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

ВЕСЦІ
НАЦЫЯНАЛЬНАЙ АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2025. Т. 70, № 3

ИЗВЕСТИЯ
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2025. Т. 70, № 3

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

Выходит четыре раза в год

Учредитель – Национальная академия наук Беларуси

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

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

Главный редактор

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

Редакционная коллегия

А. В. Кильчевский (*заместитель главного редактора*) – Президиум Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

М. Е. Никифоров (*заместитель главного редактора*) – Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

Т. В. Смирнова (*ведущий редактор журнала*) – Издательский дом «Беларуская навука» Минск, Республика Беларусь

З. М. Алещенкова – Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

И. Д. Волотовский – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

А. Е. Гончаров – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

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

Редакционный совет

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

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

ИЗВЕСТИЯ НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ.
Серия биологических наук. 2025. Т. 70, № 3.
Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *Т. В. Смирнова*
Компьютерная верстка *Ю. А. Агейчик*

Подписано в печать 15.07.2025. Выход в свет 28.07.2025. Формат 60×84 1/8. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 10,23. Уч.-изд. л. 11,3. Тираж 68 экз. Заказ 143.
Цена номера: индивидуальная подписка – 15,16 руб., ведомственная подписка – 34,53 руб.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республиканское унитарное предприятие «Издательский дом «Беларуская навука».
Свидетельство о государственной регистрации издателя, изготовителя, распространителя печатных изданий
№ 1/18 от 02.08.2013. ЛП № 02330/455 от 30.12.2013. Ул. Ф. Скорины, 40, 220084, г. Минск, Республика Беларусь

© РУП «Издательский дом «Беларуская навука».
Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук, 2025

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

PROCEEDINGS
OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES. 2025, vol. 70, no. 3

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

Issued four times a year

Founder is the National Academy of Sciences of Belarus

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

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

E d i t o r-i n-C h i e f

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

E d i t o r i a l B o a r d

Alexander V. Kilchevsky (*Associate Editor-in-Chief*) – Presidium of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Michail Y. Nikiforov (*Associate Editor-in-Chief*) – Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus
Tatsiana V. Smirnova (*Leading Editor*) – Publishing House "Belaruskaya Navuka", Minsk, Republic of Belarus
Zinaida M. Aleshchenkova – Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Vadim V. Demidchik – V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Nadezhda I. Dubovets – Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Andrei E. Hancharou – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Lyudmila F. Kabashnikova – Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

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

Editorial Council

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

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

PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS.
Biological series, 2025, vol. 70, no. 3.
Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *T. V. Smirnova*
Computer imposition *Yu. A. Aheichyk*

Sent for press 15.07.2025. Output 28.07.2025. Format 60×84 1/8. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 10.23. Publisher's signatures 11.3. Circulation 68 copies. Order 143.
Number price: individual subscription – 15.16 byn., departmental subscription – 34.53 byn.

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

© RUE "Publishing House "Belaruskaya Navuka",
Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series, 2025

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

ЗМЕСТ

Никифоров М. Е., Сахвон В. В. Историческая динамика состава и экологической структуры населения птиц Минска 183

Прохоров В. Н. Инвазивные виды растений как перспективные источники растительного сырья для создания биопестицидов 197

Гудная Н. В., Мялик А. Н., Кулагина Т. Г., Луу Д. Н. А., Титок В. В. Генетическая структура популяций прогрессирующего в Беларуси аборигенного вида *Salvinia natans* L. (*на англ. яз.*) 207

Кулеш В. Ф. Морфологические параметры личинок сибирского шримса *Exopalaemon modestus* (Heller) в условиях тепловодной аквакультуры 216

Муратова А. А., Охремчук А. Э., Валентович Л. Н. Характеристика генов, определяющих фитопатогенные, фитостимулирующие и антимикробные свойства бактерии *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 – возбудителя угловатой пятнистости листьев огурца 224

Савицкая К. Л., Дубовик Д. В., Джус М. А. Семейство Рдестовые (Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl) в водной флоре Пуховичской равнины 239

Овчинников И. А., Калацкая Ж. Н., Николайчук В. В., Гилевская К. С., Морозова И. М. Влияние конъюгированных с хитозаном оксикоричных кислот на рост и развитие растений *Cucumis sativus* L. в условиях почвенного засоления 253

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

CONTENTS

Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Historical dynamics of the composition and ecological structure of the bird population of Minsk 183

Prokhorov V. N. Invasive plant species as promising sources of plant raw materials for creating biopesticides..... 197

Hudnaya N. U., Mialik A. M., Kulahina T. G., Luu D. N. A., Titok V. V. Genetic structure of populations of the native species *Salvinia natans* L. progressing in Belarus 207

Kulesh V. F. Morphological parameters of Siberian shrimp larvae *Exopalaemon modestus* (Heller) in warm-water aquaculture 216

Muratova A. A., Akhremchuk A. E., Valentovich L. N. Characteristics of genes determining the phytopathogenic, phytostimulating and antimicrobial properties of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8: a causative agent of angular leaf spot of cucumber..... 224

Savitskaya K. L., Dubovik D. V., Dzhus M. A. Pondweed family (Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl) in the aquatic flora of Pukhovichy Plain..... 239

Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Morozova I. M. Effect of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates on the growth and development of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) under soil salinity conditions 253

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК: 598.2:574.3
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-183-196

Поступила в редакцию 12.12.2024
Received 12.12.2024

М. Е. Никифоров[1], В. В. Сахвон[2]

[1]Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь
[2]Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

ИСТОРИЧЕСКАЯ ДИНАМИКА СОСТАВА И ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ НАСЕЛЕНИЯ ПТИЦ МИНСКА

Аннотация. Приведен анализ исторической динамики населения птиц г. Минска в контексте разделения видов на экологические орнитофаунистические комплексы (орнитокомплексы). Установлены качественные изменения экологической структуры орнитонаселения, которое объединяет 140 видов и включает представителей 6 орнитокомплексов с преобладанием в структуре лесного (55 видов; 39,3 %) и водно-прибрежного (35 видов; 25,0 %). Основываясь на представленности каждого из комплексов в различные периоды начиная с середины прошлого столетия, выявлены особенности динамики каждого из них и основные тенденции изменения структуры орнитонаселения города в целом, а также дана прогнозная оценка ее изменений в будущем в условиях прогрессирующей синурбизации отдельных видов. Наиболее полно относительно общего состава в Беларуси на городской территории представлены орнитокомплексы синантропный (84,2 %) и сухих открытых пространств (75,0 %). Динамика структуры орнитонаселения г. Минска с 1946 г. обусловлена расширением площади города и изменением биотопического разнообразия, что оказало влияние на представленность разных орнитокомплексов. Еще одним фактором явилась синурбизация отдельных видов птиц. За 70-летний период произошло увеличение относительной доли водно-прибрежного (+8,6 %), болотного (+4,2 %) и лесного (+2,5 %) орнитокомплексов при одновременном снижении относительного вклада остальных: синантропного (–7,4 %), древесно-кустарникового (–4,2 %) и сухих открытых пространств (–3,8 %). Изменение структуры орнитонаселения г. Минска в будущем может происходить за счет видов лесного и водно-прибрежного орнитокомплексов, имеющих «резерв» видов для внедрения в городские ландшафты.

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

Для цитирования: Никифоров, М. Е. Историческая динамика состава и экологической структуры населения птиц Минска / М. Е. Никифоров, В. В. Сахвон // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 183–196. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-183-196

Michail E. Nikiforov[1], Vital V. Sakhvon[2]

[1]Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus
[2]Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

HISTORICAL DYNAMICS OF THE COMPOSITION AND ECOLOGICAL STRUCTURE OF THE BIRD POPULATION OF MINSK

Abstract. The historical dynamics of the avifauna in Minsk are analyzed in the context of the division of species into ecological avifaunal complexes. Qualitative changes in the ecological structure of the avifauna have been established. The breeding avifauna of Minsk is comprised of 140 species from six avifaunal complexes, with a predominance of the forest (55 species; 39.3 %) and the water-coastal complex (35 species; 25.0 %). The dynamics of each avifaunal complex and the main trends in changing the ecological structure of the urban avifauna as a whole are revealed based on the representation of each of them in different historical periods, starting from the mid-20th century. A predictive assessment of its future changes under conditions of progressive synurbization of individual species is also given. The synanthropic (84.2 %) and dry open spaces (75.0 %) avifaunal complexes are the most fully represented in the urban area relative to the overall composition of avifauna in Belarus. The dynamics of the avifaunal structure of Minsk since 1946 is attributable to the expansion of the city's area and changes in its habitat structure, which had an impact on the representation of different avifaunal complexes. Another factor was the synurbization of certain bird species. Over the course of a 70-year period, there was an increase in the relative share of the water-coastal (+8.6 %), marsh (+4.2 %) and forest (+2.5 %) avifaunal complexes, while the relative contribution of the other avifaunal complexes decreased: synanthropic (–7.4 %), trees and shrubs (–4.2 %) and dry open spaces (–3.8 %). In the future, changes in the structure of the avifauna of Minsk can be expected to occur due to the presence of species from the forest and water-coastal avifaunal complexes, which possess a reserve of species suitable for colonizing urban landscapes.

© Никифоров М. Е., Сахвон В. В., 2025

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

For citation: Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Historical dynamics of the composition and ecological structure of the bird population of Minsk. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 183–186 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-183-196

Введение. Изменения природной среды, обусловленные не только глобальными естественными факторами и региональными особенностями местности, но и влиянием человеческой деятельности, так или иначе, определяют динамику структуры животного населения территорий с течением времени. При этом выяснение закономерных связей характера происходящих трансформаций в сообществах тех или иных таксономических групп животных с изменениями ключевых параметров среды делает более реальной и адекватной возможность разумного управления живыми компонентами экосистем с целью их сохранения и обеспечения условий для эволюционной адаптации к происходящим переменам.

Исследования процессов динамики выступают важной составной частью оценки состояния и тенденций развития популяций отдельных видов, сообществ или в целом биологического разнообразия в масштабах как отдельных локальных территорий, так и крупных регионов. Важным условием адекватной оценки такого рода процессов является правильный выбор методологии, позволяющей в полной мере оценить как количественные, так и качественные изменения структуры животного населения и при этом демонстрирующей экологическую предопределенность произошедших изменений. На наш взгляд, таким требованиям отвечает методологический подход, основанный на сравнительной оценке временной динамики соотношения экологических групп животных в сообществах, поскольку изменения среды обитания, связанные с естественным процессом сукцессии, возрастной трансформацией растительных сообществ или антропогенными преобразованиями природных территорий, как правило, приводят к изменениям экологических условий для животного мира. При этом определение и группирование (или классифицирование) видов по сходству их основных экологических требований являются необходимыми действиями, позволяющими оценить экологическую структуру сообществ животных той или иной природной территории и выявить особенности ее временной динамики под воздействием тех или иных факторов. Такой методологический подход ранее был применен нами в отношении птиц региона Восточная Европа–Беларусь [1], а также апробирован при оценке изменений орнитонаселения в зоне Чернобыльской аварии [2].

Орнитонаселение урбанизированных территорий характеризуется высоким видовым разнообразием, но, как правило, в значительной степени подвержено межгодовой динамике его состава [3]. Существует немало версий и гипотез как о причинах наблюдаемого явления, так и о его характере и особенностях в тех или иных регионах [4, 5]. Нами эта проблема рассмотрена на примере анализа исторической динамики населения птиц столичного мегаполиса – г. Минска [6]. В данной работе [6] затрагиваются в том числе и экологические аспекты динамики орнитонаселения, но в причинно-следственном анализе лимитирующих факторов упор сделан на урбанизацию в целом как на комплексный фактор, объединяющий вариативные характеристики состояния различных параметров окружающей среды, от которых и зависит количественное и качественное соотношение видов птиц различных экологических групп.

В настоящей работе нами проведен анализ динамики орнитонаселения г. Минска в разрезе экологических орнитофаунистических комплексов (орнитокомплексов) в соответствии с разработанной нами методологией [1] для установления особенностей качественных изменений структуры населения птиц в аспекте влияния региональных и локальных факторов, а также в связи с прогрессирующей сейчас синурбизацией отдельных видов или популяций.

Объекты и методы исследования. Для формирования обобщенного пула многолетних данных о состоянии и динамике видового состава птиц, гнездящихся на территории г. Минска (табл. 1), были использованы результаты учетов, полученные с 2012 г., а также данные из литературных источников, касающиеся состояния орнитонаселения в разные исторические периоды развития изучаемой территории [7–14]. При анализе исторической динамики состава населения птиц

акцент сделан на изменениях его экологической структуры в разные периоды. Для этого использована ранее разработанная нами экологическая классификация птиц, в которой в основу их экологического подразделения положены характерные экологические предпочтения при выборе гнездовых территорий, эволюционно свойственные тому или иному виду птиц, что подробнее описано в ранее опубликованной методической работе [1]. Результирующие сведения по качественному составу и объему выделенных в классификации орнитокомплексов, охватывающих все 223 гнездящихся (после 2000 г.) в Беларуси вида птиц, приведены ниже. Всего нами выделено 6 орнитокомплексов, которые, в свою очередь, подразделяются на более мелкие группы – кластеры.

Лесной орнитокомплекс (80 видов): ***собственно-лесной кластер***: *Accipiter gentilis*, *Accipiter nisus*, *Tetrastes bonasia*, *Tetrao urogallus*, *Scolopax rusticola*, *Columba palumbus*, *Columba oenas*, *Streptopelia turtur*, *Cuculus canorus*, *Otus scops*, *Strix aluco*, *Strix uralensis*, *Glaucidium passerinum*, *Aegolius funereus*, *Caprimulgus europaeus*, *Jynx torquilla*, *Picus canus*, *Picus viridis*, *Dryocopus martius*, *Dendrocopos major*, *Dendrocopos medius*, *Dendrocopos minor*, *Dendrocopos leucotos*, *Picoides tridactylus*, *Anthus trivialis*, *Troglodytes troglodytes*, *Prunella modularis*, *Erithacus rubecula*, *Phoenicurus phoenicurus*, *Muscicapa striata*, *Ficedula parva*, *Ficedula albicollis*, *Ficedula hypoleuca*, *Turdus viscivorus*, *Phylloscopus sibilatrix*, *Regulus regulus*, *Regulus ignicapilla*, *Parus palustris*, *Parus montanus*, *Parus major*, *Parus cyanus*, *Cyanistes caeruleus*, *Periparus ater*, *Lophophanes cristatus*, *Sitta europaea*, *Certhia familiaris*, *Oriolus oriolus*, *Garrulus glandarius*, *Nucifraga caryocatactes*, *Fringilla coelebs*, *Spinus spinus*, *Loxia curvirostra*, *Pyrrhula pyrrhula*, *Coccothraustes coccothraustes*; ***мозаично-лесной кластер***: *Ciconia nigra*, *Milvus migrans*, *Milvus milvus*, *Haliaeetus albicilla*, *Circaetus gallicus*, *Buteo buteo*, *Pernis apivorus*, *Aquila chrysaetos*, *Aquila pomarina*, *Clanga clanga*, *Falco subbuteo*, *Bubo bubo*, *Strix nebulosa*, *Coracias garrulus*, *Lullula arborea*, *Sturnus vulgaris*, *Corvus corax*; ***подлесочный кластер***: *Turdus merula*, *Turdus philomelos*, *Turdus iliacus*, *Hippolais icterina*, *Phylloscopus trochiloides*, *Phylloscopus collybita*, *Phylloscopus trochilus*, *Sylvia atricapilla*, *Aegithalos caudatus*.

Древесно-кустарниковый орнитокомплекс (23 вида): ***кустарниковый кластер***: *Phasianus colchicus*, *Luscinia luscinia*, *Locustella fluviatilis*, *Acrocephalus palustris*, *Acrocephalus dumetorum*, *Iduna caligata*, *Sylvia borin*, *Sylvia nisoria*, *Sylvia curruca*, *Lanius collurio*, *Linaria cannabina*, *Carpodacus erythrinus*; ***древесно-куртинный кластер***: *Falco vespertinus*, *Lyrurus tetrix*, *Circus cyaneus*, *Asio otus*, *Upupa epops*, *Turdus pilaris*, *Lanius excubitor*, *Lanius minor*, *Pica pica*, *Corvus cornix*, *Chloris chloris*.

Болотный орнитокомплекс (25 видов): ***травяно-болотный кластер***: *Circus pygargus*, *Crex crex*, *Grus grus*, *Porzana porzana*, *Vanellus vanellus*, *Calidris pugnax*, *Gallinago gallinago*, *Gallinago media*, *Limosa limosa*, *Tringa totanus*, *Asio flammeus*, *Motacilla flava*, *Motacilla citreola*, *Anthus pratensis*, *Luscinia svecica*, *Locustella naevia*, *Acrocephalus schoenobaenus*, *Acrocephalus paludicola*; ***мохово-болотный***: *Falco columbarius*, *Lagopus lagopus*, *Pluvialis apricaria*, *Numenius arquata*, *Numenius phaeopus*, *Tringa nebularia*, *Tringa glareola*.

Водно-прибрежный орнитокомплекс (64 вида): ***прибрежно-водный кластер***: *Tachybaptus ruficollis*, *Podiceps cristatus*, *Podiceps nigricollis*, *Podiceps grisegena*, *Botaurus stellaris*, *Ixobrychus minutus*, *Nycticorax nycticorax*, *Ardea alba*, *Cygnus olor*, *Cygnus cygnus*, *Anser anser*, *Aythya ferina*, *Aythya fuligula*, *Aythya nyroca*, *Mergus serrator*, *Circus aeruginosus*, *Fulica atra*, *Gallinula chloropus*, *Rallus aquaticus*, *Porzana parva*, *Porzana pusilla*, *Chroicocephalus ridibundus*, *Chlidonias niger*, *Chlidonias hybridus*, *Chlidonias leucopterus*, *Locustela luscinioides*, *Acrocephalus arundinaceus*, *Acrocephalus scirpaceus*, *Panurus biarmicus*, *Emberiza schoeniclus*; ***околоводный кластер***: *Phalacrocorax carbo*, *Ardea cinerea*, *Anas strepera*, *Anas platyrhynchos*, *Anas crecca*, *Anas acuta*, *Spatula clypeata*, *Spatula querquedula*, *Bucephala clangula*, *Mergellus albellus*, *Mergus merganser*, *Pandion haliaetus*, *Charadrius dubius*, *Tringa ochropus*, *Larus canus*, *Larus argentatus*, *Larus cachinnans*, *Larus fuscus*; ***береговой кластер***: *Gavia arctica*, *Haematopus ostralegus*, *Himantopus himantopus*, *Recurvirostra avosetta*, *Charadrius hiaticula*, *Actitis hypoleucos*, *Xenus cinereus*, *Tringa stagnatilis*, *Larus melanocephalus*, *Larus minutus*, *Sterna hirundo*, *Sternula albifrons*, *Alcedo atthis*, *Riparia riparia*, *Motacilla alba*, *Remiz pendulinus*.

Орнитокомплекс сухих открытых пространств (12 видов): *Perdix perdix*, *Coturnix coturnix*, *Merops apiaster*, *Alauda arvensis*, *Anthus campestris*, *Saxicola rubetra*, *Saxicola torquata*, *Oenanthe oenanthe*, *Sylvia communis*, *Emberiza citrinella*, *Emberiza hortulana*, *Miliaria calandra*.

Синантропный орнитокомплекс (19 видов): ***селитебный кластер***: *Ciconia ciconia*, *Tyto alba*, *Athene noctua*, *Dendrocopos syriacus*, *Galerida cristata*, *Hirundo rustica*, *Certhia brachydactyla*, *Corvus frugilegus*, *Passer domesticus*, *Passer montanus*; ***синурбический кластер***: *Falco tinnunculus*, *Columba livia*, *Streptopelia decaocto*, *Apus apus*, *Delichon urbica*, *Phoenicurus ochruros*, *Corvus monedula*, *Serinus serinus*, *Carduelis carduelis*.

Результаты и их обсуждение. С середины прошлого столетия в пределах административной границы г. Минска зарегистрировано или с высокой вероятностью предполагается гнездование 140 видов птиц, относящихся к 16 отрядам и 43 семействам, что составляет 59,5 % всей современной гнездовой орнитофауны Беларуси. Начиная с 1946 г. как количественный, так и качественный состав гнездящихся видов птиц изменялся, что было вызвано рядом причин. В первую очередь, это происходило вследствие расширения административных границ города, сопровождавшегося присоединением пригородных естественных биотопов с присущим для них орнитонаселением. Другая причина связана с появлением новых благоприятных для гнездования птиц местообитаний, а также дополнительных кормовых ресурсов, связанных с человеческой деятельностью, в том числе с мероприятиями по озеленению городской территории и иными преобразованиями городской среды. Определенный вклад вносило и естественное расширение ареалов некоторых неместных видов птиц, которое привело к их расселению по территории Беларуси и одновременному появлению на гнездовании в г. Минске.

Совокупность названных причин обусловила существенное увеличение числа гнездящихся видов птиц г. Минска (см. табл. 1). Если в 1946–1965 гг. в данной категории упоминалось 77 видов, то в начале 2020-х гг. гнездование было установлено уже для 132 видов. При этом обогащение гнездового населения птиц происходило на фоне исчезновения некоторых ранее гнездившихся видов. Так, на территории города с середины 1980-х гг. регулярно стали гнездиться суммарно 50 новых видов птиц, причем случаи гнездования 17 из них впервые были отмечены уже в XXI в. Из общего количества гнездящихся видов (132) в настоящее время лишь 91 вид гнездится регулярно, что позволяет считать их ядром орнитонаселения г. Минска.

Таблица 1. **Видовой список гнездящихся птиц в различные периоды в пределах административной границы г. Минска**

Table 1. **Breeding bird species list in different periods in Minsk**

Видовое название	Присутствие на гнездовании				Орнитокомплекс
	1946–1965 гг.	1966–1985 гг.	1986–1999 гг.	2000–2024 гг.	
Поганка малая (*Tachybaptus ruficollis*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Поганка большая (*Podiceps cristatus*)	–	–	+	+	ВП
Поганка черношейная (*Podiceps nigricollis*)	–	–	–	+	ВП
Выпь большая (*Botaurus stellaris*)	–	–	+	+	ВП
Выпь малая (*Ixobrychus minutus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Аист белый (*Ciconia ciconia*)	–	–	–	+	СН
Лебедь-шипун (*Cygnus olor*)	–	–	+	+	ВП
Кряква (*Anas platyrhynchos*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Чирок-трескунок (*Spatula querquedula*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Широконоска (*Spatula clypeata*)	–	–	+	–	ВП
Чернеть красноголовая (*Aythya ferina*)	–	–	+	+	ВП
Чернеть хохлатая (*Aythya fuligula*)	–	–	+	+	ВП
Лунь болотный (*Circus aeruginosus*)	–	–	+	+	ВП
Тетеревятник (*Accipiter gentilis*)	–	–	+	+	ЛС
Перепелятник (*Accipiter nisus*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Канюк (*Buteo buteo*)	–	–	–	+	ЛС

Продолжение табл. 1

Видовое название	Присутствие на гнездовании				Орнитокомплекс
	1946–1965 гг.	1966–1985 гг.	1986–1999 гг.	2000–2024 гг.	
Осоед обыкновенный (*Pernis apivorus*)	–	–	–	+	ЛС
Пустельга обыкновенная (*Falco tinnunculus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Чеглок (*Falco subbuteo*)	–	–	–	+	ЛС
Куропатка серая (*Perdix perdix*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ОП**
Перепел (*Coturnix coturnix*)	–	–	+	–	ОП
Коростель (*Crex crex*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**БЛ**
Лысуха (*Fulica atra*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Камышница (*Gallinula chloropus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Пастушок (*Rallus aquaticus*)	–	–	+	+	ВП
Погоныш (*Porzana porzana*)	–	–	+	+	БЛ
Погоныш малый (*Porzana parva*)	–	–	+	+	ВП
Зуек малый (*Charadrius dubius*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Чибис (*Vanellus vanellus*)	**?**	**+**	**+**	**+**	**БЛ**
Перевозчик (*Actitis hypoleucos*)	**?**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Веретенник большой (*Limosa limosa*)	–	–	+	+	БЛ
Вальдшнеп (*Scolopax rusticola*)	–	–	–	?	ЛС
Травник (*Tringa totanus*)	–	–	+	+	БЛ
Черныш (*Tringa ochropus*)	?	+	–	–	ВП
Поручейник (*Tringa stagnatilis*)	–	–	+	–	ВП
Чайка озерная (*Chroicocephalus ridibundus*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Чайка сизая (*Larus canus*)	–	–	+	+	ВП
Чайка серебристая (*Larus argentatus*)	–	–	+	+	ВП
Хохотунья (*Larus cachinnans*)	–	–	+	+	ВП
Чайка черноголовая (*Larus melanocephalus*)	–	–	–	+	ВП
Клуша (*Larus fuscus*)	–	–	–	+	ВП
Крачка речная (*Sterna hirundo*)	–	–	+	+	ВП
Крачка черная (*Chlidonias niger*)	**?**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Голубь сизый (*Columba livia*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Вяхирь (*Columba palumbus*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Горлица кольчатая (*Streptopelia decaocto*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Кукушка обыкновенная (*Cuculus canorus*)	**?**	**+**	**+**	**?**	**ЛС**
Неясыть серая (*Strix aluco*)	?	–	?	+	ЛС
Сова ушастая (*Asio otus*)	**?**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Сыч воробьиный (*Glaucidium passerinum*)	–	–	–	+	ЛС
Сыч домовый (*Athene noctua*)	**?**	**+**	**+**	**?**	**СН**
Стриж черный (*Apus apus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Козодой обыкновенный (*Caprimulgus europaeus*)	–	+	–	–	ЛС
Зимородок обыкновенный (*Alcedo atthis*)	**?**	**?**	**+**	**+**	**ВП**
Вертишейка (*Jynx torquilla*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Желна (*Dryocopus martius*)	–	–	+	+	ЛС
Дятел большой пестрый (*Dendrocopos major*)	**?**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Дятел средний пестрый (*Leiopicus medius*)	–	–	–	+	ЛС
Дятел малый пестрый (*Dendrocopos minor*)	–	–	+	+	ЛС
Жаворонок хохлатый (*Galerida cristata*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Жаворонок полевой (*Alauda arvensis*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ОП**
Ласточка деревенская (*Hirundo rustica*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Ласточка городская (*Delichon urbica*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Ласточка береговая (*Riparia riparia*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Трясогузка белая (*Motacilla alba*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**

Продолжение табл. 1

Видовое название	Присутствие на гнездовании				Орнитокомплекс
	1946–1965 гг.	1966–1985 гг.	1986–1999 гг.	2000–2024 гг.	
Трясогузка желтая (*Motacilla flava*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**БЛ**
Конек луговой (*Anthus pratensis*)	–	–	+	+	БЛ
Конек лесной (*Anthus trivialis*)	?	+	–	–	ЛС
Конек полевой (*Anthus campestris*)	–	–	–	+	ОП
Крапивник (*Troglodytes troglodytes*)	**+**	**?**	**+**	**+**	**ЛС**
Завирушка лесная (*Prunella modularis*)	–	–	+	+	ЛС
Зарянка (*Erithacus rubecula*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Варакушка (*Luscinia svecica*)	–	–	+	+	БЛ
Соловей обыкновенный (*Luscinia luscinia*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Горихвостка-чернушка (*Phoenicurus ochruros*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**СН**
Горихвостка обыкновенная (*Phoenicurus phoenicurus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Чекан луговой (*Saxicola rubetra*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ОП**
Каменка обыкновенная (*Oenanthe oenanthe*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ОП**
Мухоловка малая (*Ficedula parva*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Мухоловка серая (*Muscicapa striata*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Мухоловка-белошейка (*Ficedula albicollis*)	–	–	–	+	ЛС
Мухоловка-пеструшка (*Ficedula hypoleuca*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Дрозд черный (*Turdus merula*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Дрозд певчий (*Turdus philomelos*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Рябинник (*Turdus pilaris*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Деряба (*Turdus viscivorus*)	–	–	–	+	ЛС
Белобровик (*Turdus iliacus*)	–	–	+	+	ЛС
Сверчок обыкновенный (*Locustella naevia*)	–	–	+	–	БЛ
Сверчок речной (*Locustella fluviatilis*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Сверчок соловьиный (*Locustela luscinioides*)	–	–	+	?	ВП
Камышевка болотная (*Acrocephalus palustris*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Камышевка дроздовидная (*Acrocephalus arundinaceus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ВП**
Камышевка-барсучок (*Acrocephalus schoenobaenus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**БЛ**
Камышевка садовая (*Acrocephalus dumetorum*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Бормотушка северная (*Iduna caligata*)	–	–	–	+	ДК
Пересмешка зеленая (*Hippolais icterina*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Пеночка зеленая (*Phylloscopus trochiloides*)	–	–	+	+	ЛС
Пеночка-теньковка (*Phylloscopus collybita*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Пеночка-весничка (*Phylloscopus trochilus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Королек желтоголовый (*Regulus regulus*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Королек красноголовый (*Regulus ignicapilla*)	–	–	–	+	ЛС
Славка серая (*Sylvia communis*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ОП**
Славка черноголовая (*Sylvia atricapilla*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Славка садовая (*Sylvia borin*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Славка-завирушка (*Sylvia curruca*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ДК**
Ополовник (*Aegithalos caudatus*)	**–**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Гаичка черноголовая (*Parus palustris*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**
Гаичка буроголовая (*Parus montanus*)	–	–	+	+	ЛС
Синица большая (*Parus major*)	**+**	**+**	**+**	**+**	**ЛС**

Окончание табл. 1

Видовое название	Присутствие на гнездовании				Орнитокомплекс
	1946–1965 гг.	1966–1985 гг.	1986–1999 гг.	2000–2024 гг.	
Лазоревка обыкновенная (*Cyanistes caeruleus*)	+	+	+	+	**ЛС**
Московка (*Periparus ater*)	–	–	+	+	ЛС
Синица хохлатая (*Lophophanes cristatus*)	**?**	+	+	+	**ЛС**
Ремез (*Remiz pendulinus*)	–	–	+	+	ВП
Поползень обыкновенный (*Sitta europaea*)	+	+	+	+	**ЛС**
Пищуха обыкновенная (*Certhia familiaris*)	+	+	+	+	**ЛС**
Жулан обыкновенный (*Lanius collurio*)	**?**	+	+	+	**ДК**
Иволга обыкновенная (*Oriolus oriolus*)	**?**	+	+	+	**ЛС**
Сойка обыкновенная (*Garrulus glandarius*)	**?**	+	+	+	**ЛС**
Сорока (*Pica pica*)	+	+	+	+	**ДК**
Галка (*Corvus monedula*)	+	+	+	+	**СН**
Грач (*Corvus frugilegus*)	+	+	+	+	**СН**
Ворона серая (*Corvus cornix*)	**–**	+	+	+	**ДК**
Ворон (*Corvus corax*)	–	–	–	+	ЛС
Скворец обыкновенный (*Sturnus vulgaris*)	+	+	+	+	**ЛС**
Воробей домовый (*Passer domesticus*)	+	+	+	+	**СН**
Воробей полевой (*Passer montanus*)	+	+	+	+	**СН**
Зяблик (*Fringilla coelebs*)	+	+	+	+	**ЛС**
Вьюрок канареечный (*Serinus serinus*)	+	+	+	+	**СН**
Зеленушка обыкновенная (*Chloris chloris*)	+	+	+	+	**ДК**
Щегол черноголовый (*Carduelis carduelis*)	+	+	+	+	**СН**
Чиж (*Spinus spinus*)	**–**	+	**?**	**?**	**ЛС**
Клест-еловик (*Loxia curvirostra*)	–	–	–	+	ЛС
Коноплянка (*Linaria cannabina*)	+	+	+	+	**ДК**
Снегирь обыкновенный (*Pyrrhula pyrrhula*)	–	–	?	+	ЛС
Дубонос обыкновенный (*Coccothraustes coccothraustes*)	+	+	+	+	**ЛС**
Чечевица обыкновенная (*Carpodacus erythrinus*)	+	+	+	+	**ДК**
Овсянка обыкновенная (*Emberiza citrinella*)	+	+	+	+	**ОП**
Овсянка тростниковая (*Emberiza schoeniclus*)	+	+	+	+	**ВП**
Овсянка садовая (*Emberiza hortulana*)	?	+	–	–	ОП
Всего видов	77	90	119	132	

Примечание. «+» – гнездящийся вид, «–» – негнездящийся вид, «?» – гнездование вида предполагается. Орнитокомплексы: лесной (ЛС), древесно-кустарниковый (ДК), болотный (БЛ), водно-прибрежный (ВП), сухих открытых пространств (ОП), синантропный (СН). Полужирным шрифтом выделены виды, составляющие ядро орнитонаселения.

Использование экологической классификации птиц, приведенной в разделе «Объекты и методы исследования», позволяет провести анализ экологической структуры их населения в настоящее время, а также ретроспективно оценить ее динамику в предшествующий период развития городской территории.

Оценка экологической структуры орнитонаселения. В анализ нами включен полный список видов птиц, отмеченных на гнездовании на территории г. Минска хотя бы в один из рассматриваемых временных периодов. Группирование видов по принадлежности к орнитокомплексам показало, что в структуре орнитонаселения города ровно половина их (n = 70) экологически наиболее связана с местообитаниями, формируемыми древесно-кустарниковой растительностью, главным образом различными лесными формациями (табл. 2).

Таблица 2. **Представленность различных орнитокомплексов в орнитонаселении в различные временные периоды развития г. Минска**

Table 2. **Representation of various avifaunal complexes in different periods in Minsk**

Орнитокомплекс	Кластер	Количество видов/доля в орнитонаселении, %				Количество видов за все периоды/доля в орнитонаселении, %
		1946–1965 гг.	1966–1985 гг.	1986–1999 гг.	2000–2024 гг.	
Лесной	Собственно-лесной	22/28,6	26/28,9	32/26,9	39/29,5	41/29,3
	Мозаично-лесной	1/1,3	1/1,1	1/0,8	5/3,8	5/3,6
	Подлесочный	6/7,8	7/7,8	9/7,6	9/6,8	9/6,4
Древесно-кустарниковый	Кустарниковый	8/10,4	9/10,0	9/7,6	10/7,6	10/7,1
	Древесно-куртинный	4/5,2	5/5,6	5/4,2	5/3,8	5/3,6
Водно-прибрежный	Прибрежно-водный	6/7,8	8/8,9	17/14,3	18/13,6	18/12,9
	Околоводный	2/2,6	4/4,4	7/5,9	7/5,3	9/6,4
	Береговой	4/5,2	4/4,4	7/5,9	7/5,3	8/5,7
Болотный	Травяно-болотный	2/2,6	4/4,4	10/8,4	9/6,8	10/7,1
	Мохово-болотный	–	–	–	–	–
Сухих открытых пространств	–	7/9,1	7/7,8	7/5,9	7/5,3	9/6,4
Синантропный	Селитебный	6/7,8	6/6,7	6/5,0	7/5,3	7/5,0
	Синурбический	9/11,7	9/10,0	9/7,6	9/6,8	9/6,4
Всего		77/100,0	90/100,0	119/100,0	132/100,0	140/100,0

Это виды лесного (55 видов, 39,3 % всего орнитонаселения) и древесно-кустарникового (15 видов, 10,7 %) орнитокомплексов. Здесь важно отметить, что данные орнитокомплексы столь же значительную долю составляют и в орнитофауне Беларуси в целом [1]. Многие виды указанных орнитокомплексов находят благоприятные места для гнездования как среди островных участков лесных формаций, сохранившихся в границах г. Минска, так и среди близких или аналогичных по своей фитоценотической структуре декоративных и других искусственных городских древесно-кустарниковых насаждений. Но при этом практически все представленные виды лесного и древесно-кустарникового орнитокомплексов размещают свои гнезда на деревьях или кустарниках, за небольшим исключением некоторых наземногнездящихся видов, таких как, например, пеночки (*Phylloscopus*) или вальдшнеп (*Scolopax rusticola*). Это объясняется повышенной уязвимостью наземных гнезд птиц перед основными хищниками в городской среде: домашними кошками (*Felis catus*) и врановыми (Corvidae).

Значительную по численности группу в орнитонаселении г. Минска составляют также виды водно-прибрежного орнитокомплекса (35 видов, 25,0 %), большинство которых гнездится в непосредственной близости от различных водоемов и водотоков, прямо на воде или над ее поверхностью. Такое высокое видовое обилие представителей этого комплекса связано как с широким распространением на территории города разнотипных водных объектов, так и с высокой долей данной экологической группы в целом в орнитофауне Беларуси [1].

Синантропный орнитокомплекс (16 видов, 11,4 %) является третьим по числу видов, представленных на территории г. Минска, и это составляет 84,2 % от полного состава комплекса на территории Беларуси. Ожидаемо наименьшая доля в орнитонаселении города у таких орнитокомплексов, как болотный (10 видов, 7,1 %) и сухих открытых пространств (9 видов, 6,4 %), хотя виды последнего сравнительно полнее (75,0 % от всего состава комплекса в Беларуси) представлены на территории г. Минска.

Таким образом, экологическая структура населения птиц г. Минска при сравнении абсолютных показателей присутствия представителей разных орнитокомплексов очень схожа с экологической структурой орнитофауны Беларуси в целом. При этом доминирующей группой оказываются представители лесных местообитаний, а субдоминирующей – обитатели водоемов и их побережий, т. е. те орнитокомплексы, которые в целом включают наибольшее количество видов

среди всех экологических групп птиц на территории Беларуси. Наблюдаемый результат является закономерным, поскольку в административной границе города кроме участков застройки имеется высокое разнообразие территорий, сохраняющих свой природный облик либо искусственно созданных, но близких по структуре к естественным местообитаниям, таким как парки, лугопарки, пустыри, различные декоративные древесно-кустарниковые насаждения. Это многообразие пригодных для гнездования мест и обуславливает высокое видовое богатство орнитонаселения, причем приблизительно в таком соотношении экологических групп, которое имеется в целом на территории страны.

Для выявления менее очевидных закономерностей формирования экологической структуры мы сравнили представленность (число видов) различных орнитокомплексов в пределах г. Минска относительно их видового богатства в целом на территории страны. Как показано выше, наиболее полно в границах города представлены такие орнитокомплексы, как синантропный (84,2 % от общего числа видов данного орнитокомплекса в Беларуси) и сухих открытых пространств (75,0 %). Такие высокие показатели для синантропного комплекса вполне понятны, поскольку урбанизированные территории являются характерными местообитаниями синантропных видов. Для орнитокомплекса сухих открытых пространств объяснение заключается в том, что в лесной зоне умеренного пояса, где находится территория нашей страны, именно в пределах урбанизированного ландшафта имеет место наибольшее разнообразие территорий, сходных со степными и полупустынными местообитаниями, которые предпочитают виды данного орнитокомплекса. Относительная представленность на территории г. Минска наиболее богатого по числу видов лесного орнитокомплекса составляет 68,7 % (55 видов). Далее следуют древесно-кустарниковый (15 видов, 65,2 %), водно-прибрежный (35 видов, 54,7 %) и болотный (10 видов, 40,0 %) орнитокомплексы.

Более подробные (в разрезе кластеров орнитокомплексов) различия участия экологических групп птиц в городском орнитонаселении в абсолютных показателях отражены на рис. 1.

Как видим, подлесочный кластер представлен в полном составе. А наименьшим участием в орнитонаселении отличаются комплексы, виды которых экологически связаны с разнотипными водоемами, в том числе и болотными экосистемами. Например, околоводный и береговой кластеры представлены только половиной всех составляющих их видов, а виды болотного кластера не отмечены на гнездовании вовсе. Из этого следует, что орнитокомплексы (и кластеры),

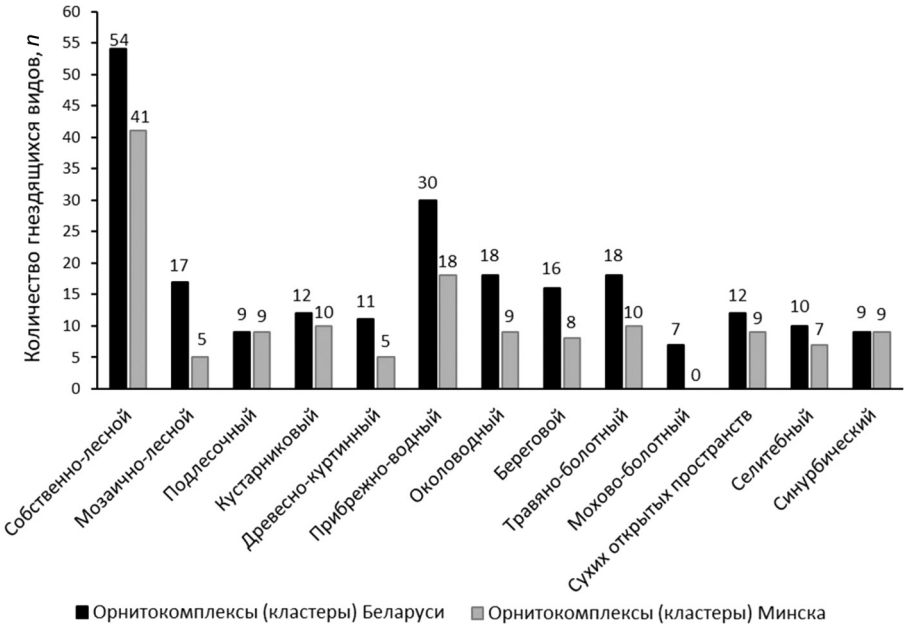


Рис. 1. Количество видов птиц различных орнитокомплексов, гнездящихся в г. Минске и в Беларуси в целом

Fig. 1. The number of breeding bird species of various ornithocomplexes in Minsk and in Belarus as a whole

включающие большую долю видов, пока не освоивших или активно не осваивающих урболандшафт, имеют более значительный потенциал и перспективы для проникновения в урбосреду в дальнейшем по сравнению с теми орнитокомплексами, все или почти все виды которых уже присутствуют на гнездовании в урболандшафте. Следовательно, роль таких «перспективных» орнитокомплексов в последующей динамике орнитонаселения городских территорий будет более заметной.

Таким образом, оценка относительных показателей экологической структурированности орнитонаселения более адекватно отражает потенциал динамики разных экологических групп птиц в урбосреде, что важно для возможностей прогнозирования характера дальнейших изменений орнитонаселения в целом.

Динамика экологической структуры орнитонаселения г. Минска. Анализ характера и закономерностей исторической динамики состава орнитонаселения города выступает необходимым условием для формирования прогнозов его дальнейшего развития и выработки мер управления этим процессом.

Видовой состав орнитонаселения г. Минска расширялся быстрыми темпами, в результате чего с 1946 г. по настоящее время видовое богатство увеличилось практически в 2 раза. При этом динамика представленности того или иного орнитокомплекса демонстрировала разные тенденции. Так, количество гнездящихся видов лесного орнитокомплекса возросло с 29 до 53. Поскольку естественные участки лесных формаций и разнообразные искусственные древесно-кустарниковые насаждения всегда были хорошо представлены на территории города, такое расширение состава лесных видов трудно объяснимо только увеличением площади города и включением новых лесистых территорий. Очевидно, что это также связано (особенно в более поздний период) с процессом синурбизации, который стал наиболее активно развиваться в условиях Беларуси начиная с конца прошлого века [3]. Среди характерных видов с явным трендом на синурбизацию можно отметить тетеревятника (*Accipiter gentilis*), среднего дятла (*Leiopicus medius*), мухоловку-белошейку (*Ficedula albicollis*), красноголового королька (*Regulus ignicapilla*) и др.

Увеличение числа гнездящихся видов водно-прибрежного орнитокомплекса в конце прошлого столетия связано с формированием ряда крупных искусственных водохранилищ и экологической оптимизацией водотоков на территории города. Так, в 1986–1999 гг. (по сравнению с периодом 1946–1965 гг.) количество видов, гнездованием связанных с водными объектами, увеличилось практически в 3 раза. При этом большинство из них остаются обычными гнездящимися видами вплоть до настоящего времени, например, большая поганка (*Podiceps cristatus*) или лысуха (*Fulica atra*).

По сравнению с вышеназванными доминирующими по количеству входящих в них видов орнитокомплексами более малочисленные древесно-кустарниковый, сухих открытых пространств и синантропный орнитокомплексы по своим абсолютным показателям представленности на территории города выглядят более-менее стабильными в историческом контексте, так как различия между временными периодами могут заключаться лишь в нескольких видах. Так, 2 орнитокомплекса (синантропный и сухих открытых пространств) присутствовали практически в неизменном составе уже с самого первого из рассматриваемых периодов развития города – начиная с середины прошлого века (см. табл. 1). Из орнитокомплекса открытых сухих пространств к настоящему времени перестали гнездиться садовая овсянка (*Emberiza hortulana*) и перепел (*Cothurnix cothurnix*), однако появился на гнездовании полевой конек (*Anthus campestris*). Лишь после 2000 г. на гнездовании в г. Минске стал регистрироваться сирийский дятел (*Dendrocopos syriacus*), относимый к селитебному кластеру синантропного орнитокомплекса.

Сравнительно стабильным в количественном отношении орнитокомплексом во временном аспекте выступает и древесно-кустарниковый, состав которого менялся минимально, а пополнение списка видов произошло за счет появления на гнездовании 2 видов кустарникового кластера – садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*) и северной бормотушки (*Iduna caligata*), и 1 вида древесно-куртинного кластера – серой вороны (*Corvus cornix*). При этом лишь серая ворона стала обычным и обязательным компонентом городского орнитонаселения.

Некоторое исключение составляет болотный орнитокомплекс, состав которого по сравнению с 1946–1965 гг. увеличился значительнее всего за счет появления 7 новых видов вследствие прирастания территории города новыми открытыми переувлажненными и заболоченными участками.

Таким образом, в абсолютном выражении динамика видового состава орнитонаселения г. Минска за период с 1946 г. выглядит как поступательное увеличение числа представителей лесного, прибрежно-водного и, в меньшей степени, болотного орнитокомплексов при незначительном вкладе остальных.

При таком рассмотрении сложно оценить, в том числе и в сравнительном плане, величину исторических изменений в каждом из орнитокомплексов вследствие кратных различий числа входящих в разные орнитокомплексы видов. Поэтому в данном случае также целесообразно прибегнуть к относительным показателям. Для этого мы сопоставили, как по историческим периодам изменялась в орнитонаселении доля видов каждого из орнитокомплексов. Этот показатель выражался в отношении видов птиц комплекса к общему составу видов всего орнитонаселения в процентах (рис. 2).

Приведя начальные значения (1946–1965 гг. на рис. 2) по всем орнитокомплексам к 0, чтобы иметь единую точку отсчета, мы получили сравнение относительных показателей величины изменения каждого из комплексов более наглядно в едином масштабе, что отображено на рис. 3.

Результаты такого сравнения демонстрируют, что за рассматриваемый период времени активного расширения площади г. Минска в наибольшей степени увеличилась доля водно-прибрежного орнитокомплекса, несколько меньше – болотного и (в последние десятилетия) лесного. Участие же в орнитонаселении древесно-кустарникового, сухих открытых пространств и синантропного орнитокомплексов снизилось.

Такой результат находит логическое объяснение, если принять во внимание то, что расселение видов синантропного орнитокомплекса в умеренных широтах изначально связано с деятельностью человека и, как следствие, с населенными пунктами. Поэтому, сформировавшись на самых начальных этапах становления городов, этот орнитокомплекс в дальнейшем может пополняться только в результате расселения регионально новых видов-синантропов, что не является массовым и быстрым процессом в принципе.

