

ВЕСЦІ

НАЦЫЯНАЛЬНАЙ АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2026. Т. 71, № 1

ИЗВЕСТИЯ

НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2026. Т. 71, № 1

Журнал основан в 1956 г. как «Весці Акадэміі навук БССР. Серыя біялагічных наўку»,
с 1992 г. – «Весці Акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных наўку»,
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 наука», 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 Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- Н. И. Дубовец** – Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- Л. Ф. Кабашникова** – Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларусь, 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 Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- В. Е. Падутов** – Институт леса Национальной академии наук Беларусь, Гомель, Республика Беларусь
- В. Н. Прохоров** – Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича Национальной академии наук Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- В. Н. Решетников** – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- В. В. Титок** – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларусь, Минск, Республика Беларусь
- В. И. Торчик** – Центральный ботанический сад Национальной академии наук Беларусь, 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. Тайдук** – 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-Пясецка** – 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. 2026. Т. 71, № 1.

Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *Т. В. Смирнова*

Компьютерная верстка *Л. И. Кудерко*

Подписано в печать 14.01.2026. Выход в свет 29.01.2026. Формат 60×84^{1/8}. Бумага офсетная.

Печать цифровая. Усл. печ. л. 10,23. Уч.-изд. л. 11,3. Тираж 72 экз. Заказ 7.

Цена номера: индивидуальная подписка – 15,86 руб., ведомственная подписка – 35,17 руб.

Издатель и полиграфическое исполнение:

Республикансское 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

PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES. 2026, vol. 71, no. 1

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. Torchik – 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:

I, 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, 2026, vol. 71, no. 1.

Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *T. V. Smirnova*
Computer imposition *L. I. Kudzerko*

Sent for press 14.01.2026. Output 29.01.2026. Format 60×84¹/₈. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 10.23. Publisher's signatures 11.3. Circulation 72 copies. Order 7.
Number price: individual subscription – 15.86 byn., departmental subscription – 35.17 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.

ЗМЕСТ

Шавейко И. В., Алеценкова З. М., Ананьева И. Н., Коротков М. М., Короткова О. В. Использование эндофитных бактерий для стимуляции роста и развития сои (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.).....	7
Волнистый А. А., Дащевская Л. О., Сергеев Г. В., Никифоров М. Е. Постоянство гаплотипического состава обыкновенного канюка <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758) на территории Беларуси.....	17
Лазаревич Д. К., Шевцов Н. А., Иванов О. А., Цвирко Е. Д. Антибактериальная активность экстрактов и отдельных групп метаболитов вегетативной массы <i>Momordica charantia</i> L. в отношении пищевых контаминантов.....	25
Гордей И. С., Люсиков О. М., Матиевская О. С., Шимко В. Е., Мандрусова В. С., Соколюк А. В., Варфоломеева Т. Е. Анализ селекционного генофонда озимой мягкой пшеницы (<i>Triticum aestivum</i> L.) по генам, ассоциированным с устойчивостью к предуборочному прорастанию	34
Копылева Д. В., Прокулевич В. А., Потапович М. И., Дуж Е. В., Гончаров А. Е., Антоневич Н. Г., Бушмакина И. М. Получение рекомбинантного белка человеческого фактора некроза опухоли-альфа в клетках бактерий <i>Escherichia coli</i> и оценка его биологической активности	44
Сазонов А. А., Нестюк А. М., Зайцева Е. М., Бабуль Д. А., Пацукеевич П. В. Связь встречаемости очагов короедов и корневых гнилей с лесоводственно-таксационными параметрами еловых насаждений.....	56
Колмаков П. Ю., Жерносеков Д. Д. Оценка характера взаимодействия разнородных организмов в системе « <i>Picea abies</i> – эктомикоризные грибы»	72
Гюльмамедова Ш. А. Анализ состава и способов применения в ландшафтном дизайне декоративных растений в условиях Аппшерона	80

CONTENTS

Shaveiko I. V., Aleschenkova Z. M., Ananyeva I. N., Korotkov M. M., Korotkova O. V. Use endophytic bacteria to stimulate growth and development of soybean (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.).....	7
Valnisty A. A., Dasheuskaya L. O., Sergeev G. V., Nikiforov M. E. Historical genetic stability in the Common Buzzard <i>Buteo buteo</i> (Linnaeus, 1758) of Belarus	17
Lazarevich D. K., Shevtsov N. A., Ivanov O. A., Tsvirko E. D. Antibacterial activity of extracts and individual groups of metabolites of <i>Momordica charantia</i> L. vegetative mass against food contaminants.....	25
Gordej I. S., Lyusikov O. M., Matieuskaya O. S., Shimko V. E., Mandrusova V. S., Sokolyuk A. V., Varfalyameyeva T. E. Analysis of the breeding gene pool of winter wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.) by genes associated with pre-harvest sprouting resistance	34
Kopyleva D. V., Prakulevich U. A., Patapovich M. I., Duzh E. V., Hancharou A. E., Antonevich N. G., Bushmakina I. M. Obtaining of the human recombinant tumor necrosis factor-alpha protein in <i>Escherichia coli</i> cells and evaluation of its biological activity	44
Sazonov A. A., Nestyuk A. M., Zaitseva E. M., Babul D. A., Patsukevich P. V. Relationship between the occurrence of bark beetle and root rot outbreaks with forestry and taxation parameters of spruce stands.....	56
Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Assessment of the nature of the interaction of heterogeneous organisms in the <i>Picea abies</i> – ectomycorrhizal fungi system.....	72
Gulmamedova Sh. A. Analysis of the composition and methods of application in landscape design of ornamental plants in Absheron conditions	80

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 579.64+606:63

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-7-16>

Поступила в редакцию 22.04.2025

Received 22.04.2025

**І. В. Шавейко¹, З. М. Алещенкова², И. Н. Ананьева²,
М. М. Коротков³, О. В. Короткова³**

¹ООО «Фермент», д. Флерьяново, Ляховичский район, Брестская область, Республика Беларусь

²Институт микробиологии Национальной академии наук Беларусь, Минск, Республика Беларусь

³Полесский институт растениеводства, аг. Криничный, Мозырский район, Гомельская область,
Республика Беларусь

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЭНДОФИТНЫХ БАКТЕРИЙ
ДЛЯ СТИМУЛЯЦИИ РОСТА И РАЗВИТИЯ СОИ (*GLYCINE MAX (L.) MERR.*)**

Аннотация. В работе приведены результаты применения ризобиальных (*Bradyrhizobium japonicum* БИМ В-743) и неризобиальных (*Agrobacterium tumefaciens* БИМ В-1315 Г и *Pseudomonas brassicacearum* БИМ В-1228 Д) эндофитных бактерий сои как для обработки семян, так и вегетирующих растений на посевах сои в условиях опытного поля Полесского института растениеводства. Установлено позитивное влияние обработки вегетирующих растений сои сорта Верас эндофитами на величину зеленой массы (11–34,9 %), массу корней (13–26,2 %), количество бобов (54,5–83,3 %), массу 1 000 семян (6,4–9,6 %), массу семян с 1 м² (29,7–47,7 %). Максимальные положительные результаты по всем показателям получены при совместном использовании ризобиальных и неризобиальных эндофитов.

Предпосевная инокуляция семян сои сорта Ясельда ризобиальными и неризобиальными эндофитными бактериями положительно повлияла на высоту растений (8,1–12,7 %), зеленую массу (16,2–38,9 %), количество бобов (71,4–81 %) и массу 1 000 семян (8,9–15,4 %), что обеспечило получение годового экономического эффекта (чистый дополнительный доход с 1 га) по зеленой массе – 595,0 бел. руб. (без НДС), по семенам – 3 120,0 бел. руб. (без НДС).

Ключевые слова: ризобиальные и неризобиальные эндофитные бактерии сои, азотфикссирующий, фосфатсолюбилизирующий, предпосевная инокуляция семян, обработка вегетирующих растений

Для цитирования: Использование эндофитных бактерий для стимуляции роста и развития сои (*Glycine max (L.) Merr.*) / И. В. Шавейко, З. М. Алещенкова, И. Н. Ананьева [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных наукаў. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 7–16. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-7-16>

Irina V. Shaveiko¹, Zinaida M. Aleschenkova², Irina N. Ananyeva²,
Michail M. Korotkov³, Oksana V. Korotkova³

¹LLC Ferment, d. Fleryanovo, Lyakhovich District, Brest Region, Republic of Belarus

²Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

³Polesie Institute of Plant Growing, ag. Krinichny, Mozyr District, Gomel Region, Republic of Belarus

**USE ENDOPHYTIC BACTERIA TO STIMULATE GROWTH AND DEVELOPMENT
OF SOYBEAN (*GLYCINE MAX (L.) MERR.*)**

Abstract. The article presents the results of using rhizobial (*Bradyrhizobium japonicum* BIM B-743) and non-rhizobial (*Agrobacterium tumefaciens* BIM B-1315 G and *Pseudomonas brassicacearum* BIM B-1228 D) endophytic soybean bacteria for both seed and vegetative plant treatment on soybean crops in the experimental field of the Polesie Institute of Plant Growing. A positive effect of treating vegetative plants of the ‘Veras’ soybean variety with endophytes on the amount of green mass (11–34.9 %), root mass (13–26.2 %), number of beans (54.5–83.3 %), mass of 1,000 seeds (6.4–9.6 %), and mass of seeds per 1 m² (29.7–47.7 %) was established. The maximum positive results for all indicators were obtained with combined use of rhizobial and non-rhizobial endophytes.

Pre-sowing inoculation of ‘Yaselda’ soybean seeds with rhizobial and non-rhizobial endophytic bacteria had a positive effect on plant height (8.1–12.7 %), root mass (16.2–38.9 %), number of beans (71.4–81 %) and 1,000 seed weight (8.9–15.4 %), which ensured an annual economic effect (net additional income per 1 ha) of 595.0 BYN for green mass (excluding VAT) and 3,120.0 BYN for seeds (excluding VAT).

Keywords: rhizobial and non-rhizobial endophytic bacteria of soybeans, nitrogen-fixing, phosphate-solubilizing, pre-sowing inoculation of seeds, treatment of vegetative plants

For citation: Shaveiko I. V., Aleschenkova Z. M., Ananyeva I. N., Korotkov M. M., Korotkova O. V. Use endophytic bacteria to stimulate growth and development of soybean (*Glycine max (L.) Merr.*). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 7–16 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-7-16>

Введение. Эндофиты (от греч. *endon* – внутри, *phyton* – растение) являются частью микробиома растений и играют важную роль в процессе их роста и повышения устойчивости к стрессу [1]. Они имеют преимущества перед микроорганизмами, обитающими вне растения, поскольку не испытывают воздействия экстремальных условий окружающей среды, находятся в условиях стабильного pH, оптимальной влажности и обеспечены питательными веществами, поставляемыми растениями. Природа взаимодействия растений и эндофитов варьируется от мутуализма до патогенности [2]. Эндофитные бактерии, способные фиксировать азот атмосферы, солюбилизировать нерастворимые соединения фосфора, продуцировать сидерофоры и 1-аминокапропан-1-карбоксилат-дезаминазу, ингибировать развитие патогенов, осуществлять деградацию ксенобиотиков, приносят пользу растениям [3, 4]. Эндофитные микроорганизмы способны продуцировать широкий спектр метаболитов и повышать стрессоустойчивость растений, увеличивать урожай сельскохозяйственных культур [2–6].

Внимание исследователей привлекают взаимоотношения эндофитных бактерий с бобовыми растениями, которые благодаря симбиотической азотфиксации вносят значительный вклад в поддержание баланса азота в почве. Бобовые растения интересны тем, что в их физиологическое состояние вносят вклад как ризобиальные, так и неризобиальные эндофитные микроорганизмы [7].

Возделывание таких зернобобовых культур, как соя, на почвах с низким содержанием гумуса может быть эффективным при наличии в почве спонтанных конкурентоспособных штаммов клубеньковых бактерий. Соя, обладая способностью вступать в симбиоз с клубеньковыми бактериями и обогащать почву азотом, обеспечивает накопление за вегетационный период до 200 кг азота на га [8]. Для многих регионов Беларуси, где соя раньше не выращивалась и в почве отсутствуют спонтанные штаммы *Bradyrhizobium japonicum*, предпосевная обработка семян сои и вегетирующих растений инокулянтами – необходимое условие ее возделывания.

Одним из способов повышения эффективности бобово-rizобиального симбиоза (*Glycine max* (L.) Merr. – *B. japonicum*) и стрессоустойчивости растений сои является использование в составе инокулянтов высокого эффективных штаммов *B. japonicum* совместно с фосфатомобилизирующими и стимулирующими рост растений микроорганизмами [9–11].

Обработка семян и вегетирующих растений сои ризобиальными и неризобиальными эндофитными бактериями дает возможность усилить процесс азотфиксации, уменьшить объем внесения азотных и фосфорных удобрений, повысить продуктивность сои.

Цель работы – изучить эффективность использования ризобиальных и неризобиальных эндофитных бактерий для стимуляции роста и развития сои.

Объекты и методы исследования. Микробиологические объекты – штаммы неризобиальных эндофитных бактерий сои *Pseudomonas brassicacearum* 11E и *Agrobacterium tumefaciens* 27C, выделенные из стеблей и корней растений сои, отобранные по показателям фосфатомобилизирующей, ростстимулирующей активностей, и азотфиксирующий штамм ризобий *B. japonicum* 27N, выделенный из клубеньков растений сои. Растительные объекты – соя сортов Верас и Ясельда.

Для получения посевного материала и глубинного раздельного культивирования эндофитных бактерий для ризобиальной культуры *B. japonicum* 27N использовали маннитно-люпиновую среду, г/л: маннит – 10 г; K_2HPO_4 – 0,5 г; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,41 г; $NaCl$ – 0,2 г; $CaSO_4$ – 0,1 г; люпиновый экстракт – 100 мл; агар-агар – 20,0 г; pH 7,1–7,3; для неризобиальных эндофитных бактерий *A. tumefaciens* 27C и *P. brassicacearum* 11E – оптимизированную питательную среду Мейнелла, г/л: меласса – 30 г; K_2HPO_4 – 7,0 г; KH_2PO_4 – 3,0 г; $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ – 0,1 г; $(NH_4)_2SO_4$ – 1,5 г; натрий лимоннокислый – 0,5 г; pH среды доводится 10%-м раствором KOH до $7,0 \pm 0,2$.

Посевной материал *A. tumefaciens* 27C, *P. brassicacearum* 11E и *B. japonicum* 27N получали в глубинных условиях в колбах на лабораторной качалке. Условия культивирования: объем инокулюма – 10 % от объема среды, аэрация – 200 ± 20 об/мин, температура – 28 ± 2 °C, время культивирования – 72 и 120 ч для неризобиальных и ризобиального эндофитов соответственно.

Опытную партию культуральных жидкостей (КЖ) эндофитных бактерий нарабатывали в Отделе «Научно-производственный центр биотехнологий» Института микробиологии НАН Беларуси на шейкере-инкубаторе в колбах объемом 2 л с коэффициентом заполнения питательной

средой 0,5 при следующих условиях: среды культивирования – модифицированная среда Мейнелла (для *A. tumefaciens* 27C и *P. brassicacearum* 11E), маннитно-люпиновая среда (для *B. japonicum* 27N), температура – 28 ± 2 °C, скорость вращения качалки – 100 ± 10 об/мин, объем инокулюма – 10 % от объема среды. Продолжительность культивирования *A. tumefaciens* 27C и *P. brassicacearum* 11E составляла 48 ч, медленно растущих *B. japonicum* 27N – 120 ч. Численность жизнеспособных клеток бактериальных культур определяли методом предельных разведений и поверхностного посева супензии на агаризованную питательную среду. Содержание клеток эндофитов в КЖ было не менее $1 \cdot 10^9$ КОЕ/мл.

Полевые исследования проводились в Полесском институте растениеводства (Мозырский р-н Гомельской обл.). Почва опытного участка дерново-подзолистая рыхло-супесчаная, слабооподзоленная, развивающаяся на супесях, подстилаемых с глубины 140–170 см моренным суглинком. Агрохимическая характеристика следующая: pH (в KCL) 6,49, гумус (по Тюрину) – 2,48 %, P₂O₅ (по Кирсанову) – 249 мг/кг, K₂O (по Масловой) – 214 мг/кг, Ca – 874 мг/кг, Mg – 190 мг/кг, В – 0,32 мг/кг, Cu – 2,11 мг/кг, Zn – 2,42 мг/кг почвы. Агротехническая обработка почвы проводилась в соответствии с отраслевым регламентом. Площадь участка – 20 м² (4 × 5 м), делянки – 1 м² в трехкратной повторности. Расположение вариантов последовательное со смещением. Проведено опрыскивание против однолетних и многолетних сорняков: Экстракорн (3,5 л/га) – до всходов, Базагран (3,0 л/га) + Фюзилад Форте (2 л/га) – в фазу 1–2-го тройчатых листьев. В 2020 г. проводилась обработка вегетирующих растений сои сорта Верас в фазу 1-го тройчатосложного листа в соответствии со схемой опыта на фоне применения минеральных удобрений в дозе N₆₀ P₉₀ K₁₂₀: 1 – контроль, опрыскивание водой; 2 – опрыскивание КЖ *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – опрыскивание КЖ *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д; 4 – опрыскивание КЖ *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – опрыскивание КЖ *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г. Объемное соотношение КЖ, содержащих эндофиты *B. japonicum* 27N, *P. brassicacearum* 11E, *A. tumefaciens* 27C и продукты их метаболизма, составляло 1 : 1 или 1 : 1 : 1. Обработку проводили 2%-м рабочим раствором КЖ эндофитов из расчета 200 л/га.

В 2021 г. агротехническая обработка почвы применялась согласно отраслевому регламенту: осенью – вспашка ПЛН-4-35, весной – закрытие влаги АДН-4, предпосевное рыхление и выравнивание Horsh Joker серии СТ (3,0–6,0 м). Проведена обработка против однолетних и многолетних сорняков: Пульсар (1,0 л/га) – до всходов, Базагран (3,0 л/га) + Фюзилад Форте (2 л/га) – в фазу 2–3-го тройчатых листьев. Фунгицидно-инсектицидная обработка посевов: Амистар Экстра (1 л/га) + Фуфанон (1 л/га), Борей (0,2 л/га) – против болезней и вредителей. Исследования проводились на семенах сои сорта Ясельда (ООО «Соя-Север»). Предпосевная обработка семян сои осуществлялась из расчета 0,2 л КЖ эндофитов на гектарную норму семян, расход рабочей жидкости – 10 л на 1 т семян в соответствии со схемой опыта на фоне применения минеральных удобрений в дозе N₃₀ P₉₀ K₁₂₀: 1 – контроль, обработка водой; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г (в соотношении 1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г (в соотношении 1 : 0,5 : 0,5).

Экспериментальные данные статистически обработаны в программе TIBCO Statistica, статистическая значимость различий оценивалась при $p < 0,05$; $p < 0,01$; $p < 0,001$.

Результаты и их обсуждение. В исследовании использован сорт сои Ясельда, внесенный в 1998 г. в Госреестр сортов Беларуси, в 2004 г. – в Госреестр селекционных достижений России по Центрально-Черноземному региону, а также зарегистрированный в Украине, Великобритании и Киргизии. Ранее данный сорт был использован нами при проведении исследований по обработке семян в лабораторных условиях и представлял интерес в качестве объекта полевых исследований. Поскольку эти исследования проводились в рамках ГПНИ, они не предполагали 2-летних регистрационных испытаний. Интерес представляла возможность применения эндофитных бактерий как для обработки семян сои сорта Ясельда, так и для обработки всходов сои сорта Верас, зарегистрированного тем же коллективом белорусских селекционеров в 2007 г. Оба сорта являются скороспелыми, адаптированными к местной сумме активных температур и долготе дня.

Из клубеньков, корней и стеблей растений сои нами ранее были выделены, отобраны и охарактеризованы ризобиальный азотфикссирующий штамм *B. japonicum* 27N, фосфатсодушилизирующий штамм *P. brassicacearum* 11E (прежнее название – *P. fluorescens*), стимулирующий рост растений штамм *A. tumefaciens* 27C (прежнее название – *Rhizobium radiobacter*) [12]. Культуры непатогенны, нетоксичны и были депонированы в Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов под следующими номерами: *A. tumefaciens* – БИМ В-1315 Г, *P. brassicacearum* – БИМ В-1228 Д, *B. japonicum* – БИМ В-743. В лабораторном опыте в условиях светокультуры при обработке проростков сои нами ранее был установлен стимулирующий эффект инокуляции неризобиальными эндофитными бактериями на фоне применения ризобиального эндофита *B. japonicum*, выразившийся в возрастании накопления сырой фитомассы и увеличении азотфикссирующей активности клубеньковых бактерий (на 32,2 %) [12]. Заложенный в 2020 г. в полевых условиях вегетационный опыт предусматривал обработку вегетирующих растений сои (в фазу образования 1-го тройчатосложного листа) эндофитными бактериями по отдельности и в комплексе друг с другом (соотношения 1 : 1 и 1 : 1 : 1).

Несмотря на то что температурный и водный режимы вегетационного периода 2020 г. характеризовались как относительно неблагоприятные для роста и развития растений сои, обработка вегетирующих растений сои сорта Верас эндофитными бактериями *B. japonicum* БИМ В-743; *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д; *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г способствовала увеличению сырой зеленой массы растений сои на 11; 17; 26,7; 34,9 % соответственно (рис. 1). Под действием обработки растений сои масса корней по вариантам опыта также увеличилась на 13; 14,8; 13,8; 26,2 % соответственно (рис. 2).

Количество бобов в опытных вариантах было на 54,5; 69,7; 69,7 и 83,3 % больше, чем в контроле, масса семян при влажности 12,4 % с 1 м² опытных площадок превышала контроль на 29,7; 33,3; 47,7; 41,5 %, а масса 1 000 семян опытных растений сои сорта Верас была больше контроля на 6,4; 6,3; 7,4 и 9,6 % соответственно (рис. 3–5).

Максимальные результаты по всем показателям роста и развития растений сои сорта Верас получены при совместном использовании для обработки ризобиальных и неризобиальных эндофитных бактерий. Это свидетельствует об эффективности использования агрономически ценных эндофитных бактерий сои *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г и *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д.

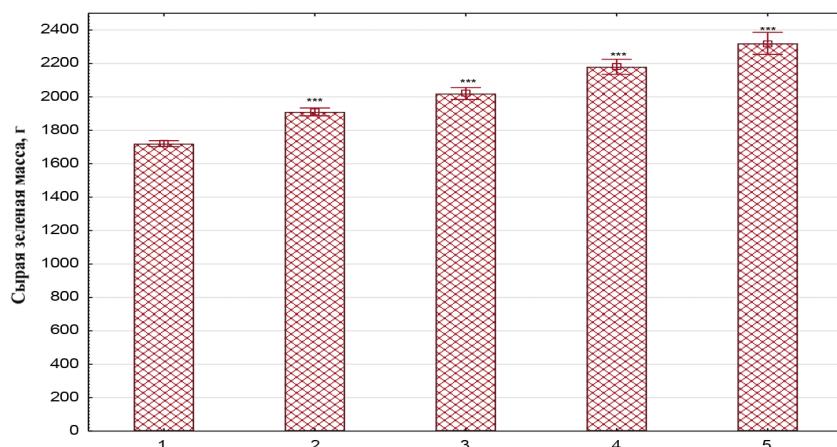


Рис. 1. Влияние обработки растений сои сорта Верас эндофитными бактериями на величину сырой зеленой массы
(1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д;
4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum*
БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 1. Effect of treatment of vegetative plants of the ‘Veras’ soybean variety with endophytic bacteria on the amount of green mass (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D; 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; 5 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; *** – there are differences at $p < 0.001$)

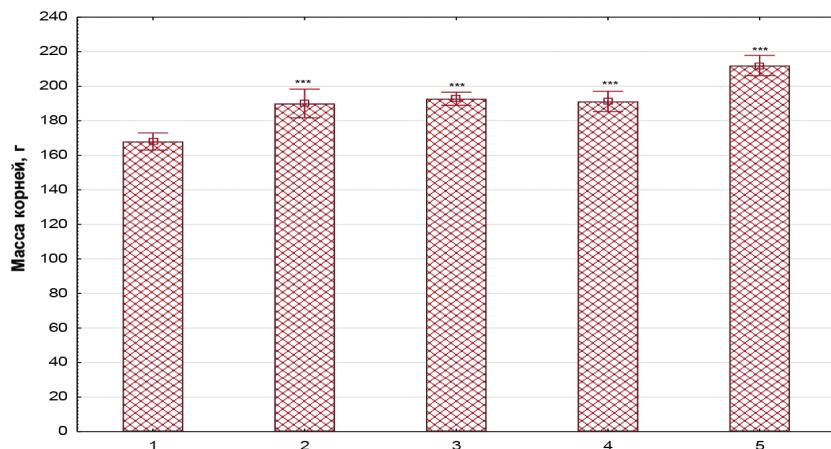


Рис. 2. Влияние обработки растений сои эндофитными бактериями на массу корней (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д; 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 2. Effect of treatment of soybean plants with endophytic bacteria on the weight of the root system (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D; 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; 5 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; *** – there are differences at $p < 0.001$)

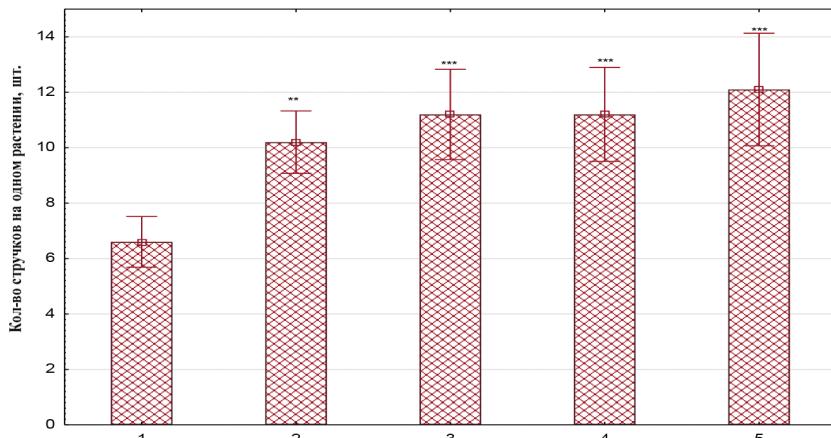


Рис. 3. Влияние обработки растений сои эндофитными бактериями на количество образующихся бобов (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д; 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; ** – есть различия при $p < 0,01$; *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 3. Effect of treatment of soybean plants with endophytic bacteria on the number of beans formed (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D; 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; 5 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicacearum* BIM B-1228 D + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; ** – there are differences at $p < 0.01$; *** – there are differences at $p < 0.001$)

на фоне применения клубеньковых бактерий сои *B. japonicum* БИМ В-743 для стимуляции роста и развития растений сои сорта Верас в агроэкологических условиях Гомельской обл.

Температурный и водный режимы вегетационного периода 2021 г. характеризовались как относительно благоприятные для роста и развития растений сои. В рамках вариантов опыта (1 – контроль, обработка семян водой; 2 – обработка семян КЖ *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – обработка семян КЖ *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г (в соотношении 1 : 1 : 1); 4 – обработка семян КЖ *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г (в соотношении 1 : 0,5 : 0,5)) установлено, что инокуляция семян сои сорта Ясельда эндофитными бактериями позитивно повлияла

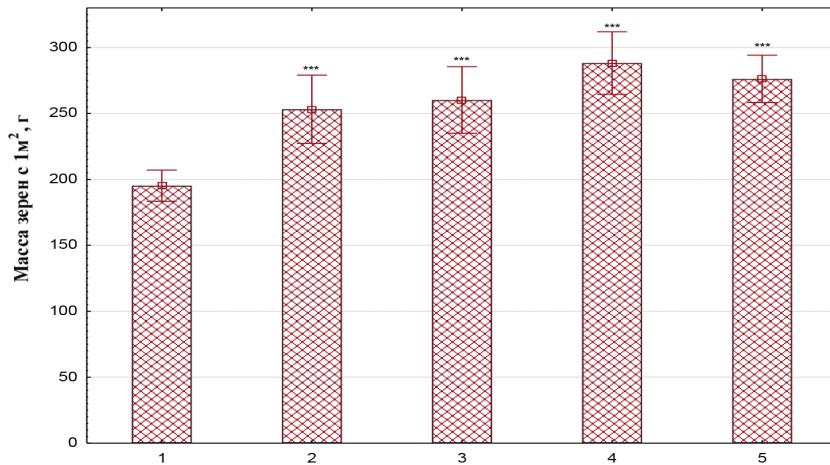


Рис. 4. Влияние обработки растений сои эндофитными бактериями на массу семян с 1 м²
(1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д;
4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicearum*
БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 4. Effect of treatment of soybean plants with endophytic bacteria on the mass of seeds per 1 m²
(1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicearum* BIM B-1228 D;
4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; 5 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicearum*
BIM B-1228 D + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; *** – there are differences at $p < 0.001$)

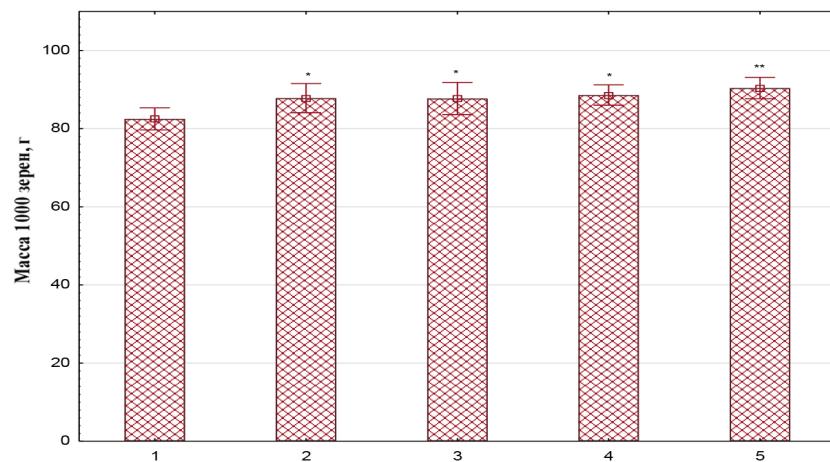


Рис. 5. Влияние обработки растений сои эндофитными бактериями на массу 1 000 семян
(1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д;
4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; 5 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *P. brassicearum*
БИМ В-1228 Д + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г; * – есть различия при $p < 0,05$; ** – есть различия при $p < 0,01$)

Fig. 5. Effect of treatment of soybean plants with endophytic bacteria on the weight of 1,000 seeds
(1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicearum* BIM B-1228 D;
4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; 5 – *B. japonicum* BIM B-743 + *P. brassicearum*
BIM B-1228 D + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G; * – there are differences at $p < 0.05$; ** – there are differences at $p < 0.01$)

на рост растений: увеличение их высоты по вариантам составило 8,1; 11,5; 12,7 % соответственно (рис. 6). В вариантах с обработкой семян эндофитами сырья зеленая масса превысила контроль на 16,2; 29,5; 38,9 % соответственно (рис. 7).

Количество бобов на растениях сои сорта Ясельда, семена которых обработаны инокулянтом на основе КЖ эндофитных бактерий, увеличилось по сравнению с контролем на 71,4; 75,9 и 81 % соответственно, а масса 1 000 семян возросла на 8,9; 11,1 и 15,4 % соответственно (рис. 8, 9).

Полученные в 2021 г. результаты свидетельствуют об эффективном применении обработки семян сои сорта Ясельда ризобиальными и неризобиальными эндофитными бактериями на фоне использования сниженной дозы минерального азота на 50 % ($N_{30} P_{90} K_{120}$) по сравнению с фоно-

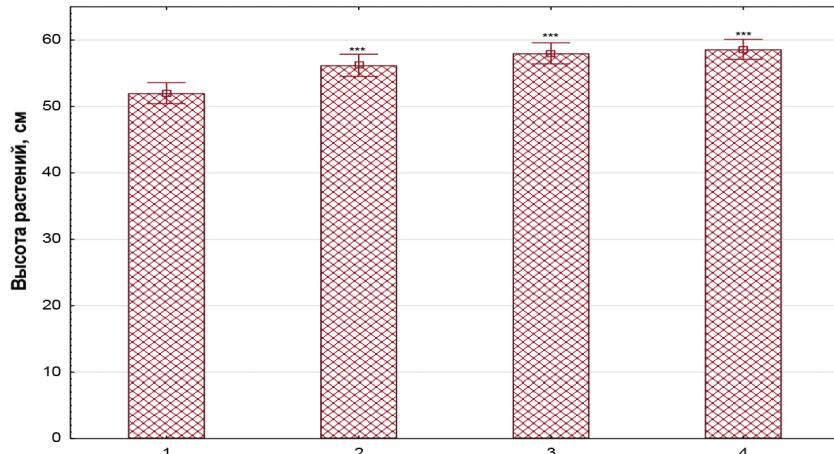


Рис. 6. Влияние инокуляции семян сои сорта Ясельда на высоту растений сои (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 0,5 : 0,5); *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 6. Effect of inoculation of ‘Yaselda’ soybean seeds on soybean plant height (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 0,5 : 0,5); *** – there are differences at $p < 0.001$)

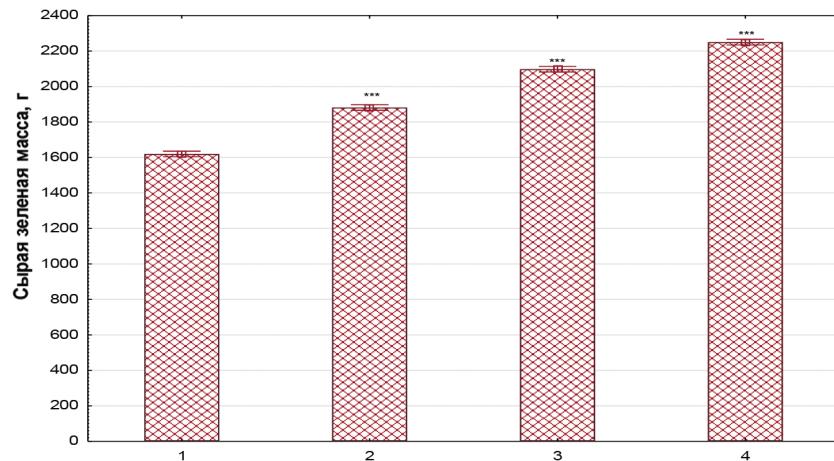


Рис. 7. Влияние инокуляции семян сои эндофитными бактериями на величину сырой зеленой массы (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 0,5 : 0,5); *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 7. Effect of soybean seed inoculation with endophytic bacteria on the amount of green mass (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 0,5 : 0,5); *** – there are differences at $p < 0.001$)

вой дозой минеральных удобрений ($N_{60} P_{90} K_{120}$), внесенной в 2020 г. Кроме этого, подтверждается возможность продуктивного применения ризобиальных и неризобиальных эндофитов в соотношении 1 : 0,5 : 0,5, что экономически более выгодно.

Использование для обработки семян ризобиального штамма азотфикссирующих бактерий *B. japonicum* БИМ В-743 и неризобиальных фосфатсолюбилизирующих и ростстимулирующих *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г и *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д эндофитных бактерий в Полесском институте растениеводства на посевах сои сорта Ясельда в условиях опытного поля общей площадью 5 га обеспечило получение годового экономического эффекта (чистый дополнительный доход с 1 га) по зеленой массе – 595 бел. руб. (без НДС), по семенам – 3 120 бел. руб. (без НДС).

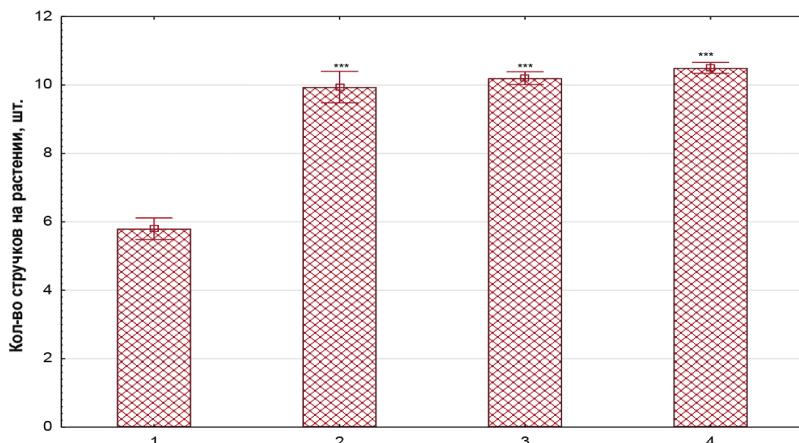


Рис. 8. Влияние инокуляции семян сои эндофитными бактериями на количество образующихся бобов (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 0,5 : 0,5); *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 8. Effect of soybean seeds inoculation with endophytic bacteria on the number of beans formed (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 0,5 : 0,5); *** – there are differences at $p < 0.001$)

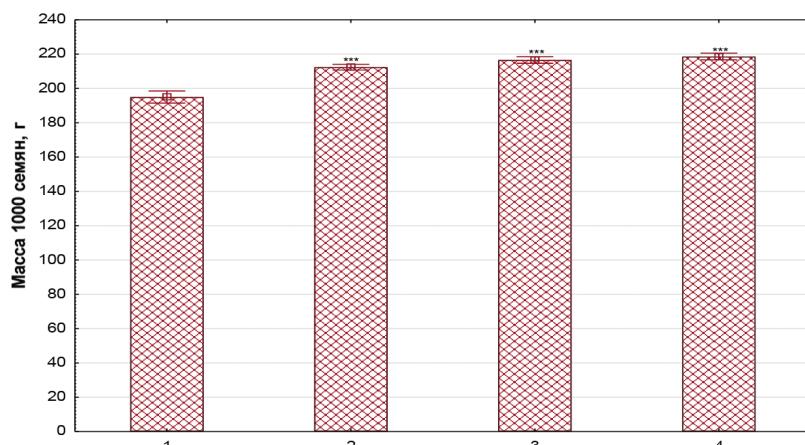


Рис. 9. Влияние инокуляции семян сои сорта Ясельда эндофитными бактериями на массу 1 000 семян (1 – контроль; 2 – *B. japonicum* БИМ В-743; 3 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* БИМ В-743 + *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г + *P. brassicearum* БИМ В-1228 Д (1 : 0,5 : 0,5); *** – есть различия при $p < 0,001$)

Fig. 9. Effect of 'Yaselda' soybean seeds inoculation with endophytic bacteria on the mass of 1,000 seeds (1 – control; 2 – *B. japonicum* BIM B-743; 3 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 1 : 1); 4 – *B. japonicum* BIM B-743 + *A. tumefaciens* BIM B-1315 G + *P. brassicearum* BIM B-1228 D (1 : 0,5 : 0,5); *** – there are differences at $p < 0.001$)

Поскольку ризобиальные и неризобиальные эндофиты являются естественными представителями микробиоты внутри растений, их использование для обработки семян и вегетирующих растений позволит обеспечить получение экологически чистой продукции и увеличить урожайность сои.

Заключение. Проведенная сравнительная оценка эффективности применения ризобиальных и неризобиальных эндофитных бактерий сои на поле Полесского института растениеводства, расположенного в п. Криничный Мозырского р-на Гомельской обл., показала, что обработка вегетирующих растений сои сорта Верас в фазу образования 1-го тройчатосложного листа стимулирует их рост и развитие. Установлено позитивное влияние эндофитов на вегетирующие растения сои сорта Верас: наблюдалось увеличение зеленой массы (11–34,9 %), массы корней

(13–26,2 %), количества бобов (54,5–83,3 %), массы 1 000 семян (6,4–9,6 %) и массы семян с 1 м² (29,7–47,7 %). Максимальные положительные результаты по всем показателям получены при совместном использовании ризобиальных и неризобиальных эндофитных бактерий.

Предпосевная инокуляция семян сои сорта Ясельда ризобиальными и неризобиальными эндофитными бактериями положительно повлияла на высоту растений (8,1–12,7 %), зеленую массу (16,2–38,9 %), количество бобов (71,4–81 %) и массу 1 000 семян (8,9–15,4 %).

Использование ризобиальных азотфикссирующих бактерий *B. japonicum* БИМ В-743 и неризобиальных фосфатсодоблизирующих и ростстимулирующих *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г и *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д эндофитных бактерий в Полесском институте растениеводства для обработки семян сои сорта Ясельда обеспечило получение годового экономического эффекта (чистый дополнительный доход с 1 га) по зеленой массе – 595,0 бел. руб. (без НДС), по семенам – 3 120,0 бел. руб. (без НДС).

Полученные данные свидетельствуют о значительном экономическом потенциале использования ризобиальных *B. japonicum* БИМ В-743 и неризобиальных эндофитных бактерий *P. brassicacearum* БИМ В-1228 Д, *A. tumefaciens* БИМ В-1315 Г для стимуляции роста и повышения урожайности сои.

