь)

выше на территории промышленной зоны (ПП1) и составляет 1,17 у.е., а на территории селитебно-рекреационной зоны – 1,13 у.е. Различия в значениях ИЭФ достигают статистической значимости в сентябре (табл. 1).

ИЭФ в листьях березы повислой в июне-сентябре месяцах в промышленной и селитебно-рекреационной зонах (ПП1 и ПП11) выше в основании листьев как у среднелистных, так и у мелколистных форм деревьев (табл. 2). С июня по сентябрь ИЭФ в листьях березы на территории промышленной зоны (ПП1) у дерева среднелистной формы был выше в основании листьев (табл. 2).

Табл. 1

Индекс эпидермальных флавонолов (ИЭФ, у.е) в листьях березы повислой среднелистной и мелколистной формы в июне-сентябре в промышленной (ПП1) и селитебно-рекреационной (ПП11) зонах Уфимского промышленного центра

Месяц	Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
<i>Среднелистная форма</i>								
№ дерева	ПП1 д.8	ПП11 д.11						
M ± m	1,18±0,03	1,04±0,01	1,19±0,03	1,06±0,01	1,23±0,03	1,06±0,01	1,19±0,03	1,006±0,009
p (Т-тест)	<0,0001		<0,0001		<0,0001		<0,0001	
<i>Мелколистная форма</i>								
№ дерева	ПП1 д.10	ПП11 д.12						
M ± m	1,14±0,02	1,12±0,02	1,17±0,02	1,11±0,01	1,20±0,02	1,13±0,01	1,18±0,02	1,06±0,01
p (Т-тест)	0,3417		0,0097		0,0014		<0,0001	

Табл. 2

Описательная статистика сезонной динамики индекса эпидермальных флавонолов (ИЭФ, у.е.) в листьях (вершина, середина и основание листа) березы повислой (*Betula pendula* Roth) среднелистной и мелколистной формы в июне-сентябре в промышленной (ПП1) и селитебно-рекреационной (ПП11) зонах Уфимского промышленного центра

Показатель	Месяц											
	Июнь			Июль			Август			Сентябрь		
<i>ПП1 дерево 8 среднелистная форма (июнь-сентябрь)</i>												
	В	С	О	В	С	О	В	С	О	В	С	О
M ± m	1,18±0,05	1,18±0,05	1,17±0,05	1,19±0,05	1,18±0,05	1,21±0,05	1,21±0,05	1,21±0,05	1,24±0,05	1,18±0,05	1,19±0,05	1,20±0,04
CV, %	27,14	26,67	24,87	25,71	27,88	24,56	25,00	24,54	24,58	25,33	25,64	23,36
<i>ПП1 дерево 10 мелколистная форма (июнь-сентябрь)</i>												
M ± m	1,13±0,03	1,15±0,04	1,16±0,04	1,16±0,03	1,17±0,03	1,20±0,04	1,19±0,04	1,20±0,04	1,22±0,04	1,17±0,04	1,18±0,04	1,19±0,04
CV, %	19,20	19,84	20,26	17,85	18,17	21,71	18,37	18,59	18,66	19,55	20,82	20,35
<i>ПП11 дерево 11 среднелистная форма (июнь-сентябрь)</i>												
M ± m	1,04±0,02	1,04±0,02	1,05±0,02	1,05±0,02	1,06±0,02	1,07±0,02	1,05±0,02	1,06±0,02	1,06±0,02	1,00±0,01	1,01±0,02	1,01±0,02
CV, %	12,72	12,91	13,35	10,63	11,79	11,64	10,01	10,90	12,01	8,751	9,782	10,86
<i>ПП11 дерево 12 мелколистная форма (июнь-сентябрь)</i>												
M ± m	1,10±0,02	1,11±0,02	1,15±0,04	1,11±0,02	1,11±0,02	1,12±0,02	1,13±0,02	1,12±0,02	1,12±0,02	1,08±0,03	1,06±0,02	1,05±0,03
CV, %	13,70	12,29	19,62	13,39	13,03	12,17	12,29	13,16	12,30	13,95	13,65	14,62

Примечание: ПП1 – промышленная зона, ПП11 – селитебно-рекреационная зона; В – вершина, С – середина и О – основание листа.

С июня по август ИЭФ увеличивается, а в сентябре незначительно снижается. С июня по сентябрь ИЭФ в листьях березы повислой на территории промышленной зоны (ПП1) у дерева мелколистной формы был выше в основании листьев (табл. 2). С июня по август содержание флавонолов увеличивается, а в сентябре снижается. С июня по июль месяц ИЭФ в листьях березы на территории селитебно-рекреационной зоны (ПП11) у дерева среднелистной формы был выше в основании листьев (табл. 2), в августе и сентябре месяцах - в середине листа. Следует отметить, что в условиях промышленной зоны изменчивость ИЭФ в сезонной динамике выражена для листьев березы среднелистной формы (коэффициент изменчивости CV 23,36–27,14%) и мелколистной формы (CV 17,85–21,71%). При этом в селитебно-рекреационной зоне изменчивость ИЭФ в листьях значительно ниже – CV не превышает 13,35% и 19,62%, соответственно (табл. 2). Повышенная изменчивость ИЭФ в листьях березы может рассматриваться как проявление адаптивных реакций на промышленное загрязнение.

ИЭФ на территории УПЦ в листьях березы повислой выше на адаксиальной стороне (табл. 3).

Значимость различий ИЭФ выявлена при сравнении результатов, полученных за период июнь–сентябрь для листьев среднелистных и мелколистных форм

деревьев березы по промышленной зоне (ПП1 – д.8, д.10) и по селитебно-рекреационной зоне (ПП11 – д.11, д.12). Наиболее высокая статистическая значимость различий выявлена при проведении анализа для каждого отдельного месяца (июнь–сентябрь).