Большинство видов орнитокомплексов древесно-кустарникового и сухих открытых пространств также издавна свойственны урбанизированному ландшафту, поскольку их характерные местообитания (пустыри, значительной площади травянистые и древесно-кустарниковые насаждения) являются неотъемлемыми элементами селитебного ландшафта. Таким образом, виды этих орнитокомплексов уже давно имели возможность адаптироваться к обитанию вблизи человека

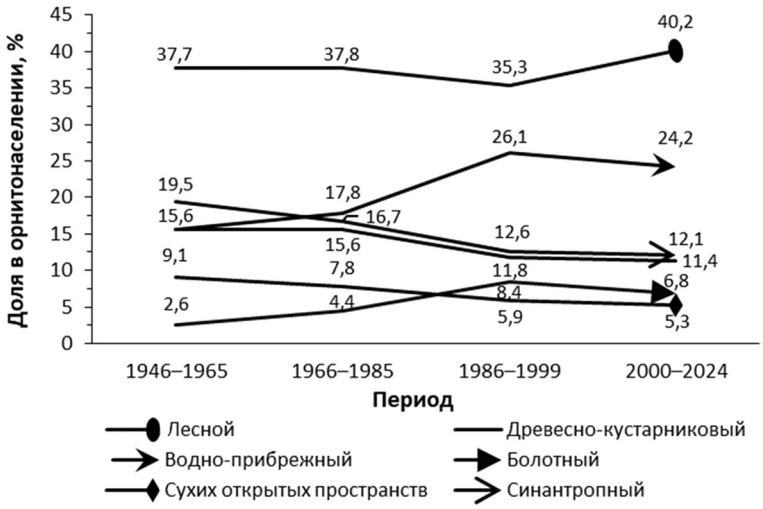


Рис. 2. Динамика представленности (относительной доли видов птиц) различных орнитокомплексов в орнитонаселении г. Минска

Fig. 2. Dynamics of representation (relative share of bird species) of various avifaunal complexes in Minsk

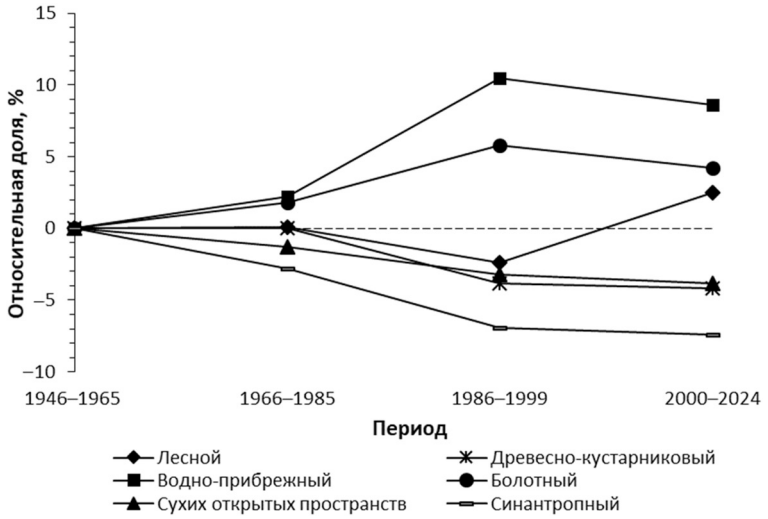


Рис. 3. Изменения относительной доли орнитокомплексов в орнитонаселении г. Минска в разные периоды исходя из единого основания

Fig. 3. Changes in the relative share of avifaunal complexes based on a single basis in different periods in Minsk

и гнездованию в населенных пунктах. Вследствие этого они, как правило, бывают представлены практически в полном составе на территориях большинства населенных пунктов. Так, все виды из данных орнитокомплексов входят в состав ассамблей гнездящихся птиц всех крупных городов Беларуси [15–17].

В противоположность, пригодные для обитания видов лесного, болотного и прибрежно-водного орнитокомплексов биотопы в населенных пунктах, в том числе и в г. Минске, не были характерны для них еще примерно до начала-середины прошлого века. Территории городов были более компактными, а антропогенный пресс – более концентрированным, что исключало возможность устойчивого закрепления здесь на гнездовании многих видов птиц перечисленных орнитокомплексов. Однако с быстрым расширением городов и включением прилежащих малоизмененных природных территорий в их состав условия стали для таких видов более благоприятными. Поэтому для многих видов соответствующей биотопической привязаности возможности для синурбизации появились сравнительно недавно, и их доля стала увеличиваться, тем самым снижая долю других комплексов, которые уже давно исчерпали свой «резерв» видов для проникновения в урбосреду.

Таким образом, анализируя динамику орнитонаселения г. Минска, можно констатировать, что наиболее возможным выглядит дальнейшее увеличение количества гнездящихся видов птиц за счет видов лесного, а также водно-прибрежного орнитокомплексов, которые в целом доминируют в орнитофауне Беларуси, но еще не в полной мере представлены на урбанизированных территориях. Эта тенденция подтверждается тем, что пополнение гнездового орнитонаселения г. Минска за последнее десятилетие происходило только видами вышеуказанных орнитокомплексов. Напротив, большинство видов таких орнитокомплексов, как синантропный, древесно-кустарниковый и сухих открытых пространств, еще на более ранних этапах развития города вошли в состав его орнитонаселения, таким образом практически исчерпав «резерв» этих орнитокомплексов для синурбизации. При этом нельзя исключать появления новых для территории Беларуси видов птиц, экологически соответствующих данным комплексам, вследствие естественного расширения их ареалов, которыми могут пополниться в том числе и урбанизированные территории. Что касается болотного орнитокомплекса, то его доля в орнитонаселении не имеет перспектив роста вследствие малого распространения и постепенного исчезновения болотных местообитаний из городского ландшафта. Следует также отметить, что на изменение экологической структуры орнитонаселения города в целом в большой степени будет влиять и характер освоения включенных и включаемых в перспективе в границы города прилежащих природных территорий.

Заключение. Экологическая структура орнитонаселения на территории г. Минска объединяет 6 орнитокомплексов с доминированием представителей лесного и водно-прибрежного. При этом наиболее полно представлены синантропный и сухих открытых пространств, которые в целом отличаются невысоким видовым богатством в стране. Состав и динамика во времени доли каждого из орнитокомплексов г. Минска является отражением характера изменений пространственной (биотопической) структуры городской территории и процесса синурбизации отдельных видов птиц. В историческом контексте изменения относительного вклада каждого из орнитокомплексов в орнитонаселение города были связаны с увеличением доли лесного, водно-прибрежного и болотного орнитокомплексов и соответствующего снижения остальных. Пополнение орнитонаселения г. Минска в будущем возможно главным образом за счет видов лесного и водно-прибрежного орнитокомплексов, которые на территории Беларуси имеют «резерв» видов, способных освоить городские ландшафты.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Никифоров, М. Е. Экологическое структурирование состава орнитонаселения как основа оценки его разнородности и динамики / М. Е. Никифоров, В. В. Сахвон // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2024. – Т. 69, № 2. – С. 95–109.

2. Биологическое разнообразие животного мира Полесского государственного радиационно-экологического заповедника / М. Е. Никифоров, Е. И. Анисимова, К. В. Гомель [и др.]; под ред. М. Е. Никифорова; НАН Беларуси, НПЦ по биоресурсам, Полес. гос. радиац.-экол. заповедник. – Минск: Беларус. навука, 2022. – 408 с.

3. Сахвон, В. В. Синантропизация и синурбизация птиц в Беларуси / В. В. Сахвон. – Минск: БГУ, 2023. – 159 с.

4. Occupancy-frequency distribution of birds in land-sharing and -sparing urban landscapes in Europe / J. Suhonen, J. Jokimäki, M.-L. Kaisanlahti-Jokimäki [et al.] // Landscape and Urban Planning. – 2022. – Vol. 226. – Art. 104463. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104463

5. Ecological traits predict population trends of urban birds in Europe / J. Grünwald, A. Auniņš, M. Brambilla [et al.] // Ecological indicators. – 2024. – Vol. 160. – Art. 111926. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111926

6. Сахвон, В. В. Особенности формирования структуры населения птиц города Минска во временном аспекте / В. В. Сахвон, М. Е. Никифоров // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2021. – Т. 66, № 4. – С. 412–425.

7. Янков, П. Н. Сравнительная оценка южно- и среднеевропейского городов по признакам происхождения орнитофауны / П. Н. Янков, Б. В. Яминский // Весці Акадэміі навук БССР. Серыя біялагічных навук. – 1981. – № 4. – С. 111–115.

8. Янков, П. Н. Некоторые проблемы изучения орнитофауны крупных городов / П. Н. Янков, Б. В. Яминский // Вопросы экспериментальной зоологии: сб. тр. 1-й науч. конф. молодых ученых Ин-та зоологии АН БССР, 25 дек. 1981 г. / редкол.: Л. М. Сущеня (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 1983. – С. 51–57.

9. Сахвон, В. В. Многолетняя динамика населения гнездящихся птиц на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (Минск) / В. В. Сахвон, В. Ч. Домбровский // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2018. – № 3. – С. 48–54.

10. Сахвон, В. В. Межгодовая динамика видового разнообразия птиц Центрального ботанического сада Национальной академии наук Беларуси (Минск) / В. В. Сахвон, К. А. Федоринчик // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2020. – № 2. – С. 66–74.

11. Федюшин, А. В. Птицы Белоруссии / А. В. Федюшин, М. С. Долбик. – Минск: Наука и техника, 1967. – 520 с.

12. Ульянава, В. В. Арнітафауна горада Мінска і асаблівасці яе біятапічнага размеркавання / В. В. Ульянава // Весці Акадэміі навук БССР. Серыя біялагічных навук. – 1979. – № 4. – С. 110–114.

13. Шайкин, Р. В. Видовой состав и численность славковых птиц Лошицкого парка и Ботанического сада г. Минска / Р. В. Шайкин // Структурно-функциональное состояние биологического разнообразия животного мира Беларуси: тез. докл. VIII зоол. науч. конф., Минск, 1999 г. / Ин-т зоологии НАН Беларуси; редкол.: М. М. Пикулик (гл. ред.) [и др.] – Минск, 1999. – С. 144–145.

14. Юрко, В. В. Состав и структура населения птиц Минска / В. В. Юрко // Антропогенная динамика ландшафтов и проблемы сохранения и устойчивого использования биологического разнообразия: материалы Респ. науч.-практ. конф., Минск, 26–28 дек. 2001 г. / Белорус. гос. пед. ун-т им. М. Танка; редкол.: А. В. Хандогий (отв. ред.) [и др.]. – Минск, 2002. – С. 198–200.

15. Гайдук, В. Е. Экология птиц юго-запада Беларуси. Неворобьинообразные: монография / В. Е. Гайдук, И. В. Абрамова. – Брест: БрГУ, 2009. – 300 с.

16. Гайдук, В. Е. Экология птиц юго-запада Беларуси. Воробьинообразные / В. Е. Гайдук, И. В. Абрамова. – Брест: БрГУ, 2013. – 298 с.

17. Кузьменко, В. В. Орнитофауна г. Витебска в системе биоразнообразия Белорусского Поозерья / В. В. Кузьменко, В. Я. Кузьменко // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта імя П. М. Машэрава. – 2012. – Вып. 67, № 1. – С. 35–46.

References

1. Nikiforov M. E., Sakhvon V. V. Ecological structure of avifauna composition as a basis for assessment of its heterogeneity and dynamics. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 95–109 (in Russian).

2. Nikiforov M. E., Anisimova E. I., Gomel' K. V., Dombrovskii V. Ch., Zhuravlev D. V., Krishchuk I. A. [et al.]. *Biological diversity of the fauna of the Polesie State Radioecological Reserve*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2022. 408 p. (in Russian).

3. Sakhvon V. V. *Synanthropization and synurbization of birds in Belarus*. Minsk, Belarusian State University, 2023. 159 p. (in Russian).

4. Suhonen J., Jokimäki J., Kaisanlahti-Jokimäki M.-L., Morelli F., Benedetti Y., Rubio E., Pérez-Contreras T., Sprau P., Tryjanowski P., Pape Møller A., Díaz M., Ibáñez-Álamo J. D. Occupancy-frequency distribution of birds in land-sharing and-sparing urban landscapes in Europe. *Landscape and Urban Planning*, 2022, vol. 226, art. 104463. https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2022.104463

5. Grünwald J., Auniņš A., Brambilla M., Escandell V., Eskildsen, D. P., Chodkiewicz T., Fontaine B. [et al.]. Ecological traits predict population trends of urban birds in Europe. *Ecological indicators*, 2024, vol. 160, art. 111926. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2024.111926

6. Sakhvon V. V., Nikiforov M. E. Features of the avifauna formation in Minsk in the time aspect. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2021, vol. 66, no. 4, pp. 412–425 (in Russian).

7. Yankov P. N., Yaminskii B. V. Comparative assessment of southern and central European cities based on the origin of avifauna. *Vestsi Akademii navuk BSSR. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the Academy of Sciences of BSSR. Biological series*, 1981, vol. 4, pp. 111–115 (in Russian).

8. Yankov P. N., Yaminskii B. V. Some problems in studying of avifauna of large cities. *Voprosy eksperimental'noi zoologii: sbornik trudov 1-i nauchnoi konferentsii molodykh uchenykh Instituta zoologii AN BSSR (25 dekabrya 1981 goda)* [Questions of experimental zoology: collection of works of the 1st scientific conference of young scientists of the Institute of Zoology of the Academy of Sciences of the BSSR (December 25, 1981)]. Minsk, 1983, pp. 51–57 (in Russian).

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

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

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

12. Ul'yanava V. V. Avifauna of Minsk and its distribution. *Vestsi Akademii navuk BSSR. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the Academy of Sciences of BSSR. Biological series*, 1979, no. 4, pp. 110–114 (in Russian).

13. Shaikin R. V. Species composition and number of warbler birds in the Loshitsa park and the Botanical garden in Minsk. *Strukturno-funktsional'noe sostoyanie biologicheskogo raznoobraziya zhivotnogo mira Belarusi: tezisy dokladov VIII Zoologicheskoi nauchnoi konferentsii, Minsk, 1999* [Structural and functional state of biological diversity of the animal world of Belarus: abstracts of reports of the VIII Zoological scientific conference, Minsk, 1999]. Minsk, 1999, pp. 144–145 (in Russian).

14. Yurko V. V. The composition and structure of the bird population in Minsk. *Antropogennaya dinamika landshaftov i problemy sokhraneniya i ustoichivogo ispol'zovaniya biologicheskogo raznoobraziya: materialy Respublikanskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Minsk, 26–28 dekabrya 2001 goda* [Anthropogenic dynamics of landscapes and problems of conservation and sustainable use of biological diversity: materials of the Republican scientific-practical conference, Minsk, December 26–28, 2001]. Minsk, 2002, pp. 198–200 (in Russian).

15. Gaiduk V. E., Abramova I. V. *The ecology of birds of south-western Belarus. Non-passeriformes*. Brest, Brest State University named after A. S. Pushkin, 2009. 300 p. (in Russian).

16. Gaiduk V. E., Abramova I. V. *The ecology of birds of south-western Belarus. Passeriformes*. Brest, Brest State University named after A. S. Pushkin, 2013. 298 p. (in Russian).

17. Kuz'menko V. V., Kuz'menko V. Ya. Ornithofauna of the city of Vitebsk within the system of biodiversity of Belarusian Lake District (Poozerye). *Vesnik Vitsebskaga dzyarzhaunaga universiteta imya P. M. Masherava* [Bulletin of Vitebsk State University named after P. M. Masherov], 2012, vol. 67, no. 1, pp. 35–46 (in Russian).

Информация об авторах

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

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

Information about the authors

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

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

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.14(632.51+633/635)
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-197-206

Поступила в редакцию 18.12.2024
Received 18.12.2024

В. Н. Прохоров

Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ИНВАЗИВНЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ КАК ПЕРСПЕКТИВНЫЕ ИСТОЧНИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ ДЛЯ СОЗДАНИЯ БИОПЕСТИЦИДОВ

Аннотация. Эффект водных экстрактов растений на рост тест-культур зависит как от вида растения, так и от концентрации водной вытяжки. Экстракты, полученные из различных органов инвазивных видов растений, в основном оказывают ингибирующее действие на энергию прорастания, всхожесть и рост проростков тест-культур. Интенсивность ингибирования возрастает с увеличением концентрации экстракта. С уменьшением концентрации ингибирующий эффект снижается и имеет тенденцию к стимулированию процессов прорастания тест-культур. Изменяя концентрацию водных экстрактов, полученных из инвазивных видов растений, и тип растительного сырья (корневище, корни, стеблекорень, стебель, листья, соцветия, семена), можно формировать биологически активные препараты с заданными свойствами (ингибирующие, стимулирующие).

Ключевые слова: инвазивные виды**,** золотарник канадский, недотрога мелкоцветковая, недотрога железконосная, мелколепестничек канадский, мелколепестник однолетний, эхиноцистис лопастной, щавель конский

Для цитирования: Прохоров, В. Н. Инвазивные виды растений как перспективные источники растительного сырья для создания биопестицидов / В. Н. Прохоров // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 197–206. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-197-206

Valery N. Prokhorov

V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

INVASIVE PLANT SPECIES AS PROMISING SOURCES OF PLANT RAW MATERIALS FOR CREATING BIOPESTICIDES

Abstract. The effect of aqueous plant extracts on the growth of test cultures exhibits a dependence on both the plant species and the concentration of the aqueous extract. Extracts obtained from various organs of invasive plant species primarily exert an inhibitory effect on the germination energy, germination and growth of test crop seedlings. The intensity of inhibition increases with the increasing extract concentration. With decreasing extract concentration, the inhibitory effect diminishes and tends to stimulate the germination processes of test crops. By varying the concentration of aqueous extracts obtained from invasive plant species and the type of plant material (rhizome, roots, rhizome, stem, leaves, inflorescences, seeds), it is possible to form biologically active preparations with specified properties (inhibitory, stimulating).

Keywords: invasive species, Canadian goldenrod, small-flowered impatiens, iron-bearing impatiens, Canadian fleabane, annual fleabane, echinocystis lobata, horse sorrel

For citation: Prokhorov V. N. Invasive plant species as promising sources of plant raw materials for creating biopesticides. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 197–206 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-197-206

Введение. Распространение инвазивных видов – одна из основных угроз сохранению биологического разнообразия в мире [1]. Для многих стран инвазивные виды представляют даже более серьезную опасность по сравнению с изменением климата [2]. Инвазивные виды приводят к огромным экономическим потерям, которые в разных странах могут достигать нескольких десятков миллиардов долларов [3, 4]. Так, в Новой Зеландии затраты на борьбу с инвазивными видами составляют около 1 % ВВП [5]. Недавно опубликованы результаты научных исследований данных начиная с 1970 г. [6], согласно которым стоимость ущерба, причиняемого вторжением инвазивных видов по всему миру, утраивается каждое десятилетие, причем быстрорастущие расходы не имеют тенденции к замедлению и более чем в 10 раз превышают финансирование

© Прохоров В. Н., 2025

на предотвращение или борьбу с биологической экспансией – несмотря на огромные затраты, острота проблемы не снижается, а наоборот, возрастает с каждым годом.

В связи с этим, очень важно понять, какие биотические и абиотические факторы оказывают решающее влияние на увеличение уровня инвазивности чужеродных видов растений. Почему инвазивные растения часто более конкурентоспособны в новом ареале, чем в родном, является центральным вопросом инвазивной биологии растений [7]. На этот счет существуют различные гипотезы [8, 9]. Многие исследователи отмечают, что часто ключевым механизмом проявления инвазивности у растений является аллелопатия [10], которая может способствовать чужеродным видам стать доминирующими в новых растительных сообществах [11].

Известно, что некоторые виды инвазивных растений выделяют аллелопатически активные соединения в почву как для ингибирования почвенных патогенов и прорастания семян других видов растений, так и для защиты от болезней [12] и вредителей [13]. В этой связи существует перспектива использования инвазивных видов растений как источника биологически активных веществ для создания экологически безопасных биопестицидов и регуляторов роста [14].

Синтетические химические вещества, несомненно, внесли большой вклад в повышение продуктивности сельского хозяйства и обеспечения продовольственной безопасности [15]. Однако загрязнение окружающей среды и потенциальный ущерб здоровью человека, вызванные синтетическими пестицидами и повышением устойчивости сорняков к гербицидам, сегодня рассматриваются как реальная острая проблема [16]. В этой связи большой интерес представляет направление по постепенной замене синтетических пестицидов экологически безопасными биопрепаратами, созданными на основе биологически активных веществ растительного происхождения. В этом плане особенно перспективны научно-практические исследования по использованию инвазивных видов растений как неограниченного источника вторичных метаболитов, являющихся основными химическими соединениями, ингибирующими рост и развитие патогенных организмов [17]. Биопестициды легко поддаются биологическому разложению, имеют относительно короткий период полураспада, поэтому они намного безопаснее, чем искусственные синтезированные [18]. Технология, которая использует аллелопатически активные соединения для производства экологически чистых пестицидов и регуляторов роста растений, позволяет эффективно управлять сельскохозяйственным производством и создает мало экологических проблем в почве из-за довольно высокой разлагаемости аллелохимических веществ. В этом контексте аллелопатия представляет собой важный инструмент для селективной биологической борьбы с сорняками, болезнями и вредителями сельскохозяйственных растений [19].

В ряде исследований показана возможность использования аллелопатически активных экстрактов из растений в качестве биопестицидов [20]. Установлено, что соединения, выделяемые некоторыми видами из семейств *Acanthaceae, Amaranthaceae, Chenopodiaceae, Brassicaceae, Magnoliaceae,* обладают выраженными противогрибковыми свойствами, из семейств *Compositae, Poaceae, Papilionaceae* – нематоцидными свойствами [21]. В этой связи возможно использование аллелопатически активных веществ для создания биопестицидов различной направленности.

Часть этих соединений обладает антибактериальной и фунгицидной активностью [22], а также является средством отпугивания травоядных животных. Так, терпеноиды защищают растения от целого ряда насекомых, бактерий, млекопитающих травоядных и фитопатогенов, а также привлекают энтомофагов и опылителей, нейтрализующих ряд химически активных соединений, подавляющих прорастание семян растений-конкурентов [23].

Природные компоненты широко используются в сельском хозяйстве и пищевой промышленности для контроля патогенных бактерий и грибов. Например, экстракты адатоды сосудистой (*Adhatoda vasica*), эвкалипта шаровидного (*Eucalyptus globulus*), лантаны сводчатой (*Lantana camara*), нериума (*Nerium oleander*) и базилика душистого (*Ocimum basilicum*) в некоторой степени могут подавлять рост мицелия *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*. Богатые фенолами эфирные масла *Origanum heracleoticum* способны подавлять рост некоторых фитопатогенных грибов после сбора урожая (*Botrytis cinerea, Penicillium expansum, Aspergillus niger и Monilinia fructicola*). Эфирные масла из надземных частей душицы (*Origanum vulgare* L.), тимьяна (*Thymus serpyllum* L.), лаванды (*Lavandula spica* L.), розмарина (*Rosmarinus officinalis* L.), фенхеля (*Foeniciilum vulgare* Mill.)

и лавра (*Laurus nobilis* L.) подавляют рост *Phytophthora infestans*, причем действие летучих соединений эфирных масел более эффективно, чем контактный эффект. Эфирные масла лавра (*L. nobilis* L.) могут подавлять рост некоторых грибов в процессе хранения персиков и киви. Кроме того, лавровое масло может полностью остановить рост *M. laxa* в концентрации 200 мкг/мл и *B. cinerea* в концентрации 1000 мкг/мл.

Известными соединениями, обладающими потенциальной гербицидной активностью, являются сорголеон, артемизинин, аилантон и др. [24]. Ярким примером успешного применения биогербицидов на практике считаются экстракты из растений сорго и риса, которые можно эффективно использовать, не причиняя вреда основной культуре. Исследования показали, что сорголеон, являясь основным составляющим корневого экссудата сорго двуцветного (более 80 %) [25], эффективен против большинства сорняков при одновременной толерантности к нему культурных видов растений. Так, в Индии опрыскивание орошаемой пшеницы экстрактами из сорго снижало количество сорняков на 35–50 % при одновременном повышении урожая на 10–20 % [26]. По данным F. S. Matos с соавт. [27], при обработке посевов риса, хлопка, сои, пшеницы, кукурузы 10%-м водным экстрактом «Соргаб», полученным из зеленой массы сорго, плотность сорняков снижалась на 44 %, а урожай при этом возрастал на 30–40 %.

Аллелопатические соединения можно применять в качестве матриц для синтеза новых пестицидов. Особенно ярким примером использования научных достижений в этом направлении служит мезотрион – один из ведущих системных гербицидов для кукурузы в мире. Препарат синтезирован из аллелохимического лептоспермона, который был выделен из растений семейства Миртовые: каллистемона лимонного (*Callistemon citrinus*, Curtis), эндемика Нового Южного Уэльса и Виктории в Австралии [28].

Аллелопатическая активность в полевых условиях часто связана с совместным действием смесей аллелохимических веществ, а не с одним из них. Например, J. Lydon с соавт. сообщили [29], что почва с добавлением чистого артемизинина менее ингибирует рост мари обыкновенной, чем почва с добавлением химически более сложного экстракта листьев однолетней полыни. Таким образом, ингибирующее действие однолетней полыни нельзя отнести исключительно к артемизинину. Айлантон, аллелопатически активное соединение айланта высочайшего (*Ailanthus altissima* L.), проявляет высокую гербицидную активность при распылении на почву до прорастания семян [24].

Существуют и другие органические гербициды, которые производятся из аллелопатического растительного сырья для подавления роста сорняков, например, на рисовых полях [30, 31]. T. Ogata с соавт. создали гербицид, состоящий из смеси компонентов, извлеченных из сосны (*Pinus* L.), хиноки (*Chamaecyparis obtuse* Endl.) или японского кедра (*Cryptomeria japonica* D. Don) и древесного бамбукового уксуса, который является конкретным примером практического использования аллелопатии растений на рисовых полях [31].

Выполненный краткий анализ показывает важность проведения скрининга растений на выявление у них аллелопатической активности [32], в том числе путем оценки аллелопатической активности экстрактов, полученных из тканей инвазивных видов, как быстрого способа ее определения [17]. Учитывая большую перспективность исследований по созданию биопестицидов, в Институте экспериментальной ботаники НАН Беларуси проведена комплексная оценка влияния водных экстрактов, полученных из растительного сырья различных инвазивных видов растений.

Материалы и методы исследований. Объекты исследований – борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden), золотарник канадский (*Solidago canadensis* L.), недотрога мелкоцветковая (*Impatiens parviflora* DC), недотрога железконосная *(Impatiens glandulifera* Royle), мелколепестничек канадский (*Coniza canadensis* (L.) Crong.), мелколепестник однолетний (*Erigeron annuus* (L.) Pers. s.l.), эхиноцистис лопастной (*Echynocystis lobata* (Michx.) Torr. et Gray), щавель конский (*Rúmex confértus* Willd.).

Отбор растительных проб изучаемых видов и образцов почв проводили на разных фазах вегетации с последующей фиксацией материала до воздушно-сухого состояния. Основные пробы растений отобраны на следующих фазах развития: всходы или начало весенней вегетации (начало

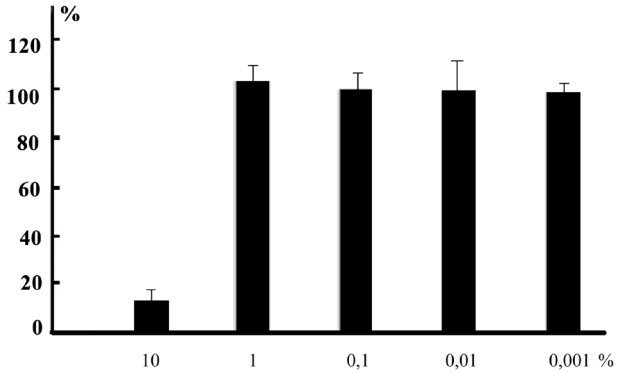


Рис. 1. Влияние водных экстрактов, полученных из сухой надземной биомассы растений борщевика Сосновского на длину проростков тест-культуры, (10; 1; 0,1; 0,01; 0,001 – % концентрации водных растворов)

Fig. 1. Effect of aqueous extracts obtained from dry aboveground biomass of Sosnowsky's hogweed plants on the length of test culture sprouts, % (10; 1; 0.1; 0.01; 0.001 % – concentrations of aqueous solutions)

отрастания растений), фаза интенсивного линейного роста, бутонизация, начало цветения, окончание цветения/начало образования семян, плодоношение, окончание вегетации.

Аллелопатическую активность определяли на основе изучения влияния водных экстрактов (настой, отвар) разных концентраций (10; 1; 0,1; 0,01; 0,001 %), полученных из сухой биомассы различных органов инвазивных видов, на прорастание и рост проростков тест-культур (кресс-салат обыкновенный, редис сорта Французский завтрак).

Оценку аллелопатического влияния водных экстрактов, полученных из различных органов (семена, стеблекорень, корневище, корни, листовые пластинки, черешки, соцветия) модельных инвазивных видов и их сородичей (на разных этапах онтогенеза) на энергию прорастания, всхожесть и на линейный рост анализируемых тест-культур проводили согласно ГОСТ 12038-84 «Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести».

Результаты и их обсуждение. Проведенные исследования показали, что среди большого спектра изученных инвазивных видов растения борщевика Сосновского обладают самым сильным аллелопатическим влиянием на рост проростков тест-культур.

Установлено, что в изученном интервале концентраций водных экстрактов (0,001–10 %), полученных из сухой надземной биомассы борщевика Сосновского, самая высокая (10 %) в 7,7 раза угнетает рост проростков редиса посевного (13 % относительно контроля) (рис. 1).

Большая аллелопатическая активность характерна и для другого злостного инвазивного вида – золотарника канадского. Наиболее сильное ингибирующее влияние оказывает 10%-й водный экстракт, полученный из его листьев (39,8 % в сравнении с контролем) (рис. 2, *a*). В то время

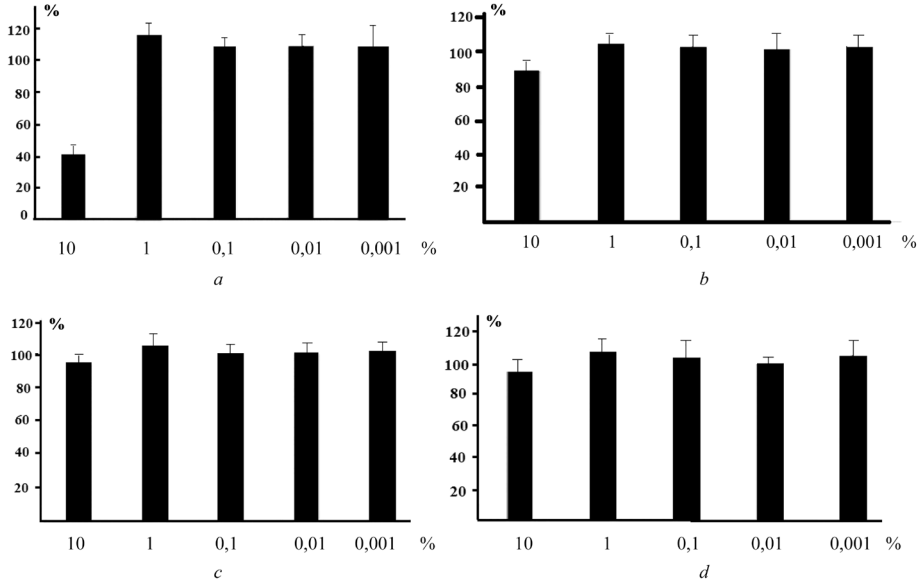


Рис. 2. Влияние водных экстрактов различных концентраций, полученных из листьев (*a*), корневищ (*b*), корней (*c*) и стеблей (*d*) золотарника канадского, на длину проростков тест-культуры (условные обозначения – на рис. 1)

Fig. 2. Effect of different concentrations of aqueous extracts obtained from leaves (*a*), rhizomes (*b*), roots (*c*) and stems (*d*) of Canadian goldenrod on the length of test culture sprouts. For legend, see Fig. 1

как значение данного показателя после воздействия 10%-го водного экстракта, полученного из стеблей (рис. 2, *d*), составило только 95,5 %, из корневищ (рис. 2, *b*) – 86,9 %, из корней (рис. 2, *c*) – 93,9 %.

Водные экстракты низкой концентрации, полученные из различных органов золотарника канадского, оказывают небольшое стимулирующее влияние на рост проростков тест-культур в пределах от 102 до 114,5 % в сравнении с контролем.

Аллелопатическая активность водных экстрактов из надземной биомассы недотроги мелкоцветковой и недотроги железконосной также была очень высокой, но ниже, чем у растений борщевика Сосновского и золотарника канадского (табл. 1).

Таблица 1. **Влияние водных экстрактов различной концентрации, полученных из сухой надземной биомассы различных видов из рода Недотрога на длину корней и побегов тест-культуры (в % к контролю)**

Table 1. **Effect of concentrations of extracts obtained from dry above-ground biomass of various species from the genus Touch-me-not on the length of roots and shoots of the test culture (in % of the control)**

Вид растения	Концентрация водного экстракта, %				
	10	1	0,1	0,01	0,001
	Корни				
Недотрога мелкоцветковая	47,0	103,4	111,1	108,8	112,1
Недотрога железконосная	55,3	105,9	104,0	112,1	106,6
	Побеги				
Недотрога мелкоцветковая	51,0	118,7	93,6	92,9	101,9
Недотрога железконосная	81,3	119,4	99,7	90,9	95,0

Максимальное ингибирующее влияние на линейные размеры как корней, так и побегов тест-культуры оказывает 10%-й экстракт из надземной биомассы недотроги мелкоцветковой (длина корней и побегов по сравнению с контролем составила только 47,0 и 51,0 % соответственно). Наименее выражено было влияние экстракта из растений недотроги железконосной (55,3 и 81,3 % соответственно). Следует подчеркнуть, что водные экстракты высокой (10%-й) концентрации из всех видов недотрог значительно сильнее ингибировали рост корней, чем побегов. Отмечено существенное повышение как длины побегов (от 118,7 до 123,2 %), так и длины корней (от 103,4 до 109,3 %) при более низкой (1%-й) концентрации. При этом экстракты с концентрацией от 1 до 0,001 % оказывали более высокий стимулирующий эффект на линейные размеры корней, чем побегов.

Для водных экстрактов, полученных из надземной части растений из рода Мелколепестник, также характерна высокая аллелопатическая активность (табл. 2). Установлено, что водные экстракты высокой (10%-й) концентрации, полученные из надземной биомассы изученных видов мелколепестника, оказывают сильное ингибирующее действие на рост проростков тест-культур (редис посевной). Экстракты низкой концентрации (от 0,001 до 0,1 %) не оказывают достоверного влияния на рост проростков редиса посевного. Такие же закономерности отмечаются и на проростках другой тест-культуры – кресс-салата.

Наиболее сильное аллелопатическое влияние оказывает мелколепестник однолетний, что хорошо согласуется с проявлением его высокой инвазивной активности на территории Беларуси в последние годы. Близкие значения аллелопатической активности имеют водные экстракты из растений мелколепестничека канадского, который тоже является злостным инвазивным видом.

Изучение аллелопатической активности эхиноцистиса лопастного показало, что водный экстракт высокой (10%-й) концентрации, полученный из его надземной биомассы, существенно тормозит линейный рост проростков тест-культур (34,6 % в сравнении с контролем), а экстракты более низких (1–0,001 %) концентраций практически не оказывают достоверного влияния на этот показатель у кресс-салата (94,6–106,0 %).

Таблица 2. **Влияние водных экстрактов из растений рода Мелколепестник различных концентраций на длину проростков и корней тест-культуры, %**

Table 2. **Effect of different concentrations of aqueous extracts from plants of the genus Melilotus on the length of seedlings and roots of the test culture, %**

Орган растения	Концентрация водного экстракта, %		
	10	1	0,001
	Мелколепестник однолетний		
Корни	38,8	78,8	110,1
Побег	39,4	81,2	99,4
	Мелколепестничек канадский		
Корни	49,3	91,5	100,4
Побег	50,1	95,7	100,4

Конский щавель также обладает высокой аллелопатической активностью. Установлено, что водный экстракт из его листьев высокой (10%-й) концентрации оказывает сильное ингибирующее влияние на рост проростков тест-культур (рис. 3, *а*). Это проявляется в снижении линейных размеров растений тест-культуры в 2,5 и более раза в сравнении с контролем. Экстракты с концентрацией от 0,1 до 1 %, наоборот, оказывают небольшое положительное действие на активность ростовых процессов (102,1–104,4 %). При дальнейшем уменьшении концентрации водных экстрактов до 0,01–0,001 % достоверных различий с контролем не обнаружено (длина проростков составила 99,3–99,9 % в сравнении с контролем).

Водные экстракты высокой концентрации из корневищ щавеля конского также оказывают сильное ингибирующее действие на тест-культуру (рис. 3, *b*). В этом варианте отмечено уменьшение линейного роста в 2 раза (50,1 % в сравнении с контролем).

Для оценки биогербицидной активности водных экстрактов, полученных из различных органов борщевика Сосновского, изучено их влияние на проростки злостного сорняка – пырея ползучего (*Elymus repens*). Результаты исследований показали высокую биогербицидную активность (рис. 4). Так, длина проростков, развивающихся из почек корневищ пырея ползучего, под влиянием обработки уменьшалась в сравнении с контролем на 30,5 % (экстракт из листьев), 23,7 % (экстракт из черешков), 29,5 % (экстракт из стеблекорня) и 15 % (экстракт из семян).

Полученные результаты указывают на перспективность использования растений борщевика Сосновского для создания экологически безопасных биопестицидов. Так, проведенные совместные исследования с зарубежными научными учреждениями (Езинский сельскохозяйственный университет (Мьянма), Вагенингенский университет и научно-исследовательский центр (Нидерланды), Токийский университет сельского хозяйства и технологий (Япония), Фармацевтический

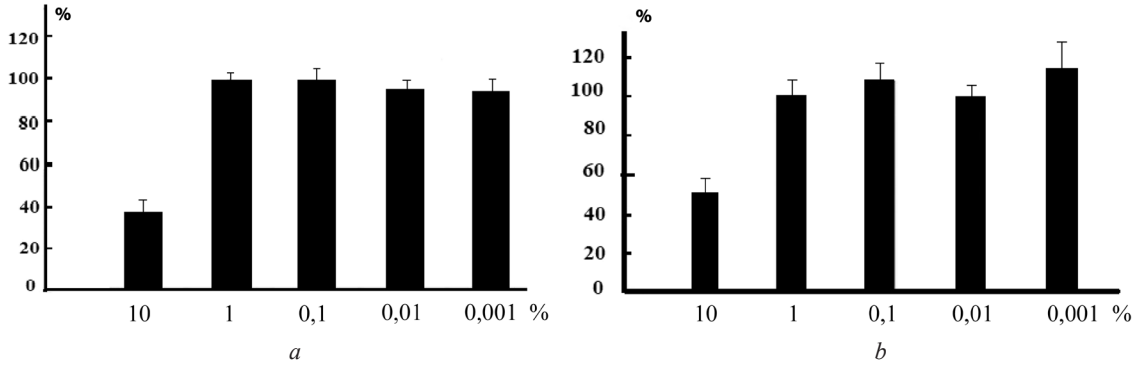


Рис. 3. Влияние водного экстракта из сухой биомассы листьев (*а*) и корневищ (*б*) щавеля конского на длину проростков тест-культуры (условные обозначения – на рис. 1)

Fig. 3. Effect of aqueous extract from dry biomass of leaves (*a*) and rhizomes of horse sorrel on the length of test culture sprouts. For legend, see Fig. 1

университет Showa (Япония)) по оценке противогрибковой активности летучих соединений из плодов, листьев, корневищ и корней 109 видов растений в отношении 2 рас возбудителя увядания томатов (*Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*) выявили очень высокую фунгицидную активность борщевика Сосновского [33]. Установлено, что летучие соединения, выделенные из 88 образцов растений, оказывали ингибирующее влияние на рост мицелия в диапазоне от 2 до 67 %. Наиболее сильное ингибирование (67 %) наблюдалось для летучих соединений из плодов *H. sosnowskyi*, за ними следовали летучие соединения листьев *Matteuccia struthiopteris* (18 %) и корневищ *Houttuynia cordata* (15 %) [33].

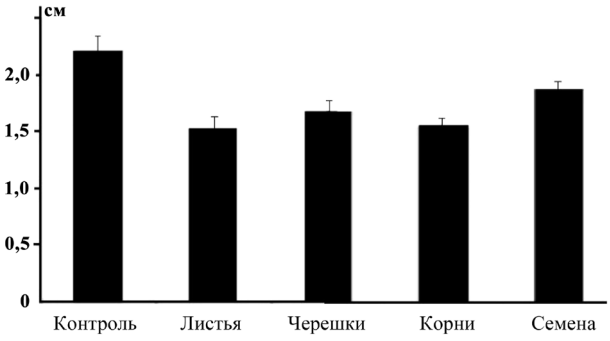


Рис. 4. Влияние водных экстрактов, полученных из различных органов борщевика Сосновского, на длину проростков пырея ползучего

Fig. 4. Effect of aqueous extracts obtained from various organs of Sosnowsky's hogweed on the length of creeping wheatgrass sprouts

Большое внимание уделяется комбинированному применению уменьшенных доз синтетических пестицидов и аллелопатических экстрактов, в результате смешивания которых проявляется эффект синергизма.

Так, например, эффективность сорголеона (аллелопатически активного соединения, получаемого из растений сорго двуцветного) возрастает при комплексном воздействии в сочетании с боронованием и применением сниженных доз гербицидов [34].

Очень важно, что токсичность этих соединений может быть более сильной при использовании в смесях, а активность смеси будет выше, чем можно было бы ожидать путем суммирования деятельности ее отдельных компонентов. Механизмы такого синергизма неизвестны, но, предположительно, могут включать в себя способность одного из компонентов смеси ингибировать детоксикацию другого или улучшать поглощение других компонентов растением-реципиентом [34]. Так, исследования, проведенные J. Zhou, Z. Xu со смесью экстрактов двух инвазивных видов растений, выявили антагонистическое действие по сравнению с эффектами экстрактов отдельного вида. Кроме того, добавление азота усиливало эффект ингибирования процессов прорастания семян и начальных этапов роста тест-культуры [35].

И наоборот, в смесях экстрактов может наблюдаться стимулирующий эффект. Так, в работах китайских ученых проанализировано сочетанное влияние смешанных экстрактов, полученных из растений золотарника канадского (*S. canadensis*) и мелколепестничека канадского (*C. canadensis*) на рост проростков сои. Установлено, что наземная биомасса проростков сои после обработки смешанными экстрактами была значительно выше, чем при обработке только экстрактами из листьев *S. canadensis* [36]. Это указывает на перспективность исследований в данном направлении.

Заключение. Аллелопатические соединения обнаруживаются практически во всех органах растений (корнях, стеблях, цветках, листьях), однако разные части одного и того же растения могут различаться по силе аллелопатического эффекта. Наиболее активными в большинстве случаев являются водные экстракты, полученные из листьев, более слабыми – из стеблей, корней, плодов, семян.

Эффект водных экстрактов растений на рост тест-культур зависит как от вида растения, так и от концентрации водной вытяжки.

Экстракты, полученные из различных органов инвазивных видов растений, в основном оказывают ингибирующее действие на энергию прорастания, всхожесть и рост проростков тест-культур. Интенсивность ингибирования возрастает с увеличением концентрации экстракта, с уменьшением концентрации – снижается и имеет тенденцию к стимулированию процессов прорастания тест-культур. Аллелопатия оказывает меньшее отрицательное влияние на процессы прорастания (всхожесть и энергию прорастания семян), чем на рост проростков и особенно на рост корней.

Изменяя концентрацию водных экстрактов, полученных из инвазивных видов растений, и тип растительного сырья (корневище, корни, стеблекорень, стебель, листья, соцветия, семена), можно формировать биологически активные препараты с заданными свойствами (ингибирующие, стимулирующие).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Kareiva, P. M. Conservation science: balancing the needs of people and nature / P. M. Kareiva, M. Marvier. – Colorado, USA: Roberts and Company Publishers, 2017. – 672 p.

2. Verlaque, M. Biological invasion: Long term monitoring of the macroalgal flora of a major European harbor complex / M. Verlaque, G. Breton // Marine Pollution Bulletin. – 2019. – Vol. 143. – P. 228–241. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.04.038

3. Виноградова, Ю. К. / Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах средней России / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун. – М.: ГЕОС, 2010. – 512 с.

4. McDowell, W. G. High abundance of an invasive species gives it an outsized ecological role / W. G. McDowell, J. E. Byers // Freshwater Biology. – 2019. – Vol. 64, N 3. – P. 577–586. https://doi.org/10.1111/fwb.13243

5. Bertram, G. The impact of exotic pests on the New Zealand economy / G. Bertram // Pests & weeds: a blueprint for action / G. Bertram, K. Hackwell. – New Zealand, 1999. – P. 45–71.

6. High and rising economic costs of biological invasions worldwide / C. Diagne, B. Leroy, A.-Ch. Vaissière [et al.] // Nature. – 2021. – Vol. 592. – P. 571–576. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6

7. Blossey, B. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis / B. Blossey, R. Nötzold // The Journal of Ecology. – 1995. – Vol. 83, N 5. – P. 887–889. https://doi.org/10.2307/2261425

8. Гродзинский, А. М. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ: основы химического взаимодействия растений / А. М. Гродзинский. – Киев: Наукова думка, 1965. – 200 с.

9. Elton, C. S. The ecology of invasions by plants and animals / C. S. Elton. – London: Methuen, 1958. – 181 p.

10. Inderjit. Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? / Inderjit, R. M. Callaway, J. M. Vivanco // Trends in Plant Science. – 2006. – Vol. 11, N 12. – P. 574–580. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.10.004

11. Hierro, J. L. Allelopathy and exotic plant invasion / J. L. Hierro, R. M. Callaway // Plant and Soil. – 2003. – Vol. 256, N 1. – P. 29–39. https://doi.org/10.1023/a:1026208327014

12. Secondary metabolites from the invasive *Solidago canadensis* L. accumulation in soil and contribution to inhibition of soil pathogen *Pythium ultimum* / S. Zhang, W. Zhu, B. Wang [et al.] // Applied Soil Ecology. – 2011. – Vol. 48, N 3. – P. 280–286. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.04.011

13. Glinwood, R. Chemical interaction between undamaged plants – Effects on herbivores and natural enemies / R. Glinwood, V. Ninkovic, J. Pettersson // Phytochemistry. – 2011. – Vol. 72, N 13. – P. 1683–1689. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.02.010

14. Cheng, F. Research Progress on the use of Plant Allelopathy in Agriculture and the Physiological and Ecological Mechanisms of Allelopathy / F. Cheng, Z. Cheng // Frontiers in Plant Science. – 2015. – Vol. 6. – Art. 1020. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01020

15. Delcour, I. Literature review: Impact of climate change on pesticide use / I. Delcour, P. Spanoghe, M. Uyttendaele // Food Research International. – 2015. – Vol. 68. – P. 7–15. https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.09.030

16. Araniti, F. Phytotoxic activity and phytochemical characterization of *Lotus ornithopodioides* L., a spontaneous species of Mediterranean area / F. Araniti, F. Sunseri, M. R. Abenavoli // Phytochemistry Letters. – 2014. – Vol. 8. – P. 179–183. https://doi.org/10.1016/j.phytol.2013.08.019

17. Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* L. on germination and growth of native Chinese plant species / R. Y. Yang, L. X. Mei, J. J. Tang, X. Chen // Allelopathy Journal. – 2007. – Vol. 19, N 1. – P. 241–248.