Конфлікт інтересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Selective regulation of endophytic bacteria and gene expression in soybean by water-soluble humic materials / W. Wang, D. Li, X. Qiu [et al.] // Environmental Microbiome. – 2024. – Vol. 19, N 1. – Art. 2. <https://doi.org/10.1186/s40793-023-00546-1>
2. The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes / P. R. Hardoim, L. S. van Overbeek, G. Berg [et al.] // Microbiology and Molecular Biology Reviews. – 2015. – Vol. 79, N 3. – P. 293–320. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00050-14>
3. Inside the Plants: Endophytic Bacteria and their Functional Attributes for Plant Growth Promotion / P. K. Pandey, M. Ch. Singh, S. Singh [et al.] // International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences. – 2017. – Vol. 6, N 2. – P. 10–21. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.602.002>
4. Rosenblueth, M. Bacterial Endophytes and Their Interactions with Hosts / M. Rosenblueth, E. Martínez-Romero // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2006. – Vol. 19, N 8. – P. 827–837. <https://doi.org/10.1094/mpmi-19-0827>
5. Metabolic potential of endophytic bacteria / G. Brader, S. Compant, B. Mitter [et al.] // Current Opinion in Biotechnology. – 2014. – Vol. 27, N 100. – P. 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.012>
6. Drought tolerance improvement in plants: an endophytic bacterial approach / A. Ullah, M. Nisar, H. Ali [et al.] // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2019. – Vol. 103, N 18. – P. 7385–7397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>
7. Mayhood, P. Soybean Root Nodule and Rhizosphere Microbiome: Distribution of Rhizobial and Nonrhizobial Endophytes / P. Mayhood, B. S. Mirza // Applied and Environmental Microbiology. – 2021. – Vol. 87, N 10. <https://doi.org/10.1128/aem.02884-20>
8. Генетические основы селекции растений: в 4 т. / А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева, В. А. Ленеш [и др.]; науч. ред. А. В. Кильчевский, Л. В. Хотылева – Мн.: Бел. навука, 2010. – Т. 2: Частная генетика растений. – 578 с.
9. Kyrychenko, O. V. Efficiency of soybean-rhizobium symbioses for seeds inoculated with compositions based on *Rhizobium*, *Azotobacter* and phytolectins. *Biotechnologia Acta* // Biotechnologia Acta. – 2019. – Vol. 12, N 2. – P. 79–87. <https://doi.org/10.15407/biotech12.02.079>
10. Co-inoculation of rhizobacteria promotes growth, yield, and nutrient contents in soybean and improves soil enzymes and nutrients under drought conditions / D. Jabborova, A. Kannepalli, K. Davranov [et al.] // Scientific Reports. – 2021. – Vol. 11, N 1. – Art. 22081. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01337-9>
11. Streptomyces N2A, an endophytic actinobacteria that promotes soybean growth and increases yield and seed quality under field conditions / D. L. Villafañe, R. A. Maldonado, J. S. Bianchi [et al.] // Plant science. – 2024. – Vol. 343. – Art. 112073. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112073>
12. Эндофитные бактерии сои (*Glycine max*): выделение, физиолого-биохимические свойства и идентификация / З. М. Алещенкова, И. Н. Ананьева, Л. Е. Картыжкова [и др.] // Микробные биотехнологии: фундаментальные и прикладные аспекты: сб. науч. тр. / НАН Беларуси [и др.]; под ред. Э. И. Коломиец (гл. ред.) [и др.]. – Мн., 2019. – Т. 11. – С. 8–21.

References

1. Wang W., Li D., Qiu X., Yang J., Liu L., Wang E., Yuan H. Selective regulation of endophytic bacteria and gene expression in soybean by water-soluble humic materials. *Environmental Microbiome*, 2024, vol. 19, no. 1, art. 2. <https://doi.org/10.1186/s40793-023-00546-1>
2. Hardoim P. R., van Overbeek L. S., Berg G., Pirttilä A. M., Compant S., Campisano A., Döring M., Sessitsch A. The Hidden World within Plants: Ecological and Evolutionary Considerations for Defining Functioning of Microbial Endophytes. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2015, vol. 79, no. 3, pp. 293–320. <https://doi.org/10.1128/mmbr.00050-14>

3. Pandey P. R., Singh M. C., Singh S., Singh A. K., Kumar M., Pathak M., Shakywar R. C., Pandey A. K. Inside the Plants: Endophytic Bacteria and their Functional Attributes for Plant Growth Promotion. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 2017, vol. 6, no. 2, pp. 10–21. <https://doi.org/10.20546/ijcmas.2017.602.002>
4. Rosenblueth M., Martínez Romero E. Bacterial Endophytes and Their Interactions with Hosts. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2006, vol. 19, no. 8, pp. 827–837. <https://doi.org/10.1094/mpmi-19-0827>
5. Brader G., Compant S., Mitter B., Trognitz F., Sessitsch A. Metabolic potential of endophytic bacteria. *Current Opinion in Biotechnology*, 2014, vol. 2, no. 100, pp. 30–37. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2013.09.012>
6. Ullah A., Nisar M., Ali H., Hazrat A., Hayat K., Keerio A. A. [et al.]. Drought tolerance improvement in plants: an endophytic bacterial approach. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 2019, vol. 103, no. 18, pp. 7385–7397. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-10045-4>
7. Mayhood P., Mirza B. S. Soybean Root Nodule and Rhizosphere Microbiome: Distribution of Rhizobial and Nonrhizobial Endophytes. *Applied and Environmental Microbiology*, 2021, vol. 87, no. 10. <https://doi.org/10.1128/aem.02884-20>
8. Kil'chevskii A. V., Khotyleva L. V., Lenesh V. A., Yurenkova S. I., Kartel' N. A., Shapurenko M. N. *Genetic bases of plant breeding in 4 volumes. Vol. 2. Special genetics of plants*. Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2010. 578 p. (in Russian).
9. Kyrychenko O. V. Efficiency of soybean-rhizobium symbioses for seeds inoculated with compositions based on *Rhizobium*, *Azotobacter* and phytolectins. *Biotechnologia Acta*, 2019, vol. 12, no. 2, pp. 79–87. <https://doi.org/10.15407/biotech12.02.079>
10. Jabborova D., Kannepalli A., Davranov K., Narimanov A., Enakiev Y., Syed A., Elgorban A. M., Bahkali A. H., Wirth S., Sayyed R. Z., Gafur A. Co-inoculation of rhizobacteria promotes growth, yield, and nutrient contents in soybean and improves soil enzymes and nutrients under drought conditions. *Scientific Reports*, 2021, vol. 11, no. 1, art. 22081. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01337-9>
11. Villafañe D. L., Maldonado R. A., Bianchi J. S., Kurth D., Gramajo H., Chiesa M. A., Rodríguez E. Streptomyces N2A, an endophytic actinobacteria that promotes soybean growth and increases yield and seed quality under field conditions. *Plant science*, 2024, vol. 343, art. 112073. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2024.112073>
12. Aleshchenkova Z. M., Anan'eva I. N., Kartyzhova L. E., Shaveiko I. V., Klishevich N. G. Endophytic bacteria of soybean culture (*Glycine Max*): isolation, physiological-biochemical characterization and identification. *Mikrobnye biotekhnologii: fundamental'nye i prikladnye aspekty: sbornik nauchnykh trudov* [Microbial biotechnology: fundamental and applied aspects: collection of scientific papers]. Minsk, 2019, vol. 11, pp. 8–21 (in Russian).

Информация об авторах

Шавейко Ирина Валерьевна – аспирант (соискатель), директор по развитию ООО «Фермент» (пер. Лермонтова, 2а/1, д. Флерьяново, Ляховичский р-н, Брестская обл., 225373, Республика Беларусь). E-mail: irinkasemenovaa@mail.ru. <https://orcid.org/0009-0007-2738-7291>

Алеценкова Зинаида Михайловна – д-р биол. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Институт микробиологии НАН Беларусь (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: zaleschenkova@gmail.com. <https://orcid.org/0009-0006-8620-4427>

Anan'eva Irina Nikolaevna – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт микробиологии НАН Беларусь (ул. Академика Купревича, 2, 220084, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ananeva@mbio.bas-net.by. <https://orcid.org/0009-0007-4837-2259>

Коротков Михаил Михайлович – заведующий лабораторией. Полесский институт растениеводства (ул. Школьная, 2, 247781, аг. Криничный, Мозырский р-н, Гомельская обл., Республика Беларусь). E-mail: mzpolfl@mail.gomel.by.

Короткова Оксана Викторовна – старший научный сотрудник. Полесский институт растениеводства (ул. Школьная, 2, 247781, аг. Криничный, Мозырский р-н, Гомельская обл., Республика Беларусь). E-mail: mzpolfl@mail.gomel.by

Information about the authors

Irina V. Shaveiko – Postgraduate Student (Applicant), Director of Development, Ferment LLC (2a/1, Lermontov Lane, d. Fleryanovo, Lyakhovich District, Brest Region, 225373, Republic of Belarus). E-mail: irinkasemenovaa@mail.ru. <https://orcid.org/0009-0007-2738-7291>

Zinaida M. Aleshchenkova – D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher. Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus (2, Academician Kuprevich Str., 220084, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: zaleschenkova@gmail.com. <https://orcid.org/0009-0006-8620-4427>

Irina N. Anan'eva – 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: ananeva@mbio.bas-net.by. <https://orcid.org/0009-0007-4837-2259>

Mikhail M. Korotkov – Head of the Laboratory. Polesie Institute of Plant Growing (2, Shkolnaya Str., 247781, ag. Krinichny, Mozyr District, Gomel Region, Republic of Belarus). E-mail: mzpolfl@mail.gomel.by

Oksana V. Korotkova – Senior Researcher. Polesie Institute of Plant Growing (2, Shkolnaya Str., 247781, ag. Krinichny, Mozyr District, Gomel Region, Republic of Belarus). E-mail: mzpolfl@mail.gomel.by

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 598.279.23:577.21(476)(091)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-17-24>

Поступила в редакцию 19.05.2025

Received 19.05.2025

А. А. Волнистый¹, Л. О. Дащевская¹, Г. В. Сергеев², М. Е. Никифоров¹

¹*Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,
Минск, Республика Беларусь*

²*Институт биоорганической химии Национальной академии наук Беларуси,
Минск, Республика Беларусь*

**ПОСТОЯНСТВО ГАПЛОТИПИЧЕСКОГО СОСТАВА
ОБЫКНОВЕННОГО КАНЮКА *BUTEO BUTEO* (LINNAEUS, 1758)
НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ**

Аннотация. По результатам ДНК-анализа маркера митохондриального псевдоконтрольного региона 30 особей обыкновенного канюка, полученных в период с 1928 по 2023 г., определен гаплотипический состав в гнездящейся на территории Беларуси группировке обыкновенного канюка *Buteo buteo* по маркеру митохондриального псевдоконтрольного региона на протяжении последнего столетия. Установлены связи региональной группировки обыкновенного канюка с остальной частью европейской популяции вида. Выявлено постоянство низкого генетического разнообразия вида на территории страны, указывающее на отсутствие заметного воздействия миграций и проведения в 1950–1960-е гг. кампаний по массовому отстрelu крупных хищных птиц на белорусскую группировку.

Ключевые слова: обыкновенный канюк, генетическое разнообразие

Для цитирования: Постоянство гаплотипического состава обыкновенного канюка *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758) на территории Беларуси / А. А. Волнистый, Л. О. Дащевская, Г. В. Сергеев, М. Е. Никифоров // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 17–24. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-17-24>

Arseni A. Valnisty¹, Lidziya O. Dasheuskaya¹, Gennady V. Sergeev², Mikhail E. Nikiforov¹

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

²*Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus*

**HISTORICAL GENETIC STABILITY IN THE COMMON BUZZARD *BUTEO BUTEO*
(LINNAEUS, 1758) OF BELARUS**

Abstract. This study examines the historical haplotype composition of the mitochondrial pseudocontrol region in the breeding population of the common buzzard (*Buteo buteo*) in Belarus, spanning the past century. A molecular genetic analysis of 30 specimens collected between 1928 and 2020 revealed a consistent haplotype profile within the Belarusian population, demonstrating long-term stability in genetic structure. Comparative analyses identified genetic links between this population and broader European groups of the species. Notably, the persistence of low genetic diversity in the Belarusian common buzzards population suggests minimal influence from migration dynamics and historical mass culling campaigns targeting large raptors. These findings highlight the population's limited exposure to external demographic pressures over time, offering critical insights into its ecological resilience and informing future conservation strategies.

Keywords: common buzzard, genetic diversity

For citation: Valnisty A. A., Dasheuskaya L. O., Sergeev G. V., Nikiforov M. E. Historical genetic stability in the Common Buzzard *Buteo buteo* (Linnaeus, 1758) of Belarus. *Vestsi Natsyyanl'nai akademii navuk Belarusi. Seryyya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 17–24 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-17-24>

Введение. В Республике Беларусь дневные хищные птицы в настоящее время представлены 2 отрядами – Ястребообразные (Accipitriformes) и Соколообразные (Falconiformes), объединяющими 29 видов, многие из которых гнездятся на территории страны [1].

В исторической ретроспективе на территории Европы хищные птицы не раз подвергались воздействию антропогенных факторов, включая их массовый отстрел как вредителей охотниччьего хозяйства, что особенно проявилось в первой половине XX в. Кампания по непосредственному уничтожению хищников имела особый резонанс в публикациях того времени. Во многих

странах хищные птицы еще до начала XX в. причислялись к вредным, наносящим ущерб хозяйству человека, за что они всячески преследовались и истреблялись [2]. Причем это истребление носило массовый характер, особенно с появлением огнестрельного охотничьего оружия и сокращением дичи в угодьях. В восточной части Европы, в том числе на современном постсоветском пространстве, целенаправленное уничтожение пернатых хищников активно осуществлялось с конца XIX в. и особенно масштабно проводилось почти до 70-х гг. XX в. [2]. В конце 1950–начале 1960-х гг., судя только по официальным данным охотничьей статистики, в Советском Союзе в целом истребляли 100–150 тыс. хищных птиц ежегодно [3]. Согласно другим сведениям в 1962 г. в СССР только официально было зарегистрировано уничтожение 1 154 700 «вредных» птиц, не считая погибших раненых и не попавших в регистрацию [2]. По экстраполяционным расчетам специалистов, с 1956 по 1964 г. в европейской части бывшего СССР было истреблено несколько десятков миллионов дневных хищных птиц [4]. И хотя официально вредителями были объявлены не все виды хищных птиц, а такие как ястреб-тетеревятник (*Accipiter gentilis*), ястреб-перепелятник (*A. nisus*), болотный лунь (*Circus aeruginosus*), среди жертв отстрела оказывались обыкновенный канюк (*Buteo buteo*), обыкновенный осоед (*Pernis apivorus*) и многие другие [3–5]. Так, известно, что в 1960-е гг. на территории Беларуси было отстреляно около 10,5 тыс. особей ястребиных, но при этом авторы обращают внимание на то, что действительно к рекомендованным для отстрела видам хищных птиц принадлежало не более 30 % от общего числа уничтоженных [6].

Последствия антропогенного влияния на популяции хищных видов птиц являются разносторонне исследованной проблемой во многих странах Европы, но ее изучение в Беларуси на данный момент в основном ограничено определением численности и ее многолетней динамики на основании классических методов. К настоящему времени для Беларуси актуально описаны ареалы, численность и плотность большинства гнездящихся видов хищных птиц, а также получен генетический анализ популяционной структуры большого подорлика (*Clanga clanga*) на основании данных серии митохондриальных и микросателлитных маркеров [7, 8].

Более подробную информацию о популяционной динамике видов и последствиях антропогенного вмешательства можно получить с помощью анализа генетического разнообразия. Значительные демографические перепады и фрагментации оказывают влияние на генетическое разнообразие в популяциях, что отражается в изменении гаплотипического разнообразия и частоты встречаемости аллелей нейтральных маркеров митохондриальной ДНК среди особей в исследуемой популяции [9]. Данные об изменении генетического разнообразия в поколениях позволяют оценить не только историю демографии вида, но и выделить критические для популяции падения численности и сокращения генофонда [10].

В настоящем исследовании мы использовали анализ динамики генетического разнообразия в белорусской популяции обыкновенного канюка (*B. buteo*) посредством нейтральных митохондриальных ДНК-маркеров. Изучение гаплотипического разнообразия нейтральных митохондриальных маркеров для нескольких хронологических выборок модельного вида распространенной в Беларуси хищной птицы применяется для оценки масштабов демографических колебаний, испытанных популяцией за покрываемый выборками период, и характеризует глубину последствий упомянутого антропогенного влияния.

Материалы и методы исследования. Для исследования генетической структуры была задействована выборка из 30 проб генетического материала белорусской популяции обыкновенного канюка, разделенная на 3 хронологические подвыборки, соответствующие исследуемым времененным промежуткам (табл. 1). Выборка включала образцы, представленные мягкими тканями птиц, перьями, образцами крови и цельными чучелами животных, с типовым музейным фиксированием и обработкой посредством солей мышьяка. Источником послужила коллекция Генетического банка дикой фауны НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам, а также музейные коллекции биологического факультета БГУ, ГГУ им. Ф. Скорины, Государственного музея природы и экологии Республики Беларусь. В ходе формирования выборки отбирались пробы особей, достоверно гнездящихся на территории республики, исходя из условий сбора. Конкретные временные границы выборок были определены доступностью материала.

Т а б л и ц а 1. Перечень задействованных в анализе особей обыкновенного канюка, разделенный по хронологическим подвыборкам

Table 1. List of common buzzard specimens involved in the analysis, divided by chronological subsamples

ID образца	GenBank A/N	Дата сбора	Место сбора	Широта	Долгота
<i>Выборка 1920–1935 гг.</i>					
AV04453	PV577337	02.07.1924	Витебская губ., Полоцкий уезд, ст. Оболь	55.562	29.528
AV04454	PV577338	31.05.1924	Борисовский уезд, Боровлянская вол., д. Рудня	54.462	28.328
AV04455	PV577339	15.07.1924	Витебская губ., Полоцкий уезд, им. Горбачево	55.533	28.898
AV04456	PV577340	26.07.1924	Витебская губ., Полоцкий уезд, ст. Оболь	55.363	29.275
AV04457	PV577341	13.07.1925	Могилёвская обл., Чериковский р-н., д. Клины	53.597	31.394
AV04459	PV577342	04.06.1925	Бобруйский уезд, д. Осокино	53.036	29.239
AV04460	PV577343	03.06.1925	Бобруйский уезд, д. Осокино	53.036	29.239
AV04461	PV577344	15.07.1925	Калининский округ, г. Климовичи	53.609	31.962
AV04463	PV577345	05.08.1926	Минская обл., Минский р-н, окр. г. Минска	54.002	27.523
AV04464	PV577356	20.08.1928	Минская обл., Минский р-н, окр. г. Минска	54.002	27.523
<i>Выборка 1936–1965 гг.</i>					
AV04467	PV577346	10.02.1936	Пос. Высадное	54.302	28.547
AV04468	PV577347	15.08.1936	М. Пуховичи	52.374	27.961
AV04469	PV577348	27.06.1939	М. Пуховичи	52.374	27.961
AV04470	PV577349	10.08.1946	Минская обл., Бегомльский р-н., д. Пострежье	53.387	27.461
AV04471	PV577350	10.09.1949	Витебская обл., Лепельский р-н, д. Кветча	54.695	28.310
AV04472	PV577351	20.08.1950	Минская обл., Бегомльский р-н., д. Переходцы	53.387	27.461
AV04473	PV577352	17.04.1953	Полесская обл., Петриковский р-н., д. Селютичи	52.310	28.219
AV04476	PV577353	08.07.1957	Молодечненская обл., Свирский р-н., хут. Малиновка	54.861	26.921
AV04477	PV577354	21.07.1959	Минская обл., Бегомльский р-н., д. Кветча	53.387	27.461
AV04478	PV577355	21.05.1965	Минская обл., Бегомльский р-н	53.387	27.461
<i>Выборка 2006–2023 гг.</i>					
AV00158	PV577327	10.04.2009	Минская обл., Минский р-н	54.002	27.523
AV01111	PV577328	25.03.2009	Минская обл., Минский р-н, окр. г. Минска	53.902	27.561
AV02836	PV577329	26.04.2012	Гродненская обл., Новогрудский р-н	53.660	25.866
AV03148	PV577330	01.06.2011	Минская обл., Минский р-н	54.002	27.523
AV03161	PV577331	26.04.2012	Гродненская обл., Новогрудский р-н, д. Бор	53.767	26.149
AV03176	PV577332	25.03.2009	Минская обл., Минский р-н, г. Минск	53.902	27.561
AV03504	PV577333	19.07.2017	Брестская обл., НП «Беловежская пуща»	52.605	23.936
AV03624	PV577334	25.07.2017	Березинский биосферный заповедник	54.754	28.346
AV04062	PV577335	09.08.2021	Минская обл., Логойский р-н, г. Логойск	54.360	27.826
AV04307	PV577336	08.03.2023	Минская обл., Логойский р-н	54.354	27.770

Географическое распределение задействованных проб обыкновенного канюка, включенных в исследование, представлено на рис. 1.

По итогам апробации методов изоляции ДНК экстракция методом лизиса тканей в присутствии протеиназы K и дитиотреитола и связывания ДНК на силикатных мембранах с использованием набора *Tissue DNA Preparation Kit* (Jena Bioscience, Германия) продемонстрировала наилучшие показатели для основных типов генетического материала, включая фиксированные с использованием солей мышьяка образцы тканей из музеиных коллекций.

Тестирование системы амплификации на основе 11 олигонуклеотидов, подобранных в результате изучения литературных источников или созданных *de novo* исходя из данных референсных митохондриальных геномов обыкновенного канюка, привело к выбору системы для амплификации митохондриального ψ-Контрольного Региона (ψКР) на основе пары олигонуклеотидов tGlufwd (CTCTCCAAAACCTACGACCTG) и YRC-1rev (GGAACCTCCAGTGGTGTGG) [11] как оптимальной для совместного анализа всех хронологических выборок. Также подобраны оптимальные параметры для осуществления ПЦР-амплификации (табл. 2).

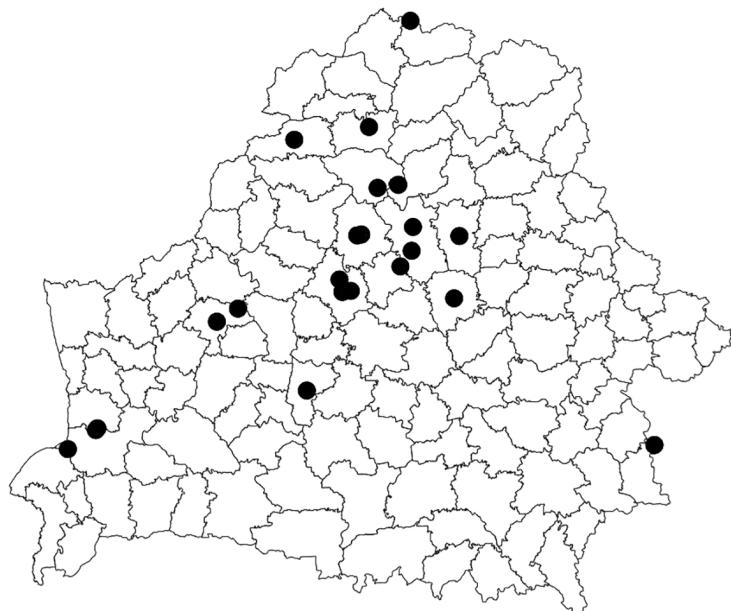


Рис. 1. Карта географического распределения образцов генетического материала обыкновенного канюка (*B. buteo*) в сформированной выборке (точками обозначены локации сбора образцов)

Fig. 1. Map of distribution of harvesting locations for sampled common buzzards, marked by black dots

Таблица 2. Протокол амплификации митохондриального локуса псевдоконтрольного региона обыкновенного канюка

Table 2. Utilized protocol for common buzzard mitochondrial pseudocontrol region amplification

Этап ПЦР	Температура/число циклов	Время
Начальная денатурация	94 °C	3 мин
Денатурация	94 °C	30 с
Связывание олигонуклеотидов	55 °C	30 с
Элонгация	72 °C	45 с
Финальная элонгация	72 °C	5 мин

Для определения нуклеотидных последовательностей амплифицированных фрагментов применялось секвенирование по Сэнгеру с использованием осаждения в присутствии этанола и ЭДТА для очистки продуктов терминирующей реакции с последующим разделением на секвениаторе ABI 3500 (Applied Biosystems, США). Выравнивание нуклеотидных последовательностей осуществлялось по алгоритму MAFFT [12] с использованием программного обеспечения UGENE [13]. Полученные последовательности применялись для проверки методики анализа генетического разнообразия с использованием программного обеспечения DNAsP 6.12.03 [14]. Построение гаплотипических сетей проводилось в программе POPART [15] с применением алгоритма Median Joining.

Для проведения сравнительного анализа из базы данных GenBank была сформирована сравнительная выборка нуклеотидных последовательностей ψКР обыкновенного канюка из Европы и Азии количеством в 145 последовательностей и длиной от 236 до 685 п. о. Собранные нуклеотидные последовательности были охарактеризованы по региону происхождения и источнику, выравнены с использованием алгоритма MAFFT в программном обеспечении UGENE, а также объединены в гаплотипы для последующего использования в качестве сравнительных групп в анализе белорусской популяции обыкновенного канюка.

Результаты и их обсуждение. Характеристики генетического разнообразия по суммарной выборке и по хронологическим выборкам представлены в табл. 3.

Таблица 3. Оценка уровня генетического разнообразия канюка по данным псевдоконтрольного региона мтДНК по выборкам

Table 3. Estimates of common buzzard genetic diversity according to mitochondrial pseudicontrol region analysis

Показатель	Тотальная выборка	1920–1935 гг.	1936–1965 гг.	2006–2023 гг.
<i>N</i>	30	10	10	10
<i>h</i>	2	1	1	2
<i>Hd</i>	0,067	—	—	0,2
π	0,00031	—	—	0,00093
<i>k</i>	0,06667	—	—	0,2
θ	0,00117	—	—	0,00164

Примечание. *N* – размер выборки, *h* – количество гаплотипов, *Hd* – уровень гаплотипического разнообразия, π – нуклеотидное разнообразие (среднее число различий на сайт между двумя сиквенсами), *k* – среднее число нуклеотидных различий, θ – оценка нуклеотидного разнообразия на основе числа сегрегационных сайтов (segregating sites).

По единственному полиморфному сайту на позиции 71 в тотальной выборке выделялись 2 гаплотипа. К одному из представленных гаплотипов, условно обозначенному как Н1, была отнесена особь AV00158, добытая в 2009 г. в Минской обл. Остальные особи были отнесены ко второму гаплотипу, условно обозначенному как Н2 (табл. 4).

Таблица 4. Распределение исследуемых последовательностей контрольного региона мтДНК канюка по гаплотипам

Table 4. Haplotype distribution of obtained common buzzard mtDNA ψCR sequences

Идентификатор особи	Гаплотип
AV00158	H1
AV04453, AV04454, AV04455, AV04456, AV04457, AV04458, AV04459, AV04460, AV04461, AV04462, AV04463, AV04464, AV04465, AV04466, AV04467, AV04468, AV04469, AV04470, AV04471, AV04472, AV04473, AV04474, AV04475, AV04476, AV04477, AV04478, AV00199, AV00529, AV00693, AV00877, AV01110, AV01111, AV01155, AV02829, AV02836, AV03148, AV03161, AV03176, AV03504, AV03624, AV04062, AV04173, AV04210, AV04307	H2

Наглядно филогеографическая структура европейской популяции обыкновенного канюка представлена с помощью сети гаплотипов (контрольный регион мтДНК) вида (рис. 2).

Рис. 2. Сеть гаплотипов ψКР обыкновенного канюка, построенная по алгоритму Median Joining на основании международной выборки из 144 последовательностей, включая 30 последовательностей, полученных в настоящем исследовании. Гаплотипы, обозначенные красным цветом, соответствуют 2 гаплотипам, выявленным на территории Беларуси в настоящем исследовании. Обозначения прочих гаплотипов соответствуют идентификаторам географического происхождения включенных в гаплотип индивидов по данным GenBank

Fig. 2. Median Joining network of ψCR haplotypes of the common buzzard in the international sample of 144 sequences, including 30 sequences obtained in the present study. Haplotypes marked in red correspond to two haplotypes identified for Belarus in the present study.

The designations of other haplotypes correspond to the identifiers of the geographical origin according to GenBank data



Полученные результаты изменяют характер выполняемого анализа – низкое генетическое разнообразие и постоянство гаплотипического состава в популяции не позволяют говорить о какой-либо динамике генетического разнообразия вида на исследуемой территории. Напротив, данные указывают на ярко выраженное постоянство низкого генетического разнообразия в исследуемой группировке.

Проведенный анализ генетического разнообразия обыкновенного канюка на территории Республики Беларусь на основании использованного генетического маркера не выявил значимых изменений в структуре митохондриального наследия популяции в течение периода, охватывающего несколько десятилетий наблюдений. Полученные данные позволяют предположить, что вид длительное время существует в условиях ограниченной генетической вариабельности, что, вероятно, является отражением глубокой исторической стабильности его генофонда в регионе. Отсутствие явных временных колебаний может указывать на то, что даже под влиянием антропогенных факторов (в данном случае – отстрел охотниками) популяция сохраняет ярко выраженную устойчивость. Это позволяет утверждать, что предполагаемая доля изъятия особей в ходе обозначенных кампаний не оказалась достаточно значимой для оказания катастрофического воздействия. Феномен, вероятно, связан с тесной интеграцией региональной группировки канюка в общеевропейскую метапопуляционную систему вида, где миграционные потоки между регионами компенсируют локальные потери генетического материала, создавая эффект буфера. Установление таких миграционных потоков требует дополнительных исследований.

Интересно отметить, что наблюдаемое генетическое однообразие, несмотря на кажущуюся уязвимость, не обязательно свидетельствует о критическом состоянии популяции. Напротив, оно может быть следствием адаптивной стратегии вида, который, благодаря экологической пластичности, сделавшей его наиболее распространенным крупным хищником в регионе, успешно нивелирует давление внешних факторов. Например, способность канюка осваивать агроландшафты и переключаться на альтернативные кормовые ресурсы [16], по всей видимости, снижает зависимость от специфических условий среды, что в долгосрочной перспективе способствует стабилизации численности [17]. Кроме того, нельзя исключать, что исторически сложившаяся связь с континентальными группировками играет роль генетического резервуара, обеспечивая непрерывный обмен особями и поддерживая жизнеспособность локальной популяции даже под воздействием антропогенного давления.

Тем не менее интерпретация этих выводов требует определенной осторожности. Нельзя полностью игнорировать потенциальные методологические ограничения, связанные с объемом выборки или техническими аспектами анализа. В связи с чем остаются актуальными дальнейшие исследования с расширением задействованного участка маркерной последовательности. Кроме того, не исключено, что включение в выборки дополнительных временных промежутков или географических точек могло бы раскрыть детали, остающиеся за рамками текущей работы.

В свете полученных данных становится очевидным, что обыкновенный канюк как вид с широким ареалом и высокой экологической толерантностью демонстрирует качественный баланс между генетической консервативностью и адаптивным потенциалом. Однако сохранение этого баланса в будущем может быть поставлено под вопрос в условиях глобальных климатических сдвигов и усиления антропогенной нагрузки. Дальнейшие исследования, направленные на изучение генетических характеристик и миграционных паттернов крупных хищных птиц, помогут прояснить, насколько устойчивой окажется эта модель в долгосрочной перспективе. Понимание подобных процессов важно не только для охраны конкретного вида, но и для разработки стратегий сохранения биоразнообразия в целом, учитывающих сложное взаимодействие между локальными и общепопуляционными механизмами устойчивости.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ в рамках договора № Б23М-036.

Acknowledgments. The study described here was funded by Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant No. B23M-036).

Список использованных источников

1. Никифоров, М. Е. Региональные списки видов птиц и иммиграционный орнитофауногенез / М. Е. Никифоров, И. Е. Самусенко // Актуальные проблемы зоологической науки в Беларуси: сб. ст. XI Зоол. Междунар. науч.-практ. конф., приуроч. к десятилетию основания ГНПО «НПЦ НАН Беларусь по биоресурсам», г. Минск, 1–3 нояб. 2017 г.: в 2 т. / редкол.: О. И. Бородин [и др.]. – Мн., 2017. – Т. 1. – С. 275–293.
2. Дементьев, Г. П. Нужно ли истреблять хищных птиц? / Г. П. Дементьев // Охота и охотничье хозяйство. – 1962. – № 11. – С. 25–26.
3. Галушин, В. М. Хищные птицы / В. М. Галушин. – М.: Лес. пром-сть, 1970. – 136 с.
4. Шергалин, Э. Масштабы уничтожения дневных хищных птиц в Эстонской Республике в 1892–1964 гг. – к полувековому юбилею введения запрета на отстрел хищных птиц на территории Северной Евразии // Хищные птицы Северной Евразии. Проблемы и адаптации в современных условиях: материалы VII Междунар. конф. Рабочей группы по соколообразным и совам Сев. Евразии, г. Сочи, 19–24 сент. 2016 г. / отв. ред. В. П. Белик. – Ростов н/Д, 2016. – С. 110–112.
5. Шеф, Э. Определитель дневных хищных птиц по их лапам / Э. Шеф; пер. с нем. Г. Г. фон-Петц. – Л.: Начатки знаний, 1926. – 48 с.
6. Гусев, О. Кого же мы уничтожаем? / О. Гусев // Охота и охотничье хозяйство. – 1969. – № 9. – С. 28–30.
7. Видовая дифференциация большого и малого подорликов с использованием молекулярно-генетических маркеров / Е. А. Аксенова, Н. В. Луханина, А. М. Шимкевич [и др.] // Изучение и охрана большого и малого подорликов в Северной Евразии: материалы V Междунар. конф. по хищным птицам Северной Евразии, Иваново, 4–7 февр., 2008 г. / Иванов. гос. ун-т [и др.]; редкол.: В. Н. Мельников (отв. ред.) [и др.]. – Иваново, 2008. – С. 18–25.
8. Unravelling population processes over the Late Pleistocene driving contemporary genetic divergence in Palearctic buzzards / M. J. Jowers, S. Sánchez-Ramírez, S. Lopes [et al.] // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2019. – Vol. 134 – P. 269–281. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.004>
9. Mapping our knowledge on birds of prey population genetics / M. Gousy-Leblanc, G. Yannic, J.-F. Therrien, N. Lecomte // Conservation Genetics. – 2021. – Vol. 22, N 5. – P. 685–702. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01368-9>
10. Genomic erosion in a demographically recovered bird species during conservation rescue / H. A. Jackson, L. Percival-Alwyn, C. Ryan [et al.] // Conservation Biology. – 2022. – Vol. 36, N 4. – Art. e13918. <https://doi.org/10.1111/cobi.13918>
11. Genetic vs. morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae) / L. Kruckenhauser, E. Haring, W. Pinsker [et al.] // Zoologica Scripta. – 2004. – Vol. 33, N 3. – P. 197–211. <https://doi.org/10.1111/j.0300-3256.2004.00147.x>
12. Katoh, K. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability / K. Katoh, D. M. Standley // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – Vol. 30, N 4. – P. 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>
13. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit / K. Okonechnikov, O. Golosova, M. Fursov, the UGENE team // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28, N 8. – P. 1166–1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>
14. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets / J. Rozas, A. Ferrer-Mata, J. C. Sánchez-DelBarrio [et al.] // Molecular Biology and Evolution. – 2017. – Vol. 34, N 12. – P. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
15. Leigh, J. W. POPART : full-feature software for haplotype network construction / J. W. Leigh, D. Bryant // Methods in Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 6, N 9. – P. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12410>
16. Šotnár, K. Feeding ecology of a nesting population of the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the Upper Nitra Region, Central Slovakia / K. Šotnár, J. Obuch // Slovak Raptor Journal. – 2009. – Vol. 3, N 1. – P. 13–20. <https://doi.org/10.2478/v10262-012-0028-0>
17. Flexibility in a changing arctic food web: Can rough-legged buzzards cope with changing small rodent communities? / I. A. Fufachev, D. Ehrich, N. A. Sokolova [et al.] // Global Change Biology. – 2019. – Vol. 25, N 11. – P. 3669–3679. <https://doi.org/10.1111/gcb.14790>

References

1. Nikiforov M. E., Samusenko I. E. Regional list of birds and immigration ornithofaunogenesis. *Aktual'nye problemy zoologicheskoi nauki v Belarusi: sbornik statei XI Zoologicheskoi Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, priurochennoi k desyatiletiju osnovaniya GNPO "NPTs NAN Belarusi po bioresursam", Belarus'*, Minsk, 1–3 noyabrya 2017 goda [Current issues of zoological science in Belarus: a collection of articles from the XI International Scientific and Practical Conference, dedicated to the tenth anniversary of the founding of the State Scientific and Production Association “Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources”, Belarus, Minsk, November 1–3, 2017]. Minsk, 2017, pp. 275–293 (in Russian).
2. Dement'ev, G. P. Nuzhno li istrebyat' khishchnykh ptits? *Okhota i okhotnick'e khozyaistvo* [Hunting and hunting management], 1962, no. 11, pp. 25–26 (in Russian).
3. Galushin, V. M. *Khishchnye ptitsy*. Moscow, Lesnaya Promyshlennost' Publ., 1970. 136 p. (in Russian).
4. Shergalin E. The scale of the destruction of diurnal birds of prey in the Republic of Estonia in 1892–1964 – on the half-century anniversary of the introduction of a ban on shooting birds of prey in Northern Eurasia. *Khishchnye ptitsy Severnoi Evrazii. Problemy i adaptatsii v sovremennykh usloviyakh: materialy VII Mezhdunarodnoi konferentsii Rabochei*

gruppy po sokoloobraznym i sovam Severnoi Evrazii, Sochi, 19–24 sentyabrya 2016 goda [Birds of Prey of Northern Eurasia. Problems and Adaptations in Modern Conditions: Proceedings of the 7th International Conference of the Working Group on Falconiformes and Owls of Northern Eurasia, Sochi, September 19–24, 2016]. Rostov-on-Don, 2016, pp. 110–112 (in Russian).

5. Schef E. *Identification Key for Diurnal Birds of Prey Based on Their Claws*. Leningrad, Nachatki znanii Publ., 1926. 48 p. (in Russian).

6. Gusev O. Whom Are We Actually Destroying? *Okhota i okhotnich'e khozyaistvo* [Hunting and hunting management], 1969, no. 9, pp. 28–30 (in Russian).

7. Aksanova E. A., Lukhanina N. V., Shimkevich A. M., Dombrovskii V. Ch., Ivanovskii V. V., Sinyavskaya M. G., Davydenko O. G., Nikiforov M. E. Species Differentiation of Greater and Lesser Spotted Eagles Using Molecular Genetic Markers. *Izuchenie i okhrana bol'shogo i malogo podorlikov v Severnoi Evrazii: materialy V Mezhdunarodnoi konferentsii po khishchnym ptitsam Severnoi Evrazii (Ivanovo, 4–7 fevralya, 2008 goda)* [Study and conservation of Greater and Lesser Spotted Eagles in Northern Eurasia: Proceedings of the International Conference on Birds of Prey of Northern Eurasia (Ivanovo, 4–7 February 2008)]. Ivanovo, 2008, pp. 18–25 (in Russian).

8. Jowers M. J., Sánchez-Ramírez S., Lopes S., Karyakin I., Dombrovski V., Qninba A., Valkenburg T., Onofre N., Ferrand N., Beja P., Palma L., Godinho R. Unravelling population processes over the Late Pleistocene driving contemporary genetic divergence in Palearctic buzzards. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2019, vol. 134, pp. 269–281. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.004>

9. Gousy-Leblanc M., Yannic G., Therrien J.-F., Lecomte N. Mapping our knowledge on birds of prey population genetics. *Conservation Genetics*, 2021, vol. 22, no. 5, pp. 685–702. <https://doi.org/10.1007/s10592-021-01384-9>

10. Jackson H. A., Percival-Alwyn L., Ryan C., Albeshr M. F., Venturi L., Morales H. E., Mathers T. C. [et al.]. Genomic erosion in a demographically recovered bird species during conservation rescue. *Conservation Biology*, 2022, vol. 36, no. 4, art. e13918. <https://doi.org/10.1111/cobi.13918>

11. Kruckenhauser L., Haring E., Pinsker W., Riesing M. J., Winkler H., Wink M., Gamauf A. Genetic vs. morphological differentiation of Old World buzzards (genus *Buteo*, Accipitridae). *Zoologica Scripta*, 2004, vol. 33, no. 3, pp. 197–211. <https://doi.org/10.1111/j.0300-3256.2004.00147.x>

12. Katoh K., Standley D. M. MAFFT Multiple Sequence Alignment Software Version 7: Improvements in Performance and Usability. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, vol. 30, no. 4, pp. 772–780. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst010>

13. Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M., the UGENE team. Unipro UGENE: A Unified Bioinformatics Toolkit. *Bioinformatics*, 2012, vol. 28, no. 8, pp. 1166–1167. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts091>

14. Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J. C., Guirao-Rico S., Librado P., E Ramos-Onsins S., Sánchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Data Sets. *Molecular Biology and Evolution*, 2017, vol. 34, no. 12, pp. 3299–3302. <https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>

15. Leigh J. W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 2015, vol. 6, no. 9, pp. 1110–1116. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12410>

16. Šotnár K., Obuch J. Feeding Ecology of a Nesting Population of the Common Buzzard (*Buteo buteo*) in the Upper Nitra Region, Central Slovakia. *Slovak Raptor Journal*, 2009, vol. 3, no. 1, pp. 13–20. <https://doi.org/10.2478/v10262-012-0028-0>

17. Fufachev I. A., Ehrich D., Sokolova N. A., Sokolov V. A., Sokolov A. A. Flexibility in a Changing Arctic Food Web: Can Rough-Legged Buzzards Cope with Changing Small Rodent Communities? *Global Change Biology*, 2019, vol. 25, no. 11, pp. 3669–3679. <https://doi.org/10.1111/gcb.14790>

Информация об авторах

Волнистый Арсений Андреевич – научный сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: volnisty.aa@yandex.ru

Дашевская Лидия Олеговна – младший научный сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lidiyadashevskaya@gmail.com

Сергеев Геннадий Валерьевич – канд. хим. наук, заведующий лабораторией. Институт биоорганической химии НАН Беларуси (ул. Академика Купревича, 5/2, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: gvserg@iboch.by

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

Information about the authors

Arseni A. Valnisty – Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources. (27, Akademisheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: volnisty.aa@yandex.ru

Lidziya O. Dashevskaya – Junior Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademisheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lidiyadashevskaya@gmail.com

Gennady V. Sergeev – Ph. D. (Chem.), Head of the Laboratory. Institute of Bioorganic Chemistry of the National Academy of Sciences of Belarus (5/2, Academician Kuprevich Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: gvserg@iboch.by

Mikhail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademisheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: mnikif1956@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 581.19; 577.112; 579.63

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-25-33>

Поступила в редакцию 14.04.2025

Received 14.04.2025

Д. К. Лазаревич, Н. А. Шевцов, О. А. Иванов, Е. Д. Цвирко

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

**АНТИБАКТЕРИАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЭКСТРАКТОВ И ОТДЕЛЬНЫХ ГРУПП
МЕТАБОЛИТОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ МАССЫ *MOMORDICA CHARANTIA L.*
В ОТНОШЕНИИ ПИЩЕВЫХ КОНТАМИНАНТОВ**

Аннотация. Из различных видов мясной продукции, приобретенной в торговых сетях г. Минска и хранившейся при комнатной температуре в течение 2 суток, выделено и идентифицировано 8 штаммов бактерий – потенциальных контаминаントов, в том числе впервые для Беларуси – грамотрицательная бактерия *Aureimonas altamirensis*. Штамм включен в белорусскую коллекцию непатогенных микроорганизмов Института микробиологии НАН Беларусь под номером БИМ В-2045. Продемонстрировано, что экстракты из вегетативной массы растения *Momordica charantia L.* сортов Индийский гранат, Крымская и Ажур способны подавлять развитие грамположительных штаммов бактерий (*Enterococcus faecium* БИМ В-1012, *Microbacterium paraoxydans*, *Staphylococcus equorum*) при концентрациях суммы веществ в экстракте не менее 4 мг/мл. Методом ТСХ-биоавтографии установлено, что антибактериальная активность экстрактов по отношению к штамму 13 *S. equorum* обеспечивается фенольными соединениями, гликозидами и агликонами флавонов с доминирующим вкладом полярных флавоновых агликонов. Продемонстрированы также межсортовые различия этих групп соединений в ТСХ-спектрах экстрактов, которые можно использовать при установлении сортовой принадлежности растений.