Заключение

Впервые применен методический подход, основанный на учете сезонных изменений на модельных листьях модельных деревьев. Выявлен адаптивный характер изменений содержания флавонолов в листьях березы повислой в условиях промышленного загрязнения.

Установлено, что в условиях промышленной зоны УПЦ с выраженным углеводородным типом загрязнения окружающей среды значения ИЭФ в листьях (с июня по сентябрь) выше у дерева среднелистной формы. Показано, что ИЭФ в листьях деревьев среднелистной и мелколистной форм выше в основании листьев. Среднее значение ИЭФ в листьях (с июня по сентябрь месяц) деревьев среднелистной и мелколистной форм выше на адаксиальной стороне.

На территории селитебно-рекреационной зоны показатель среднего значения ИЭФ в листьях (с июня по сентябрь) выше у дерева мелколистной формы. ИЭФ в листьях дерева среднелистной формы был незначи-

Табл. 3

Индекс эпидермальных флавонолов (ИЭФ, у.е.) на адаксиальной и абаксиальной сторонах листьев березы повислой (*Betula pendula* Roth) среднелистной формы и мелколистной в июне-сентябре в промышленной зоне (ПП1) и селитебно-рекреационной зоне (ПП11) Уфимского промышленного центра

Показатель	Адаксиальная сторона листа				Абаксиальная сторона листа			
	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
<i>ПП1 дерево 8 среднелистная форма</i>								
M ± m	1,48±0,01	1,48±0,02	1,50±0,01	1,47±0,01	0,89±0,01	0,91±0,01	0,94±0,01	0,91±0,01
M ± m	1,48±0,01				0,91±0,01			
p (Т-тест)	<0,0001							
<i>ПП11 дерево 10 мелколистная форма</i>								
M ± m	1,35±0,02	1,36±0,01	1,40±0,01	1,40±0,01	0,94±0,01	0,99±0,02	1,00±0,01	0,96±0,01
M ± m	1,38±0,01				0,97±0,01			
p (Т-тест)	<0,0001							
<i>ПП11, дерево 11 среднелистная форма</i>								
M ± m	1,15±0,01	1,15±0,01	1,14±0,01	1,08±0,01	0,94±0,01	0,97±0,01	0,97±0,01	0,94±0,01
M ± m	1,13±0,01				0,95±0,01			
p (Т-тест)	<0,0001							
<i>ПП11 дерево 12 мелколистная форма</i>								
M ± m	1,23±0,02	1,20±0,02	1,21±0,02	1,14±0,02	1,01±0,01	1,02±0,01	1,04±0,01	1,00±0,01
M ± m	1,20±0,01				1,02±0,01			
p (Т-тест)	<0,0001							

тельно выше в основании листьев. С июня по июль ИЭФ в листьях березы дерева мелколистной формы был выше в основании листьев.

Известно, что повреждения ассимиляционных органов растений промышленными загрязнителями характеризуются апикальными и краевыми некрозами. Верхняя поверхность листьев подвергается негативному воздействию природного и техногенного характера, а основание листа сохраняет функциональное состояние в течение вегетационного периода. Повышенное содержание флавонолов в основании листа и на адаксиальной стороне листа свидетельствует об адаптивных реакциях ассимиляционных органов березы повислой на загрязнение окружающей среды.

Благодарности. В работе использована приборная база Центра коллективного пользования «Агидель» УФИЦ РАН.

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственного задания № 075-00570-24-01 по теме № 123020700152-5 «Устойчивость лесообразующих древесных видов и эколого-биологические адаптации с учетом антропогенной трансформации ландшафтно-природных комплексов».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов. Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

Литература

1. Вольнец АП. Фенольные соединения в жизнедеятельности растений. Минск: Беларуская Навука; 2013.
2. Демина ГВ, Хазиев РШ, Егорова РВ. Особенности накопления и качественный состав флавоноидов в листьях и почках *Betula L.* Ученые записки Казанского университета. Естественные науки. 2013;155(3):155-61.
3. Зименкина НИ. Оценка количественного содержания и динамики накопления биологически активных соединений в листьях ореха грецкого. В кн.: От биохимии растений к биохимии человека: Международная научная конференция, Москва, 16–17 июня 2022 г. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений; 2022. С. 167-74. DOI 10.52101/9785870191041_167.
4. Ивантер ЭВ, Коросов АВ. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ; 2014.
5. Колтунов ЕВ. Влияние стволовой гнили на состав и содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth). Химия растительного сырья. 2019;3:169-76. DOI 10.14258/jcprm.2019034527.
6. Кудрявцев ГП, Мусатова ОВ. Флавоноиды листьев березы бородавчатой и дуба черешчатого разного физиологического состояния. Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2000; 2(16):76-79.
7. Кулагин АЮ, Ишбирдин АР, Тагирова ОВ. Адаптационная изменчивость ивы белой (*Salix alba* L.) в условиях техногенного загрязнения окружающей среды (регион Южного Урала). Известия Саратовского университета. 2020;(1):90-101.
8. Кулагин Ю.З. Лесообразующие виды, техногенез и прогнозирование. М.: Наука; 1980.
9. Курьянова ЕА, Куркин ВА. Динамика накопления суммы флавоноидов в листьях тополя черного (*Populus nigra* L.). В кн.: Современные тенденции развития технологий здоровьесбережения: Сборник трудов Седьмой научной конференции с международным участием, Москва, 19 декабря 2019 года. Том 12. Москва: ФГБНУ ВИЛАР; 2019. С. 208-11.
10. Мазец ЖЭ, Бузук ГН, Спиридович ЕВ, Шаститко ЛВ. Динамика накопления соединений фенольной природы в листьях *Betula pendula*. Весці БДПУ. Серыя 3. Фізіка. Матэматыка. Інфарматыка. Біялогія. Геаграфія. 2010;3(65):3-7.
11. Мушкина ОВ, Гурина НС. Количественное определение флавоноидов и динамика их накопления в листьях ольхи серой. Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. 2008;4(50):138-43.
12. Рябов НА. Изучение динамики накопления флавоноидов в листьях дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). В кн.: От биохимии растений к биохимии человека: Международная научная конференция, Москва, 16–17 июня 2022 года. М.: Всероссийский научно-исследовательский институт лекарственных и ароматических растений; 2022. С. 232-6. DOI 10.52101/9785870191041_232.
13. Тагирова ОВ. Относительное жизненное состояние насаждений березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях Уфимского промышленного центра: изменения за период 2010–2022 гг. Леса России и хозяйство в них. 2024;1(88):83-92. DOI 10.51318/FRET.2023.88.1.008.
14. Тагирова ОВ, Иванов Р С, Кулагин АЮ. Сезонная динамика содержания хлорофиллов в ли-