18. Rice, E. L. Allelopathy / E. L. Rice. – New York: Academic press, 1984. – 422 p.

19. Kakati, B. A. Allelopathic effect of aqueous extract of some medicinal plants on seed germination and seedling length of mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek.) / B. A. Kakati, Y. B. Baruah // Indian Journal of Plant Sciences. – 2013. – Vol. 2, N 3. – P. 8–11.

20. Кондратьев, М. Н. Вторичные соединения лекарственных растений как потенциальная основа для создания биогербицидов / М. Н. Кондратьев, Ю. С. Ларикова, А. Н. Давыдова // Вопросы биологической, медицинской и фармацевтической химии. – 2017. – Т. 20, № 5. – С. 36–40.

21. Javaid, A. Allelopathy for the management of phytopathogens / A. Javaid, A. Shoaib // Allelopathy: current trends and future applications / eds.: Cheema Z. A., Farooq M., Wahid A. – Berlin, 2013. – P. 299–319.

22. Телитченко, М. М. Введение в проблемы биохимической экологии: биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды / М. М. Телитченко, С. А. Остроумов. – М.: Наука, 1990. – 288 с.

23. Langenheim, J. H. Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles / J. H. Langenheim // Journal of Chemical Ecology. – 1994. – Vol. 20, N 6. – P. 1223–1280. https://doi.org/10.1007/bf02059809

24. Bhowmik, P. C. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management / P. C. Bhowmik // Crop Protection. – 2003. – Vol. 22, N 4. – P. 661–671. https://doi.org/10.1016/s0261-2194(02)00242-9

25. Herbicidal Activity and Site of Action of the Natural Product Sorgoleone / Ch. I. Nimbal, C. N. Yerkes, L. A. Weston, S. C. Weller // Pesticide Biochemistry and Physiology. – 1996. – Vol. 54, N 1. – P. 73–83. https://doi.org/10.1006/pest.1996.0011

26. Cheema, Z. A. Use of sorghum alleopathic properties to control weeds in irrigated wheat in a semiarid region of Punjab / Z. A. Cheema, A. Khalig // Agriculture, Ecosystems & Environment. – 2000. – Vol. 79, N 2–3. – P. 105–112. https://doi.org/10.1016/s0167-8809(99)00140-1

27. Biorational agriculture: herbicidal activity of sorghum extract in control of *Cyperus rotundus* L. / F. S. Matos, B. N. Furtado, M. R. dos Santos [et al.] // Magistra. – 2021. – Vol. 31. – P. 675–682.

28. Cornes, D. Callisto: a very successful maize herbicide inspired by allelochemistry / D. Cornes // Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy: Establishing the Scientific Base, Wagga Wagga, New South Wales, Australia, 21–26 August 2005 / eds.: H. John [et al.]. – Australia, 2005. – P. 569–572.

29. Lydon, J. Allelopathic activity of annual wormwood (*Artemisia annua*) and the role of artemisinin / J. Lydon, J. R. Teasdale, P. K. Chen // Weed Science. – 1997. – Vol. 45, N 6. – P. 807–811. https://doi.org/10.1017/s0043174500089001

30. European patent N 1110456A1. Herbicidal composition comprising an allelopathic substance and method of use thereof / M. Guillon. – Nogueres, France:European Patent Office, 2003.

31. Japan patent N 2008050329. Organic Herbicide for Paddy Field / T. Ogata, M. Hamachi, K. Nishi. – Tokyo: Japan Patent Office, 2008.

32. Screening of 239 medicinal plant species for allelopathic activity using the sandwich method / Y. Fujii, S. Sh. Parvez, M. M. Parvez [et al.] // Weed Biology and Management. – 2003. – Vol. 3, N 4. – P. 233–241. https://doi.org/10.1046/j.1444-6162.2003.00111.x

33. Potential of octanol and octanal from *Heracleum sosnowskyi* fruits for the control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* / M. K. Hpoo, M. Mishyna, V. Prokhorov [et al.] // Sustainability. – 2020. – Vol. 12, N 22. – Art. 9334. https://doi.org/10.3390/su12229334

34. Скороходова, А. Н. Аллелопатический эффект лекарственных растений на сорняки: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Скороходова Анастасия Николаевна; Рос. гос. аграрный ун-т – МСХА им. К. А. Тимирязева. – Москва, 2019. – 23 с.

35. Nitrogen influence to the independent invasion and the Co-invasion of *Solidago canadensis* and *Conyza canadensis* via intensified allelopathy / J. Zhou, Zh. Xu, Sh. Zhong [et al.] // Sustainability. – 2022. – Vol. 14, N 9. – Art. 11970. https://doi.org/10.3390/su141911970

36. Effect of essential oil of *Solidago canadensis* L. on the quality and physiology of postharvest strawberry fruits / S. Liu, X. Hao, Y. Ei [et al.] // Journal of Nuclear Agricultural Sciences. – 2016. – Vol. 30, N 10. – P. 1967–1975. https://doi.org/10.11869/j.issn.100-8551.2016.10.1967

References

1. Kareiva P. M., Marvier M. *Conservation science: balancing the needs of people and nature*. Colorado, USA, Roberts and Company Publishers, 2017. 672 p.

2. Verlaque M., Breton G. Biological invasion: Long term monitoring of the macroalgal flora of a major European harbor complex. *Marine Pollution Bulletin,* 2019, vol. 143, pp. 228–241. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.04.038

3. Vinogradova Yu. K., Maiorov S. R., Khorun L. V. *Black Book of Flora of Central Russia: Alien Plant Species in Ecosystems of Central Russia*. Moscow, GEOS Publ., 2010. 512 p. (in Russian).

4. McDowell W. G., Byers J. E. High abundance of an invasive species gives it an outsized ecological role. *Freshwater Biology,* 2019, vol. 64, no. 3, pp. 577–586. https://doi.org/10.1111/fwb.13243

5. Bertram, G. The impact of exotic pests on the New Zealand economy. *Pests & weeds: a blueprint for action*. New Zealand, 1999, pp. 45–71.

6. Diagne C., Leroy B., Vaissière A.-Ch., Gozlan R. E., Roiz D., Jarić I., Salles J.-M., Bradshaw C. J. A., Courchamp F. High and rising economic costs of biological invasions worldwide. *Nature*, 2021, vol. 592, pp. 571–576. https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6

7. Blossey B., Nötzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis. *The Journal of Ecology*, 1995, vol. 83, no. 5, pp. 887–889. https://doi.org/10.2307/2261425

8. Grodzinskii A. M. *Allelopathy in the life of plants and their communities: the basics of chemical interaction of plants*. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1965. 200 p. (in Russian).

9. Elton C. S. *The ecology of invasions by plants and animals.* London, Methuen, 1958. 181 p.

10. Inderjit, Callaway R. M., Vivanco J. M. Can plant biochemistry contribute to understanding of invasion ecology? *Trends in Plant Science*, 2006, vol. 11, no. 12, pp. 574–580. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2006.10.004

11. Hierro J. L., Callaway R. M. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil*, 2003, vol. 256, no. 1, pp. 29–39. https://doi.org/10.1023/a:1026208327014

12. Zhang S., Zhu W., Wang B., Tang J., Chen X. Secondary metabolites from the invasive *Solidago canadensis* L. accumulation in soil and contribution to inhibition of soil pathogen *Pythium ultimum*. *Applied Soil Ecology*, 2011, vol. 48, no. 3, pp. 280–286. https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2011.04.011

13. Glinwood R., Ninkovic V., Pettersson J. Chemical interaction between undamaged plants – Effects on herbivores and natural enemies. *Phytochemistry*, 2011, vol. 72, no. 13, pp. 1683–1689. https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.02.010

14. Cheng F., Cheng Z. Research Progress on the use of Plant Allelopathy in Agriculture and the Physiological and Ecological Mechanisms of Allelopathy. *Frontiers in Plant Science*, 2015, vol. 6, art. 1020. https://doi.org/10.3389/fpls.2015.01020

15. Delcour I., Spanoghe P., Uyttendaele M. Literature review: Impact of climate change on pesticide use. *Food Research International*, 2015, vol. 68, pp. 7–15. https://doi.org/10.1016/j.foodres.2014.09.030

16. Araniti F., Sunseri F., Abenavoli M. R. Phytotoxic activity and phytochemical characterization of *Lotus ornithopodoides* L., a spontaneous species of Mediterranean area. *Phytochemistry Letters*, 2014, vol. 8, pp. 179–183. https://doi.org/10.1016/j.phytol.2013.08.019

17. Yang R. Y., Mei L. X., Tang J. J., Chen X. Allelopathic effects of invasive *Solidago canadensis* L. on germination and growth of native Chinese plant species. *Allelopathy Journal*, 2007, vol. 19, no. 1, pp. 241–247.

18. Rice E. L. *Allelopathy*. New York, Academic press, 1984. 422 p.

19. Kakati B. A., Baruah Y. B. Allelopathic effect of aqueous extract of some medicinal plants on seed germination and seedling length of mung bean (*Vigna radiata* (L.) Wilczek.). *Indian Journal of Plant Sciences*, 2013, vol. 2, no. 3, pp. 8–11.

20. Kondrat'ev M. N., Larikova Yu. S., Davydova A. N. Secondary compounds of medicinal plants as a potential basis for creating bioherbicides. *Voprosy biologicheskoi, meditsinskoi i farmatsevticheskoi khimii* [Issues of biological, medical and pharmaceutical chemistry]. 2017, vol. 20, no. 5, pp. 36–40 (in Russian).

21. Javaid A., Shoaib A. Allelopathy for the management of phytopathogens. *Allelopathy: current trends and future applications*. Berlin, 2013, pp. 299–319.

22. Telitchenko M. M., Ostroumov S. A. *Introduction to the problems of biochemical ecology: biotechnology, agriculture, environmental protection*. M.: Nauka Publ., 1990. 288 p. (in Russian).

23. Langenheim J. H. Higher plant terpenoids: A phytocentric overview of their ecological roles. *Journal of Chemical Ecology*, 1994, vol. 20, no. 6, pp. 1223–1280. https://doi.org/10.1007/bf02059809

24. Bhowmik P. C. Challenges and opportunities in implementing allelopathy for natural weed management. *Crop Protection*, 2003, vol. 22, no. 4, pp. 661–671.

25. Nimbal Ch. I., Yerkes C. N., Weston L. A., Weller S. C. Herbicidal Activity and Site of Action of the Natural Product Sorgoleone. // Pesticide Biochemistry and Physiology, 1996, vol. 54, no. 1, pp. 73–83. https://doi.org/10.1006/pest.1996.0011

26. Cheema Z. A., Khalig A. Use of sorghum alleopathic properties to control weeds in irrigated wheat in a semiarid region of Punjab. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2000, vol. 79, no. 1–2, pp. 105–112https://doi.org/10.1016/s0167-8809(99)00140-1

27. Matos F. S., Furtado B. N., dos Santos M. R., Amorim V. A., Borges L. P. Biorational agriculture: Herbicidal activity of sorghum extract in control of *Cyperus rotundus* L. *Magistra*, 2021, vol. 31, pp. 675–682.

28. Cornes D. Callisto: a very successful maize herbicide inspired by allelochemistry. *Proceedings of the 4th World Congress on Allelopathy: Establishing the Scientific Base, Wagga Wagga, New South Wales, Australia, 21–26 August 2005*. Australia, 2005, pp. 569–572.

29. Lydon J., Teasdale J. R., Chen P. K. Allelopathic activity of annual wormwood (*Artemisia annua*) and the role of artemisinin. *Weed Science*, 1997, vol. 45, no. 6, pp. 807–811. https://doi.org/10.1017/s0043174500089001

30. Guillon M. *Herbicidal composition comprising an allelopathic substance and method of use thereof.* European patent N 1110456A1. Nogueres, France, European Patent Office, 2003.

31. Ogata T., Hamachi M., Nishi K. *Organic Herbicide for Paddy Field*. Japan patent N 2008050329. Tokyo, Japan Patent Office, 2008.

32. Fujii Y., Parvez S. Sh., Parvez M. M., Ohmae Y., Iida O. Screening of 239 medicinal plant species for allelopathic activity using the sandwich method. *Weed Biology and Management*, 2003, vol. 3, no. 4, pp. 233–241. https://doi.org/10.1046/j.1444-6162.2003.00111.x

33. Hpoo M. K., Mishyna M., Prokhorov V., Arie T., Takano A., Oikawa Y., Fujii Y. Potential of octanol and octanal from *Heracleum sosnowskyi* fruits for the control of *Fusarium oxysporum* f. sp. *Lycopersici*. *Sustainability*, 2020, vol. 12, no. 22, art. 9334. https://doi.org/10.3390/su12229334

34. Skorokhodova, A. N. *Allelopathic effect of medicinal plants on weeds*. Abstract of PhD thesis. M., 2019. 23 p. (in Russian).

35. Zhou J., Xu Zh., Zhong Sh., Yu Y., Xu Zh., Du D., Wang C. Nitrogen influence to the independent invasion and the Co-invasion of *Solidago canadensis* and *Conyza canadensis* via intensified allelopathy. *Sustainability*, 2022, vol. 14, no. 19, art. 11970. https://doi.org/10.3390/su141911970

36. Liu S., Hao X., Ei Y., U Ch., Ao J. Effect of essential oil of *Solidago canadensis* L.on the quality and physiology of postharvestberry fruits. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2016, vol. 30, no. 10, pp. 1967–1975. https://doi.org/10.11869/j.issn.100-8551.2016.10.1967

Информация об авторе

Прохоров Валерий Николаевич – член-корреспондент, д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: prohoroff1960@mail.ru

Information about the author

Valery N. Prokhorov – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: prohoroff1960@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
UDC 575.174.015.3+58.009+582.394
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-207-215 Received 21.01.2025

Natallia U. Hudnaya[1], Aliaksandr M. Mialik[1], Tatsiana G. Kulahina[1], Dam Ngọc Anh Luu[2], Vladimir V. Titok[1]

[1]Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
[2]Vietnam National Museum of Nature of the Vietnam Academy of Science and Technology, Vietnam

GENETIC STRUCTURE OF POPULATIONS OF THE NATIVE SPECIES *SALVINIA NATANS* L. PROGRESSING IN BELARUS

Annotation. The article presents the results of a study on the genetic diversity and structure of seven populations of *Salvinia natans* L. in Belarus, in both the natural (Pinsk, Mukhavets, Strelsk, and Rogachev) and progressing (Kamenets, Krivoshin, and Shchara) parts of the range. Using molecular iPBS markers, the study found that the natural populations of Pinsk and Mukhavets populations have the highest level of genetic diversity, and the island population of Kamenets is characterized by genetic impoverishment. Low rates of genetic diversity are also characteristic of other populations located in island localities (Krivoshin, Shchara) and on the northern (Rogachev) border of the *Salvinia natans* L. range. The study revealed that the level of interpopulation variability was lower than intrapopulation variability (22 and 78 %, respectively). The PhiPT value of 0.22 indicates significant genetic differences among the populations. For the studied species, the gene flow level is 0.80, which is an average value and is probably due to the specificity of reproduction of this species as a spore plant. Analysis of genetic distances showed that the lowest Nei distance (0.11) was observed between the Pinsk and Shchara populations, and the highest (0.21) between the Strelsk and Krivoshin populations. This is generally consistent with their geographic location. The ward.D2 analysis, based on Nei's distance matrix, confirms these results and demonstrates that the studied populations are divided into two main clusters, corresponding to their location in the Pripyat and Zapadnyj Bug river basins. The obtained experimental data show that, given global warming, the range of *Salvinia natans* L. will continue to expand northward. However, the probability of expansive properties of this species in newly developed territories remains low due to the insignificant genetic diversity of border populations and a fairly low level of gene flow between them.

Keywords: protected plants, aquatic macrophytes, molecular iPBS markers, genetic diversity of populations

For citation: Hudnaya N. U., Mialik A. M., Kulahina T. G., Luu D. N. A., Titok V. V. Genetic structure of populations of the native species *Salvinia natans* L. progressing in Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 207–215 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-207-215

Н. В. Гудная[1], А. Н. Мялик[1], Т. Г. Кулагина[1], Д. Н. А. Луу[2], В. В. Титок[1]

[1]Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
[2]Вьетнамский национальный музей природы Вьетнамской академии наук и технологий, Вьетнам

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ПРОГРЕССИРУЮЩЕГО В БЕЛАРУСИ АБОРИГЕННОГО ВИДА *SALVINIA NATANS* L.

Аннотация. В статье представлены результаты изучения генетического разнообразия и структуры 7 популяций *Salvinia natans* L. на территории Беларуси в естественной (Пинск, Рогачёв, Мухавец, Стрельск) и прогрессирующей (Каменец, Кривошин, Щара) частях ареала. Благодаря использованию молекулярных iPBS маркеров было установлено, что естественные популяции Пинск и Мухавец обладают наивысшим уровнем генетического разнообразия, а островная популяция Каменец характеризуется генетической обедненностью. Достаточно низкие показатели генетического разнообразия свойственны и другим популяциям, расположенным в островных локалитетах (Кривошин, Щара) и на северной (Рогачёв) границе ареала *Salvinia natans* L. Установлено, что уровень межпопуляционной изменчивости оказался ниже, чем внутрипопуляционной (22 и 78 % соответственно). Значение PhiPT = 0,22 указывает на то, что генетически популяции различаются значительно. Для исследуемого вида уровень потока генов равен 0,80, что является средним показателем и обусловлено, вероятно, спецификой размножения данного вида как спорового растения. Анализ генетических расстояний показал, что наименьшее значение расстояния Нея (0,11) наблюдалось между популяциями Пинск и Щара, а наибольшее (0,21) – между популяциями Стрельск и Кривошин, что в целом согласуется с их географическим положением. Результаты анализа ward.D2, основанного на данных матрицы расстояния Нея, также подтверждают эти данные и демонстрируют подразделение изученных популяций на два основных кластера, соответствующих их расположению в бассейнах рек Припять и Западный Буг. Полученные экспериментальные данные показывают, что с учетом потепления климата продолжится расширение ареала *Salvinia natans* L.

в северном направлении. Однако вероятность проявления данным видом агрессивных свойств на новоосвоенных территориях остается пока невысокой в связи с незначительным генетическим разнообразием краевых популяций и достаточно низким уровнем потока генов между ними.

Ключевые слова: охраняемые растения, водные макрофиты, iPBS маркеры, генетическое разнообразие популяций

Для цитирования: Генетическая структура популяций прогрессирующего в Беларуси аборигенного вида *Salvinia natans* L. / Н. В. Гудная, А. Н. Мялик, Т. Г. Кулагина [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 207–215. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-207-215

Introduction. Because of natural climate changes and the consequences of the complex impact of anthropogenic factors, the distribution and population size of individual plant species change, which leads to the dynamics of their ranges. While stenotopic species with a narrow ecological amplitude demonstrate a decrease in numbers and a reduction in range, some species (including those native to a given area) can expand their distribution area, exhibit expansive properties, which can also have negative consequences.

Such species, in the understanding of N. Kozlovskaya [1], are among the progressive ones that are deliberately not classified as adventitious flora. Their ranges are located near the studied territory and tend to progressively expand, advancing both naturally and with the assistance of anthropogenic factors.

The category of non-synanthropic progressive species should include that part of progressive species whose dispersal occurs naturally as a result of the dispersion of diaspores and their establishment in new places. The advancement of this group of species can be carried out both through disturbed plant communities created under the influence of natural factors (fires, floods, avalanches and mudflows) and through natural phytocenoses. The dispersal of these non-synanthropic progressive species is characterized, as a rule, by low rates, locality of the initial sites of introduction and their small distance from the original areas [2].

One of the progressive native species in the flora of wetlands of Belarus is *Salvinia natans* L. – floating salvinia, included in the Red Book of the Republic of Belarus (IV category of protection) and in Appendix I of the Bern Convention. The limiting factors for this species are the destruction of floodplain lakes because of hydromelioration and water pollution by industrial waste. However, at present, due to global warming, the range of this species is expanding in the northern direction.

Previously, *S. natans* was known only within the Belarusian Polesie in the basins of the Pripyat, Dnieper, Sozh and Zapadnyj Bug rivers, where it was noted mainly in the valleys of these rivers – backwaters, oxbow lakes. In recent years, a clear trend has emerged to increase the number of known habitats of this species both in the valleys of the rivers noted above and in new localities, which, taking into account the growth of the total population, will allow us to classify this species as progressive or expansive. In the field season of 2023–2024, an ecological-coenotic study of *S. natans* populations was carried out both within the natural range and in new island habitats. According to our own research data and literary references, new habitats of *S. natans* have been identified in the Shchara River basin (a tributary of the Neman) [3], Lesnaya (a tributary of the Zapadnyj Bug), and in the territory of the Pukhovichy Plain [4], which indicates an expansion of the species' range to the north and its expansion into the Neman River basin, where this taxon was previously absent.

The above shows a high probability of further dispersal of *S. natans*, which, given the ability of this species to form monospecific thickets and displace other hydrophytes from aquatic ecosystems, requires timely preventive measures to prevent possible negative consequences. This determines the relevance and purpose of the work – based on the study of the genetic diversity and population structure of *S. natans* in the natural and progressive part of the range, to assess the adaptive potential of this species and to predict possible negative consequences of the expansion of its range for wetland ecosystems in the central and northern parts of Belarus.

Objects and methods of research. *Salvinia natans* L. (floating salvinia) is a heat-loving, aquatic, free-floating annual fern from the Salviniaceae family. Plants usually range in size from 3 to 7 cm, but in favorable years in some reservoirs the stems can reach 10–12 cm or more. The leaves are arranged in whorls of three, two of which are ovoid in shape and are on the surface of the water, while the third is underwater and dissected into filiform lobes. At the base of the underwater leaves are clusters of 4–8 spherical sori (Fig. 1).

Fig. 1. General appearance of *Salvinia natans* L. and the consequences of its expansion

The plants overwinter as macrospores immersed in the bottom soil, some of which germinate with the onset of spring, while the rest form a "spore bank" and germinate the following year, which insures the species against extinction in the event of a sharp change in habitat conditions. *S. natans* prefers small, well-warmed stagnant bodies of water (continental and floodplain lakes, river backwaters), from where it can enter rivers, where it is usually found in the coastal zone.

To assess the possible negative consequences of the expansion of *S. natans*, studies were carried out on the natural (Brest, Pinsk, districts of the Brest region, Mozyr district of the Gomel region) and evolutionary (Lyakhovichi, Ivatsevichi and Kamenets districts of the Brest region) parts of the range, where material for molecular genetic research was collected (Fig. 2).

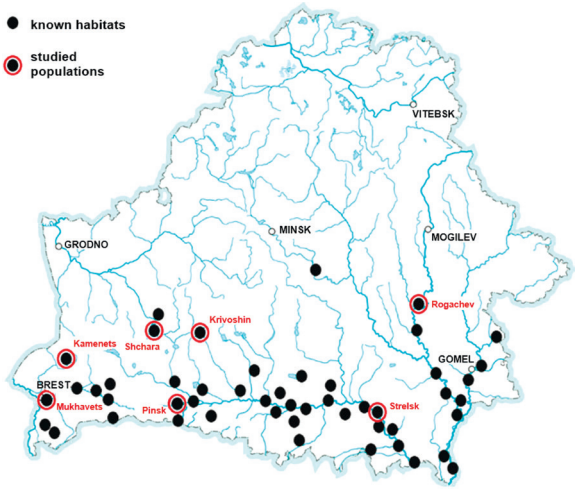


Fig. 2. Location of the studied populations of *Salvinia natans* L.

Seven populations of *S. natans* were studied, the detailed characteristics of which are given in Table 1. Five samples were collected from the populations of Kamenets (Km), Krivoshin (Kr), Pinsk (Pn), Shchara (Sch) and Mukhavets (Mh), and four samples were collected from the populations of Strelsk (St) and Rogachev (Rg). Parts of the leaves were pre-washed in distilled water and then dried in silica gel. In each studied population, a floristic description of the phytocenosis, an assessment of the number and vitality of plants, as well as the collection of voucher herbarium samples and documentation of populations on the inaturalist.org platform were also carried out.

T a b l e 1. **Characteristics of model populations of *Salvinia natans* L.**

Population	Location	Coordinates	Phytocenosis, occurrence	Author of the collection and date	Documentation
Kamenets (Km)	Brest region, Kamenets district, village Novitskovichi, 1.2 km to the east	52.445204, 23.865521	Near the pond shore, among macrophytes, rarely	Mialik A. M., Tretyakov D., 29.09.2023	https://www.inaturalist.org/observations/185454989, herbarium MSKH
Krivoshin (Kr)	Brest region, Lyakhovichsky district, village Krivoshin, 1.5 km to the southeast, Repikhovo park	52.855865, 26.144998	Near the pond shore, very often	Mialik A. M., Vabishchevich M., 31.08.2023	https://www.inaturalist.org/observations/181073471, herbarium MSKH
Pinsk (Pn)	Brest region, Pinsk district, Pinsk city, southern outskirts, Pina river	52.116828, 26.120350	Near the shore among macrophytes, often	Mialik A. M., 22.09.2023	https://www.inaturalist.org/observations/184405446, herbarium MSKH

The end Table 1

Population	Location	Coordinates	Phytocenosis, occurrence	Author of the collection and date	Documentation
Shchara (Sch)	Brest region, Ivatsevichi district, village Chemely, 1.4 km to the east, Shchara river	52.789325, 25.557824	In the river backwater among, macrophytes, often	Mialik A. M., Vabishchevich M., 31.08.2023	https://www.inaturalist.org/observations/181073171, herbarium MSKH
Mukhavets (Mh)	Brest region, Brest district, Brest city, central beach, Mukhavets river	52.079203, 23.702991	by the river bank, very often	Mialik A. M., Kulinka E. M., 11.09.2024	https://www.inaturalist.org/observations/241275872, herbarium MSKH
Strelsk (St)	Gomel region, Mozyr district, village Strelsk, eastern outskirts, Pripyat river	51.957780, 29.424520	by the river bank, occasionally	Mialik A. M., Kulinka E. M., Kulahina T. G., 05.09.2024	https://www.inaturalist.org/observations/240007585, herbarium MSKH
Rogachev (Rg)	Gomel region, Rogachev district, village Luchin, 1 km to the east, Dnieper river	53.003830, 30.029682	an oxbow lake, among macrophytes, not infrequently	Mialik A., Kulinka E. M., Kulahina T. G., 04.09.2024	https://www.inaturalist.org/observations/240005638, herbarium MSKH

DNA was isolated using the DNA-Extran-3 reagent kit (Synthol, Russia). The study used 30 iPBS primers [5] (Table 2). PCR was performed in 25 µl of the reaction mixture containing 25 ng of DNA, 5 µl of the ready-made ScreenMix PCR mixture (Eurogen, Russia), 1 mM of primer for 12–13 bp primers or 0.6 mM for 18 bp primers, and water.

T a b l e 2. **Primers used in the study**

Primer	Optimum annealing temperature Ta, °C	Sequence (5′–3′)
2074	49.6	GCTCTGATACCA
2389	50.0	ACATCCTTCCCA
2373	51.0	GAACTTGCTCCGATGCCA
2277	52.0	GGCGATGATACCA
2376	52.0	TAGATGGCACCA
2375	52.5	TCGCATCAACCA
2377	53.0	ACGAAGGGACCA
2378	53.0	GGTCCTCATCCA
2383	53.0	GCATGGCCTCCA
2374	53.5	CCCAGCAAACCA
2095	53.7	GCTCGGATACCA
2083	54.6	CTTCTAGCGCCA
2237	55.0	CCCCTACCTGGCGTGCCA
2239	55.0	ACCTAGGCTCGGATGCCA
2272	55.0	GGCTCAGATGCCA
2077	55.1	CTCACGATGCCA
2232	55.4	AGAGAGGCTCGGATACCA
2390	56.4	GCAACAACCCCA
2273	56.5	GCTCATCATGCCA
2394	56.5	GAGCCTAGGCCA
2220	57.0	ACCTGGCTCATGATGCCA
2242	57.0	GCCCCATGGTGGGCGCCA
2076	59.2	GCTCCGATGCCA
2271	60.0	GGCTCGGATGCCA
2415	61.0	CATCGTAGGTGGGCGCCA
2078	62.8	GCGGAGTCGCCA
2080	63.3	CAGACGGCGCCA
2081	65.0	GCAACGGCGCCA
2270	65.0	ACCTGGCGTGCCA
2079	65.2	AGGTGGGCGCCA

The PCR program consisted of: 1 cycle at 95 °C for 5 min; 38 cycles at 95 °C for 15 s, annealing was carried out at a temperature of 49.6–65.2 °C (depending on the primer) for 60 s, elongation at 68 °C for 90 s. The final elongation was carried out at 72 °C for 8 min. Amplification was carried out in a C1000 Touch Thermal Cycler programmable thermostat (MJ Research Inc., Bio-Rad Laboratories, USA). Electrophoresis was carried out at 65 V for 5 hours in 2 % agarose gel. Ethidium bromide was used to stain the gel for 30 min and visualized using the UV Imager Gel Doc XR+ system (Bio-Rad, USA).

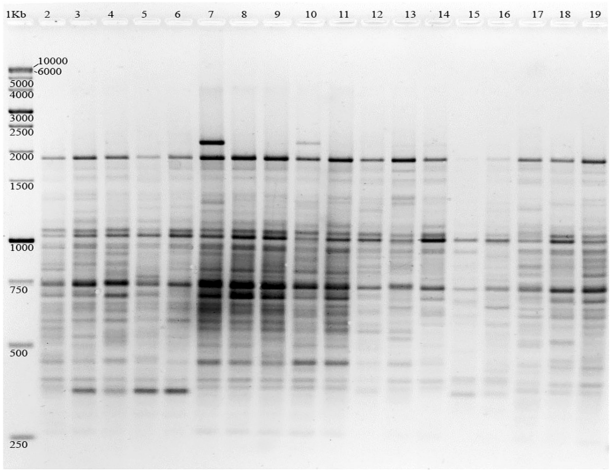


Fig. 3. PCR results using 2383 iPBS primer for the populations of Kamenets (lanes *2–6*), Krivoshin (lanes *7–11*), Pinsk (lanes *12–16*), and Shchara (lanes *17–19*). Lane *1* – 1 Kb molecular weight marker

PyElph 1.4 software was used to construct binary matrices based on electrophoresis images. All DNA fragments that could be accurately recognized were considered as single dominant loci. The presence or absence of fragments was designated as "1" or "0", respectively. The resulting data in the form of a binary matrix were processed using PopGene 1.31 software to calculate the following parameters: the proportion of polymorphic loci (P), the effective (Ne) and observed numbers of alleles (Na), Shannon information index (I), Nei's gen diversity (He), total gene diversity (Ht), gene diversity in populations (Hs), genetic differentiation coefficient (Gst = [Ht – Hs] / Ht), and gene flow among populations (Nm). The GenALEx 6.5 software package for MS Excel was used to calculate the polymorphism information content (PIC), average genetic distance, analysis of molecular variance (AMOVA), and principal coordinate analysis (PCoA). The Stats package for R was used to construct the dendrogram using the ward.D2 method.

To assess the genetic diversity of *S. natans*, two primers were selected – 2383 and 2078, since they allowed obtaining clear DNA fragments with polymorphic loci. The PCR results using marker 2383 are presented in Fig. 3.

As a result of gradient PCR, the optimal annealing temperatures of the selected primers were established and are presented in Table 3.

T a b l e 3. **Optimal primer annealing temperatures after optimization**

Primer	Optimum annealing temperature Ta, °C	Sequence (5′–3′)
2383	51.4	GCATGGCCTCCA
2078	59.6	GCGGAGTCGCCA

For the selected iPBS markers, parameters such as the number of polymorphic loci, their proportion and the polymorphism information content (PIC) were established (Table 4).

T a b l e 4. **Characteristics of selected iPBS markers**

Primer	Number of loci	Number of polymorphic loci	Proportion of polymorphic loci, %	Polymorphism information content (PIC)
2383	37	28	74.68	0,22
2078	40	37	92.50	0,30

For the primers used, 37 and 40 loci were obtained, of which 28 and 37, respectively, were polymorphic. The average proportion of polymorphic loci for two primers was 83.58 %. The obtained values of the polymorphism information content (PIC) are quite high, which allows using these markers for further research.

Results and its discussion. As a result of the conducted research it was established that the model populations of *S. natans* Pinsk and Mukhavets have the highest proportion of polymorphic loci – 51.95 and 53.25 %, respectively (Table 5). The obtained values of Na, Ne, He, I are also higher in these populations compared to the others (1.52, 1.37, 0.21, 0.30 in the Pinsk population and 1.53, 1.36, 0.20, 0.30 in the Mukhavets population). Consequently, these populations have the highest level of genetic diversity and, accordingly, have a higher adaptive potential. The obtained data are consistent with the number of plants in the noted populations, as well as their location within the natural part of the range of *S. natans*.

T a b l e 5. **Parameters of genetic diversity of the studied populations of *Salvinia natans* L.**

Parameter	Population							Common to populations
	Km	Kr	Pn	Sch	Mh	St	Rg	
Proportion of polymorphic loci, %	31.17	38.96	51.95	36.36	53.25	45.45	40.26	83.12
Na	1.31 ± 0.05	1.39 ± 0.06	1.52 ± 0.06	1.36 ± 0.06	1.53 ± 0.06	1.46 ± 0.06	1.40 ± 0.06	1.83 ± 0.04
Ne	1.21± 0.04	1.27 ± 0.04	1.37 ± 0.05	1.26 ± 0.04	1.36 ± 0.05	1.28 ± 0.04	1.27 ± 0.04	1.45 ± 0.04
He	0.12 ± 0.02	0.15 ± 0.02	0.21 ± 0.03	0.15 ± 0.02	0.20 ± 0.02	0.16 ± 0.02	0.15 ± 0.02	0.26 ± 0.02
I	0.17 ± 0.03	0.22 ± 0.03	0.30 ± 0.05	0.21 ± 0.03	0.30 ± 0.03	0.25 ± 0.03	0.23 ± 0.03	0.40 ± 0.03
Ht	–							0.27 ± 0.004
Hs	–							0.16 ± 0.002
Gst	–							0.38
Nm	–							0.80

The lowest level of genetic diversity indicators is found in the Kamenets population, where Na, Ne, He, I are 1.31, 1.21, 0.12, 0.17, respectively. Other studied populations located in island localities (Krivoshin, Shchara) or on the northern (Rogachev) border of the *S. natans* range are also characterized by low indicators of genetic diversity.

For all loci of the studied populations of *S. natans*, the following were calculated: Na, Ne, He, I and the proportion of polymorphic loci, which amounted to 1.83, 1.45, 0.26, 0.40 and 83.12 %. The analysis of the population genetic structure showed that most of the genetic diversity is concentrated within the populations, since the level of genetic differentiation (Gst) among them was 0.38. The gene flow between populations of this species is 0.80, which is an average indicator [6]. At the same time, the obtained value indicates a fairly low level of gene exchange between individual populations, which is probably due to the specificity of reproduction of the species itself as a spore plant. Since this indicator was less than one, then according to the "theory of evolution with shifting equilibrium" [7], this indicates a violation of gene exchange between populations of *S. natans* in the territory of Belarus.

The AMOVA results confirm the previously obtained Gst value, namely, that the established level of interpopulation variability was lower than that of intrapopulation variability (22 and 78 %, respectively). The PhiPT value of 0.22 indicates that the populations differ significantly genetically, since the PhiPT value is >0.2 [8]. The difference between individuals in the populations was statistically significant with a P value of <0.01 (Table 6).

T a b l e 6. **AMOVA results for *Salvinia natans* L. populations**

Source of variability	Number of degrees of freedom (df)	Sum of squares (SS)	Mean square (MS)	Dispersion	PhiPT	Share in variation
General	32	329.70	–	10.58	0.219*	–
Between populations	6	114.90	19.15	2.31		0.22
Within populations	26	214.80	8.26	8.26		0.78

N o t e. *– differences are significant at a significance level of $P < 0.01$.

The compiled matrix of pairwise genetic similarities and Nei distances (Table 7) demonstrates the differences between the studied populations of *S. natans* located in different parts of the species range within Belarus.

Table 7. **Matrix of pairwise genetic similarities (above the diagonal) and Nei distances (below the diagonal)**

Популяция	Km	Kr	Pn	Sch	Mh	St	Rg
Km	–	0.87	0.84	0.85	0.88	0.83	0.86
Kr	0.14	–	0.86	0.87	0.85	0.81	0.82
Pn	0.17	0.15	–	0.90	0.87	0.88	0.83
Sch	0.16	0.14	0.11	–	0.88	0.86	0.87
Mh	0.13	0.16	0.14	0.13	–	0.88	0.85
St	0.18	0.21	0.13	0.15	0.13	–	0.84
Rg	0.15	0.19	0.19	0.13	0.16	0.17	–

The presented data show that the lowest value of the Nei genetic distance (0.11) was observed between the Pinsk and Shchara populations, and the highest (0.21) between the Strelsk and Krivoshin populations, which is generally consistent with their geographic location. The results of the ward.D2 analysis (Fig. 4), based on the Nei distance matrix data, also confirm these data and demonstrate the division of the studied populations into two main clusters.

Using PCoA analysis, it was found that the first three components of the principal coordinates account for 30.64 % of the total variation (Fig. 5). The points marking individual samples from the Pinsk and Shchara populations are close to each other, indicating their high genetic similarity, as well as between the Kamenets and Mukhavets populations.

Assessing the genetic relationship of the studied populations of *S. natans* based on the above data, the following can be noted: populations located in the Pripyat River basin (Pinsk and Strelsk) in the zone of the natural range are characterized by the greatest genetic relationship, which is quite logical given their position within the same watercourse. The closest to them is the Shchara population, located in an island locality on the northern periphery of the *S. natans* range. Thus, as a result of the studies, it was experimentally confirmed that the progressive spread of this species to the Neman River basin occurred from the Pripyat basin, probably with the participation of migrating waterfowl. A separate cluster also includes populations from the Zapadnyj Bug River basin – Mukhavets and Kamenets. The maximum degree

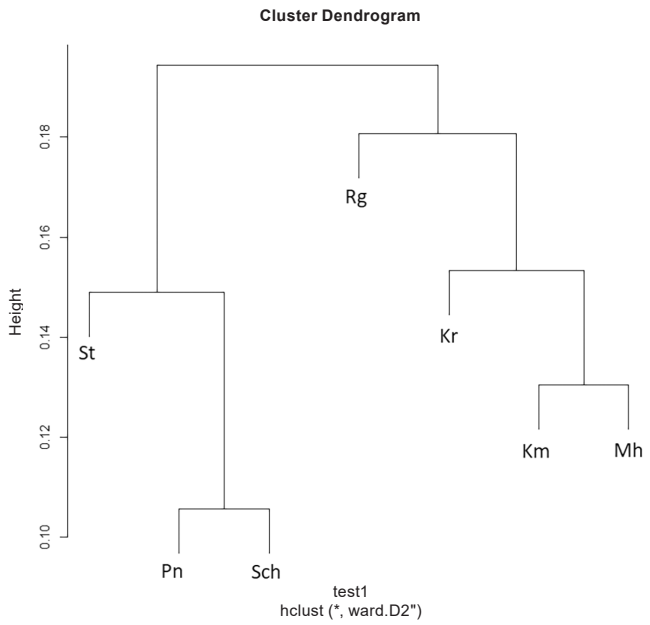


Fig. 4. Dendrogram based on Nei's genetic distance showing the relationship between the studied populations of *Salvinia natans* L.

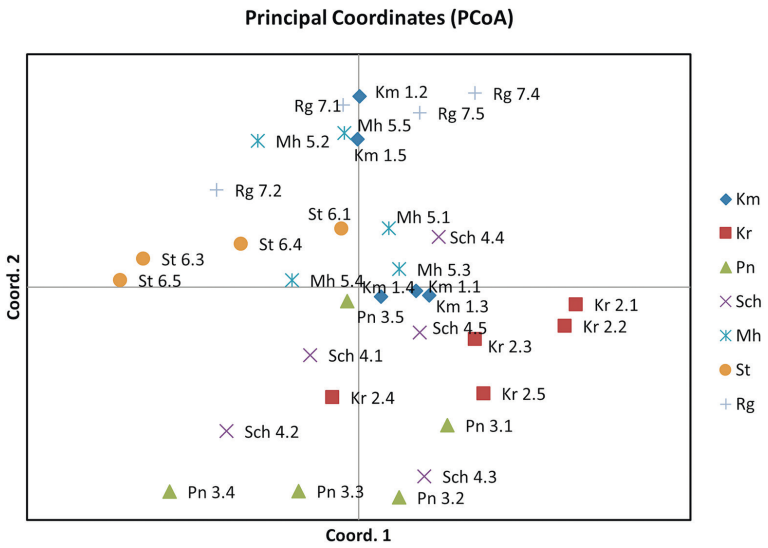


Fig. 5. Distribution of the studied populations of *Salvinia natans* L. on the first two principal coordinates (PCoA)

of genetic relationship was also revealed between them, in connection with which the genesis of the Kamenets population from the progressive part of the *S. natans* range was established. According to the constructed dendrogram (Fig. 4), this cluster contains another population (Krivoshin) from the progressive part of the range within the Neman basin, where waterfowl also probably brought the *S. natans* diaspores. At the same time, the PCoA analysis data show its high genetic relationship with the Shchara and Pinsk populations, which is more logical given their close geographical location.

Similar features are noted for the Rogachev population located in the Dnieper basin in eastern Belarus. According to the dendrogram constructed on the basis of the Nei genetic distance, it is closer to the *S. natans* populations from the Zapadnyj Bug basin, which is inconsistent with their geographical location, but can be explained by the introduction by waterfowl. The latter is indirectly confirmed by its location within an isolated oxbow lake. At the same time, the PCoA analysis data demonstrate some similarity with the more closely located Strelsk population.

Considering *S. natans* as a progressive species with expansive properties, it is possible to note the low genetic diversity of the marginal populations and, accordingly, their insignificant adaptive potential. The genetic impoverishment of the marginal populations of this species in the territory of Belarus has already been noted earlier [9]. Similar patterns of loss of genetic diversity have been noted for the closely related species *S. minima* Baker during its expansion from the east to the west of the USA [10].

The obtained experimental data indicate that, given the global warming, the range of *S. natans* will continue to expand northward. However, the probability of the expansive properties of this species in newly developed territories remains low due to the insignificant genetic diversity of the marginal populations and the rather low level of gene flow between them.

Conclusion. As a result of the conducted studies using molecular iPBS markers, an assessment of the genetic heterogeneity and relatedness of populations of the progressive native species *S. natans* in the natural and expanding parts of the range was made. It was found that the populations in the natural part of the range (Pinsk and Mukhavets) have the highest level of genetic diversity, while the marginal (Rogachev) and island progressive (Kamenets, Krivoshin) populations are characterized by genetic impoverishment. An assessment of the population structure showed that *S. natans* is dominated by intrapopulation variability (78 %). The level of gene flow for the studied species is 0.80, which indicates the genetic isolation of individual populations.

Data on the genetic relationship of *S. natans* populations in the natural part of the range show their unification into 2 separate clusters according to the location in the Pripyat and Zapadnyj Bug basins. The revealed genesis of progressive populations, showing the simultaneous penetration of *S. natans* into the Neman basin from the Pripyat and Zapadnyj Bug river basins, confirms the characteristic feature Zapadnyj of representatives of hydrophilic flora – the ability to migrate with the help of waterfowl.

In general, the obtained data show the genetic impoverishment of populations in the northern peripheral part of the range, which is associated with the low probability of this species exhibiting expansive properties in newly developed territories.

Conflict of interest. The authors declare no conflict of interest.

Acknowledgments. The work was carried out with the financial support of the Belarusian Republican Foundation for Fundamental research (grant BRFFI-VANT 2023, No. B23V-005, QTBY01.03/23-24).

References

1. Kozlovskaya, N. V. *Flora of Belarus, patterns of its formation, scientific basis for use and protection.* Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1978. 128 p. (in Russian).

2. Agafonova L. A. Progressive species and their position in the structure of the adventive element of flora. *Voprosy obshchei botaniki: traditsii i perspektivy: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 200-letiyu Kazanskoi botanicheskoi shkoly (23–27 yanvarya 2006 goda)* [General Botany Issues: Traditions and Prospects: Proceedings of the International Scientific Conference Dedicated to the 200th Anniversary of the Kazan Botanical School (January 23–27, 2006)]. Kazan, 2006, pt. 2, pp. 134–136 (in Russian).

3. Myalik A. N., Kruchonok A. V., Gulis A. L. New floristic finding of rare and protected native species in Belarus. *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny* [News of the Gomel State University named after F. Skorina]. Natural sciences, 2021, vol. 126, no. 3, pp. 48–54 (in Russian).

4. Savitskaya, K. L. Flora structure of the Pukhovichy plain waterbodies and waterflows. *Botanika (issledovaniya)* [Botany (research)], 2024, no. 53. pp. 28–37 (in Russian).

5. Kalendar R., Antonius K., Smýkal P., Schulman A. H. IPBS: a universal method for DNA fingerprinting and retrotransposon isolation. *Theoretical and Applied Genetics*, 2010, vol. 121, no. 8, pp. 1419–1430. https://doi.org/10.1007/s00122-010-1398-2

6. Wright S. *Evolution and the genetic of population, variability within and among natural populations. Vol. 4.* Chicago, University of Chicago Press, 1978. 580 p.

7. Wright, S. Random Drift and Shifting Balance Theory of Evolution. *Mathematical topics in population genetics. Vol. 1.* Berlin, 1970, pp. 1–31. https://doi.org/10.1007/978-3-642-46244-3_1

8. Resmi L., Nair A. R., Nair A. S. Population genetic structure and diversity analysis of South Indian banana cultivars. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 2016, vol. 8, no. 1, pp. 1–12. https://doi.org/10.5897/JPBCS2015.0519

9. Yukhimuk A. N., Dzhus M. A., Vlasov B. P., Vlasova A. B. Population genetic resource of a rare species of aquaflora of Belarus *Salvinia natans* L. *Manitoryng i atsenka stanu raslinnaga svetu: materyyaly IV Mizhnarodnai navukovai kanferentsyi (Minsk – Braslaў, 30 verasnya–4 kastrychnika 2013 goda)* [Monitoring and assessment of the state of the flora: materials of the IV International Scientific Conference (Minsk – Braslav, September 30–October 4, 2013)]. Minsk, 2013, pp. 353–355 (in Russian).