Ключевые слова: *Momordica charantia*, мясные продукты, антибактериальные соединения, бактерии-контаминанты, тонкослойная хроматография, биоавтография

Для цитирования: Антибактериальная активность экстрактов и отдельных групп метаболитов вегетативной массы *Momordica charantia L.* в отношении пищевых контаминаントов / Д. К. Лазаревич, Н. А. Шевцов, О. А. Иванов, Е. Д. Цвирко // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 25–33. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-25-33>

Daria K. Lazarevich, Nikolay A. Shevtsov, Oleg A. Ivanov, Elena D. Tsvirko

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

**ANTIBACTERIAL ACTIVITY OF EXTRACTS AND INDIVIDUAL GROUPS
OF METABOLITES OF *MOMORDICA CHARANTIA L.* VEGETATIVE MASS
AGAINST FOOD CONTAMINANTS**

Abstract. From various types of meat products purchased in Minsk retail chains and stored at room temperature for two days, 8 species of contaminant bacteria were isolated and identified, including, for the first time in Belarus, the Gram-negative bacterium *Aureimonas altamirensis*. The strain has been included in the Belarusian Collection of Non-Pathogenic Microorganisms at the Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus under the number BIM B-2045. It has been demonstrated that extracts from the vegetative mass of *Momordica charantia L.* varieties ‘Indian Pomegranate’, ‘Krymskaya’, and ‘Azhur’ are capable of inhibiting the growth of Gram-positive bacterial strains (*Enterococcus faecium*, *Staphylococcus equorum*, *Microbacterium paraoxydans*) at extract substance concentrations of at least 4 mg/ml. Using the TLC-bioautography method, it was established that the antibacterial activity of the extracts against the *Staphylococcus equorum* strain 13 is determined by phenolic compounds, glycosides, and flavone aglycones, with the dominant contribution provided by polar flavone aglycones. Inter-varietal differences in these groups of compounds were also demonstrated in the TLC spectra of the extracts, which can be used to determine the varietal affiliation of the plants.

Keywords: *Momordica charantia*, meat products, antibacterial compounds, contaminant bacteria, thin-layer chromatography, bioautography

For citation: Lazarevich D. K., Shevtsov N. A., Ivanov O. A., Tsvirko E. D. Antibacterial activity of extracts and individual groups of metabolites of *Momordica charantia L.* vegetative mass against food contaminants. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 25–33 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-25-33>

Введение. Наличие у растительных экстрактов или отдельных их компонентов антибактериальной активности (порой значительной) позволяет использовать их в самых различных сферах: от медицины до пищевой промышленности (в качестве технических консервантов).

Применение растений в качестве пищевых консервантов имеет давнюю традицию, уходящую в глубокую доцивилизационную историю человечества. Сегодня для предотвращения микробной порчи продуктов в пищевой промышленности широко используются химические консерванты. Они включают в себя нитраты, нитриты, сульфиты, а также антибиотики, обеспечивают эффективную защиту от различных патогенных микроорганизмов и увеличивают срок годности продуктов. Однако у некоторых потребителей применение синтетических консервантов вызывает определенные опасения, основанием для которых является потенциально токсичное воздействие последних на организм человека. Таким образом, повышается интерес к поиску альтернативных, более натуральных и нетоксичных веществ, которые могли бы заменить химические консерванты в пищевой промышленности [1]. В этой связи внимание зачастую обращается на виды растений, которые обладают выраженной антиоксидантной и антибактериальной активностью, но ранее не рассматривались в качестве источника консервирующих соединений с антимикробной активностью. Одним из таких видов является *Momordica charantia* L. (горькая тыква) – тропическая лиана из семейства Тыквенные. Растение широко культивируется как лекарственная и овощная культура в Индии, Китае и Юго-Восточной Азии [2].

Из корней, листьев, стеблей *M. charantia* ранее выделялись различные вторичные метаболиты с показанной биологической активностью. Содержащиеся в растении тетрациклические три-терпеноиды и их гликозиды (тритерпеноиды кукурбитанового типа) обладают антидиабетической и гипогликемической активностью [3]. Флавоноиды и фенольные соединения *M. charantia* представлены обширным набором фенольных кислот, катехином, эпикатехином, эпикатином, 7-O-гликозидами лютеолина, апигенина, наингенина [4, 5]. Присутствие этих соединений в больших концентрациях в различных вегетативных частях растения обеспечивает высокую антиоксидантную активность его экстрактов [6], а кумулятивный эффект влияния суммы три-терпеноидов кукурбитанового типа, флавоноидов и фенольных соединений обеспечивает наличие у экстрактов *M. charantia* антибактериальной активности [7].

В Беларуси *M. charantia* иногда культивируется в открытом и закрытом грунте как экзотическое растение, а в продаже доступны семена нескольких сортов. Иного применения, за исключением выращивания в декоративных целях, растение в нашей стране не имеет. В связи с этим в данной работе исследованы экстракти и их компоненты, полученные из вегетативной массы доступных для выращивания сортов растений момордики при культивировании в закрытом грунте, на предмет наличия у них антибактериальной активности в отношении грамположительных и грамотрицательных бактерий, в частности являющихся распространенными контаминантами таких высокобелковых продуктов питания, как мясные изделия.

Объекты и методы исследования. Растения *M. charantia* сортов Индийский гранат, Ажур, Крымская выращивали в условиях короткого 12-часового дня с освещенностью 4000 лк, в 10-литровых горшках с универсальным рассадным грунтом марки bonaAGRO (рН 5,5), при температуре 26 °C и влажности воздуха 80 %. Общий срок выращивания составил 75 сут.

Спустя 15 сут после начала фазы цветения срезали по 3 растения каждого сорта. Далее их нарезали и сушили при комнатной температуре без доступа прямого солнечного света до воздушно-сухого состояния, после чего измельчали до порошкообразного состояния. Такой материал использовали для получения экстрактов по следующей схеме: навеску *M. charantia* смешивали с 50%-м этанолом в соотношении 1 : 10 и оставляли в течение 24 ч при температуре 5 °C для извлечения суммы экстрактивных веществ. Экстракти центрифугировали, надосадочные жидкости переносили в выпаривательные чашки и помещали в сушильный шкаф для полного удаления этанола и получения сухих форм экстрактов.

Антибактериальную активность экстрактов оценивали по отношению к 11 штаммам бактерий, являющимся распространенными контаминантами мясной продукции. Три из них (*Pseudomonas fluorescens* БИМ В-1909, *Escherichia coli* БИМ В-378, *Enterococcus faecium* БИМ В-1012) полу-

чены из белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов Института микробиологии НАН Беларуси. Остальные – путем культивирования смыков с поверхности мясной продукции (куриное филе, сосиски, ветчина), приобретенной в торговых сетях г. Минска в вакуумных упаковках и оставленной после вскрытия на 2 сут при комнатной температуре в стерильных чашках Петри. Смывы культивировали на агаризованной питательной среде на основе гидролизата говяжьего мяса ферментативного (ГМФ-агаре, г. Оболенск, РФ) в течение 5 сут при температуре 25 °C, используя метод серийных разведений для получения изолированных колоний. Таксономическая принадлежность бактерий определялась в лаборатории «Коллекция микроорганизмов» Института микробиологии НАН Беларуси методом MALDI-TOF масс-спектрометрии по спектрам тотальных клеточных белков.

Для изучения антибактериальной активности сухих форм экстрактов их навески растворяли в 20%-м этаноле. В предварительном эксперименте было установлено, что при такой концентрации и дальнейшем разведении в опытах итоговая концентрация этанола в растворах снижалась до отсутствующих антибактериальных эффектов со стороны спирта. Конечная концентрация суммы веществ в растворах составляла 65 мг/мл. Экстракти хранили при температуре 5 °C без доступа света.

Антимикробную активность исходных экстрактов и их двух-, четырех- и восьмикратных разведений определяли методом диффузии в агар из лунок. Использовали чашки Петри с ГМФ-агаром. Культуры бактерий (5×10^8 КОЕ/мл) аликовтами по 100 мкл равномерно распределяли по поверхности среды. В лунки диаметром 8 мм вносили 80 мкл экстракта (в качестве контроля – 20%-й этанол). Далее чашки Петри инкубировали в термостате в течение 24–72 ч при температуре 25 °C. О наличии антибактериальной активности судили по диаметру зон ингибирования бактериального роста (в мм) в области диффузии экстрактов.

Для выявления метаболитов с антибактериальной активностью в экстрактах, полученных из *M. charantia*, была проведена тонкослойная хроматография (ТСХ) с последующей биоавтофографией. ТСХ проводилась с использованием хроматографических пластин Sorbfil с УФ-индикатором формата 10 × 10 см. В качестве элюирующих систем были выбраны: для разделения фенольных соединений – хлороформ : метanol : уксусная кислота (90 : 10 : 1), для флавоновых гликозидов – этилацетат : пиридин : вода : метanol (80 : 20 : 10 : 5), для полярных флавоновых агликонов – толуол : пиридин : муравьиная кислота (36 : 9 : 5), для неполярных флавоновых агликонов – хлороформ : метanol (15 : 1), для тритерпеноидов кукурбитанового типа – хлороформ : метanol (95 : 5). После хроматографического разделения метаболитов пластины обрабатывали соответствующими реактивами-проявителями для визуализации пятен [8–10], а также просматривали под УФ при 254 нм [11].

Для биоавтофографии, выполненной по методу [12], использовали пластины ТСХ с разделенными соединениями. На их поверхность наносили слой ГМФ-агара, содержащего 5×10^8 КОЕ/мл *Staphylococcus equorum*, штамм 13. После 24 ч инкубирования при 25 °C пластины обрабатывали 1%-м раствором нитросинего тетразолий хлорида. Локализацию активных соединений определяли по формированию светлых зон, соответствующих отсутствию роста микроорганизмов, на фоне окрашенных бактериальных клеток.

Результаты и их обсуждение. Анализ смыков с поверхности портящегося куриного филе, сосисок и ветчины показал довольно типичную и часто наблюдаемую картину микробиологической контаминации мясных продуктов при хранении. Всего было выделено 8 штаммов бактерий, вызывающих порчу и гниение (табл. 1). Наиболее распространенными и часто определяемыми методом масс-спектрометрии культурами были *Serratia sp.* и *S. equorum*. Следует отметить, что из смыва ветчины впервые на территории Беларуси был выделен штамм *Aureimonas altamirensis* – грамотрицательная бактерия, которая может рассматриваться как потенциально патогенная для человека [13, 14], но не исследуется как пищевой патоген ввиду редкости обнаружения в продуктах питания. В частности, в 2023 г. был описан первый случай выделения бактерии из куриного мяса в Италии [15]. *A. altamirensis* включена в белорусскую коллекцию непатогенных микроорганизмов Института микробиологии НАН Беларуси под номером БИМ В-2045 [16].

Таблица 1. Штаммы бактерий, идентифицированные в смывах с мясной продукции
Table 1. Bacterial strains identified in meat product swabs

Штамм	№ штамма до идентификации	Источник
<i>Klebsiella oxytoca</i>	8	
<i>Serratia sp.</i>	4	Смывы с мяса курицы
<i>Staphylococcus equorum</i>	13	
<i>Stenotrophomonas maltophilia</i>	10	Смывы с сосисок
<i>Acinetobacter pitii</i>	15	
<i>Agrobacterium radiobacter</i>	17	
<i>Aureimonas altamirensis</i>	18	Смывы с ветчины
<i>Microbacterium paraoxydans</i>	16	

Выделенные бактерии и коллекционные штаммы также использовались для оценки антибактериальной активности экстрактов, выделенных из изучаемых сортов *M. charantia*.

Антибактериальная активность ранее демонстрировалась для этанольных экстрактов, полученных из листьев *M. charantia*, в отношении *Bacillus cereus*, *B. subtilis*, *S. aureus*, *E. coli*, *P. aeruginosa* [17–19]. Для отдельных соединений из экстрактов растения также демонстрировалась антибактериальная активность. Например, β-ситостерол из листьев *M. charantia* подавлял рост *E. coli*, *P. aeruginosa*, *S. aureus* и *K. pneumoniae* уже при концентрации 20 мкг/мл [20]. Плюмерицин, иридоидный лактон, выделенный из стебля *M. charantia*, демонстрировал антибактериальную активность против *E. faecium* и *B. subtilis* [21].

Таким образом, у нас существовали основания полагать, что экстракты и отдельные вторичные метаболиты из *M. charantia* будут обладать антибактериальной активностью и в отношении бактерий, вызывающих порчу мясных продуктов.

Экстракты, выделенные из момордики, независимо от сортовой принадлежности, во всех исследованных концентрациях, включая 65 мг/мл, не ингибировали рост штаммов *P. fluorescens* БИМ В-1909 и *E. coli* БИМ В-378. Вместе с тем исследованные экстракты подавляли развитие *E. faecium* БИМ В-1012, формируя при использовании полной концентрации зоны ингибирования диаметром 17 мм. Минимальная концентрация экстракта, при которой наблюдалось незначительное подавление роста *E. faecium* БИМ В-1012, составляла 4 мг/мл (рис. 1).

M. paraoxydans и *S. equorum*, выделенные из мясных продуктов, также оказались чувствительны к действию экстрактов, выделенных из *M. charantia*. Диаметр зон ингибирования для культур составил 22 и 18 мм соответственно при применении экстрактов в концентрации 65 мг/мл

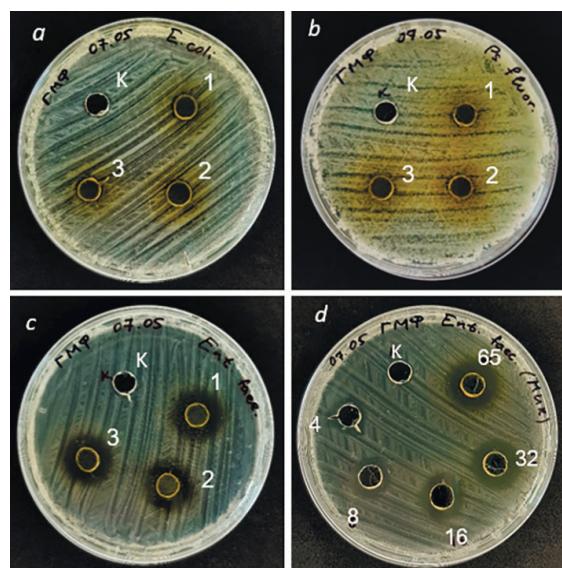


Рис. 1. Антибактериальная активность экстрактов, полученных из *M. charantia* (65 мг/мл), в отношении *E. coli* БИМ В-378 (a), *P. fluorescens* БИМ В-1909 (b), *E. faecium* БИМ В-1012 (c) (К – контроль; 1 – сорт Индийский гранат; 2 – сорт Ажур; 3 – сорт Крымская). Активность экстрактов, полученных из *M. charantia* сорта Индийский гранат, в концентрациях 65, 32, 16, 8 и 4 мг/мл по отношению к *E. faecium* БИМ В-1012 (d)

Fig. 1. Antibacterial activity of extracts from *M. charantia* (65 mg/mL) against *E. coli* BIM B-378 (a), *P. fluorescens* BIM B-1909 (b), *E. faecium* BIM B-1012 (c) (K – control; 1 – variety ‘Indian Pomegranate’; 2 – variety ‘Azhur’; 3 – variety ‘Krymskaya’). Activity of extracts from *M. charantia* of ‘Indian Pomegranate’ variety at concentrations of 65, 32, 16, 8, 4 mg/mL against *E. faecium* BIM B-1012 (d)

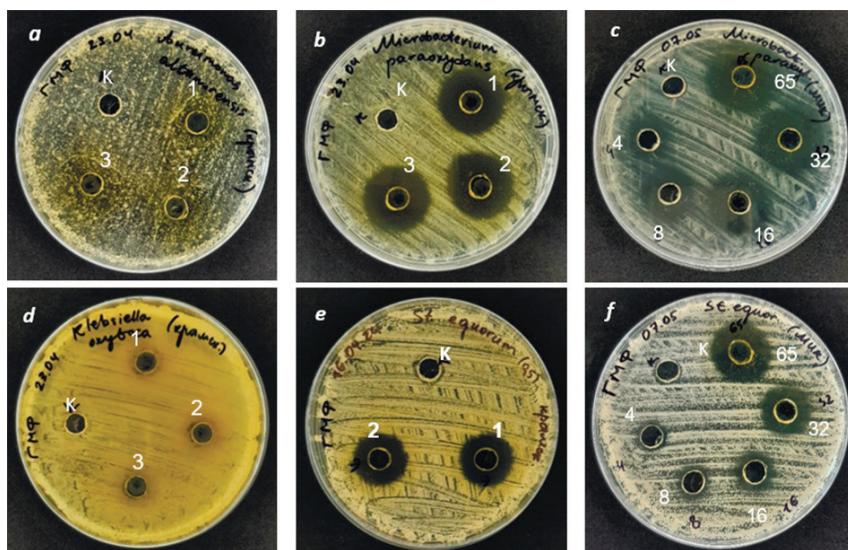


Рис. 2. Антибактериальная активность экстрактов, полученных из *M. charantia* (65 мг/мл), в отношении *A. altamirensis*, штамм 18 (а), *M. paraoxydans*, штамм 16 (б), *K. oxytoca*, штамм 8 (д), *S. equorum*, штамм 13 (е) (К – контроль; 1 – сорт Индийский гранат; 2 – сорт Ажур; 3 – сорт Крымская). Активность экстрактов, полученных из *M. charantia* сорта Индийский гранат, в концентрациях 65, 32, 16, 8, 4 мг/мл по отношению к *M. paraoxydans*, штамм 16 (с) и *S. equorum*, штамм 13 (ф)

Fig. 2. Antibacterial activity of extracts from *M. charantia* (65 mg/mL) against *A. altamirensis*, strain 18 (a), *M. paraoxydans*, strain 16 (b), *K. oxytoca*, strain 8 (d), *S. equorum*, strain 13 (e) (K – control; 1 – variety ‘Indian Pomegranate’; 2 – variety ‘Azhur’; 3 – variety ‘Krymskaya’). Activity of extracts from *M. charantia* of ‘Indian Pomegranate’ variety at concentrations of 65, 32, 16, 8, 4 mg/mL against *M. paraoxydans*, strain 16 (c) and *S. equorum*, strain 13 (f)

(рис. 2, б, с). Развитие *K. oxytoca* и впервые выделенной в Беларусь *A. altamirensis* не подавлялось (рис. 2, а, д).

Минимальные концентрации экстрактов, еще способные угнетать рост чувствительных бактерий, для *M. paraoxydans* составляла менее 4 мг/мл, для *S. equorum* – 8 мг/мл (рис. 2, с, ф).

Таким образом, на примерах коллекционных штаммов бактерий, а также штаммов, выделенных из мясных продуктов, в отношении которых определялась антибактериальная активность, становится заметной преимущественная способность экстрактов, выделенных из вегетативных частей *M. charantia*, в исследованных концентрациях подавлять развитие как минимум некоторых грамположительных, но не грамотрицательных микроорганизмов, к которым относятся *A. altamirensis*, *E. coli* БИМ В-378, *K. oxytoca*, *P. fluorescens* БИМ В-1909. С другой стороны, в ряде исследований было показано, что при концентрациях экстрактов, извлеченных из вегетативных частей растения, 100 мг/мл уже можно наблюдать подавление развития грамотрицательных *E. coli*, *K. pneumoniae*, *P. aeruginosa* [19, 22].

Применение ТСХ позволило выявить по 3 компонента, которые относятся к фенольным соединениям, из экстрактов, полученных из сортов *M. charantia* Крымская и Индийский гранат, и 2 – из сорта Ажур (рис. 3).

Среди флавоновых гликозидов было обнаружено по 5 компонентов для сортов Крымская и Индийский гранат и 3 – для сорта Ажур. Наибольшее количество компонентов было выявлено среди полярных флавоновых агликонов – по 13, 9 и 14 для сортов Индийский гранат, Ажур и Крымская соответственно. Среди неполярных флавоновых агликонов было зафиксировано по 8 пятен для каждого сорта, а среди тритерпеноидов кукурбитанового типа – по 11, 12 и 9 компонентов для сортов Индийский гранат, Ажур и Крымская соответственно.

Таким образом, по результатам ТСХ можно сделать вывод о том, что состав исследуемых вторичных метаболитов из вегетативной массы близок у сортов *M. charantia* Индийский гранат и Крымская. Сорт Ажур, в свою очередь, отличается по профилю фенольных и флавоновых соединений. Эти профили можно использовать при установлении сортовой принадлежности растений.

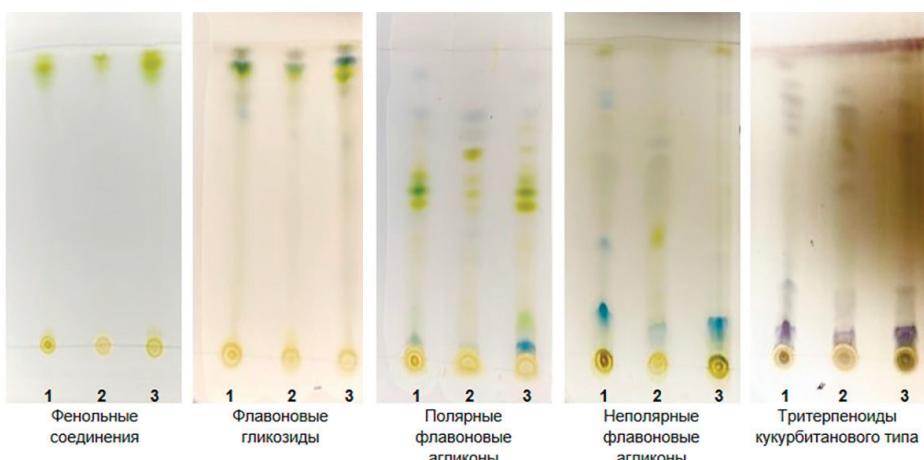


Рис. 3. Разделение и определение веществ по методу ТСХ вегетативной массы *M. charantia* разных сортов (1 – Индийский гранат; 2 – Ажур; 3 – Крымская)

Fig. 3. Separation and determination of substances by thin-layer chromatography of the vegetative mass of different varieties *M. charantia* (1 – ‘Indian Pomegranate’; 2 – ‘Azhur’; 3 – ‘Krymskaya’)

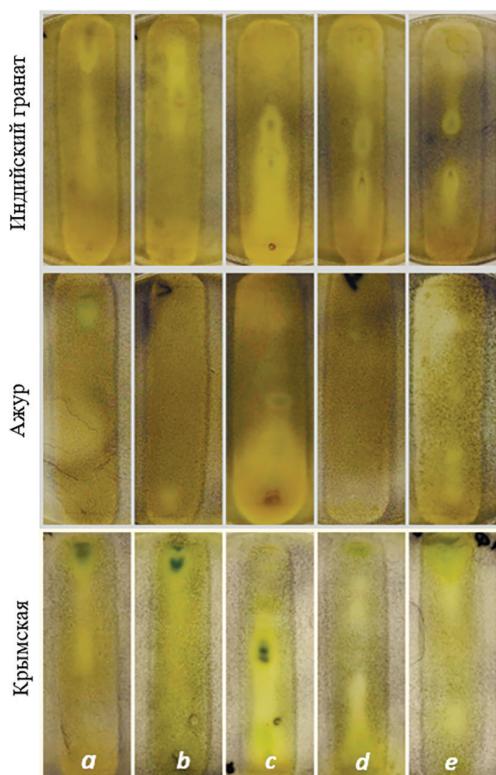


Рис. 4. Биоавтография экстрактов *M. charantia* сортов Индийский гранат, Ажур, Крымская по отношению к *S. equorum*, штамм 13
(*a* – фенольные соединения; *b* – флавоновые гликозиды; *c* – полярные флавоновые агликоны; *d* – неполярные флавоновые агликоны; *e* – тритерпеноиды кукурубитанового типа)

Fig. 4. Bioautography of *M. charantia* extracts from ‘Indian Pomegranate’, ‘Azhur’, and ‘Krymskaya’ varieties in relation to *S. equorum*, strain 13
(*a* – phenolic compounds; *b* – flavone glycosides; *c* – polar flavone aglycones; *d* – nonpolar flavone aglycones; *e* – cucurbitane-type triterpenoids)

Зафиксированные различия характерно отражаются на уровне проявления отдельными соединениями антибактериальной активности в отношении *S. equorum* как одного из чувствительных к действию экстрактов штаммов бактерий, что было показано при помощи биоавтографии (рис. 4). Наиболее выраженной antimикробной активностью обладали полярные флавоновые агликоны из экстрактов. Четкие и достаточно крупные зоны ингибирования роста бактерий располагались также над пятнами разделенных фенольных соединений и флавоновых гликозидов у экстрактов, полученных из сортов Индийский гранат и Крымская, в то время как для сорта Ажур наблюдалось наличие слабо выраженных зон ингибирования. Антибактериальная активность у неполярных флавоновых агликонов из экстрактов, выделенных из сорта Ажур, практически отсутствовала, для 2 других сортов характерно наличие хорошо выраженных зон ингибирования бактериального роста. Для тритерпеноидов кукурубитанового типа результаты биоавтографии были схожи для всех 3 сортов.

В сравнительном аспекте межсортовых различий антибактериальной активности, обусловленной фенольными и флавоновыми соединениями и тритерпеноидами кукурубитанового типа, результаты биоавтографии свидетельствуют о минимальных различиях между сортами *M. charantia* и менее выраженной активности соединений у сорта Ажур. В то же время различий в антибактериальной активности суммарных экстрактов этих сортов в отношении чувствительных бактерий (*E. faecium* БИМ В-1012, *S. equorum* и *M. paraoxydans*) обнаружено не было, что очевидным образом свидетельствует о синергичном дей-

ствии исследуемых метаболитов и, возможно, о более высокой антибактериальной активности полярных флавоновых агликонов из экстрактов, выделенных из растений сорта Ажур.

Заключение. В ходе исследования показано, что экстракты, полученные из вегетативных частей *M. charantia* различных сортов, проявляют антибактериальную активность в отношении грамположительных бактерий *E. faecium* (штамм БИМ В-1012), *M. paraoxydans* и *S. equorum* (выделенные из портящейся мясной продукции штаммы 13 и 16 соответственно), являющихся часто встречающимися контаминантами мясной продукции при концентрациях суммы веществ экстракта не менее 4 мг/мл. Антибактериальная активность экстрактов по отношению к *S. equorum*, штамм 13 обеспечивается преимущественно фенольными соединениями, гликозидами и агликонами флавонов с доминирующим вкладом полярных флавоновых агликонов. В ТСХ-спектрах этих соединений также отмечены межсортовые различия, однако схожие паттерны антибактериальной активности суммарных экстрактов, полученных из вегетативной массы исследованных сортов *M. charantia*, свидетельствуют скорее о синергичных антибактериальных эффектах компонентов. Тем не менее нельзя исключать значительную и более высокую активность отдельных вторичных метаболитов в экстрактах растения, что требует дополнительного изучения.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ (проект № Б23М-009). Авторы выражают благодарность сотрудникам лаборатории «Коллекция микроорганизмов» Института микробиологии НАН Беларусь за предоставленные материалы для исследований.

Acknowledgments. The work was carried out with the financial support of the BRFBR (project No. B23M-009). The authors express their gratitude to the staff of the laboratory Collection of Microorganisms of the Institute of Microbiology of the National Academy of Sciences of Belarus for the research materials provided.

Список использованных источников

1. Silva, M. M. Food preservatives – An overview on applications and side effects / M. M. Silva, F. C. Lidon // Emirates Journal of Food and Agriculture. – 2016. – Vol. 28, N 6. – P. 366–373. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2016-04-351>
2. Bitter Gourd and Human Health / T. K. Behera, J. E. Staub, S. Behera, P. W. Simon // Medicinal and Aromatic Plant Science and Biotechnology. – 2007. – Vol. 1, N 2. – P. 224–226.
3. Cucurbitacins and cucurbitane glycosides: structures and biological activities / J. C. Chen, M. H. Chiu, R. L. Nie [et al.] // Natural Product Reports. – 2005. – Vol. 22, N 3. – P. 386–399. <https://doi.org/10.1039/b418841c>
4. An Optimised Aqueous Extract of Phenolic Compounds from Bitter Melon with High Antioxidant Capacity / S. P. Tan, C. Stathopoulos, S. Parks, P. Roach // Antioxidants. – 2014. – Vol. 3, N 4. – P. 814–829. <https://doi.org/10.3390/antiox3040814>
5. Horax, R. Total Phenolic Contents and Phenolic Acid Constituents in 4 Varieties of Bitter Melons (*Momordica charantia*) and Antioxidant Activities of their Extracts / R. Horax, N. Hettiarachchy, S. Islam // Journal of Food Science. – 2005. – Vol. 70, N 4. – P. 275–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2005.tb07173.x>
6. Kubola, J. Phenolic contents and antioxidant activities of bitter gourd (*Momordica charantia* L.) leaf, stem and fruit fraction extracts *in vitro* / J. Kubola, S. Siriamornpun // Food Chemistry. – 2008. – Vol. 110, N 4. – P. 881–890. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.02.076>
7. Gayathry, K. S. A comprehensive review on bitter gourd (*Momordica charantia* L.) as a gold mine of functional bioactive components for therapeutic foods / K. S. Gayathry, J. A. John // Food Production, Processing and Nutrition. – 2022. – Vol. 4, N 1. – Art. 10. <https://doi.org/10.1186/s43014-022-00089-x>
8. Sharma, O. P. Thin-layer chromatography of gallic acid, methyl gallate, pyrogallol, phloroglucinol, catechol, resorcinol, hydroquinone, catechin, epicatechin, cinnamic acid, p-coumaric acid, ferulic acid and tannic acid / O. P. Sharma, T. K. Bhat, B. Singh // Journal of Chromatography A. – 1998. – Vol. 822, N 1. – P. 167–171. [https://doi.org/10.1016/s0021-9673\(98\)00490-7](https://doi.org/10.1016/s0021-9673(98)00490-7)
9. Wollenweber, E. Techniques of flavonoid identification: By K. R. Markham. Academic Press, London, 1982. 113 p. \$419.50 / E. Wollenweber // Phytochemistry. – 1983. – Vol. 22, N 5. – P. 1310. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(83\)80259-3](https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)80259-3)
10. Dendrocytin: an isocucurbitacin with novel cyclic side chain from Dendrosicyos socotranus / H. A. Hussein, O. B. Abdel-Halim, E.-S. M. Marwan [et al.] // Phytochemistry. – 2004. – Vol. 65, N 18. – P. 2551–2556. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.07.016>
11. Миназова, Г. И. Тонкослойная хроматография в анализе природного сырья / Г. И. Миназова // Башкирский химический журнал. – 2010. – Т. 17, № 5. – С. 105–107.
12. Thin Layer Chromatography in Phytochemistry / ed.: M. Waksmundzka-Hajnos, J. Sherma, T. Kowalska. – Boca Raton, 2008. – Ch. 20. – P. 519–541. <https://doi.org/10.1201/9781420046786>
13. First report on the isolation of *Aureimonas altamirensis* from a patient with peritonitis / P. Schröttner, W. W. Rudolph, F. Taube, F. Gunzer // International Journal of Infectious Diseases. – 2014. – Vol. 29. – P. 71–73. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2014.09.006>
14. First case of *Aureimonas altamirensis* bacteremia in Korea / N. Kim, J.-H. Hwang, Y. G. Cho [et al.] // Annals of Laboratory Medicine. – 2019. – Vol. 39, N 6. – P. 587–589. <https://doi.org/10.3343/alm.2019.39.6.587>

15. *Aureimonas altamirensis*: First Isolation from a Chicken Slaughterhouse in Italy Followed by Genotype and Phenotype Evaluations / D. Buzzanca, E. Chiarini, I. Mania [et al.] // Microbiology Research. – 2023. – Vol. 14, N 3. – P. 1319–1330. <https://doi.org/10.3390/microbiolres14030089>
16. *Aureimonas altamirensis* BIM B-2045 // Белорусская коллекция непатогенных микроорганизмов (БИМ). – URL: https://mbio.bas-net.by/bim/ru/bacteria/BIM_B-2045.html (дата доступа: 21.03.2025).
17. Jagessar, R. C. An evaluation of the antibacterial and antifungal activity of leaf extracts of *Momordica charantia* against *Candida albicans*, *Staphylococcus aureus* and *Escherichia coli* / R. C. Jagessar, A. Mohamed, G. Gomes // Nature and Science. – 2008. – Vol. 6, N 1. – P. 1545–1570.
18. Leelaprakash, G. *In vitro* antimicrobial and antioxidant activity of *Momordica charantia* leaves / G. Leelaprakash, K. Rose // Pharmacophore. – 2011. – Vol. 2, N 4 – P. 244–252.
19. Antimicrobial activity and phytochemical screening of aqueous and ethanol extracts of *Momordica charantia* L. leaves / S. B. Mada, A. Garba, H. A. A. Mohammed [et al.] // Journal of Medicinal Plants Research. – 2013. – Vol. 7, N 10. – P. 579–586. <https://doi.org/10.5897/JMPR012.1161>
20. Analysis of IR, NMR and Antimicrobial Activity of β-Sitosterol Isolated from *Momordica charantia* / A. Sen, P. Dhavan, K. K. Shukla [et al.] // Science Secure Journal of Biotechnology. – 2013. – Vol. 1, N 1. – P. 9–13.
21. Antibacterial and Antiproliferative Activities of Plumericin, an Iridoid Isolated from *Momordica charantia* Vine / J. Saengsai, S. Kongtunjanphuk, N. Yoswatthana [et al.] // Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine. – 2015. – Vol. 2015. – Art. 823178. <https://doi.org/10.1155/2015/823178>
22. Antibacterial and antioxidant potential of ethanol extract from *Momordica charantia* leaves / G. N. B. da Silva, N. F. da Silva, K. A. Moreira [et al.] // Brazilian Journal of Medicinal Plants. – 2022. – Vol. 24, N 1. – P. 1–5. <https://doi.org/10.70151/knccxw35>

References

1. Silva M. M., Lidon F. C. Food preservatives – An overview on applications and side effects. *Emirates Journal of Food and Agriculture*, 2016, vol. 28, no. 6, pp. 366–373. <https://doi.org/10.9755/ejfa.2016-04-351>
2. Behera T. K., Satub J. E., Behera S., Simon P. W. Bitter Gourd and Human Health. *Medicinal and Aromatic Plant Science and Biotechnology*, 2008, vol. 1, no. 2, pp. 224–226.
3. Chen J. C., Chiu M. H., Nie R. L., Cordell G. A., Qiu S. X. Cucurbitacins and cucurbitane glycosides: structures and biological activities. *Natural Product Reports*, 2005, vol. 22, no. 3, pp. 386–399. <https://doi.org/10.1039/b418841c>
4. Tan S. P., Stathopoulos C., Parks S., Roach P. An Optimised Aqueous Extract of Phenolic Compounds from Bitter Melon with High Antioxidant Capacity. *Antioxidants*, 2014, vol. 3, no. 4, pp. 814–829. <https://doi.org/10.3390/antiox3040814>
5. Horax R., Hettiarachchy N., Islam S. Total Phenolic Contents and Phenolic Acid Constituents in 4 Varieties of Bitter Melons (*Momordica charantia*) and Antioxidant Activities of their Extracts. *Journal of Food Science*, 2005, vol. 70, no. 4, pp. 275–280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2621.2005.tb07173.x>
6. Kubola J., Siriamornpun S. Phenolic contents and antioxidant activities of bitter gourd (*Momordica charantia* L.) leaf, stem and fruit fraction extracts *in vitro*. *Food Chemistry*, 2008, vol. 110, no. 4, pp. 881–890. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2008.02.076>
7. Gayathry K. S., John J. A. A comprehensive review on bitter gourd (*Momordica charantia* L.) as a gold mine of functional bioactive components for therapeutic foods. *Food Production, Processing and Nutrition*, 2022, vol. 4, no. 1, art. 10. <https://doi.org/10.1186/s43014-022-00089-x>
8. Sharma O. P., Bhat T. K., Singh B. Thin-layer chromatography of gallic acid, methyl gallate, pyrogallol, phloroglucinol, catechol, resorcinol, hydroquinone, catechin, epicatechin, cinnamic acid, p-coumaric acid, ferulic acid and tannic acid. *Journal of Chromatography A*, 1998, vol. 822, no. 1, pp. 167–171. [https://doi.org/10.1016/s0021-9673\(98\)00490-7](https://doi.org/10.1016/s0021-9673(98)00490-7)
9. Wollenweber, E. Techniques of flavonoid identification: By K. R. Markham. Academic Press, London, 1982. 113 pp. \$419.50. *Phytochemistry*, 1983, vol. 22, no 5, p. 1310. [https://doi.org/10.1016/0031-9422\(83\)80259-3](https://doi.org/10.1016/0031-9422(83)80259-3)
10. Hussein H. A., Abdel-Halim O. B., Marwan E.-S. M., El-Gamal A. A., Mosana R. Dendrocyin: an isocucurbitacin with novel cyclic side chain from Dendrosicyos socotrana. *Phytochemistry*, 2004, vol. 65, no. 18, pp. 2551–2556. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2004.07.016>
11. Minazova G. I. Thim film chromatography in the analysis of vegetative raw materials. *Bashkirskii khimicheskii zhurnal* [Bashkir Chemical Journal], 2010, vol. 17, no. 5, pp. 105–107 (in Russian).
12. Waksmundzka-Hajnos M., Sherma J., Kowalska T. *Thin layer chromatography in phytochemistry*. Boca Raton, 2008. 896 p. <https://doi.org/10.1201/9781420046786>
13. Schröttner P., Rudolph W. W., Taube F., Gunzer F. First report on the isolation of *Aureimonas altamirensis* from a patient with peritonitis. *International Journal of Infectious Diseases*, 2014, vol. 29, pp. 71–73. <https://doi.org/10.1016/j.ijid.2014.09.006>
14. Kim N., Hwang J. H., Cho Y., Kim D. S., Lee H. S., Lee J. First case of *Aureimonas altamirensis* bacteremia in Korea. *Annals of Laboratory Medicine*, 2019, vol. 39, no. 6, pp. 587–589. <https://doi.org/10.3343/alm.2019.39.6.587>
15. Buzzanca D., Chiarini E., Mania I., Chiesa F., Alessandria V. *Aureimonas altamirensis*: First Isolation from a Chicken Slaughterhouse in Italy Followed by Genotype and Phenotype Evaluations. *Microbiology Research*, 2023, vol. 14, no. 3, pp. 1319–1330. <https://doi.org/10.3390/microbiolres14030089>
16. *Aureimonas altamirensis* BIM B-2045. *Belarusian Collection of Non-pathogenic Microorganisms (BIM)*. Available at: https://mbio.bas-net.by/bim/ru/bacteria/BIM_B-2045.html (accessed 21.03.2025) (in Russian).

17. Jagessar R. C., Mohamed A., Gomes G. An evaluation of the antibacterial and antifungal activity of leaf extracts of *Momordica charantia* against *Candida albicans*, *Staphylococcus aureus* and *Escherichia coli*. *Nature and Science*, 2008, vol. 6, no. 1, pp. 1545–1570.
18. Leelaprakash G., Rose C. *In vitro* antimicrobial and antioxidant activity of *Momordica charantia* leaves. *Pharmacophore*, 2011, vol. 2, no. 4, pp. 244–252.
19. Mada S. B., Garba A., Mohammed H. A. A., Muhammad A., Olagunju A., Muhammad A. B. Antimicrobial activity and phytochemical screening of aqueous and ethanol extracts of *Momordica charantia* L. leaves. *Journal of Medicinal Plants Research*, 2013, vol. 7, no. 10, pp. 579–586. <https://doi.org/10.5897/JMPR012.1161>
20. Sen A., Dhavan P., Shukla K. K., Singh S., Tejovathi G. Analysis of IR, NMR and Antimicrobial Activity of β-Sitosterol Isolated from *Momordica charantia*. *Science Secure Journal of Biotechnology*, 2013, vol. 1, no. 1, pp. 9–13.
21. Saengsai J., Kongtunjanphuk S., Yoswathhana N., Kummalue T., Jiratchariyakul W. Antibacterial and Antiproliferative Activities of Plumericin, an Iridoid Isolated from *Momordica charantia* Vine. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*. 2015, vol. 2015, art. 823178. <https://doi.org/10.1155/2015/823178>
22. da Silva G. N. B., da Silva N. F., Moreira K. A., Castanha E. R., Falcão R. E. A., de Souza I. A. Antibacterial and antioxidant potential of ethanol extract from *Momordica charantia* leaves. CABI Databases. *Brazilian Journal of Medicinal Plants*, 2022, vol. 24, no. 1, pp. 1–5. <https://doi.org/10.70151/knccxw35>

Информация об авторах

Лазаревич Дарья Константиновна – мл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: darialazarevich743@gmail.com

Шевцов Николай Александрович – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: sektor.metabolizma@mail.ru

Иванов Олег Александрович – канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: prolife1984@gmail.com

Цвирко Елена Дмитриевна – мл. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: elena-vasilevskaya.foto@mail.ru

Information about the authors

Daria K. Lazarevich – Junior 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: darialazarevich743@gmail.com

Nikolay A. Shevtsov – 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: sektor.metabolizma@mail.ru

Oleg A. Ivanov – Ph. D. (Biol.), 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: prolife1984@gmail.com

Elena D. Tsvirkо – Junior 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: elena-vasilevskaya.foto@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 575.162:633.111.1

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-34-43>

Поступила в редакцию 06.05.2025

Received 06.05.2025

**И. С. Гордей, О. М. Люсиков, О. С. Матиевская, В. Е. Шимко,
В. С. Мандрусова, А. В. Соколюк, Т. Е. Варфоломеева**

*Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларусь,
Минск, Республика Беларусь*

**АНАЛИЗ СЕЛЕКЦИОННОГО ГЕНОФОНДА ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ
(*TRITICUM AESTIVUM* L.) ПО ГЕНАМ, АССОЦИИРОВАННЫМ
С УСТОЙЧИВОСТЬЮ К ПРЕДУБОРОЧНОМУ ПРОРАСТАНИЮ**

Аннотация. В настоящей работе проведено изучение современного генофонда озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с использованием ДНК-маркеров к генам *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A*, *TaMYB10 (R-I)* и *TaVp-B1*, ассоциированным с устойчивостью к предуборочному прорастанию.