- стях берёзы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях промышленного загрязнения. Вестник Поволжского государственного технологического университета. Сер.: Лес. Экология. Природопользование. 2024;3(63): 55-70. <https://doi.org/10.25686/2306-2827.2024.3.55>
15. Ханина МА, Гусельникова ЕН, Родин АП, Лигостаева ЮВ. Загрязнение окружающей среды и биологически активные вещества листьев березы. Медицина и образование в Сибири. 2015;6:9.
 16. Цельникер ЮЛ. Баланс органического вещества в онтогенезе листа у лиственных деревьев. Физиология растений. 1986;33(5):40-51.
 17. Цибизова АА, Сергалиева МУ. Количественное определение флавоноидов в листьях березы. В кн: Наука. Исследования. Практика. Сборник избранных статей по материалам Международной научной конференции. СПб; 2020. С. 136-38.
 18. Шавнин СА, Колтунов ЕВ, Яковлева МИ. Влияние техногенного загрязнения на содержание фенольных соединений в листьях березы повислой (*Betula pendula* Roth) в условиях урбанизации. Современные проблемы науки и образования. 2014;2. URL: <https://science-education.ru/article/view?id=12871>
 19. Cheynier V, Comte G, Davies KM, Lattanzio V, Martens S. Plant phenolics: recent advances on their biosynthesis, genetics, and ecophysiology. *Plant Physiol Biochem.* 2013;72:1-20.
 20. Mattila H, Sotoudehnia P, Kuuslampi T. et al. Singlet oxygen, flavonols and photoinhibition in green and senescing silver birch leaves. *Trees.* 2021;35:1267-82.
 21. Morales LO, Tegelberg R, Brosche M, Keinanen M, Lindfors A, Aphalo PJ. Effects of solar UV-A and UV-B radiation on gene expression and phenolic accumulation in *Betula pendula* leaves. *Tree Physiol.* 2010;30:923-34.
 22. Ferreyra MLF, Serra P, Casati P. Recent advances on the roles of flavonoids as plant protective molecules after UV and high light exposure. *Physiologia Plantarum.* 2021; 173(3): 736-749.



ТРУДНОСТИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ОБРАЗОВАНИЯ В ТЕХНИЧЕСКОМ ВУЗЕ: АНАЛИЗ ПРОБЛЕМЫ

С.В. Макарова

Санкт-Петербургский государственный архитектурно-строительный университет,
Санкт-Петербург, Россия

Эл. почта: s.v.makarius@mail.ru

Статья поступила в редакцию 15.08.2025; принята к печати 25.08.2025

По результатам анонимных опросов, проведенных в 2016–2024 годах в Санкт-Петербургском государственном архитектурно-строительном университете проанализированы причины низкой эффективности экологического образования в вузах. В четырех опросах приняли участие 938 студентов, приступающих к изучению курса экологии. Предстояло выяснить, как обучающиеся понимают содержание данной дисциплины, смысл ее преподавания в вузе, а также помнят ли они об изучении основ экологии в школе. Результаты показали, что в большинстве респонденты (63–79%) определяют экологию как науку об окружающей среде, ее состоянии, антропогенном воздействии или охране природы. «Классическое» определение экологии как науки о взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой, или о биосистемах (экосистемах, биосфере) дали от 6,4 до 18,6% опрошенных. Многие студенты (37–62%) утверждали, что в школе основы экологии не преподаются. Большинство (50,2–68,8%) считает, что курс экологии в вузах читают «для бережного отношения к природе» или общего развития. В последние годы наблюдается увеличение доли студентов (с 7 до 28%), которые связывают необходимость изучения экологии с будущей профессиональной деятельностью. Несмотря на это, дисциплина воспринимается как непрофильная и необязательная, а дефицит базовых знаний по биологии и химии существенно осложняет усвоение материала. Экологическое образование в вузах было и остается формальным и неэффективным по нескольким причинам: недостаточность естественнонаучных знаний у выпускников школ; неопределенность термина «экология» и, как следствие, отсутствие единой программы дисциплины; постоянные изменения в стандартах высшего образования и природоохранном законодательстве. Для улучшения ситуации необходимо внести в федеральные государственные образовательные стандарты общекультурные/универсальные «экологические» компетенции вне зависимости от профиля образования, вернуть экологию в качестве обязательной общеобразовательной дисциплины в учебные планы и разработать единую программу курса для непрофильных специальностей.