10. Rove C. A., Hauber D. P., Wolf P. G. Genomic Variation of Introduced *Salvinia minima* in Southeastern United States. *Aquatic Botany*, 2018, vol. 151, pp. 38–42. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2018.07.011

Information about the authors

Natallia U. Hudnaya – Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: N.Samakhvalava@cbg.org.by

Aliaksandr M. Mialik – Ph. D. (Biol.), Assistant Professor, Head of the Sector. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: aleksandr-myalik@yandex.ru

Tatsiana G. Kulahina – Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: T.Shlapakova@cbg.org.by

Dam Ngọc Anh Luu – D. Sc. (Philos.), Head of the Department. Vietnam National Museum of Nature of the Vietnam Academy of Science and Technology (18, Hoang Quoc Viet Str., Cau Giay, Hano). E-mail: ngocanh@vnmn.vast.vn

Vladimir V. Titok – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Assistant Professor, Chief Researcher. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Titok@cbg.org.by

Информация об авторах

Гудная Наталья Владимировна – науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: N.Samakhvalava@cbg.org.by

Мялик Александр Николаевич – канд. биол. наук, доцент, заведующий сектором. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: aleksandr-myalik@yandex.ru

Кулагина Татьяна Геннадьевна – научный сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: T.Shlapakova@cbg.org.by

Луу Дам Нгок Ань – доктор философии, заведующий отделом. Вьетнамский национальный музей природы Вьетнамской академии наук и технологий (18, Hoang Quoc Viet Str., Cau Giay, Hano). E-mail: ngocanh@vnmn.vast.vn

Титок Владимир Владимирович – член-корреспондент, д-р биол. наук, доцент, гл. науч. сотрудник. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Titok@cbg.org.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК. 591.5:595.3
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-216-223

Поступила в редакцию 11.11.2024
Received 11.11.2024

В. Ф. Кулеш

Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ЛИЧИНОК СИБИРСКОГО ШРИМСА *EXOPALAEMON MODESTUS* (HELLER) В УСЛОВИЯХ ТЕПЛОВОДНОЙ АКВАКУЛЬТУРЫ

Аннотация. Виды пресноводных креветок с сокращенным периодом личиночного развития пригодны к акклиматизации в водоемах-охладителях энергетических объектов для обогащения кормовой базы и культивирования. Перспективным объектом для этой цели может быть сибирский шримс *Exopalaemon modestus* (Heller), характеризующийся широким диапазоном экологической пластичности и высокой выживаемостью личинок, насчитывающих 2 стадии зоеа. В этой связи детально описаны анатомо-морфологические показатели, строение тела, размерная характеристика 1-й и 2-й стадий зоеа и стадии послеличинки при выращивании на сбросной подогретой воде теплоэлектростанции (ТЭЦ). Личинок выращивали в производственных условиях инкубационного цеха в аквариумах, со сливными устройствами, куда непрерывно подавалась вода из теплого канала Березовской ГРЭС (Брестская обл.) при температуре 20–22 °С и начальной плотности посадки 10 экз/л. В этих условиях период личиночного развития составил в среднем 7 сут, что на 1 сут больше, чем при выращивании в лабораторных условиях в солоноватой воде 3,12–4,03 ‰ и температуре 26–28 °С. Средняя длина личинок 1-й стадии зоеа составила 4,08 ± 0,12 мм, 2-й стадии – 4,47 ± 0,23 мм, стадии послеличинки – 4,70 ± 0,26 мм. Межлиночный период для 1-й и 2-й стадий зоеа длился в среднем 2 сут, стадия послеличинки – 3 сут. Для этих стадий онтогенеза общими опознавательными характеристиками явились строение глаз, антеннул, переопод, плеопод, рострума, карапакса. Приведены оригинальные рисунки, а также длины рострума, глаз, карапакса, антенн, антеннул, мандибул, максилл, максиллипед, переопод, плеопод, тельсона.

Ключевые слова: креветки, личинка, послеличинка, подогретая вода, аквакультура, анатомо-морфологическое строение

Для цитирования: Кулеш, В. Ф. Морфологические параметры личинок сибирского шримса *Exopalaemon modestus* (Heller) в условиях тепловодной аквакультуры / В. Ф. Кулеш // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 216–223. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-216-223

Victor F. Kulesh

Maxim Tank Belarusian State Pedagogical University, Minsk, Republic of Belarus

MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF SIBERIAN SHRIMP LARVAE *EXOPALAEMON MODESTUS* (HELLER) IN WARM-WATER AQUACULTURE

Abstract. Freshwater shrimp species with a shortened larva development period are suitable for acclimatization into cooling ponds of energy facilities, both to enrich their food base and for cultivation. Siberian shrimp *Exopalaemon modestus* (Heller) are characterized by a wide range of ecological plasticity and a high survival rate of larvae with two zoea stages, making them a promising object for this purpose. In this regard, the anatomo-morphological indices, body structure, size characterization of zoea stages 1 and 2, as well as the postlarvae stage, when reared on discharged heated water of a thermal power plant, are described in detail. The larvae were reared in production conditions of the hatchery in aquaria equipped with drainage devices, where water was continuously supplied from the warm channel of Berezovskaya Thermal Power Station (TPS) (Brest region, Belarus) at a temperature of 20–22 °C and an initial planting density of 10 eggs/liter. In these conditions, the mean duration of larval development was 7 days, which is 1 day longer than during rearing in laboratory conditions in brackish water (3.12–4.03 ‰) and at temperatures of 26–28 °C. In this regard, anatomo-morphological parameters, body structure, and size characteristics of the 1st and 2nd stages of zoea and postlarvae stages during rearing on the discharge heated water of the thermal power plant are described in detail. The average length of larvae of the first zoea stage was 4.08 ± 0.12 mm, of the second stage was 4.47 ± 0.23 mm, and of the postlarvae stage was 4.70 ± 0.26 mm. On average, the inter-larval period for the 1st and 2nd zoea stages lasted two days, while the postlarvae stage, it averaged at three days. The general identifying characteristics for these stages of ontogenesis were: the structure of the eyes, antennules, pereopods, pleopods, rostrum, and carapax. The original drawings and lengths of rostrum, eyes, carapax, antennae, antennules, mandibles, maxillae, maxillapedes, pereopods, pleopods, and telson are provided.

Keywords: shrimp, larva, postlarva, heated water, aquaculture, anatomo-morphologic structure

© Кулеш В. Ф., 2025

For citation: Kulesh V. F. Morphological parameters of Siberian shrimp larvae *Exopalaemon modestus* (Heller) in warm-water aquaculture. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 216–223 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-216-223

Введение. Сибирский шримс *Exopalaemon modestus* (Heller) – вид пресноводных креветок, характеризующийся широким диапазоном экологической толерантности. В этой связи на Азиатском континенте его ареал весьма обширен. На севере он доходит до сибирских рек, встречается в водоемах Дальнего Востока (бассейны рек Амура, Уссури), Кореи, Японии, Китая. На юге является одним из наиболее распространенных видов в водоемах о. Тайвань. Максимальные поселения популяций характерны для литоральной зоны [1–3].

В 1980-е гг. сибирский шримс, а также восточная речная креветка *Macrobrachium nipponense* (De Haan) впервые были отмечены в Капчагайском водохранилище (бассейн р. Или) недалеко от г. Алматы [4], что в 2010-х гг. было подтверждено другими авторами [5]. Затем был описан обширный ареал *E. modestus* в Жамбылской и Южно-Казахстанской областях [6].

В конце XX в. *E. modestus* попал (полагают, что с балластными водами) в западную часть Северной Америки: в р. Колумбию и водоемы ее бассейна [7]. Креветка заняла одно из лидирующих мест в бентосном сообществе этих водоемов: ее численность достигала 2,0 экз/м^2, а биомасса – до 0,30 г/м^2 [8].

Благодаря своим небольшим размерам среди других креветок этот вид является предпочитаемым пищевым объектом для многих видов рыб. Например, в период выклева личинок их в массе поедает молодь почти всех ханкайских рыб [1]. *E. modestus* имеет весьма значимую коммерческую ценность. В обзоре палемонидных креветок Китая 4 вида (*Exopalaemon modestus*, *E. carinicauda*, *E. orientis*, и *E. annandalei*) были признаны экономически важными для северной части страны (Liu et al., 1990; цит. по Z. L. Guo et al., 2005 [3]). В некоторых больших озерах продукция сибирского шримса составляет половину (или даже большую часть) всего улова креветок, которых высушивают и продают как продукт питания. Благодаря превосходному пищевому аромату эта креветка завоевала рынок Китая, и ее стало выгодно выращивать в прудовой аквакультуре [9, 10].

Личиночный период является наиболее уязвимым этапом онтогенеза у пресноводных креветок. По сравнению с другими стадиями жизненного цикла он характеризуется максимальной смертностью и зависит от качества воды, обеспеченности пищей, абиотических факторов среды, поэтому при ведении аквакультуры прежде всего имеет значение создание условий для оптимизации этого периода жизненного цикла [11, 12].

Наши исследования показали, что сибирский шримс с сокращенным периодом личиночного развития является перспективными объектом аквакультуры, а также и при культивировании на сбросной подогретой воде ТЭЦ с выживаемостью личинок до 100 % [13, 14]. В этих же условиях были исследованы рост и выживаемость личинок при различной температуре и плотности посадки [13]. Также личиночное развитие этого вида было описано при искусственном выращивании в лабораторных условиях в солоноватой воде (соленость – 3,12–4,03 ‰, температура – 26–28 ^{o}C) [15].

Детальная же морфология и отличительные черты личиночных стадий и стадии послеличинки при выращивании на сбросной воде ТЭЦ приводятся впервые, что имеет первостепенное значение при получении посадочного материала креветок в условиях производственной тепловодной аквакультуры.

Материалы и методы исследования. При исследовании Капчагайского водохранилища экспедицией Института зоологии НАН Беларуси в 1987 г. впервые для данного региона был обнаружен новый вид пресноводных креветок, идентифицированный крупнейшим знатоком данной систематической группы Л. Б. Холтхёйсом (L. B. Holthuis) как *Exopalaemon modestus* (Heller) [4].

Креветки были доставлены в аквариальную Института зоологии НАН Беларуси и в инкубцех опытного рыбхоза «Белоозерский» для исследования роста и развития на сбросной воде Березовской ГРЭС (Брестская обл.). Анализ показателей качества воды из теплого сбросного канала показал, что они являются благоприятными для культивирования пресноводных креветок с широким диапазоном экологической пластичности [12].

После выклева личинок содержали в инкубационном цехе в аквариумах со сливными устройствами, куда непрерывно подавалась вода из теплого канала Березовской ГРЭС, при температуре 20–22 °С и начальной плотности посадки 10 экз/л. Для поддержания заданной температуры использовали термостатирующие устройства. Личинок не кормили. Их длину измеряли от острия рострума и до конца тельсона, а анатомо-морфологические показатели, приведенные на рис. 1–3, – под бинокуляром с применением микрометра.

Изменчивость длины личинок и послеличинок оценивали, используя стандартное отклонение (s. d.).

Результаты и их обсуждение. Средняя плодовитость *E. modestus* составила 68 ± 19 яиц (30–127) при средней длине самки 35,8 ± 3,29 мм (28–45). Этот показатель соответствует плодовитости речной формы креветок из оз. Ханка, но почти в 3 раза ниже средней абсолютной плодовитости этого вида из корейского оз. Young-am, которая равна 182 ± 68 яиц (60–353) при длине карапакса 7,69–16,74 мм [1, 2, 14].

Выклюнувшиеся из яиц личинки *E. modestus* опускаются на дно и ведут бентосный образ жизни, существуя за счет энергетических запасов желточного мешка. Они цепляются за субстрат при помощи второй и третьей пар максиллопод, мало или вообще не двигаются, а потревоженные рывком перемещаются благодаря быстрым сокращениям абдомена и относительно широкому тельсону. В отличие от них личинки с типичным (*M. rosenbergii*) и полусокращенным (*M. nipponense*) типами развития плавают в толще воды благодаря активным колебаниям экзоподами максиллопод, и их тело расположено под наклонным углом, обращенным вниз [14].

В своем развитии сибирский шримс проходит 2 личиночные стадии и стадию послеличинки [2, 13, 16]. В таблице приводятся их общие отличительные признаки. Более подробная морфологическая характеристика показана на рис. 1–3.

Первая стадия зоеа. Средняя длина личинок составляет 4,08 ± 0,12 мм, межлиночный период длится в среднем 2 сут (см. таблицу).

Карапакс с бранхиостегальным шипом, рострум без зубца, прямой. Брюшко из 6 сомитов, последний из которых отделен от головогруди. Глаза сидячие, в основании их появляются хроматофоры. Первая плеопода однолепестковая с небольшим придатком. Остальные плеоподы двулепестковые без щетинок. Рострум с 1 дорзальным зубцом (рис. 1, *a*).

Антенна двучленистая; основание сегментировано; жгутик с 9 сегментами и педункулом, длиннее чешуи с 6 короткими волосками; чешуя овальная из длинного выпуклого базального сегмента, оснащенного 21 волоском на внутренней лопасти, маленьким простым волоском и шипиком на дистальном конце снаружи. Антеннула простая и представлена единственным базальным сегментом, который несет длинный отросток с волосками на конце и короткий наружный жгутик с апикальными волосками (см. рис. 1, *a*).

Мандибула без пальп, резцовый отросток с 3 зубцами на вершине; коренной отросток с 2 зубцами; 2 подвижных зубца в углу между коренным и резцовым отростками. Первая верхняя максилла одночленная; кокса с 4 направленными внутрь короткими шипами; основание с 4 короткими зубцами и 2 шипами; эндопод простой, пальповидный, с конечным коротким шипом. Вторая максилла пластинчатая, двулепестковая, протопод трехлопастной с 3 волосками; эндопод не сегментирован, несет 1 волосок на доле около средней части и 1 волосок терминально; экзопод уплощенный с волосками по краю, последний задний волосок крупнее остальных (рис. 1, *b*).

Характеристика личиночного развития *E. modestus* на теплой сбросной воде ТЭЦ
Characterization of the larval development of *E. modestus* in the warm discharge water of a thermal power plant

Стадия зоеа	Длина ± s. d.*, мм	Межлиночный период, сут	Опознавательная характеристика
I	4,08 ± 0,12	2	Сидячие глаза; антеннальный жгутик с 9 сегментами, длиннее, чем антеннальная чешуйка; I и II переоподы покрыты рудиметарными волосками; плеоподы двулепестковые без щетинок, неразвиты, без апикальных волосков
II	4,47 ± 0,23	2	Стебельчатые глаза; рострум с дорзальными зубчиками; антеннальный жгутик с 14 сегментами; на эндоподитах II переоподы располагаются апикальные щетинки; плеоподы с редуцированными аппендикулярными отростками, но без щетинок на экзоподах и эндоподах

Окончание таблицы

Стадия зоеа	Длина ± s. d.*, мм	Межлиночный период, сут	Опознавательная характеристика
Послеличинка	4,70 ± 0,26	3	Стебельчатые и вытянутые глаза; рострум с 4–6 дорзальными зубами; антеннальный жгутик с 28–30 сегментами, его длина может быть в 4 раза длиннее, чем антеннальная чешуйка; на плеоподах появляются щетинки; тельсон треугольный веерообразный, появляются двулепестковые уроподы, с характерными щетинками, но эндоподы голые

Примечание. * – стандартное отклонение.

Первая максиллипеда двулепестковая, кокса редуцирована; основание с 2 медиально направленными волосками; эндопод не сегментирован, с 4 терминальными и 1 медиальным веерообразным волоском; экзопод крупнее эндопода, с 4 апикальными и 2 субапикальными веерообразными волосками; эпипод двучленный.

Вторая максиллипеда двучленистая, кокса редуцирована, основание с 2 волосками; экзопод пятичлениковый, с 2 сильными шипами на стыке конечного и предпоследнего сегментов, конечный сегмент с более мелкими шипами, шипиком и терминальным коготком, экзопод длиннее эндопода, с апикальными волосками. Третья максиллипеда двучленная, с 3 волосками на проксимальном сегменте, эндопод с апикальными и субапикальнми волосками (рис. 1, *c*).

Первая и вторая переопода двучленные, эндопод трехсегментный, экзопод без апикальных и субапикальных волосков. Третья переопода двучленная, эндопод рудиментарно сегментирован, экзопод без волосков; четвертая и пятая переоподы одночленные, рудиментарно сегментированные без волосков. Тельсон одночленный с 12–14 шипами. Просматриваются фрагменты уропод (рис. 1, *d*).

Вторая стадия зоеа. Средняя длина личинок составляет 4,47 ± 0,23 мм. Межлиночный период, как и первой личиночной стадии, длится в среднем 2 сут (см. табл.).

Длина карапакса в среднем составляет 1,45 мм. Карапакс с 1 надглазничным и 2 парами бранхиостегальных шипов. Рострум с 2 дорзальными зубцами. Антеннальная чешуя с волосками и без короткого дистального сегмента; антеннальный жгутик с 14 сегментами, длиннее, чем на предыдущей стадии; терминальный сегмент с 6 короткими волосками. Антеннула с 3 сегментами педункула; на сегментах длинные волоски на внутренней стороне и несколько

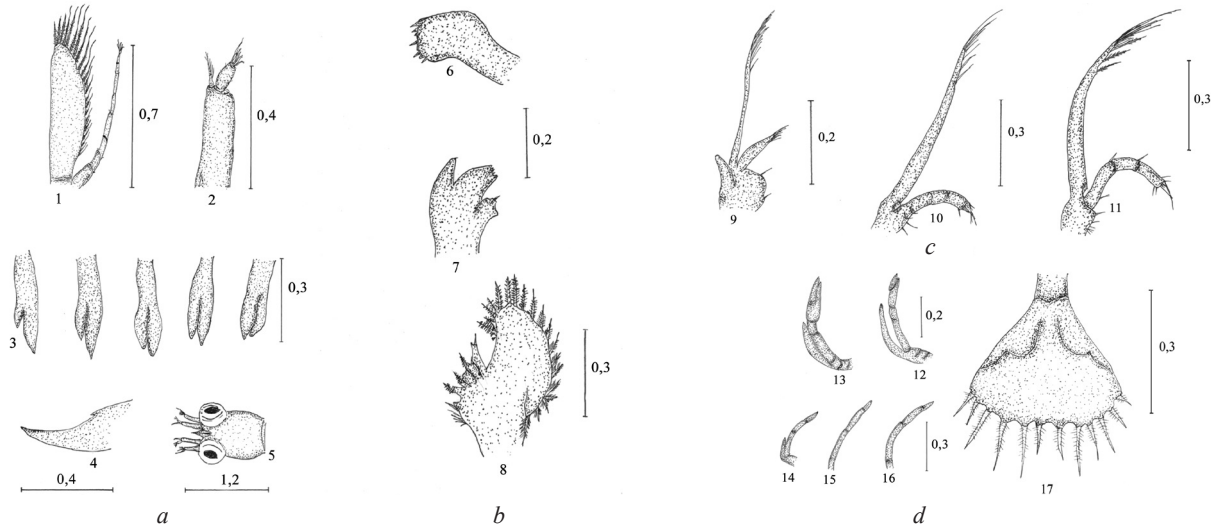


Рис. 1. Первая стадия личиночного развития (длина в мм): *a*) *1* – антенна, *2* – антеннула, *3* – I, II, III, IV, V плеоподы, *4* – рострум, *5* – карапакс (от острия рострума); *b*) *6* – мандибула, *7*, *8* – I, II максилла; *c*) *9–11* – I, II, III максиллипеды; *d*) *12–16* – I, II, III, IV, V переоподы, *17* – тельсон

Fig. 1. First stage of larval development (length in millimeters): *a*) *1* – antenna, *2* – antennula, *3* – I, II, III, IV, V pleopods, *4* – rostrum, *5* – carapax (from the tip of rostrum); *b*) *6* – mandible, *7*, *8* – I, II maxilla; *c*) *9–11* – I, II, III maxillipedes; *d*) *12–16* – I, II, III, IV, V pereopodes, *17* – telson

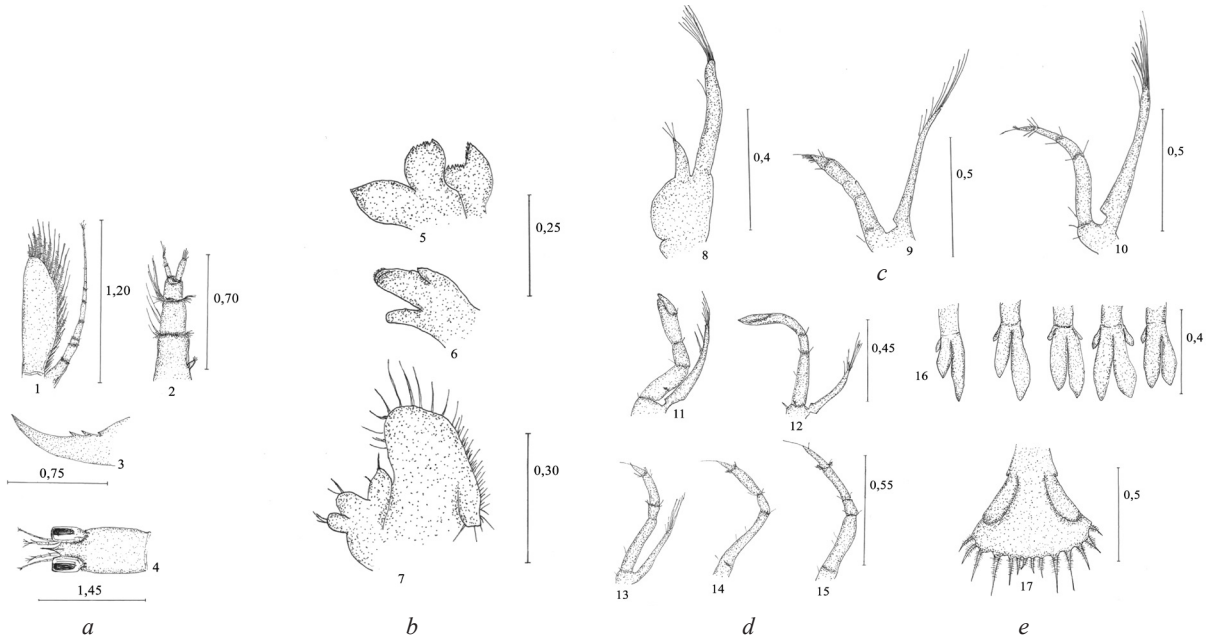


Рис. 2. Вторая стадия личиночного развития (длина в мм): *a*) *1* – антенна, *2* – антеннула, *3* – рострум, *4* – карапакс (от острия рострума); *b*) *5* – мандибула, *6*, *7* – I, II максилла; *c*) *8*–10 – I, II, III максиллипеды; *d*) *11–15* – I, II, III, IV, V переоподы; *e*) *16* – I, II, III, IV, V плеоподы, *17* – тельсон

Fig. 2. Second stage of larval development (length in millimeters): *a*) *1* – antenna, *2* – antennule, *3* – rostrum, *4* – carapax (from the tip of rostrum); *b*) *5* – mandible, *6*, *7* – I, II maxilla; *c*) *8–10* – I, II, III maxillipedes; *d*) *11–15* – I, II, III, IV, V pereopodes; *e*) *16* – I, II, III, IV, V pleopodes, *17* – telson

мелких щетинок на внешней стороне; на дистальной части педункула 5 длинных, 4 средних и 1 короткий волосок (рис. 2, *a*).

Мандибула трехчленная; третий резцовый отросток с вырезом и 2 зубами; оба отростка неразвиты, второй и третий отростки с небольшими апикальными шерстинками. Первая максилла трехчленная, со слабо выраженным третьим отростком. На втором отростке, который имеет большие размеры, заметны апикальные щетинки. Вторая максилла трилепестковая; протопод также трилепестковый; на отростках заметны 2 пары волосков; экзопод с дорзальной стороны покрыт щетинками, апикальные из которых заметно больше (рис. 2, *b*).

Максиллипеды по форме и расположению волосков и апикальных щетинок мало чем отличаются от первой стадии зоеа (рис. 2, *c*).

Первая и вторая переопода схожи, но более развиты, чем на первой стадии зоеа. Третья переопода по форме почти аналогична третьей максиллипеде. На эндоподитах второй переоподы располагаются апикальные щетинки. Четвертая и пятая переопода полностью развиты, четырехсегментные и заканчиваются коготком (рис. 2, *d*).

У двулепестковых плеопод появляются небольшие придатки, у первой и пятой – по одному придатку, у второй, третьей и четвертой – по два. Плеоподы без щетинок и волосков. Тельсон одночленный с 14 крупными шипами, по бокам тельсона видны очертания уроподов (рис. 2, *e*).

Послеличинка. Средняя длина послеличинок составила 4,70 ± 0,26 мм. Межлиночный период (в отличие от межлиночного периода развития личинок) увеличился на 1 сут (см. табл.). Карапакс с усиковыми и бранхиостегальными шипами. Его длина достигла 1,50 мм. Рострум короче усиковой чешуйки, на нем появляются 4–5 дорзальных зубцов, первый из них находится на карапаксе, над задним краем орбитальной впадины (рис. 3, *a*).

На антенне длина усиковой чешуйки примерно в 3,5 раза больше ее ширины; усиковый жгутик более чем в 3 раза длиннее антеннальной чешуйки с примерно 30 сегментами. Основание антеннулы состоит из 3 сегментов, содержит статоцист и короткий вентральный зубец. Внутренний усиковый жгутик простой, пятичленный. Наружный усиковый жгутик трехсегментный, с внут-

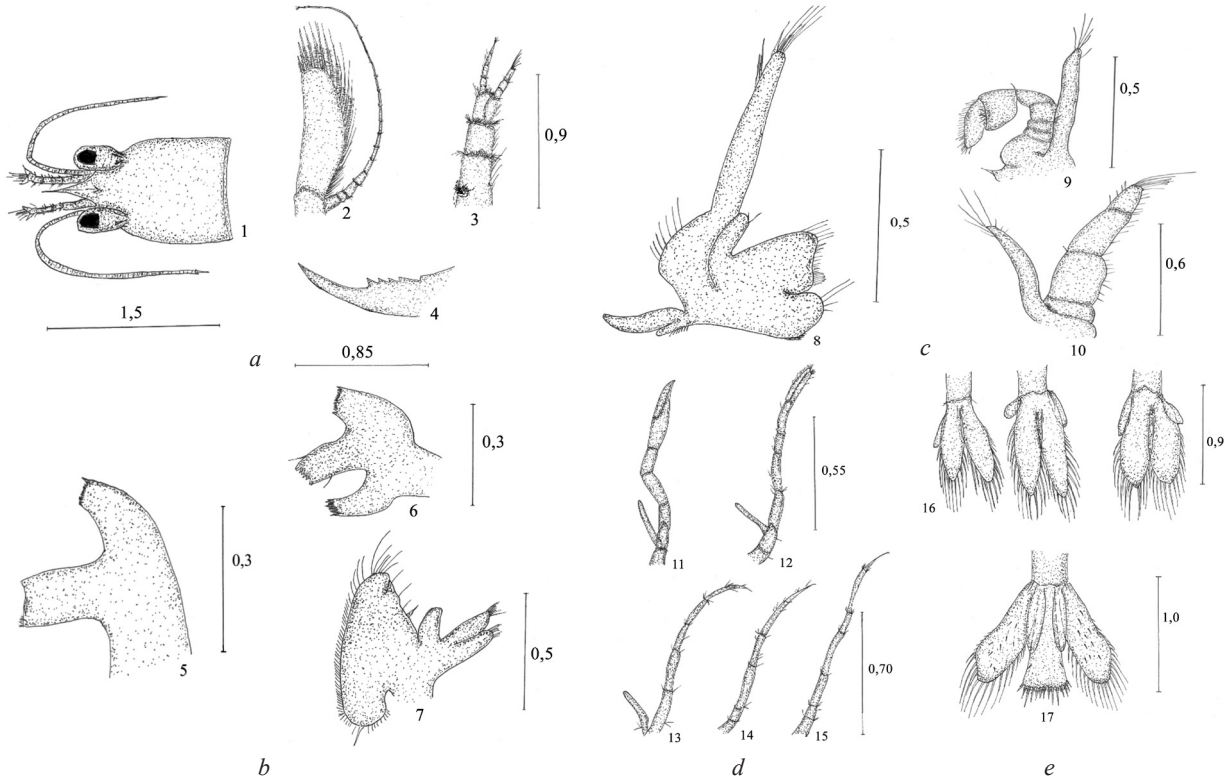


Рис. 3. Стадия послеличинки (длина в мм): *a*) *1* – карапакс (от острия рострума), *2* – антенна, *3* – антеннула, *4* – рострум; *b*) *5* – мандибула, *6*, *7* – I, II максилла; *c*) *8–10* – I, II, III максиллипеды; *d*) *11–15* – I, II, III, IV, V переоподы; *e*) *16* – I, II, III плеоподы, *17*– тельсон

Fig. 3. Stage of postlarvae (length in millimeters): *a*) *1* – carapax (from the tip of the rostrum), *2* – antenna, *3* – antennule, *4* – rostrum; *b*) *5* – mandible, *6*, *7* – I, II maxilla; *c*) *8–10* – I, II, III maxillipedes; *d*) *11–15* – I, II, III, IV, V pereopodes; *e*) *16* – I, II, III pleopoda, *17* – telson

ренней стороны несет 4–5 коротких терминальных сегментов, с веерообразными волосками на конечном сегменте и маленьким простым волоском и маленьким шипиком на дистальном конце (рис. 3, *a*).

Мандибула мощная, резцовый отросток с 4 зубами, бóльших размеров, чем у личиночной мандибулы. Зубцы коренного отростка крупные и крепкие. Базальная часть первой максиллы двулопастная, кокса с 7 шипами; внутренний эндопод с 2 короткими зубцами на дистальной части; экзопод с 4 апикальными и 2 субапикальными шипами. Базальная часть второй максиллы двулопастная, каждая доля несет на внутренней поверхности 7 волосков; эндопод не сегментирован, без волосков; экзопод покрыт мелкими щетинками (рис. 3, *b*).

Базальная часть первой максиллипеды двулопастная, ее доли с грубыми шипами; экзопод с 4 апикальными и 2 субапикальными шипами. Вторая максиллипеда с четырехчлениковым эндоподом, конечный и предпоследний сегменты широкие, вооружены грубыми шипами; экзопод с апикальными и субапикальными волосками; эпипод маленький, двулопастной. Третья максиллипеда с четырехчленным эндоподом, который на всем протяжении покрыт редкими волосками; эндопод редуцирован (рис. 3, *c*).

Первая переопода более мощная и короче, чем вторая; экзопод рудиментарный. Вторая переопода более тонкая; режущие края клешней без зазубрин или зубцов, с наружной стороны покрыты щетинками; экзопод рудиментарный. Третья, четвертая и пятая переоподы сходны между собой; эндоподы развиты и только на третьей переоподе имеется рудиментарный экзопод (рис. 3, *d*).

Плеоподы с длинными волосками. Тельсон удлиненный и более узкий, с 12 крупными и 2 мелкими шипами. Уроподы двулепестковые, наружные лепестки с волосками, внутренние – голые без волос и щетинок (рис. 3, *e*).

При сравнении личиночного развития сибирского шримса на теплой сбросной воде ТЭЦ и в стационарных лабораторных условиях [15] оказалось, что на теплой сбросной воде ТЭЦ размер тела на 1-й и 2-й стадиях зоеа примерно на 0,3 мм длиннее, а период личиночного развития на 1 сут больше. На стадии послеличинки эти показатели сравниваются (см. табл.).

Для некоторых видов с сокращенным развитием без свободноплавающей личиночной стадии (например, *Macrobrachium iheringi)* момент метаморфоза менее ясен, и многие авторы после 2-ой личиночной стадии выделяют мегалопу [16–18]. Не совсем ясно, к какой стадии она относится: к зоеальной либо к одной из стадий послеличиночного развития. Здесь следует указать на одно очень важное явление. Личинки всех представителей сокращенного типа развития не питаются экзогенной пищей и поддерживают свою жизнедеятельность за счет желточного мешка, который занимает почти весь цефалоторакс. Запаса желтка достаточно, чтобы поддерживать личинку в течение очень короткой личиночной стадии. В процессе метаморфоза при переходе на стадию послеличинки происходят морфологические изменения ротового аппарата, позволяющие улавливать живой корм или оформленные детритные частицы. К этой стадии запас желтка заканчивается, но теперь ювенильные особи способны использовать источники пищи в окружающей среде. Этот факт является решающим при оценке продолжительности личиночного периода сибирского шримса.

Заключение. Проанализировано сокращенное личиночное развитие *E. modestus* при выращивании на теплой сбросной воде ТЭЦ, включающее 2 стадии зоеа и стадию послеличинки. Подробно описаны анатомо-морфологические особенности и отличительные признаки этих стадий онтогенеза, что является необходимым компонентом для ведения успешной аквакультуры. При разведении этот вид имеет несомненные преимущества перед другими видами пресноводных креветок. Сокращенное личиночное развитие *E. modestus* продолжается всего несколько суток, не требует трудоемких биотехнических мероприятий на поддержание многодневной личиночной культуры и дополнительных затрат на дорогостоящие стартовые корма.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список используемых источников

1. Куренков, И. И. К биологии дальневосточных пресноводных креветок / И. И. Куренков // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. / отв. ред. Г. В. Никольский. – М., 1950. – Т. 1. – С. 379–390.

2. Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea / C.-W. Oh, H.-S. Lim, H.-L. Suh [et al.] // Journal of Crustacean Biology. – 2002. – Vol. 22, N 2. – P. 357–366. https://doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0357:GARBOT]2.0.CO;2

3. Guo, Z. L. On the genus *Exopalaemon* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in Guangdong province, Southern China / Z. L. Guo, X. Q. Wang, J. P. Zhang // Crustaceana. – 2005. – Vol. 78, N 7. – P. 839–850. https://doi.org/10.1163/156854005774445537

4. Экология пресноводных креветок / Н. Н. Хмелева, В. Ф. Кулеш, А. В. Алехнович, Ю. Г. Гигиняк. – Минск: Беларус. навука, 1997. – 253 с.

5. De Grave, S. The first record of *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Kazakhstan / S. De Grave, D. J. Mann // Crustaceana. – 2012. – Vol. 85, N 12–13. – P. 1665–1667. https://doi.org/10.1163/15685403-00003144

6. О распространении пресноводных креветок (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) в водоемах южного Казахстана и возможности их применения в качестве биогеоиндикаторов состояния водных экосистем / И. И. Темрешев, П. А. Есенбекова, Г. Е. Кожабаева [и др.] // Известия Национальной академии наук Республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская. – 2017. – Т. 2, № 320. – С. 215–223.

7. Introduction of a Siberian Freshwater Shrimp to Western North America / R. L. Emmett, S. A. Hinton, D. J. Logan, G. T. McCabe (jr.) // Biological Invasions. – 2002. – Vol. 4, N 4. – P. 447–450. https://doi.org/10.1023/A:1023641915417

8. Introduced palaemonid shrimp invades the Yolo Bypass floodplain / S. Zeug, G. O'Leary, T. Sommer, B. Harrell // IEP Newsletter. – 2002. – Vol. 15, N 1. – P. 13–15.

9. Pond rearing on *Exopalaemon modestus* / T. J. Hu, T. Y. Ye, Z. M. Zhang [et al.] // Science Fish Farming. – 2002. – N 2. – P. 31.

10. Li, X.-Zh. The zoogeography of Chinese Palaemonoidea fauna / X.-Zh. Li, R.-Y. Liu, X.-Q. Liang // Biodiversity Science. – 2003. – Vol. 11, N 5. – P. 393–406. https://doi.org/10.17520/biods.2003047

11. Anger, K. The biology of decapod crustacean larvae / K. Anger. – Lisse, Netherlands: A. A. Balkema Publishers. – 2001. – Vol. 14. – 419 p.

12. Кулеш, В. Ф. Биология культивирования промысловых видов пресноводных креветок и речных раков на теплых водах / В. Ф. Кулеш. – М.: Новое знание, 2012. – 328 с.

13. Кулеш, В. Ф. Рост и выживаемость личинок пресноводной креветки *Exopalaemon modestus* (Heller) на сбросной воде теплоэлектростанции / В. Ф. Кулеш // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2009. – Т. 53, № 4. – С. 82–87.

14. Kulesh, V. F. Peculiarities of the life cycle of freshwater shrimps with abbreviated larval development / V. F. Kulesh // Hydrobiological Journal. – 2020. – Vol. 56, N 4. – P. 43–59. https://doi.org/10.1615/hydrobj.v56.i4.40

15. Kwon, C. S. The larval development of *Palaemon modestus* (Heller) in the laboratory / C. S. Kwon, Y. Uno // La Mer. – 1968. – Vol. 6, N 4. – P. 263–278.

16. Chong, S. S. C. The abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium malayanum* (Roux, 1934) (Decapoda, Palaemonidae) reared in the laboratory / S. S. C. Chong, H. W. Khoo // Crustaceana. – 1987. – Vol. 53, N 1. – P. 29–42. https://doi.org/10.1163/156854087x00592

17. Abbreviated larval development of a freshwater prawn, *Macrobrachium niphanae,* Shokita and Takeda (Decapoda: Palaemonidae)*,* from Thailand / S. Shokita [et al.] // Journal Crustacean Biology. – 1991. – Vol. 11, N 1. – P. 90–102.

18. Bueno, S. L. Abbreviated larval development of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory / S. L. Bueno, S. Rodrigues // Crustaceana. – 1995. – Vol. 68, N 6. – P. 665–685. https://doi.org/10.1163/156854095x01880

References

1. Kurenkov I. I. Towards a biology of Far Eastern freshwater shrimps. *Trudy Amurskoi ikhtiologicheskoi ekspeditsii 1945–1949 gg.* [Proceedings of the Amur ichthyological expedition 1945–1949]. Moscow, 1950, vol. 1, pp. 379–390 (in Russian).

2. Oh C.-W., Lim H.-S., Suh H.-L., Ma C.-W., Park K.-Y. Growth and reproductive biology of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Decapoda: Palaemonidae) in a lake of Korea. *Journal of Crustacean Biology*, 2002, vol. 22, no. 2, pp. 357–366. https://doi.org/10.1651/0278-0372(2002)022[0357:GARBOT]2.0.CO;2

3. Guo Z. L., Wang X. Q., Zhang J. P. On the genus *Exopalaemon* (Decapoda, Caridea, Palaemonidae) in Guangdong province, Southern China. *Crustaceana*, 2005, vol. 78, no. 7, pp. 839–850. https://doi.org/10.1163/156854005774445537

4. Khmeleva N. N., Kulesh V. F., Alekhnovich A. V., Giginyak Yu. G. *Ecology of freshwater shrimps.* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 1997. 254 p. (in Russian).

5. De Grave S., Mann D. J. The first record of *Exopalaemon modestus* (Heller, 1862) (Decapoda, Palaemonidae) in Kazakhstan. *Crustaceana*, 2012, vol. 85, no. 12–13, pp. 1665–1667. https://doi.org/10.1163/15685403-00003144

6. Temreshev I. I., Esenbekova P. A., Kozhabaeva G. E., Isenova G. Zh., Slivinskii G. G. About distribution the freshwater shrimps (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) in water bodies of south Kazakhstan and opportunities of their use as biogeoindicators of the condition of aquatic ecosystems*. Izvestiya Natsional'noi akademii nauk Respubliki Kazakhstan. Seriya biologicheskaya i meditsinskaya* [News of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan. Biological and medical series], 2017, vol. 2, no. 320, pp. 215–223 (in Russian).

7. Emmett R. L., Hinton S. A., Logan D. J., McCabe G. T. (jr.). Introduction of a Siberian Freshwater Shrimp to Western North America. *Biological Invasions*, 2002, vol. 4, no. 4, pp. 447–450. https://doi.org/10.1023/A:1023641915417

8. Zeug S., O'Leary G., Sommer T., Harrell B. Introduced palaemonid shrimp invades the Yolo Bypass floodplain. *IEP Newsletter*, 2002, vol. 15, no. 1, pp. 13–15.

9. Hu T. J., Ye T. Y., Zhang Z. M, Wei X. K., Xu Z. K. Pond rearing on *Exopalaemon modestus. Science Fish Farming*, 2002, no. 2, p. 31.

10. Li X.-Z, Liu R.-Y., Liang X.-Q. The zoogeography of Chinese Palaemonoidea fauna. *Biodiversity Science*, 2003, vol. 11, no. 5, pp. 393–406. https://doi.org/10.17520/biods.2003047

11. Anger K. *The biology of decapod crustacean larvae*. Lisse, The Netherlands: A. A. Balkema Publ. 2001, vol. 4. 419 p.

12. Kulesh V. F. *Cultivation biology of commercial freshwater shrimp and river crayfish species in warm waters*. Moscow, Nowoe znanie Publ., 2012. 328 p. (in Russian).

13. Kulesh V. F. Growth and survival of larvae of the freshwater shrimp *Exopalaemon modestus* (Heller) in the discharge water of a thermal power plant. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Reports of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2009, vol. 53, no. 4, pp. 82–87 (in Russian).

14. Kulesh V. F. Peculiarities of the life cycle of freshwater shrimps with abbreviated larval development. *Hydrobiological Journal*, 2020, vol. 56, no. 4, pp. 43–59. https: //doi.org /10.1615 /hydrobj.v56.i4.40

15. Kwon C. S., Uno Y. The larval development of *Palaemon modestus* (Heller) in the laboratory. *La Mer*, 1968, vol. 6, no. 4, pp. 263–278.

16. Chong S. S. C., Khoo H. W. The abbreviated larval development of the freshwater prawn, *Macrobrachium malayanum* (Roux, 1934) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana*, 1987, vol. 53, no. 1, pp. 29–42. https://doi.org/10.1163/156854087x00592

17. Shokita S., Takeda M., Sittilert S., Polpakdee T. Abbreviated larval development of a freshwater prawn, *Macrobrachium niphanae,* Shokita and Takeda (Decapoda: Palaemonidae)*,* from Thailand. *Journal Crustacean Biology*, 1991, vol. 1, no. 1, pp. 90–102.

18. Bueno S. L, Rodrigues S. Abbreviated larval development of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann,1897) (Decapoda, Palaemonidae), reared in the laboratory. *Crustaceana*, 1995, vol. 68, no. 6, pp. 665–685. https://doi.org/10.1163/156854095x01880

Информация об авторе

Кулеш Виктор Федорович – д-р биол. наук, профессор. Белорусский государственный педагогический университет им. Максима Танка (ул. Советская, 18, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: victor_kulesh@tut.by

Information about the author

Victor F. Kulesh – D. Sc. (Biol.), Professor. Maxim Tank Belarusian State Pedagogical University (27, Sovetskaja Str., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: victor_kulesh@tut.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 579.25
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238

Поступила в редакцию 26.11.2024
Received 26.11.2024

А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович

Институт микробиологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь

ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕНОВ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИХ ФИТОПАТОГЕННЫЕ, ФИТОСТИМУЛИРУЮЩИЕ И АНТИМИКРОБНЫЕ СВОЙСТВА БАКТЕРИИ *PSEUDOMONAS AMYGDALI* PV. *LACHRYMANS* 8 – ВОЗБУДИТЕЛЯ УГЛОВАТОЙ ПЯТНИСТОСТИ ЛИСТЬЕВ ОГУРЦА

Аннотация. В статье приведена информация о генетических детерминантах, продукты которых лежат как в основе патогенеза, так и в основе механизма стимулирования роста и развития растений бактериями *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8. В частности, в пределах генома штамма 8 выявлены гены, предположительно ответственные за проявление фитопатогенных свойств, кодирующие синтез липополисахаридов, компонентов систем секреции, ферментов, разрушающих клеточную стенку растений, жгутикового аппарата и системы хемотаксиса. Также у бактерий штамма 8 присутствуют генетические детерминанты, продукты которых способны положительно воздействовать на растения: гены биосинтеза 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдезаминазы, триптофана и антранилата, рибофлавина (витамина B2), а также гены, продукты которых определяют солюбилизацию неорганических фосфатов. В геноме штамма *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8 обнаружено 12 локусов, ответственных за синтез вторичных метаболитов (нерибосомных пептидов, циановодорода, фурана, арилполиена, N-ацетилглутаминилглутаминамида, гомосеринлактона и пиовердина), которые способны предотвращать воздействие иных фитопатогенных микроорганизмов либо обеспечивать реакцию на стрессовые воздействия.

Ключевые слова: псевдомонады, полногеномное секвенирование, анализ генома, фитопатогенные свойства, стимулирование роста растений, вторичные метаболиты

Для цитирования: Муратова, А. А. Характеристика генов, определяющих фитопатогенные, фитостимулирующие и антимикробные свойства бактерии *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 – возбудителя угловатой пятнистости листьев огурца / А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 224–238. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238

Anna A. Muratova, Artur E. Akhremchuk, Leonid N. Valentovich

Institute of Microbiology National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

CHARACTERISTICS OF GENES DETERMINING THE PHYTOPATHOGENIC, PHYTOSTIMULATING AND ANTIMICROBIAL PROPERTIES OF *PSEUDOMONAS AMYGDALI* PV. *LACHRYMANS* 8: A CAUSATIVE AGENT OF ANGULAR LEAF SPOT OF CUCUMBER

Abstract This article provides information on the genetic determinants, the products of which underlie both pathogenesis and the mechanism of stimulation of plant growth and development by *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 bacteria. In particular, genes presumably responsible for the manifestation of phytopathogenic properties, encoding the synthesis of lipopolysaccharides, components of secretion systems, enzymes destroying the plant cell wall, flagellar apparatus, and chemotaxis system, were identified within the genome of strain 8. Furthermore, bacteria of strain 8 have genetic determinants whose products of which can positively affect plants. These determinants include genes for the biosynthesis of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate deaminase, tryptophan and anthranilate, riboflavin (vitamin B2), as well as genes encoding products that determine the solubilization of inorganic phosphates. In the genome of the strain *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8, 12 loci responsible for the synthesis of secondary metabolites (nonribosomal peptides, hydrogen cyanide, furan, arylpolyene, N-acetylglutaminyl glutaminamide, homoserine lactone and pyoverdine) were identified. These loci have the capacity to impede the effects of other phytopathogenic microorganisms or provide a response to stress effects.

Keywords: pseudomonads, whole genome sequencing, genome analysis, phytopathogenic properties, plant growth promotion, secondary metabolites

For citation: Muratova A. A., Akhremchuk A. E., Valentovich L. N. Characteristics of genes determining the phytopathogenic, phytostimulating and antimicrobial properties of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8: a causative agent of angular leaf spot of cucumber. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 224–238 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-224-238

© Муратова А. А., Охремчук А. Э., Валентович Л. Н., 2025

Введение. Характеристика полифилетического рода *Pseudomonas*, группы фитопатогенных бактерий *P. syringae* и подбородное описание вида *P. amygdali* приведены в нашей предыдущей статье [1]. Особое внимание уделено бактериям патовара *P. amygdali* pv. *lachrymans* (*Pal*), которые вызывают угловатую пятнистость листьев огурца. Изучение фитопатогенных свойств возбудителя данного заболевания, его комплексная характеристика могут позволить отследить распространение патогена, организовать эффективные защитные мероприятия и обеспечить контроль данного заболевания, в том числе и на территории Беларуси.

Для детального изучения биологических свойств бактерий в настоящее время используется полногеномное секвенирование с последующим всесторонним анализом нуклеотидной последовательности и выявлением групп генов, потенциально связанных с процессами патогенеза и взаимодействием бактерий с растениями [2].

Таким образом, целью настоящего исследования являлось изучение особенностей структурно-функциональной организации генома фитопатогенного штамма *P. amygdali* pv. *lachrymans* 8 (*Pal* 8), выделенного на территории Республики Беларусь.

Объекты и методы исследования. Объектом исследования являлись бактерии *Pal* 8 (номер в Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов – БИМ В-695). Геномная последовательность бактерий *Pal* 8 депонирована в базу данных GenBank Национального центра биотехнологической информации (НЦБИ) США под номерами CP075686–CP075690 [1]. Локализация белков предсказана веб-сервером PSORTb v.3.0.3 [3]. Для идентификации, аннотации и анализа кластеров генов биосинтеза вторичных метаболитов использовали веб-сервер antiSMASH v.7.0.1 [4].