Полиморфизм анализируемого материала выявлен по генам *TaMKK3-A* и *TaVp-B1*. По гену *TaMKK3-A* 15 образцов (50 %) несли PhsS-аллель и 15 образцов (50 %) – PhsR-аллель. По гену *TaVp-B1* 6 образцов (20 %) характеризовались наличием PhsS-аллеля и 14 образцов (80 %) – PhsR-аллеля. По генам *TaMFT-3A* и *TaMYB10 (R-I)* селекционный материал был однороден. По SNP –222 гена *TaMFT-3A* все образцы имели PhsS-аллели. Также все образцы имели явно выраженный красный окрас зерновок, ассоциированный с наличием PhsR-аллелей генов *TaMYB10 (R-I)*. В результате проведенного ДНК-маркирования современного генофонда селекционного материала озимой мягкой пшеницы по генам *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A* и *TaVp-B1*, а также визуальной оценки окраса зерна (*TaMYB10 (R-I)*) выделено 14 потенциально наиболее устойчивых к предуборочному прорастанию образцов, которые имеют наиболее благоприятное сочетание аллелей по всем проанализированным генам.

Полученные данные могут быть использованы в практической селекции озимой мягкой пшеницы на устойчивость к предуборочному прорастанию.

Ключевые слова: пшеница, предуборочное прорастание, ДНК-маркеры, ген, аллель, селекция

Для цитирования: Анализ селекционного генофонда озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по генам, ассоциированным с устойчивостью к предуборочному прорастанию / И. С. Гордей, О. М. Люсиков, О. С. Матиевская [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 34–43. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-34-43>

**Igor S. Gordej, Oleg M. Lyusikov, Olga S. Matieuskaya, Victoria E. Shimko,
Victoria S. Mandrusova, Anna V. Sokolyuk, Tatyana E. Varfalameyeva**

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

**ANALYSIS OF THE BREEDING GENE POOL OF WINTER WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.)
BY GENES ASSOCIATED WITH PRE-HARVEST SPROUTING RESISTANCE**

Abstract. This study investigated the modern gene pool of winter bread wheat (*Triticum aestivum* L.) based on the allelic state of the *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A*, *TaMYB10 (R-I)* and *TaVp-B1* genes associated with preharvest sprouting (PHS) resistance.

The polymorphism of analyzed material was detected by the *TaMKK3-A* and *TaVp-B1* genes. By the *TaMKK3-A* gene, 15 accessions (50 %) carried the PhsS-allele, and 15 (50 %) had the PhsR-allele. By the *TaVp-B1* gene, 6 accessions (20 %) exhibited the PhsS-allele, while 14 (80 %) possessed the PhsR-allele. The breeding material was monomorphic by the *TaMFT-3A* and *TaMYB10 (R-I)* genes. At the SNP –222 locus of *TaMFT-3A*, all accessions carried the PhsS-allele. Additionally, all samples displayed a distinct red grain color, associated with the presence of PhsR-alleles of the *TaMYB10 (R-I)* gene. As a result of the DNA marking of the modern wheat gene pool for the *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A*, and *TaVp-B1* genes, along with the visual grain color assessment (*TaMYB10 (R-I)*), 14 potentially most PHS-resistant accessions were identified, carrying the most favorable allelic combinations by all the genes analyzed.

The data obtained can be applied in the practical breeding of winter bread wheat for improved preharvest sprouting resistance.

Keywords: wheat, preharvest sprouting, DNA markers, gene, allele, breeding

For citation: Gordej I. S., Lysikov O. M., Matieuskaya O. S., Shimko V. E., Mandrusova V. S., Sokolyuk A. V., Varfalyameyeva T. E. Analysis of the breeding gene pool of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) by genes associated with pre-harvest sprouting resistance. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 34–43 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-34-43>

Введение. Предуборочное прорастание зерна (preharvest sprouting, PHS) – одна из основных проблем возделывания хлебных злаков, приводящая к значительным потерям урожая и снижению качества зерна (в отдельные годы потери урожая в результате PHS составляли до 50 %). Трудности связаны с преждевременным выходом зерновок из состояния покоя при высокой влажности и прорастанием их в колосе до уборки. Даже при едва заметном «наклевывании» зерна значительно снижается выход муки при помоле, резко ухудшаются физические свойства теста, которое становится клейким, недостаточно эластичным, выпекаемый хлеб имеет крайне низкое качество [1]. У пшеницы PHS встречается почти во всех регионах возделывания и ежегодно приносит убытки до 1 млрд долл. США [2]. Учитывая то, что пшеница является основным хлебным злаком, потери от PHS напрямую влияют на глобальную продовольственную безопасность [3].

PHS – чрезвычайно сложный комплексный признак, который зависит от многих факторов, в том числе от условий окружающей среды. Так, на PHS влияет влажность в предуборочный период, а также температура и влажность в период созревания зерна. Кроме того, на PHS оказывают влияние некоторые морфологические характеристики растений, в частности форма и плотность колоса, длина остатей, открытость цветков, жесткость колосковой чешуи, наличие на ней воскового налета, наклон колоса и другие, от которых зависит скорость проникновения влаги к зерновкам [4]. Значительное воздействие на PHS оказывают и физиолого-биохимические особенности растений, в частности активность ферментов (особенно α -амилазы), баланс фитогормонов (особенно абсцизовой и гибберелловой кислот), уровень активных форм кислорода и азота и ряд других факторов [5–7].

Однако проблема PHS связана главным образом с нарушением периода покоя семян во время одомашнивания пшеницы в условиях экстенсивного хозяйства, когда посев производился сразу после уборки. Это со временем привело к сокращению периода покоя и, как следствие, к проблеме PHS [8]. Период покоя семян генетически детерминирован, регулируется и модифицируется при участии множества генов. Видимо, длительный отбор на быстрое прорастание сразу после уборки привел к постепенному накоплению соответствующих аллелей этих генов. Тем не менее, определенные генотипы пшеницы имеют достаточно продолжительный период покоя (2–3 недели), в течение которого не прорастают даже при максимально благоприятных условиях, что свидетельствует о строгом генетическом контроле этого признака. Несмотря на первостепенное значение периода покоя семян в устойчивости к PHS, большинство генов, непосредственно участвующих в контроле этого признака, еще не идентифицированы [9, 10].

Однако на данный момент известен ряд ключевых генов, связанных с периодом покоя и, как следствие, в значительной степени влияющих на устойчивость к PHS. Основными из них являются *TaMFT-3A* (Mother of Flowering Time Locus), *TaMKK3-A* (Mitogen Activated Kinase 3), *TaMYB10* (или *R-1* – Red seed color genes) и *TaVp-1* (Viviparous-1). Их отдельный вклад в вариацию признака устойчивости к PHS оценивается от 24 (*TaVp-1*) до 58 % (*TaMFT-3A*) [11–16]. Известно, что устойчивость к PHS зависит от аллельного состояния данных генов. При этом их точные функции пока не описаны.

Тем не менее, учитывая значительный вклад генов в вариацию признака, представляется целесообразным выявление потенциально устойчивых к PHS генотипов на основе анализа аллельного состояния вышеуказанных генов. Это позволит повысить эффективность селекционного процесса при создании сортов пшеницы, устойчивых к PHS.

Цель данной работы – ДНК-типирование генофонда озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по генам, ассоциированным с устойчивостью к предуборочному прорастанию.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследований послужили 30 образцов озимой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) селекционной коллекции Научно-практического центра НАН Беларуси по земледелию.

Выделение геномной ДНК проводили из сухих хорошо выполненных зерновок (по 12 с каждого образца) с использованием набора Genomic DNA Purification Kit K0512 (Thermo Fisher Scientific, США).

Для исследования мы подобрали наиболее актуальные версии ДНК-маркеров к аллелям генов *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A*, *TaVp-1B*, которые считаются наиболее значимыми в формировании признака устойчивости к PHS (табл. 1). Применение ДНК-маркеров к генам *TaMYB10 (R-I)* было нецелесообразным, поскольку благоприятные аллельные варианты этих генов ассоциированы с красным окрасом зерна пшеницы, который можно идентифицировать визуально.

Реакционная смесь для ПЦР (25 мкл) содержала ~50 нг ДНК матрицы, 0,2 мМ каждого dNTP_s, 2 мМ MgCl₂, 0,2 мМ каждого праймера, 1,2–1,5 ед. Таq-полимеразы и 1× АМ-буфер.

Использовали следующие программы ПЦР:

для маркера CS3A06Proseq: 94 °C – 3 мин; 34 цикла: 94 °C – 20 с, 60 °C – 20 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 5 мин;

для маркера TaMKK3-A-caps: 95 °C – 5 мин; 34 цикла: 94 °C – 20 с, 56 °C – 20 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 5 мин;

для маркера Vp1B3: 95 °C – 3 мин; 34 цикла: 95 °C – 30 с, 56 °C – 30 с, 72 °C – 1 мин; 72 °C – 5 мин.

Таблица 1. ДНК-маркеры для детекции значимых аллелей PHS

Table 1. DNA markers for the detection of significant PHS alleles

Маркер	Праймер (последовательность)		Детекция	Размер фрагментов ДНК, п. н.	PHS
	прямой	обратный			
<i>TaMFT-3A</i>					
CS3A06Proseq (CAPS) [17]	GTAGCGGGTGAAATCTGCAT	GGGACGTACGAGGGTGTAGA	ПЦР + рестрикция ClaI	851	R
				421 + 430	S
<i>TaMKK3-A</i>					
TaMKK3- A-caps (CAPS) [18]	CACCAAAGAATAGAAATGCTCT	AGGAGTAGTTCTCATTGCGG	ПЦР + рестрикция Hpy 166II	887	S
				605 + 282	R
<i>TaVp-1B</i>					
Vp1B3 (STS- маркер) [19]	TGCTCCTTCCCAATTGG	ACCCCTCCTGCAGCTCATTG	ПЦР	652	R
				845	S
				569	S

Примечание. Аллель R – устойчивый к PHS (PhsR), аллель S – чувствительный к PHS (PhsS).

Для выявления аллельного состояния соответствующих генов продукты ПЦР-маркеров CS3A06Proseq и TaMKK3-A-caps подвергали рестрикции с использованием эндонуклеаз рестрикции ClaI и Hpy 166II соответственно. Идентификацию продуктов ПЦР и рестрикции проводили методом горизонтального электрофореза. Разделение продуктов осуществляли в 1,0%-м агарозном геле в 1× TAE буфере в течение 120 мин при напряжении 70 В. Результат документировали в системе гель-документации Gel DocXR+.

Результаты и их обсуждение. Нами проведено генотипирование селекционной коллекции озимой мягкой пшеницы с использованием подобранного набора ДНК-маркеров к аллелям генов *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A*, *TaVp-1*, являющихся наиболее значимыми в формировании признака устойчивости к PHS. Данные маркеры позволяют выявить аллели чувствительности (PhsS) и устойчивости (PhsR) к PHS по вышеуказанным генам.

Ген *TaMFT-3A* был идентифицирован в 2011 г. в составе локуса QPhs.ocs-3A.1 (TaPHS1). Локус QPhs.ocs-3A.1 покоя семян, расположенный на хромосоме 3AS, является наиболее значимым из известных QTL (Quantitative Trait Loci), связанных с устойчивостью к предуборочному прорастанию зерна у мягкой пшеницы [17]. На него приходится до 58 % фенотипических вариаций PHS [11].

В отличие от гомолога *AtMFT* у *Arabidopsis thaliana*, участвующего в контроле времени цветения, у гена *TaMFT-3A* пшеницы подтвержден биологический эффект именно на устойчивость к прорастанию. *TaMFT-3A* способствует повышению устойчивости пшеницы к PHS, но его точная функция и механизм в пшенице еще не полностью охарактеризованы. Белок MFT (Mother of Flowering Time) является членом семейства фосфатидилэтаноламин-связывающих белков (PEBP). Семейство PEBP делится на три подсемейства: Flowering Time (*FT*), Terminal Flower 1 (*TFL1*) и Mother of Flowering Time (*MFT*). Считается, что все они функционируют как переключатели фазовых переходов роста в жизненном цикле растений. *FT* и *TFL1* – хорошо известные регуляторы, определяющие время цветения (т. е. фазовый переход от вегетативного роста к продуктивному), а также универсальные регуляторы фазовых переходов меристем в ответ на различные условия окружающей среды (фотопериод, характер света и температура). Есть сведения в пользу гипотезы о том, что пшеничный гомолог *FT* и *TFL1* – *TaMFT* – функционирует как переключатель прорастания, являясь одним из важнейших регуляторов сигнального пути АБК (абсцизовая кислота – ингибитор прорастания). Также, возможно, он участвует в подавлении синтеза ГК (гипберелловая кислота – стимулятор прорастания) [20, 21]. Считается, что *TaMFT-3A* на хромосоме 3А является наиболее важным геном, влияющим на PHS в современном мировом генофонде пшеницы.

В настоящее время в составе гена *TaMFT-3A* установлены 2 наиболее значимых по влиянию на PHS однонуклеотидных полиморфизма (SNP): SNP +646/+666 в инtronной области и SNP –222 – в промоторной.

SNP +646/+666 – это две замены нуклеотидов G в A и A в T в положениях 646 и 666 п. н. ниже старт-кодона соответственно. Этот SNP находится в начале третьего интрана, он вводит преждевременный стоп-кодон, блокируя процесс трансляции гена *TaMFT-3A*, что снижает устойчивость к PHS. Следовательно, замены G/A и A/T приводят к появлению PhsS-аллеля. Следует отметить, что SNP +646/+666 в гене *TaMFT-3A* имеет наиболее важное значение в фенотипической вариации признака устойчивости к PHS из всех установленных полиморфизмов у пшеницы.

В анализируемой нами коллекции мягкой пшеницы полиморфизм G/A и A/T обнаружен не был. Следовательно, имеющиеся в мировой литературе маркеры на данный SNP [20] оказались неприменимы для изучения белорусского генофонда мягкой пшеницы. В настоящее время нами проводится секвенирование гена *TaMFT-3A* в области SNP +646/+666 и близлежащих к нему районах для выявления изменчивости, связанной с PHS в белорусском генофонде мягкой пшеницы, с целью дальнейшей разработки эффективных ДНК-маркеров.

SNP –222 связан с преобразованием T в C в положении на 222 п. н. выше старт-кодона в промоторной области гена *TaMFT-3A* и приводит к появлению PhsR-аллеля. В результате замены происходит изменение мотива A-box TACGTA сайта связывания фактора транскрипции bZIP, который является негативным регулятором экспрессии гена *TaMFT-3A*. В итоге этот негативный фактор транскрипции не связывается с промотором, что приводит к повышению транскрипции *TaMFT-3A*, усилию покоя семян и повышению устойчивости к PHS [17].

Для исследования аллельного состояния SNP –222 гена *TaMFT-3A* мы использовали маркер CS3A06Proseq [17]. Праймеры к маркеру CS3A06Proseq подобраны так, что охватывают область с SNP и в результате амплификации получается ПЦР-продукт размером 851 п. н. При отсутствии мутации (T) сайт рестрикции для эндонуклеазы *ClaI* сохраняется и данный ПЦР-продукт разрезается на близкие по размеру фрагменты 421 и 430 п. н. При наличии мутации (C) сайт рестрикции, соответственно, утрачивается и ПЦР-продукт остается интактным (851 п. н.).

При исследовании нашей коллекции амплифицированный ПЦР-продукт 851 п. н. разрезался на фрагменты 421 и 430 п. н. у всех образцов. Следовательно, по итогам проведенного анализа аллельного состояния SNP –222 гена *TaMFT-3A* все исследуемые образцы пшеницы были однородны и имели PhsS-аллель, связанный с пониженной устойчивостью к PHS. Полученные нами данные согласуются с мировыми. В европейских сортах мутантный аллель SNP –222 встречается редко (0,5 %), но в Японии и, возможно, в Восточной Азии преобладает [17]. Только 2 % староместных сортов мягкой пшеницы, собранных в Плодородном полумесяце (Fertile Crescent, Иран) и прилегающих районах, несли мутацию SNP –222.

Ген *TaMKK3-A* находится в локусе Qphs.ocs-4A.1 (Phs-A1/4AL), который выступает вторым по значимости известным QTL, ассоциированным с предуборочным прорастанием зерна у озимой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) [11, 22]. Он картирован на длинном плече хромосомы 4A, с ним связано до 43 % фенотипических вариаций признака PHS [11, 12]. Ген *TaMKK3-A* как по нуклеотидным, так и по аминокислотным последовательностям продуктов сходен с известными генами *AtMKK3 Arabidopsis thaliana*, *NtNPK2 Nicotiana tabacum* и *OsMKK3 Oryza sativa*.

MKK3 (митоген-активируемая протеинкиназа киназа 3) участвует в различных сигнальных путях, таких как сигнал заражения патогеном, сигнал стресса, сигнал ранения и др. У пшеницы *TaMKK3-A* участвует в регуляции покоя семян посредством негативного контроля сигнального пути АБК [23]. Интересно, что экспрессия *TaMKK3-A* не специфична для семян и обнаружена во всех тканях.

Обнаруженный в *TaMKK3-A* единственный значимый SNP C660A вызывает замену нуклеотида С в А в положении на 660 п. н. ниже инициирующего кодона, приводя к появлению PhsS-аллеля. Эта нуклеотидная замена вызывает несинонимичную замену аминокислоты аспарагина (N) на лизин (K) в 220-м аминокислотном остатке киназного домена. Такая замена приводит к повышению экспрессии протеинкиназы *TaMKK3-A*, угнетающей синтез АБК, что в конечном счете снижает период покоя и устойчивость к PHS у пшеницы. При этом PhsS-аллель является домinantным, а PhsR-аллель – рецессивным.

Для детекции SNP-полиморфизма C660A использовали кодоминантный CAPS-маркер TaMKK3-A-caps, разработанный Shorinola et al. [18]. Аллерные различия определяются по наличию/отсутствию сайта рестрикции для эндонуклеазы Нру 166II. Амплификация с праймерами TaMKK3-A-caps дает фрагмент размером 887 п. н. При наличии рецессивного аллеля (С) амплифицированный продукт разрезается Нру 166II на фрагменты размером 605 и 282 п. н., при наличии доминантного аллеля (А) – остается интактным.

По итогам анализа аллельного состава гена *TaMKK3-A* половина образцов (15 из 30) коллекции озимой мягкой пшеницы несли рецессивный PhsR-аллель, а у половины детектировали доминантный PhsS-аллель.

Углубленное изучение гена *TaMKK3-A* было выполнено Shorinola et al. [18]. Авторы провели генотипирование европейской (Gediflux, 457 сортов), австралийской (195 сортов) и британской (HarMap, 62 образца) коллекций пшеницы по этому гену. Результаты анализа показали следующее соотношение аллелей А и С: в европейской коллекции – 48 : 52 %, в австралийской – 55 : 45 %, в британской – 50 : 50 %. Интересным является тот факт, что авторы также исследовали коллекции стародавних сортов 1920-х и 1930-х гг. (804 образца Watkins Landrace Wheat Collection). Оказалось, что соотношение А и С в этой коллекции составило 15 : 85 %. Авторы предполагают, что такой сдвиг (от 15 : 85 % в стародавнем генофонде до 50 : 50 % – в современном генофонде) связан с селекционными отборами, которые проводились на протяжении последних 100 лет. В частности, отбор генотипов с аллелем С был необходим для создания сортов хлебопекарного назначения, у которых важно наличие семян с более длинным периодом покоя. И наоборот, для создания сортов кормового назначения предпочтение отдавали отбору генотипов с более быстрым и равномерным прорастанием, т. е. с аллелем А. Таким образом, в современном генофонде пшеницы, включающем хлебопекарные и кормовые сорта, поддерживается баланс между двумя аллельными вариантами гена *TaMKK3-A* примерно 50 : 50 %. Эта гипотеза подтверждается тем, что аллель устойчивости С несет 85 % хлебопекарных и только 35 % кормовых сортов Великобритании.

Следовательно, наши исследования показали, что для белорусского генофонда озимой мягкой пшеницы характерна такая же закономерность: соотношение аллелей устойчивости и чувствительности к PHS по гену *TaMKK3-A* составляет примерно 50 : 50.

Гены *TaMYB10*, или *R-1 (R-A1, R-B1, R-D1)* находятся в локусе R-1 (Red seed color genes), расположенным на длинных плечах хромосом 3-й группы (A, B и D) [14]. Этот локус считается третьим по значимости QTL, связанным с устойчивостью пшеницы к PHS. С ним ассоциировано более 26 % изменчивости по PHS. Гены *R-1* кодируют факторы транскрипции TaMYB10 путем синтеза flavоноидов, обуславливающих красный окрас зерна (проантоцианидинов катехинов) [24]. Считается, что краснозерные пшеницы более устойчивы к PHS, чем белозерные. Было

высказано предположение, что *TaMYB10* может быть вовлечен в передачу сигнала АБК, регулируя тем самым покой семян. Полагают, что *TaMYB10* также может влиять на чувствительность самих эмбрионов к АБК [25]. Кроме того, более высокая устойчивость к PHS может быть обусловлена и свойствами самих проантоксианидинов, оказывающих, например, влияние на влагопоглотительную способность семени. Гены-ортологи *TaMYB10* известны у ячменя (*Ant28*), риса (*Rc/SD7-1* и *Rd*), кукурузы (*Pl, pericarp colour1*) и сорго (*Y1, yellow seed1*) [24].

Краснозерные пшеницы обладают доминантными аллелями *R-1b* и обычно демонстрируют более высокий уровень устойчивости к PHS, чем белозерные с рецессивными аллелями *R-1a*. Для детекции аллельных вариантов генов *R-1* разработаны специфичные ДНК-маркеры, поскольку окрас зерна может иметь промежуточные варианты, разную интенсивность и, соответственно, не всегда очевиден [24, 26].

В нашем случае применение специфичных к генам *R-1* ДНК-маркеров было нецелесообразно, так как все образцы коллекции демонстрировали явный красный окрас зерна. Следовательно, мы пришли к выводу о том, что все коллекционные образцы имеют благоприятное сочетание аллельных вариантов генов *R-1*, ассоциированных с повышенной устойчивостью к PHS. Отсутствие белозерных форм, вероятно, связано с длительной селекцией озимой мягкой пшеницы на краснозерность в Беларуси, что привело практически к 100%-й частоте аллелей краснозерности и полному вытеснению аллелей белой окраски.

В работе Федяевой с соавт. [27] с использованием биохимической, молекулярно-генетической и цифровой оценок из 164 сортов озимой мягкой пшеницы разной окраски было выделено 73 наиболее устойчивых к PHS, причем все они были краснозерные. Подобные результаты были получены и в ряде других исследований [28–30]. Однако в работе Wang et al. [25] некоторые белозерные сорта демонстрировали более высокую устойчивость к PHS, чем краснозерные. Тем не менее, результаты большинства исследований свидетельствуют о связи между устойчивостью к PHS и красным окрасом зерна пшеницы.

Гены *TaVp1* (*Vp-1A*, *Vp-1B*, *Vp-1D*) находятся в локусе *Viviparous-1* (VP-1), также расположенным на длинных плечах хромосом 3-й группы (A, B и D). Этот локус считается четвертым по значимости QTL, ассоциированным с устойчивостью к PHS. На него приходится около 24 % изменчивости по PHS [15]. Экспрессия генов *TaVp1* положительно коррелирует с покоем семян. Считается, что они участвуют в сигнальном пути АБК, влияют на чувствительность эмбриона к АБК, а также подавляют экспрессию α -амилазы [25]. Кроме того, гены в этом локусе предположительно кодируют эмбрион-специфичный фактор транскрипции фактора покоя семян SDr (seed dormancy).

На сегодняшний день считается, что из этих генов именно маркирование по *TaVp-1B* является наиболее показательным в связи с устойчивостью к PHS, поскольку для него выявлены аллельные варианты, связанные с признаком, и показан высокий уровень экспрессии на поздних стадиях созревания семян, т. е. непосредственно перед прорастанием. При этом для гена *TaVp-1D* не выявлена аллельная вариация, связанная с признаком, а для гена *TaVp-1A* показан крайне низкий уровень экспрессии на поздних стадиях созревания семян, что свидетельствует о его малом влиянии на энергию прорастания [19].

Для типирования нашей коллекции по аллельному состоянию гена *TaVp-1B* использовали кодоминантный STS-маркер Vp1B3. Праймеры к маркеру разработаны таким образом, что при наличии PhsR-аллеля (*Vp-1Ba*) амплифицируется ПЦР-продукт размером 652 п. н. Инсерция размером 193 п. н. или делеции размером 83 и 25 п. н. приводят к появлению PhsS-аллелей. Соответственно, в результате ПЦР амплифицируются продукты размером 845 п. н. (*Vp-1Bb*), 569 п. н. (*Vp-1Bc*) и 627 п. н. (*Vp-1Bd*).

В результате проведенных исследований в анализируемом материале мы выявили 2 типа аллелей гена *TaVp-1B*: PhsR-аллель *Vp-1Ba* и PhsS-аллель *Vp-1Bc*. Большинство образцов исследуемой коллекции были однородны по носительству одного из указанных аллелей, причем 24 (80 %) из 30 имели резистентный аллель *Vp-1Ba* и только 4 (13 %) были гомоморфны по чувствительному аллельному варианту *Vp-1Bc*. Две формы (7 %) в коллекции оказались неоднородны по аллельному составу: 58 % генотипов образца 271/1-19 несли аллель *Vp-1Ba*, 17 % – аллель *Vp-1Bc* и 25 % были представлены гетерозиготами *Vp-1Ba/Vp-1Bc*, а у образца 766/29-19

83 % генотипов относились к чувствительному аллельному варианту *Vp-IBc* и 17 % несли резистентный PHS-аллель *Vp-IBa*.

Xia et al. (2009) [цит. по 4] был изучен полиморфизм гена *Vp-IB* в коллекции из 490 широко возделываемых сортов озимой пшеницы из Центральной и Северной Европы. В отличие от китайского генофонда, в котором было идентифицировано 3 типа аллелей (*Vp-IBa*, *Vp-IBb* и *Vp-IBc*), в европейской популяции был идентифицирован четвертый аллельный вариант *Vp-IBd*. Частоты различных аллелей в генофонде европейских сортов пшеницы были следующими: *Vp-IBa* – 54 %, *Vp-IBc* – 21 %, *Vp-IBd* – 20 %, *Vp-IBa+c* – 4 %, *Vp-IBb* – 1 %, причем *Vp-IBb* присутствовал только в двух французских сортах Altria и Recital. В китайском генофонде районированных сортов мягкой пшеницы, как и в нашей коллекции, было выявлено 2 типа аллелей: *Vp-IBa* и *Vp-IBc* с частотами в 52 и 48 % соответственно. Аллель *Vp-IBb* был обнаружен только у стародавних местных сортов [4].

В табл. 2 представлены итоговые результаты ДНК-типирования селекционного генофонда озимой мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) по генам, ассоциированным с устойчивостью к предуборочному прорастанию.

Таблица 2. Аллельный состав генов, ассоциированных с предуборочным прорастанием зерна у образцов озимой мягкой пшеницы

Table 2. Allelic composition of genes associated with pre-harvest grain germination in samples of winter soft wheat

№ линии	Ген/маркер								Сумма благоприятных аллелей	
	<i>TaMFT-3A/CS3A06Proseq</i> (SNP –222)		<i>TaMKK3-A/TaMKK3-A-caps</i>		<i>TaMYB10 (R-I)</i> (визуально)		<i>TaVp-B1/Vp1B3</i>			
	PhsS	PhsR	PhsS	PhsR	PhsS	PhsR	PhsS	PhsR		
916/11-20	+		+			+	+		+	
993/5-20	+			+		+		+	+++	
271/1-19	+			+		+		+	+++	
291/9-19	+			+		+	+		++	
395/25-19	+			+		+		+	+++	
524/21-19	+		+			+		+	++	
766/29-19	+		+			+	+		+	
814/5-19	+			+		+		+	+++	
859/30-19	+		+			+	+		+	
965/1-19	+		+			+		+	++	
1456/5-19	+		+			+		+	++	
1471/4-19	+		+			+	+		+	
94/13-19	+		+			+		+	++	
248/13-19	+		+			+		+	++	
316/2-19	+			+		+		+	+++	
П2-44-21	+			+		+		+	+++	
П2-7-21	+		+			+		+	++	
П2-29-21	+			+		+		+	+++	
П2-19-21	+			+		+		+	+++	
П2-23-21	+			+		+		+	+++	
П2-18-21	+			+		+		+	+++	
П2-31-21	+		+			+		+	++	
П2-4-21	+		+			+		+	++	
П2-12-21	+			+		+		+	+++	
П2-21-21	+			+		+		+	+++	
П2-1-21	+		+			+		+	++	
П2-13-21	+			+		+		+	+++	
П2-28-21	+		+			+		+	++	
П2-32-21	+		+			+		+	++	
П2-48-21	+			+		+		+	+++	

Следовательно, в проанализированном нами селекционном генофонде озимой мягкой пшеницы наблюдается достаточно широкий полиморфизм по наличию благоприятных аллелей устойчивости к PHS по анализируемым генам. Минимальное количество PhsR-аллелей (1) имели 3 образца, максимальное (3) – 14 образцов. Остальные образцы имели по 2 PhsR-аллеля. Не выявлено образцов, сочетающих PhsR-аллели по всем четырем изученным генам. К сожалению, нам не удалось выявить в анализируемых образцах полиморфизма SNP +646/+666 гена *TaMFT-3A*, который имеет наиболее важное значение в вариации признака устойчивости к PHS из всех установленных ДНК-полиморфизмов у пшеницы. Анализ специфической изменчивости в белорусском генофонде представляется актуальным на ближайшую перспективу.

Заключение. В результате исследований по двум генам – *TaMFT-3A* и *TaMYB10 (R-I)* – показана однородность анализируемого материала. По SNP –222 гена *TaMFT-3A* все образцы имели PhsS-аллели. Также коллекция была мономорфна по окрасу зерна: все образцы имели явно выраженный красный окрас зерновок, ассоциированный с наличием PhsR-аллелей *TaMYB10 (R-I)*.

По двум другим генам – *TaMKK3-A* и *TaVp-B1* – был выявлен полиморфизм анализируемого материала. По гену *TaMKK3-A* 15 образцов (50 %) несли PhsS-аллель и 15 образцов (50 %) – PhsR-аллель. По гену *TaVp-B1* 6 образцов (20 %) характеризовались наличием PhsS-аллеля и 14 образцов (80 %) – PhsR-аллеля. Выявление PhsR- и PhsS-аллелей генов *TaMKK3-A* и *TaVp-B1* предполагает высокую эффективность практического применения маркеров TaMKK3-A-caps и Vp1B3 в белорусском генофонде селекционного материала мягкой пшеницы.

В итоге в результате проведенного ДНК-маркирования современного генофонда селекционного материала озимой мягкой пшеницы по генам *TaMFT-3A*, *TaMKK3-A* и *TaVp-B1*, а также визуальной оценки окраса зерна (*TaMYB10 (R-I)*) нами выделено 14 потенциально наиболее устойчивых к предуборочному прорастанию образцов, которые имеют наиболее благоприятное сочетание аллелей толерантности по всем проанализированным генам. Данные образцы рекомендуется использовать в селекции пшеницы на устойчивость к PHS.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Устойчивость к предуборочному прорастанию яровой мягкой пшеницы с 6Agⁱ(6D)-хромосомой от *Agropyron intermedium* / В. А. Крупнов, Г. Ю. Антонов, А. Е. Дружин, О. В. Крупнова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, № 2. – С. 444–450.
2. Black, M. The Encyclopedia of Seeds Science: Technology and Uses / M. Black, J. D. Bewley, P. Halmer. – Wallingford, UK: CABI, 2006. – 828 р.
3. Revealing the genetic mechanisms of pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) / J. M. Vetch, R. N. Stougaard, J. M. Martin, M. J. Giroux // Plant Science. – 2019. – Vol. 281. – P. 180–185. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.01.004>
4. Pre-harvest sprouting resistance and haplotype variation of *Th1p-1* gene in the collection of wheat-wheatgrass hybrids / A. A. Kocheshkova, P. Yu. Kroupin, M. S. Bazhenov [et al.] // PLoS ONE. – 2017. – Vol. 12, N 11. – P. E0188049. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188049>
5. Brown, L. K. Preharvest sprouting and α -amylase activity in soft winter wheat / L. K. Brown, A. T. Wiersma, E. L. Olson // Journal of Cereal Science. – 2018. – Vol. 79. – P. 311–318. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.11.016>
6. Identification and analysis of the GASR gene family in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and characterization of TaGASR34, a gene associated with seed dormancy and germination / X. Cheng, S. Wang, D. Xu [et al.] // Frontiers in Genetics. – 2019. – Vol. 10. – Art. 980. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00980>
7. Identification and characterization of the rice pre-harvest sprouting mutants involved in molybdenum cofactor biosynthesis / X. Liu, J. Wang, Y. Yu [et al.] // New Phytologist. – 2019. – Vol. 222, N 1. – P. 275–285. <https://doi.org/10.1111/nph.15607>
8. Nakamura, S. Grain dormancy genes responsible for preventing pre-harvest sprouting in barley and wheat / S. Nakamura // Breeding Science. – 2018. – Vol. 68, N 2. – P. 295–304. <https://doi.org/10.1270/jbsbs.17138>
9. Gubler, F. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting / F. Gubler, A. A. Millar, J. V. Jacobsen // Current Opinion in Plant Biology. – 2005. – Vol. 8, N 2. – P. 183–187. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.011>
10. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison / C. Li, P. Ni, M. Francki [et al.] // Functional and Integrative Genomics. – 2004. – Vol. 4, N 2. – P. 84–93. <https://doi.org/10.1007/s10142-004-0104-3>
11. Mares, D. J. Wheat grain pre-harvest sprouting and late maturity alpha-amylase / D. J. Mares, K. Mrva // Planta. – 2014. – Vol. 240, N 6. – P. 1167–1178. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2172-5>
12. Effects of *TaPHS1* and *TaMKK3-A* Genes on Wheat Pre-Harvest Sprouting Resistance / M. Lin, S. Liu, G. Zhang, G. Bai // Agronomy. – 2018. – Vol. 8, N 10. – P. 210. <https://doi.org/10.3390/agronomy8100210>
13. Torada, A. Mapping and validation of PCR-based markers associated with a major QTL for seed dormancy in wheat / A. Torada, S. Ikeguchi, M. Koike // Euphytica. – 2005. – Vol. 143. – P. 251–255. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-7872-2>
14. Genome-wide association analysis on pre-harvest sprouting resistance and grain color in U.S. winter wheat / M. Lin, D. Zhang, S. Liu [et al.] // BMC Genomics. – 2016. – Vol. 17. – Art. 794. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3148-6>
15. Rich haplotypes of *Viviparous-1* in *Triticum aestivum* subsp. spelta with different abscisic acid sensitivities / Y. Feng, R. Qu, S. Liu, Y. Yang // Journal of the Science Food and Agriculture. – 2017. – Vol. 97, N 2. – P. 497–504. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7751>

16. QTL mapping revealed *TaVp-1A* conferred pre-harvest sprouting resistance in wheat population Yanda 1817× Beinong 6 / S. H. Zhou, L. Fu, Q. Wu [et al.] // Journal of Integrative Agriculture. – 2017. – Vol. 16, N 2. – P. 435–444. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61361-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61361-8)
17. A wheat homolog of MOTHER OF FT and TFL1 acts in the regulation of germination / S. Nakamura, F. Abe, H. Kawahigashi [et al.] // The Plant Cell. – 2011. – Vol. 23, N 9. – P. 3215–3229. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.088492>
18. Haplotype analysis of the pre-harvest sprouting resistance locus Phs-A1 reveals a causal role of TaMKK3-A in global germplasm / O. Shorinola, B. Balcarová, J. Hyles [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2017. – Vol. 8. – Art 1555. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01555>
19. Characterization of the rich haplotypes of *Viviparous-1A* in Chinese wheats and development of a novel sequence-tagged site marker for pre-harvest sprouting resistance / Y. Yang, C. L. Zhang, S. X. Liu [et al.] // Molecular Breeding. – 2014. – Vol. 33, N 1 – P. 75–88. <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9935-8>
20. Cloning and Characterization of a Critical Regulator for Preharvest Sprouting in Wheat / S. Liu, S. K. Sehgal, J. Li [et al.] // Genetics. – 2013. – Vol. 195, N 1. – P. 263–273. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.152330>
21. REVERSAL OF RDO5 1, a Homolog of Rice Seed Dormancy4, Interacts with bHLH57 and Controls ABA Biosynthesis and Seed Dormancy in *Arabidopsis* / F. Liu, H. Zhang, L. Ding [et al.] // The Plant Cell. – 2020. – Vol. 32, N 6. – P. 1933–1948. <https://doi.org/10.1105/tpc.20.00026>
22. A Causal Gene for Seed Dormancy on Wheat Chromosome 4A Encodes a MAP Kinase Kinase / A. Torada, M. Koike, T. Ogawa [et al.] // Current Biology. – 2016. – Vol. 26, N 6. – P. 782–787. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.063>
23. Mitogen-Activated Protein Kinase Kinase 3 Regulates Seed Dormancy in Barley / S. Nakamura, M. Pourkheirandish, H. Morishige [et al.] // Current Biology. – 2016. – Vol. 26, N 6. – P. 775–781. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.024>
24. Development of PCR markers for *Tamyb10* related to *R-1*, red grain color gene in wheat / E. Himi, M. Maekawa, H. Miura, K. Noda // Theoretical and Applied Genetics. – 2011. – Vol. 122, N 8. – P. 1561–1576. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1555-2>
25. Characterization of *Tamyb10* allelic variants and development of STS marker for pre-harvest sprouting resistance in Chinese bread wheat / Y. Wang, X. L. Wang, J. Y. Meng [et al.] // Molecular Breeding. – 2016. – Vol. 36, N 11. – Art. 148. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0573-9>
26. Molecular survey of *Tamyb10-1* genes and their association with grain colour and germinability in Chinese wheat and *Aegilops tauschii* / Z. D. Dong, J. Chen, T. Li [et al.] // Journal of Genetics. – 2015. – Vol. 94, N 3. – P. 453–459. <https://doi.org/10.1007/s12041-015-0559-0>
27. Биохимическая, генетическая и цифровая оценка зерна сортов озимой мягкой пшеницы с различным индексом прорастворения / А. В. Федяева, С. Д. Афонникова, Д. А. Афонников [и др.] // Физиология растений. – 2024. – Т. 71, № 2. – С. 205–215.
28. Flintham, J. E. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat / J. E. Flintham // Seed Science Research. – 2000. – Vol. 10, N 1. – P. 43–50. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000052>
29. Dormancy in wheat grain-mutant of Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.) / R. Warner, D. A. Kudrna, S. C. Spaeth, S. S. Jones // Seed Science Research. – 2000. – Vol. 10, N 1. – P. 51–60. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000064>
30. Effect of grain colour gene (*R*) on grain dormancy and sensitivity of the embryo to abscisic acid (ABA) in wheat / E. Himi, D. J. Mares, A. Yanagisawa, K. Noda // Journal of Experimental Botany. – 2002. – Vol. 53, N 374. – P. 1569–1574. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf005>