Ключевые слова: экология, экологическое образование, вуз

DIFFICULTIES OF THE ECOLOGICAL EDUCATION AT A TECHNICAL UNIVERSITY: AN ANALYSIS OF THE PROBLEM

S.V. Makarova

Saint-Petersburg State University of Architectural and Civil Engineering, Saint Petersburg, Russia

Email: s.v.makarius@mail.ru

Based on anonymous questionings carried out in 2016–2024 at Saint-Petersburg State University of Architectural and Civil Engineering, the causes of the low efficacy of ecological education at technical university are considered. Four questioning sessions involved 938 students who commenced attending ecology courses. The aim was to found out how the students understand the contents and the objective of the discipline taught to them and whether they remember learning this discipline at school. Most respondents (63–79%) defined ecology as the scientific discipline related to the environment, its conditions, anthropogenic impact on it and its protection from the impact. Only 6% to 19% of the respondents articulated the “classical” definition implying studies of interactions between living organisms and between them and their environment or studies of the biological systems such as ecosystems and the biosphere. Many students (37–62%) reported that no basics of ecology were taught to them at school. Most students (50–69%) believe that ecology is taught at the university to promote “careful attitudes to nature” or to expand outlook. In recent years, the proportion increases (from 7% to 28%) of those who associate the expedience of studying ecology with their prospective professional activities. However, this discipline is still regarded as not relevant and not essential, whereas the inadequacy of acquaintance with the basics of biology and chemistry significantly hampers its mastering. The ecological educations at colleges is still formal and largely futile for several reasons including the lack of knowledge related to natural sciences among school graduates and the vagueness of the term “ecology”, which is often confused with “environmental sciences” resulting in the lack of a standard educational program and in perpetual changes in legislation for environmental protection. To rectify the situation, it is expedient to supplement federal educational standards with claims related to general/universal competence irrespective of educational speciality, to bring ecology back to educational schedules, and to develop a unified program of ecological education for technical colleges.

Keywords: ecology, environmental science, higher education

Введение

Преподавание экологии как общеобразовательной дисциплины в высших учебных заведениях нашей страны началось с середины 1990-х годов с целью ликвидировать пробелы естественнонаучного образования и научить студентов различных специальностей предвидеть экологические последствия будущей профессиональной деятельности. Основанием послужил Закон РСФСР № 2060-1 «Об охране окружающей природной среды» 1991 года, вступивший в силу в преддверии Конференции ООН по окружающей среде и устойчивому развитию, проходившей в Рио-де-Жанейро в июне 1992 года. В принятой на конференции «Повестке дня на XXI век» одними из необходимых условий устойчивого развития общества были названы приоритет экологических интересов перед экономическими, а также экологическое образование и воспитание.

Предполагалось, что знание научных основ экологии позволит сформировать «экологическое мышление»: способность понимать процессы и взаимосвязи в природе, видеть причинно-следственные связи между антропогенной деятельностью и изменениями в экосистемах, прогнозировать ее отдаленные последствия; принимать научно обоснованные решения, направленные на сохранение природной среды. Кроме того, экологическое образование рассматривалось как необходимое условие формирования «экологической культуры».

Экологическое образование подразумевает, в первую очередь, освоение основ экологии как фундаментальной биологической науки, изучающей системы надорганизменного уровня (популяции, экосистемы, биосферу), их структуру и функционирование в естественных и изменяемых человеком условиях [3, 4].

В Санкт-Петербургском государственном архитектурно-строительном университете (СПбГАСУ) курс экологии читается с 1995 года. Преподавание ведется по оригинальному учебнику, написанному профессором кафедры водопользования и экологии Л.И. Цветковой в соавторстве с ведущими учеными и специалистами в области инженерной защиты окружающей среды – М.И. Алексеевым, Ф.В. Кармазиновым, Б.П. Усановым и Л.И. Жуковой [11]. В 1998 году учебник

стал лауреатом конкурса Министерства образования РФ, был рекомендован для студентов высших и средних специальных учебных заведений технического профиля, выдержал три издания. Таким образом, в СПбГАСУ накоплен обширный 30-летний опыт преподавания экологии, который показывает, что освоение этой дисциплины студентами сопряжено с рядом трудностей и в целом является малопродуктивным, о чем мы неоднократно писали [7, 12, 13]. К настоящему времени появились новые сведения, которые дают возможность вернуться к анализу существующих проблем экологического образования в вузах.

Материалы и методы

В период с 2016 по 2024 год на кафедре водопользования и экологии СПбГАСУ проводилось анонимное анкетирование студентов, приступающих к изучению экологии. Целью опросов было оценить «стартовые позиции», то есть представления обучающихся о данной дисциплине и необходимости ее преподавания в техническом вузе, чтобы понять причины возникающих проблем. В опросах принимали участие студенты 1–2 курсов различных факультетов. Архитектурный факультет и факультет экономики и управления присоединились к анкетированию только в 2023/2024 учебном году, поскольку в предыдущие несколько лет дисциплина «Экология» в учебных планах этих направлений отсутствовала. Всего было проведено 4 опроса с участием 937 человек (Табл. 1).

Студентам были заданы следующие вопросы:

1. Что означает термин «экология»?
2. Изучаются ли основы экологии в школе (в рамках различных предметов)?
3. Зачем преподают экологию в техническом вузе?
4. Как вы понимаете значение слова «экологический»?

Ответы на вопросы студенты должны были сформулировать самостоятельно в письменном виде, варианты ответов не предлагались.

Кроме того, в течение семестра студентам задавались вопросы для оценки «остаточных» школьных знаний по экологии, а также по темам прослушанных лекций.

Табл. 1

Участники опросов

Учебный год	Число студентов	Факультеты
2016/2017	186	Строительный, автодорожный, инженерно-экологических систем
2018/2019	265	Строительный, автодорожный, инженерно-экологических систем
2019/2020	225	Строительный, автодорожный, инженерно-экологических систем
2023/2024	262	Архитектурный, экономики и управления, строительный, автодорожный, инженерно-экологических систем

Результаты и обсуждение

В таблицах 2–5 приведены результаты опросов по учебным годам, обобщенные по всем специальностям и курсам.