Гены, связанные с фитопатогенными или ростостимулирующими свойствами штамма *Pal* 8, были выявлены либо в результате сравнения аминокислотных последовательностей данных генов с последовательностями, депонированными в базе данных non-redundant protein sequences (nr) (GenBank НЦБИ США) с использованием инструмента BLASTP, либо выравниванием уже описанных в статье Ли Лея [5] генов относительно генома изучаемого штамма.

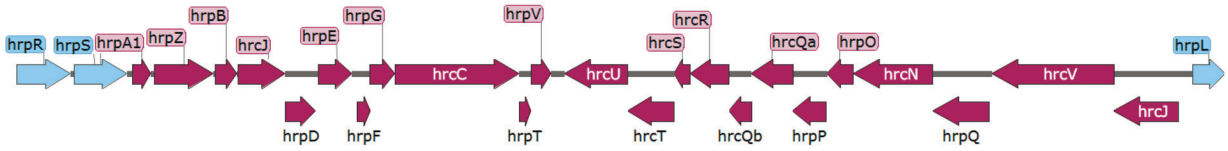
Поиск генов, кодирующих эффекторы системы секреции 3 типа, осуществляли с использованием программы SigmoID [6] путем поиска в геноме *Pal* 8 сайтов связывания HrpL промотора (альтернативного сигма-фактора, активирующего транскрипцию регулона Hrp [7]), часть эффекторных белков была аннотирована программой PGAP v.5.2.

Результаты и их обсуждение. ***Предсказание генетических детерминант, продукты которых определяют взаимодействие бактерий Pal 8 с растениями.***

Системы секреции Pal 8, связанные с фитопатогенными свойствами. Системы секреции необходимы фитопатогенным бактериям для образования поверхностных структур, способствующих адгезии и агрегации бактерий, а также для секреции токсинов, эффекторов и ферментов, разрушающих растительную клеточную стенку. На сегодняшний день выделяют 8 типов систем секреции грамотрицательных бактерий (1–6 типы, Sec и Tat), непосредственно для секреции различных факторов вирулентности у фитопатогенов особое значение имеют системы секреции 2–4 типов [8].

Известно, что патогенность и вирулентность штаммов, принадлежащих к бактериям группы *P. syringae*, зависят в основном от наличия кластера генов *hrp*/*hrc* [7]. Этот кластер генов кодирует компоненты системы секреции третьего типа (ССЗТ), которая доставляет белки-эффекторы в клетки растений-хозяев, где они действуют, подавляя иммунную защиту растений. В геноме бактерий *Pal* 8 обнаружен полный кластер *hrp*/*hrc* генов (рисунок).

ССЗТ используется фитопатогенными бактериями для «введения» в растительные клетки эффекторов 3 типа (Э3Т) для подавления иммунитета, индуцируемого патоген-ассоциированными молекулярными структурами. Однако известно, что некоторые Э3Т являются факторами авирулентности (Avr), т. е. могут распознаваться белками устойчивости растительного организма (R-белки), что приводит к активации эффектор-активированного иммунного ответа (концепция «ген-на-ген»). В настоящее время также существует «модель стража», согласно которой R-белки детектируют не сам Э3Т, а модификации внутриклеточных мишеней, т. е. происходит распознавание внутриклеточной активности эффектора [9]. Поэтому успешное развитие болезни растения обусловлено как отсутствием определенных R-белков растения, так и набором Э3Т



Генетическая карта кластера генов *hrp/hrc* у бактерий *Pal* 8: голубым цветом обозначены гены, кодирующие главные регуляторные белки, фиолетовым – открытые рамки считывания с соответствующими названиями генов (координаты на хромосоме: 2 043 106–2 063 687 п. н.)

Genetic map of the *hrp*/*hrc* gene cluster in *Pal* 8 bacteria: genes encoding major regulatory proteins are shown in blue, open reading frames with corresponding gene names are shown in purple (chromosomal coordinates: 2 043 106–2 063 687 bp)

фитопатогена. Это подтверждается наблюдаемыми существенными различиями в составе Э3Т для разных патоваров одного вида бактерий и даже для разных штаммов одного и того же патовара, что, вероятно, влияет на их способность поражать отдельные сорта растений [5].

В пределах генома штамма *Pal* 8 предсказано 34 гена, предположительно кодирующих Э3Т. Особый интерес представляло выявление общего пула Э3Т бактерий патовара *lachrymans*, а также сравнение Э3Т изучаемого патовара с представителями других патоваров бактерий вида *P. amygdali* (табл. 1).

Таблица 1. **Гены, кодирующие Э3Т у бактерий вида *P. amygdali***

Table 1. **Genes encoding E3T in *P. amygdali***

Предполагаемый эффекторный белок	Генетический локус, кодирующий Э3Т в геномах штаммов						
	Pal 8	*Pal* YM7902	*Pal* M301315	*Pal* NM002	*P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528	*P. amygdali* pv. *loropetali* AAC	*P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244
HopW-1	C4C37_00080 C4C37_00165 C4C37_28240	QO021_27820	PLA107_029190	B5U27_00080	PSYTB_12300 PSYTB_15635 PSYTB_19820	–	–
AvrD1	C4C37_00140 C4C37_28190	QO021_31055	PLA107_035365	–	–	–	BKM19_030520
HopZ4	C4C37_04150	QO021_23355	PLA107_024355	–	–	–	BKM19_005910
HopAI1	C4C37_04585	QO021_04990	PLA107_023870	B5U27_04475	PSYTB_04340	–	–
HopJ	C4C37_05910	QO021_22640	PLA107_022465	B5U27_22370	PSYTB_05600	LT107_22485	BKM19_007800
HopAK1	C4C37_08895	QO021_07365	PLA107_019220	B5U27_06790	PSYTB_21250	LT107_07640	BKM19_022740
Э3Т неустановленного семейства	C4C37_09120	QO021_07680	PLA107_018960	B5U27_07100	PSYTB_06630	LT107_21525	BKM19_008845
HopAA1-1	C4C37_09125	QO021_07685	PLA107_018950	B5U27_07110	PSYTB_06640	LT107_21520	BKM19_008855
AvrE	C4C37_09150	QO021_07710	PLA107_018925	B5U27_07135	PSYTB_06665	LT107_21495	BKM19_008890
HrpK-1	C4C37_09290	QO021_07850	PLA107_018785	B5U27_07275	PSYTB_06815	LT107_21355	BKM19_009030
HopA1	C4C37_09295	QO021_07855	PLA107_018780	B5U27_07280	–	–	BKM19_000325
HopZ2	C4C37_10405	QO021_08970	PLA107_017635	B5U27_08405	–	–	–
HopAH2	C4C37_12850 C4C37_17675	QO021_12255	PLA107_013440	B5U27_12280	PSYTB_16685	LT107_15755	BKM19_018325
HopV1	C4C37_13020	QO021_12430	PLA107_013610	B5U27_12450	PSYTB_15400	LT107_14560	BKM19_017200
HrpK-2	C4C37_15220	QO021_14215	PLA107_015835	B5U27_14235	PSYTB_13030	LT107_12605	BKM19_014905
HopBD1	C4C37_16355	QO021_09260	PLA107_017315	B5U27_08735	–	–	BKM19_030090
HopAB2	C4C37_16660	QO021_15485	PLA107_010845	B5U27_15525	PSYTB_15690	–	–
HopE1	C4C37_19680	QO021_18545	PLA107_007725	B5U27_18245	–	–	–
HopAZ1	C4C37_19875	QO021_18740	PLA107_007525	B5U27_18445	PSYTB_09785	LT107_09385	BKM19_011415
HopW-2	C4C37_23240	QO021_03685	PLA107_003985	B5U27_24130	PSYTB_23885	LT107_05210	BKM19_025175

Окончание табл. 1

Предполагаемый эффекторный белок	Генетический локус, кодирующий Э3Т в геномах штаммов						
	Pal 8	*Pal* YM7902	*Pal* M301315	*Pal* NM002	*P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528	*P. amygdali* pv. *loropetali* AAC	*P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244
HopI1	C4C37_23595	QO021_03450	PLA107_003700	B5U27_24340	PSYTB_24110	LT107_05005	BKM19_025385
HopAJ2	C4C37_23750	QO021_03290	PLA107_003540	B5U27_24500	PSYTB_24270	LT107_04845	BKM19_025560
HopAS1	C4C37_25390	QO021_00685	PLA107_001805	B5U27_26180	PSYTB_26010	LT107_01630	BKM19_027290
AvrPto	C4C37_25930	QO021_01225	PLA107_001180	B5U27_26755	PSYTB_27265	–	–
AvrPphB	C4C37_26560	QO021_26615	PLA107_027955	B5U27_27415	PSYTB_27285	–	BKM19_016855
HopF2	C4C37_27715	QO021_30935	–	–	–	–	–
XopAF/ AvrXv3	C4C37_28130 C4C37_28725	QO021_31520	PLA107_035295 PLA107_035615	–	–	–	BKM19_030435
XopAH/ AvrB	C4C37_28480	QO021_31510	–	–	–	–	–
AvrPto1	C4C37_28520	QO021_31485	PLA107_035575	–	–	–	–
HopR1	–	–	–	–	PSYTB_00625	–	BKM19_002410
AvrPphE	–	–	–	–	PSYTB_06820	–	–
HopO1-1	–	–	–	–	PSYTB_08025	–	–
HopT1-1	–	–	–	–	PSYTB_08030	–	–
XopAD	–	–	–	–	–	LT107_02925	–
HopG1	–	–	–	–	–	LT107_08040	–
HopAU1	–	–	–	–	–	LT107_18410	BKM19_020855
AvrPphF-1	–	–	–	–	–	LT107_18485	BKM19_020930
HopA1	–	–	–	–	–	LT107_21335	BKM19_009040
AvrPphF-2	–	–	–	–	–	–	BKM19_001920
AvrPphD	–	–	–	–	–	–	BKM19_002430
HopQ1	–	–	–	–	–	–	BKM19_002435
HopAF1	–	–	–	–	–	–	BKM19_022600

П р и м е ч а н и е. ▢ – дефектный ген, «–» – ген отсутствует.

Как видно из данных, представленных в табл. 1, Э3Т HopZ2 и HopE1 имеются только у представителей патовара *lachrymans* (штаммы 8, YM7902, M301315 и NM002), Э3Т HopW-1, HopAI1, HopJ, HopAK1, Э3Т неустановленного семейства, HopAA1-1, AvrE, HrpK-1, HopA1, HopZ2, HopAH2, HopV1, HrpK-2, HopBD1, HopAB2, HopE1, HopAZ1, HopW-2, HopI1, HopAJ2, HopAS1, AvrPto, AvrPphB являются общими и для патовара *lachrymans*, и для некоторых других патоваров, представленных в табл. 1, а Э3Т HopJ, HopAK1, Э3Т неустановленного семейства, HopAA1-1, AvrE, HrpK-1, HopAH2, HopV1, HrpK-2, HopAZ1, HopW-2, HopI1, HopAJ2, HopAS1 – общие для всех исследованных штаммов. Некоторые гены, кодирующие Э3Т, являются дефектными, поэтому, вероятнее всего, в клетках отсутствуют соответствующие функциональные эффекторные белки. Таким образом, предположительно, именно данная комбинация Э3Т, характерная для патовара *lachrymans*, способствует успешному заражению, подавлению растительного иммунитета и развитию болезни у растений огурца. Для бактерий других патоваров также характерно наличие уникальных Э3Т, гены которых отсутствуют в геномах бактерий патовара *lachrymans*: для штамма *P. amygdali* pv. *tabaci* ATCC 11528 (вызывает бактериальную рябуху табака) показано наличие генов синтеза Э3Т AvrPphE, HopO1-1 и HopT1-1, для штамма *P. amygdali* pv. *loropetali* AAC (вызывает образование стеблевых галлов у растений *Loropetalum chinense*) – XopAD и HopG1, для штамма *P. amygdali* pv. *morsprunorum* R15244 (вызывает бактериальный рак черешни) – AvrPphF-2, AvrPphD, HopQ1 и HopAF1.

Для многих Э3Т, представленных в табл. 1, механизм действия окончательно не определен, однако для некоторых эффекторов функция установлена. Из литературных данных известно, что эффектор HopA1 (номер белка WP_003365117.1) способен не только вызывать реакцию гипер-

чувствительности, но и влиять на диапазон хозяев и вирулентные свойства штамма-продуцента [10]. Эффекторный белок HopI1 (номер WP_002555293.1), попадая в растение-хозяина, преимущественно локализуется в хлоропластах – месте синтеза салициловой кислоты. HopI1 вызывает ремоделирование структуры тилакоидов хлоропластов и подавляет накопление салициловой кислоты. Также показано, что белок теплового шока растений Hsp70 является основной мишенью HopI1. Данный эффектор напрямую связывается с Hsp70 через свой С-концевой J-домен и стимулирует гидролиз АТФ Hsp70 *in vitro* [11].

Помимо генов, кодирующих Э3Т, в пределах генома штамма 8 идентифицировано 5 генов, кодирующих шапероны СС3Т семейства CesT (номера локусов C4C37_09135, C4C37_09145, C4C37_09300, C4C37_13025, C4C37_27710).

Система секреции второго типа (СС2Т) является переносчиком внеклеточных белков из периплазмы во внешнюю среду. Для этого белки, содержащие сигнальные последовательности, на первом этапе секреции должны быть доставлены в периплазму системами Sec или Tat, после чего данные белки в периплазме подвергаются фолдингу. У фитопатогенных бактерий СС2Т отвечает в основном за перенос внеклеточных ферментов, разрушающих клеточную стенку растений [12]. В пределах генома штамма *Pal* 8 обнаружены генетические детерминанты, относящиеся к СС2Т, они сгруппированы в опероны *gspEFGHIJKLMND* размером 10 089 п. н. и *gspFEDMLKGICHJ* размером 10 292 п. н. и имеют координаты на хромосоме 2 793 913–2 804 001 и 3 753 650–3 763 941 п. н. соответственно. Благодаря данной системе у бактерий *Pal* 8, предположительно, происходит секреция ферментов, представленных в табл. 2.

Система секреции четвертого типа (СС4Т) имеет сходство с белковым аппаратом конъюгации и способна осуществлять секрецию как белков, так и ДНК, а также комплексов ДНК-белок. Функциональное назначение данной системы, которую также называют VirB/D, достаточно подробно охарактеризовано для представителей рода *Agrobacterium* [13]. В обзорной статье [14] сообщается, что СС4Т участвует в горизонтальном переносе генов устойчивости к антибиотикам и генов катаболических путей, усиливающих патогенность и общую бактериальную приспособленность бактерий *Haemophilus* и *Pseudomonas*. У изучаемых бактерий в пределах плазмиды pAL8-02 локализован полный кластер генов *vir* размером 16 366 п. н. (координаты на плазмиде pAL8-02: 44 243–60 608 п. н.). Данный кластер имеет идентичность в 99,99 и 99,91 % с аналогичными кластерами, локализованными в пределах плазмид pPla107-1 (*Pal* M301315) и pPlaYM7902C (*Pal* YM7902) соответственно. Однако, ген *virB3* (номер локуса C4C37_28315) имеет неполную нуклеотидную последовательность, поэтому вероятнее всего данный кластер является неактивным.

Таким образом, показано, что бактерии *Pal* 8 обладают «стандартным» для фитопатогенов набором систем секреции, которые позволяют им успешно колонизировать и инфицировать растения.

Ферменты бактерий Pal 8, разрушающие компоненты клеточных стенок растений. Наличие у растительных клеток клеточной стенки предопределяет присутствие у фитопатогенных бактерий большого арсенала различных ферментов для успешного преодоления данного барьера и получения необходимых питательных субстратов. Следовательно, ферменты, разрушающие клеточную стенку растений, являются важными факторами, обеспечивающими фитопатогенные свойства бактерий. Всего в геноме бактерий штамма *Pal* 8 обнаружен 21 ген, предположительно участвующий в разрушении клеточной стенки растений и кодирующий пектатлиазы, гликозилгидролазы, целлюлазы, протеазы и др. (см. табл. 2).

Гены синтеза ферментов, описанные в табл. 2, являются преимущественно высококонсервативными и представлены в геномах штаммов *Pal* YM7902, *Pal* M301315 и *Pal* NM002. Однако хотелось бы отметить, что ген с номером локуса C4C37_05440, кодирующий белок, содержащий домен семейства гликозид-гидролаз 99, отсутствует в геноме штамма *Pal* NM002, а ген с номером локуса C4C37_27875, имеющий плазмидную локализацию и кодирующий гликозид-гидролазу семейства 68, имеется только в составе плазмиды pPlaYM7902B штамма *Pal* YM7902 (идентичность 94,14 %), а у штаммов *Pal* M301315 и *Pal* NM002 не выявлен.

Таблица 2. **Характеристика генов синтеза ферментов, разрушающих растительную клеточную стенку, бактерий *Pal* 8**

Table 2. **Characteristics of genes for the synthesis of enzymes that destroy plant cell walls in *Pal* 8 bacteria**

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
Гены, имеющие хромосомную локализацию		
C4C37_05005 (*pelL*)	1248	Пектатлиаза PelL
C4C37_17180 (*pelD*)	1140	Пектатлиаза PelD
C4C37_21730	1257	Пектинлиаза
C4C37_10595	1599	Гликозидгидролаза семейства 28
C4C37_05440	4146	Белок, содержащий домен семейства гликозид-гидролаз 99
C4C37_17040	879	Гликозидгидролаза
C4C37_05180 (*bcsZ*)	1212	Целлюлаза BcsZ
C4C37_05185 (*bcsC*)	3897	Белок биосинтеза целлюлозы BcsC
C4C37_04580	834	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_11885	1314	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_24940	1173	Гликозилгидролаза семейства целлюлаз
C4C37_12705 (*bglX*)	2742	β-глюкозидаза BglX
C4C37_27385 (*hflC*)	1038	Регулятор активности протеазы HflC
C4C37_03105 (*hflK*)	1194	Регулятор активности протеазы HflK
C4C37_03000	534	Протеаза семейства TIGR02281
C4C37_10605	1434	Металлопротеаза семейства M48
C4C37_01875	444	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_18600	543	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_25505	504	АТФ-зависимая цинк-протеаза
C4C37_20125	2691	Гликозидгидролаза семейства 3
Ген, локализованный на плазмиде pPAL8-01		
C4C37_27875 (–)	1296	Гликозидгидролаза семейства 68

Примечание. □ – внеклеточный белок, □ – локализация белка неизвестна, □ – белок может иметь несколько мест локализации.

Определено, что в пределах генома штамма *Pal* 8 локализован ген (номер локуса C4C37_20760), определяющий продукцию белка нуклеации льда. Данные белки характерны для ряда фитопатогенных бактерий родов *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Erwinia*. Функция этих белков заключается в запуске процессов образования кристаллов льда при более высоких температурах, что способствует разрушению покровов растений и, соответственно, повышению доступности питательных веществ для бактерий [15].

Лей Ли с коллегами в 2019 г. установили, что в геноме штамма *Pal* NM002 отсутствуют гены синтеза коронатина, сирингомицина, сиринголина, сирингопептина и фазеолотоксина – токсинов, играющих важную роль в вирулентности штаммов бактерий группы *P. syringae*. Однако им удалось обнаружить у исследуемого штамма кластер генов (*mgoBCAD*), продукты которого участвуют в синтезе манготоксина. Но для полноценного синтеза этого токсина требуется наличие еще и *mbo*-оперона. Поскольку у штамма *Pal* NM002 *mbo*-гены отсутствуют, можно сделать вывод о его неспособности продуцировать полноценный манготоксин [5]. У штамма *Pal* 8 также были обнаружены гены, схожие с генами *mgo*-кластера (номера локусов C4C37_26975–C4C37_26990), а генов *mbo*-кластера или генов синтеза иных известных фитотоксинов выявлено не было.

Биосинтез липополисахаридов у бактерий Pal 8. Компоненты внеклеточного матрикса и клеточной оболочки, такие как липополисахариды (ЛПС) и экзополисахариды, взаимодействуют непосредственно с поверхностью растения-хозяина и, следовательно, жизненно важны для установления взаимодействия во время эпифитной фазы. Исследования показали, что продукция

ЛПС необходима для эффективной колонизации растения-хозяина и проявления вирулентности патогенных *Pseudomonas* spp. Широко изученный модельный фитопатоген *P. syringae* pv. *tomato* DC3000 содержит несколько кластеров генов ЛПС, которые потенциально могут способствовать формированию матрикса биопленки [16]. В переделах генома штамма *Pal* 8 было определено 34 гена, связанных с синтезом ЛПС (табл. 3).

Таблица 3. **Характеристика генов биосинтеза ЛПС бактерий *Pal* 8**

Table 3. **Characteristics of LPS biosynthesis genes of *Pal* 8 bacteria**

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
C4C37_22525 (*lptA*)	549	ЛПС-экспортирующий периплазматический белок LptA
C4C37_22530 (*lptB*)	726	ЛПС-экспортирующий АВС-транспортерный АТФ-связывающий белок LptB
C4C37_22520 (*lptC*)	573	ЛПС-экспортирующий АВС-транспортерный периплазматический белок LptC
C4C37_25040 (*lptD*)	2781	Белок сборки ЛПС LptD
C4C37_23735 (*lptE*)	606	Белок сборки ЛПС LptE
C4C37_06335 (*lptF*)	1128	ЛПС-экспортирующая АВС-транспортерная пермеаза LptF
C4C37_06340 (*lptG*)	1062	ЛПС-экспортирующая АВС-транспортерная пермеаза LptG
C4C37_10015 (*lpxA*)	777	УДФ-N-ацетилглюкозаминацилтрансфераза
C4C37_10020 (*lpxB*)	1143	Липид-А-дисахаридсинтаза
C4C37_22285 (*lpxC*)	912	УДФ-3-О-ацил-N-ацетилглюкозаминдеацетилаза
C4C37_10005 (*lpxD*)	1056	УДФ-3-О-(3-гидроксимиристоил)глюкозамин-N-ацилтрансфераза
C4C37_20370 (*lpxH*)	747	УДФ-2,3-диацилглюкозаминдифосфатаза
C4C37_00215 (*lpxL*)	888	Лизофосфолипидацилтрансфераза
C4C37_20620 (*lpxK*)	996	Тетраацилдисахарид-4′-киназа
C4C37_02830 (*waaF*)	1035	Липополисахаридгептозилтрансфераза II
C4C37_02835 (*waaC*)	1065	Липополисахаридгептозилтрансфераза I
C4C37_02840 (*waaG*)	1122	Белок гликозилтрансферазы семейства 4
C4C37_02845 (*rfaP*)	807	Гептозокиназа липополисахаридного ядра RfaP
C4C37_02850	735	Липополисахаридкиназа
C4C37_02855	780	Липополисахаридкиназа
C4C37_02940 (*waaA*)	1281	Трансфераза 3-дезокси-D-манно-октулозоновой кислоты
C4C37_14640	849	Белок биосинтеза липополисахаридов
C4C37_03285	777	АВС-транспортер пермеаза
C4C37_03330 (*wavE*)	1044	Белок синтеза липополисахаридов WavE
C4C37_24370	885	Белок биосинтеза липополисахаридов
C4C37_17910	927	Гликозилтрансфераза
C4C37_11895	1992	Транспортный белок экзополисахаридов
C4C37_10050 (*kdsA*)	846	3-дезокси-8-фосфооктулонатсинтаза
C4C37_20610 (*kdsB*)	765	3-дезоксиманнооктулозонатцитидилилтрансфераза
C4C37_22515	540	Гидролаза семейства HAD
C4C37_22510	975	Сахарофосфатизомераза семейства KpsF/GutQ
C4C37_22385	594	Фосфогептозоизомераза
C4C37_00195 (*gmhB*)	555	D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-1,7-бисфосфат-7-фосфатаза
C4C37_02915 (*hldE*)	1425	Бифункциональная D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-7-фосфаткиназа/ D-глицеро-бета-D-манно-гептозо-1-фосфатаденилилтрансфераза HldE

Согласно литературным данным гены *lpxABCDHKL* и *waaA* участвуют в пути биосинтеза ЛПС липида А у бактерий *Escherichia coli*, а гены *lptABCDEFG* – в транспорте данного липида на поверхность клетки [17]. Гены *lptABCDEFG*, *lpxACDHBKL* и *waaA* штамма *Pal* 8 имеют высокую степень сходства с аналогичными генами штаммов *Pal* YM7902, *Pal* M301315 и *Pal* NM002 (идентичность ≥99,95 %). Взаимосвязь между ЛПС изучаемых бактерий и процессом патогенеза все еще требует подтверждения.

Подвижность и способность к хемотаксису у бактерий Pal 8. Жгутики участвуют не только в бактериальном передвижении, но и в хемотаксисе, образовании биопленок, а также адгезии. Известно, что наличие жгутиков играет важную роль в инвазии листьев фасоли фитопатогеном *P. syringae* pv. *phaseolicola* [18]. В исследовании Н. Б. Хунга с соавт. показано, что гены жгутикообразования *fliJ* и *fliI* бактерий *P. cichorii* необходимы для проявления вирулентных свойств штамма при инфицировании растения [19]. В пределах генома штамма 8 были обнаружены генетические детерминанты, обеспечивающие синтез жгутикового аппарата (в скобках приведен номер локуса): *fla* (C4C37_11065), *fle* (C4C37_11085–C4C37_11095, C4C37_11200), *flg* (C4C37_10935–C4C37_10945, C4C37_10980–C4C37_11040), *flh* (C4C37_11185, C4C37_11190, C4C37_11195, C4C37_11435), *fli* (C4C37_11205, C4C37_11060, C4C37_11070–C4C37_11080, C4C37_11100–C4C37_11125, C4C37_11145–C4C37_11180, C4C37_11440, C4C37_00945), *mot* (C4C37_03040, C4C37_03045, C4C37_11230, C4C37_11235, C4C37_20975), а также определяющие хемотаксис: *che* (C4C37_04615, C4C37_04590–C4C37_04605, C4C37_09755–C4C37_09765, C4C37_11245, C4C37_11250, C4C37_10950, C4C37_10955, C4C37_14900, C4C37_11210–C4C37_11220, C4C37_06620), и гены с номерами локусов C4C37_00500, C4C37_04610, C4C37_09750, C4C37_09770–C4C37_09780, C4C37_11380, C4C37_16140, C4C37_22930. Данные гены являются консервативными и встречаются в геномах других бактерий патовара *Pal*. Хотя в некоторых исследованиях [20, 21] выявлена связь наличия генов хемотаксиса с фитопатогенными свойствами псевдомонад, взаимосвязь хемотаксиса с процессами патогенеза у бактерий *Pal* все еще нуждаются в выяснении.

Характеристика генов, связанных с фитостимулирующими и антимикробными свойствами бактерий Pal 8. Косвенное стимулирование роста растений опосредовано антибиотиками или сидерофорами, продуцируемыми бактериями; при этом уменьшается или предотвращается вредное воздействие патогенных для растений микроорганизмов. К факторам прямого стимулирования роста растений относится синтез бактериями различных фитогормонов, солюбилизация почвенных соединений фосфора, фиксация атмосферного азота, продукция ключевого фермента системы этиленсвязимой регуляции роста растений – 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-дезаминазы и др. [22]. В пределах генома *Pal* 8 были обнаружены генетические детерминанты, продукты которых можно рассматривать в ключе позитивного воздействия на растения (табл. 4).

Т а б л и ц а 4. **Характеристика генов, связанных с фитостимулирующей активностью бактерии *Pal* 8**

T a b l e 4. **Characteristics of genes associated with phytostimulating activity of the *Pal* 8 bacteria**

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
Гены, отвечающие за стимуляцию роста растений		
C4C37_19985 (*acdS*)	1017	1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-дезаминаза
C4C37_00315 (*trpA*)	813	Альфа-субъединица триптофансинтазы
C4C37_00320 (*trpB*)	1230	Бета-субъединица триптофансинтазы
C4C37_24825 (*trpC*)	837	Индол-3-глицеролфосфатсинтаза TrpC
C4C37_24830 (*trpD*)	1050	Антранилатфосфорибозилтрансфераза
C4C37_24835 (*trpG*)	600	Антранилатсинтаза компонент II
C4C37_24275 (*ribA*)	618	ГТФ-циклогидролаза II
C4C37_24295 (*ribB*)	1092	Бифункциональная 3,4-дигидрокси-2-бутанон-4-фосфатсинтаза/GTP-циклогидролаза II
C4C37_24290 (*ribE*)	477	6,7-диметил-8-рибитиллумазинсинтаза
C4C37_24305 (*ribD*)	1101	5-амино-6-(5-фосфорибозиламино)урацилредуктаза RibD
C4C37_24300	663	Рибофлавинсинтаза
Гены, определяющие солюбилизацию фосфатов		
C4C37_17450	1929	Фитаза
C4C37_25240 (*pqqF*)	2310	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqF
C4C37_25245 (*pqqA*)	75	Пептид-предшественник пирролохинолинхинона PqqA
C4C37_25250 (*pqqB*)	912	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqB
C4C37_25255 (*pqqC*)	756	Пирролохинолинхинонсинтаза PqqC

Окончание табл. 4

Номер локуса (ген)	Размер, п. н.	Продукт
C4C37_25260 (*pqqD*)	285	Шаперон биосинтеза пирролохинолинхинона PqqD
C4C37_25265 (*pqqE*)	1170	Белок биосинтеза пирролохинолинхинона PqqE
C4C37_24980	819	Фосфогликолатфосфатаза
C4C37_07525 (*mupP*)	672	N-ацетилмурамовая кислота 6-фосфатфосфатаза MupP
C4C37_07530 (*ubiG*)	699	Бифункциональная 2-полипренил-6-гидроксифенолметилаза/3-деметилубихинол-3-О-метилтрансфераза UbiG

Как видно из данных, представленных в табл. 4, в геноме штамма *Pal* 8 присутствует ген *acdS*, кодирующий фермент 1-аминоциклопропан-1-карбоксилат-деаминазу. Под действием данного фермента происходит расщепление предшественника этилена 1-аминоциклопропан-1-карбоксилата до аммиака и α-кетобутирата, что способствует снижению концентрации этилена – гормона старения растений [23]. Гены биосинтеза триптофана и антранилата (*trpAB*, *trpCDG*) были идентифицированы в геноме штамма *Pal* 8. Триптофан является основным предшественником в путях биосинтеза индолилуксусной кислоты (ИУК) у бактерий. Способность синтезировать ИУК является одним из основных свойств ризосферных бактерий, способствующих росту растений [24]. Также была определена локализация генов биосинтеза рибофлавина (*ribABED,* C4C37_24300) – витамина B2. В литературе показано, что рибофлавин способствует росту растений за счет увеличения синтеза фотосинтетических пигментов, ускорения процессов ассимиляции углерода и повышения устойчивости растений к осмотическому стрессу. Также продемонстрировано, что рибофлавин может повышать устойчивость растений к действию фитопатогенов [25].

Способность микроорганизмов переводить соединения фосфора в доступную для растений форму считается одним из важнейших факторов в процессе питания последних. В пределах хромосомы изучаемого штамма выявлен кластер *pqqFABCDE,* гены которого отвечают за синтез пирролохинолинхинона [26]. Данное соединение способствует переводу соединений фосфора в доступную для растений форму. Установлена локализация ряда генов (C4C37_17450, C4C37_24980, *mupP*, *ubiG*) бактерий *Pal* 8, также участвующих в процессах солюбилизации неорганических фосфатов.

Как было сказано выше, помимо прямого стимулирования роста растений, бактерии могут оказывать также косвенное влияние, которое опосредовано антимикробным воздействием за счет синтеза ряда вторичных метаболитов. Данные вторичные метаболиты уменьшают или предотвращают вредное воздействие иных патогенных для растений микроорганизмов, а также влияют на способность бактерий-продуцентов реагировать на стрессовые воздействия. В результате поиска кластеров биосинтетических генов, вовлеченных в синтез вторичных метаболитов, было установлено, что в геноме штамма *Pal* 8 присутствует 12 таких областей, характеристика которых представлена в табл. 5.

Т а б л и ц а 5. **Локусы, определяющие синтез вторичных метаболитов у бактерий *Pal* 8**

T a b l e 5. **Loci determining the synthesis of secondary metabolites in *Pal* 8 bacteria**

Номер области	Номер локуса	Размер, п. н.	Функция белка или продукт	Штаммы патовара *Pal* со схожими генами (код доступа)	Идентичность, %
Области, имеющие хромосомную локализацию					
1	C4C37_00085–C4C37_00170	20 653	Биосинтез фурана	Уникальная область	–
2	C4C37_00855– C4C37_00895	10 371	Циановодород	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,99
3	C4C37_02275–C4C37_02455	39 710	Биосинтез арилполиена	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
4	C4C37_07050–C4C37_07110	14 119	Биосинтез N-ацетилглутаминил-глутаминамида (НАГГН)	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
5	C4C37_14110–C4C37_14335	48 598	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,99 100,00

Окончание табл. 5

Номер области	Номер локуса	Размер, п. н.	Функция белка или продукт	Штаммы патовара *Pal* со схожими генами (код доступа)	Идентичность, %
6	C4C37_15680–C4C37_15735	11 585	Циановодород	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 100,00
7	C4C37_19100–C4C37_19390	100 821	Пиовердин	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,97
8	C4C37_19930–C4C37_20125	62 212	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,99 99,99
9	C4C37_20655–C4C37_20745	19 530	Биосинтез гомосеринлактона	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	99,98 99,98
10	C4C37_25130–C4C37_25300	41 258	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) NM002 (CP020351.1)	100,00 99,99
11	C4C37_26895–C4C37_27085	42 518	Кластер нерибосомной пептидсинтазы	M301315 (CP031225.1) YM7902 (CP127045.1)	99,99 99,99
Область, локализованная на плазмиде pPAL8-02					
12	C4C37_28140–C4C37_27085	20 734	Биосинтез фурана	Уникальная область	–

Область № 1, предположительно определяющая биосинтез фурана, не показала сходства с известными кластерами вторичных метаболитов бактерий согласно базе данных antiSMASH. По данным литературы, производные фурана являются ингибиторами роста микроорганизмов, однако показано, что некоторые бактерии могут использовать эти соединения в качестве источника углерода и энергии [27]. В пределах данной области открытая рамка считывания (ОРС) основного биосинтетического гена нарушена в результате встраивания IS-элемента, поэтому, вероятнее всего, данный кластер является неактивным и неспособным синтезировать конечный метаболит.

Области № 2 и 6 представлены генами, которые, предположительно, определяют синтез циановодорода – соединения, подавляющего рост нематод родов *Meloidogyne* и *Caenorhabditis*, паразитирующих на растениях томата, огурца, перца, картофеля и т. д. [28]. Также продемонстрирована способность циановодорода ингибировать рост грибных фитопатогенов *Thielaviopsis basicola*, *Fusarium oxysporum* f. sp. *radices-lycopersici* и *Pythium ultimum*, которые вызывают корневые гнили табака, томата и огурца соответственно [29].

Область № 3 имеет 40 % сходства с арилполиеновым кластером бактерий *Aliivibrio fischeri* ES114 [30]. Данный кластер определяет синтез бактериальных пигментов, которые отвечают за защиту бактерии от активных форм кислорода (подобно каротиноидам).

В пределах области № 4 расположен кластер генов, который отвечает за биосинтез осмолита НАГГН. Осмопротекция является фундаментальным механизмом, позволяющим справиться с высоким уровнем содержания солей в среде обитания. Исследователями было показано, что НАГГН является доминирующим соединением, продуцируемым *Pseudomonas* spp. при воздействии осмотического стресса [31].

Область № 5 содержит кластер генов нерибосомной пептидсинтазы и имеет 44 % сходства с локусом синтеза аниказина у бактерий *P. fluorescens* HKI0770. Показано, что циклический липопептид аниказин обладает двойной функциональностью, обеспечивая роевую подвижность и действуя как антипротозойное соединение в отношении амеб *Polysphondylium violaceum*, и таким образом защищает штамм-продуцент от поедания простейшими [32]. ОРС основного биосинтетического гена данной области имеет внутренние стоп-кодоны, за счет чего кластер, предположительно, является неактивным.

Гены, входящие в состав области № 7, кодируют синтез сидерофора пиовердина. Известно, что опосредованная сидерофорами конкуренция за связывание железа, содержащегося в почве, играет фундаментальную роль в антагонизме флуоресцентных псевдомонад против почвенных микроорганизмов [33].

В пределах области № 8 локализован кластер нерибосомной пептидсинтазы, гены которого на 33 % схожи с генами синтеза хитинимида. Данное соединение описано для штамма *Chitinimonas koreensis* DSM 17726 и относится к классу детоксиноподобных соединений. Показано, что хитинимид способствует повышению урожайности сельскохозяйственных культур и обладает

антагонистическим действием в отношении *Streptomyces* sp. [34]. В пределах ОРС основного биосинтетического гена данной области обнаружены внутренние стоп-кодоны, поэтому, вероятнее всего, данный кластер не способен синтезировать полноценный метаболит.

Область № 9 определяет синтез гомосеринлактона. Это соединение используется бактериями для регуляции экспрессии генов вирулентности в процессе, известном как чувство кворума [35].

Области № 10 и 11 содержат кластеры генов нерибосомных пептидсинтаз. Гены, входящие в состав области № 10, показали сходство с генами синтеза соединения, подобного ланкацидину С. Согласно литературным данным ланкацидин С обладает противоопухолевой и антибактериальной активностью [36]. В свою очередь, гены, составляющие область № 11, имеют сходство с генами биосинтеза фрагина бактерий *Burkholderia cenocepacia* H111. Предположительно, продукт данного гена является металлофором и обеспечивает хелатирование металлов, что составляет основу его антифунгальной активности [37].

Область № 12 локализована в пределах плазмиды pPAL8-02, по данным ресурса antiSMASH, содержит гены синтеза фурана. Характеристика этого вторичного метаболита приведена в описании к области № 1.

Заключение. В результате проведенной работы установлена локализация генов, продукты которых определяют фитопатогенные свойства бактерий *Pal* 8. В частности, показано наличие 26 генетических детерминант, входящих в кластер *hrp*/*hrc* и кодирующих компоненты CC3T, а также 34 гена эффекторов данной системы, из которых 14 эффекторов являются общим для представителей патоваров вида *P. amygdali*), а 2 (HopZ2 и HopE1) – уникальны для патовара *lachrymans*.

Обнаружен 21 ген, кодирующий пектатлиазы, гликозидгидролазы, целлюлазы и протеазы, которые могут участвовать в разрушении клеточной стенки растений. Выявлено 77 генов биосинтеза жгутиков и генов хемотаксиса бактерий штамма *Pal* 8. Определено 34 гена, связанных с синтезом липополисахаридов.

Также в пределах нуклеотидной последовательности генома бактерий *Pal* 8 присутствуют гены, связанные с положительными воздействиями на растения: ген синтеза 1-аминоциклопропан-1-карбоксилатдезаминазы – ключевого фермента системы этиленсвязимой регуляции роста растений; 5 генов биосинтеза триптофана и антранилата – предшественников в путях биосинтеза индолилуксусной кислоты; 5 генов биосинтеза рибофлавина (витамина B2), влияющего на ускорение роста растений и повышающего устойчивость растений к осмотическому стрессу; 10 генов, определяющих процессы солюбилизации неорганических фосфатов и тем самым способствующих минеральному питанию растений. В геноме штамма *Pal* 8 присутствуют 12 областей синтеза вторичных метаболитов (4 кластера нерибосомных пептидсинтаз, 2 кластера синтеза фурана, 2 кластера синтеза циановодорода, кластеры синтеза арилполиена, N-ацетилглутаминилглутаминамида, гомосеринлактона и пиовердина), обеспечивающих антимикробные свойства и ответ на стрессовые условия.

Таким образом, нами были определены вероятные генетические детерминанты, продукты которых лежат как в основе патогенеза, так и в основе механизма стимулирования роста и развития растений бактериями *Pal* 8. Полученные данные демонстрируют тот факт, что грань, определяющая бактерии как полезные или патогенные, достаточно тонкая и переключение конкретного штамма с одного пути взаимодействия с растением на другой, вероятнее всего, зависит от среды обитания, плотности бактериальной культуры, воздействия различных стрессов и других, возможно, еще не установленных факторов [38]. Учитывая наличие генов, продукты которых связаны и с положительными, и с отрицательными воздействиями штамма 8 на растения, а также имеющиеся геномные перестройки, свидетельствующие об активных эволюционных событиях, можно высказать предположение, что данный штамм претерпевает переход от сапрофитного образа жизни к паразитическому либо наоборот.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Исследования выполнены при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (договор № Б23М-076).

Acknowledgements. The research was carried out with the financial support of the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (contract No. B23M-076).