References

1. Krupnov V. A., Antonov G. Yu., Druzhin A. E., Krupnova O. V. Preharvest sprouting resistance in spring bread wheat carrying chromosome 6Agⁱ(6D) from *Agropyron intermedium*. *Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*, 2012, vol. 16, no. 2, pp. 444–450 (in Russian).
2. Black M. *The Encyclopedia of Seeds Science: Technology and Uses*. Wallingford, UK: CABI, 2006. 828 p.
3. Vetch J. M., Stougaard R. N., Martin J. M., Giroux M. J. Revealing the genetic mechanisms of pre-harvest sprouting in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Science*, 2019, vol. 281, pp. 180–185. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.01.004>
4. Kocheshkova A. A., Kroupin P. Yu., Bazhenov M. S., Karlov G. I., Pochtovyy A. A., Upelniek V. P., Belov V. I., Divashuk M. G. Pre-harvest sprouting resistance and haplotype variation of *ThVp-1* gene in the collection of wheat-wheatgrass hybrids. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no. 11, art. E0188049. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188049>
5. Brown L. K., Wiersma A. T., Olson E. L. Preharvest sprouting and α-amylase activity in soft winter wheat. *Journal of Cereal Science*, 2018, vol. 79, pp. 311–318. <https://doi.org/10.1016/j.jcs.2017.11.016>
6. Cheng X., Wang S., Xu D., Liu X., Li X., Xiao W. [et al.]. Identification and analysis of the GASR gene family in common wheat (*Triticum aestivum* L.) and characterization of TaGASR34, a gene associated with seed dormancy and germination. *Frontiers in Genetics*, 2019, vol. 10, art. 980. <https://doi.org/10.3389/fgene.2019.00980>
7. Liu X., Wang J., Yu Y., Kong L., Liu Y., Liu Z., Li H., Wei P., Liu M., Zhou H., Bu Q., Fang J. Identification and characterization of the rice pre-harvest sprouting mutants involved in molybdenum cofactor biosynthesis. *New Phytologist*, 2019, vol. 222, no. 1, pp. 275–285. <https://doi.org/10.1111/nph.15607>
8. Nakamura S. Grain dormancy genes responsible for preventing pre-harvest sprouting in barley and wheat. *Breeding Science*, 2018, vol. 68, no. 3, pp. 295–304. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.17138>
9. Gubler F., Millar A. A., Jacobsen J. V. Dormancy release, ABA and pre-harvest sprouting. *Current Opinion in Plant Biology*, 2005, vol. 8, no. 2, pp. 183–187. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2005.01.011>
10. Li C., Ni P., Francki M., Hunter A., Zhang Y., Schibeci D. [et al.]. Genes controlling seed dormancy and pre-harvest sprouting in a rice-wheat-barley comparison. *Functional and Integrative Genomics*, 2004, vol. 4, no. 2, pp. 84–93. <https://doi.org/10.1007/s10142-004-0104-3>
11. Mares D. J., Mrva K. Wheat grain pre-harvest sprouting and late maturity alpha-amylase. *Planta*, 2014, vol. 240, no. 6, pp. 1167–1178. <https://doi.org/10.1007/s00425-014-2172-5>
12. Lin M., Liu S., Zhang G., Bai G. Effects of *TaPHS1* and *TaMKK3-A* Genes on Wheat Pre-Harvest Sprouting Resistance. *Agronomy*, 2018, vol. 8, no. 10, p. 210. <https://doi.org/10.3390/agronomy8100210>
13. Torada A., Ikeguchi S., Koike M. Mapping and validation of PCR-based markers associated with a major QTL for seed dormancy in wheat. *Euphytica*, 2005, vol. 143, pp. 251–255. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-7872-2>
14. Lin M., Zhang D., Liu S., Zhang G., Yu J., Fritz A.K., Bai G. Genome-wide association analysis on pre-harvest sprouting resistance and grain color in U.S. winter wheat. *BMC Genomics*, 2016, vol. 17, art. 794. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-3148-6>
15. Feng Y., Qu R., Liu S., Yang Y. Rich haplotypes of *Viviparous-1* in *Triticum aestivum* subsp. spelta with different abscisic acid sensitivities. *Journal of the Science Food and Agriculture*, 2017, vol. 97, no. 2, pp. 497–504. <https://doi.org/10.1002/jsfa.7751>
16. Zhou S., Fu L., Wu Q., Chen J., Chen Y., Xie J. [et al.]. QTL mapping revealed *TalVp-1A* conferred pre-harvest sprouting resistance in wheat population Yanda 1817× Beinong 6. *Journal of Integrative Agriculture*, 2017, vol. 16, no. 2, pp. 435–444. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(16\)61361-8](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(16)61361-8)

17. Nakamura S., Abe F., Kawahigashi H., Nakazono K., Tagiri A., Matsumoto T. [et al.]. A wheat homolog of MOTHER OF FT and TFL1 acts in the regulation of germination. *The Plant Cell*, 2011, vol. 23, no. 9, pp. 3215–3229. <https://doi.org/10.1105/tpc.111.088492>
18. Shorinola O., Balcarová B., Hyles J., Tibbitts J. F. G., Hayden M. J., Holušová K., Valárik M., Distelfeld A., Torada A., Barrero J. M., Uauy C. Haplotype analysis of the pre-harvest sprouting resistance locus Phs-A1 reveals a causal role of TaMKK3-A in global germplasm. *Frontiers in Plant Science*, 2017, vol. 8, art. 1555. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01555>
19. Yang Y., Zhang C. L., Liu S. X., Sun Y. Q., Meng J. Y., Xia L. Q. Characterization of the rich haplotypes of *Viviparous-1A* in Chinese wheats and development of a novel sequence-tagged site marker for pre-harvest sprouting resistance. *Molecular Breeding*, 2014, vol. 33, no. 1, pp. 75–88. <https://doi.org/10.1007/s11032-013-9935-8>
20. Liu S., Sehgal S. K., Li J., Lin M., Trick H. N., Yu J., Gill B. S., Bai G. Cloning and Characterization of a Critical Regulator for Preharvest Sprouting in Wheat. *Genetics*, 2013, vol. 195, no. 1, pp. 263–273. <https://doi.org/10.1534/genetics.113.152330>
21. Liu F., Zhang H., Ding L., Soppe W. J. J., Xiang Y. REVERSAL OF RDO5 1, a Homolog of Rice Seed Dormancy4, Interacts with bHLH57 and Controls ABA Biosynthesis and Seed Dormancy in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 2020, vol. 32, no. 6, pp. 1933–1948. <https://doi.org/10.1105/tpc.20.00026>
22. Torada A., Koike M., Ogawa T., Takenouchi Y., Tadamura K., Wu J., Matsumoto T., Kawaura K., Ogihara Y. A Causal Gene for Seed Dormancy on Wheat Chromosome 4A Encodes a MAP Kinase Kinase. *Current Biology*, 2016, vol. 26, no. 6, pp. 782–787. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.063>
23. Nakamura S., Pourkheirandish M., Morishige H., Kubo Y., Nakamura M., Ichimura K. [et al.]. *Mitogen-Activated Protein Kinase Kinase 3 Regulates Seed Dormancy in Barley*. *Current Biology*, 2016, vol. 26, no. 6, pp. 775–781. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.01.024>
24. Himi E., Maekawa M., Miura H., Noda K. Development of PCR markers for *Tamyb10* related to *R-1*, red grain color gene in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 2011, vol. 122, no. 8, pp. 1561–1576. <https://doi.org/10.1007/s00122-011-1555-2>
25. Wang Y., Wang X. L., Meng J. Y., Zhang Y. J., He Z. H., Yang Y. Characterization of *Tamyb10* allelic variants and development of STS marker for pre-harvest sprouting resistance in Chinese bread wheat. *Molecular Breeding*, 2016, vol. 36, no. 11, art. 148. <https://doi.org/10.1007/s11032-016-0573-9>
26. Dong Z. D., Chen J., Li T., Chen F., Cui D. Q. Molecular survey of *Tamyb10-1* genes and their association with grain colour and germinability in Chinese wheat and *Aegilops tauschii*. *Journal of Genetics*, 2015, vol. 94, no. 3, pp. 453–459. <https://doi.org/10.1007/s12041-015-0559-0>
27. Fedyaeva A. V., Afonnikova S. D., Afonnikov D. A., Smirnova O. G., Deeva V. N., Pryanishnikov A. I., Salina E. A. Biochemical, genetic and digital evaluation of soft winter wheat varieties with different germination index. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2024, vol. 71, no. 2, art. 56. <https://doi.org/10.1134/S1021443724604592>
28. Flintham J. E. Different genetic components control coat-imposed and embryo-imposed dormancy in wheat. *Seed Science Research*, 2000, vol. 10, no. 1, pp. 43–50. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000052>
29. Warner R. L., Kudrna D. A., Spaeth S. C., Jones S. S. Dormancy in wheat grain-mutant of Chinese spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Seed Science Research*, 2000, vol. 10, no. 1, pp. 51–60. <https://doi.org/10.1017/S0960258500000064>
30. Himi E., Mares D. J., Yanagisawa A., Noda K. Effect of grain colour gene (*R*) on grain dormancy and sensitivity of the embryo to abscisic acid (ABA) in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 2002, vol. 53, no. 374, pp. 1569–1574. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf005>

Інформация об авторах

Гордей Ігор Станіславович – канд. біол. наук, доцент, заведуючий лабораторією. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: I_Gordej777@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0003-1502-303X>

Люсиков Олег Михайлович – науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: O.Lyusikov@igc.by. <https://orcid.org/0000-0002-7243-6028>

Матіеуская Ольга Сергеевна – мл. науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: o.matiuskaya@igc.by

Шимко Вікторія Євгеніевна – науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: shymko@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-4741-5823>

Мандрусова Вікторія Сергіївна – мл. науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: v.mandrusova@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-8674-4905>

Соколова Анна Володимирівна – мл. науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: a.sokolyuk@igc.by

Варфоломеева Татьяна Євгеніевна – мл. науч. сотрудник. Інститут генетики і цитології НАН Беларусь (ул. Академіческая, 27, 220072, г. Мінск, Республіка Беларусь). Е-mail: t.varfalameyeva@igc.by. <https://orcid.org/0000-0001-6383-7703>

Information about the authors

Igor S. Gordej – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of Laboratory. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: I_Gordej777@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0003-1502-303X>

Oleg M. Lyusikov – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: O.Lyusikov@igc.by. <https://orcid.org/0000-0002-7243-6028>

Olga S. Matieuskaya – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: o.matiuskaya@igc.by

Victoria E. Shimko – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: shymko@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-4741-5823>

Victoria S. Mandrusova – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: v.mandrusova@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0001-8674-4905>

Anna V. Sokolyuk – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.sokolyuk@igc.by

Tatyana E. Varfalameyeva – Junior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: t.varfalameyeva@igc.by. <https://orcid.org/0000-0001-6383-7703>

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 606:579.6(043.2)-615.37:616-006.6

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-44-55>

Поступила в редакцию 17.06.2025

Received 17.06.2025

**Д. В. Копылева¹, В. А. Прокулевич¹, М. И. Потапович¹, Е. В. Дуж²,
А. Е. Гончаров², Н. Г. Антоневич², И. М. Бушмакина²**

¹Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

²Институт биофизики и клеточной инженерии Национальной академии наук Беларусь,
Минск, Республика Беларусь

ПОЛУЧЕНИЕ РЕКОМБИНАНТНОГО БЕЛКА ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ФАКТОРА НЕКРОЗА ОПУХОЛИ-АЛЬФА В КЛЕТКАХ БАКТЕРИЙ *ESCHERICHIA COLI* И ОЦЕНКА ЕГО БИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

Аннотация. В работе представлены ключевые стадии получения субстанции рекомбинантного человеческого фактора некроза опухоли-альфа (ФНО- α) в клетках бактерий *Escherichia coli*. Описаны этапы конструирования нуклеотидной последовательности и клонирование гена в составе вектора pET24b(+) под промотором бактериофага T7. Сконструирован потенциальный штамм-продуцент рекомбинантного белка на основе *E. coli* BL21-Gold(DE3), способный к наработке растворимой формы ФНО- α в количестве, превышающем 30 % от общего белка клетки. Осуществлена очистка целевого белка с использованием tandemной ионообменной и эксклюзионной хроматографии. Определена биологическая активность полученного образца в рамках стандартного протокола производства биомедицинских клеточных продуктов на основе дендритных клеток (ДК). Установлена жизнеспособность ДК, достоверно не отличающаяся в контрольной и опытной группах и превышающая 90 %. Вместе с тем образец ФНО- α характеризуется усилением экспрессии молекул-маркеров зрелых ДК CD83 и HLA-DR. Полученные данные свидетельствуют о высокой иммунобиологической активности в сравнении с доступным коммерческим препаратом, а также о потенциальной возможности импортозамещения.

Ключевые слова: фактор некроза опухоли-альфа, *Escherichia coli*, хроматография, индукция биосинтеза, клонирование, экспрессия, эндотоксины, дендритные клетки, биомедицинские клеточные продукты, CD83, HLA-DR, проточная цитофлуориметрия

Для цитирования: Получение рекомбинантного белка человеческого фактора некроза опухоли-альфа в клетках бактерий *Escherichia coli* и оценка его биологической активности / Д. В. Копылева, В. А. Прокулевич, М. И. Потапович [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 44–55. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-44-55>

**Darya V. Kopyleva¹, Uladzimir A. Prakulevich¹, Maksim I. Patapovich¹, Elena V. Duzh²,
Andrei E. Hancharou², Natalia G. Antonevich², Iryna M. Bushmakina²**

¹Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

²Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus,
Minsk, Republic of Belarus

OBTAINING OF THE HUMAN RECOMBINANT TUMOR NECROSIS FACTOR-ALPHA PROTEIN IN *ESCHERICHIA COLI* CELLS AND EVALUATION OF ITS BIOLOGICAL ACTIVITY

Abstract. The paper presents the key stages of obtaining recombinant human tumor necrosis factor-alpha (TNF- α) in *Escherichia coli* cells. The stages of constructing and cloning the gene in the pET24b(+) vector under the T7 bacteriophage promoter are described. A potential strain producing the recombinant protein based on *E. coli* BL21-Gold(DE3) was constructed, capable of producing a soluble form of TNF- α in an amount exceeding 30 % of the total cellular protein. Purification of the target protein was carried out using tandem ion-exchange and size-exclusion chromatography. Biological activity of the obtained protein was determined using the standard protocol for the production of biomedical cell products based on dendritic cells (DC). The viability of DC was established, which did not differ in the control and experimental groups and exceeded 90 %. At the same time, the TNF- α sample is characterized by increased expression of mature DC marker molecules CD83 and HLA-DR. The obtained data indicate high immunobiological activity in comparison with the available commercial preparation and the potential for import substitution.

Keywords: tumor necrosis factor-alpha, *Escherichia coli*, chromatography, induction of biosynthesis, cloning, expression, endotoxins, dendritic cells, biomedical cell products, CD83, HLA-DR, flow cytofluorometry

For citation: Kopyleva D. V., Prakulevich U. A., Patapovich M. I., Duzh E. V., Hancharou A. E., Antonevich N. G., Bushmakina I. M. Obtaining of the human recombinant tumor necrosis factor-alpha protein in *Escherichia coli* cells and evaluation of its biological activity. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 44–55 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-44-55>

Введение. Фактор некроза опухоли-альфа (ФНО- α , англ. – Tumor Necrosis Factor α , TNF- α), вырабатываемый в организме человека преимущественно моноцитами и макрофагами, относится к группе провоспалительных цитокинов с плейотропным действием и существует в двух формах – растворимой и мембранный. Мембранный ФНО- α (мономер – 233 аминокислотных остатка, 26 кДа) является предшественником растворимого ФНО- α (мономер – 157 аминокислотных остатков, 17 кДа) и превращается в растворимый под действием металлопротеиназы TACE (TNF- α converting enzyme), вносящей разрез между Ala76 и Val77 [1].

Растворимая форма ФНО- α , являющаяся объектом исследования, представляет собой низкомолекулярный белок, для которого в растворе характерна конформация гомотримера. Структура этого мономера представлена антипараллельными β -листами и стабилизирована одной дисульфидной связью [2].

Регуляция биологической активности ФНО- α обеспечивается его связывающими рецепторами – TNFR1 и TNFR2 для растворимой и мембранный формы соответственно. Оба типа рецепторов экспрессируются практически на всех ядерных клетках млекопитающих в виде тримеров и способны взаимодействовать с внутриклеточными адапторными белками, запуская сложные каскады реакций [1, 3]. Так, ФНО- α оказывает влияние на множество важных физиологических и патологических процессов, таких как некроз опухолевых клеток, набухание и разрушение органелл, апоптоз. Изучение ФНО- α на мышах с дефицитом TNFR1 показало, что ФНО- α играет ключевую роль в регуляции развития эмбриона и функционировании цикла «сон–бодрствование». Также показана важность ФНО- α для образования фолликулов зародышевых центров лимфатических узлов и защиты хозяина от бактериальных и вирусных инфекций. ФНО- α является эндогенным пирогеном, ключевым медиатором острого и хронического системного воспаления, стимулирует выработку других воспалительных цитокинов и хемокинов. Не стоит забывать и о центральной роли ФНО- α в патогенезе аутоиммунных заболеваний, таких как ревматоидный артрит, воспалительные заболевания кишечника (болезнь Крона и язвенный колит), рассеянный склероз, системная красная волчанка и системный склероз [4].

ФНО- α не находит широкого применения в качестве самостоятельного терапевтического препарата, ввиду того что оказывается вовлеченным во множество патологических процессов. Тем не менее уже сегодня ФНО- α занял свою нишу в биомедицине, являясь одним из ключевых цитокинов, используемых в технологическом процессе производства биомедицинских клеточных продуктов (БМКП) на основе дендритных клеток (ДК). ДК активно используются в настоящее время для лечения онкологических заболеваний. Несмотря на важность ФНО- α для получения ДК, производство цитокина в стране не наложено, что компенсируется его импортом, существенно влияя на стоимость терапии [5, 6].

Цель настоящей работы – создать отечественную технологию получения рекомбинантного человеческого ФНО- α (рчФНО- α) для применения в качестве индуктора созревания ДК.

Работа представляет собой описание лабораторных протоколов производства опытной партии рчФНО- α , включающих создание штамма-продуцента, выделение, очистку и оценку биологической активности целевого белка в отношении ДК.

Материалы и методы исследования. *Бактериальные штаммы и плазиды.* Клетки штамма *Escherichia coli* XL1-Blue (Novagen, США) (*E. coli* endA1 gyrA96(Nal r) lac hsdR17(r K^- m K^+) recA1 relA1 supE44 thi-1 F' [lacI q lacZΔM15 proAB $^+$ Tn10(Tet r)]) использовали для клонирования рекомбинантной плазиды. Бактерии штаммов *E. coli* BL21-Gold(DE3) (Novagen) (*E. coli* B F $^-$ ompT hsdS(r B^- m B^-) dcm $^+$ Tet r gal λ(DE3) endA Hte), *E. coli* BL21-CodonPlus(DE3)-RIPL (Novagen) (*E. coli* B F $^-$ ompT hsdS(r B^- m B^-) dcm $^+$ Tet r gal λ(DE3) endA Hte [argU proLCam r] [argU ileY leuW Strep/Spec r]) и *E. coli* BL21(DE3) (Novagen) (*E. coli* B F $^-$ ompT hsdS(r B^- m B^-) dcm $^+$ Tet r gal λ(DE3)) – для индукционной экспрессии синтетического гена. Плазиду pET24b(+) (Novagen, Великобритания) при-

меняли в качестве вектора для экспрессии синтетического гена человеческого ФНО- α (Integrated DNA Technologies, США).

Секвенирование клонированных конструкций. Секвенирование по Сэнгеру [7] проводили в Институте биоорганической химии НАН Беларусь с праймерами T7Promoter (5'-taatacgtactcaatagggg-3') и T7Terminator (5'-tatgcttagttatgcag-3') на генетическом анализаторе Applied Biosystems 3500 xL (Thermo Scientific, США) с использованием набора BrilliantDye Terminator v.3.1 Cycle Sequencing Kit.

Генно-инженерные методы. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР), кальциевую трансформацию, электрофорез ДНК в 1%-м агарозном геле проводили в соответствии с общепринятыми протоколами [8]; рестрикцию, лигирование и амплификацию фрагментов ДНК путем ПЦР осуществляли с помощью ферментов и соответствующих им буферных систем фирмы Thermo Scientific согласно инструкциям производителя. Выделение плазмидной ДНК из клеток *E. coli* (GeneJET Plasmid Miniprep Kit) и агарозного геля, а также очистку ампликонов от компонентов смеси ПЦР (GeneJET Gel Extraction Kit) проводили при помощи готовых наборов фирмы Thermo Scientific согласно инструкции производителя.

Индукция биосинтеза белка и визуализация белковых профилей. Ночные культуры штаммов бактерий *E. coli* BL21-Gold(DE3), *E. coli* BL21-CodonPlus(DE3)-RIPL и *E. coli* BL21(DE3) разводили в 20 раз и культивировали в колбах с 10 мл LB-бульона с содержанием канамицина 30 мкг/мл при температуре 37 °C в условиях качалочной аэрации при 160 об/мин до оптической плотности 0,8 при длине волны 600 нм. Индукцию экспрессии рекомбинантного гена осуществляли путем добавления в среду культивирования синтетического аналога лактозы – изопропил-β-D-тиогалактопиранозида (ИПТГ) до конечной концентрации 0,5 мМ. После 4 ч инкубации в присутствии индуктора стандартизованные по оптической плотности клеточные образцы осаждали центрифугированием 4000×g в течение 2 мин. Далее образцы ресуспендировали в загрузочном буфере (2 % додецилсульфат натрия (ДСН), 10 % глицерол, 60 мМ 2-меркаптоэтанол, 0,02 % бромфеноловый синий, 10 мМ Трис-HCl, pH 6,8). При этом на 100 мкг клеточного осадка приходилось 100 мкл загрузочного буфера. Кипятили в течение 5 мин и центрифугировали 15 000×g в течение 1 мин. Супернатанты анализировали с помощью электрофореза в 16%-м полиакриламидном геле (ПААГ) в денатурирующих условиях с добавлением ДСН (ДСН-ПААГ) по методу Laemmli [9]. Проявляли гели раствором Кумасси бриллиантового синего R-250.

Методы компьютерной обработки нуклеотидных и аминокислотных последовательностей. Молекулярную массу целевого белка рассчитывали на биоинформационном портале ExPASy [10]. Полный транскрипт мРНК человеческого ФНО- α был взят из базы данных GenBank, код доступа – NM_000594.4. Оптимизацию кодонового состава осуществляли с использованием пакета программ DNASTAR [11]. Эффективность использования кодонов определяли путем расчета индекса адаптации кодонов (Codon Adaptation Index, CAI) согласно Codon Usage Database при помощи алгоритма, реализованного в программе CodonW [12].

Денситометрический анализ. Денситометрический анализ изображений окрашенных ПААГ проводили с помощью программного обеспечения ImageJ v.1.49 [13] с соблюдением рекомендаций Gassman et al. [14].

Выделение белка из бактериальных клеток. Проиндукционные, как было указано ранее, в 1 л LB-бульона клетки бактерий *E. coli* BL21-Gold(DE3), несущие рекомбинантную плазмиду pET24b(+)-TNF- α , осаждали путем центрифугирования при 4000×g в течение 10 мин. Полученный клеточный осадок ресуспендировали в 50 мл буфера для дезинтеграции клеток (50 мМ Трис-HCl; pH 8,0; 0,5 М NaCl; 5 мМ CaCl₂; 10 мМ MgCl₂; 0,3 мМ ДНКаза I) и разрушали при помощи гомогенизатора высокого давления (Panda Plus, Италия). Клеточный лизат центрифugировали при 13 400×g в течение 20 мин. Полученные осадочную и надосадочную фракции анализировали электрофоретически для определения характера накопления речФНО- α потенциальным штаммом-продуцентом.

Хроматографическая очистка. Хроматографические колонки объемом 5 мл Macro-Prep DEAE и Nuvia cPrime (Bio-Rad, США) уравновешивали буфером A, содержащим 50 мМ Трис-HCl; pH 8,0; 20 мМ NaCl; 1 мМ ЭДТА, после чего наносили 10 мл образца ФНО- α с концентрацией общего белка 2,5–3 мг/мл. Далее тем же буфером промывали колонку до достижения базовой

линии (оптическая плотность при длине волны 280 нм равна нулю), после чего проводили градиентную элюцию (5 объемов колонки) 0→100 % буфером Б (A+1 M NaCl) при скорости тока 2 мл/мин. Фракции элюции объемом 5 мл начинали собирать по достижении оптической плотности 0,05 оптических единиц при длине волны 280 нм. Фракции элюции анализировали электрофоретически в 16%-м ПААГ.

Гель-фильтрацию проводили на колонке объемом 1 040 мл с Sephadex G-100 (Cytiva, США). Колонку промывали предварительно профильтрованным и дегазированным буфером (50 mM Трис-HCl; 1 mM ЭДТА; 20 mM NaCl; pH 8,0), после чего наносили 70 мл образца ФНО- α (объединенные фракции элюции, содержащие целевой белок, после ионообменной хроматографии). Выходные фракции анализировали электрофоретически.

Определение бактериальных эндотоксинов. Проводили с использованием коммерческого набора Limulus Color KY (Wako Pure Chemical Corp., Китай). Согласно инструкции производителя в лунки 96-луночного планшета вносили воду miliQ (отрицательный контроль) – 50 мкл/лунка; анализируемые растворы – 50 мкл/лунка; раствор CSE Solution с различной концентрацией (1 000; 100; 10; 1; 0,1; 0,01; 0,001; 0,0001 ЕЭ/мл) – 50 мкл/лунка. В каждую лунку добавляли раствор Limulus Color KY Test Solution (50 мкл/лунка), ресуспендировали. Инкубировали в течение 6 мин при температуре 37 °C. Результаты учитывали с помощью спектрофотометра DS-11FX (Китай) при длине волны 405 нм.

Выделение моноцитов и получение незрелых ДК. С информированного согласия у здоровых добровольцев осуществляли взятие 30 мл венозной крови в пробирках с добавлением гепарина в асептических условиях. Мононуклеары периферической крови (МПК) выделяли путем центрифугирования образца крови на градиенте плотности фиколл-пака с плотностью 1 077 г/л 20 мин при 500×g. Моноциты получали из фракции МПК методом адгезии с последующим культивированием во флаконах 25 см³ в течение 5 сут в питательной среде RPMI-1640, содержавшей 1,5 % АВ0-сыворотки и рекомбинантные человеческие цитокины (100 нг/мл коммерчески доступного гранулоцитарно-макрофагального колониестимулирующего фактора, 50 нг/мл интерлейкина-4), в увлажненной атмосфере (95 %) с 5 % CO₂ при температуре 37 °C.

Индукция созревания ДК. На 6-е сутки культивирования для получения зрелых ДК к незрелым ДК добавляли исследуемый рчФНО- α в концентрациях 50 и 100 нг/мл (группы исследования) или 50 мкг/мл коммерчески доступного ФНО- α (Elabscience, Китай) (группа сравнения – контроль) [15]. ДК культивировали 1 сут в увлажненной атмосфере с 5 % CO₂ при температуре 37 °C. В полученных культурах зрелых ДК часть клеток находилась в суспензии, часть – в полуадгезированном к пластику состоянии, клетки снимали с флаконов интенсивным пипетированием, полноту снятия контролировали визуально с использованием фазово-контрастной микроскопии. Полученную суспензию клеток переносили в центрифужные пробирки, отмывали от среды коммерчески доступным фосфатно-солевым буфером (Biowest, Франция). Подсчет количества ДК выполняли при помощи проточного цитометра (Attune DB Backup, США).

Изучение биологической активности. Для оценки *in vitro* биологической активности цитокина определяли иммунофенотип и жизнеспособность ДК, культивируемых с рчФНО- α в исследуемых концентрациях, в сравнении со стандартным коммерческим ФНО- α с помощью метода проточной цитофлуориметрии.

ДК от среды отмывали центрифугированием 5 мин при 300×g. К осадку добавляли антитела и зонды CD14 (FITC), CD83 (PE), 7-AAD, HLA-DR (PE-Cy7) и CD209 (APC), ресуспендировали. Инкубировали 15 мин при комнатной температуре в темноте, после чего клетки отмывали раствором фосфатно-солевого буфера (Biowest), центрифугировали 5 мин при 300×g, добавляли свежий буфер и учитывали пробы на проточном цитометре Attune NxT (Thermo Fisher Scientific) [16].

Статистический анализ. Статистическую обработку полученных данных проводили с использованием программы Statistica v.12 (StatSoft, США). Значения показателей представлены в виде Me (25–75), где Me – медиана, а 25 и 75 – интерквартильный размах в виде 25-й и 75-й процентилей. Учитывая отсутствие нормального распределения в большинстве исследованных выборок, применяли непараметрические методы. Для сравнения двух независимых выборок использовали U-критерий Манна – Уитни. В качестве критерия достоверности различий показателей принимали уровень значимости $p < 0,05$ [17].

Результаты и их обсуждение. Для получения продуцента рчФНО-α использовали систему бактериальной экспрессии *E. coli*, ориентируясь на ее способность быстро и относительно недорого нарабатывать гетерогенный низкомолекулярный белковый продукт.

Кодирующую часть нуклеотидной последовательности человеческого ФНО- α адаптировали к экспрессии в клетках грамотрицательных бактерий *E. coli*, заменяя в исходной нуклеотидной последовательности кодоны, редко встречающиеся в бактериальных клетках, на гомологичные, тем самым сохраняя нативную аминокислотную последовательность цитокина (рис. 1). Дополнительно синтетический ген фланкировали сайтами узнавания рестриктаз *EcoRI* и *NdeI* для последующей вставки в вектор экспрессии pET24b(+) и вводили tandem стоп-кодонов. В результате оптимизации сохранили 41 % нативной последовательности. Расчетный индекс адаптации кодонов синтетического гена составил 1,0, в то время как для нативной последовательности он не превысил 0,3, что свидетельствует о необходимости этапа оптимизации.

Синтетический ген ФНО- α амплифицировали при помощи ПЦР с использованием специфических праймеров TNF-a F (5'-gcgcatatgggtcggtttcttct-3'), TNF-a R (5'-cgcgaattcttattacagagcgatgata-3'), лигировали с вектором pET24b(+) по сайтам рестрикции EcoRI и NdeI и трансформировали клетки штамма *E. coli* XL1-Blue. Из полученных клонов выделяли плазмидную ДНК и подтверждали сохранение сайтов рестрикции в конструкциях, обозначенных как pET24b(+)-TNF- α , рестрикционным анализом (рис. 2).

Показано, что продукты рестрикции рекомбинантной плазмида pET24b(+) - TNF- α (рис. 2, дорожка 4) аналогичны по молекулярным массам рестриктам гена ФНО- α и плазмида pET24b(+) (рис. 2, дорожки 1 и 2 соответственно), что свидетельствует о правильности лигирования.

Отсутствие ошибок в амплифицированном фрагменте ФНО- α проверяли секвенированием.

Рекомбинантной плазмидной конструкцией pET-24b(+) -TNF- α трансформировали бактерии штаммов *E. coli* BL21-CodonPlus(DE3)-RIPL, *E. coli* BL21-Gold(DE3) и *E. coli* BL21(DE3) для оценки

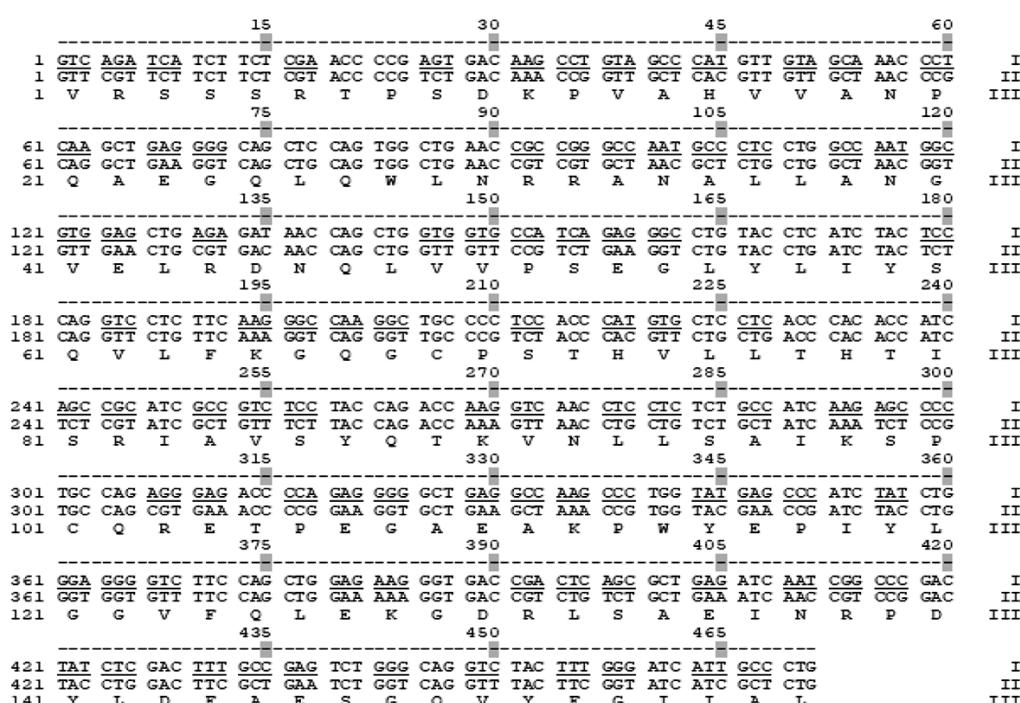


Рис. 1. Нуклеотидная последовательность ДНК, кодирующая человеческий ФНО-α: I – природная нуклеотидная последовательность структурной части гена из базы данных GenBank (NM_000594.4), редко встречающиеся в *E. coli* кодоны подчеркнуты; II – адаптированная для экспрессии в *E. coli* синтетическая последовательность гена; III – аминокислотная последовательность белка (сохранена до и после оптимизации гена)

Fig. 1. DNA sequence coding of the human TNF- α : I – native nucleotide sequence of the structural part of the gene from the GenBank database (NM_000594.4), rare codons for *E. coli* are underlined; II – synthetic gene sequence adapted for expression in *E. coli*; III – amino acid sequence of the protein (the same before and after gene optimization)

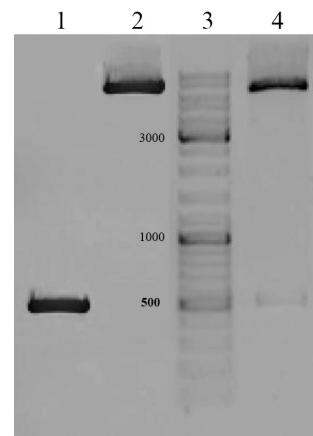


Рис. 2. Электрофореграмма результатов рестрикционного анализа плазмида pET24b(+)-TNF- α в 1%-м агарозном геле: 1 – ген FHO- α , обработанный рестриктазами NdeI и EcoRI; 2 – плазмида pET24b(+), обработанная рестриктазами NdeI и EcoRI; 3 – маркер молекулярных масс нуклеиновых кислот SM0333 (Thermo Scientific); 4 – плазмида pET24b(+)-TNF- α , обработанная рестриктазами NdeI и EcoRI, выделенная из клона штамма *E. coli* XL1-Blue

Fig. 2. Electropherogram of the results of restriction analysis of the pET24b(+)-TNF- α plasmid in 1 % agarose gel: 1 – TNF- α gene restricted by NdeI and EcoRI; 2 – plasmid pET24b(+) restricted by NdeI and EcoRI; 3 – molecular weight marker SM0333 (Thermo Scientific); 4 – plasmid pET24b(+)-TNF- α treated with restriction enzymes NdeI and EcoRI, isolated from a clone of *E. coli* XL1-Blue

их биосинтетического потенциала. Трансформантов, содержащих целевую плазмиду, отбирали по результатам ПЦР с последующей визуализацией ПЦР-продуктов в 1%-м агарозном геле. В отобранных трансформантах указанных штаммов индуцировали биосинтез рчФНО- α путем добавления ИПТГ в конечной концентрации 0,5 мМ. В ходе ДСН-ПААГ электрофореза фиксировали наличие в опытных образцах полос \sim 17 кДа (рис. 3).

По результатам электрофоретического анализа определили процентное содержание целевого белка методом денситометрии (табл. 1).

Из приведенных данных видно, что наиболее эффективная наработка целевого продукта отмечена для штамма *E. coli* BL21-Gold(DE3). В связи с этим в качестве потенциального долгосрочного штамма-продуцента определили *E. coli* BL21-Gold(DE3), характеризующийся отсутствием генов протеаз *lon* и *ompT*, чьи продукты способны разрушить целевой белок во время его биосинтеза и дальнейшего выделения.

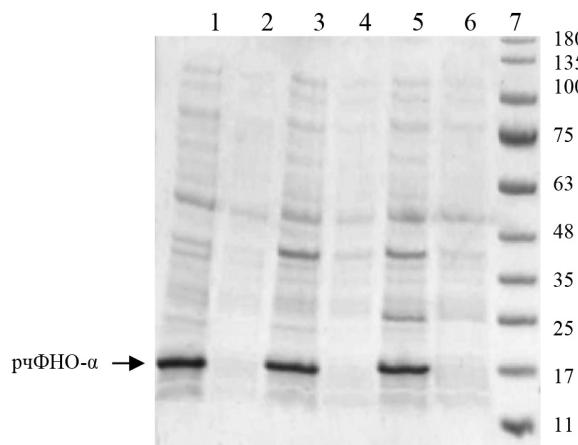


Рис. 3. Электрофореграмма белкового профиля штаммов *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL, *E. coli* BL21(DE3) и *E. coli* BL21-Gold(DE3), содержащих pET-24b(+)-TNF- α : 1 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21-Gold(DE3) с индуктором 0,5 мМ ИПТГ; 2 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21-Gold(DE3) без добавления индуктора; 3 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21(DE3) с индуктором 0,5 мМ ИПТГ; 4 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21(DE3) без добавления индуктора; 5 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL с индуктором 0,5 мМ ИПТГ; 6 – белковый профиль клеток штамма *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL без добавления индуктора; 7 – маркер молекулярных масс белков Prestained Protein Ladder 10–180 кДа (neoFroxx, Германия)

Fig. 3. Electrophoresis of protein profile of strains *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL, *E. coli* BL21(DE3) and *E. coli* BL21-Gold(DE3), containing pET-24b(+)-TNF- α : 1 – protein profile of *E. coli* BL21-Gold(DE3) cells induced with 0.5 mM IPTG; 2 – protein profile of *E. coli* BL21-Gold(DE3) cells without inducer; 3 – protein profile of *E. coli* BL21(DE3) cells induced with 0.5 mM IPTG; 4 – protein profile of *E. coli* BL21(DE3) cells without inducer; 5 – protein profile of *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL cells induced with 0.5 mM IPTG; 6 – protein profile of *E. coli* BL21(DE3) CodonPlus-RIPL cells without inducer; 7 – molecular weight marker Prestained Protein Ladder 10–180 kDa (neoFroxx, Germany)

Таблица 1. Накопление ФНО- α потенциальными штаммами-продуцентамиTable 1. Accumulation of TNF- α by possible producing strains

Штамм-продуцент, несущий плазмиду pET-24b(+)-TNF- α	Относительный выход целевого белка, %
<i>E. coli</i> BL21-CodonPlus(DE3)-RIPL	28,78 ± 0,33
<i>E. coli</i> BL21-Gold(DE3)	33,05 ± 0,46
<i>E. coli</i> BL21(DE3)	28,42 ± 0,57

Далее клетки штамма *E. coli* BL21-Gold(DE3), несущие pET-24b(+)-TNF- α , индуцировали путем внесения ИПТГ в конечной концентрации 0,5 мМ в 1 л LB-бульона. Клетки осаждали центрифугированием, ресуспендировали в буфере для дезинтеграции и разрушали при помощи гомогенизатора высокого давления. Обнаружили, что рчФНО- α преимущественно накапливается в растворимой форме. Таким образом, выбранный штамм способен осуществить нормальный фолдинг *in vivo*, тем самым упрощая протокол выделения белка ввиду отсутствия этапов солюбилизации нерастворимых белковых агрегатов и последующего рефолдинга. Отсутствие генов, детерминирующих протеазы, особенно важно в вопросе внутриклеточного сохранения рекомбинантного растворимого ФНО- α .

После отделения центрифугированием растворимой фракции клеточного лизата, полученного под действием гомогенизатора высокого давления, от клеточного дебриса установили, что содержание рчФНО- α в образце составляет $43,05 \pm 0,24$ % от общего количества растворимых белков клетки, что позволяет отнести сконструированный штамм к потенциально высокопродуктивным штаммам, пригодным для промышленного производства.

Первичную очистку белка проводили методом tandemной ионообменной хроматографии на сорбентах Macro-Prep DEAE и Nuvia cPrime, выходные фракции белка проанализированы путем ДСН-ПААГ (рис. 4).

В результате хроматографии рчФНО- α удалось выделить до $68,84 \pm 0,43$ % от общего растворимого белка клетки, избавиться от ряда примесных белков и отрицательно заряженных эндотоксинов. Дальнейшую очистку и фракционирование осуществляли путем гель-фильтрации на Sephadex G-100. Электрофоретический анализ объединенной фракции последнего хромато-

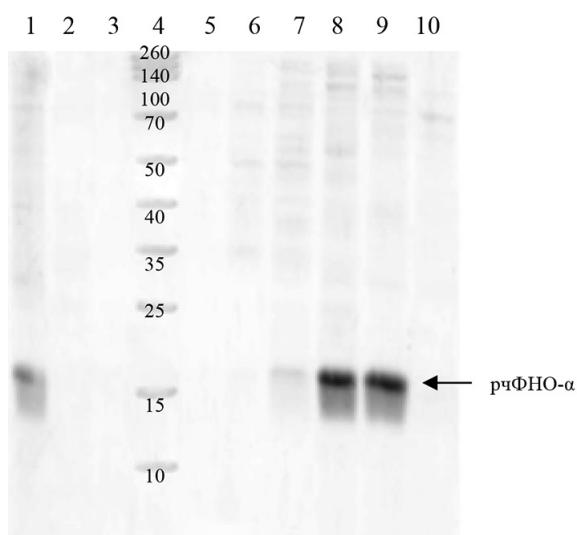


Рис. 4. Результаты электрофоретического анализа tandemной очистки на сорбентах Macro-Prep DEAE и Nuvia cPrime: 1 – контроль (интактный образец рчФНО- α); 2–3 – не связавшаяся с сорбентами Macro-Prep DEAE и Nuvia cPrime фракция (проскок); 4 – маркер молекулярной массы белков Spectra™ Multicolor Broad Range Protein Ladder (Thermo Scientific); 5–10 – фракции элюции с Nuvia cPrime

Fig. 4. Results of electrophoretic analysis of the tandem purification on Macro-Prep DEAE and Nuvia cPrime sorbents: 1 – control (intact rhTNF- α); 2–3 – fraction that is not bound to the sorbents Macro-Prep DEAE and Nuvia cPrime (breakthrough); 4 – Spectra™ Multicolor Broad Range Protein Ladder (Thermo Scientific); 5–10 – eluted fractions from the Nuvia cPrime

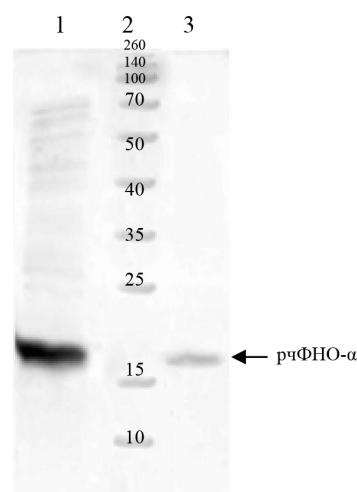


Рис. 5. Электрофореграмма фракции ФНО- α после нанесения на колонку Sephadex G-100: 1 – контроль (образец рчФНО- α , наносившийся на колонку); 2 – Spectra™ Multicolor Broad Range Protein Ladder (Thermo Scientific); 3 – объединенная белковая фракция последнего пика после Sephadex G-100

Fig. 5. Electropherogram of the TNF- α fraction after Sephadex G-100 column:
1 – control (rhTNF- α sample applied to the column); 2 – Spectra™ Multicolor Broad Range Protein Ladder (Thermo Scientific); 3 – protein fraction of the last peak after Sephadex G-100

графического пика при длине волны 280 нм представлен на рис. 5. Содержание целевого белка на этом этапе составило $97,3 \pm 0,11\%$, что согласуется с целью его дальнейшего применения.