В подавляющем большинстве (77,4–86,0%) студенты связывают термин «экология» с названием науки (Табл. 2). По мнению большей части респондентов, экология – это наука об окружающей среде, ее состоянии, антропогенном воздействии или охране природы. «Классическое» определение экологии как науки о взаимоотношении организмов между собой и с окружающей средой, или о биосистемах (экосистемах, биосфере) дали только 6,4–18,6% опрошенных. Незначительная часть обучающихся (2,4–8,4%) считает, что «экология» является синонимом понятий «окружающая среда», «природоохранная деятельность» или характеристикой качества окружающей среды. Исключение составили результаты опроса 2016/2017 учебного года, где доля таких ответов достигала 18,8%.

Встречались и такие варианты: экология – это наука «о сохранении чистоты окружающей среды и правильной переработке мусора», «об изменениях климата», «о выбросах и отходах»; это «чистота и порядок живой природы», «ответственность человека за среду».

Основы экологических знаний школьники получают на уроках окружающего мира, биологии, гео-

графии. Тем не менее, многие опрошенные студенты (36,9–61,9%) считают, что экологию в школе не преподают (Табл. 3), только в 2019/2020 учебном году доля тех, кто «изучал» экологию в школе была выше тех, кто «не изучал». Однако, как показывает практика, усвоение материала студентами, которые «изучали» экологию в школе, практически не отличается от тех, кто «не изучал».

Интересно, что среди первокурсников доля тех, кто ответил положительно на вопрос об изучении экологии, была выше, чем среди второкурсников: «экономисты» 50% (1 курс), 40,5% (2 курс); «архитекторы» 53,6 и 38,2% соответственно. Сходные результаты (38,5%) продемонстрировали второкурсники технических специальностей (факультеты: строительный, автодорожный, инженерной экологии и городского хозяйства).

По большей части респонденты связывали изучение экологии с формированием «бережного отношения к природе» (наиболее часто встречающаяся формулировка) и необходимостью охраны природы, но безотносительно выбранной специальности (Табл. 4). Обращает на себя внимание то, что в последние годы существенно выросла доля обучающихся, которые понимают необходимость изучения экологии в связи негативным влиянием своей будущей профессиональной деятельности (строительством, реализацией архи-

Табл. 2

Что означает термин «экология»?

Варианты ответов	Число ответов, %			
	2016/17	2018/19	2019/20	2023/24
<i>А. Это наука о...</i>	77,4	87,2	86,0	83,2
– окружающей среде/природе	22,6	26,4	21,5	14,1
– охране окружающей среды	22,6	10,4	20,3	15,0
– состоянии/загрязнении окружающей среды	14,5	11,2	23,7	3,2
– влиянии человека на окружающую среду и его последствиях	10,2	20,8	13,1	30,5
– взаимоотношениях организмов между собой и с окружающей средой	4,3	15,2	6,8	17,7
– биосистемах (экосистемах, биосфере)	2,1	0	0,6	0,9
– природопользовании и охране природных ресурсов	1,1	3,2	0	1,8
<i>Б. Экология</i>	18,8	2,4	8,4	3,2
– состояние окружающей среды	5,9	0	2,2	1,4
– природа, окружающая среда	5,4	2,4	3,4	1,8
– охрана природы /окружающей среды	4,8	0	2,8	0
<i>В. Прочие варианты</i>	6,5	10,4	5,6	13,6

Табл. 3

Изучаются ли основы экологии в школе?

Варианты ответов	Число ответов, %			
	2016/17	2018/19	2019/20	2023/24
Изучаются	45,2	32,1	57,0	42,7
Не изучаются	52,7	61,9	36,9	46,1
Затруднились с ответом	2,1	6,0	6,1	11,2

тектурных проектов, эксплуатацией автотранспорта и т.д.) на окружающую природную среду. Если в 2016/17 учебном году доля таких студентов среди опрошенных составляла всего 7%, то в 2019/20 и 2023/24 годах она достигла 29,1 и 28,3% соответственно.

Некоторые студенты весьма специфично понимают цели экологического образования: «для подбора экологически чистых строительных материалов», «для обеспечения комфортной жизни человека», «для повышения качества жизни», «для правильного выбора места для строительства с точки зрения грунтов», «чтобы понимать, как природа воздействует на конструкции», «для выбора наиболее удобного места для застройки», «чтобы уметь обращаться с отходами».

Вопрос о значении слова «экологический» был задан для того, чтобы оценить, насколько осмысленно оно используется. В большинстве ответов прилагательное воспринималось как характеристика каких-либо материалов и продуктов в значении «природный/натуральный» или «безвредный/безопасный для человека и окружающей среды» (Табл. 5). Второй вариант ответа наиболее часто (52,7%) встречался в 2023/24 учебном году. Видимо, респонденты отождествляют данный термин с широко используемыми в средствах массовой информации словами «экологичный» или «экологически чистый».

Понимание смысла этого слова в значении «имеющий отношение к окружающей среде (природе/экосистеме)» или науке экологии продемонстрировали только от 7,8 до 15,6% студентов. Примечательно, что 20–25% опрошенных не дали никакого ответа на этот вопрос. Полученные результаты свидетельствуют, по-

видимому, о проблемах с ассоциативным и логическим мышлением у обучающихся, поскольку специальных знаний для ответа не требуется.