Список использованных источников

1. Муратова, А. А. Особенности структурно-функциональной организации генома бактерии *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8 – возбудителя угловатой пятнистости листьев огурца / А. А. Муратова, А. Э. Охремчук, Л. Н. Валентович // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 2. – С. 135–145. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-135-145

2. Genome-based evolutionary history of *Pseudomonas* spp / C. Hesse, F. Schulz, C. T. Bull [et al.] // Environmental Microbiology. – 2018. – Vol. 20, N 6. – P. 2142–2159. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14130

3. PSORTb 3.0: improved protein subcellular localization prediction with refined localization subcategories and predictive capabilities for all prokaryotes / N. Y. Yu, J. R. Wagner, M. R. Laird [et al.] // Bioinformatics. – 2010. – Vol. 26, N 13. – P. 1608–1615. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq249

4. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation / K. Blin, S. Shaw, H. E. Augustijn [et al.] // Nucleic Acids Research. – 2023. – Vol. 51, N W1. – P. W46–W50. https://doi.org/10.1093/nar/gkad344

5. Comparative genomic analysis of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* NM002: Insights into its potential virulence genes and putative invasion determinants / L. Li, L. Yuan, Y. Shi [et al.] // Genomics. – 2019. – Vol. 111, N 6. – P. 1493–1503. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.10.004

6. Nikolaichik, Y. SigmoID: a user-friendly tool for improving bacterial genome annotation through analysis of transcription control signals / Y. Nikolaichik, A. U. Damienikan // PeerJ. – 2016. – Vol. 4. – Art. e2056. https://doi.org/10.7717/peerj.2056

7. Global Analysis of the HrpL Regulon in the Plant Pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 Reveals New Regulon Members with Diverse Functions / H. N. Lam, S. Chakravarthy, H.-L. Wei [et al.] // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, N 8. – P. e106115. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106115

8. Chang, J. H. The ABCs and 123s of bacterial secretion systems in plant pathogenesis / J. H. Chang, D. Desveaux, A. L. Creason // Annual Review of Phytopathology. – 2014. – Vol. 52. – P. 317–345. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-011014-015624

9. van der Hoorn, R. A. L. From Guard to Decoy: A New Model for Perception of Plant Pathogen Effectors / R. A. L. van der Hoorn, S. Kamoun // The Plant Cell. – 2008. – Vol. 20, N 8. – P. 2009–2017. https://doi.org/10.1105/tpc.108.060194

10. Hung, N. B. An effector gene *hopA1* influences on virulence, host specificity, and lifestyles of *Pseudomonas cichorii* JBC1 / N. B. Hung, G. Ramkumar, Y. H. Lee // Res Microbiol. – 2014. – Vol. 165, N 8. – P. 620–629. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2014.08.001

11. Jelenska, J. *Pseudomonas syringae* hijacks plant stress chaperone machinery for virulence / J. Jelenska, J. A. van Hal, J. T. Greenberg // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2010. – Vol. 107, N 29. – P. 13177–13182. https://doi.org/10.1073/pnas.0910943107

12. Jha, G. Bacterial type two secretion system secreted proteins: double-edged swords for plant pathogens / G. Jha, R. Rajeshwari, R. V. Sonti // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2005. – Vol. 18, N 9. – P. 891–898. https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0891

13. Type IV secretion systems: Advances in structure, function, and activation / T. R. D. Costa, L. Harb, P. Khara [et al.] // Molecular Microbiology. – 2021. – Vol. 115, N 3. – P. 436–452. https://doi.org/10.1111/mmi.14670

14. Juhas, M. Type IV secretion systems and genomic islands-mediated horizontal gene transfer in *Pseudomonas* and *Haemophilus* / M. Juhas // Microbiological Research. – 2015. – Vol. 170. – P. 10–17. https://doi.org/10.1016/j.micres.2014.06.007

15. Li, J. Bacterial ice nucleation and its potential application in the food industry / J. Li, T.-Ch. Lee // Trends in Food Science & Technology. – 1995. – Vol. 6, N 8. – P. 259–265. https://doi.org/10.1016/s0924-2244(00)89110-4

16. Enhanced annotations and features for comparing thousands of *Pseudomonas* genomes in the *Pseudomonas* genome database / G. L. Winsor, E. J. Griffiths, R. Lo [et al.] // Nucleic Acids Research. – 2016. – Vol. 44, N D1. – P. D646–653. https://doi.org/10.1093/nar/gkv1227

17. Functional Interaction between the Cytoplasmic ABC Protein LptB and the Inner Membrane LptC Protein, Components of the Lipopolysaccharide Transport Machinery in *Escherichia coli* / A. M. Martorana, M. Benedet, E. A. Maccagni [et al.] // Journal of Bacteriology. – 2016. – Vol. 198, N 16. – P. 2192–2203. https://doi.org/10.1128/jb.00329-16

18. Panopoulos, N. J. Role of Flagellar Motility in the Invasion of Bean Leaves by *Pseudomonas phaseolicola* / N. J. Panopoulos // Phytopathology. – 1974. – Vol. 64, N 11. – P. 1389–1397. https://doi.org/10.1094/phyto-64-1389

19. Elucidation of the functional role of flagella in virulence and ecological traits of *Pseudomonas cichorii* using flagella absence (Δ*fliJ*) and deficiency (Δ*fliI*) mutants / N. B. Hung, G. Ramkumar, D. Bhattacharyya, Y. H. Lee // Research in Microbiology. – 2016. – Vol. 167, N 4. – P. 262–271. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.01.006

20. Chemoperception of Specific Amino Acids Controls Phytopathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* / J. P. Cerna-Vargas, S. Santamaría-Hernando, M. A. Matilla [et al.] // mBio. – 2019. – Vol. 10, N 5. – P. e01868-19. https://doi.org/10.1128/mBio.01868-19

21. Requirement of chemotaxis and aerotaxis in host tobacco infection by *Pseudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605 / Y. Ichinose, Y. Watanabe, S. A. Tumewu [et al.] // Physiological and Molecular Plant Pathology. – 2023. – Vol. 124. – Art. 101970. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.101970

22. A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria / L. J. Gómez-Godínez, J. L. Aguirre-Noyola, E. Martínez-Romero [et al.] // Plants. – 2023. – Vol. 12, N 8. – Art. 1668. https://doi.org/10.3390/plants12081668

23. Gontia-Mishra, I. Recent developments in use of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase for conferring tolerance to biotic and abiotic stress / I. Gontia-Mishra, S. Sasidharan, S. Tiwari // Biotechnology Letters. – 2014. – Vol. 36, N 5. – P. 889–898. https://doi.org/10.1007/s10529-014-1458-9

24. Whole Genome Analysis of Sugarcane Root-Associated Endophyte *Pseudomonas aeruginosa* B18-A Plant Growth-Promoting Bacterium With Antagonistic Potential Against *Sporisorium scitamineum* / P. Singh, R. K. Singh, D.-J. Guo [et al.] // Frontiers in Microbiology. – 2021. – Vol. 12. – Art. 628376. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628376

25. The regulatory role of riboflavin in the drought tolerance of tobacco plants depends on ROS production / B. Deng, X. Jin, Y. Yang [et al.] // Plant Growth Regulation. – 2014. – Vol. 72, N 3. – P. 269–277. https://doi.org/10.1007/s10725-013-9858-8

26. Pyrroloquinoline Quinone Is a Plant Growth Promotion Factor Produced by *Pseudomonas fluorescens* B16 / O. Choi, J. Kim, J.-G. Kim [et al.] // Plant Physiology. – 2008. – Vol. 146, N 2. – C. 323–324. https://doi.org/10.1104/pp.107.112748

27. Thiemer, B. Cloning and characterization of a gene cluster involved in tetrahydrofuran degradation in *Pseudonocardia* sp. strain K1 / B. Thiemer, J. R. Andreesen, T. Schräder // Archives of Microbiology. – 2003. – Vol. 179, N 4. – P. 266–277. https://doi.org/10.1007/s00203-003-0526-7

28. Role of cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the suppression of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in tomato / I. A. Siddiqui, S. Sh. Shaukat, I. H. Sheikh, A. Khan // World Journal of Microbiology and Biotechnology. – 2006. – Vol. 22, N 6. – P. 641–650. https://doi.org/10.1007/s11274-005-9084-2

29. Ramette, A. Prevalence of fluorescent pseudomonads producing antifungal phloroglucinols and/or hydrogen cyanide in soils naturally suppressive or conducive to tobacco black root rot / A. Ramette, Y. Moënne-Loccoz, G. Défago // FEMS Microbiology Ecology. – 2003. – Vol. 44, N 1. – P. 35–43. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01088.x

30. Insights into secondary metabolism from a global analysis of prokaryotic biosynthetic gene clusters / P. Cimermancic, M. H. Medema, J. Claesen [et al.] // Cell. – 2014. – Vol. 158, N 2. – P. 412–421. https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.06.034

31. D'Souza-Ault, M. R. Roles of N-acetylglutaminylglutamine amide and glycine betaine in adaptation of *Pseudomonas aeruginosa* to osmotic stress / M. R. D'Souza-Ault, L. T. Smith, G. M. Smith // Applied and Environmental Microbiology. – 1993. – Vol. 59, N 2. – P. 473–478. https://doi.org/10.1128/aem.59.2.473-478.1993

32. Structure, Biosynthesis, and Biological Activity of the Cyclic Lipopeptide Anikasin / S. Götze, R. Herbst-Irmer, M. Klapper [et al.] // ACS Chemical Biology. – 2017. – Vol. 12, N 10. – P. 2498–2502. https://doi.org/10.1021/acschembio.7b00589

33. Haas, D. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads / D. Haas, G. Défago // Nature Reviews Microbiology. – 2005. – Vol. 3, N 4. – P. 307–319. https://doi.org/10.1038/nrmicro1129

34. Rational construction of genome-reduced *Burkholderiales* chassis facilitates efficient heterologous production of natural products from proteobacteria / J. Liu, H. Zhou, Zh. Yang [et al.] // Nature Communications. – 2021. – Vol. 12, N 1. – Art. 4347. doi.org/10.1038/s41467-021-24645-0

35. *N*-Acyl Homoserine Lactone Analog Modulators of the *Pseudomonas aeruginosa* Rhll Quorum Sensing Signal Synthase / D. Shin, Ch. Gorgulla, M. E. Boursier [et al.] // ACS Chemical Biology. – 2019. – Vol. 14, N 10. – P. 2305–2314. https://doi.org/10.1021/acschembio.9b00671

36. Ayoub, A. T. Computational Prediction of the Mode of Binding of Antitumor Lankacidin C to Tubulin / A. T. Ayoub, M. A. Elrefaiy, K. Arakawa // ACS Omega. – 2019. – Vol. 4, N 2. – P. 4461–4471. https://doi.org/10.1021/acsomega.8b03470

37. Biosynthesis of fragin is controlled by a novel quorum sensing signal / Ch. Jenul, S. Sieber, Ch. Daeppen [et al.] // Nature Communications. – 2018. – Vol. 9, N 1. – Art. 1297. https://doi.org/10.1038/s41467-018-03690-2

38. Plant–phytopathogen interactions: bacterial responses to environmental and plant stimuli / S. Leonard, F. Hommais, W. Nasser, S. Reverchon // Environmental Microbiology. – 2017. – Vol. 19, N 5. – P. 1689–1716. https://doi.org/10.1111/1462-2920.13611

References

1. Muratova A. A., Akhremchuk A. E., Valentovich L. N. Special aspects of structural and functional organization of the genome of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* 8: a causative agent of angular leaf spot of cucumber. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 2, pp. 135–145 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-2-135-145

2. Hesse C., Schulz F., Bull C. T., Shaffer B. T., Yan Q., Shapiro N., Hassan K. A., Varghese N., Elbourne L. D. H., Paulsen I. T., Kyrpides N., Woyke T., Loper J. E. Genome-based evolutionary history of *Pseudomonas* spp. *Environmental Microbiology*, 2018, vol. 20, no. 6, pp. 2142–2159. https://doi.org/10.1111/1462-2920.14130

3. Yu N. Y., Wagner J. R., Laird M. R., Melli G., Rey S., Lo R., Dao P., Sahinalp S. C., Ester M., Foster L. J., Brinkman F. S. L. PSORTb 3.0: improved protein subcellular localization prediction with refined localization subcategories and predictive capabilities for all prokaryotes. *Bioinformatics*, 2010, vol. 26, no. 13, pp. 1608–1615. https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btq249

4. Blin K., Shaw S., Augustijn H. E., Reitz Z. L., Biermann F., Alanjary M., Fetter A., Terlouw B. R., Metcalf W. W., Helfrich E. J. N., van Wezel G. P., Medema M. H., Weber T. antiSMASH 7.0: new and improved predictions for detection, regulation, chemical structures and visualisation. *Nucleic Acids Research*, 2023, vol. 51, no. W1, pp. W46–W50. https://doi.org/10.1093/nar/gkad344

5. Li L., Yuan L., Shi Y., Xie X., Chai A., Wang Q., Li B. Comparative genomic analysis of *Pseudomonas amygdali* pv. *lachrymans* NM002: Insights into its potential virulence genes and putative invasion determinants. *Genomics*, 2019, vol. 111, no. 6, pp. 1493–1503. https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2018.10.004

6. Nikolaichik Y., Damienikan A. U. SigmoID: a user-friendly tool for improving bacterial genome annotation through analysis of transcription control signals. *PeerJ*, 2016, vol. 4, art. e2056. https://doi.org/10.7717/peerj.2056

7. Lam H. N., Chakravarthy S., Wei H.-L., BuiNguyen H., Stodghill P. V., Collmer A., Swingle B. M., Cartinhour S. W. Global Analysis of the HrpL Regulon in the Plant Pathogen *Pseudomonas syringae* pv. *tomato* DC3000 Reveals New Regulon Members with Diverse Functions. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 8, p. e106115. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106115

8. Chang J. H., Desveaux D., Creason A. L. The ABCs and 123s of bacterial secretion systems in plant pathogenesis. *Annual Review of Phytopathology*, 2014, vol. 52, pp. 317–345. https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-011014-015624

9. van der Hoorn R. A. L., Kamoun S. From Guard to Decoy: A New Model for Perception of Plant Pathogen Effectors. *The Plant Cell*, 2008, vol. 20, no. 8, pp. 2009–2017. https://doi.org/10.1105/tpc.108.060194

10. Hung N. B., Ramkumar G., Lee Y. H. An effector gene *hopA1* influences on virulence, host specificity, and lifestyles of *Pseudomonas cichorii* JBC1. *Res Microbiol*, 2014, vol. 165, no. 8, pp. 620–629. https://doi.org/10.1016/j.resmic. 2014.08.001

11. Jelenska J., van Hal J. A., Greenberg J. T. *Pseudomonas syringae* hijacks plant stress chaperone machinery for virulence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2010, vol. 107, no. 29, pp. 13177–13182. https://doi.org/10.1073/pnas.0910943107

12. Jha G., Rajeshwari R., Sonti R. V. Bacterial type two secretion system secreted proteins: double-edged swords for plant pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2005, vol. 18, no. 9, pp. 891–898. https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0891

13. Costa T. R. D., Harb L., Khara P., Zeng L., Hu B., Christie P. J. Type IV secretion systems: Advances in structure, function, and activation. *Molecular Microbiology*, 2021, vol. 115, no. 3, pp. 436–452. https://doi.org/10.1111/mmi.14670

14. Juhas M. Type IV secretion systems and genomic islands-mediated horizontal gene transfer in *Pseudomonas* and *Haemophilus*. *Microbiological Research*, 2015, vol. 170, pp. 10–17. https://doi.org/10.1016/j.micres.2014.06.007

15. Li J., Lee T.-Ch. Bacterial ice nucleation and its potential application in the food industry. *Trends in Food Science & Technology*, 1995, vol. 6, no. 8, pp. 259–265. https://doi.org/10.1016/s0924-2244(00)89110-4

16. Winsor G. L., Griffiths E. J., Lo R., Dhillon B. K., Shay J. A., Brinkman F. S. L. Enhanced annotations and features for comparing thousands of *Pseudomonas* genomes in the *Pseudomonas* genome database. *Nucleic Acids Research*, 2016, vol. 44, no. D1, pp. D646–653. https://doi.org/10.1093/nar/gkv1227

17. Martorana A. M., Benedet M., Maccagni E. A., Sperandeo P., Villa R., Dehò G., Polissi A. Functional Interaction between the Cytoplasmic ABC Protein LptB and the Inner Membrane LptC Protein, Components of the Lipopolysaccharide Transport Machinery in *Escherichia coli*. *Journal of Bacteriology*, 2016, vol. 198, no. 16, pp. 2192–2203. https://doi.org/10.1128/jb.00329-16

18. Panopoulos N. J. Role of Flagellar Motility in the Invasion of Bean Leaves by *Pseudomonas phaseolicola*. *Phytopathology*, 1974, vol. 64, no. 11, pp. 1389–1397. https://doi.org/10.1094/phyto-64-1389

19. Hung N. B., Ramkumar G., Bhattacharyya D., Lee Y. H. Elucidation of the functional role of flagella in virulence and ecological traits of *Pseudomonas cichorii* using flagella absence (Δ*fliJ*) and deficiency (Δ*fliI*) mutants. *Research in Microbiology*, 2016, vol. 167, no. 4, pp. 262–271. https://doi.org/10.1016/j.resmic.2016.01.006

20. Cerna-Vargas J. P., Santamaría-Hernando S., Matilla M. A., Rodríguez-Herva J. J., Daddaoua A., Rodríguez-Palenzuela P., Krell, T., López-Solanilla E. Chemoperception of Specific Amino Acids Controls Phytopathogenicity in *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *mBio*, 2019, vol. 10, no. 5, p. e01868-19. https://doi.org/10.1128/mBio.01868-19

21. Ichinose Y., Watanabe Y., Tumewu S. A., Matsui H., Yamamoto M., Noutoshi Y., Toyoda K. Requirement of chemotaxis and aerotaxis in host tobacco infection by P*seudomonas syringae* pv. *tabaci* 6605. *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 2023, vol. 124, art. 101970. https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2023.101970

22. Gómez-Godínez L. J., Aguirre-Noyola J. L., Martínez-Romero E., Arteaga-Garibay R. I., Ireta-Moreno J., Ruvalcaba-Gómez J. M. A Look at Plant-Growth-Promoting Bacteria. *Plants*, 2023, vol. 12, no. 8, art. 1668. https://doi.org/10.3390/plants12081668

23. Gontia-Mishra I., Sasidharan S., Tiwari S. Recent developments in use of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate (ACC) deaminase for conferring tolerance to biotic and abiotic stress. *Biotechnology Letters*, 2014, vol. 36, no. 5, pp. 889–898. https://doi.org/10.1007/s10529-014-1458-9

24. Singh P., Singh R. K., Guo D.-J., Sharma A., Singh R. N., Li D.-P., Malviya M. K., Song X.-P., Lakshmanan P., Yang L.-T., Li Y.-R. Whole Genome Analysis of Sugarcane Root-Associated Endophyte *Pseudomonas aeruginosa* B18-A Plant Growth-Promoting Bacterium With Antagonistic Potential Against *Sporisorium scitamineum*. *Frontiers in Microbiology*, 2021, vol. 12, art. 628376. https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.628376

25. Deng B., Jin X., Yang Y., Lin Z., Zhang Y. The regulatory role of riboflavin in the drought tolerance of tobacco plants depends on ROS production. *Plant Growth Regulation*, 2014, vol. 72, no. 3, pp. 269–277. https://doi.org/10.1007/s10725-013-9858-8

26. Choi O., Kim J., Kim J.-G., Jeong Y., Moon J. S., Park C. S., Hwang I. Pyrroloquinoline Quinone Is a Plant Growth Promotion Factor Produced by *Pseudomonas fluorescens* B16. *Plant Physiology*, 2008, vol. 146, no. 2, pp. 323–324. https://doi.org/10.1104/pp.107.112748

27. Thiemer B., Andreesen J. R., Schräder T. Cloning and characterization of a gene cluster involved in tetrahydrofuran degradation in *Pseudonocardia* sp. strain K1. *Archives of Microbiology*, 2003, vol. 179, no. 4, pp. 266–277. https://doi.org/10.1007/s00203-003-0526-7

28. Siddiqui I. A., Shaukat S. Sh., Sheikh I. H., Khan A. Role of cyanide production by *Pseudomonas fluorescens* CHA0 in the suppression of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* in tomato. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 2006, vol. 22, no. 6, pp. 641–650. https://doi.org/10.1007/s11274-005-9084-2

29. Ramette A., Moënne-Loccoz Y., Défago G. Prevalence of fluorescent pseudomonads producing antifungal phloroglucinols and/or hydrogen cyanide in soils naturally suppressive or conducive to tobacco black root rot. *FEMS Microbiology Ecology*, 2003, vol. 44, no. 1, pp. 35–43. https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2003.tb01088.x

30. Cimermancic P., Medema M. H., Claesen J., Kurita K., Wieland Brown L. C., Mavrommatis K., Pati A., Godfrey P. A., Koehrsen M., Clardy J., Birren B. W., Takano E., Sali A., Linington R. G., Fischbach M. A. Insights into secondary metabolism

from a global analysis of prokaryotic biosynthetic gene clusters. *Cell*, 2014, vol. 158, no. 2, pp. 412–421. https://doi.org/10.1016/j.cell.2014.06.034

31. D'Souza-Ault M. R., Smith L. T., Smith G. M. Roles of N-acetylglutaminylglutamine amide and glycine betaine in adaptation of *Pseudomonas aeruginosa* to osmotic stress. *Applied and Environmental Microbiology*, 1993, vol. 59, no. 2, pp. 473–478. https://doi.org/10.1128/aem.59.2.473-478.1993

32. Götze S., Herbst-Irmer R., Klapper M., Görls H., Schneider K. R. A., Barnett R., Burks T., Neu U., Stallforth P. Structure, Biosynthesis, and Biological Activity of the Cyclic Lipopeptide Anikasin. *ACS Chemical Biology*, 2017, vol. 12, no. 10, pp. 2498–2502. https://doi.org/10.1021/acschembio.7b00589

33. Haas D., Défago G. Biological control of soil-borne pathogens by fluorescent pseudomonads. *Nature Reviews Microbiology*, 2005, vol. 3, no. 4, pp. 307–319. https://doi.org/10.1038/nrmicro1129

34. Liu J., Zhou H., Yang, Zh., Wang X., Chen H., Zhong L., Zheng W., Niu W., Wang S., Ren X., Zhong G., Wang Y., Ding X., Müller R., Zhang Y., Bian X. Rational construction of genome-reduced *Burkholderiales* chassis facilitates efficient heterologous production of natural products from proteobacteria. *Nature Communications*, 2021, vol. 12, no. 1, art. 4347. https://doi.org/10.1038/s41467-021-24645-0

35. Shin D., Gorgulla Ch., Boursier M. E., Rexrode N., Brown E. C., Arthanari H., Blackwell H. E., Nagarajan R. *N*-Acyl Homoserine Lactone Analog Modulators of the *Pseudomonas aeruginosa* Rhll Quorum Sensing Signal Synthase. *ACS Chemical Biology*, 2019, vol. 14, no. 10, pp. 2305–2314. https://doi.org/10.1021/acschembio.9b00671

36. Ayoub A. T., Elrefaiy M. A., Arakawa K. Computational Prediction of the Mode of Binding of Antitumor Lankacidin C to Tubulin. *ACS Omega*, 2019, vol. 4, no. 2, pp. 4461–4471. https://doi.org/10.1021/acsomega.8b03470

37. Jenul Ch., Sieber S., Daeppen Ch., Mathew A., Lardi M., Pessi G., Hoepfner D., Neuburger M., Linden A., Gademann K., Eberl L. Biosynthesis of fragin is controlled by a novel quorum sensing signal. *Nature Communications*, 2018, vol. 9, no. 1, art. 1297. https://doi.org/10.1038/s41467-018-03690-2

38. Leonard S., Hommais F., Nasser W., Reverchon S. Plant–phytopathogen interactions: bacterial responses to environmental and plant stimuli. *Environmental Microbiology*, 2017, vol. 19, no. 5, pp. 1689–1716. https://doi.org/10.1111/1462-2920.13611

Информация об авторах

Муратова Анна Алексеевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: muratova@mbio.bas-net.by

Охремчук Артур Эдуардович – науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.akhremchuk@mbio.bas-net.by

Валентович Леонид Николаевич – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт микробиологии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: valentovich@mbio.bas-net.by

Information about the authors

Anna A. Muratova – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: muratova@mbio.bas-net.by

Artur E. Akhremchuk – Researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.akhremchuk@mbio.bas-net.by

Leonid N. Valentovich – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: valentovich@mbio.bas-net.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК: 582.534.2:581.9(476.1)
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-239-252

Поступила в редакцию 30.12.2024
Received 30.12.2024

К. Л. Савицкая[1], Д. В. Дубовик[1], М. А. Джус[2]

[1]Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
[2]Ботаническое общество, Минск, Республика Беларусь

СЕМЕЙСТВО РДЕСТОВЫЕ (POTAMOGETONACEAE BERCHT. ET J. PRESL) В ВОДНОЙ ФЛОРЕ ПУХОВИЧСКОЙ РАВНИНЫ

Аннотация. С 2018 по 2023 г. по методу сеточного картирования определено современное таксономическое разнообразие семейства Рдестовые (Potamogetonaceae) в пределах Пуховичской равнины, представленное 13 видами и 8 гибридами. Выявлено 3 новых для флоры Беларуси таксона: *Potamogeton* × *franconicus* G. Fisch., *P.* × *olivaceus* Baagøe ex G. Fisch., *P.* × *grovesii* Dandy et G. Taylor. Показана однородность видов семейства в эколого-биологическом отношении (типично-пресноводные многолетние травы (61,5 %), гидрофиты (34,2 % видов водного ядра флоры), криптофиты-гидрофиты, сциогелиофиты, нейтрофилы (61,5 %) или умеренные ацидофилы (38,5 %), мезотрофы (76,9 %) или мезоэвтрофы (23,1 %), доминанты и субдоминанты фитоценозов). Выделены наиболее часто встречающиеся и устойчивые во флоре равнины виды и гибриды (*P. natans* L., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L.), относящиеся к группе широколистных рдестов, 57,7 % локалитетов которых связано с речной сетью, а также показана редкость, сокращение числа мест произрастания почти всех таксонов узколистных рдестов (*P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch, *P. pusillus* L., *P. acutifolius* Link) и их уязвимость по причине приуроченности на 57,6 % к искусственным и трансформированным водным объектам. Установлена сравнительно высокая гибридогенная активность узколистных рдестов и дальнейшее воспроизводство гибридов в отсутствие родительских видов.

Ключевые слова: рдест, *Potamogeton*, Potamogetonaceae, гибридизация, трофоморфы, широколистные и узколистные рдесты, новые местонахождения, сеточные карты, распространение, сосудистые растения, водные растения, флора Беларуси

Для цитирования: Савицкая, К. Л. Семейство Рдестовые (Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl) в водной флоре Пуховичской равнины / К. Л. Савицкая, Д. В. Дубовик, М. А. Джус // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 239–252. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-239-252

Karina L. Savitskaya[1], Dmitry V. Dubovik[1], Maxim A. Dzhus[2]

[1]V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
[2]Botanical Society, Minsk, Republic of Belarus

PONDWEED FAMILY (POTAMOGETONACEAE BERCHT. ET J. PRESL) IN THE AQUATIC FLORA OF PUKHOVICHY PLAIN

Abstract. At present, the pondweed family (Potamogetonaceae) within the Pukhovichy Plain includes 13 species and 8 hybrids. The taxonomic diversity of the family was determined using the grid mapping method from 2018 to 2023. Three new taxa have been identified for the flora of Belarus: *Potamogeton* × *franconicus* G. Fisch., *P.* × *olivaceus* Baagøe ex G. Fisch., *P.* × *grovesii* Dandy et G. Taylor. The homogeneity of the species of the family in ecological and biological terms was demonstrated. The species were predominantly freshwater perennial grasses (61.5 %), hydrophytes (34.2 % of the species of the aquatic core of the flora), cryptophytes-hydrophytes, scioheliophytes, neutrophils (61.5 %) or moderate acidophiles (38.5 %), mesotrophs (76.9 %) or mesoeutrophs (23.1 %), dominants and subdominants of phytocenoses. The most prevalent and stable species and hybrids in the flora of the plain (*P. natans* L., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L.), which belong to the group of broad-leaved pondweeds, have been identified. 57.7 % of their localities are connected to the river network. The rarity and reduction in the growth locations of almost all linear-leaved pondweed taxa (*P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch, *P. pusillus* L., *P. acutifolius* Link) and their vulnerability due to being confined to artificial and transformed water bodies by 57.6 % have been established. A relatively high hybridogenic activity of linear-leaved pondweeds and the continued reproduction of hybrids in the absence of parental species have been revealed.

Keywords: pondweed, *Potamogeton*, Potamogetonaceae, hybridization, trophomorphs, broad-leaved and linear-leaved pondweeds, new locations, grid maps, distribution, vascular plants, aquatic plants, flora of Belarus

© Савицкая К. Л., Дубовик Д. В., Джус М. А., 2025

For citation: Savitskaya K. L., Dubovik D. V., Dzhus M. A. Pondweed family (Potamogetonaceae Bercht. et J. Presl) in the aquatic flora of Pukhovichy Plain. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 239–252 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-239-252

Введение. Семейство Рдестовые (Potamogetonaceae) занимает 5-е место среди ведущих семейств в мировой флоре водных растений (включает 4 рода, свыше 100 видов, более 50 гибридов) [1, 2] и является самым крупным в водной флоре Беларуси (2 рода, 18 видов, 14 гибридов). Отметим, что на основании данных молекулярно-генетических исследований в состав Potamogetonaceae включают семейство Zannichelliaceae, что увеличивает количество родов в семействе до 5–6, во флоре Беларуси – до 3 [3]. Входящий в семейство Potamogetonaceae род Рдест (*Potamogeton*) – наиболее богатый видами (около 100 – в мире, 16 (и 12 гибридов) – в Беларуси [2]) и сложный в систематическом отношении род водных растений. Не менее значима и структурно-функциональная роль представителей семейства в водных фитоценозах пресноводных и солоноватых водоемов и водотоков практически по всей Земле [2, 4]. Наибольшим разнообразием представителей рода отличается умеренная зона Северного полушария [5], причем процесс гибридизации является одним из основных способов его увеличения [6]. Максимальное число гибридных таксонов отмечено в Великобритании, Дании, Швеции и Японии, на северо-востоке США [5–7], в некоторых регионах России. Достаточно большой объем данных о гибридной составляющей рода накоплен в Чехии и Германии [8]. При этом в целом уровень знаний о гибридном разнообразии рдестовых в разных областях мира, в частности на территории Беларуси, а также о закономерностях распространения, факторах, влияющих на частоту гибридизации рдестов, все еще недостаточен. На примере Европы показано, что разнообразие и частота встречаемости гибридов повышаются с широтой, по мере увеличения числа пригодных местообитаний в составе послеледниковых ландшафтов [8]. Все чаще для диагностики таксонов (особенно гибридных) этой исключительно полиморфной группы растений применяются молекулярно-генетические и биохимические методы, дающие иные по сравнению с морфолого-анатомическим изучением образцов результаты, вследствие чего перечни видов и гибридов рдестовых многих стран постоянно уточняются и пересматриваются. В то же время сегодня общеизвестен факт быстрой деградации водных местообитаний под воздействием антропогенного пресса, ставшего причиной исчезновения ранее зафиксированных в Европе видов и гибридов [9]. Поэтому особенно важна полноценная, краткосрочная и целенаправленная инвентаризация представителей семейства на региональном уровне со сбором гербарного материала, что и было реализовано на примере Пуховичской равнины.

Цель работы – оценить устойчивость в водной флоре Пуховичской равнины и определить возможные направления динамики состава и численности различных групп видов в семействе Рдестовые на основании анализа современной эколого-топологической и пространственной дифференциации его видового разнообразия.

Основные задачи: 1) установить таксономический состав и распространение (в том числе частоту встречаемости) представителей семейства в пределах равнины; 2) проанализировать сходство видов семейства по эколого-биологическим характеристикам; оценить фитоценотическую значимость видов; 3) дать оценку приуроченности видов и гибридов рдестов к разным типам водных объектов; 4) определить особенности гибридизации видов рода Рдест в границах равнины; 5) спрогнозировать динамику видового разнообразия изучаемой систематической группы на ближайшие 10–20 лет.

Материалы и методы исследования. Определение современного видового разнообразия семейства Рдестовые в пределах Пуховичской равнины являлось частью исследования водной флоры этого региона по методу сеточного картирования в 2018–2023 гг. [10, 11]. Условная сетка из 100 прямоугольных ячеек (размер – 7,8 × 8,1 км) создавалась в программе QGIS 3.4 и охватывала Пуховичский, Узденский, часть Червенского, Слуцкого, Стародорожского, Дзержинского, Копыльского, Минского районов Минской обл. и Осиповичского р-на Могилёвской обл. Полевые работы проводились согласно общепринятым в гидроботанике подходам [12]. Номенклатура таксонов соответствует [13], кроме *Potamogeton* × *bambergensis* G. Fisch. и *P.* × *pusilliformis*

Hagstr., приведенных по [2]. Информация об экологических параметрах растений получена из источников [14–16]. Выделение ареалов видов основано на работах H. Meusel et al. [17–20]. Для классификации растений по типам жизненных форм использовалась система Х. Раункиера [21, 22]. Градация водных объектов по степени антропогенного преобразования содержится в работе [17], шкала частоты встречаемости видов – в [10]. Гербарные образцы редких и новых для Беларуси видов переданы в Гербарий Института экспериментальной ботаники НАН Беларуси (MSK).

Результаты и их обсуждение. В водоемах и водотоках Пуховичской равнины обнаружено 12 видов и 8 гибридов, относящихся к роду Рдест, а также 1 вид рода Штукения (*Stuckenia*) семейства Рдестовые (65,6 % от объема семейства в Беларуси). В роде Рдест принято выделять 3 секции (согласно классификации А. А. Мяэметс с изменениями О. А. Капитоновой) [цит. по 4], по которым были распределены выявленные виды и гибриды рдестов: *Potamogeton* – объединяет широколистные рдесты (4 вида, 1 гибрид), *Graminifolii* Fries – включает узколистные рдесты без плавающих на поверхности воды листьев, никогда не образующие наземной формы (7 видов, 6 гибридов), *Batrachoseris* Irmisch – представлена только *P. crispus* L., а также нотосекция *Batrachogeton* Kapitonova, куда входит межсекционный гибрид *P.* × *olivaceus.* Данная классификация наиболее соответствует современной системе семейства, построенной по результатам молекулярных исследований [3].

Ниже приведена характеристика представителей семейства в следующей последовательности: принадлежность к экологической группе водных растений, фитоценотическая значимость, жизненная форма, галобность, трофоморфа, гелиоморфа, группа видов по отношению к реакции субстрата, долготная и широтная ареалогическая группа, перечень мест произрастания, частота встречаемости. Распространение выявленных видов и гибридов отражено на сеточных картах (рис. 1).

Секция 1. *Potamogeton.*

1. *P. alpinus* Balb. – рдест альпийский.

Гидрофит погруженный укореняющийся (гидр. погр. укор.) с плавающими на воде листьями; доминант (дом.); криптофит-гидрофит (крипт.-гидр.); типично-пресноводный (тип.-пресн.); мезотрофный (мез.); сциогелиофит (сциогел.); умеренный ацидофил (умер. ацид.); голарктический (гол.); аркто-температный (аркт.-темп.). Мелиоративные каналы (18), речные пруды (71), реки (95, 135, 139, 141, 143), озера (65). Редко (рис. 1, карта 2).

2. *P. lucens* L. – рдест блестящий.

Гидр. погр. укор.; дом., субдоминант (субдом.); крипт.-гидр.; условно-пресноводный (усл.-пресн.); мезоэвтрофный (мезоэвтр.); сциогел.; нейтрофил (нейтр.); европейско-сибирско-западноазиатский (евр.-сиб.-западноаз.); борео-меридиональный (бор.-мер.). Водохранилища (1, 2, 4–6, 8, 9), копани и карьеры (41), мелиоративные каналы (17, 46), речные пруды (69, 73, 75–77, 81, 85), реки (92, 99, 104, 105, 110–114, 116–119, 123, 124, 126, 138, 142–144, 147, 148, 150–153), озера (65). Изредка (рис. 1, карта 7).

3. *P. natans* L. – рдест плавающий.

Гидр. погр. укор. с плавающими на воде листьями; дом.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; эвмезотрофный (эвмез.); сциогел.; нейтр.; гол.; борео-субмеридиональный (бор.-субмер.). Водохранилища (6, 8), копани и карьеры (19, 22, 23, 26, 28, 30, 32–34, 36–38, 40), мелиоративные каналы (43, 47–49, 53, 55–57), речные пруды (67, 69, 73, 76–78, 83–85), реки (88–92, 99, 100, 101, 103–109, 111–114, 117–120, 123–126, 136–138, 140, 142, 144–149, 152, 155, 156), озера (59, 62, 63, 65, 66), старицы (159), иные водоемы (14, 79). Довольно часто (рис. 1, карта 8).

4. *P. perfoliatus* L. – рдест пронзеннолистный.

Гидр. погр. укор.; дом., субдом.; крипт.-гидр.; слабосолоновато-пресноводный (слабосол-пресн.); мез.; сциогел.; умер. ацид.; гемикосмополитный (гемик.); плюризональный (плюр.). Водохранилища (2, 4, 5, 6–9), мелиоративные каналы (157), речные пруды (75, 76, 85), реки (92, 99, 101, 103–105, 110, 112, 124, 126, 142, 145, 147, 149, 151–153), озера (65). Довольно редко (рис. 1, карта 10).

5. *P.* × *fluitans* Roth (*P.* × *sterilis* Hagstr., *P. lucens* L. × *P. natans* L.) – рдест всплывающий, или стерильный.

Гидр. погр. укор.; дом.; крипт.-гидр.; европейский (евр.); борео-субмеридиональный (бор.-субмер.). Реки (90, 127, 130, 150, 152–154). Редко (рис. 1, карта 16).

Секция 2. *Graminifolii* Fries.

6. *P. acutifolius* Link – рдест остролистный.

Гидр. погр. укор.; дом.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; мез.; сциогел.; умер. ацид.; евр.; бор.-субмер. Копани и карьеры (29, 31, 37), мелиоративные каналы (51), озера (65). Редко (рис. 1, карта 1).

7. *P. berchtoldii* Fieber – рдест Берхтольда.

Гидр. погр. укор.; субдом.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; мез.; сциогел.; нейтр.; гол.; плюр. Копани и карьеры (35), мелиоративные каналы (16, 48), речные пруды (85), реки (97, 98, 140, 148), озера (62), иные водоемы (11). Редко (рис. 1, карта 3).

8. *P. compressus* L. – рдест сплюснутый.

Гидр. погр. укор.; субдом., ассектатор (ассект.); крипт.-гидр.; тип.-пресн.; олигомезотрофный (олигомез.); сциогел.; нейтр.; гол.; борео-температный (бор.-темп.). Водохранилища (6, 8), копани и карьеры (20, 24, 25, 40, 41), мелиоративные каналы (18, 48, 50), речные пруды (67, 70, 73, 76, 77, 85), реки (105, 110–113, 124, 149, 154), озера (61), иные водоемы (15, 64). Довольно редко (рис. 1, карта 4).

9. *P. friesii* Rupr. – рдест Фриса.

Гидр. погр. укор.; дом., субдом.; крипт.-гидр.; слабосол-пресн.; мез.; сциогел.; нейтр.; гол.; бор.-субмер. Водохранилища (4), копани и карьеры (41, 58), речные пруды (75, 81), реки (92, 94, 102, 104, 154), озера (61, 65), иные водоемы (12). Редко (рис. 1, карта 6).

10. *P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch – рдест туполистный.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр.; усл.-пресн.; эвмез.; сциогел.; умер. ацид.; гол.; бор.-субмер. Водохранилища (5), копани и карьеры (39), речные пруды (71, 78, 85), реки (123). Редко (рис. 1, карта 9).

11. *P. pusillus* L. – рдест маленький.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; мезоэвтр.; сциогел.; нейтр.; гол.; бор.-мер. Водохранилища (7), речные пруды (77, 82). Редко (рис. 1, карта 11).

12. *P. trichoides* Cham. et Schltdl. – рдест волосовидный.

Гидр. погр. укор.; субдом.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; мез.; сциогел.; умер. ацид.; европейско-западноазиатский (евр.-западноаз.); бор.-мер. Водохранилища (2, 7), копани и карьеры (21), мелиоративные каналы (45), реки (44, 96, 102, 103, 148), иные водоемы (14). Редко (рис. 1, карта 12).

13. *P.* × *bambergensis* G. Fisch. (*P. acutifolius* Link × *P. compressus* L.) – рдест бамбергский.

Гидр. погр. укор.; дом., субдом.; крипт.-гидр. Копани и карьеры (37), мелиоративные каналы (51), речные пруды (71). Редко (рис. 1, карта 14).

14. *P.* × *confinis* Hagstr. (*P. friesii* Rupr. × *P. pusillus* L.) – рдест близкий.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр. Копани и карьеры (27, 34), речные пруды (81), реки (94, 105). Редко (рис. 1, карта 15).

15. *P.* × *franconicus* G. Fisch. (*P. berchtoldii* Fieber × *P. trichoides* Cham. et Schtdl.) – рдест франкийский.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр.; европейско-западносибирский (евр.-западносиб.); бор.-темп. Мелиоративные каналы (54). Очень редко (рис. 1, карта 17).

16. *P.* × *pusilliformis* Hagstr. (*P. friesii* Rupr. × *P. berchtoldii* Fieber) – рдест мелковидный.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр. Речные пруды (74). Очень редко (рис. 1, карта 19).

17. *P.* × *grovesii* Dandy et G. Taylor (*P. pusillus* L. × *P. trichoides* Cham. et Schtdl.) – рдест Гроуза.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр. Озера (65). Очень редко (рис. 1, карта 20).

18. *P.* × *semifructus* A. Benn. (*P. friesii* Rupr. × *P. obtusifolius* Mert. et W.D.J. Koch) – рдест полуплодный.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр. Реки (148). Очень редко (рис. 1, карта 21).

Секция 3. *Batrachoseris* Irmisch.

19. *P. crispus* L. – рдест курчавый.

Гидр. погр. укор.; дом.; крипт.-гидр.; тип.-пресн.; эвмез.; сциогел.; нейтр.; гемик.; плюр. Водохранилища (6, 9), копани и карьеры (27, 31, 58), мелиоративные каналы (56, 157), речные пруды

(68, 72, 75, 82), реки (87, 93, 99, 104, 105, 109, 112, 113, 115, 116, 124, 134, 135, 138, 140, 142, 143, 146, 148, 149, 150–153), озера (60), старицы (159), иные водоемы (10, 13). Изредка (рис. 1, карта 5).

Нотосекция 4. *Batrachogeton* Kapitonova.

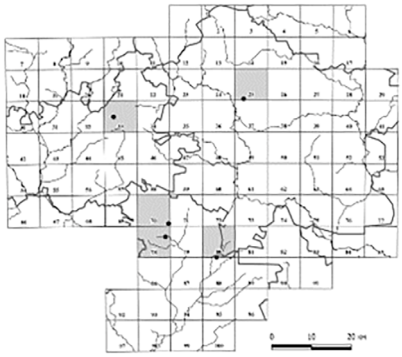
20. *P.* × *olivaceus* Baagøe ex G. Fisch. (*P. alpinus* Balb. × *P. crispus* L.) – рдест оливковый.

Гидр. погр. укор.; ассект.; крипт.-гидр. Речные пруды (77). Очень редко (рис. 1, карта 18).

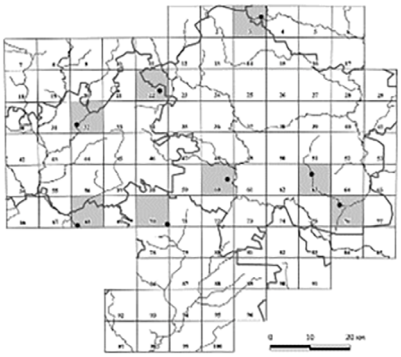
21. *Stuckenia pectinata* (L.) Börner – штукения гребенчатая.

Гидр. погр. укор.; дом., субдом.; крипт.-гидр.; сильносолоновато-пресноводный (сильносол.-пресн.); мезоэвтр.; сциогел.; нейтр.; гемик.; плюр. Водохранилища (2, 3, 5–7), копани и карьеры (58), мелиоративные каналы (17, 42, 48, 52, 56, 57, 157), речные пруды (72–74, 77, 80, 81, 86), реки (92, 101–105, 110, 112, 113, 116, 121, 122, 124, 126–133, 135, 138, 140, 146, 148–153), озера (65), старицы (158), иные водоемы (13). Изредка (рис. 1, карта 13).

Адреса пунктов учета видов водных растений: 1 – водохранилище (вдхр.) русловое на р. Волма (Червенский р-н, южная окрестность (окр.) п. Озерный), N53.718331, E28.142721; 2 – вдхр. (Узденский р-н, г. Узда), N53.453825, E27.233725; 3 – вдхр. Дзержинское (Дзержинский р-н, г. Дзержинск), N53.675775, E27.154665; 4 – вдхр. Ерши (Узденский р-н, северная окр. д. Ерши), N53.380575, E27.010844; 5 – вдхр. Левки (Стародорожский р-н, 5,5 км юго-восточнее д. Щитковичи), N53.209369, E28.069636; 6 – вдхр. Лошанское (Узденский р-н, 1,3 км северо-западнее д. Сеножатки), N53.407150, E27.385333; 7 – вдхр. Михайловское (Пуховичский р-н., 1,8 км юго-западнее д. Михайлово), N53.478294, E28.090656; 8 – вдхр. на р. Шать (Пуховичский р-н, 3 км юго-западнее д. Шацк), N53.417199, E27.662678; 9 – вдхр. Рудня (Слуцкий р-н, 2,5 км севернее д. Рудня), N53.220024, E27.628390; 10 – водоем (вод.) (Слуцкий р-н, 1,1 км юго-западнее д. Заболоть), N53.083326, E27.606539; 11 – вод. (Слуцкий р-н, северная окр. д. Талица), N53.014025, E27.809676; 12 – вод. (Узденский р-н, 1,5 км юго-восточнее д. Карпиловка), N53.467120, E27.461798; 13 – вод. (Узденский р-н, аг. Озеро), N53.631744, E27.448967; 14 – вод. (Червенский р-н, северо-западная окр. д. Станево), N53.759776, E28.126117; 15 – вод. среди болота (Пуховичский р-н, юго-западная окр. д. Поречье), N53.323525, E27.919117; 16 – Дричинский мелиоративный канал (мелиор. к.) (Пуховичский р-н, 1,4 км северо-восточнее д. Дричин), N53.578982, E27.990848; 17 – канал вокруг рыбоводных прудов (Червенский р-н, 1,2 км восточнее д. Клинок), N53.673198, E28.205272; 18 – канал, впадающий в р. Птичь (Пуховичский р-н, юг окр. д. Слобода), N53.379216, E27.819656; 19 – копань (коп.) (Пуховичский р-н, 0,6 км юго-восточнее д. Пруцк), N53.321899, E27.800715; 20 – коп. (Пуховичский р-н, 0,7 км северо-западнее д. Хозянинки), N53.710052, E27.876797; 21 – коп. (Пуховичский р-н, 3,3 км северо-западнее д. Ананичи), N53.636345, E28.084168; 22 – коп. (Пуховичский р-н, восточная окр. д. Антоново), N53.532106, E28.034131; 23 – коп. (Пуховичский р-н, д. Дудичи), N53.587828, E27.661032; 24 – коп. (Пуховичский р-н, д. Сутин), N53.299097, E28.243448; 25 – коп. (Пуховичский р-н, д. Узляны), N53.617931, E27.729150; 26 – коп. (Дзержинский р-н, восточная окр. д. Толкачёвщина), N53.635890, E27.383957; 27 – коп. (Минский р-н, запад окр. д. Дубинки), N53.663257, E27.599063; 28 – коп. (Пуховичский р-н, северо-западная окр. д. Узляны), N53.636392, E27.697591; 29 – коп. (Слуцкий р-н, д. Веробьёво), N53.249568, E27.582887; 30 – коп. (Стародорожский р-н, д. Дражно), N53.164748, E28.127307; 31 – коп. (Узденский р-н, д. Теляково), N53.516836, E27.388620; 32 – коп. (Узденский р-н, 0,45 км северо-восточнее д. Глинищи), N53.438550, E27.232417; 33 – коп. (Узденский р-н, 0,5 км юго-восточнее д. Плитница), N53.408696, E27.543611; 34 – копаный пруд (пр.) (Узденский р-н, западная окр. д. Заболотье), N53.401077, E27.566804; 35 – коп. (Узденский р-н, юго-западная окр. д. Свиталовка), N53.421517, E27.288133; 36 – коп. (Пуховичкий р-н, южная окр. д. Волосач), N53.499753, E27.670529; 37 – коп. лесу (Слуцкий р-н, 0,85 км юго-восточнее д. Жилин Брод), N53.204004, E27.774355; 38 – коп. в поле (Слуцкий р-н, северо-западная окр. д. Варковичи), N53.068382, E27.492049; 39 – коп. на месте мелиорированного торфяника (Узденский р-н, 5,6 км северо-восточнее д. Малая Уса), N53.544446, E27.267481; 40 – коп. на месте торфоразработок (Пуховичский р-н, 1,6 км восточнее д. Сергеевичи), N53.493333, E27.772166; 41 – коп. на месте торфоразработок (Пуховичский р-н, 1,2 км юго-западнее д. Моторовщина), N53.720159, E27.875555; 43 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 0,9 км северо-западнее д. Песчанка), N53.419371, E27.908754; 44 – р. Талька (Пуховичский р-н, 0,9 км юго-восточнее д. Дубровка), N53.448996, E28.129606; 45 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 1,1 км

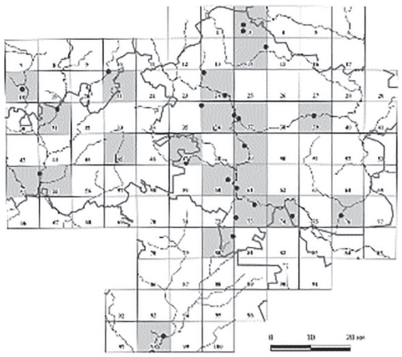


1. *P. acutifolius* Link

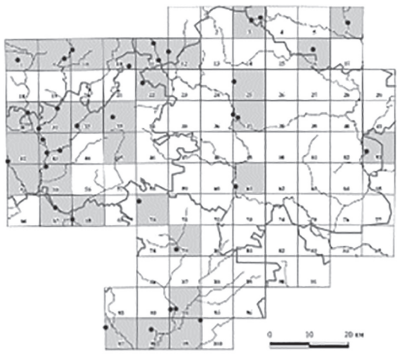


2. *P. alpinus* Balb.

3. *P. berchtoldii* Fieber

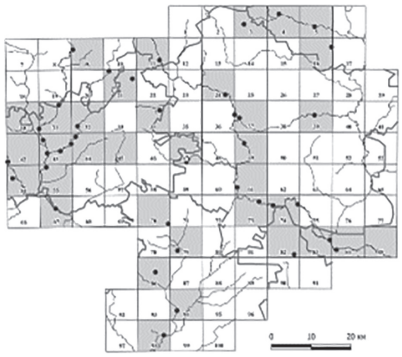


4. *P. compressus* L.

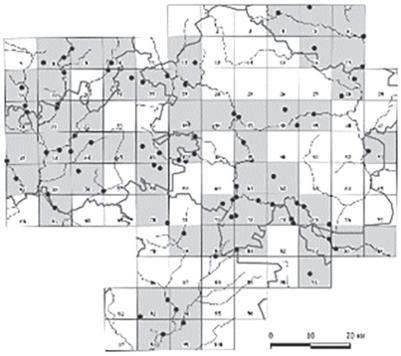


5. *P. crispus* L.

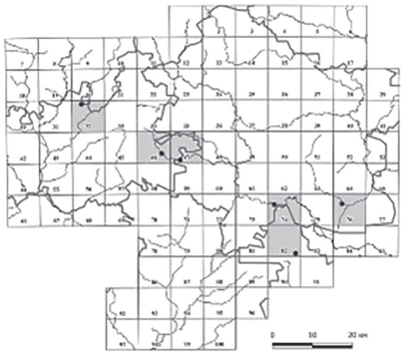
6. *P. friesii* Rupr.



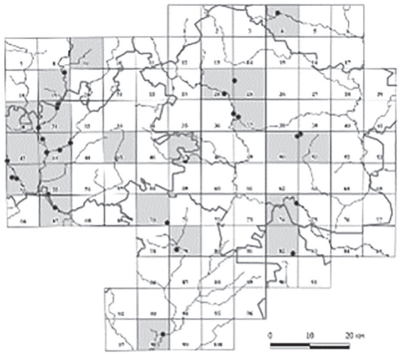
7. *P. lucens* L.



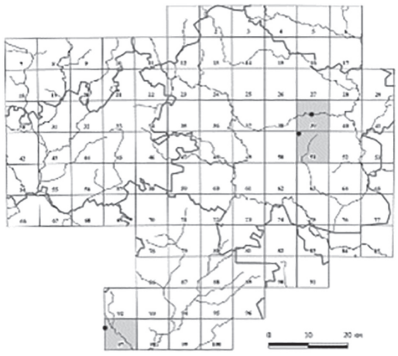
8. *P. natans* L.



9. *P. obtusifolius* Mert. et W. D. J. Koch

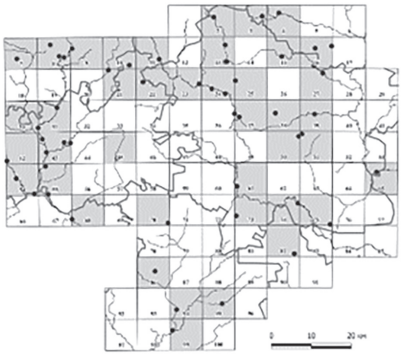


10. *P. perfoliatus* L.

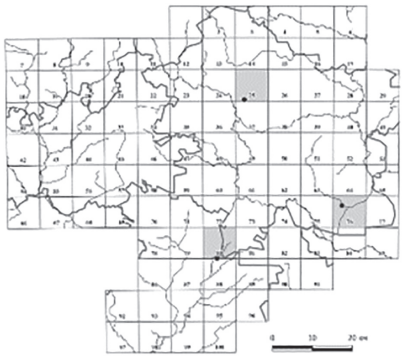


11. *P. pusillus* L.