Определение бактериальных эндотоксинов проводили с использованием коммерческого набора согласно инструкции по применению, учет вели на спектрофотометре при длине волны 405 нм. Установлено, что количественное содержание бактериальных эндотоксинов в исследуемых образцах рчФНО- α составило менее 0,01 EU/мл.

Биологическую активность исследуемого рчФНО- α изучали в двух концентрациях: 50 и 100 нг/мл (рис. 6), коммерческий цитокин ФНО- α (положительный контроль) добавляли в концентрации 50 нг/мл согласно стандартному протоколу производства БМКП на основе ДК. В качестве отрицательного контроля использовались нестимулированные ДК (без ФНО- α).

Анализ иммунофенотипа и жизнеспособности ДК представлен на рис. 6. В процессе учета событий для определения экспрессии поверхностных молекул выполняли последовательное гейтингование одиночных клеток на цитограмме в координатах SSC-H/SSC-A; выделение целевой популяции клеток путем построения цитограммы в координатах SSC-A/CD209, HLA-DR/CD83; построение цитограммы в координатах Count/7AAD для оценки жизнеспособности. Полученный регион проецировали на цито- и гистограммы флуоресценции красителя, связанного с антителом к определяемому маркеру.

Жизнеспособность ДК, культивированных в присутствии 50 или 100 нг/мл исследуемого рчФНО- α (рис. 6), достоверно не отличалась от контрольной группы сравнения ($p < 0,05$). Во всех образцах жизнеспособность составила более 90 % (табл. 2), что свидетельствует об отсутствии токсичности полученного препарата.

Уровень зрелости ДК оценивали на проточном цитометре по экспрессии молекулы CD83 – основного маркера зрелости ДК, который является трансмембранным гликопротеином типа 1 и относится к суперсемейству иммуноглобулинов. Мембранный белок CD83 вовлечен в механизмы регуляции иммунных реакций с участием ДК, активированных Т-клеток, регуляторных Т-клеток, В-клеток и др. [18].

Вторым маркером, высокий уровень экспрессии которого свидетельствует о функциональной зрелости ДК, их активации и способности эффективно представлять антиген Т-клеткам, являются молекулы HLA-DR – антигены главного комплекса гистосовместимости II класса. Таким образом, для оценки уровня зрелости ДК после стимуляции рчФНО- α анализировали экспрессию двух вышеуказанных молекул.

Установлено, что относительное количество CD83⁺ на ДК при их стимуляции рчФНО- α в концентрациях 50 и 100 нг/мл было достоверно выше ($p = 0,047$ и $p = 0,0209$) по сравнению с контрольным коммерческим ФНО- α .

Интенсивность экспрессии (определенная по MFI) антигена CD83 ДК при культивировании в присутствии 50 нг/мл рчФНО- α достоверно не отличалась от коммерческого ФНО- α , а увеличение концентрации испытуемого образца рчФНО- α до 100 нг/мл значительно усилило экспрессию CD83 ($p = 0,0209$).

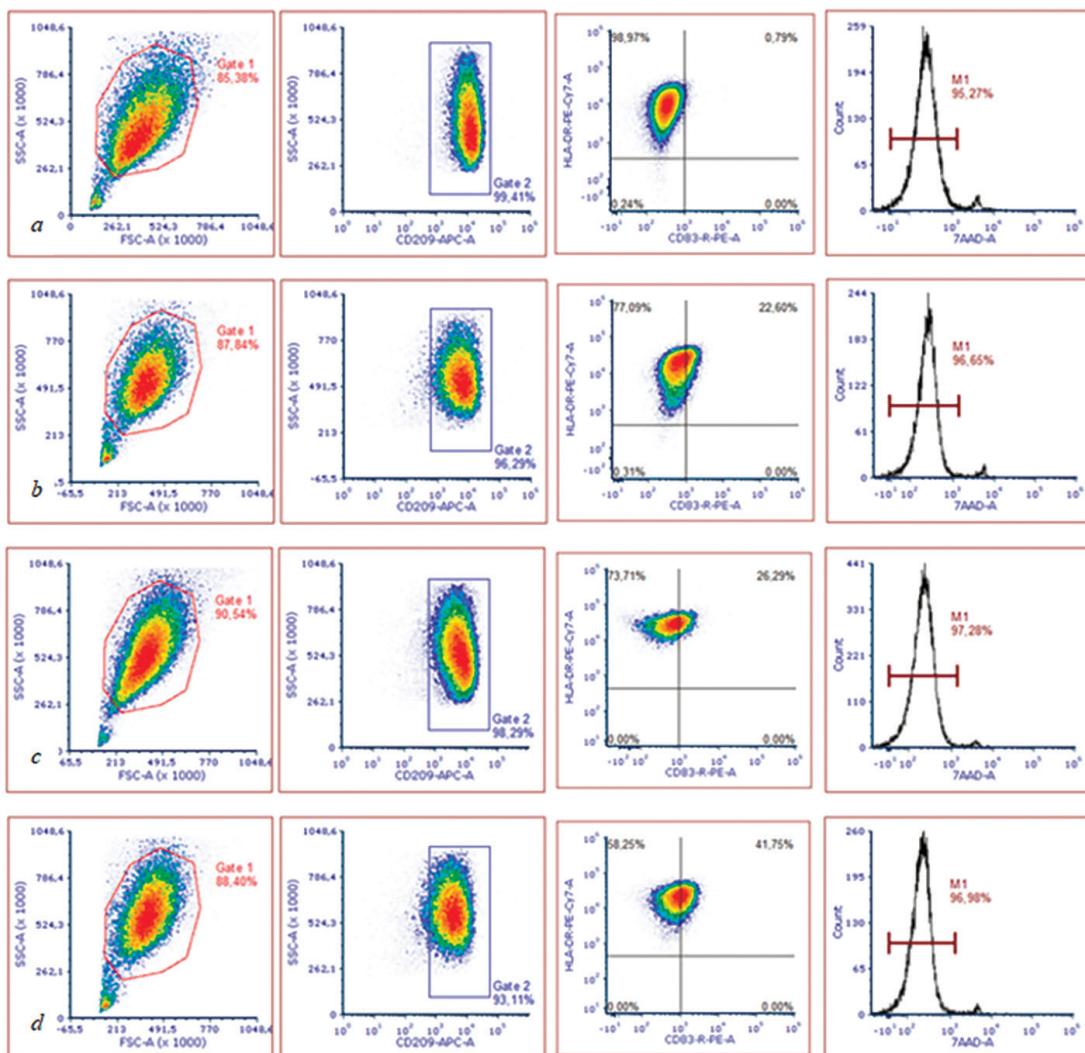


Рис. 6. Анализ иммунофенотипа и жизнеспособности ДК методом проточной цитофлуориметрии, культивированных с коммерческим ФНО- α и рчФНО- α : *a* – иммунофенотип ДК (контроль, без ФНО- α); *b* – иммунофенотип ДК, культивированных в присутствии контрольного ФНО- α (50 нг/мл); *c* – иммунофенотип ДК, культивированных в присутствии рчФНО- α (50 нг/мл); *d* – иммунофенотип ДК, культивированных в присутствии рчФНО- α (100 нг/мл)

Fig. 6. Analysis of the immunophenotype and viability of DC by flow cytometry cultured with commercial TNF- α and rhTNF- α : *a* – immunophenotype of DC (control, without TNF- α); *b* – immunophenotype of DC cultured in the presence of control TNF- α (50 ng/ml); *c* – immunophenotype of DC cultured in the presence of rhTNF- α (50 ng/ml); *d* – immunophenotype of DC cultured in the presence of rhTNF- α (100 ng/ml)

Таблица 2. Иммунофенотип и жизнеспособность ДК, культивированных с разработанным рчФНО- α и коммерческим ФНО- α в качестве сравнения

Table 2. Immunophenotype and viability of DCs cultured with developed rhTNF- α and commercial TNF- α as a comparison

№ группы сравнения	Условия культивирования ДК	Ме (25–75), %	Достоверность различий (U-тест Манна – Уитни)
Жизнеспособность, %			
1	ДК (контроль, без ФНО- α)	97,1 (96,1–97,6)	p 1–2 = 0,961
2	ДК с коммерческим ФНО- α (50 нг/мл)	96,9 (96,8–97,0)	p 1–3 = 0,386
3	ДК с рчФНО- α (50 нг/мл)	97,6 (97,2–97,7)	p 1–4 = 0,193
4	ДК с рчФНО- α (100 нг/мл)	97,8 (97,5–98,5)	p 2–3 = 0,113 p 2–4 = 0,856 p 3–4 = 0,386

Окончание табл. 2

№ группы сравнения	Условия культивирования ДК	Ме (25–75), %	Достоверность различий (U-тест Манна – Уитни)
Экспрессия CD83 ДК, %			
5	ДК (контроль, без ФНО-α)	0,85 (0,75–1,0)	p 5–6 = 0,0209
6	ДК с коммерческим ФНО-α (50 нг/мл)	14,4 (8,7–23,6)	p 5–7 = 0,0209
7	ДК с рчФНО-α (50 нг/мл)	37,6 (20,1–43,9)	p 5–8 = 0,0123
8	ДК с рчФНО-α (100 нг/мл)	42,6 (34,1–47,0)	p 6–7 = 0,047 p 6–8 = 0,0209 p 7–8 = 0,563
Интенсивность экспрессии (MFI*) CD83 ДК, усл. ед.			
9	ДК (контроль, без ФНО-α)	382 (354–419)	p 9–10 = 0,0209
10	ДК с коммерческим ФНО-α (50 нг/мл)	668 (630–689)	p 9–11 = 0,0209
11	ДК с рчФНО-α (50 нг/мл)	1 332 (820–1 619)	p 9–12 = 0,0209
12	ДК с рчФНО-α (100 нг/мл)	1 641 (1 304–1 783)	p 10–11 = 0,248 p 10–12 = 0,0209 p 11–12 = 0,386
Интенсивность экспрессии (MFI*) HLA-DR ДК, усл. ед.			
13	ДК (контроль, без ФНО-α)	4 787 (4 210–5 302)	p 13–14 = 0,0209
14	ДК с коммерческим ФНО-α (50 нг/мл)	6 924 (6 399–6 961)	p 13–15 = 0,032
15	ДК с рчФНО-α (50 нг/мл)	15 266 (11 362–18 584)	p 13–16 = 0,0103
16	ДК с рчФНО-α (100 нг/мл)	17 492 (15 950–18 456)	p 14–15 = 0,0209 p 14–16 = 0,0209 p 15–16 = 0,1489

П р и м е ч а н и е. * – MFI – средняя интенсивность флуоресценции.

Показано, что уровень экспрессии HLA-DR на ДК, праймированных исследуемым рчФНО-α в концентрациях 50 нг/мл ($p = 0,0209$) и 100 нг/мл ($p = 0,0209$), как минимум в 2 раза выше такового при использовании коммерческого ФНО-α в стандартной концентрации. При этом ДК, культивируемые с ФНО-α в концентрациях 50 и 100 нг/мл, не имели достоверных различий между собой по интенсивности флуоресценции HLA-DR ($p = 0,1489$).

Полученные результаты указывают на высокую биологическую активность очищенного рекомбинантного белка в отношении индукции созревания ДК.

Заключение. Сконструирован потенциальный высокоэффективный бактериальный штамм-продуцент *E. coli* BL21-Gold(DE3), несущий вектор pET24b(+)–TNF-α, разработан метод выделения и очистки рчФНО-α. Полученные результаты в отношении способности целевого ФНО-α индуцировать созревание моноцитарных ДК свидетельствуют о высокой иммунобиологической активности исследуемого ФНО-α по сравнению с коммерческим стандартным препаратом, который используется для производства БМКП, что проявилось в усилении экспрессии молекул-маркеров CD83 и HLA-DR на зрелых ДК. Полученная субстанция может быть использована для производства БМКП на основе ДК, что способно частично обеспечить импортозамещение расходных материалов и реагентов и снизит стоимость терапии для пациентов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

- Transmembrane TNF-α: structure, function and interaction with anti-TNF agents / T. Horiuchi, H. Mitoma, S. Harashima [et al.] // Rheumatology. – 2010. – Vol. 49, N 7. – P. 1215–1228. <https://doi.org/10.1093/rheumatology/keq031>
- Eck, M. J. The Structure of Tumor Necrosis Factor-α at 2.6 Å Resolution / M. J. Eck, S. R. Sprang // Journal of Biological Chemistry. – 1989. – Vol. 264, N 29. – P. 17595–17605. [https://doi.org/10.1016/s0021-9258\(18\)71533-0](https://doi.org/10.1016/s0021-9258(18)71533-0)
- A Domain in TNF Receptors That Mediates Ligand-Independent Receptor Assembly and Signaling / F. K. M. Chan, H. J. Chun, L. Zheng [et al.] // Science. – 2000. – Vol. 288, N 5475. – P. 2351–2354. <https://doi.org/10.1126/science.288.5475.2351>
- Chu, W. M. Tumor necrosis factor / W. M. Chu // Cancer Letters. – 2013. – Vol. 328, N 2. – P. 222–225. <https://doi.org/10.1016/j.canlet.2012.10.014>
- Stability Program in Dendritic Cell Vaccines: A “Real-World” Experience in the Immuno-Gene Therapy Factory of Romagna Cancer Center / E. Pancisi, A. M. Granato, E. Scarpi [et al.] // Vaccines. – 2022. – Vol. 10, N 7. – Art. 999. <https://doi.org/10.3390/vaccines10070999>

6. Advanced therapy medicinal products: current and future perspectives / E. Hanna, C. Rémuazat, P. Auquier, M. Toumi // *Journal of Market Access and Health Policy*. – 2016. – Vol. 4, N 1. – Art. 31036. <https://doi.org/10.3402/jmahp.v4.31036>
7. Sanger, F. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors / F. Sanger, S. Nicklen, A. R. Coulson // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1977. – Vol. 74, N 12. – P. 5463–5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
8. Current protocols in molecular biology / eds.: F. M. Ausbel, R. Brent, R. E. Kingston [et al.]. – New York: John Wiley & Sons, 2003. – 4648 p.
9. Laemmli, U. K. Cleavage of Structural Proteins during the Assembly of the Head of Bacteriophage T4 / U. K. Laemmli // *Nature*. – 1970. – Vol. 227, N 5259. – P. 680–685. <https://doi.org/10.1038/227680a0>
10. Protein Identification and Analysis Tools on the ExPASy Server / E. Gasteiger, Ch. Hoogland, A. Gattiker [et al.] // *The Proteomics Protocols Handbook* / ed. J. M. Walker. – Totowa, NJ, 2005. – P. 571–607. <https://doi.org/10.1385/1-59259-890-0:571>
11. Burland, T. G. DNASTAR's Lasergene Sequence Analysis Software / T. G. Burland // *Bioinformatics Methods and Protocols* / eds.: S. Misener, S. A. Krawetz. – Totowa, NJ, 1999. – Vol. 132. – P. 71–91. <https://doi.org/10.1385/1-59259-192-2:71>
12. Peden, J. F. Analysis of Codon Usage: diss. ... for the degree of Dr. of Philosophy / John F. Peden; University of Nottingham. – Nottingham, 2000. – 215 p.
13. Shneider, C. A. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis / C. A. Shneider, W. S Rasband, K. W. Eliceiri // *Nature Methods*. – 2012. – Vol. 9, N 7. – P. 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>
14. Quantifying Western blots: Pitfalls of densitometry / M. Gassman, B. Grenacher, B. Rohde, J. Vogel // *Electrophoresis*. – 2009. – Vol. 30, N 11. – P. 1845–1855. <https://doi.org/10.1002/elps.200800720>
15. Характеристика дендритных клеток для иммунотерапии рака поджелудочной железы / А. Е. Гончаров, И. В. Романов, И. В. Залуцкий [и др.] // *Известия Национальной академии наук Беларусь. Серия медицинских наук*. – 2014. – № 2. – С. 4–12.
16. Иммунофенотип и функциональные свойства моноцитарных дендритных клеток больных раком молочной железы / Л. П. Титов, А. Е. Гончаров, Л. А. Путырский [и др.] // *Здравоохранение*. – 2010. – № 10. – С. 52–55.
17. Реброва, О. Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ Statistica / О. Ю. Реброва. – М.: Медиа Сфера, 2003. – 312 с.
18. CD83 Regulates the Immune Responses in Inflammatory Disorders / B. Riaz, S. Islam, H. Ryu, S. Sohn // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2023. – Vol. 24, N 3. – Art. 2831. <https://doi.org/10.3390/ijms24032831>

References

1. Horiuchi T., Mitoma H., Harashima S., Tsukamoto H., Shimoda T. Transmembrane TNF-α: structure, function and interaction with anti-TNF agents. *Rheumatology*, 2010, vol. 49, no. 7, pp. 1215–1228. <https://doi.org/10.1093/rheumatology/keq031>
2. Eck M. J., Sprang S. R. The Structure of Tumor Necrosis Factor-α at 2.6 Å Resolution. *Journal of Biological Chemistry*, 1989, vol. 264, no. 29, pp. 17595–17605. [https://doi.org/10.1016/s0021-9258\(18\)71533-0](https://doi.org/10.1016/s0021-9258(18)71533-0)
3. Chan F. K. M., Chun H. J., Zheng L., Siegel R. M., Bui K. L., Lenardo M. J. A Domain in TNF Receptors That Mediates Ligand-Independent Receptor Assembly and Signaling. *Science*, 2000, vol. 288, no. 5475, pp. 2351–2354. <https://doi.org/10.1126/science.288.5475.2351>
4. Chu W. M. Tumor necrosis factor. *Cancer Letters*, 2013, vol. 328, no. 2, pp. 222–225. <https://doi.org/10.1016/j.canlet.2012.10.01>
5. Pancisi E., Granato A. M., Scarpi E., Ridolfi L., Carloni S., Moretti C., Guidoboni M. [et al.]. Stability Program in Dendritic Cell Vaccines: A “Real-World” Experience in the Immuno-Gene Therapy Factory of Romagna Cancer Center. *Vaccines*, 2022, vol. 10, no. 7, art. 999. <https://doi.org/10.3390/vaccines10070999>
6. Hanna E., Rémuazat C., Auquier P., Toumi M. Advanced therapy medicinal products: current and future perspectives. *Journal of Market Access & Health Policy*, 2016, vol. 4, no. 1, art. 31036. <https://doi.org/10.3402/jmahp.v4.31036>
7. Sanger F., Nicklen S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1977, vol. 74, no. 12, pp. 5463–5467. <https://doi.org/10.1073/pnas.74.12.5463>
8. Ausbel F. M., Brent R., Kingston R. E., Moore D. D., Seidman J. G., Smith J. A., Struhl K. (eds.). *Current protocols in molecular biology*. New York, John Wiley & Sons, 2003. 4648 p.
9. Laemmli U. K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, 1970, vol. 227, no. 5259, pp. 680–685. <https://doi.org/10.1038/227680a0>
10. Gasteiger E., Hoogland Ch., Gattiker A., Duvaud S., Wilkins M. R., Appel R. D., Bairoch A. Protein Identification and Analysis Tools on the ExPASy Server. *The Proteomics Protocols Handbook*. Totowa, NJ, 2005, pp. 571–607. <https://doi.org/10.1385/1-59259-890-0:571>
11. Burland T. G. DNASTAR's Lasergene Sequence Analysis Software. *Bioinformatics Methods and Protocols*. Vol. 132. Totowa, NJ, 1999, pp. 71–91. <https://doi.org/10.1385/1-59259-192-2:71>
12. Peden J. F. *Analysis of Codon Usage*. Ph. D. Thesis. Nottingham, 2000. 215 p.
13. Shneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of Image Analysis. *Nature Methods*, 2012, vol. 9, no. 7, pp. 671–675.
14. Gassman M., Grenacher B., Rohde B., Vogel J. Quantifying Western blots: Pitfalls of densitometry. *Electrophoresis*, 2009, vol. 30, no. 11, pp. 1845–1855. <https://doi.org/10.1002/elps.200800720>
15. Goncharov A. E., Romanova I. V., Zalutskii I. V., Prokhorov A. V., Papok V. I. Characterization of dendritic cells for immunotherapy of pancreatic cancer. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya medytsynskikh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus, Medical series*, 2014, no. 2, pp. 4–12 (in Russian).

16. Titov L. P., Goncharov A. E., Putyrskii L. A., Koshelev S. V., Kosheleva M. I., Putyrskii Yu. L. Immunophenotype and functional properties of monocytic dendritic cells of breast cancer patients. *Zdravookhranenie [Healthcare]*, 2010, no. 10, pp. 52–55 (in Russian).
17. Rebrova O. Yu. *Statistical Analysis of Medical Data. Using the Statistica Software Package*. Moskow, Media Sfera Publ., 2003. 312 p (in Russian).
18. Riaz B., Islam S., Ryu H., Sohn S. CD83 Regulates the Immune Responses in Inflammatory Disorders. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023, vol. 24, no. 3, art. 102–124. <https://doi.org/10.3390/ijms24032831>

Інформация об авторах

Копылева Дарья Викторовна – аспирант, мл. науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kopyleva.d@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-4245-4310>

Потапович Максим Иосифович – заведующий лабораторией. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: potapovich@bsu.by. <https://orcid.org/0000-0003-4753-5558>

Прокулович Владимир Антонович – д-р бiol. наук, профессор, гл. науч. сотрудник. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: prokulevich@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-2473-416X>

Дуж Елена Васильевна – канд. бiol. наук, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларусь (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lenaduzh@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-8172-9092>

Гончаров Андрей Евгеньевич – канд. мед. наук, доцент, директор. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларусь (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: andrei.hancharou@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-4869-9864>

Антоневич Наталья Георгиевна – канд. бiol. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларусь (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). e-mail: antonevich.n@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0001-9535-7157>

Бушмакина Ирина Михайловна – канд. бiol. наук, заведующий сектором. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларусь (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: bushm-im@yandex.ru

Information about the authors

Darya V. Kopyleva – Postgraduate Student, Junior Researcher, Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kopyleva.d@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0003-4245-4310>

Maksim I. Patapovich – Head of the Laboratory. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: potapovich@bsu.by. <https://orcid.org/0000-0003-4753-5558>

Uladzimir A. Prakulevich – D. Sc. (Biol.), Professor, Chief Researcher. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: prokulevich@mail.ru. <https://orcid.org/0000-0002-2473-416X>

Elena V. Duzh – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lenaduzh@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-8172-9092>

Andrei E. Hancharou – Ph. D. (Med.), Associate Professor, Director. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: andrei.hancharou@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0002-4869-9864>

Natalia G. Antonevich – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: antonevich.n@gmail.com. <https://orcid.org/0000-0001-9535-7157>

Iryna M. Bushmakina – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus. Institute of Biophysics and Cell Engineering of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: bushm-im@yandex.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 630*443.3+630*453

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-56-71>

Поступила в редакцию 12.05.2025

Received 12.05.2025

А. А. Сазонов¹, А. М. Нестюк², Е. М. Зайцева³, Д. А. Бабуль¹, П. В. Пацукеvich¹

¹Лесоустроительное республиканское унитарное предприятие «Белгослес», Минск, Республика Беларусь

²Институт экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича, Минск, Республика Беларусь

³Республиканский институт высшей школы, Минск, Республика Беларусь

СВЯЗЬ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ОЧАГОВ КОРОЕДОВ И КОРНЕВЫХ ГНИЛЕЙ С ЛЕСОВОДСТВЕННО-ТАКСАЦИОННЫМИ ПАРАМЕТРАМИ ЕЛОВЫХ НАСАЖДЕНИЙ

Аннотация. На основании результатов обследования ельников Беларуси в течение 2010–2023 гг. приводятся данные о площади очагов и встречаемости основных патологических факторов в еловых лесах – короедов и корневых гнилей. Отмечается, что встречаемость короедного усыхания увеличивается при продвижении с севера на юг республики, а корневых гнилей – в обратном направлении. За период с 1980-х гг. эпидемия корневых гнилей в ельниках переместился из подзоны грабово-дубово-темнохвойных в подзону дубово-темнохвойных лесов.

По результатам обследования 7 лесхозов на северо-западе республики, которое было проведено в 2023 г., с применением математико-статистических методов анализа установлено, что такие лесоводственно-таксационные параметры насаждений, как средний возраст древостоя, доля ели в составе древостоя и показатель потенциальной продуктивности древостоя (бонитет), оказывают влияние на встречаемость очагов короедов и корневых гнилей в ельниках. Встречаемость указанных патологий увеличивается с повышением возраста древостоя, доли ели в составе древостоя и его продуктивности. Описаны возможные причины влияния лесоводственных факторов на развитие в ельниках очагов короедов и корневых гнилей. С практической точки зрения для повышения устойчивости еловых лесов предложено пользоваться такими лесоводственными приемами, как регулирование (снижение) возраста рубок главного пользования, введение в состав древостоя примеси других пород, выбор для выращивания ельников участков с повышенной оводненностью почв и регулирование их водного режима, а также сочетать несколько перечисленных приемов на одном и том же участке.

Ключевые слова: ель, корневые гнили, лесоводственные факторы, *Ips typographus*, *Heterobasidion annosum*

Для цитирования: Связь встречаемости очагов короедов и корневых гнилей с лесоводственно-таксационными параметрами еловых насаждений / А. А. Сазонов, А. М. Нестюк, Е. М. Зайцева [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных науак. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 56–71. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-56-71>

Alexander A. Sazonov¹, Antonina M. Nestyuk², Elena M. Zaitseva³,
Dmitry A. Babul¹, Pavel V. Patsukevich¹

¹Forest Inventory Republican Unitary Enterprise “Belgosles”, Minsk, Republic of Belarus

²V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus,

Minsk, Republic of Belarus

³Republican Institute of Higher Education, Minsk, Republic of Belarus

RELATIONSHIP BETWEEN THE OCCURRENCE OF BARK BEETLE AND ROOT ROT OUTBREAKS WITH FORESTRY AND TAXATION PARAMETERS OF SPRUCE STANDS

Abstract. Based on the results of a survey of spruce forests in Belarus during 2010–2023, provides data on the area of foci and the incidence of the main pathological factors in spruce forests – bark beetles and root rot. It is noted that the incidence of bark beetle drying increases when moving from the north to the south of the Republic, and root rot – in the opposite direction. Since the 1980s, the epicenter of root rot epiphytosis in spruce forests has moved from the spruce-hornbeam oak grove subzone to the oak-dark coniferous forest subzone.

Based on the results of a survey of 7 forestry enterprises in the northwest of the Republic, which was conducted in 2023, using mathematical-statistical methods of analysis, it was found that such forestry and taxation parameters of stands as the average age of the stand, the proportion of spruce in the stand and the indicator of the potential productivity of the stand (bonitet) affect the occurrence of bark beetle and root rot outbreaks in spruce forests. The occurrence of these pathologies increases with the age of the stand, the proportion of spruce in the stand and its productivity. Possible reasons for the influence of forestry factors on the development of bark beetle and root rot outbreaks in stands are described. From a practical point of view, to increase the sustainability of forests, it is advisable to use such forestry techniques as: regulating the age of felling of stands; introducing admixtures of other species into the composition of stands; choosing areas with increased soil moisture

for growing spruce forests and regulating their water regime; as well as a combination of several of the above techniques on the same site.

Keywords: spruce, root rot, silvicultural factors, *Ips typographus*, *Heterobasidion annosum*

For citation: Sazonov A. A., Nestyuk A. M., Zaitseva E. M., Babul D. A., Patsukevich P. V. Relationship between the occurrence of bark beetle and root rot outbreaks with forestry and taxation parameters of spruce stands. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seriya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 56–71 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-56-71>

Введение. Вспышки массового размножения стволовых вредителей и эпифитотии корневых гнилей, приводящие деревья к гибели, широко распространены в хвойных лесах Северного полушария и, как ожидается, будут учащаться и увеличивать свою площадь из-за изменений климата. В некоторых частях Европы эти патологические процессы и попытки их контролировать спровоцировали серьезные последствия для экономики и экологии отдельных регионов [1–3]. Подобные события бросают вызов традиционным мерам реагирования и подчеркивают необходимость более широкого подхода и развития комплексной системы управления лесными ресурсами [1–7].

В Беларуси упомянутые факторы также широко распространены и оказывают негативное влияние на состояние еловых насаждений. При этом в комплексе стволовых вредителей на ели доминируют короеды (Curculionidae, Scolytinae: *Ips typographus* (Linnaeus, 1758), *I. duplicatus* (Sahlberg, 1836), *Polygraphus poligraphus* (Linnaeus, 1758), *Pityogenes chalcographus* (Linnaeus, 1760)), а среди корневых гнилей – различные виды корневой губки (Bondarzewiaceae: *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. (1888), *H. parviporum* Niemelä & Korhonen (1998)) и опенка (Physalacriaceae: *Armillaria borealis* Marxm. & Korhonen (1982), *A. ostoyae* (Romagn.) Herink (1973)) [8–11].

Массовое усыхание еловых лесов Беларуси под влиянием перечисленных выше факторов в XX в. носило периодический характер и происходило в среднем 5 раз за 100 лет [8]. Но после начала потепления климата (1988 г.) [12] ситуация в республике изменилась: последняя волна усыхания ельников началась в 1993 г. и не прекращается по настоящее время, в результате чего усыхание утратило периодический характер и перешло в перманентное состояние еловой формации [9, 13]. По современным оценкам еловые леса наиболее уязвимы к происходящему изменению климата в нашей республике¹.

Как следует из материалов официальной лесной статистики, общий объем усыхания еловых древостоев Беларуси (частичное и сплошное) за последние 4 года имеет тенденцию к увеличению: 2021 г. – 7,2 тыс. га (885,4 тыс. м³), 2022 г. – 7,0 тыс. га (972,6 тыс. м³), 2023 г. – 22,0 тыс. га (2 551,2 тыс. м³), 2024 г. – 17,2 тыс. га (2 908,2 тыс. м³). При этом мы не располагаем данными о площади очагов стволовых вредителей, поскольку основной причиной снижения устойчивости еловых лесов в официальных источниках считаются абиотические факторы – засухи и засушливые условия. Динамика изменения площади очагов корневой губки в ельниках за последние годы также имеет тенденцию к увеличению (данные на начало соответствующего года): 2021 г. – 452,0 га, 2022 г. – 1 121,9 га, 2023 г. – 1 026,3 га, 2024 г. – 2 771,0 га².

Практика последних 30 лет показывает, что традиционные санитарно-оздоровительные мероприятия в ельниках (сплошные и выборочные санитарные рубки, уборка захламленности, выкладка ловчей древесины и защита заготовленных лесоматериалов) не в состоянии остановить процесс усыхания. Причиной является то, что санитарно-оздоровительные мероприятия проводятся уже после начала процесса усыхания елового древостоя, т. е. после нарушения его устойчивости. Для повышения эффективности системы защиты еловых лесов нужны превентивные меры, направленные на повышение устойчивости еловых древостоев, которые необходимо осуществлять заранее, до начала процесса их гибели.

¹ Стратегия адаптации лесного хозяйства Республики Беларусь к изменению климата на период до 2050 года. – Мн., 2019. – 119 с. <https://minpriroda.gov.by/uploads/files/2-Minlesxoz-Strategija-adaptatsii-l-x.pdf>.

² Обзор лесопатологического и санитарного состояния лесного фонда Республики Беларусь за 2021 год и прогноз развития патологических процессов в 2022 году. – Ждановичи: Беллесозащита, 2022. – 84 с.; Обзор лесопатологического и санитарного состояния лесного фонда Республики Беларусь за 2022 год и прогноз развития патологических процессов в 2023 году. – Ждановичи: Беллесозащита, 2023. – 108 с.; Обзор лесопатологического и санитарного состояния лесного фонда Республики Беларусь за 2023 год и прогноз развития патологических процессов в 2024 году. – Ждановичи: Беллесозащита, 2024. – 110 с.

Одним из возможных путей воздействия на развитие очагов вредителей и болезней леса является регулирование таксационных характеристик насаждений в процессе лесохозяйственной деятельности. Исследователи, занимающиеся изучением стволовых вредителей и корневых гнилей ели в условиях Беларуси, предпринимали попытки установить взаимосвязь между лесоводственно-таксационной характеристикой еловых насаждений и встречаемостью в них различных патологий. В качестве примеров подобных исследований, связанных с воздействием корневых гнилей, можно назвать работы Н. И. Федорова [14], Ю. М. Полещука [15], а применительно к проблеме массового размножения короедов в ельниках этот вопрос рассматривался А. А. Сазоновым и В. Н. Кухтой [16], Ю. А. Ларининой [17] и др. К сожалению, во всех случаях выводы о взаимосвязи встречаемости корневых гнилей и стволовых вредителей с лесоводственно-таксационными параметрами насаждений делались на основании эмпирических данных. Кроме того, за время, истекшее с момента проведения исследований, претерпели изменения многие факторы, влияющие на устойчивость лесов: климат нашей республики, возрастная и породная структура лесного фонда, объем проводимых в лесах санитарно-оздоровительных мероприятий. Все они могли оказывать влияние на встречаемость различных патологий в ельниках.

Таким образом, при ведении лесного хозяйства в современных условиях необходимо учитывать возможное влияние на встречаемость вредителей и болезней следующих параметров насаждений: среднего возраста древостоя, доли главной породы в его составе, полноты, бонитета и типа леса. Если такая взаимосвязь существует, это может дать возможность управления патологическими процессами в древостоях путем воздействия на их таксационные характеристики.

Целью представленной работы является определение лесоводственных факторов, которые оказывают влияние на развитие в еловых насаждениях очагов короедов и корневых гнилей.

Объекты и методы исследования. Поскольку данных об очагах стволовых вредителей и корневых гнилей в ельниках, содержащихся в официальной лесной статистике, недостаточно для проведения анализа, в качестве источника дополнительной информации о патологических процессах в лесном фонде использовались результаты экспедиционных лесопатологических обследований, ежегодно проводимых специалистами РУП «Белгослес» в лесхозах, наиболее пострадавших от воздействия вредителей и болезней леса, а также от неблагоприятных абиотических факторов¹.

На первом этапе исследования была обобщена информация о повреждении ельников стволовыми вредителями и поражении корневыми гнилями на территории 59 лесохозяйственных учреждений Беларуси, обследованных специалистами РУП «Белгослес» за период с 2010 по 2023 г. За это время обследованием было охвачено 132 546,5 га еловых насаждений, что составляет 17,6 % общей площади еловых лесов Беларуси по состоянию на 01.01.2024 (753 379,4 га)².

На втором этапе для сбора данных о влиянии лесоводственно-таксационной характеристики насаждений на встречаемость в них очагов короедов и корневых гнилей в 2023 г. было проведено обследование еловых лесов, расположенных на северо-западе Беларуси на площади 41 269,7 га: в Верхнедвинском, Глубокском опытном, Дисненском, Полоцком, Поставском, Сморгонском опытном и Новогрудском лесхозах (рис. 1). В данной работе использовалась классификация типов леса и районирование лесной растительности Беларуси по И. Д. Юркевичу и В. С. Гельтману [18].

Встречаемость упомянутых выше патологических факторов в еловых насаждениях различных возрастных групп, бонитетов, типов леса, полноты и состава древостоя рассчитывали для каждого лесхоза как отношение площади поврежденных (пораженных) еловых выделов к общей площади обследованных ельников с соответствующей лесоводственно-таксационной характеристикой. При этом поврежденным (пораженным) считался весь лесоустроительный выдел, имеющий признаки повреждения стволовыми вредителями или поражения корневыми гнилями, а в случае существенных различий в лесопатологической характеристике выдела – его часть,

¹ Инструкция по проведению экспедиционного лесопатологического обследования с использованием материалов дистанционного зондирования лесов. – Мин.: Белгослес, 2020. – 67 с.; Отчет о результатах экспедиционного лесопатологического обследования Верхнедвинского, Глубокского опытного, Дисненского, Полоцкого, Поставского, Новогрудского, Сморгонского опытного лесхозов. Обследование 2023 года. – Мин.: Белгослес, 2024. – 145 с.

² Государственный лесной кадастр Республики Беларусь по состоянию на 01.01.2024. – Мин.: Белгослес, 2024. – 87 с.



Рис. 1. Геоботаническое районирование и месторасположение объектов обследования на территории Беларуси: подзона дубово-темнохвойных лесов (А), геоботанический округ: I – Западно-Двинский, II – Ошмянско-Минский, III – Оршанско-Могилёвский; подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов (Б): IV – Неманско-Предполесский, V – Березинско-Предполесский; подзона широколиственно-сосновых лесов (С): VI – Бугско-Полесский, VII – Полесско-Приднепровский

Fig. 1. Geobotanical zoning and location of survey objects on the territory of Belarus: subzone of oak-dark coniferous forests (A), geobotanical district: I – West-Dvina, II – Oshmyany-Minsk, III – Orsha-Mogilev; subzone of hornbeam-oak-dark coniferous forests (B): IV – Neman-Predpolesie, V – Berezina-Predpolesie; subzone of broad-leaved-pine forests (C): VI – Bug-Polesie; VII – Polesie-Pridneprovsky

имеющая признаки наличия вредителей и болезней, которая выделялась в самостоятельный лесопатологический подвид. При оценке встречаемости корневых гнилей площадь насаждений слабой, средней и сильной степени поражения суммировалась. При оценке встречаемости деревостоев, поврежденных короедами, площадь участков с действующими, затухающими и затухшими очагами короедов также суммировалась. Для хранения и обработки данных рекогносцировочного обследования применялись базы данных, специально разработанные для этих целей в РУП «Белгослес» [19].

Статистическая обработка сгруппированных данных рекогносцировочного обследования проводилась при помощи прикладного статистического пакета IBM SPSS Statistics v.27.0.1. Все выборочные значения встречаемости корневой гнили или короедов по каждому из лесоводственных критериев проверялись с помощью одновыборочного критерия Колмогорова – Смирнова. Далее в случае нормального распределения проводился однофакторный дисперсионный анализ без повторений. Если распределение не было нормальным, применялся непараметрический критерий Крускала – Уоллиса [20]. Все выводы сформированы для критического уровня значимости 0,05.

Результаты и их обсуждение. За период с 2010 по 2023 г. признаки повреждения стволовыми вредителями (ксилофагами) в виде групп и куртин усыхающих и сухостойных деревьев имеет 21,1 % обследованных ельников (табл. 1). Действующие очаги стволовых вредителей с повышенным размером текущего отпада составляют 6,5 % площади еловых лесов. Активность ксилофагов повышается в направлении с севера на юг: если в подзоне дубово-темнохвойных лесов действующие очаги составляют 6,2 % площади ельников, то в подзоне широколиственно-сосновых лесов их доля достигает 14,4 %.

Корневые патогены в ельниках встречаются чаще, чем очаги ксилофагов (табл. 2). По данным проведенных обследований, 33,8 % еловых древостоев поражено корневыми гнилями. Доминирующим заболеванием в ельниках является пестрая ямчато-волосистая комлевая гниль ели (далее – корневая губка), которая встречается в 33,2 % обследованных древостоев, а поражение армиллариозной гнилью выявлено только на 0,6 % обследованной площади. Встречаемость корневых патогенов также зависит от географического расположения древостоев, но при продвижении с севера на юг доля пораженных корневыми гнилями древостоев, в отличие от очагов ксилофагов, снижается: 34,6 % – в подзоне дубово-темнохвойных лесов и 22,2 % – в подзоне широколиственно-сосновых лесов.

Таблица 1. Поврежденность ельников стволовыми вредителями (2010–2023 гг.)

Table 1. Damage to spruce forests by stem pests (2010–2023)

Площадь обследованных насаждений, га	Всего повреждено стволовыми вредителями, га (%)	Очаги стволовых вредителей		
		действующие, га (%)	затухающие, га (%)	затухшие, га (%)
A. Подзона дубово-темнохвойных лесов				
110 973,7	22 485,5 (20,3)	6 920,6 (6,2)	1 659,3 (1,5)	13 905,6 (12,6)
B. Подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов				
20 140,5	4 942,2 (24,5)	1 469,1 (7,3)	469,8 (2,3)	3 003,3 (14,9)
C. Подзона широколиственно-сосновых лесов				
1 432,3	497,7 (34,7)	206,0 (14,4)	14,8 (1,0)	276,9 (19,3)
Итого по подзонам А–С				
132 546,5	27 925,4 (21,1)	8 595,7 (6,5)	2 143,9 (1,6)	17 185,8 (13,0)

Таблица 2. Пораженность ельников корневыми гнилями (2010–2023 гг.)