Таким образом, молодые люди, окончив школу, имеют лишь общее представление о том, что изучает наука экология и в основном связывают ее содержание с проблемами окружающей среды и воздействием на нее человека, что хорошо отражает ситуацию в обществе в целом. Поэтому студенты психологически не готовы осваивать биологические основы экологии, поскольку имеют несколько иное представление об этой науке. При этом, как показывают устные опросы, далеко не все студенты могут перечислить основные экологические проблемы (загрязнение, кислотные дожди, деградация почв, снижение биоразнообразия, изменение климата и др.) и, тем более, объяснить их причины. Более половины опрошенных вообще не помнит факт изучения основ экологии в школе, причем ситуация от года к году не меняется.

Несмотря на то, что наметилась тенденция увеличения доли студентов, понимающих необходимость изучения экологии в связи с будущей профессиональной деятельностью, дисциплина продолжает восприниматься как непрофильная, «чужеродная», необязательная. Поэтому мотивация к ее изучению остается на низком уровне. Положение осложняется отсутствием базовых знаний по биологии, химии и географии. Обсуждение материалов прослушанных лекций показывает, что в подавляющем большинстве студенты такую информацию не усваивают и не проявляют интереса не только к теоретическим, но и к практическим вопросам.

Табл. 4

Зачем преподают экологию в техническом вузе?

Варианты ответов	Число ответов, %			
	2016/17	2018/19	2019/20	2023/24
– ради «бережного отношения к природе» / с природоохранными целями	43,0	40,6	32,0	28,3
– для общего развития	25,8	16,8	23,2	21,9
– в связи с будущей профессиональной деятельностью	7,0	15,5	29,1	28,3
– для понимания последствий антропогенного воздействия	14,0	9,0	4,1	5,5
– прочие варианты ответов	1,1	18,1	11,6	12,3
– затруднились с ответом	9,1	0	0	3,7

Табл. 5

Что означает слово «экологический»?

Варианты ответов	Число ответов, %		
	2016/17	2019/20	2023/24
– безвредный/безопасный для человека и окружающей среды	24,2	30,0	52,7
– природный/натуральный	24,2	28,9	11,5
– чистый, незагрязненный	20,4	0	7,3
– связанный с окружающей средой (экосистемой, природой)	7,5	15,6	4,2
– имеющий отношение к экологии	3,8	0	3,6
– затруднились с ответом	19,9	25,5	20,7

Принимая во внимание полученные результаты, можно выделить несколько причин низкой эффективности вузовского экологического образования в целом.

Первая, и возможно, главная причина, о которой говорил академик А.Ф. Алимов [3, 4] – отсутствие четкого определения термина «экология». К концу 1990-х годов активная «экологизация» общества привела к тому, что «экология» из названия науки, имеющей свой предмет, методы и цели исследования, превратилась в околonaучный термин для обозначения всех форм взаимоотношений человека и окружающей среды, в том числе, им же созданной. Произошло объединение понятий «экология» (фундаментальная биологическая наука) и «наука об окружающей среде» («энвайронментология», от англ. *environment*), занимающаяся вопросами охраны природы и рационального природопользования [4]. В результате термин «экология» начал использоваться в качестве синонима понятий «окружающая среда», «состояние окружающей среды», «охрана природы», «рациональное природопользование» и не только. Следует заметить, что в 1980-х годах разграничение этих терминов и понятий существовало: так, например, на биологическом факультете Ленинградского государственного университета читался курс «Охрана природы с основами экологии».

В настоящее время, по словам Г.С. Розенберга «понятие экологии потеряло всякую определенность: уже не всегда можно определить идет ли речь о собственно экологии (то есть биологической науке), о загрязнении среды или об охране природы, общественно-политическом движении или «духовном возрождении», создании всеобщей религии и космоморфологии» [10].

Действительно, сейчас к сфере экологии относят все, что имеет отношение к окружающей среде, и это наглядно иллюстрируют ответы студентов. Кроме того, можно привести много примеров, когда термин «экология» используется некорректно: экология автомобиля, экология труда, экология семьи, экология личности, экология детства, экология языка и так далее. Подобные словосочетания лишены смысла, но используются в учебной и научной литературе. В вузах появились такие учебные дисциплины, как «видеоэкология», «социальная экология», являющиеся, по сути, не разделами экологии, а специальными направлениями в психофизиологии и социологии соответственно. Возникли «лингвоэкология», занимающаяся вопросами сохранения языка, «мегаэкология», «наноэкология», «критическая экология» – процесс словотворчества в этой сфере бесконечен. С недавних пор наблюдается и неуместное употребление термина «экосистема» вместо «система» или «структура», например: цифровая экосистема, экосистема предприятия, экосистема школы.

В условиях такой неопределенности говорить об эффективности экологического образования невозможно в принципе. Как было справедливо отмечено некоторыми авторами, в современный период экологическое образование в вузах все больше приобретает гуманитарный и культурно-мировоззренческий характер [14], характеризуется стихийным многообразием концептуальных моделей, форм и методов преподавания [8] и часто представляет собой набор плохо взаимосвязанных фрагментов знаний об окружающей среде, не дающих целостного восприятия мира [15]. В связи с вышесказанным следует упомянуть еще одну серьезную проблему, требующую отдельного обсуждения – дефицит квалифицированных преподавателей экологии.

Вторая причина – недостатки экологического образования в школах. В программы общего среднего образования предмет «Экология» был введен в 1993 году, однако в 1997 он перешел в статус факультативной дисциплины для старшекласников. В настоящее время экология в качестве отдельного предмета в общеобразовательных учреждениях не преподается (за редким исключением – в специализированных классах). Основы общей экологии изучаются в курсе биологии; экологические проблемы рассматриваются на уроках географии. Освоение этого материала приходится на 10–11 классы, то есть на период, когда обучающиеся заняты подготовкой к сдаче ЕГЭ. Поскольку биология, география и химия не являются профильными предметами при поступлении на большинство гуманитарных и технических специальностей, включая архитектурно-строительные, знания абитуриентов по этим дисциплинам оказываются крайне низкими. В отсутствие базовых знаний изучение экологии в вузе также становится малопродуктивным, поскольку основное время тратится на повторное прохождение школьной программы.