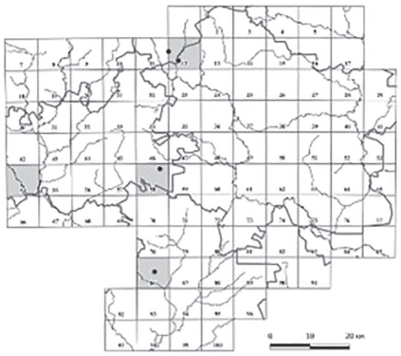
12. *P. trichoides* Cham. et Schltdl.



13. *Stuckenia pectinata* (L.) Börner

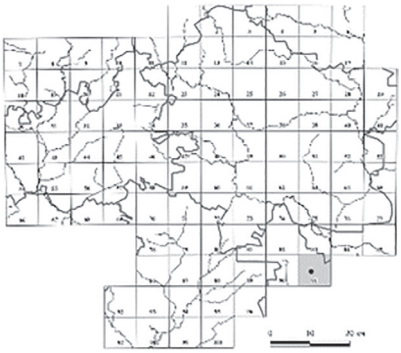


14. *P.* × *bambergensis* G. Fisch.



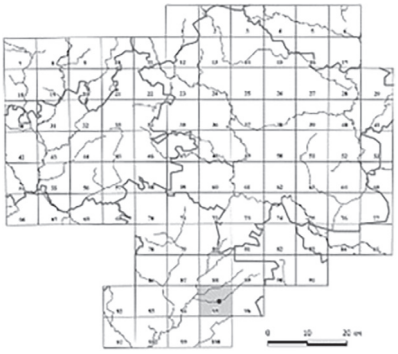
15. *P.* × *confinis* Hagstr.

16. *P.* × *fluitans* Roth



17. *P.* × *franconicus* G. Fisch.

18. *P.* × *olivaceus* Baagøe ex G. Fisch.



19. *P.* × *pusilliformis* Hagstr.

20. *P.* × *grovesii* Dandy et G. Taylor

21. *P.* × *semifructus* A. Benn.

Рис. 1. Карты-схемы распространения представителей семейства Рдестовые на территории Пуховичской равнины

Fig. 1. Grid maps showing the distribution of species and hybrids of the Pondweed family on the territory of the Pukhovichy Plain

северо-восточнее д. Любячка), N53.394341, E28.049282; 46 – мелиор. к. (Узденский р-н, 1,1 км юго-западнее д. Колодино), N53.532609, E27.562643; 47 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 1,7 км к северо-востоку от д. Липники), N53.383032, E27.990891; 48 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 3,2 км северо-западнее д. Селецк), N53.294737, E27.849497; 49 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 4,2 км северо-восточнее д. Теребуты), N53.287570, E28.057929; 50 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, 5,4 км северо-восточнее д. Теребуты), N53.298219, E28.060459; 51 – мелиор. к. (канализированный приток р. Титовка) (Пуховичский р-н, 0,5 км юго-восточнее д. Долгий), N53.557109, E27.875315; 52 – мелиор. к. (Пуховичский р-н, северо-западная окр. д. Бор), N53.524217, E27.995704; 53 – мелиор. к. (Стародорожский р-н, 3,3 км северо-восточнее д. Теребуты), N53.278149, E28.064881; 54 – мелиор. к. (Стародорожский р-н, восточная окр. д. Дражно), N53.166647, E28.133342; 55 – мелиор. к.

(Узденский р-н, 2,2 км юго-восточнее д. Чурилово), N53.490267, E27.292797; 56 – мелиор. к. (Червенский р-н, 1,5 км восточнее д. Чесловое, 2-й мелиор. к., пересекающий дорогу к д. Клинок), N53.668435, E28.144067; 57 – мелиор. к., впадающий в канаву Сутинку (Пуховичский р-н, 1,5 км юго-восточнее д. Красный Поселок), N53.274095, E28.213208; 58 – меловый карьер (Дзержинский р-н, северная окр. д. Бакиново), N53.644726, E27.030519; 59 – озеро (оз.) Безодница (Дзержинский р-н, д. Безодница), N53.636392, E27.130303; 60 – оз. Комора (Слуцкий р-н, восточная окр. д. Камора), N53.058782, E27.719442; 61 – оз. лесное (Пуховичский р-н, 0,5 км юго-западнее д. Рудица), N53.252844, E27.838574; 62 – оз. лесное (Узденский р-н, 1,8 км северо-западнее д. Валерьяны), N53.450090, E27.500359; 63 – оз. (Пуховичский р-н, 0,6 км юго-восточнее д. Ильич), N53.562186, E28.245282; 64 – вод. небольшой (Пуховичский р-н, д. Кристамполье), N53.545112, E27.720568; 65 – оз. (Слуцкий р-н, западная окр. д. Вежи), N53.279249, E27.597998; 66 – оз. пересыхающее (Пуховичский р-н, восточная окр. д. Ладымер), N53.292325, E27.833778; 67 – пруд (пр.) (Дзержинский р-н, южная окр. п. Энергетиков), N53.580845, E27.049410; 68 – пр. (Слуцкий р-н, 2,2 км юго-западнее д. Гацук), N53.327563, E27.487589; 69 – пр. (Узденский р-н, северо-восточная окр. д. Королёво), N53.602739, E27.459251; 70 – пр. на притоке р. Свислочь (Пуховичский р-н, д. Дукора), N53.674725, E27.961847; 71 – пр. на притоке р. Талька (Пуховичский р-н, 2,6 км севернее д. Сутин), N53.322068, E28.239455; 72 – пр. на р. Гривчик (Копыльский р-н, д. Харитоновка), N53.286895, E27.236723; 73 – пр. на р. Жесть (Дзержинский р-н, юго-восточная окр. д. Добринево), N53.619822, E27.372037; 74 – пр. на р. Нижняя Весейка (Слуцк., д. Омговичи), N53.096129, E27.796960; 75 – пр. на р. Рапусса (Дзержинский р-н, 0,6 км юго-западнее д. Кленовка), N53.631950, E27.293131; 76 – пр. на р. Случь (Слуцкий р-н, 1,2 км северо-западнее д. Ячево), N53.028642, E27.577837; 77 – пр. на р. Титовка (Пуховичский р-н, г. Марьина Горка), N53.521854, E28.142006; 78 – пр. на р. Шать (Узденский р-н, северо-восточная окр. д. Любяча), N53.434977, E27.564800; 79 – вод. (Пуховичский р-н, 1,3 км юго-восточнее д. Загай), N53.496857, E28.079836; 80 – пр. на реке (Дзержинский р-н, 1,2 км юго-западнее д. Малиновка), N53.650716, E27.188409; 81 – пр. на реке (Слуцкий р-н, 0,7 км восточнее д. Ануфровичи), N53.170644, E27.546286; 82 – пр. на реке (Слуцкий р-н, д. Знамя), N53.041979, E27.362346; 83 – пр. на реке (Узденский р-н, д. Старые Морги), N53.394817, E27.261076; 84 – пр. на р. Ковалевка (Пуховичский р-н, 1,15 км юго-западнее д. Ковалевичи), N53.471519, E27.700121; 85 – пр. на р. Шать (Пуховичский р-н, северо-восточная окр. д. Габриелевка), N53.419517, E27.636502; 86 – пр. на ручье (Узденский р-н, г. Узда), N53.458391, E27.207037; 87 – р. Бычок (Слуцкий р-н, д. Лучники), N53.037504, E27.533681; 88 – р. Весейка (Пуховичский р-н, 2,6 км юго-западнее д. Меденое), N53.219060, E27.853897; 89 – р. Весейка (Слуцкий р-н, юго-западная окр. д. Весея), N53.054610, E27.653785; 90 – р. Волма (Пуховичский р-н, д. Уголец), N53.600119, E28.293504; 91 – р. Волма (Червенский р-н, восточная окр. д. Красный Берег), N53.627687, E28.324074; 92 – р. Волма (Червенский р-н, пгт. Смиловичи), N53.74674, E28.00858; 93 – р. Гать (Червенский р-н, 0,3 км юго-восточнее д. Рудня Островитая), N53.728359, E28.275032; 94 – р. Гребенка (Пуховичский р-н, д. Берчуки), N53.640400, E27.636703; 95 – р. Гривчик (Копыльский р-н, западная окр. д. Корзуны), N53.276160, E27.258335; 96 – р. Железянка (Пуховичский р-н, 1 км юго-восточнее д. Мощеново), N53.454391, E28.217737; 97 – р. Жесть (Дзержинский р-н, восточная окр. д. Шикотовичи), N53.649085, E27.389908; 98 – р. Жесть (Дзержинский р-н, западная окр. д. Даниловичи), N53.597828, E27.333328; 99 – р. Лоша (Копыльский р-н, северная окр. д. Луговая), N53.313158, E27.172612; 100 – р. Лоша (Узденский р-н, 4,2 км юго-восточнее д. Слобода), N53.350095, E27.354984; 101 – р. Лоша (Узденский р-н, юго-западная окр. д. Рачица), N53.342355, E27.147841; 102 – р. Неман (Копыльский р-н, д. Песочное), N53.343803, E27.095451; 103 – р. Неман (Узденский р-н, 0,8 км восточнее д. Ерши), N53.378055, E27.028144; 104 – р. Неман (Узденский р-н, восточная окр. д. Могильно), N53.417639, E26.993260; 105 – р. Неман (Узденский р-н, восточная окр. д. Костеши), N53.349543, E27.058273; 106 – р. Неманец (Узденский р-н, 1,5 км южнее д. Борки), N53.458983, E27.308104; 107 – р. Осиновка (Пуховичский р-н, 1,4 км юго-восточнее д. Ветеревичи 2), N53.336541, E27.851472; 108 – р. Перетуть (Дзержинский р-н, северо-западная окр. д. Логовище), N53.540459, E27.061623; 109 – р. Перетуть (Дзержинский р-н, южная окр. д. Логовище), N53.526389, E27.068394; 110 – р. Птичь (Пуховичский р-н, 0,6 км севернее д. Кухаревка), N53.567658, E27.808017; 111 – р. Птичь

(Пуховичский р-н, 0,9 км юго-восточнее д. Птичанская), N53.458892, E27.878582; 112 – р. Птичь (Пуховичский р-н, 1,1 км восточнее д. Русаковичи), N53.515561, E27.860644; 113 – р. Птичь (Пуховичский р-н, восточная окр. д. Ветеревичи), N53.362202, E27.851388; 114 – р. Птичь (Пуховичский р-н, восточная окр. д. Поречье), N53.329542, E27.933997; 115 – р. Птичь (Минский р-н, восточная окр. аг. Крупица), N53.682122, E27.542692; 116 – р. Птичь (Минский р-н, восточная окр. д. Самуэлево), N53.644154, E27.561685; 117 – р. Птичь (Могилёвская обл., Осиповичский р-н, 1,5 км восточнее д. Житин), N53.244119, E28.193932; 118 – р. Птичь (Могилёвская обл., Осиповичский р-н, д. Крынка), N53.216599, E28.380952; 119 – р. Птичь (Могилёвская обл., Осиповичский р-н, северная окр. д. Дричин), N53.220785, E28.224352; 120 – р. Птичь (Пуховичский р-н, 0,3 км юго-восточнее д. Мельница), N53.315551, E28.104469; 121 – р. Птичь (Пуховичский р-н, 0,4 км севернее д. Озеричино), N53.578208, E27.757915; 122 – р. Птичь (Пуховичский р-н, северо-западная окр. д. Ленинский), N53.589115, E27.710122; 123 – р. Птичь (северная окр. д. Выемка), N53.320069, E27.987289; 124 – р. Птичь (северная окр. д. Русаковичи), N53.522653, E27.843109; 125 – р. Птичь (Пуховичский р-н, северо-восточная окр. д. Подгатье), N53.607137, E27.593831; 126 – р. Птичь (Пуховичский р-н, д. Клетное), N53.322709, E28.079757; 127 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, 0,8 км юго-западнее д. Хочин), N53.629781, E28.139718; 128 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, 1,6 км северо-восточнее д. Зазерье), N53.675543, E27.808023; 129 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, д. Ваньковщина), N53.737329, E27.765385; 130 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, окр. д. Слобода), N53.612919, E28.172668; 131 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, 1,3 км восточнее д. Рыбцы), N53.638671, E27.813827; 132 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, северо-восточная окр. д. Жоровка), N53.650187, E28.019087; 133 – р. Свислочь (Пуховичский р-н, южная окр. д. Орешковичи), N53.392670, E28.373505; 134 – р. Слоуст (Пуховичский р-н, д. Труд), N53.734223, E27.911795; 135 – р. Слоуст (Червенский р-н, 0,4 км южнее д. Смогоровка), N53.739347, E27.946109; 136 – р. Случь (Слуцкий р-н, 1,2 км северо-восточнее д. Городище), N53.105819, E27.594659; 137 – р. Случь (Слуцкий р-н, 3,4 км северо-западнее д. Адамово), N53.255259, E27.655752; 138 – р. Случь (Слуцкий р-н, северо-западная окр. д. Прощицы), N53.084357, E27.626923; 139 – р. Талька (Пуховичский р-н, 1,4 км северо-восточнее д. Заперинье), N53.390709, E28.135248; 140 – р. Тепленька (Пуховичский р-н, западная окр. д. Городище), N53.593392, E27.501308; 141 – р. Тепленька (Узденский р-н, 0,3 км юго-западнее д. Короневские), N53.575958, E27.565907; 142 – р. Уздянка (Узденский р-н, 0,6 км юго-западнее д. Бервищи), N53.442267, E27.195417; 143 – р. Уздянка (Узденский р-н, восточная окр. д. Зеньковичи), N53.499239, E27.254685; 144 – р. Уздянка (Узденский р-н, 0,8 км юго-западнее д. Сымончицы), N53.469873, E27.241922; 145 – р. Уса (Дзержинский р-н, 2,5 км южнее д. Станьково), N53.614447, E27.207683; 146 – р. Уса (Дзержинский р-н, северная окр. д. Станьково), N53.647601, E27.207063; 147 – р. Уса (Дзержинский р-н, восточная окр. д. Плоское), N53.544447, E27.183780; 148 – р. Уса (Дзержинский р-н, юго-западная окр. д. Коски), N53.667346, E27.236830; 149 – р. Уса (Узденский р-н, 0,45 км северо-западнее д. Малая Уса), N53.536071, E27.180300; 150 – р. Уса (Узденский р-н, 0,6 км северо-западнее д. Низок), N53.405412, E27.137162; 151 – р. Уса (Узденский р-н, 0,6 км западнее д. Сокольщина), N53.491048, E27.109946; 152 – р. Уса (Узденский р-н, восточная окр. д. Семеновичи), N53.436717, E27.140757; 153 – р. Уса (Узденский р-н, западная окр. д. Кухтичи), N53.466348, E27.125248; 154 – р. Уса (Узденский р-н, северная окр. д. Подсадские), N53.393797, E27.113408; 155 – р. Червенка (Червенский р-н, 1,8 км юго-восточнее д. Лежни), N53.694682, E28.327837; 156 – р. Шать (Пуховичский р-н, аг. Шацк), N53.433357, E27.694657; 157 – Руденский мелиор. к. (Пуховичский р-н, западная окр. г. п. Руденск), N53.596350, E27.846277; 158 – старица (стар.) р. Случь (Слуцкий р-н, д. Мал. Падерь), N53.037425, E27.611600; 159 – стар. р. Свислочь (Пуховичский р-н, 2,4 км северо-западнее д. Леоновка), N53.439614, E28.345715.

Все представители семейства Рдестовые, отмеченные в границах Пуховичской равнины, являются многолетними растениями и входят в экологическую группу гидрофитов (2 вида – гидрофиты укореняющиеся с плавающими на поверхности воды листьями, остальные – погруженные укореняющиеся). Роль видов семейства в образовании водного ядра флоры равнины значительна – 34,2 % (44,7 % с учетом гибридов).

По системе жизненных форм Х. Раункиера Рдестовые относятся к подтипу криптофитов-гидрофитов (37,1 % всех видов данной группы в пределах равнины) – одному из самых богатых

видами (35) подтипов криптофитов во флоре водных объектов Пуховичской равнины наряду с криптофитами-гелофитами (36) и частично розеточными гемикриптофитами (36) [11].

Большинство рдестов (кроме *P. obtusifolius, P. pusillus*), а также штукения гребенчатая, доминируют в сообществах водных растений. При этом фитоценотическая значимость гибридов довольно низкая (являются ассектаторами, часто встречаются единично), кроме образованного двумя габитуально мощными родительскими видами реофильного *P.* × *fluitans*, а также *P.* × *bambergensis*, поселяющегося в местообитаниях, свободных от других водных растений: в небольших сильно затененных копанях на очень малых глубинах (0,1–0,4 м), на мелководных участках каналов с торфянистым грунтом.

По отношению к фактору освещенности все виды семейства Рдестовые Пуховичской равнины – сциогелиофиты, сходным образом приспособленные к обитанию в толще воды с особым световым режимом.

Типично-пресноводными являются 61,5 % выявленных видов, условно-пресноводными (*P. lucens* и *P. obtusifolius*) и слабосолоновато-пресноводными (*P. friesii, P. perfoliatus*) – по 15,4 %, сильносолоновато-пресноводными (*Stuckenia pectinata*) – 7,7 % видов.

Нейтрофилами являются 61,5 % видов семейства, остальные виды – умеренные ацидофилы. Наличие фракции видов, устойчивых к повышенной кислотности вод объясняется широким распространением на юге и в центре Пуховичской равнины озерно-болотных ландшафтов.

По отношению к обеспеченности вод минеральным азотом среди рассматриваемых видов 76,9 % – мезотрофные (среди которых 23,1 % – эвмезотрофные, 7,7 % – олигомезотрофные), 23,1 % – мезоэвтрофные. Поэтому можно прогнозировать снижение видового богатства семейства Рдестовые во флоре Пуховичской равнины при дальнейшем повышении трофности водоемов и водотоков.

Среди рассматриваемых представителей семейства преобладают виды с обширными ареалами, относящиеся к голарктическому (53,8 %), плюрирегиональному (23,1 %), евразиатскому (15,4 %) типам региональных географических элементов и плюризональному (30,8 %), бореосубмеридиональному (30,8 %), борео-меридиональному (23,1 %) зональным типам геоэлементов.

При этом в границах изучаемого региона большая часть видов встречается редко (53,8 %), довольно редко (15,4 %) и изредка (23,1 %). Только *P. natans* распространен широко (довольно часто), причем плотность его локалитетов напрямую связана с локальной густотой речной сети (рис. 1, карта 8). Рис. 2 отражает вклад водных экосистем разного типа в поддержание видового разнообразия видов и гибридов Рдестовых.

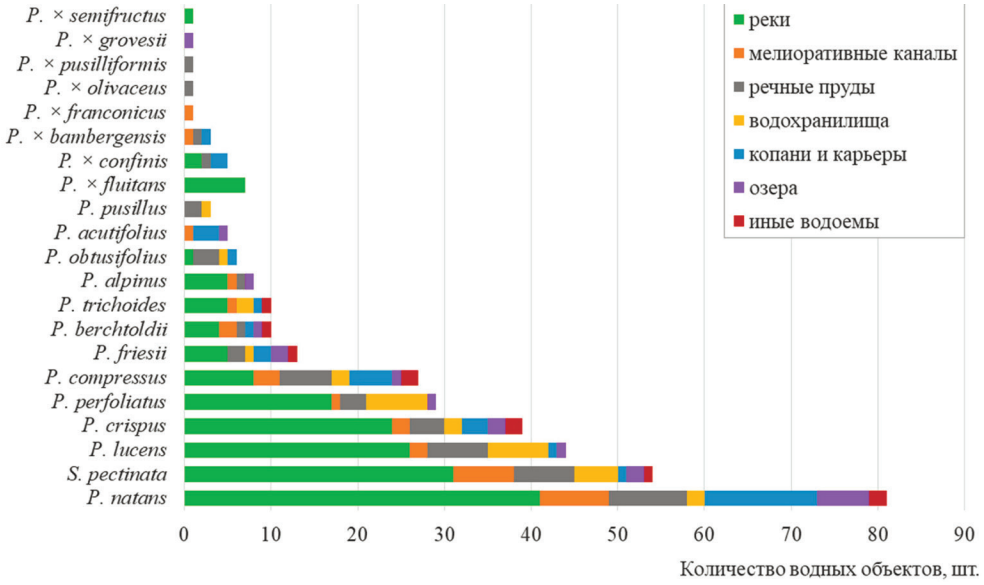


Рис. 2. Распределение представителей семейства Рдестовые по различным водным объектам Пуховичской равнины

Fig. 2. Distribution of species and hybrids of the Pondweed family in various water bodies of the Pukhovichy Plain

Речные экосистемы являются основным местом произрастания (более 50 % локалитетов) для всех видов (*P. alpinus, P. lucens, P. natans, P. perfoliatus*) и одного гибрида (*P. × fluitans*) широколистных рдестов, а также для узколистных *Stuckenia pectinata* и *P. × semifructus*. При этом многие виды приурочены к средним и малым рекам в центральной (долина р. Птичь) (*P. compressus, P. lucens*) и западной частях равнины (долина р. Усса) (*P. crispus, P. friesii, P. lucens*). Примечательно, что самые редкие рдесты региона (*P. pusillus*, *P. acutifolius*, *P. × bambergensis*, *P. × franconicus, P. × olivaceus, P. × pusilliformis, P. × grovesii*) не встречались в реках. Их местом произрастания являются искусственные и антропогенно трансформированные водоемы и водотоки (мелиоративные каналы, речные пруды, копани, водохранилища).

На территории Пуховичской равнины не отмечено ни одного случая совместной (в одном местообитании) встречаемости гибридов с обоими родительскими видами, и лишь 2 наиболее часто обнаруживаемых гибрида (*P. × confinis, P. × fluitans*) из 8 (в 4 из 12 локалитетов) произрастали с одним родительским видом (таблица).

Частота совместной встречаемости гибридов и родительских видов в водных объектах Пуховичской равнины

Frequency of co-occurrence of hybrids and parental species in water bodies of the Pukhovichy Plain

Гибриды	Число находок родительских видов в одном водном объекте с гибридом/общее число локалитетов гибрида		Наличие родительских видов в ячейках сетки, содержащих гибрид, или в 1 и более из 8 смежных	
	1-ый родительский вид	2-ой родительский вид	1-ый родительский вид	2-ой родительский вид
P. × bambergensis	0/3	0/3	–	+
P. × confinis	0/5	2/5	–	+
P. × fluitans	1/7	1/7	+	+
P. × franconicus	0/1	0/1	–	–
P. × olivaceus	0/1	0/1	–	–
P. × pusilliformis	0/1	0/1	–	+
P. × semifructus	0/1	0/1	–	+
P. × grovesii	0/1	0/1	–	–

Три гибрида находились на достаточно большом удалении от мест произрастания обоих родительских видов, оставшиеся 4 – удалены от одного из них. Гибридизировали в основном узколистные рдесты (ими образовано 6 из 8 гибридов), хотя гибридизация широколистных рдестов не менее обычна на сопредельных территориях [4].

Поскольку изучение гибридных таксонов используется для определения взаимосвязи между флорой территории в прошлом и настоящем [6], на основании анализа сеточных карт (см. рис. 1) и данных таблицы можно предполагать более широкое распространение родительских видов в границах равнины несколько десятилетий назад, до повсеместного ускорения снижения разнообразия водных растений [9]. На сокращение численности их популяций (наряду с другими видами водного ядра флоры), скорее всего, повлияли загрязнение, эвтрофирование и иная антропогенная трансформация водных экосистем, на что уже указывалось при изучении структуры водной флоры региона [11]. Кроме того, по современной локализации некоторых гибридов видно, что граница распространения многих видов на равнине ранее, возможно, проходила южнее либо севернее. Так, у *P. trichoides, P. friesii* все известные в настоящее время локалитеты расположены севернее мест регистрации гибридов с их участием, а у *P. obtusifolius* – южнее. Сами гибриды встречаются на сельскохозяйственно освоенных и мелиорированных землях в ячейках сетки с лесистостью 33 % (*P. × franconicus*), 17 % (*P. × pusilliformis*), 7 % (*P. × semifructus*), т. е. их антропотолерантность выше, чем родительских видов. Однако гибридизация в пределах равнины – в настоящее время явление нечастое и, поскольку местообитания узколистных рдестов относительно редки и пространственно разобщены, в ближайшие 10–20 лет можно ожидать снижения разнообразия гибридных таксонов в водной флоре этой территории.

Заключение. В составе водной флоры Пуховичской равнины семейство Рдестовые включает 12 видов и 8 гибридов рода Рдест, а также 1 вид рода Штукения. Из них 4 вида (*P. acutifolius*,

P. trichoides, P. obtusifolius, P. berchtoldii) и 4 гибрида (*P. × semifructus, P. × bambergensis, P. × fluitans, P. × pusilliformis*) являются новыми для всех административных районов региона, 3 гибрида (*P. × franconicus, P. × olivaceus, P. × grovesii*) – новыми для флоры Беларуси.

По составу эко- и биоморф рдестовые, отмеченные в пределах равнины, – довольно однородная группа растений. Это произрастающие в толще воды гидрофиты, в основном типично-пресноводные (61,5 %) многолетники, криптофиты-гидрофиты, сциогелиофиты, нейтрофилы (61,5 %) или умеренные ацидофилы (38,5 %), мезотрофы (76,9 %) или мезоэвтрофы (23,1 %). Большинство видов рдестов могут выступать в водных фитоценозах в качестве доминантов и субдоминантов, являясь неотъемлемой частью растительного покрова водных объектов исследуемой территории, в то время как фитоценотическая значимость большинства гибридов незначительна.

В сохранении видового разнообразия узколистных рдестов (и их гибридов, кроме *P. × semifructus*) Пуховичской равнины главная роль принадлежит искусственным (мелиоративные каналы, копани и карьеры) и антропогенно трансформированным (водохранилища, речные пруды) водным объектам, к которым приурочено 57,6 % их мест произрастания (50–100 % для отдельных видов). Основная часть местообитаний (57,7 %, или 51–100 %) широколистных рдестов приурочена к рекам. Сходного распределения видов рдестов по водным объектам следует ожидать и на других равнинных территориях Центральной геоботанической подзоны.

Наибольшей частотой встречаемости в границах исследуемого региона характеризуются виды секций *Potamogeton* (*P. natans, P. lucens*) и *Batrachoseris* (*P. crispus*), а также *S. pectinata*, освоившие 5–6 различных типов водных объектов, но распространенные преимущественно в реках. Вероятно, перечисленные виды будут наиболее устойчивы в водной флоре Пуховичской равнины в ближайшие десятилетия наряду с реже встречающимися *P. perfoliatus, P. compressus,* также способными произрастать в водных объектах 5 типов. Редко и очень редко в пределах региона регистрировались все гибриды, а также практически все узколистные рдесты (*P. friesii, P. acutifolius, P. trichoides, P. obtusifolius, P. pusillus, P. berchtoldii*). Отмеченная связь морфологических групп рдестовых с частотой встречаемости, вероятно, объясняется меньшей генетической изменчивостью видов секции *Graminifolii* по сравнению с широколистными рдестами [6].

Особенностью представителей изучаемого семейства в пределах Пуховичской равнины является сравнительно высокая гибридогенная активность группы узколистных рдестов по отношению к указываемой для других территорий за пределами Беларуси [4, 23] и дальнейшее распространение образовавшихся гибридов в отсутствие обоих (реже одного) родительских видов, приуроченность многих редких гибридов к искусственным и антропогенно трансформированным водным объектам на мелиорированных и селитебных территориях.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Исследование проведено при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант БРФФИ-М № Б23М-010 «Оценка антропоустойчивости и прогноз динамики водной флоры в условиях различных антропогенных нагрузок» на 2023–2025 гг., № ГР 20231212 от 02.05.2023).

Acknowledgements. The study was financed by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant BRFFR № B23M-010 «Assessment of anthropotolerance and forecast of the dynamics of aquatic flora in conditions of various anthropogenic pressures» for 2023–2025, No. GR 20231212 dated 02.05.2023).

Список использованных источников

1. Распопов, И. М. Сравнительный анализ водной флоры России и мира / И. М. Распопов, В. Г. Папченков, В. В. Соловьева // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2011. – Т. 13, № 1. – С. 16–27.

2. Флора Беларуси. Сосудистые растения: в 6 т. / Д. И. Третьяков, Д. В. Дубовик, А. Н. Скуратович [и др.]; под общ. ред. В. И. Парфёнова; Нац. акад. наук Беларуси, Ин-т эксперим. ботаники имени В. Ф. Купревича. – Минск: Беларус. навука, 2013. – Т. 2. – 447 с.

3. Molecular phylogenetics of an aquatic plant lineage, Potamogetonaceae / C. Lindqvist, J. De Laet, R. R. Haynes [et al.] // Cladistics. – 2006. – Vol. 22, N 6. – P. 568–588. https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00124.x

4. Капитонова, О. А. Рдестовые (Potamogetonaceae Dumort.) во флоре макрофитов Вятско-Камского Предуралья / О. А. Капитонова // Труды Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина Российской академии наук. – 2015. – № 71 (74). – С. 60–71.

5. Kaplan, Z. Molecular identification of hybrids from a former hot spot of *Potamogeton* hybrid diversity / Z. Kaplan, J. Fehrer // Aquatic Botany. – 2013. – Vol. 105. – P. 34–40. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.11.002

6. Hybridization between the linear-leaved *Potamogeton* species in Turkey / C. Aykurt, J. Fehrer, D. Sarı [et al.] // Aquatic Botany. – 2017. – Vol. 141. – P. 22–28. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.05.005

7. Kaplan, Z. New hybrid combinations revealed by molecular analysis: the unknown side of North American pondweed diversity (*Potamogeton*) / Z. Kaplan, J. Fehrer, C. B. Hellquist // Systematic Botany. – 2009. – Vol. 34, N 4. – P. 625–642. https://doi.org/10.1600/036364409790139745

8. Zalewska-Gałosz, J. Molecular evidence for two rare *Potamogeton natans* hybrids with reassessment of *Potamogeton* hybrid diversity in Poland / J. Zalewska-Gałosz, M. Ronikier // Aquatic Botany. – 2012. – Vol. 103. – P. 15–22. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.005

9. Garcia-Murillo, P. Decline of aquatic plants in an iconic European protected natural area / P. Garcia-Murillo, C. Díaz-Paniagua, R. Fernández-Zamudio // Journal for Nature Conservation. – 2025. – Vol. 84. – Art. 126814. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2024.126814

10. Серегин, А. П. Флора Владимирской области: анализ данных сеточного картирования / А. П. Серегин. – Москва: Т-во науч. изд. КМК, 2014. – 441 с.

11. Савицкая, К. Л. Структура флоры водоемов и водотоков Пуховичской равнины / К. Л. Савицкая // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. / Нац. акад. наук Беларуси [и др.]. – Минск, 2024. – Вып. 53. – С. 28–37.

12. Щербаков, А. В. Изучение и анализ региональных флор водоемов / А. В. Щербаков // Гидроботаника: методология, методы: материалы Школы по гидроботанике, Борок, 8–12 апр. 2003 г. / Ин-т биол. внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН; науч. ред.: В. Г. Папченков [и др.]. – Рыбинск, 2003. – С. 56–69.

13. WFO (2024): World Flora Online [website]. – URL: http://www.worldfloraonline.org (дата обращения: 11.11.2024).

14. Папченков, В. Г. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины: проект / В. Г. Папченков, А. В. Щербаков, А. Г. Лапиров. – Рязань: Сервис, 2003. – 21 с.

15. Zeigerwerte von Pflanzen in MittelEuropa / H. Ellenberg, H. E. Weber, R Düll [et al.]. – Göttingen: Verl. Erich Goltze Göttingen, 1991. – 216 S. – (Scripta Geobotanica; Bd. 18).

16. Indicator.values-tables-2022-11-07-Zenodo.v2.xlsx // Zenodo. – URL: https://zenodo.org/records/7427088/files/Indicator.values-tables-2022-11-07-Zenodo.v2.xlsx?download=1 (date of access: 11.11.2024).

17. Капитонова, О. А. Флора макрофитов Вятско-Камского Предуралья / О. А. Капитонова. – Ярославль: Филигрань, 2021. – 568 с.

18. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora: in 3 Bd. / ed.: H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert. – Jena: Gustav Fischer, 1965. – Bd. 1. – 583 S.

19. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora: in 3 Bd. / ed.: H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert. – Jena: Gustav Fischer, 1978. – Bd. 2. – 421 S.

20. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora: in 3 Bd. / ed.: H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert. – Jena: Gustav Fischer, 1992. – Bd. 3. – 688 S.

21. Raunkiaer, C. Types biologiques pour la geographie botanique. Oversigt Over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger / C. Raunkiaer // Academie Royale Des Sciences Et Des Lettres: De Danemark Extrait Du Bulletin De L′annee. – 1905. – N 5. – P. 346–437.

22. Raunkiaer, C. The life forms of plants and statistical plant geography / C. Raunkiaer. – Oxford: Clarendon Press, 1934. – 632 p.

23. Конева, Н. В. Рдестовые (Potamogetonaceae) Самарской области / Н. В. Конева, В. В. Соловьева, С. В. Саксонов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2006. – Т. 8, № 1. – С. 297–304.

References

1. Raspopov I. M., Papchenkov V. G., Solov'eva V. V. Comparative analysis of the aquatic flora of Russia and the world. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2011, vol. 13, no. 1, pp. 16–27 (in Russian).

2. Tret'yakov D. I., Dubovik D. V., Skuratovich A. N., Parfenov V. I., Yakovleva I. M., Lebed'ko V. N., Bednarskaya I. A., Lazarevich S. V., Zhitenev L. A. *Flora of Belarus. Vascular plants: in 6 volumes. Vol. 2*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2013. 447 p. (in Russian).

3. Lindqvist C., De Laet J., Haynes R. R., Aagesen L., Keener B. R., Albert V. A. Molecular phylogenetics of an aquatic plant lineage, Potamogetonaceae. *Cladistics,* 2006, vol. 22, no. 6, pp. 568–588. https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2006.00124.x

4. Kapitonova O. A. Pondweeds (Potamogetonaceae Dumort.) in the macrophyte flora of the Vyatka-Kama Cis-Urals. *Trudy Instituta biologii vnutrennikh vod imeni I. D. Papanina Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the I. D. Papanin Institute of Inland Water Biology of the Russian Academy of Sciences], 2015, vol. 71, no. 74, pp. 60–71 (in Russian).

5. Kaplan Z., Fehrer J. Molecular identification of hybrids from a former hot spot of *Potamogeton* hybrid diversity. *Aquatic Botany*, 2013, vol. 105, pp. 34–40. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.11.002

6. Aykurt C., Fehrer J., Sarı D., Kaplan Z., Deniz İ. G., Aydemir E., İmir N. Hybridization between the linear-leaved *Potamogeton* species in Turkey. *Aquatic Botany*, 2017, vol. 141, pp. 22–28. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.05.005

7. Kaplan Z., Fehrer J., Hellquist C. B. New hybrid combinations revealed by molecular analysis: the unknown side of North American pondweed diversity *(Potamogeton). Systematic Botany*, 2009, vol. 34, no. 4, pp. 625–642. https://doi.org/10.1600/036364409790139745

8. Zalewska-Gałosz J., Ronikier M. Molecular evidence for two rare *Potamogeton natans* hybrids with reassessment of *Potamogeton* hybrid diversity in Poland. *Aquatic Botany*, 2012, vol. 103, pp. 15–22. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.05.005

9. Garcia-Murillo P., Díaz-Paniagua C., Fernández-Zamudio R. Decline of aquatic plants in an iconic European protected natural area. *Journal for Nature Conservation*, 2025, vol. 84, art. 126814. https://doi.org/10.1016/j.jnc.2024.126814

10. Seregin A. P. *Flora of the Vladimir Region: analysis of grid mapping data.* Moscow, Scientific Publishing House KMK, 2014. 441 p. (in Russian).

11. Savitskaya K. L. Flora structure of the Pukchovichy plain waterbodies and waterflows. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): collection of scientific papers]. Minsk, 2024, iss. 53, pp. 28–37 (in Russian).

12. Shcherbakov A. V. Study and analysis of regional floras of water bodies. *Gidrobotanika: metodologiya, metody: materialy Shkoly po gidrobotanike (Borok, 8–12 aprelya 2003 goda)* [Hydrobotany: Methodology, Methods: Proceedings of the School of Hydrobotany (Borok, April 8–12, 2003)]. Rybinsk, 2003, pp. 56–69 (in Russian).

13. *WFO: World Flora Online (2024).* Available at: http://www.worldfloraonline.org (accessed 11.11.2024).

14. Papchenkov V. G., Shcherbakov A. V., Lapirov A. G. *Basic hydrobotanical concepts and accompanying terms: project.* Ryazan, Servis Publ., 2003. 21 p. (in Russian).

15. Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W., Paulissen D. *Scripta Geobotanica. Vol. 18. Zeigerwerte von Pflanzen in MittelEuropa.* Göttingen: Verlag Erich Goltze Göttingen, 1991. 216 S.

16. Indicator.values-tables-2022-11-07-Zenodo.v2.xlsx. *Zenodo.* Available at: https://zenodo.org/records/7427088/files/Indicator.values-tables-2022-11-07-Zenodo.v2.xlsx?download=1 (accessed 11.11.2024).

17. Kapitonova O. A. *Flora of macrophytes of the Vyatka-Kama Cis-Urals: monograph.* Yaroslavl, Filigran' Publ., 2021. 568 p. (in Russian).

18. Meusel H., Jäger E., Weinert E. (ed.). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 1.* Jena, Gustav Fischer, 1965. 583 S.

19. Meusel H., Jäger E., Weinert E. (ed.). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 2.* Jena, Gustav Fischer, 1978. 421 S.

20. Meusel H., Jäger E., Weinert E. (ed.). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Bd. 3.* Jena, Gustav Fischer, 1992. 688 S.

21. Raunkiaer C. Types biologiques pour la geographie botanique. Oversigt Over Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger. *Academie Royale Des Sciences Et Des Lettres: De Danemark Extrait Du Bulletin De L'annee*, 1905, no. 5, pp. 346–437.

22. Raunkiaer C. *The life forms of plants and statistical plant geography.* Oxford, Clarendon Press, 1934. 632 p.

23. Koneva N. V., Solov'eva V. V., Saksonov S. V. Pondweeds (Potamogetonaceae) of Samara Region. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi akademii nauk* [Proceedings of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences], 2006, vol. 8, no. 1, pp. 297–304 (in Russian).

Информация об авторах

Савицкая Карина Леонидовна – научный сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: karina_savv@mail.ru

Дубовик Дмитрий Васильевич – кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник. Институт экспериментальной ботаники НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dvdubovik73@gmail.com

Джус Максим Анатольевич – кандидат биологических наук. ОО «Ботаническое общество» (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: dzhus.maxim@gmail.com

Information about the authors

Karina L. Savitskaya – Researcher. Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: karina_savv@mail.ru

Dmitry V. Dubovik – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dvdubovik73@gmail.com

Maxim A. Dzhus – Ph. D. (Biol.). Botanical Society (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: dzhus.maxim@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК: 581.14;581.19
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264

Поступила в редакцию 31.03.2025
Received 31.03.2025

И. А. Овчинников[1], Ж. Н. Калацкая[1], В. В. Николайчук[2], К. С. Гилевская[2], И. М. Морозова[3]

[1]Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
[2]Институт химии новых материалов Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь
[3]Витебский государственный университет имени П. М. Машерова, Витебск, Республика Беларусь

ВЛИЯНИЕ КОНЪЮГИРОВАННЫХ С ХИТОЗАНОМ ОКСИКОРИЧНЫХ КИСЛОТ НА РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ *CUCUMIS SATIVUS* L. В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОГО ЗАСОЛЕНИЯ

Аннотация. Исследовано влияние лиофилизированных конъюгатов хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами на морфометрические и биохимические параметры растений огурца сорта Малышок (*Cucumis sativus* L.), выращиваемых до стадии образования плодов в условиях хлоридно-натриевого почвенного засоления. Растворами конъюгатов обрабатывали семена и растения в период появления первого настоящего листа. Условия почвенного засоления создавали посредством прикорневого полива раствором хлорида натрия. Выявлено, что на стадии развития листьев и появления боковых побегов применение конъюгатов (преимущественно Х30-КФК) стимулирует ростовые процессы в оптимальных условиях выращивания, а также способствует ускорению адаптации растений к стрессовому воздействию за счет аккумуляции пролина и поддержания водного баланса в листьях. На стадии образования плодов конъюгаты стимулировали рост растений огурца в оптимальных и стрессовых условиях и ускоряли переход к генеративной фазе развития. Применение данных соединений снижало негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого почвенного засоления на растения огурца, угнетая образование активных форм кислорода (АФК) и поддерживая целостность плазматических мембран, о чем свидетельствует низкий уровень утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода.

Ключевые слова: огурец, хитозан, кофейная кислота, феруловая кислота, конъюгаты, солевой стресс, морфофизиологические показатели, пролин, продукты перекисного окисления липидов (ПОЛ), выход электролитов, относительное содержание воды (ОСВ)

Для цитирования: Влияние конъюгированных с хитозаном оксикоричных кислот на рост и развитие растений *Cucumis sativus* L. в условиях почвенного засоления / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 253–264. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264

Igor A. Ovchinnikov[1], Joanna N. Kalatskaja[1], Viktoria V. Nikalaichuk[2], Kseniya S. Hileuskaya[2], Inna M. Morozova[3]

[1]V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
[2]Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
[3]Vitebsk State University named after P. M. Masherov, Vitebsk, Republic of Belarus

EFFECT OF CHITOSAN–HYDROXYCINNAMIC ACID CONJUGATES ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF CUCUMBER PLANTS (*CUCUMIS SATIVUS* L.) UNDER SOIL SALINITY CONDITIONS

Abstract. The present study investigates the impact of lyophilized chitosan conjugates with ferulic (Ch30-FA) and caffeic (Ch30-CA) acids on the morphometric and biochemical parameters of a cucumber plant (*Cucumis sativus* L.) Malyshok variety cultivated prior to the onset of fruit development under sodium chloride salinity conditions. The seeds and plants were treated with conjugate solutions during the stage of first true leaf appearance. The creation of soil salinization conditions involved the soil application of sodium chloride solution. The results demonstrated that treatment with conjugates, particularly Ch30-CA, enhanced plant growth during the process of leaf development and formation of lateral shoots under optimal conditions. Additionally, it facilitated the plants adaptation to salt stress by increasing proline levels and maintaining water balance in the leaves. The application of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates has been demonstrated to stimulate cucumber plant growth under both optimal and stressful conditions, thereby accelerating the transition to the generative phase of development. Furthermore, the application of Ch30-CA and Ch30-FA has been demonstrated to mitigate the sodium chloride salt stress experienced by cucumber plants. The inhibition of reactive oxygen species formation and the maintenance of plasma membrane integrity, as evidenced by low levels of electrolyte leakage from cucumber plant leaf cells and low proline content during fruit development, were also demonstrated.

Keywords: cucumber, chitosan, caffeic acid, ferulic acid, conjugates, salt stress, morpho-physiological indicators proline, lipid peroxidation, electrolyte leakage, relative water content

For citation: Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Morozova I. M. Effect of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates on the growth and development of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) under soil salinity conditions. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 253–264 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2025-70-3-253-264

Введение. Засоление является основным абиотическим стрессом, который серьезно влияет на рост и развитие культурных растений начиная с прорастания семян и до сбора урожая. Большинство растений (и особенно сельскохозяйственные культуры) чувствительны к Na^+ и Cl^- в течение своего жизненного цикла. Солевой стресс снижает их рост и продуктивность [1], влияя на все важные физиологические и метаболические пути [2]. Различные биологические процессы в растениях нарушаются в результате дисбаланса содержания питательных веществ, а также ионного и осмотического стресса и (или) сочетания этих факторов в результате солевого стресса [3, 4]. Большая часть повреждений в условиях различных осмотических стрессовых воздействий чаще всего обусловлена усиленной продукцией активных фирм кислорода (АФК). АФК образуются и в процессе нормального клеточного метаболизма, но соотношение между продукцией АФК и их элиминацией в стрессовых условиях нарушается. Избыток АФК приводит к быстрой инактивации ферментов в клетках растений, вызывает перекисное окисление липидов, ингибирует синтез ДНК и белков, повреждает нуклеиновые кислоты, разрушает мембраны и в конечном итоге приводит к гибели клеток [5].

Использование биологически активных соединений, которые являются одновременно экологичными и доступными для растений, представляет собой эффективный подход к преодолению негативного воздействия солевого стресса на прорастание семян, рост и развитие растений, их продуктивность.

Хитозан – биологически активное соединение, полимер природного происхождения, который является одним из наиболее широко изучаемых и коммерчески доступным полисахаридом благодаря отсутствию токсичности для млекопитающих и микроорганизмов, биосовместимости, биоразлагаемости, антиоксидантным и антимикробным свойствам [6].

Показано, что хитозан и его олигомеры повышают устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам, включая засоление. Обнаружено, что применение хитозана нивелирует осмотический стресс, регулируя ионный гомеостаз и поглощая АФК, и тем самым снижает перекисное окисление липидов и окислительный стресс у растений, что приводит к поддержанию целостности мембран, повышению активности антиоксидантных ферментов и увеличению общего содержания алкалоидов в растениях в условиях солевого стресса. Отмечено, что уровень супероксид-аниона и подавление свободных радикалов липидов повышается одновременно со снижением молекулярной массы и степени деацетилирования у хитозана. [7].

Кроме того, обработка хитозаном способствует повышению содержания хлорофилла в растениях, испытывающих солевой стресс, что указывает на его роль в смягчении неблагоприятных последствий и улучшении параметров роста [8].

Однако некоторые физико-химические свойства, такие как растворимость только в кислой среде и структурная неоднородность (молекулы с разной степенью полимеризации, молекулярной массой и степенью ацетилирования), ограничивают биологическую активность хитозана.

Наличие многочисленных аминогрупп в полимерной цепи хитозана позволяет осуществлять его структурную модификацию различными методами с целью приобретения им новых свойств, получать на его основе производные с улучшенными физико-химическими характеристиками и увеличенной биологической активностью [6].

В последнее время все большее внимание уделяется модификации хитозана (например, фенольными соединениями), в результате которой молекулы полифенольных антиоксидантов ковалентно сшиваются с полимерной цепью хитозана [6], что является одним из способов стабилизации антиоксидантов и улучшения их биодоступности.

В работе [9] показано, что конъюгаты хитозан–оксикоричные кислоты (ОКК) проявляли гораздо более сильную антиоксидантную активность (АОА), чем исходный хитозан. Основной

вклад в АОА конъюгатов вносят химически пришитые к полимеру фрагменты ОКК. В основе механизма реакции ингибирования ABTS• + лежит перенос электронов (ET процесс) от гидроксилов и карбоксилов ОКК. После конъюгирования COOH-группы кислоты ковалентно связаны с NH2-группами хитозана и вклад в АОА конъюгатов вносят лишь гидроксилы кольца ОКК. При этом, согласно [10], гидроксилы пирокатехинового кольца кофейной кислоты связаны водородными взаимодействиями с гидроксилами и кислородом хитозана. В то время как фенольный гидроксил феруловой кислоты не вовлечен в образование водородных или полярных связей с хитозаном. Авторы считают, что именно этим можно объяснить повышение антирадикальной активности кофейной кислоты в составе конъюгата. Таким образом, ингибирующий эффект уменьшался в ряду «хитозан–кофейная кислота > хитозан–феруловая кислота > хитозан». Подобный эффект увеличения АОА конъюгатов по сравнению с немодифицированным хитозаном наблюдался в работе [9].