Table 2. Incidence of spruce forests with root rot (2010–2023)

Площадь обследованных насаждений, га	Всего поражено корневыми гнилями, га (%)	Возбудитель корневой гнили	
		корневая губка, га (%)	опенок, га (%)
A. Подзона дубово-темнохвойных лесов			
110 973,7	38 346,4 (34,6)	37 691,2 (34,0)	655,2 (0,6)
B. Подзона грабово-дубово-темнохвойных лесов			
20 140,5	6 210,9 (30,8)	6 049,1 (30,0)	161,8 (0,8)
C. Подзона широколиственно-сосновых лесов			
1 432,3	318,0 (22,2)	318,0 (22,2)	0,0 (0,0)
Итого по подзонам А–С			
132 546,5	44 875,3 (33,8)	44 058,3 (33,2)	817,0 (0,6)

При проведении лесопатологического обследования в 2023 г. повреждение ельников стволовыми вредителями выявлено на площади 6 329,7 га, что составляет 15,3 % обследованных насаждений, в том числе действующие очаги короедов отмечены на площади 657,5 га (1,6 %). Корневые гнили распространены более широко: признаки поражения древостоев выявлены на площади 8 608,9 га (20,9 %), а очаговое поражение – на площади 2 597,8 га (6,3 %) (табл. 3).

Учитывая широкую представленность указанных патологий на объектах обследования, рассмотрим, как влияют на частоту их встречаемости определенные лесоводственно-таксационные параметры еловых насаждений.

Средний возраст древостоя. Данные для анализа встречаемости очагов короедов и корневых гнилей в насаждениях различного возраста в графической форме представлены на рис. 2.

Нужно обратить внимание на то, что еловые древостои, которые повреждают короеды, имеют очень широкий возрастной диапазон. Очаги формируются в естественных насаждениях

и лесных культурах, начиная с III класса возраста (т. е. с повышением возраста восприимчивость еловых древостоев к короедному усыханию увеличивается), что ставит вопрос о целесообразности создания на месте вырубленных сплошными санитарными рубками древостоев искусственных еловых насаждений по традиционной технологии.

Таблица 3. Поврежденность ельников короедами и пораженность корневыми гнилями на объектах обследования в 2023 г.

Table 3. Damage to spruce forests by bark beetles and infestation by root rot at survey sites in 2023

Объект обследования (лесхоз)	Обследовано ельников, га (%)	Повреждено короедами, га (%)		Поражено корневыми гнилями, га (%)	
		всего	действующие очаги	всего	действующие очаги
Верхнедвинский	7 955,9 (100)	921,1 (11,6)	38,2 (0,5)	621,1 (7,8)	90,1 (1,4)
Глубокский опытный	2 051,6 (100)	251,3 (12,2)	0,0 (0,0)	2,1 (0,1)	0,0 (0,0)
Дисненский	7 239,1 (100)	750,2 (10,4)	85,6 (1,2)	1 087,6 (15,0)	225,2 (3,1)
Новогрудский	5 369,9 (100)	928,4 (17,3)	212,8 (4,0)	2 191,4 (40,8)	1 649,7 (30,7)
Полоцкий	4 574,3 (100)	599,4 (13,1)	14,2 (0,3)	957,1 (20,9)	180,7 (4,0)
Поставский	5 134,7 (100)	1 280,3 (24,9)	42,5 (0,8)	695,6 (13,5)	187,9 (3,7)
Сморгонский опытный	8 944,2 (100)	1 599,0 (17,9)	264,2 (3,0)	3 054,0 (34,1)	264,2 (3,0)
Итого	41 269,7 (100)	6 329,7 (15,3)	657,5 (1,6)	8 608,9 (20,9)	2 597,8 (6,3)

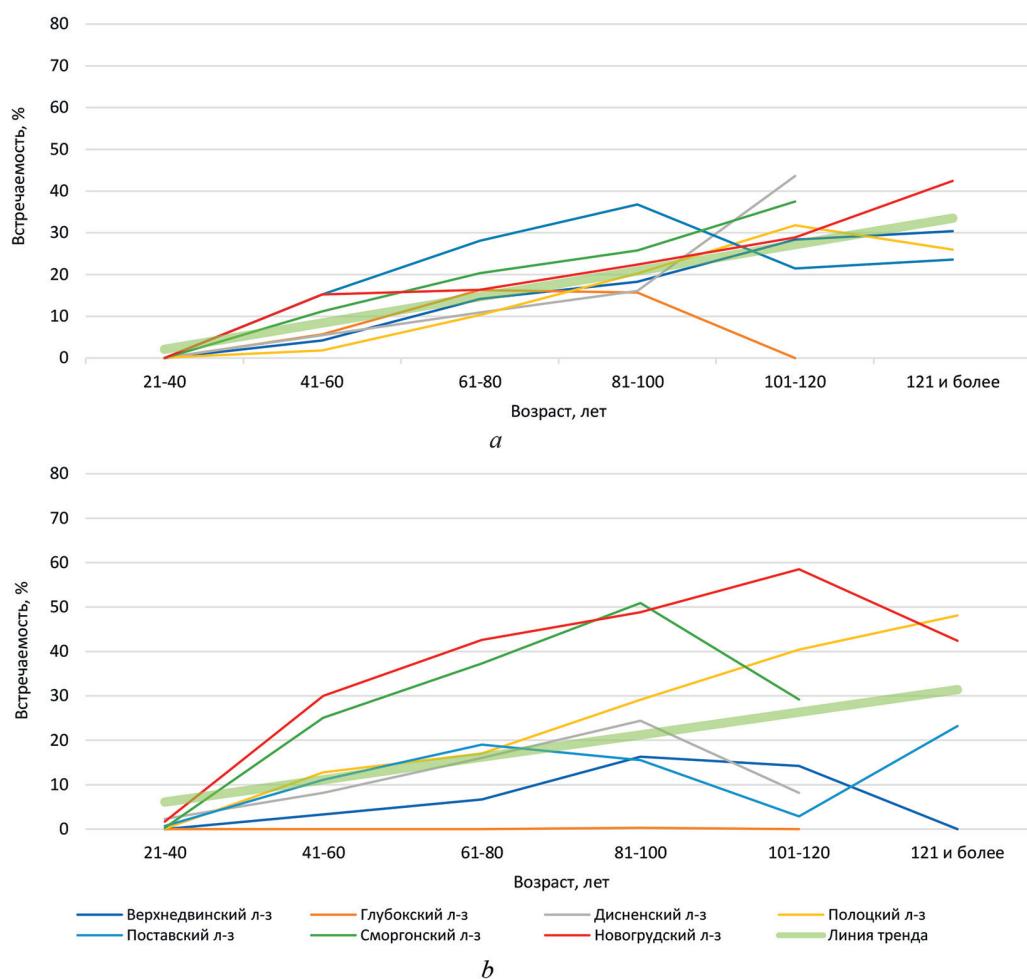


Рис. 2. Встречаемость еловых древостоев, поврежденных короедами (a) и пораженных корневыми гнилями (b), в насаждениях различного возраста

Fig. 2. Occurrence of spruce stands damaged by bark beetles (a) and affected by root rot (b) in stands of different ages

Аналогичная ситуация складывается и с поражением ельников корневыми гнилями. Первые признаки заболевания наблюдаются уже в насаждениях II класса возраста, затем встречаемость заболевания повышается, достигая максимума в спелых древостоях. Анализируя встречаемость короедов и корневых гнилей в ельниках различного возраста (рис. 2, табл. 4), можно отметить, что в целом на объектах исследования наблюдается тенденция возрастания относительного количества поврежденных (пораженных) насаждений с увеличением среднего возраста древостоеv.

Таблица 4. Величины статистик и соответствующих значимостей H-критерия Крускала – Уоллиса (F-критерия Фишера) для различных лесоводственно-таксационных показателей насаждений

Table 4. Values of statistics and corresponding significances of the Kruskal-Wallis H-test (Fisher's F-test) for various forestry and taxation indicators of stands

Наименование показателя	Группирующая переменная				
	1	2	3	4	5
Короеды					
Н-критерий (F-критерий)	25,161	(2,326)	13,571	16,085	10,384
Количество степеней свободы	5	7	6	3	9
Значимость	0,000	0,041	0,035	0,001	0,320
Оценка влияния	есть	есть	есть	есть	нет
Корневые гнили					
Н-критерий (F-критерий)	11,356	1,549	(18,675)	11,454	19,445
Количество степеней свободы	5	7	6	3	9
Значимость	0,045	0,981	0,000	0,010	0,022
Оценка влияния	есть	нет	есть	есть	есть

П р и м е ч а н и е. 1 – возрастная группа; 2 – полнота древостоя; 3 – доля ели в составе древостоя; 4 – бонитет; 5 – тип леса.

Подобная ситуация типична для ельников, что подтверждается многими исследованиями. Например, снижение устойчивости еловых лесов с увеличением возраста древостоеv наблюдали в Минской обл. во время вспышки массового размножения короеда-тиографа в 2003 и 2004 гг. [9, 16]. Аналогичное явление фиксировалось в Беларуси и позднее – с 2011 по 2020 гг. [17]. Влияние возраста деревьев на развитие очагов короедов отмечено и в других европейских странах: Польше [21], Финляндии [22], Словакии [23], а в исследованиях по оценке угрозы повреждения типографом еловых насаждений Швеции отмечено, что на формирование очагов короедов также влияет и высота древесного полога, тесно связанная с возрастом древостоя [24]. Типограф предпочитает для заселения старые деревья, поскольку кора более молодых не имеет достаточной толщины, чтобы быть пригодной для развития нового поколения насекомых. Кроме того, с возрастом у деревьев увеличивается нагрузка на систему водного транспорта, поскольку расстояние между корнями и живой частью кроны возрастает, что делает их более чувствительными к засухе и снижает эффективность защитных механизмов против стволовых вредителей.

На увеличение пораженности ельников Беларуси корневой губкой с повышением их возраста указывал еще Ю. М. Полещук в 1980-х гг. [15]. Позднее это подтверждали Н. И. Федоров и В. В. Сарнацкий [8]. Подобный процесс наблюдается не только в нашей республике, но и в других частях ареала этой древесной породы, например, в еловых лесах Европейской части России и Швеции [25, 26]. В разновозрастных ельниках заболевание часто прогрессирует, поражая деревья второго яруса и подроста, при этом источниками инфекции являются больные деревья первого яруса [27]. Повышение встречаемости корневых гнилей с увеличением среднего возраста еловых древостоеv хорошо иллюстрирует известное явление накопления гнилевых патогенов в насаждениях по мере их старения из-за увеличения массы корней и стволовой древесины [25]. В молодом возрасте пораженные гнилевыми болезнями и, следовательно, ослабленные деревья быстро усыхают в процессе естественного изреживания. С повышением возраста древостоя этот процесс замедляется, что приводит к накоплению больных растений и прогрессирующему развитию очагов корневых гнилей.

Полнота древостоя. Это один из динамичных лесоводственных показателей, который зависит не только от закономерностей роста насаждения, но и от патологических процессов и хозяйственной деятельности, сопровождающих развитие древостоя на всех этапах его формирования. В свою очередь, полнота, через которую можно количественно выразить степень сохранности лесной среды, оказывает влияние на распространение патологических процессов в насаждении [28].

Поскольку в результате деятельности короедов усыхание еловых древостоев происходит быстро, для оценки воздействия полноты на встречаемость поврежденных короедами насаждений использовалось значение этого параметра по состоянию до усыхания, т. е. исходная полнота древостоя, которая определялась по таксационному описанию неповрежденной части выдела или его полноте до повреждения (рис. 3, а).

В пораженных корневыми гнилями насаждениях с хроническим течением болезни, медленно изменяющей санитарное состояние древостоев, для анализа использовалось фактическое значение полноты, которое определялось на момент обследования. Анализируя встречаемость поврежденных короедами и пораженных корневыми гнилями древостоев на объектах исследования в ельниках различной полноты (рис. 3, табл. 4), можно сделать вывод о том, что на объектах исследования исходная полнота древостоя оказывает влияние на встречаемость короедного усыхания в ельниках – с повышением полноты древостоев вероятность формирования в них очагов короедов снижается. На пораженность корневыми гнилями текущая полнота насаждений не оказывает существенного влияния.

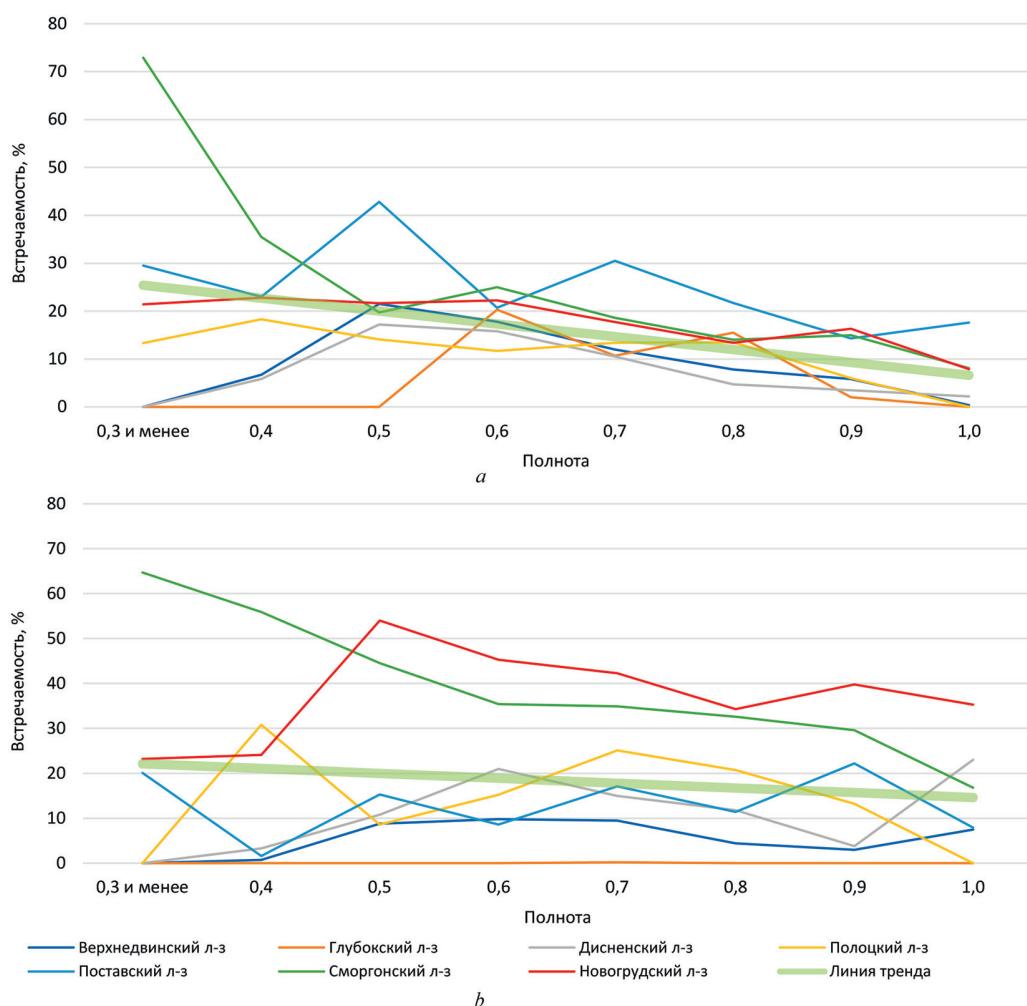


Рис. 3. Встречаемость еловых древостоев, поврежденных короедами (а) и пораженных корневыми гнилями (б), в насаждениях различной полноты

Fig. 3. Occurrence of spruce stands damaged by bark beetles (a) and affected by root rot (b) in stands of varying density

До настоящего времени в Беларуси полноту еловых древостоев не рассматривали в качестве фактора, воздействующего на их устойчивость к короедам [8, 9, 17], но наше исследование показывает наличие такого влияния как минимум в северо-западной части республики. В то же время отмеченная ранее тенденция повышения встречаемости корневой губки в низкополнотных ельниках в данном регионе не подтвердилась [15].

Более частое повреждение низкополнотных еловых древостоев короедами может объясняться как известным явлением снижения полноты при увеличении возраста древостоев под воздействием хозяйственной деятельности, так и непосредственным влиянием патологических процессов, которое приводит к гибели части деревьев в очагах вредителей и болезней леса и, следовательно, к снижению полноты древостоев. Поскольку массовое усыхание ельников в республике продолжается с 1993 г. [8], можно предположить, что за истекшие 30 лет накопилось много поврежденных короедами лесных массивов со сниженной полнотой, где и происходит формирование современных короедных очагов.

Состав древостоя. Доля ели в составе насаждения также является динамичным параметром, на который могут оказывать существенное влияние как лесохозяйственные мероприятия, так и патологические процессы, приводящие к усыханию части деревьев и изменению коэффициента участия главной породы в древостое. Оценка воздействия этого фактора на повреждение ельников короедами и поражение корневыми гнилями на объектах исследования свидетельствует о наличии достоверного влияния доли ели в составе древостоя на встречаемость указанных патологий (рис. 4, табл. 4).

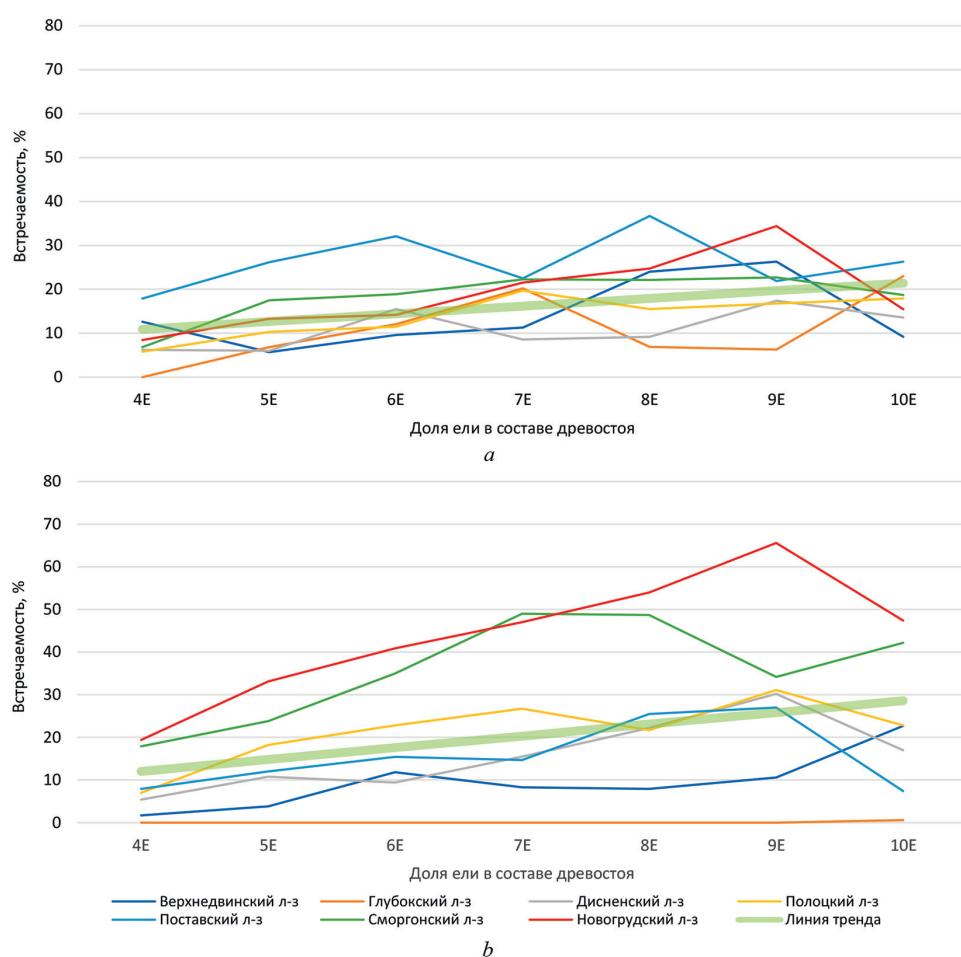


Рис. 4. Встречаемость еловых древостоев, поврежденных короедами (a) и пораженных корневыми гнилями (b), в насаждениях с различной долей ели в составе древостоя

Fig. 4. Occurrence of spruce stands damaged by bark beetles (a) and affected by root rot (b) in stands with different proportions of spruce in the stand

Полученные нами результаты подтверждают известную закономерность: повышение плотности особей хозяина благоприятствует развитию популяций патогенов и вредителей растений [29, 30]. Применительно к повреждению еловых лесов короедами и поражению их корневыми гнилями это подтверждено многими исследователями [1–6, 8, 14, 15, 17, 21–27].

Бонитет. Это показатель потенциальной продуктивности, зависящий от возраста, высоты и происхождения древостоя. В результате проведенных нами исследований доказано (рис. 5, табл. 4), что бонитет оказывает влияние на встречаемость короедов и корневых гнилей в ельниках.

Подобная ситуация отмечалась в республике и ранее при анализе устойчивости еловых насаждений с различными лесоводственно-таксационными показателями [17]. На положительную взаимосвязь высоты еловых древостоев, которая зависит не только от возраста, но и от продуктивности последних, с формированием очагов короедов в них обращали внимание исследователи в Польше и Швеции [21, 24].

Повышение распространенности корневой губки в ельниках Беларуси с увеличением плодородия почв отмечал в 1980-х гг. Ю. М. Полещук [15]. Таким образом, наши данные подтверждают результаты проведенных ранее исследований, что наиболее подвержены воздействию короедов и корневых гнилей самые высокопродуктивные еловые насаждения, произрастающие в лучших почвенно-гидрологических условиях.

Это может быть вызвано определенными причинами. Так, снижение потенциальной продуктивности еловых насаждений чаще всего происходит вследствие их произрастания на избыточно

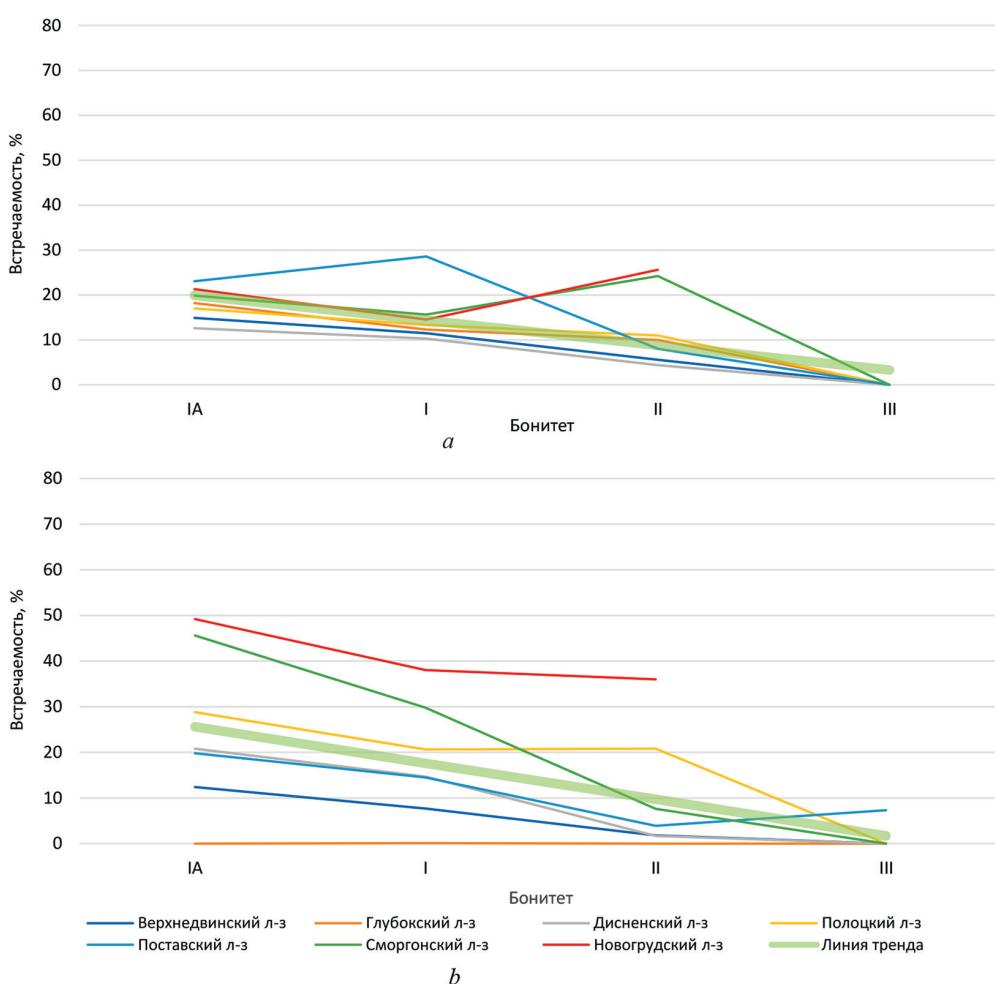


Рис. 5. Встречаемость еловых древостоев, поврежденных короедами (а) и пораженных корневыми гнилями (б), в насаждениях различного бонитета

Fig. 5. Occurrence of spruce stands damaged by bark beetles (a) and affected by root rot (b) in stands of different productivity classes

увлажненных почвах. Но высокая оводненность содействует повышению устойчивости ели к стволовым вредителям (особенно в периоды засух), а также формирует неблагоприятные экологические факторы для развития корневых патогенов (высокая влажность почвы, низкая обеспеченность кислородом и др.) [14, 15]. Нельзя исключать здесь и особенности водного режима растений, который может нарушаться в засушливых условиях. В этом случае чем больше протяженность гидравлической цепи (т. е. чем выше дерево), тем тяжелее последствия таких нарушений, снижающие устойчивость растений к стволовым вредителям. А высота древостоя зависит от его возраста и бонитета.

Тип леса. Относительно стабильная характеристика насаждения, которая определяется эдакими условиями и породным составом древостоя, и патологические процессы могут повлиять на изменение данного показателя только в случае их значительного развития. Современная типологическая структура еловой формации включает 12 типов леса [18], а с учетом мелиорированных их количество возрастает до 18. Но при повреждении ельников короедами и поражении их корневыми гнилями мы рассматриваем лишь 10 наиболее распространенных типов леса (рис. 6, табл. 4) [31].

Расчеты показывают, что влияние типа леса на встречаемость очагов короедов в ельниках в нашем исследовании несущественно. Это противоречит ранее проведенным исследованиям

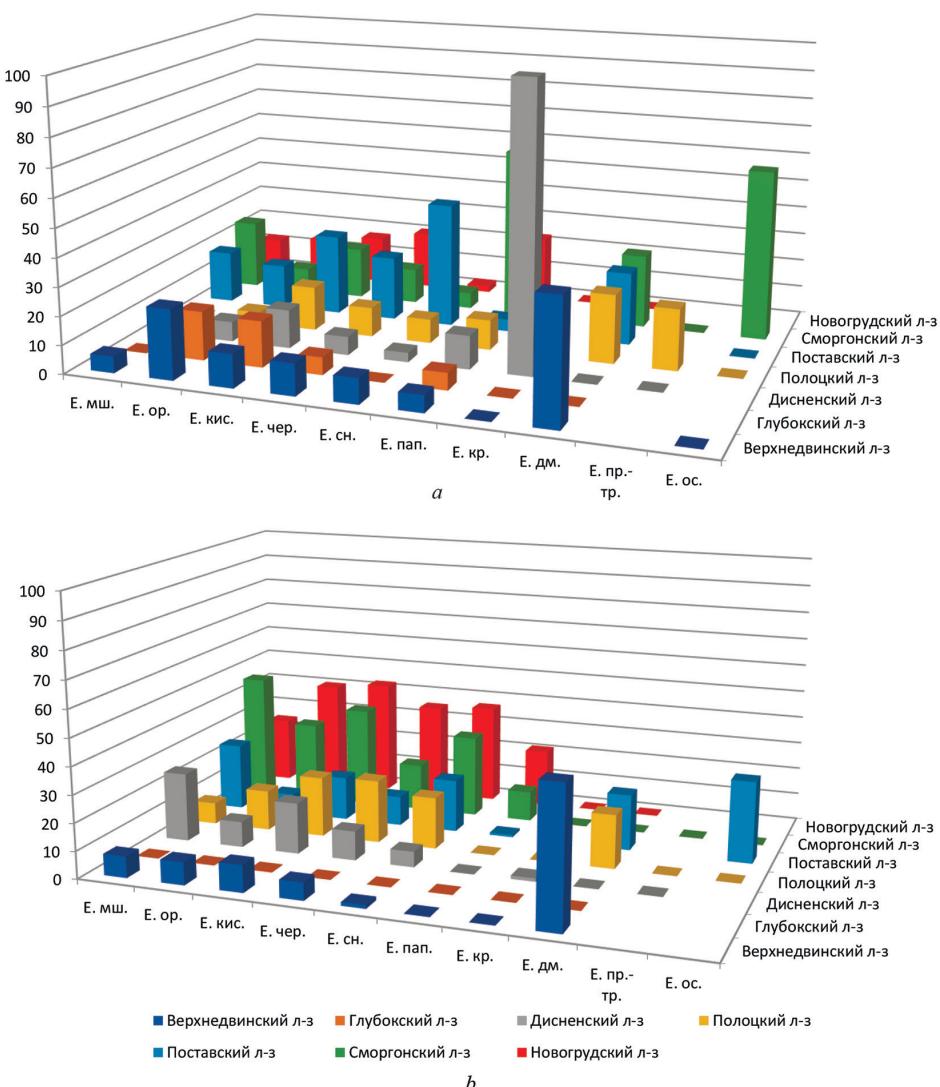


Рис. 6. Встречаемость еловых древостоев, поврежденных короедами (а) и пораженных корневыми гнилями (б), в насаждениях различных типов леса

Fig. 6. Occurrence of spruce stands damaged by bark beetles (a) and affected by root rot (b) in stands of different forest types

по оценке устойчивости еловых насаждений в период вспышки массового размножения короедов, которые проводились как в Беларуси [9, 17], так и Европейской части России [32, 33], где отмечается неодинаковое повреждение короедами ельников различных типов леса. В недавно опубликованном исследовании факторов, связанных с пространственной динамикой вспышек типографа в Беловежском национальном парке (Республика Польша), также указывается на различную встречаемость очагов короедов в разных типах леса [21]. Однако в этом случае само содержание понятия «тип леса» отличается от принятого в нашей республике [18], поскольку под разными типами леса подразумеваются насаждения с различным составом древостоя. Можно сделать предположение, что факт отсутствия влияния типа леса на встречаемость очагов короедов в современных условиях свидетельствует о расширении эдафического ареала короедного усыхания ельников. Это означает, что по мере развития климатических изменений увеличивается перечень типов еловых лесов, в которых наблюдаются очаги короедов.

В отличие от короедного усыхания поражение ельников корневыми гнилями на обследованной территории зависит от типа леса (рис. 6, b; табл. 4). Чаще поражаются древостои, растущие в условиях недостаточного и нормального увлажнения. Это ельники мшистые, орляковые, кисличные, черничные и снытевые. В случаях повышенного увлажнения или заболачивания в ельниках папоротниковых, крапивных, приручено-травяных, долгомошных и осоковых поражение древостоев корневыми гнилями ниже. Это согласуется с данными исследований Ю. М. Полещука [15], согласно которым в условиях Беларуси благоприятными для развития корневых патогенов являются типы леса, характеризующиеся плодородными и относительно плодородными свежими и умеренно влажными почвами. В типах леса, для которых характерны бедные сухие или более богатые, но влажные и мокрые почвы, корневая губка не находит условий для своего развития. Вместе с тем существуют и определенные отличия. Так, по данным Ю. М. Полещука [15], в ельнике долгомошном корневая губка не отмечается. Но в обследованных нами лесхозах на северо-западе Беларуси ельники долгомошные поражаются этим заболеванием (рис. 6, b), что может говорить также и о расширении эдафического ареала корневой губки в еловых лесах республики за истекшие 40 лет.

Для объяснения отмеченных тенденций необходимо учитывать то, что за последние годы типологическая структура ельников подверглась существенной трансформации. Локализация в наиболее благоприятных условиях роста на границе ареала типична для еловых лесов, на что указывал в своей работе В. С. Гельтман [31]. Поэтому если в республике происходит сокращение географического ареала этой древесной породы, оно должно приводить и к сужению ее эдафического ареала, т. е. снижению долевого участия типов леса, занимающих крайнее положение в эдафо-фитоценотическом ряду еловой формации, что и наблюдается в последнее время (табл. 5).

Таблица 5. Динамика типов еловых лесов Беларуси по данным лесного кадастра за 2008–2024 гг. (покрытые лесом земли)

Table 5. Dynamics of spruce forest types in Belarus according to forest cadastre data for 2008–2024 (forested lands)

Тип леса	Площадь на 01.01.2008, га	Площадь на 01.01.2024, га	Изменение, га (%)
Ельник брусничный	3 391	944	-2 447 (-72)
Е. мшистый	63 280	20 464	-42 816 (-68)
Е. орляковый	77 630	98 981	+21 351 (+28)
Е. кисличный	379 386	419 201	+39 815 (+10)
Е. черничный	152 079	154 224	+2 145 (+1)
Е. снытевый	20 333	23 192	+2 859 (+14)
Е. крапивный	2 766	2 546	-220 (-8)
Е. папоротниковый	22 881	19 723	-3 158 (-14)
Е. долгомошный	14 113	10 547	-3 566 (-25)
Е. приручено-травяной	4 916	2 092	-2 824 (-57)
Е. осоковый	2 239	1 292	-947 (-42)
Е. осоково-сфагновый	525	174	-351 (-67)
Итого	743 539	753 380	+9 841 (+1,3)

Ельники кисличные и орляковые в молодом возрасте нередко неправильно относят к древостоям, произрастающим в условиях недостаточного увлажнения. Но по мере роста их бонитет постепенно повышается и под пологом формируется живой напочвенный покров, типичный для более плодородных условий. Поэтому с повышением среднего возраста еловых лесов республики возможен частичный переход ельников брусничных и мшистых в орляковые и кисличные. Кроме того, индуцированное засухами короедное усыхание должно быть очевидной причиной гибели древостоев в условиях недостаточного увлажнения. В то же время сокращение площади еловых лесов, произрастающих в условиях избыточного увлажнения, происходит по другим причинам. Вероятно, это может быть связано с климатогенной подсушкой влажных эдафотопов, а также с формированием мелиорированных типов леса в результате осушительной мелиорации, что приводит к снижению фитоценотической устойчивости ели в этих условиях и замещению ее другими породами. Это не исключает и короедного усыхания еловых древостоев на части таких площадей. Возможен и искусственный характер такой трансформации: в ельниках орляковых, кисличных, черничных и снытевых часто создают культуры этой породы. В то же время на избыточно увлажненных почвах работники лесного хозяйства предпочитают оставлять вырубки под естественное защелкивание, которое происходит чаще всего со сменой основного лесообразователя.

Заключение. В первой четверти XXI в. в еловых лесах Беларуси продолжается развитие эпифитотии корневых гнилей, а также наблюдаются вспышки массового размножения короедов. Встречаемость этих патологических факторов имеет выраженные географические и экологические особенности. Поврежденные стволовыми вредителями древостои увеличивают свое присутствие в лесах Беларуси в направлении с севера на юг. Формированию очагов короедов способствуют такие изменения лесоводственно-таксационных параметров еловых насаждений, как повышение возраста еловых древостоев, снижение их полноты, увеличение доли ели в составе древостоя и произрастание на плодородных почвах, обеспечивающих формирование высокобонитетных насаждений.

В то же время пораженные корневыми гнилями ельники увеличивают свое присутствие в лесах республики в направлении с юга на север. В современных условиях максимальное поражение корневыми патогенами наблюдается в подзоне дубово-темнохвойных лесов. Это отличается от данных обследований, проведенных в 1980-х гг., когда наиболее сильное поражение ельников корневыми гнилями отмечалось в подзоне грабово-дубово-темнохвойных лесов [14, 15]. Формированию очагов корневых гнилей способствуют такие изменения лесоводственно-таксационных параметров еловых насаждений, как повышение возраста еловых древостоев, увеличение доли ели в их составе, произрастание ельников на почвах нормального увлажнения, обеспечивающих максимальную продуктивность древостоя.

Проведенное исследование показало, что встречаемость очагов короедов и корневых гнилей в ельниках взаимосвязана с такими лесоводственно-таксационными параметрами, как средний возраст древостоя, доля в нем ели, а также бонитет. Следовательно, эту взаимосвязь можно использовать при формировании еловых лесов, отличающихся повышенной устойчивостью к упомянутым патологическим факторам. С практической точки зрения для повышения устойчивости лесов необходимо пользоваться следующими лесоводственными приемами: регулирование (снижение) возраста рубок главного пользования, введение в состав древостоев примеси других пород, выбор для выращивания ельников участков с повышенной водненностью почв и регулирование их водного режима. Возможно также и сочетание нескольких перечисленных приемов на одном и том же участке.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Bark Beetle Outbreaks in Europe: State of Knowledge and Ways Forward for Management / T. Hlásny, L. König, P. Krokene [et al.] // Current Forestry Reports. – 2021. – Vol. 7, N 3. – P. 138–165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
2. Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species / eds.: F. E. Vega, R. W. Hofstetter. – Cambridge: Academic Press, 2015. – 620 p. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-04752-4>

3. Garbelotto, M. Biology, Epidemiology, and Control of *Heterobasidion* Species Worldwide / M. Garbelotto, P. Gonthier // Annual Review of Phytopathology. – 2013. – Vol. 51. – P. 39–59. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102225>
4. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal / V. Montano, C. Bertheau, P. Doležal [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2016. – Vol. 360. – P. 195–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037>
5. Reducing rotation age to address increasing disturbances in Central Europe: Potential and limitations / S. Zimová, L. Dobor, T. Hlásny [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2020. – Vol. 475. – Art. 118408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118408>
6. Möykkynen, T. Optimizing the management of Norway spruce and Scots pine mixtures on a site infected by *Heterobasidion annosum* coll / T. Möykkynen, T. Pukkala // Scandinavian Journal of Forest Research. – 2010. – Vol. 25, N 2. – P. 127–137. <https://doi.org/10.1080/02827581003667322>
7. Comparative Efficacy of State-of-the-Art and New Biological Stump Treatments in Forests Infested by the Native and the Alien Invasive *Heterobasidion* Species Present in Europe / M. Pellicciaro, G. Lione, S. Ongaro, P. Gonthier // Pathogens. – 2021. – Vol. 10, N 10. – Art. 1272. <https://doi.org/10.3390/pathogens10101272>
8. Федоров, Н. И. Особенности формирования еловых лесов Беларуси в связи с их периодическим массовым усыханием / Н. И. Федоров, В. В. Сарнацкий. – Мин.: Тэхнагогія, 2001. – 180 с.
9. Кухта, В. Н. Короеды ели европейской и мероприятия по регулированию их численности / В. Н. Кухта, А. И. Блинцов, А. А. Сазонов. – Мин.: БГТУ, 2014. – 238 с.
10. Морфологические особенности базидиом *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и *H. parviporum* Niemela & Korhonen на ели европейской в условиях Беларуси / А. М. Нестюк, М. О. Романенко, В. А. Ярмолович, О. Ю. Барапов // Лесное хозяйство: материалы 87-й науч.-техн. конф. проф.-преподават. состава, науч. сотрудников и аспирантов, Минск, 31 янв.–17 февр. 2023 г. / Бел. гос. технол. ун-т; отв. за изд. И. В. Войтов. – Мин., 2023. – С. 242–245.
11. Звягинцев, В. Б. Распространенность, вредоносность грибов комплекса *Armillaria* в лесах Беларуси и обоснование лесозащитных мероприятий: дис. ... канд. биол. наук: 06.01.11 / Звягинцев Вячеслав Борисович; Бел. гос. технол. ун-т. – Мин., 2003. – 154 л.
12. Изменения климата Беларуси и их последствия / В. Ф. Логинов, Г. И. Сачок, В. С. Микуцкий [и др.]; под общ. ред. В. Ф. Логинова. – Мин.: Тонпик, 2003. – 330 с.
13. Массовое усыхание еловых лесов Беларуси на рубеже ХХ–ХХI вв. и пути минимизации его последствий / А. А. Сазонов, В. Н. Кухта, А. И. Блинцов [и др.] // Лесное хозяйство. – 2014. – № 3. – С. 9–12.
14. Федоров, Н. И. Корневые гнили хвойных пород / Н. И. Федоров. – М.: Лес. пром-сть, 1984. – 160 с.
15. Полещук, Ю. М. Распространение, вредоносность корневой губки и обоснование мероприятий по защите хвойных насаждений БССР от патогена: дис. ... д-ра с.-х. наук: 06.01.11 / Юрий Михайлович Полещук; Бел. технол. ин-т им. С. М. Кирова. – Мин., 1987. – 378 л.
16. Сазонов, А. А. Изменение состояния еловых насаждений и популяций стволовых вредителей Минской области в 2003–2004 годах / А. А. Сазонов, В. Н. Кухта // Труды Белорусского государственного технологического университета. Серия 1, Лесное хозяйство. – 2005. – Вып. 13. – С. 211–215.
17. Ларинина, Ю. А. Устойчивость еловых насаждений с различными лесоводственно-таксационными показателями в условиях последней волны массового усыхания (с 2010 г. по настоящее время) / Ю. А. Ларинина // Лесное хозяйство: материалы докл. 85-й науч.-техн. конф. проф.-преподават. состава, науч. сотрудников и аспирантов (с междунар. участием), Минск, 1–13 февр. 2021 г. / Бел. гос. технол. ун-т; отв. за изд. И. В. Войтов. – Мин., 2021. – С. 95–97.
18. Юркевич, И. Д. География, типология и районирование лесной растительности Белоруссии / И. Д. Юркевич, В. С. Гельтман. – Мин.: Наука и техника, 1965. – 288 с.
19. Сазонов, А. А. Применение баз данных при проведении рекогносцировочного лесопатологического обследования / А. А. Сазонов // Труды Белорусского государственного технологического университета. Серия 1, Лесное хозяйство. – 2008. – Вып. 16. – С. 357–361.
20. Зайцев, Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике / Г. Н. Зайцев. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
21. Mass outbreaks and factors related to the spatial dynamics of spruce bark beetle (*Ips typographus*) dieback considering diverse management regimes in the Białowieża forest / A. Kamińska, M. Lisiewicz, B. Kraszewski, K. Stereńczak // Forest Ecology and Management. – 2021. – Vol. 498. – Art. 119530. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119530>
22. Relationship between stand and landscape attributes and *Ips typographus* salvage loggings in Finland / J. A. Pulgarin Diaz, M. Melin, T. Ylioja [et al.] // Silva Fennica. – 2024. – Vol. 58, N 3. – Art. 23069. <https://doi.org/10.14214/sf.23069>
23. Factors influencing the wind–bark beetles’ disturbance system in the course of an *Ips typographus* outbreak in the Tatra Mountains / P. Mezei, W. Grodzki, M. Blaženec, R. Jakuš // Forest Ecology and Management. – 2014. – Vol. 312. – P. 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.020>
24. Features predisposing forest to bark beetle outbreaks and their dynamics during drought / M. Müller, P.-O. Olsson, L. Eklundh [et al.] // Forest Ecology and Management. – 2022. – Vol. 523. – Art. 120480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120480>
25. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В. Г. Стороженко, М. А. Бондарцева, Б. А. Соловьев, В. И. Крутов; отв. ред. С. Э. Вомперский. – М.: Наука, 1992. – 221 с.
26. Asiegbu, F. O. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. l. / F. O. Asiegbu, A. Adomas, J. Stenlid // Molecular Plant Pathology. – 2005. – Vol. 6, N 4. – P. 395–409. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2005.00295.x>
27. Piri, T. Incidence and spread of *Heterobasidion* root rot in uneven-aged Norway spruce stands / T. Piri, S. Valkonen // Canadian Journal of Forest Research. – 2013. – Vol. 43, N 9. – P. 872–877. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0052>
28. Сазонов, А. А. Поражение дубрав Беларуси армиллариозной гнилью в период массового усыхания / А. А. Сазонов, В. Б. Звягинцев, Е. М. Зайцева // Лесоведение. – 2023. – № 5. – С. 451–461.