Третья причина – постоянные изменения стандартов высшего образования, касающиеся, в том числе, и его «экологической» составляющей (Табл. 6).

Так, образовательные стандарты второго поколения включали не только перечень обязательных дисциплин, которые должны входить в учебные планы различных специальностей, но и их подробное содержание. Это позволяло преподавать экологию по единой программе в различных вузах, вне зависимости от их профиля.

В стандартах третьего поколения появляются различные варианты «отраслевой экологии». Так, учебные планы архитектурно-строительных специальностей предусматривали изучение архитектурной, градостроительной, строительной экологии и экологии среды; при этом содержание дисциплин отсутствовало.

Изменения в стандартах высшего образования

Образовательный стандарт	Особенности стандарта
Государственный образовательный стандарт высшего профессионального образования (ГОС ВПО) (2-е поколение)	Содержит перечень обязательных дисциплин с их подробным содержанием; «Экология» (ЕН.Ф.05)
Федеральный образовательный стандарт ФГОС 3	Содержит перечень обязательных дисциплин: «Экология», «Экология среды», «Архитектурная экология», «Градостроительная экология», «Строительная экология»; краткое содержание в формате: «знать-уметь-владеть»)
ФГОС 3+	Перечень дисциплин отсутствует, учебный план составляется в соответствии с формируемыми компетенциями обучающихся; общекультурные «экологические» компетенции не предусмотрены
ФГОС 3++	Перечень дисциплин отсутствует, учебный план формируется с учетом профессиональных стандартов; предусмотрены «универсальные» и «общепрофессиональные» компетенции; универсальные «экологические» компетенции отсутствуют

Последующие поколения ФГОС (3+ и 3++), основанные на «компетентностном» подходе к образованию, не только не содержат перечень обязательных дисциплин, но и не предусматривают общекультурные или универсальные «экологические» компетенции выпускников; есть только профессиональные «природоохранные» компетенции для некоторых технических специальностей. По этой причине экология в учебных планах всех факультетов СПбГАСУ в настоящее время «привязана» в основном к универсальной компетенции для дисциплины «Безопасность жизнедеятельности» (УК-8): «Способность создавать и поддерживать безопасные условия жизнедеятельности, в том числе при возникновении чрезвычайных ситуаций», что имеет весьма отдаленное отношение к целям экологического образования. Фактически, действующие образовательные стандарты не только дают учебным заведениям возможность, но и вынуждают их отказаться от преподавания экологии.

Немаловажную негативную роль играют и регулярные изменения в природоохранном законодательстве, в том числе, касающиеся экологического образования. Так, в Законе «Об охране окружающей природной среды» 1991 года Статья 74 «Обязательность преподавания экологических знаний в учебных заведениях» предусматривала двухэтапное экологическое образование в вузах. На первом этапе должны были изучаться основы общей экологии независимо от профиля учебного заведения, а на втором – природоохранные дисциплины применительно к специальности. В пришедшем ему на смену Законе «Об охране окружающей среды» (№7-ФЗ, 2002) говорилось о преподавании основ экологии только в общеобразовательных учре-

ждениях, а в вузах должны были изучаться дисциплины по охране окружающей среды, рациональному природопользованию и экологической безопасности (Статья 72). Указанная статья утратила силу с 1 сентября 2013 года в связи с переходом на двухуровневую систему высшего образования. В настоящее время экологическое образование в учреждениях общего, среднего профессионального и высшего образования предусмотрено Статьей 71 «Всеобщность и комплексность экологического образования». Что именно подразумевается под экологическим образованием, не уточняется. Весьма спорной выглядит поправка к статье, вступившая в силу с 01.07.2024 и допускающая «распространение экологических знаний, в том числе, через средства массовой информации, общественные объединения и другие негосударственные некоммерческие организации, юридические лица, граждан». В связи с этим возникает вопрос о компетентности источников этих «знаний» и достоверности распространяемой информации. Фактически, закон закрепляет непрофессионализм в экологическом просвещении.

Интересно, что в предыдущей редакции эта миссия возлагалась, помимо средств массовой информации, на музеи, библиотеки, учреждения культуры, природоохранные учреждения, организации спорта и туризма, что выглядело более логичным, но также являлось малоэффективным. Это подтверждают результаты социологических исследований, проводившихся в Санкт-Петербурге в 2015–2017 годах. Опрос жителей города относительно необходимости создания особо охраняемых природных территорий (ООПТ) показал, что 4/5 респондентов считают целью их создания не сохранение уникальных природных комплексов и эталонных экосистем, а формирование

рекреационных зон для комфортного отдыха. Было отмечено, что разнообразная информация о функциях ООПТ доступна, однако аудиторией она не воспринимается [6]. Кроме того, окружающая среда (природа) не входила в первую пятерку ценностных предпочтений взрослого населения [2]. Из семнадцати Целей устойчивого развития, сформулированных ООН, сохранение морских и наземных экосистем (Цели 14 и 15) не только не вошли в пятерку приоритетных для жителей города, но и оказались в числе наименее востребованных. При этом Цель 14 «Сохранение морских экосистем» была наименее востребована во всех возрастных группах [1], и это несмотря на то, что Санкт-Петербург – морской город, и Финский залив играет огромную роль в жизни мегаполиса (экологическую, рекреационную, хозяйственную).