Одним из направлений исследований полифенольных конъюгатов и различных производных хитозана является оценка потенциала их АОА в растительном организме.

В проведенных нами ранее исследованиях определены оптимальные концентрации (10 мкМ) ОКК, оказывающих ростостимулирующий эффект на проростки огурца при обработке семян феруловой и кофейной кислотами [11]. Выявлены наиболее эффективные комбинации ОКК и хитозана при их совместном действии на прорастание семян, а именно: конъюгат феруловой кислоты с хитозаном 30 кДа (Х30-ФРК) и конъюгат кофейной кислоты с хитозаном 30 кДа (Х30-КФК) [12]. Получены данные о ростостимулирующем эффекте, а также защитных свойствах конъюгатов ОКК с хитозаном при выращивании микроклональных растений картофеля и ячменя ярового [13–15].

Цель данной работы – изучение особенностей роста и развития растений огурца при обработке семян и вегетирующих растений конъюгатами хитозана с ОКК в условиях почвенного засоления.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования служили растения огурца (*Cucumis sativus* L.) сорта Малышок. Обработку семян проводили посредством их механического перемешивания в растворах исследуемых соединений в концентрации конъюгата 0,3 мг/мл. Обработку по вегетирующим растениям проводили методом опрыскивания на стадии первого настоящего листа (на 7-й день после появления всходов) в концентрации конъюгата 0,3 мг/мл. Контролем служили необработанные семена и растения, обработанные дистиллированной водой. При выращивании использовали контейнеры объемом 0,5 л, в которые насыпали торфогрунт «Двина» и добавили такие элементы питания, как N – 0,16; P – 0,15; K – 0,15 г/л. Растения выращивали в условиях искусственного освещения с интенсивностью около 4 тыс. лк; фотопериод на протяжении всего опыта, длившегося до стадии развития плодов (50 дней от появления всходов), составлял: 14 ч – день, 10 ч – ночь.

Солевой стресс создавали на стадии 2 раскрывшихся настоящих листьев прикорневым поливом 100 мМ раствором хлорида натрия 3-кратно (по 50 мл) через каждые 3 дня.

Влияние лиофилизированных конъюгатов Х30-ФРК и Х30-КФК на особенности роста растений огурца изучено в нормальных условиях и при солевом стрессе на двух стадиях: развитие листьев, появление боковых побегов и развитие плода (согласно шкале BBCH [16]).

Относительное содержание воды (ОСВ) в высечках листовой поверхности определяли по методу, описанному в работе [17]. Площадь листьев находили по способу, предложенному Н. Н. Дмитриевым [18]. Выход электролитов из тканей листьев растений огурца проводили по методу [19] после выдерживания в течение 24 ч. Для количественного определения продуктов перекисного окисления липидов использовали тест с тиобарбитуровой кислотой (ТБК), в основе которого лежит ее связывание с липидными перекисями и образование окрашенных продуктов (ТБК-продуктов) [20]. Для количественного определения свободного пролина использовали тест с нингидрином, в основе которого лежит его связывание с аминокислотой пролин в исследуемом экстракте с образованием продуктов розового цвета [21]. Содержание фотосинтетических пигментов определяли по методу [22].

Конъюгаты Х30-ФРК и Х30-КФК получали карбодиимидным методом с предварительной активацией карбоксильных групп кислоты согласно методике, описанной в работе [23]. Для синтеза

конъюгатов использовали хитозаны с молекулярной массой 30 кДа (степень деацетилирования – 98,3 %, Glentham Life Sciences, Великобритания), феруловую (М = 194,18 г/моль) и кофейную (М = 180,16 г/моль) кислоты (Sigma-Aldrich, США), 1-этил-3-(3-диметиламинопропил) карбодиимид гидрохлорид (EDC, Sigma-Aldrich). Конъюгаты в лиофилизированном виде получали согласно методу, описанному в работе [24].

Статистическую обработку результатов осуществляли с применением общепринятых методик [25]. На диаграммах приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки средней (по 10 растений на вариант), надстрочные символы обозначают достоверность различий средних значений по критерию Стьюдента при $p \leq 0{,}05$: *a* – различия достоверны относительно оптимального контроля, *b* – различия достоверны относительно стрессового контроля.

Результаты и их обсуждение. На стадии развития листьев и появления боковых побегов применение конъюгата Х30-КФК оказывало на растения огурца ростостимулирующий эффект. Так, длина надземной части растения в оптимальных условиях увеличилась на 10 % относительно оптимального контроля. Масса надземной части при применении Х30-КФК в оптимальных условиях увеличилась на 22 %, в стрессовых условиях выращивания – на 23 %. При использовании конъюгата Х30-ФРК изменений в росте надземной части растения не выявлено.

При применении Х30-ФРК наблюдалось увеличение количества листьев на 17 % в оптимальных условиях относительно контроля; при применении Х30-КФК количество листьев увеличилось на 28 % в оптимальных условиях и на 12 % – в стрессовых условиях. Использование конъюгата Х30-ФРК в оптимальных условиях хоть и привело к увеличению количества листьев, однако их масса была сходной с массой листьев как оптимального, так и стрессового контроля соответственно. При использовании конъюгата Х30-КФК наблюдалось увеличение массы листьев в оптимальных условиях на 20 % относительно оптимального контроля, а в стрессовых условиях значение данного показателя оставалось на уровне стрессового контроля (табл. 1).

Таблица 1. **Биометрические показатели и содержание хлорофиллов у растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК с хитозаном на стадии развития листьев и появления боковых побегов**

Table 1. **Biometric parameters and chlorophyll content in cucumber plants with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation**

Биометрический показатель	Условия	Контроль	Х30-ФРК	Х30-КФК
Длина главного побега, см	Оптимальные	18,1 ± 0,42	19,2 ± 0,50^{b}	19,9 ± 0,60^{ab}
	Стрессовые	11,7 ± 0,91^{a}	11,7 ± 0,72^{a}	13,8 ± 0,37^{a}
Масса надземной части, г	Оптимальные	18,1 ± 0,48	18,5 ± 1,01^{b}	21,9 ± 0,66^{ab}
	Стрессовые	10,9 ± 0,60^{a}	12,5 ± 0,90^{a}	13,3 ± 0,71^{ab}
Кол-во листьев, шт.	Оптимальные	5,1 ± 0,14	6,0 ± 0,22^{a}	6,6 ± 0,20^{ab}
	Стрессовые	4,9 ± 0,14	5,3 ± 0,18	5,4 ± 0,20^{b}
Масса листьев, г	Оптимальные	13,1 ± 0,74	13,1 ± 0,65^{b}	15,8 ± 0,46^{ab}
	Стрессовые	7,6 ± 0,34^{a}	8,9 ± 0,62^{a}	8,8 ± 0,65^{a}
Площадь 2-го листа, см^2	Оптимальные	148,4 ± 8,42	144,5 ± 10,48^{b}	175,9 ± 10,67^{b}
	Стрессовые	95,4 ± 5,05^{a}	111,0 ± 6,26^{a}	108,8 ± 4,83^{a}
Площадь 3-го листа, см^2	Оптимальные	149,9 ± 8,42	146,6 ± 7,92^{b}	145,1 ± 7,86^{b}
	Стрессовые	94,2 ± 5,24^{a}	99,4 ± 2,36^{a}	112,0 ± 3,93^{ab}
Содержание хлорофиллов *a* + *b*, мкг/г сырой массы	Оптимальные	2,7 ± 0,06	2,9 ± 0,16	2,7 ± 0,08
	Стрессовые	2,9 ± 0,18	2,8 ± 0,10	2,8 ± 0,14

Площадь листовой поверхности измеряли на 2-м и 3-м настоящих листьях. При обработке Х30-ФРК и Х30-КФК статистически значимых отличий от контроля не было как в оптимальных, так и в стрессовых условиях, однако при обработке Х30-КФК в стрессовых условиях наблюдали увеличение площади 3-го листа на 19 % относительно стрессового контроля.

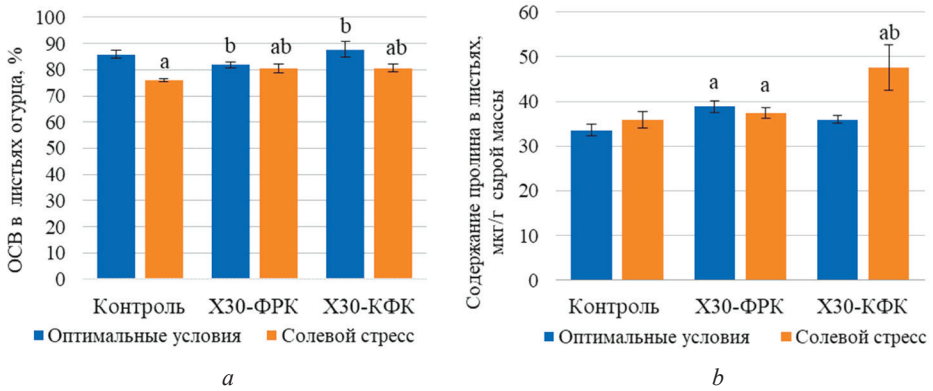


Рис. 1. ОСВ (*a*) и содержание пролина (*b*) в листьях растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития листьев и появления боковых побегов

Fig. 1. Relative water content (*a*) and proline content (*b*) in the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation

На стадии развития листьев и появления боковых побегов не было достоверных различий по содержанию фотосинтетических пигментов (ФСП) в оптимальных условиях во всех исследуемых вариантах. В условиях воздействия хлоридно-натриевого засоления не отмечалось изменений в содержания ФСП относительно контроля, при обработке конъюгатами содержание ФСП оставалось на уровне оптимального контроля (см. табл. 1).

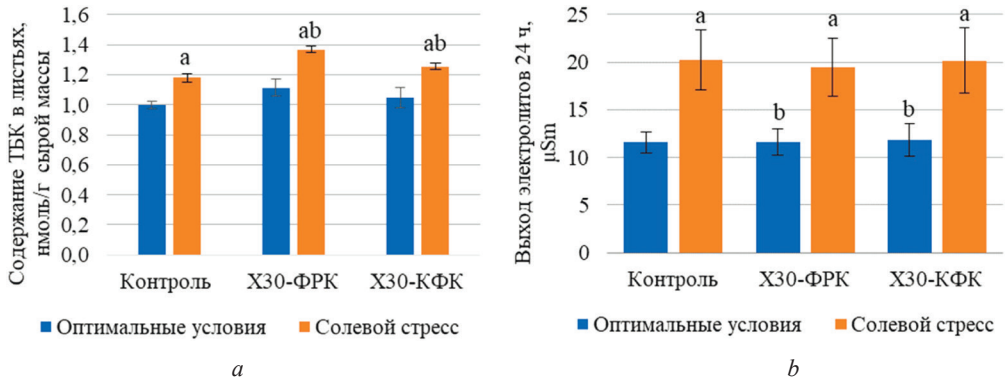
На стадии развития листьев и появления боковых побегов хлоридно-натриевое засоление вызвало снижение ОСВ в тканях листьев растений огурца на 12 %, однако исследуемые конъюгаты хитозана с ОКК способствовали поддержанию тургора в листьях опытных растений (рис. 1, *a*). Кроме того, в опытном варианте Х30-ФРК установлено увеличение содержания пролина на 15,7 %, а в Х30-КФК отмечена тенденция к увеличению данного показателя в листьях при оптимальных условиях выращивания. В стрессовых условиях содержание пролина увеличилось на 27,4 % по сравнению со стрессовым контролем только при применении конъюгата Х30-КФК, в варианте Х30-ФРК его содержание не отличалось от такового в обработанных растениях из оптимальных условий (рис. 1, *b*).

Пролин, накапливаясь при стрессе, имеет выраженные осмопротекторные и антиоксидантные свойства. И, вероятно, его накопление способствовало стабилизации водного обмена у обработанных растений в условиях засоления.

Известно, что стрессовые воздействия, в том числе засоление, вызывают продукцию АФК, которые могут приводить к повреждениям мембраны, инактивации ее важных функционирующих участков путем образования перекисных группировок в жирнокислотных цепях фосфолипидов при перекисном окислении липидов (ПОЛ). Гидрофильные перекисные группировки в гидрофобных зонах мембран модифицируют их и вызывают нарушение проницаемости. Усиление ПОЛ приводит к изменению ультраструктуры клеточных органелл и потере ими некоторых ионов, в частности калия. В результате возрастает величина выхода электролитов из растительной ткани [26], что свидетельствует об общем повреждении растений.

В условиях засоления отмечалось увеличение содержания ТБК-продуктов ПОЛ на 18,4 % в контроле; выявлено, что применение конъюгатов Х30-ФРК и Х30-КФК вызывает накопление продуктов ПОЛ в растительной ткани относительно контрольных растений из стрессовых условий на 16,0 и 6,3 % соответственно (рис. 2, *a*). Усиление процессов ПОЛ, вероятно, обусловило увеличение выхода электролитов из высечек листьев растений из стрессовых условий в 1,7 раза относительно оптимальных условий, различий между контролем и опытными вариантами не обнаружено (рис. 2, *b*).

Следует отметить, что фенольные соединения, в зависимости от концентрации и строения, могут проявлять и прооксидантную активность, которая выражается в увеличении выхода АФК [27, 28]. Повышение интенсивности ПОЛ и повышение содержания пролина в оптимальных условиях выращивания при воздействии на растения конъюгата Х30-ФРК по сравнению с контролем, вероятно, связано с проявлением его прооксидантной активности. Известно, что полифенолы



a *b*

Рис. 2. Содержание ТБК-продуктов (*a*) и выход электролитов (*b*) в листьях растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития листьев и появления боковых побегов

Fig. 2. The TBA products content (*a*) and the electrolyte leakage (*b*) from the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of the leaf development and side shoots formation

в высоких концентрациях могут подавлять пероксидазу, которая использует их в качестве субстрата, способствуя тем самым развитию окислительных процессов [29, 30].

На стадии развития плодов обработки обоими конъюгатами способствовали ускорению роста растений и переходу к генеративной стадии развития. Обработка конъюгатом Х30-ФРК привела к увеличению массы растений на 31 % в оптимальных условиях относительно контроля, а в стрессовых – на 27 % относительно стрессового контроля. При применении конъюгата Х30-КФК статистически значимых отличий не обнаружено. Количество листьев при обработке конъюгатами увеличилось на 14 % в оптимальных условиях во всех вариантах относительно контроля и на 19 % – при обработке Х30-КФК в стрессовых условиях относительно стрессового контроля, что соответствовало показателю оптимального контроля. Масса листьев растений, обработанных конъюгатами хитозана с ОКК, увеличилась как в оптимальных, так и в стрессовых условиях. Площадь листовой поверхности измеряли на 6-м и 7-м настоящих листьях. Обработки вызвали значительное увеличение площади 6-го листа растений как в оптимальных, так и в стрессовых условиях выращивания. Площадь 7-го листа увеличилась при обработке конъюгатами в 1,5 раза относительно контроля во всех исследуемых вариантах. В условиях стресса не выявлено достоверных различий по данному показателю при применении Х30-ФРК, однако при применении Х30-КФК наблюдался прирост площади на 38 % относительно стрессового контроля и на 20 % – относительно оптимального контроля (табл. 2).

При действии солевого стресса количество завязей в контроле уменьшилось в 2 раза по сравнению с оптимальными условиями. Использование Х30-ФРК способствовало росту данного показателя в 1,7 раза как в оптимальных условиях, так и при действии стресса. Применение Х30-КФК способствовало увеличению количества завязей в 2 раза относительно контроля в оптимальных и стрессовых условиях (см. табл. 2).

На стадии развития плодов содержание ФСП в оптимальных условиях увеличилось на 37,7 и 27,8 % относительно оптимального контроля при обработке Х30-ФРК и Х30-КФК соответственно. В условиях солевого стресса содержание ФСП при обработке конъюгатами оставалось на уровне стрессового контроля (см. табл. 2).

Исследуемые соединения в условиях воздействия хлоридно-натриевого засоления стимулировали рост растений огурца и способствовали накоплению ФСП как в оптимальных, так и стрессовых условиях на стадии образования плодов. В ряде научных исследований выявлено положительное действие хитозана и ОКК на ростовые процессы и активность фотосинтеза. Так, в работе [31] показано, что обработка хитозаном способствовала стимуляции роста растений томатов, а также увеличению количества ФСП в условиях хлоридно-натриевого засоления. В другом исследовании [32] обработка хитозаном способствовала повышению скорости фотосинтеза и увеличению содержания ФСП при действии озона на растения риса. Кофейная кислота увеличила чистую продуктивность фотосинтеза растений картофеля [33] и способствовала увеличению содержания ФСП при действии гипертермии у исследуемых растений [34].

Таблица 2. **Биометрические показатели и содержание хлорофиллов у растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК с хитозаном на стадии развития плода**

Table 2. **Biometric parameters and chlorophyll content in cucumber plants with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of fruit development**

Биометрический показатель	Условия	Контроль	Х30-ФРК	Х30-КФК
Длина главного побега, см	Оптимальные	77,7 ± 1,60	80,5 ± 5,11^{b}	79,5 ± 3,81^{b}
	Стрессовые	46,0 ± 4,35^{a}	57,5 ± 4,58^{a}	53,8 ± 1,91^{a}
Масса надземной части, г	Оптимальные	41,6 ± 1,05	54,4 ± 1,71^{ab}	49,2 ± 4,41^{b}
	Стрессовые	25,1 ± 1,66^{a}	31,9 ± 2,37^{ab}	28,8 ± 0,89^{a}
Кол-во листьев, шт.	Оптимальные	13,8 ± 0,37	15,6 ± 0,78^{ab}	15,6 ± 0,32^{ab}
	Стрессовые	11,4 ± 0,63^{a}	13,5 ± 0,78	13,5 ± 0,50^{b}
Масса листьев, г	Оптимальные	23,4 ± 0,50	30,9 ± 1,36^{ab}	29,1 ± 2,25^{ab}
	Стрессовые	15,0 ± 1,04^{a}	19,1 ± 1,44^{ab}	17,3 ± 0,51^{a}
Площадь 6-го листа, см^2	Оптимальные	128,0 ± 2,50	227,1 ± 7,73^{ab}	216,3 ± 8,98^{ab}
	Стрессовые	119,5 ± 4,46	119,9 ± 4,01	176,6 ± 9,46^{ab}
Площадь 7-го листа, см^2	Оптимальные	127,8 ± 5,02	197,9 ± 9,62^{ab}	196,1 ± 7,32^{ab}
	Стрессовые	113,2 ± 7,05	107,1 ± 4,78^{a}	156,1 ± 5,57^{ab}
Количество завязей, шт.	Оптимальные	1,5 ± 0,26	2,5 ± 0,19^{ab}	3,1 ± 0,23^{ab}
	Стрессовые	0,8 ± 0,16^{a}	1,3 ± 0,16^{b}	1,5 ± 0,19^{b}
Содержание хлорофиллов *a* + *b*, мкг/г сырой массы	Оптимальные	1,7 ± 0,08	2,3 ± 0,13^{a}	2,1 ± 0,07^{a}
	Стрессовые	2,2 ± 0,03^{a}	2,2 ± 0,13^{a}	2,2 ± 0,06^{a}

На данной стадии развития применение конъюгатов ОКК с хитозаном способствовало увеличению ОСВ и уровня пролина в оптимальных условиях в 2,2 раза относительно контроля при применении Х30-ФРК, и в 1,5 раза – при применении Х30-КФК в листьях в оптимальных условиях развития (рис. 3, *a*, *b*). Не отмечены изменения в выходе электролитов в опытных вариантах и снижение интенсивности ПОЛ при применении Х30-КФК в оптимальных условиях (рис. 3, *d*).

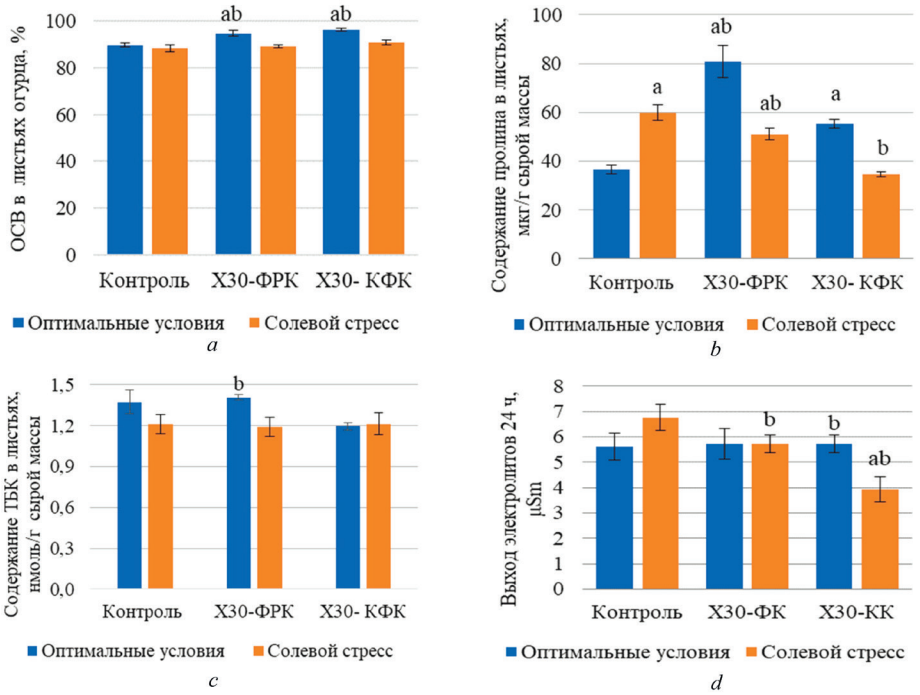


Рис. 3. ОСВ (*a*), содержание пролина (*b*) и ТБК-продуктов в листьях (*c*), выход электролитов из высечек листьев (*d*) растений огурца при применении конъюгатов на основе ОКК на стадии развития плодов

Fig. 3. Relative water content (*a*), proline content (*b*), TBA products content (*c*) and the electrolyte leakage (*d*) from in the cucumber leaves with Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates treated at the stage of fruit development

При солевом стрессе на стадии образования плодов не наблюдали изменений в ОСВ в листьях контрольных растений по сравнению с выращиваемыми в оптимальных условиях. Однако содержание пролина и выход электролитов из тканей у контрольных растений были выше, чем у растений в оптимальных условиях. Тогда как применение обработок, по-видимому, привело к значительному снижению стрессовой нагрузки, что на биохимическом уровне отразилось низкими значениями выхода электролитов и содержания пролина в тканях листьев опытных вариантов (рис. 3, *b*, *d*).

Таким образом, конъюгаты уменьшают вредное воздействие солевого стресса на растения огурца, положительно действуя на процессы осмотической регуляции на протяжении исследуемого периода вегетации.

Конъюгаты хитозана с ОКК оказывали ростостимулирующие влияние на растения огурца на протяжении исследуемого периода вегетации в оптимальных условиях выращивания. При этом высокое содержание пролина при обработке Х30-ФРК, вероятно, свидетельствует о том, что соединение является слабым химическим стрессором. В ряде работ [35, 36] имеются сведения о накоплении пролина в растениях при использовании хитозана и ОКК. В работе [37] показано, что при увеличении содержания пролина увеличивается содержание ФСП.

Обработки конъюгатами стимулировали рост и развитие растений огурца, ускорение перехода к генеративной фазе развития также и в условиях солевого стресса. Применение данных соединений способствовало сохранению водного баланса в листьях при солевом стрессе путем накопления пролина в листьях растений огурца на стадии образования боковых побегов. Следствием явилось смягчение стрессового воздействия на растения, снижение образования АФК и поддержание целостности плазматических мембран, о чем свидетельствует снижение утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода. Похожие результаты о снижении накопления пролина при солевом стрессе были получены при обработке 24-эпибрассинолидом растений проса [38] и перца [39], а также при обработке миоинозитолом перца в условиях засухи [40].

Заключение. Конъюгаты хитозана с кофейной (Х30-КФК) и феруловой (Х30-ФРК) кислотами проявляли ростостимулирующие свойства на протяжении исследуемого периода вегетации в оптимальных условиях выращивания. Выявлено, что на стадии развития листьев и появления боковых побегов применение преимущественно Х30-КФК активизирует ростовые процессы в оптимальных условиях выращивания, а также ускоряет адаптацию растений к стрессовому воздействию за счет аккумуляции пролина. На стадии образования плодов конъюгаты стимулировали рост и развитие растений огурца и ускоряли переход к генеративной фазе развития также и в условиях солевого стресса. Вероятно, конъюгаты Х30-КФК и Х30-ФРК способны снижать негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого почвенного засоления на растения огурца, защищая клетки от деструктивного влияния АФК и поддерживая целостность плазматических мембран, о чем свидетельствует низкий уровень утечки электролитов из клеток листьев растений огурца и содержания пролина на стадии развития плода.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. van Zelm, E. Salt tolerance mechanisms of plants / E. van Zelm, Y. Zhang, C. Testerink // Annual Review of Plant Biology. – 2020. – Vol. 71. – P. 403–433. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005

2. Synthesis of organic osmolytes and salt tolerance mechanisms in *Paspalum vaginatum* / G. Lee, R. N. Carrow, R. R. Duncan [et al.] // Environmental and Experimental Botany. – 2008. – Vol. 63, N 1–3. – P. 19–27. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.009

3. Ashraf, M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants / M. Ashraf // Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants. – 2004. – Vol. 199, N 5. – P. 361–376. https://doi.org/10.1078/0367-2530-00165

4. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress / I. Slama, C. Abdelly, A. Bouchereau [et al.] // Annals of Botany. – 2015. – Vol. 115, N 3. – P. 433–447. https://doi.org/10.1093/aob/mcu239

5. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions / P. Sharma, A. B. Jha, R. S. Dubey, M. Pessarakli // Journal of Botany. – 2012. – Vol. 2012. – Art. 217037. https://doi.org/10.1155/2012/217037

6. Хитин/хитозан и его производные: фундаментальные и прикладные аспекты / В. П. Варламов, А. В. Ильина, Б. Ц. Шагдарова [и др.] // Успехи биологической химии. – 2020. – Т. 60. – С. 317–368.

7. Влияние молекулярной массы хитозана на его противовирусную активность в растениях / С. Н. Куликов, С. Н. Чирков, А. В. Ильина [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2006. – Т. 42, № 2. – С. 224–228.

8. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management / P. S. Rayanoothalaa, T. J. Dwehc, S. Mahapatrab, S. Kayasthac // Crop Design. – 2024. – Vol. 3, N 4. – Art. 100076. https://doi.org/10.1016/j.cropd.2024.100076

9. Конъюгаты хитозана с оксикоричными кислотами: получение, физико-химические характеристики и оценка их влияния на продуктивность и качество редиса / А. Е. Гилевская, В. В. Николайчук, А. Н. Красковский [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 2. – С. 195–205.

10. Машенцева, А. А. Экспериментальное и теоретическое исследование взаимосвязи «структура-активность» производных коричной кислоты / А. А. Машенцева, Т. С. Сейтембетов // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Химия. – 2010. – № 3. – С. 183–192.

11. Овчинников, И. А. Влияние оксикоричных кислот на устойчивость растений огурца к низкотемпературному стрессу / И. А. Овчинников, В. В. Минкова, К. М. Герасимович // Молодежь в науке – 2019: аграрные, биологические, гуманитарные, медицинские, физико-математические, физико-технические науки, химия и науки о Земле: тез. докл. XVI Междунар. конф. молодых ученых (Минск, 14–17 окт. 2019 г.) / редкол.: В. Г. Гусаков (гл. ред.) [и др.]. – Минск, 2019. – С. 127–129.

12. Параметры роста и антиоксидантная активность в проростках огурца при применении конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами в условиях солевого стресса / Е. Л. Недведь, Ж. Н. Калацкая, И. А. Овчинников [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 1. – С. 74–82.

13. Стимулирующее действие оксикоричных кислот и их конъюгатов с хитозаном на рост и биохимические показатели микроклонов картофеля *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 6. – С. 605–613.

14. Влияние конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами и их наночастиц на рост проростков ячменя и содержание в них пролина при солевом стрессе / К. М. Герасимович, Е. И. Рыбинская, И. А. Овчинников [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2022. – Т. 67, № 3. – С. 263–273. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2022-67-3-263-273

15. Кофейная кислота в различных формуляциях как регулятор ростовых процессов и устойчивости микроклонов картофеля в культуре *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2023. – Т. 59, № 5. – С. 502–511.

16. Meier, U. Growth stages of mono-and dicotyledonous plants / U. Meier. – Edinburgh: Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, 2001. – 158 p.

17. Gonzalez, L. Determination of relative water content / L. Gonzalez, M. Gonzalez-Vilar // Handbook of plant ecophysiology techniques / ed. M. J. Reigosa Roger. – New York [et al.], 2003. – P. 207–212. https://doi.org/10.1007/0-306-48057-3_14

18. Дмитриев, Н. Н. Методика ускоренного определения площади листовой поверхности сельскохозяйственных культур с помощью компьютерной технологии / Н. Н. Дмитриев, Ш. К. Хуснидинов // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. – 2016. – № 7. – С. 88–93.

19. Гришенкова, Н. Н. Определение устойчивости растительных тканей к абиотическим стрессам с использованием кондуктометрического метода / Н. Н. Гришенкова, А. С. Лукаткин // Поволжский экологический журнал. – 2005. – № 1. – С. 3–11.

20. Kumar, G. N. M. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolitic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed–Tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 102. – P. 115–124. https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115

21. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, I. D. Teare // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207. https://doi.org/10.1007/bf00018060

22. Hartmut, K. L. Determination of total and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents / K. L. Hartmut, R. W. Alan // Biochemical society transactions – 1983. – Vol. 11, N 5. – P. 591–592. https://doi.org/10.1042/bst0110591

23. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates / A. Kraskouski, V. Nikalaichuk, V. Kulikouskaya [et al.] // Soft Materials. – 2021. – Vol. 19, N 4. – P. 495–502. https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726

24. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley / V. Nikalaichuk, K. Hileuskaya, A. Kraskouski [et al.] // Journal of Applied Polymer Science. – 2021. – Vol. 139, N 14. – P. e51884. https://doi.org/10.1002/app.51884

25. Primer of Biostatistics / ed. S. Grantz. – 7th ed. – New York: McGraw-Hill, 2011. – 320 p.

26. Гриусевич, П. В. Стресс-индуцируемая потеря электролитов клетками корня высших растений: история вопроса, механизм и физиологическая роль / П. В. Гриусевич, В. В. Самохина, В. В. Демидчик // Экспериментальная биология и биотехнология. – 2022. – № 2. – С. 4–18.

27. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты / Е. Б. Меньщикова, В. З. Ланкин, Н. К. Зенков [и др.]. – М.: Фирма «Слово», 2006. – 556 с.

28. Зиятдинова, Г. К. Природные фенольные антиоксиданты в биоаналитической химии: состояние проблемы и перспективы развития / Г. К. Зиятдинова, Г. К. Будников // Успехи химии. – 2015. – Т. 84, № 2. – С. 194–224.

29. Rogozhin, V. V. The Antioxidant System of Wheat Seeds during Germination / V. V. Rogozhin, V. V. Verkhoturov, T. T. Kuriliuk // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2001. – № 2. – С. 165–173.

30. Олениченко, Н. А. Влияние экзогенных фенольных соединений на перекисное окисление липидов у растений пшеницы / Н. А. Олениченко, Е. С. Городкова, Н. В. Загоскина // Сельскохозяйственная биология. – 2008. – № 3. – С. 58–61.

31. Impact of Foliar Application of Chitosan Dissolved in Different Organic Acids on Isozymes, Protein Patterns and Physio-Biochemical Characteristics of Tomato Grown under Salinity Stress / M. S. Attia, M. S. Osman, A. S. Mohamed [et al.] // Plants (Basel). – 2021. – Vol. 10, N 2. – P. 388–411. https://doi.org/10.3390/plants10020388

32. Rutairat, P. Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and bi-omass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone / P. Rutairat, C. D. Theerakarunwong // Australian Journal of Crop Science. – 2017. – Vol. 11, N 5. – P. 624–630. https://doi.org/10.21475/ajcs.17.11.05.p578

33. Макеева, И. Ю. Специфика действия кофейной кислоты на фотосинтетическую активность и ростовые реакции *Solanum tuberosum* [Электронный ресурс] / И. Ю. Макеева, И. А. Бычков // Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2015» / отв. ред. А. И. Андреев, А. В. Андриянов, Е. А. Антипов. – М., 2015. – URL: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/6952/uid68686_f7191eb4975b8f3ff78c0f817b529852 4d8a5f6e.doc (дата обращения: 16.05.2025).

34. Макеева, И. Ю. Участие кофейной кислоты в регуляции физиологических процессов растений картофеля в условиях гипотермии / И. Ю. Макеева, Т. И. Пузина // Вестник Орловского государственного аграрного университета. – 2017. – № 1 (64). – С. 60–65.

35. Макеева, И. Ю. Физиолого-биохимические ответы *Solanum tuberosum* на действие кофейной кислоты: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.01.05 / Макеева Инна Юрьевна; Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева. – М., 2017. – 23 с.

36. Bakhoum, G. S. Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan / G. S. Bakhoum, M. S. Sadak, E. A. E. M. Badr // Bulletin of the National Research Centre. – 2020. – Vol. 44. – Art. 79. https://doi.org/10.1186/s42269-020-00343-7

37. Адаптация фотосинтетического аппарата растений к солевому стрессу / Н. Ш. Рахматуллина, П. М. Насриддинова, Н. Г. Акиншина [и др.] // Научное обозрение. Биологические науки. – 2022. – № 1. – С. 56–61.

38. Вайнер, А. А. Раздельное и совместное влияние 24-эпибрассинолида и пролина на антиоксидантную систему растений проса при солевом стрессе / А. А. Вайнер, Ю. Е. Колупаев, В. А. Хрипач // Физиология растений и генетика. – 2014. – Т. 46, № 5. – С. 428–436.

39. Houimli, S. M. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress / S. M. Houimli, M. Denden, B. D. Mouhandes // EurAsian Journal of Biosciences. – 2010. – Vol. 4. – P. 96–104.

40. Yildizli, A. Effects of exogenous myo-inositol on leaf water status and oxidative stress of *Capsicum annuum* under drought stress / A. Yildizli, S. Çevik, S. Ünyayar // Acta Physiologiae Plantarum. – 2018. – Vol. 40. – Art. 122. https://doi.org/10.1007/s11738-018-2690-z

References

1. van Zelm E., Zhang Y., Testerink C. Salt tolerance mechanisms of plants. *Annual Review of Plant Biology*, 2020, vol. 71, pp. 403–433. https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100005

2. Lee G., Carrow R. N., Duncan R. R., Eiteman M. A., Rieger M. W. Synthesis of organic osmolytes and salt tolerance mechanisms in *Paspalum vaginatum*. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, vol. 63, no. 1–3, pp. 19–27. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.009

3. Ashraf M. Some important physiological selection criteria for salt tolerance in plants. *Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2004, vol. 199, no. 5, pp. 361–376. https://doi.org/10.1078/0367-2530-00165

4. Slama I., Abdelly C., Bouchereau A., Flowers T., Savoure A. Diversity, distribution and roles of osmoprotective compounds accumulated in halophytes under abiotic stress. *Annals of Botany*, 2015, vol. 115, no. 3, pp. 433–447. https://doi.org/10.1093/aob/mcu239

5. Sharma P., Jha A. B., Dubey R. S., Pessarakli M. Reactive Oxygen Species, Oxidative Damage, and Antioxidative Defense Mechanism in Plants under Stressful Conditions. *Journal of Botany*, 2012, vol. 2012, art. 217037. https://doi.org/10.1155/2012/217037

6. Varlamov V. P., Il'ina A. V., Shagdarova B. T., Lun'kov A. P., Mysyakina I. S. Chitin/chitosan and its derivatives: fundamental and applied aspects. *Uspekhi biologicheskoi khimii* [Advances in Biological i Chemistry], 2020, no. 60, pp. 317–368 (in Russian).

7. Kulikov S. N., Chirkov S. N., Il'ina A. V., Lopatin S. A., Varlamov V. P. Effect of the molecular weight of chitosan on its antiviral activity in plants. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2006, vol. 42, no. 2, pp. 224–228 (in Russian).

8. Rayanoothalaa P. S., Dwehc T. J., Mahapatrab S., Kayasthac S. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management. *Crop Design*, 2024, vol. 3, no. 4, art. 100076. https://doi.org/10.1016/j.cropd.2024.100076

9. Hileuskaya A. E., Nikalaichuk V. V., Kraskouski A. N., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Kalatskaja J. N., Nedved' E. L., Vialichka N. I., Laman N. A. Conjugates of chitosan with oxycinnamic acids: production, physicochemical characteristics and assessment of their impact on the productivity and quality of radish. *Prikladnaya biokhimya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 2, pp. 195–205 (in Russian).

10. Mashentseva A. A., Seitembetov T. S. The study of the structure-activity relationship far a cinnamic acid derivatives. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Khimiya = Journal of Siberian Federal University. Chemistry*, 2010, no. 3, pp. 183–192 (in Russian).

11. Ovchinnikov I. A., Minkova V. V., Gerasimovich K. M. Effect of oxycinnamic acids on the resistance of cucumber plants to low-temperature stress. *Molodezh' v nauke – 2019: agrarnye, biologicheskie, gumanitarnye, meditsinskie, fiziko-matematicheskie, fiziko-tekhnicheskie nauki, khimiya i nauki o Zemle: tezisy dokladov XVI Mezhdunarodnoi konferentsii molodykh uchenykh (Minsk, 14–17 oktyabrya 2019 goda)* [Youth in Science – 2019: Agricultural, Biological, Humanitarian, Medical, Physical and Mathematical, Physical and Technical Sciences, Chemistry and Earth Sciences: Abstracts of the XVI International Conference of Young Scientists (Minsk, October 14–17, 2019)]. Minsk, 2019, pp. 127–129 (in Russian).

12. Nedved' E. L., Kalatskaja J. N., Ovchinnikov I. A., Rybinskaya E. I., Laman N. A., Kraskouski A. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Agabekov V. E. Growth parameters and antioxidant activity in cucumber sprouts using chitosan conjugates with hydroxycinnamic acids under salt stress conditions. *Prikladnaya biokhimya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 1, pp. 74–82 (in Russian).

13. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Gilevskaya K. S., Kulikovskaya V. I., Nikolaichuk V. V. Stimulating effect of oxycinnamic acids and their conjugates with chitosan on the growth and biochemical parameters of potato microclones *in vitro*. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 6, pp. 605–613 (in Russian).

14. Gerasimovich K. M., Rybinskaya E. I., Ovchinnikov I. A., Nedved' E. L., Kalatskaya Zh. N., Gilevskaya K. S., Nikolaichuk V. V., Laman N. A. Effect of chitosan conjugates with hydroxycinnamic acids and their nanoparticles on the growth of barley seedlings and their proline content under salt stress. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 3, pp. 263–273 (in Russian).

15. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Nikolaichuk V. V., Kraskovskii A. N., Gilevskaya K. S. Caffeic acid in various formulations as a regulator of growth processes and resistance of potato microclones *in vitro* culture. *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya = Applied Biochemistry and Microbiology*, 2023, vol. 59, no. 5, pp. 502–511 (in Russian). https://doi.org/10.31857/S0555109923050045

16. Meier U. *Growth stages of mono-and dicotyledonous plants*. Edinburgh, Federal Biological Research Centre for Agriculture and Forestry, 2001. 158 p.

17. Gonzalez L., Gonzalez-Vilar M. Determination of relative water content. *Handbook of plant ecophysiology techniques*. New York, 2003, pp. 207–212. https://doi.org/10.1007/0-306-48057-3_14

18. Dmitriev N. N., Khusnidinov Sh. K. Methodology for accelerated determination of leaf surface area of agricultural crops using computer technology. *Vestnik Krasnoyarskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University], 2016, no. 7, pp. 88–93 (in Rusian).

19. Grishenkova N. N., Lukatkin A. S. Determination of plant tissue resistance to abiotic stress using the conductometric method. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal* [Volga Region Ecological Journal], 2005, no. 1, pp. 3–11 (in Russian).

20. Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolitic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed–Tubers. *Plant Physiology*, 1993, vol. 102, pp. 115–124. https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115

21. Bates L. S. Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. https://doi.org/10.1007/bf00018060

22. Hartmut K. L., Alan R. W. Determination of total and chlorophylls a and b of leaf extracts in different solvents. *Biochemical society transactions*, 1983, vol. 11, no. 5, pp. 591–592. https://doi.org/10.1042/bst0110591

23. Kraskouski A. Nikalaichuk V., Kulikouskaya V., Hileuskaya K., Kalatskaja J., Nedved H., Laman N., Agabekov V. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates. *Soft Materials*, 2021, vol. 19, no. 4, pp. 495–502. https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726

24. Nikalaichuk V., Hileuskaya K., Kraskouski A., Kulikouskaya V., Nedved H., Kalatskaja J., Rybinskaya E., Herasimovich K., Laman N., Agabekov V. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley. *Journal of Applied Polymer Science,* 2021, vol. 139, no. 14. P. e51884. https://doi.org/10.1002/app.51884

25. Grantz S. A. (ed.). *Primer of Biostatistics. 7th. ed.* New York, McGraw-Hill, 2011. 320 p.

26. Griusevich P. V., Samokhina V. V., Demidchik V. V. Stress-induced electrolyte leakage from root cells of higher plants: background, mechanism and physiological role. *Eksperimental'naya biologiya i biotekhnologiya* [Experimental biology and biotechnology], 2022, no. 2, pp. 4–18 (in Rusian).

27. Men'shchikova E. B., Lankin V. Z., Zenkov N. K., Bondar' I. A., Krugovykh N. F., Trufakin V. A.Oxidative stress. *Prooxidants and antioxidants*. M.: Slovo Publ., 2006. 556 p. (in Russian).

28. Ziyatdinova G. K., Budnikov H. C. Natural phenolic antioxidants in bioanalytical chemistry: state of the problem and development prospects. *Uspekhi khimii = Advances in Chemistry*, 2015, vol. 84, no. 2, pp. 194–224. https://doi.org/10.1070/rcr4436

29. Rogozhin V. V., Verkhoturov V. V., Kurilyuk T. T. The Antioxidant System of Wheat Seeds during Germination. *Izvestiya academii nauk. Seriya biologicheskaya* [News of the Academy of scienses, biological series], 2001, no. 2, pp. 165–173.

30. Olenichenko N. A., Gorodkova E. S., Zagoskina N. V. Effect of exogenous phenolic compounds on lipid peroxidation in wheat plants. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural biology], 2008, no. 3, pp. 58–61 (in Russian).

31. Attia M. S., Osman M. S., Mohamed A. S., Mahgoub H. A., Garada M. O., Abdelmouty E. S., Latef A. A. H. A. Impact of Foliar Application of Chitosan Dissolved in Different Organic Acids on Isozymes, Protein Patterns and Physio-Biochemical Characteristics of Tomato Grown under Salinity Stress. *Plants (Basel)*, 2021, vol. 10, no. 2, pp. 388–411. https://doi.org/10.3390/plants10020388

32. Rutairat P., Theerakarunwong C. D. Effect of chitosan on physiology, photosynthesis and bi-omass of rice (*Oryza sativa* L.) under elevated ozone. *Australian Journal of Crop Science*, 2017, vol. 11, no. 5, pp. 624–630. https://doi.org/10.21475/ajcs.17.11.05.p578

33. Makeeva I. Yu., Bychkov I. A. Specificity of the action of caffeic acid on photosynthetic activity and growth reactions of *Solanum tuberosum*. *Proceedings of the International Youth Scientific Forum «LOMONOSOV-2015».* Available at: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2015/data/6952/uid68686_f7191eb4975b8f3ff78c0f817b5298524d8a5f6e.doc (accessed 16.05.2025) (in Russian).

34. Makeeva I. Yu., Puzina T. I. The Participation of caffeic acid in the regulation of physiological processes of potato plants under conditions of the hypothermia. *Vestnik Orlovskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Bulletin of the Oryol State Agrarian University], 2017, no. 1 (64), pp. 60–65 (in Russian).

35. Makeeva I. Yu. *Physiological and biochemical responses of Solanum tuberosum to the action of caffeic acid*. Abstract of Ph.D. diss. Moscow, 2017. 23 p. (in Russian).

36. Bakhoum G. S., Sadak M. S., Badr E. A. E. M Mitigation of adverse effects of salinity stress on sunflower plant (*Helianthus annuus* L.) by exogenous application of chitosan. *Bulletin of the National Research Centre*, 2020, vol. 44, art. 79. https://doi.org/10.1186/s42269-020-00343-7

37. Rakhmatullina N. Sh., Nasriddinova P. M., Akinshina N. G., Azizov A. A., Mirkhodzhaev U. Z. Adaptation of the photosynthetic apparatus of plants to salt stress. *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki* [Scientific Review. Biological Sciences], 2022, no. 1, pp. 56–61 (in Russian).

38. Vainer A. A., Kolupaev E. Yu., Khripach V. A. Separate and combined effects of 24-epibrassinolide and proline on the antioxidant system of millet plants under salt stress. *Fiziologiya rastenii i genetika* [Plant Physiology and Genetics], 2014, vol. 46, no. 5, pp. 428–436 (in Russian).

39. Houimli S. M., Denden M., Mouhandes B. D. Effects of 24-epibrassinolide on growth, chlorophyll, electrolyte leakage and proline by pepper plants under NaCl-stress. *EurAsian Journal of Biosciences*, 2010, vol. 4, pp. 96–104.

40. Yildizli A., Çevik S., Ünyayar S. Effects of exogenous myo-inositol on leaf water status and oxidative stress of *Capsicum annuum* under drought stress. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2018, vol. 40, art. 122. https://doi.org/10.1007/s11738-018-2690-z

Информация об авторах

Овчинников Игорь Алексеевич – науч. сотрудник, аспирант. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: igor-1606@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-8662-3908

Калацкая Жанна Николаевна – канд. биол. наук, доцент, заместитель директора по научной и инновационной работе, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. https://orcid.org/0000-0001-6395-0757

Николайчук Виктория Викторовна – науч. сотрудник, аспирант. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vica10bcn@gmail.com.

Гилевская Ксения Сергеевна – канд. хим. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-3121-0014

Морозова Инна Михайловна – канд. биол. наук, доцент, доцент кафедры. Витебский государственный университет им. П. М. Машерова (Московский пр-т, 33, 210038, г. Витебск, Республика Беларусь). E-mail: morozovainna889@gmail.com. https://orcid.org/0000-0003-3729-6231

Information about the authors

Igor A. Ovchinnikov –Researcher, Postgraduate Student. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: igor-1606@mail.ru. https://orcid.org/ 0000-0002-8662-3908

Joanna N. Kalatskaja – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Director for Scientific and Innovative Work, Leading Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. https://orcid.org/0000-0001-6395-0757

Viktoria V. Nikalaichuk – Researcher, postgraduate student. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vica10bcn@gmail.com

Kseniya S. Hileuskaya – Ph. D. (Chem.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-3121-0014

Inna M. Morozova – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Associate Professor of the Department. Vitebsk State University named after P. M. Masherov (33, Moskovsky Ave., 210038, Vitebsk, Republic of Belarus). E-mail: morozovainna889@gmail.com. https://orcid.org/0000-0003-3729-6231