Такое положение дел является вполне объяснимым. Как отмечал В.И. Данилов-Данильян [5], даже в самых экологически продвинутых странах большинство населения мало интересуется охраной окружающей среды и не вникает в экологическую проблематику, несмотря на то, что соблюдает определенные правила поведения. Обыденное сознание не воспринимает экологические проблемы и процессы, поскольку для этого требуются интеллектуальные усилия, наблюдения и размышления – то, что человек общества потребления не любит и считает несущественным все, чего не может понять. Поскольку экологическое образование не может существовать в отрыве от других областей знания, негативную роль сыграли реформы среднего общего и высшего образования за последние 30 лет, в результате которых возросла численность малообразованных людей [9]. То же можно сказать и об «экологической культуре», которая является естественной частью общей культуры человека, а уровень последней в нашем обществе падает.

Заключение

Подводя итог сказанному, можно утверждать, что экологическое образование и дальше будет оставаться неэффективным и носить формальный характер. Более того, напрашивается неутешительный вывод о деградации системы экологического образования, основы которой были заложены в 1990-е годы. Неопределенность термина «экология», исключение «экологических» компетенций из образовательных стандартов и постоянная корректировка природоохранного законодательства в интересах бизнеса говорит о том, что интерес к экологическому образованию в нашей стране существенно снизился, и свою задачу оно не выполняет. В обществе сформировалось убеждение, что решать экологические проблемы можно и не имея соответствующих знаний, «экологами» чаще называют природоохранных активистов, а не специалистов с профильным образованием.

Попытаться улучшить ситуацию (если, конечно, государство в этом заинтересовано) в рамках предстоящих реформ высшего образования можно следующим образом:

- внести во ФГОС ВО общекультурные/универсальные «экологические» компетенции вне зависимости от направления и профиля получаемого образования;
- вернуть экологию в учебные планы вузов в качестве обязательной общеобразовательной дисциплины;
- разработать единую программу курса для непрофильных специальностей в вузах, исходя из того, что экология – это фундаментальная биологическая наука, обеспечивающая целостное восприятие мира и создающая теоретическую базу для эффективной природоохранной деятельности;
- выстроить более продуктивную систему школьного экологического образования, которая бы обеспечивала его преемственность в системе школа-вуз.

Литература

1. Алексеев СВ. Экологические проблемы в контексте целей устойчивого развития; результаты социально-педагогического исследования петербуржцев. Мир психологии. 2020;(2):173-84.
2. Алексеев СВ, Оганов РС. Экологические проблемы городской среды глазами взрослого населения Санкт-Петербурга: социологические исследования. Непрерывное образование: XXI век. 2019; 2(26). DOI: 10.15393/j5.art.2019.4665.
3. Алимов АФ. Еще раз об экологии. М., СПб; 2016.
4. Алимов АФ. Об экологии всерьез. Вестник Российской Академии наук. 1999; 72(12): 1075-80.
5. Данилов-Данильян ВИ. Глобальная экологическая проблема и устойчивое развитие. Вестник Московского университета. Серия 6: Экономика. 2019;(4):8-23.
6. Ермакович ЮМ. Проблемы вовлечения общественности в деятельность по сохранению биологического разнообразия. Биосфера. 2017;9(4):286-99
7. Макарова СВ, Цветкова ЛИ, Барышникова ТН. Проблемы «всеобщего» экологического образования. В кн.: Устойчивое развитие регионов: опыт, проблемы, перспективы. Сборник трудов международной научно-практической конференции. Казань; 2017. С. 482-7.

8. Мухаметшина РМ. Экологическое образование студентов как неотъемлемая составляющая подготовки специалистов в техническом вузе. *Высшее образование сегодня*. 2022;(9): 61-4.
9. Розенберг ГС, Попов ЮМ, Козупица ГС. Ноосфера В.И. Вернадского и контуры будущего общества. *Сложность. Разум. Постнеоклассика*. 2024;(3):32-9.
10. Розенберг ГС, Хасаев ГР, Гелашвили ДБ. Две аксиомы выживания в современном мире: устойчивое развитие и экологическое образование. *Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии*. 2017;26(2):48-72.
11. Цветкова ЛИ, Алексеев МИ, Усанов БП, Неверова-Дзиопак ЕВ, Кармазинов ФВ, Жукова ЛИ. *Экология: Учебник для высших и средних учебных заведений по техническим специальностям и направлениям*. 1999; М: АСВ; СПб: Химиздат.
12. Цветкова ЛИ, Копина ГИ, Макарова СВ, Барышникова ТН. Экологическая культура и экологическое образование. *Вода и экология: проблемы и решения*. 2017;(2):79-89.
13. Цветкова ЛИ, Макарова СВ, Барышникова ТН. Еще раз о проблемах экологического образования. В кн.: *Современные проблемы водоснабжения и водоотведения. Материалы международной научно-практической конференции 5–7 декабря 2018*. Санкт-Петербург; 2018. С. 86-92.
14. Цвирко НИ. Особенности экологического образования студентов педагогических вузов. В кн.: *Образование. Наука. Карьера: Сборник научных статей Международной научно-методической конференции*; Курск, 24 января 2018 г. Курск: Университетская книга; 2018. Том 1, С. 358-64
15. Dovgulevich, NN, Taletskaya NN, Mishkin IF. Transition of environmental education to education for sustainable development at the university. In: *Sakharov Readings 2024: Environmental Problems of the XXI Century*. Minsk; 2024. Pt.2. P. 368-71.





Подписано в печать **30.09.2025.**

Дата выхода в свет **30.06.2025.**

Отпечатано в **ООО «Типография Лесник»**

197183, г. Санкт-Петербург, ул. Сабировская, 37, Лит. Д, комната 206

Тел.: **+7 (812) 649-73-14.**

Тираж **700 экз.**

Цена свободная

Адрес издателя и редакции:

197110, Санкт-Петербург, Большая Разночинная ул., д. 28; тел./факс: (812) 415-41-61

Учредитель: **Фонд научных исследований "XXI век"**

Главный редактор: **Розенберг Геннадий Самуилович**