29. Попкова, К. В. Общая фитопатология / К. В. Попкова. – 2-е изд., перераб. и доп. – М.: Дрофа, 2005. – 445 с.
30. Берриман, А. Защита леса от насекомых-вредителей / А. Берриман; пер. с англ. В. Г. Долгополов. – М.: Агропромиздат, 1990. – 286 с.
31. Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Мин.: Наука и техника, 1982. – 326 с.
32. Маслов, А. Д. Короед-тиограф и усыхание еловых лесов / А. Д. Маслов. – М.: Всерос. науч.-исслед. ин-т лесоводства и механизации лес. хоз-ва, 2010. – 138 с.
33. Иванчина, Л. А. Влияние типа леса на устойчивость еловых древостоев Прикамья / Л. А. Иванчина, С. В. Залесов // Пермский аграрный вестник. – 2017. – № 1. – С. 38–47.

References

1. Hlásny T., König L., Krokene P., Lindner M., Montagné-Huck C., Müller J., Qin H., Raffa K. F., Schelhaas M.-J., Svoboda M., Viiri H., Seidl R. Bark Beetle Outbreaks in Europe: State of Knowledge and Ways Forward for Management. *Current Forestry Reports*, 2021, vol. 7, no. 3, pp. 138–165. <https://doi.org/10.1007/s40725-021-00142-x>
2. Vega F. E., Hofstetter R. W. (eds.). *Bark beetles: biology and ecology of native and invasive species*. Cambridge, Academic Press, 2015. 620 p. <https://doi.org/10.1016/C2013-0-04752-4>
3. Garbelotto M., Gonthier P. Biology, epidemiology, and control of *Heterobasidion* species worldwide. *Annual Review of Phytopathology*, 2013, vol. 51, pp. 39–59. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-082712-102225>
4. Montano V., Bertheau C., Doležal P., Krumböck S., Okrouhlík J., Stauffer C., Moodley Y. How differential management strategies affect *Ips typographus* L. dispersal. *Forest Ecology and Management*, 2016, vol. 360, pp. 195–204. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.10.037>
5. Zimová S., Dobor L., Hlásny T., Rammer W., Seidl R. Reducing rotation age to address increasing disturbances in Central Europe: Potential and limitations. *Forest Ecology and Management*, 2020, vol. 475, art. 118408. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118408>
6. Möykkynen T., Pukkala T. Optimizing the management of Norway spruce and Scots pine mixtures on a site infected by *Heterobasidion* coll. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 2010, vol. 25, no. 2, pp. 127–137. <https://doi.org/10.1080/08827581003667322>
7. Pellicciaro M., Lione G., Ongaro S., Gonthier P. Comparative Efficacy of State-of-the-Art and New Biological Stump Treatments in Forests Infested by the Native and the Alien Invasive *Heterobasidion* Species Present in Europe. *Pathogens*, 2021, vol. 10, no. 10, art. 1272. <https://doi.org/10.3390/pathogens10101272>
8. Fedorov N. I., Sarnatskii V. V. *Features of the formation of spruce forests of Belarus in connection with their periodic mass drying out*. Minsk, Tekhnalogiya Publ., 2001. 180 p. (in Russian).
9. Kukhta V. N., Blintsov A. I., Sazonov A. A. *Bark beetles of European spruce and measures to regulate their numbers*. Minsk, Belarusian State Technological University, 2014. 238 p. (in Russian).
10. Nestyuk A. M., Romanenko M. O., Yarmolovich V. A., Baranov O. Yu. Morphological features of basidiomes of *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. and *H. parviporum* Niemela & Korhonen on Norway spruce in Belarus. *Lesnoe khozyaistvo: materialy 87-i nauchno-tehnicheskoi konferentsii professorskogo-prepodavatel'skogo sostava, nauchnykh sotrudnikov i aspirantov (s mezhunarodnym uchastiem)*, Minsk, 31 yanvarya–17 fevralya 2023 goda [Forestry: Proceedings of the 87th Scientific and Technical Conference of Faculty, Researchers, and Postgraduate Students (with International Participation)], Minsk, January 31–February 17, 2023]. Minsk, 2023, pp. 242–245 (in Russian).
11. Zvyagintsev V. B. *Prevalence and harmfulness of fungi of the Armillaria complex in the forests of Belarus and justification of forest protection measures*. Ph. D. Thesis. Minsk, 2016. 154 p. (in Russian).
12. Loginov V. F., Sachok, G. I., Mikutskii V. S., Mel'nik V. I., Kolyada V. V. *Climate changes in Belarus and their consequences*. Minsk, Tonpik Publ., 2003. 330 p. (in Russian).
13. Sazonov A. A., Kukhta V. N., Blintsov A. I., Zvyagintsev V. B., Ermokhin M. V. Mass drying of spruce forests of Belarus at the turn of the 20th–21st centuries and ways to minimize its consequences. *Lesnoe khozyaistvo* [Forestry], 2014, no. 3, pp. 9–12 (in Russian).
14. Fedorov N. I. *Root rot of coniferous trees*. Moscow, Lesnaya promyshlennost' Publ., 1984. 160 p. (in Russian).
15. Poleshchuk Yu. M. *Distribution, harmfulness of root fungus and justification of measures to protect coniferous plantations of the BSSR from the pathogen*. Ph. D. Thesis. Minsk, 1987. 378 p. (in Russian).
16. Sazonov A. A., Kukhta V. N. Changes in the state of spruce stands and populations of stem pests in the Minsk region in 2003–2004. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya 1, Lesnoe khozyaistvo* [Proceedings of the Belarusian State Technological University. Series 1. Forestry], 2005, iss. 13, pp. 211–215 (in Russian).
17. Larinina Yu. A. Stability of spruce stands with different silvicultural and taxation indicators under the conditions of the last wave of mass drying out (from 2010 to the present). *Lesnoe khozyaistvo: materialy dokladov 85-i nauchno-tehnicheskoi konferentsii professorskogo-prepodavatel'skogo sostava, nauchnykh sotrudnikov i aspirantov (s mezhunarodnym uchastiem)*, 1–13 fevralya 2021 goda [Forestry: Proceedings of the 85th Scientific and Technical Conference of Faculty, Researchers, and Postgraduate Students (with International Participation), February 1–13, 2021]. Minsk, 2021, pp. 95–97 (in Russian).
18. Yurkevich I. D., Gel'tman V. S. *Geography, typology and zoning of forest vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1965. 288 p. (in Russian).
19. Sazonov A. A. Application of databases in conducting reconnaissance forest pathology survey. *Trudy Belorusskogo gosudarstvennogo tekhnologicheskogo universiteta. Seriya 1, Lesnoe khozyaistvo* [Proceedings of the Belarusian State Technological University. Series 1. Forestry], 2008, iss. 16, pp. 357–361 (in Russian).

20. Zaitsev G. N. *Mathematical statistics in experimental botany*. Moscow, Nauka Publ., 1984. 424 p. (in Russian).
21. Kamińska A., Lisiewicz M., Kraszewski B., Stereńczak K. Mass outbreaks and factors related to the spatial dynamics of spruce bark beetle (*Ips typographus*) dieback considering diverse management regimes in the Białowieża forest. *Forest Ecology and Management*, 2021, vol. 498, art. 119530. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119530>
22. Pulgarin Diaz J. A., Melin M., Ylioja T., Lyytikäinen-Saarenmaa P., Peltola H., Tikkanen O.-P. Relationship between stand and landscape attributes and *Ips typographus* salvage loggings in Finland. *Silva Fennica*, 2024, vol. 58, no. 3, art. 23069. <https://doi.org/10.14214/sf.23069>
23. Mezei P., Grodzki W., Blaženec M., Jakub R. Factors influencing the wind–bark beetles’ disturbance system in the course of an *Ips typographus* outbreak in the Tatra Mountains. *Forest Ecology and Management*, 2014, vol. 312, pp. 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.10.020>
24. Müller M., Olsson P.-O., Eklundh L., Jamali S., Ardö J. Features predisposing forest to bark beetle outbreaks and their dynamics during drought. *Forest Ecology and Management*, 2022, vol. 523, art. 120480. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120480>
25. Storozhenko V. G., Bondartseva M. A., Solov'ev V. A., Krutov V. I. *Scientific foundations of forest resistance to wood-destroying fungi*. Moscow, Nauka Publ., 1992. 221 p. (in Russian).
26. Asiegbu F. O., Adomas A., Stenlid J. Conifer root and butt rot caused by *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. l. *Molecular Plant Pathology*, 2025, vol. 6, no. 4, pp. 395–409. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2005.00295.x>
27. Piri T., Valkonen S. Incidence and spread of *Heterobasidion* root rot in uneven-aged Norway spruce stands. *Canadian Journal of Forest Research*, 2013, vol. 43, no. 9, pp. 872–877. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2013-0052>
28. Sazonov A. A., Zvyagintsev V. B., Zaitseva E. M. Belarusian oak forests afflicted with armillaria root rot during their mass desiccation. *Lesovedeniye* [Forestry], 2023, no. 5, pp. 451–461 (in Russian).
29. Popkova K. V. *General phytopathology*. 2nd ed. Moscow, Drofa Publ., 2005. 445 p. (in Russian).
30. Berryman A. *Forest protection from insect pests*. Moscow, Agropromizdat Publ., 1990. 286 p. (in Russian).
31. Gel'tman V. S. *Geographical and typological analysis of forest vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1982. 326 p. (in Russian).
32. Maslov A. D. *The bark beetle and the drying out of spruce forests*. Moscow, All-Russian Research Institute of Forestry and Forestry Mechanization, 2010. 138 p. (in Russian).
33. Ivanchina L. A., Zalesov S. V. Influence of forest type on the stability of spruce stands in the Kama region. *Permskii agrarnyi vestnik* [Perm Agrarian Bulletin], 2017, no. 1, pp. 38–47 (in Russian).

Інформация об авторах

Сазонов Александр Александрович – начальник лесоустроительной партии 1-й Минской лесоустроительной экспедиции. РУП «Белгослес» (ул. Железнодорожная, 27/1, 220089, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: lesopatolog@rambler.ru

Нестюк Антонина Михайловна – науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: antonina.nestyuk95@gmail.com

Зайцева Елена Михайловна – канд. физ.-мат. наук, доцент. Республиканский институт высшей школы (ул. Московская, 15, 220007, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: helena-zay@yandex.by

Бабуль Дмитрий Александрович – ведущий инженер-таксатор 1-й Минской лесоустроительной экспедиции. РУП «Белгослес» (ул. Железнодорожная, 27/1, 220089, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: babuld@bk.ru

Пацукеvich Павел Вікторович – инженер-таксатор II категории 1-й Минской лесоустроительной экспедиции. РУП «Белгослес» (ул. Железнодорожная, 27/1, 220089, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pavel_photo@inbox.ru

Information about the authors

Alexander A. Sazonov – Head of the Forest Management Department, the First Minsk Forest Inventory Expedition. Forest Inventory Republican Unitary Enterprise “Belgosles” (27/1, Zheleznodorozhnaya Str., 220089, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: lesopatolog@rambler.ru

Antonina M. Nestyuk – 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: antonina.nestyuk95@gmail.com

Elena M. Zaitseva – Ph. D. (Phys. and Math.), Associate Professor. Republican Institute of Higher Education (15, Moskovskaya Str., 220007, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: helena-zay@yandex.by

Dmitry A. Babul – Leading Appraiser Engineer of the First Minsk Forest Inventory Expedition. Forest Inventory Republican Unitary Enterprise “Belgosles” (27/1, Zheleznodorozhnaya Str., 220089, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: babuld@bk.ru

Pavel V. Patsukevich – Appraiser Engineer of the 2nd category of the First Minsk Forest Inventory Expedition. Forest Inventory Republican Unitary Enterprise “Belgosles” (27/1, Zheleznodorozhnaya Str., 220089, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pavel_photo@inbox.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 57.02:631.446.12:582.475

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

Поступила в редакцию 28.05.2025

Received 28.05.2025

П. Ю. Колмаков¹, Д. Д. Жерносеков²

¹Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

²Витебский государственный университет имени П. М. Машерова, Витебск, Республика Беларусь

ОЦЕНКА ХАРАКТЕРА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНОРОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В СИСТЕМЕ «*PICEA ABIES* – ЭКТОМИКОРИЗНЫЕ ГРИБЫ»

Аннотация. Работа дает представление о происходящих анатомических изменениях в корневых окончаниях ели обыкновенной при внедрении грибного компонента. Лигнификация и суберинизация тканей первичной коры с барьерными и защитными функциями асинхронная. Основные функциональные мессенджеры молекулярной консолидации системы содержатся в экзодерме, мезодерме, но отсутствуют в барьерах клетках эндодермы. Пелотоны встречаются в пропускных клетках эндодермы, в паренхиме осевого цилиндра и являются визуальными показателями функциональной активности микоризного корневого окончания. На основе использования методов микроскопии, инструментального химического анализа, моделирования и сравнительно-сопоставительного метода представлена возможная модель консолидации разнородных организмов в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Тонкие молекулярные настройки различного вида радиального транспорта веществ, обмена биополимеров группы азотсодержащих полисахаридов создают движущую силу изменения свойств верхнего почвенного профиля в проекции кроны *Picea abies*. Проведенные исследования могут быть использованы для дальнейшего изучения причин формирования современного ареала распространения ели обыкновенной на территории Беларуси.

Ключевые слова: *Picea abies*, эктомикоризные грибы, консолидация разнородных организмов, корневые окончания, суберинизация

Для цитирования: Колмаков, П. Ю. Оценка характера взаимодействия разнородных организмов в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 72–79. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

Pavel Yu. Kolmakov¹, Dmitry D. Zhernosekov²

¹Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

²Vitebsk State University named after P. M. Masherov, Vitebsk, Republic of Belarus

ASSESSMENT OF THE NATURE OF THE INTERACTION OF HETEROGENEOUS ORGANISMS IN THE *PICEA ABIES* – ECTOMYCORRHIZAL FUNGI SYSTEM

Abstract. The work gives an idea of the anatomical changes taking place in the root endings of *Picea abies* during the introduction of the mushroom component. The lignification and suberization of primary cortical tissues with barrier and protective functions are asynchronous. The main functional messengers of the molecular consolidation system are contained in the ectoderm and mesoderm, but are absent in the barrier cells of the endoderm. Pelotons are found in the passage cells of the endoderm, in the parenchyma of the axial cylinder, and are visual indicators of the functional activity of the mycorrhizal root end. Based on the use of microscopy, instrumental chemical analysis, modeling, and the comparative method, a possible model for the consolidation of heterogeneous organisms in the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” has been presented. Fine molecular adjustments of various types of radial transport of substances, exchange of biopolymers of the group of nitrogen-containing polysaccharides, create the driving force for changing the properties of the upper soil profile in the projection of the crown of *Picea abies*. The carried research can be used to further study the reasons for the formation of the modern distribution area of the *Picea abies* in Belarus.

Keywords: *Picea abies*, ectomycorrhizal fungi, consolidation of heterogeneous organisms, root endings, suberization

For citation: Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Assessment of the nature of the interaction of heterogeneous organisms in the *Picea abies* – ectomycorrhizal fungi system. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 72–79 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-72-79>

Введение. В разнородных конгломератах, расширяющих жизненные амплитуды живых организмов, ведущими и определяющими являются трофические связи. Консолидация живых организмов имеет экологические последствия, которые прослеживаются как в исторической рецензии, так и при анализе синфизиологических связей этих организмов в современных

экосистемах. Взаимосвязи характеризуются не только энергетическими отношениями, но и общностью становления и коэволюции в рамках биосфера [1]. Предполагается, что ключевые моменты взаимодействий в конгломератах одного типа могут быть общими [2]. Консолидации как движущие силы экосистемных процессов отображаются в приуроченности определенных типов ассоциации организмов к определенным участкам земной поверхности [3].

Границы геоботанических подзон характеризуют общие хорологические закономерности флоры Беларуси [4]. Сопряженность рубежей ареалов boreальных, неморальных, европейско-малоазийских элементов флоры делает Беларусь уникальным объектом для изучения эндогенных биологических факторов, влияющих на распространение видов с зональными чертами. Причины, по которым территория Беларуси подходит для проведения исследований, следующие:

активное взаимопроникновение неморальной и boreальной растительности и наличие трансгенеза (селектоценогенеза) как процесса [5];

расположение на стыке основных растительных зон Европы [4, 5];

географическая зональность природных условий, значительно более выраженная, чем на таких же и даже больших пространствах к западу или востоку [5];

аномальный для своей широты более теплый и мягкий климат с влиянием близости степи на юго-востоке и влажных воздушных масс Балтики на северо-западе [5];

наличие большого количества сопряженных границ ареалов распространения различных видов растений [5];

постоянно возрастающая роль экотонных участков в сохранении биоразнообразия по мере усиления антропогенного воздействия на природные экосистемы [6];

расположение в boreальной зоне Земли с преобладанием эктомикоризных растений [3].

Значительный научный потенциал для дальнейших современных исследований в изучении формирования, повышения продуктивности и устойчивости еловых лесов в условиях Беларуси был заложен белорусскими учеными. Результаты их многолетней работы изложены в ряде ключевых научных трудов и монографий [4–12]. Однако экологическая и биологическая роль еловых лесов Беларуси изучена еще недостаточно, как и хозяйственный потенциал ельников в будущем. В научной литературе не существует единого мнения относительно определения устойчивости тех или иных форм ели обыкновенной (*Picea abies*) к воздействию антропогенных, природных абиотических и биотических факторов. Известно, что *P. abies* обладает чувствительностью к изменчивости климатических условий [7, 12]. С преобладанием эктомикориз на своих корнях в верхних слоях почвы ель обыкновенная характеризуется значительным диапазоном температурных, световых условий, широким ареалом своего распространения в boreальной области и зональностью распространения на территории Беларуси [3, 6]. Существует эндогенный синхронизирующий фактор, влияющий на расширение жизненной амплитуды *P. abies* в умеренном климатическом поясе Северного полушария, на который накладывается воздействие региональных и локальных условий.

Цель работы – исследовать функциональные эндогенные изменения в микоризных корневых окончаниях модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», влияющие на расширение жизненной амплитуды ели обыкновенной на территории Беларуси.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

изучить происходящие анатомические изменения в корневых окончаниях ели обыкновенной при внедрении грибного компонента;

представить примерную модель формирования молекулярной консолидации разнородных организмов в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы».

Материалы и методы исследования. Объектом изучения функциональных анатомических изменений является модельная система «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», которая рассматривается в форме индивидуальной и популяционной консорции, как это было предложено в работах В. Н. Беклемишева [13]. Гистотропная специализация и адаптация мицелия к определенным типам клеток и тканей корня отличает изучаемую консолидацию от случаев паразитического инфицирования грибным компонентом растительного [1].

В работе применялись следующие методы исследований: закладка пробных площадей; инструментальный; микроскопии; моделирования, а также сравнительно-сопоставительный [14].

Пробная площадь закладывалась в еловых сообществах естественного происхождения в своих натуральных границах в Осиновском лесничестве Витебского лесхоза (квартал 79, выдел 5). Описание проводилось согласно опубликованной ранее методике [15]. Тип лесного участка II класса возраста с дерново-подзолистой почвой соответствует ельнику кисличнику. Состав древостоя – смешанного типа 6Е2С1Б1Ос. Эдификатор *P. abies* – с естественным возобновлением. Живой напочвенный покров: *Dicranum rugosum*, *Fragaria vesca*, *Hylocomium splendens*, *Moehringia trinervia*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*.

Грибной компонент соответствует эколого-трофической группе «микоризообразователи» и представлен инкустированными и неинкустированными гифами с пряжками. Мантия по микроскопическим данным различного строения и может содержать элементы гимениального слоя пузыревидной и кеглевидной формы. Видовой состав эколого-трофической группы «микоризообразователи» представлен родами *Amanita*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Lactarius*, *Leccinum*, *Paxillus*, *Russula*.

Отбор проб почвенных профилей проводился стальным цилиндром на глубину 20 см в проекции кроны модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы». Корневые окончания ели обыкновенной предварительно промывали водопроводной водой, а затем дистиллированной, чтобы удалить минеральную почву. Почвенные профили разбирались по горизонтам с параметрическим замером изучаемых характеристик. Материал фиксировался в 70%-м спирте.

Инструментальный химический анализ почвенных профилей по горизонтам A_d, A₁ и A₂ выполнялся по стандартным методикам в химико-экологической лаборатории Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. Полученные данные были опубликованы ранее [16–18].

При микроскопии применялся стереоскопический микроскоп «Альтами ПС» с камерой Touр Cam U3CMOS08500КРА. Анатомические срезы без окрашивания (режим освещения *Clear noise*) рассматривались в глицерине для предотвращения быстрого высыхания препаратов с помощью биологического микроскопа модели № 126 «АквалабГрупп» с камерой HDCE-X5N. Выборка из более 1 000 микрофотографий является численно статистически значимой и представлена в виде базы данных. Оригинальные авторские рисунки, продемонстрированные в работе, отражают функционально значимые тенденции в анатомических изменениях.

Анализу не подвергались ранее известные из литературных источников анатомические изменения в эктомикоризных тонких корнях [19–23].

Построение примерной модели молекулярной консолидации разнородных организмов «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» основывалось на сравнительно-сопоставительном методе и методе моделирования. На сегодняшний день многие механизмы молекулярной регуляции демонстрируют свою полифункциональность в различных растительных системах и часто актуальны и применимы к другим видам растений [24]. Передача сигнала в молекулярной регуляции у растительных организмов еще недостаточно изучена [25], а у растений с продолжительным жизненным циклом это связано еще и с методическими сложностями, возникающими в настоящее время.

Результаты и их обсуждение. Классическое анатомическое строение корня хорошо описано в научной литературе, где также указаны основные признаки и общие внутренние структуры микоризы [19, 20, 23].

Нами впервые были подробно изучены особенности происходящих функционально-структурных анатомических преобразований консолидированных органов и тканей микоризных корневых окончаний ели обыкновенной в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы», связанных с формированием молекулярных механизмов консолидации.

Функциональными структурно значимыми анатомическими преобразованиями в модельной системе являются асинхронные процессы лигнификации и суберинизации эндодермы и экзодермы. Данные выводы сделаны после анатомического изучения количественно статистически достоверной выборки микроскопического материала.

Ранее считалось, что «в гистохимическом и структурном отношении экзодерма напоминает эндодерму, и факторы, которые обуславливают развитие этих тканей (причинные факторы), по-видимому, сходны» [19, с. 427]. Асинхронность образования клеточных структур экзодермы и эндодермы отвечает за выполняемые этими тканями различные функции – защитную и барьерную

соответственно. Эта особенность кардинальным образом влияет на регуляцию различных видов радиального транспорта веществ [18]. Механизмы, отвечающие за процессы лигнификации, суберинизации и десуберинизации, по-видимому, также будут различными.

Экзодерма представлена несколькими слоями клеток, образующими защитную ткань, оплетенную гифами грибного компонента. Данная особенность не характерна для двудольных [23]. Наличие функциональных мессенджеров подтверждает данные литературы о том, что «в клетках экзодермы, по-видимому, сохраняется протопласти» [19, с. 427]. Есть клеточные структуры более светлые, менее суберинизированные, без гифальных элементов (рис. 1, b). Суберинизация экзодермы неравномерная (рис. 1, a; рис. 3, b). Примыкающие уплощенные темные таниновые клетки наблюдаются при формировании эктомикоризы (рис. 1, g) [18]. Проникновение грибного компонента сквозь экзодерму происходит по межклеточному пространству и через пропускные клетки. Мантия грибного компонента является гифальной структурой различной консистенции и может содержать суберинизированные элементы и, исходя из анатомического анализа всей выборки микрофотографий радиального анатомического строения тонких корней, структурно и функционально связана с экзодермой.

Экзодерма как защитная ткань неплотного строения состоит из клеток разного типа с функциональными мессенджерами и с различной степенью суберинизации и пронизана элементами гиф по межклетникам.

Эндодерма как барьера ткань состоит из одного ряда плотно сомкнутых клеток без функциональных мессенджеров пелотонов [19] (рис. 1, d; рис. 3, a). В начале происходит ее лигнификация, а затем – суберинизация. Эндодерма имеет важное значение при регуляции радиального транспорта веществ [25]. Процесс лигнификации, по-видимому, контролируется растительным компонентом. Экспериментальные анатомические данные показывают, что суберинизация клеток эндодермы не всегда происходит синхронно. В однорядном слое эндодермы гистологически обнаружены клетки, в которых суберинизация либо не выявлялась, либо проявлялась не в полной мере по сравнению с соседними клетками (рис. 2, a, b). Эти клеточные структуры расположены напротив пропускных клеток экзодермы.

В пропускных клетках эндодермы наблюдаются пелотоны с гифами грибного компонента в межклеточном пространстве (рис. 1, e; рис. 3, c). Как правило, данные функциональные структуры ткани с барьерными функциями расположены напротив аналогичных клеток экзодермы.

Клетки мезодермы многорядные паренхимные и у «многих голосеменных имеют лентовидные или сетчатые утолщения, которые могут одревесневеть» [19, с. 423]. Мицелий грибного компонента скредоточен в апопластном пространстве [1] (рис. 1, c; рис. 4, a). Функциональные мессенджеры различного строения сгруппированы преимущественно в зонах

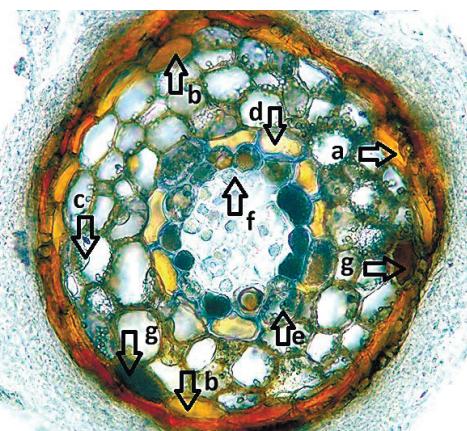


Рис. 1. Радиальный срез микоризного корневого окончания в активном состоянии модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»

Fig. 1. Radial section of the mycorrhizal root end in the active state of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

Проникновение грибного компонента сквозь экзодерму происходит по межклеточному пространству и через пропускные клетки. Мантия грибного компонента является гифальной структурой различной консистенции и может содержать суберинизированные элементы и, исходя из анатомического анализа всей выборки микрофотографий радиального анатомического строения тонких корней, структурно и функционально связана с экзодермой.

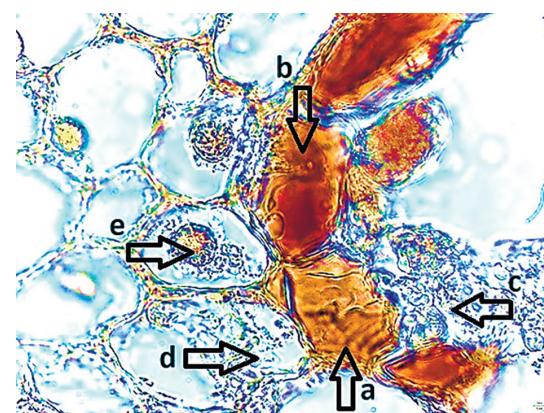


Рис. 2. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (эндодерма)

Fig. 2. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi” (endoderm)

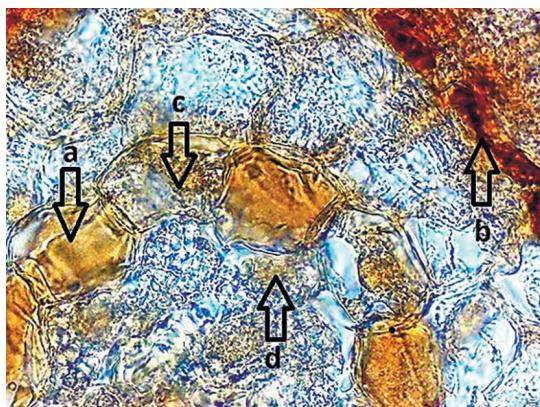


Рис. 3. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»

Fig. 3. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system
“*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

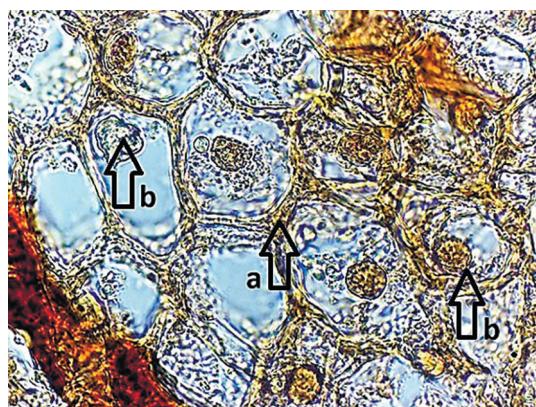


Рис. 4. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы
«*Picea abies* – эктомикоризные грибы» (мезодерма),
№ образца 140-29-03-2019

Fig. 4. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”
(mesoderm), Sample No. 140-29-03-2019

с наибольшей степенью суберинизации паренхимы (рис. 2, *d*; рис. 4, *b*). Сосредоточение пелотонов возможно в мезодерме по линии расположения пропускных клеток экзодермы и мезодермы.

В наших исследованиях показано, что содержание функциональных мессенджеров и гифальных элементов в первичной коре может варьировать и зависит от уровня физиологического функционального состояния микоризного корневого окончания ели обыкновенной. Чем больше суберинизация тканей с различными физиологическими функциями, тем меньшее количество пелотонов просматривается в поле видимости микроскопа (рис. 5, *a*).

На гистологических срезах в паренхимных элементах осевого цилиндра содержатся пелотоны и гифальные элементы грибного компонента (рис. 1, *f*; рис. 2, *c*; рис. 3, *d*). Гифы проникают в стелу через апопластное пространство в районе пропускных клеток эндодермы. Формируется гифальная система «стела–пропускные клетки эндодермы–мезодерма–экзодерма с пропускными клетками–мантия грибного компонента». У хвойных растений трахеиды являются единственным проводящим элементом в ксилеме. Растворы в трахеидах передвигаются не только в продольном направлении, но и в горизонтальном – в лежащие рядом проводящие и паренхимные элементы с функциональными мессенджерами грибного компонента.

Лигнификация и суберинизация тканей с барьерными и защитными функциями контролируются рядом специфических генов, механизмы экспрессии которых разнообразны и мало изучены [25]. Структура суберина, состоящая из алифатических и фенольных соединений, является высокопластичной и зависит от широкого спектра пищевых и инвазивных стрессов. Проникновение грибного компонента в растительный ведет к изменениям в процессах суберинизации первичной коры и, как следствие, – в обмене веществ.

В общем, анатомические особенности микоризных корневых окончаний формируются в результате происходящего гомеостаза в модельной системе «*Picea abies* –

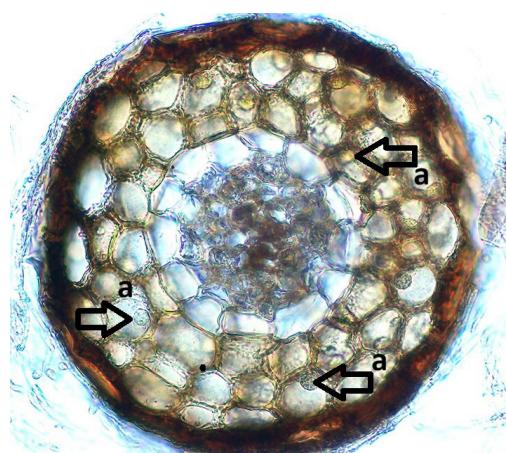
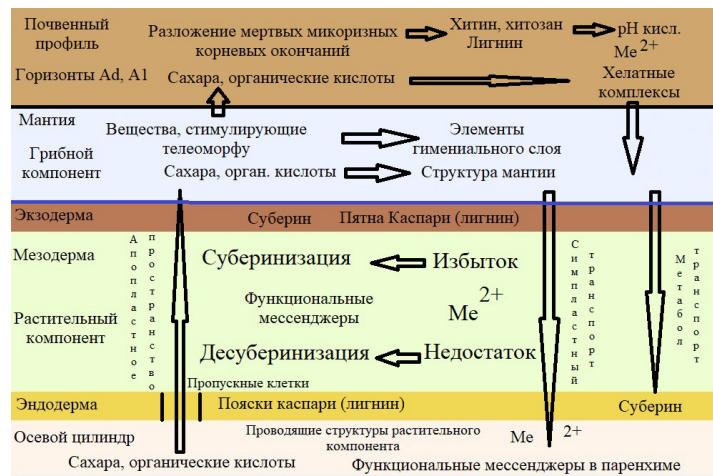


Рис. 5. Радиальный срез микоризного корневого окончания модельной системы
«*Picea abies* – эктомикоризные грибы»
(высокая степень суберинизации экзодермы)

Fig. 5. Radial section of the mycorrhizal root end of the model system “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”
(high degree of suberization of the exoderm)

Рис. 6. Модель консолидации разнородных организмов «*Picea abies* – эктомикоризные грибы»Fig. 6. Model of consolidation of heterogeneous organisms “*Picea abies* – ectomycorrhizal fungi”

эктомикоризные грибы» (рис. 6). Обменом N-ацетилглюкозамина (мономера хитина) и металлов обеспечивается суберинизация и десуберинизация первичной коры. Формирование анатомического строения экзодермы и эндодермы как тканей с защитными и барьерными функциями влияет на функционирование различных типов радиального транспорта веществ – апопластного, симпластного, метаболического. Формирующееся грибным компонентом поступление сахаров и органических кислот из трахеид осевого цилиндра в мантию влияет на ее структуру и физические свойства верхнего почвенного профиля [18]. В верхние почвенные горизонты A_d и A₁ с наибольшей концентрацией микоризных корневых окончаний ели обыкновенной попадают хитин, хитозан и лигнин, которые вместе с органическими кислотами подкисляют pH почвы. В кислой среде образование соединений (комплексов) ионов металлов с веществами фенольной природы в области концентрации корневых окончаний становится наиболее вероятным событием. Хелатирование ионов металлов стимулирует активный метаболический транспорт. В хелатных комплексах ионы металлов находятся в водорастворимой форме до момента проникновения в первичную кору микоризных корней. Если в паренхиме первичной коры растительного компонента возникает избыток ионов металлов, то происходит активная суберинизация клеток, а при недостатке – обратный процесс [18]. Химический анализ почвенных горизонтов с содержанием микоризных корневых окончаний ели обыкновенной показал значительное превышение концентраций физиологически значимых ионов металлов (например, свинца). Суммарно описанные выше изменения можно представить в виде схемы (рис. 6).

Значимым для гомеостаза веществ в микоризном корневом окончании является анатомически выявленная асинхронная лигнификация и суберинизация эндодермы и мезодермы. Предполагаемая обобщенная модель гомеостаза процессов обмена веществ, связанных с тонкой настройкой радиального транспорта веществ через ткани, выполняющие барьерные и защитные функции, основана на химическом анализе почвенных горизонтов отобранных профилей, анатомическом исследовании значительной выборки микрофотографий и особенностях поступления веществ через мембранны, которые являются сходными для многих видов растительных организмов [24].

Заключение. Под воздействием грибного компонента в корневых окончаниях ели обыкновенной в модельной системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» происходят такие анатомические изменения, как процессы асинхронной лигнификации и суберинизации экзодермы и эндодермы. Функциональными мессенджерами молекулярной консолидации системы являются пелотоны, которые содержатся в экзодерме, мезодерме, но отсутствуют в барьерных клетках эндодермы. Пелотоны и гифальные элементы встречаются в пропускных клетках эндодермы и в паренхиме осевого цилиндра. Формируется гифальная система «стела – пропускные клетки эндодермы – мезодерма – экзодерма с пропускными клетками – мантия грибного компонента».

Механизмы молекулярной асинхронной лигнификации и суберинизации тканей первичной коры, по-видимому, также различны и выражаются в регуляции транспорта веществ через ткани с барьерными и защитными функциями. Продукты распада лигнина, хитина и хитозана влияют на формирование свойств верхнего почвенного горизонта, делая образование доступных для проникновения в клетки первичной коры форм металлов наиболее вероятным событием. Тонкие молекулярные настройки радиального транспорта создают функционально значимую систему гомеостаза веществ в корневых окончаниях *P. abies*.

Проведенные исследования могут служить основой для дальнейшего изучения эндогенных синхронизирующих причин, влияющих на распространение ели обыкновенной на территории Беларуси.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Каратыгин, И. В. Коэволюция грибов и растений / И. В. Каратыгин. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. – 115 с.
2. Koide, R. T. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis / R. T. Koide, R. P. Schreiner // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. – 1992. – Vol. 43. – P. 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003013>
3. Read, D. J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. J. Read, J. R. Leake, J. Peres-Moreno // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82, N 8. – P. 1243–1263. <https://doi.org/10.1139/b04-123>
4. Парfenов, В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов / В. И. Парfenов. – Мин.: Наука и техника, 1980. – 208 с.
5. Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Мин.: Наука и техника, 1982. – 326 с.
6. Сарнацкий, В. В. Ельники. Формирование, повышение продуктивности и устойчивости в условиях Беларуси / В. В. Сарнацкий. – Мин.: Тэхналогія, 2009. – 333 с.
7. Юркевич, И. Д. Типы и ассоциации еловых лесов (по исследованиям в БССР) / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. И. Парfenов. – Мин.: Наука и техника, 1971. – 352 с.
8. Юркевич, И. Д. Растительность Белоруссии, ее картографирование, охрана и использование / И. Д. Юркевич, Д. С. Голод, В. С. Адерихо. – Мин.: Наука и техника, 1979. – 248 с.
9. Парfenов, В. И. Антропогенные изменения флоры и растительности Белоруссии / В. И. Парfenов, Г. А. Ким, Г. Ф. Рыковский. – Мин.: Наука и техника, 1985. – 292 с.
10. Пугачевский, А. В. Ценопопуляции ели: Структура, динамика, факторы регуляции / А. В. Пугачевский – Мин.: Наука и техника, 1995. – 204 с.
11. Ловчий, Н. Ф. Напряженность абиотических факторов в засушливые периоды и их роль в усыхании еловых лесов Беларуси / Н. Ф. Ловчий, Н. И. Федоров, В. Д. Гуцевич // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных науак. – 2000. – № 4. – С. 14–20.
12. Матюшевская, Е. В. Ель и сосна в экологически напряженных лесных ландшафтах Беларуси / Е. В. Матюшевская. – Мин.: БГУ, 2021. – 191 с.
13. Беклемишев, В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей / В. Н. Беклемишев // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 1951. – Т. 56, № 5. – С. 3–30.
14. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромицетов / Л. Г. Бурова. – М.: Наука, 1986. – 221 с.
15. Колмаков, П. Ю. Разнообразие и распределение тонких корней *Picea abies* (L.) Karst. по почвенному профилю в природных и антропогенных экосистемах Белорусского Поозерья / П. Ю. Колмаков, А. С. Кисова // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2018. – № 2 (99). – С. 41–49.
16. Колмаков, П. Ю. Возможные молекулярные механизмы регуляции консортивных связей в системе «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Веснік Магілёўскага дзяржаўнага універсітэта імя А. А. Куляшова. Серыя В. Природазнаўчыя науки: матэматыка, фізіка, біялогія. – 2023. – № 1. – С. 70–77.
17. Колмаков, П. Ю. Процесс суберинизации и обмен N-ацетилглюказамина в консортивных взаимоотношениях «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Веснік Магілёўскага дзяржаўнага універсітэта імя А. А. Куляшова. Серыя В. Природазнаўчыя науки: матэматыка, фізіка, біялогія. – 2024. – № 2. – С. 49–56.
18. Колмаков, П. Ю. Обмен тяжелых металлов в микоризном корневом окончании системы «*Picea abies* – эктомикоризные грибы» / П. Ю. Колмаков, Д. Д. Жерносеков // Известия Гомельского государственного университета имени Ф. Скорины. – 2024. – № 3. – С. 39–45.
19. Эсай, К. Анатомия растений / К. Эсай; пер. с англ. А. Е. Васильева. – М.: Мир, 1969. – 564 с.
20. Киселева, Н. С. Атлас по анатомии растений / Н. С. Киселева, Н. В. Шелухин. – Мин.: Выш. шк., 1969. – 287 с.
21. Селиванов, И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза / И. А. Селиванов. – М.: Наука, 1981. – 232 с.
22. Веселкин, Д. В. Морфологическая изменчивость и адаптивная значение эктомикориз хвойных (Pinaceae Lindl.): дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.08, 03.02.01 / Веселкин Денис Васильевич; Ин-т экологии растений и животных РАН. – Екатеринбург, 2013. – 491 л.
23. Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений: учеб. пособие / Л. И. Лотова. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 526 с.
24. Woolfson, K. N. Suberin Biosynthesis, Assembly, and Regulation / K. N. Woolfson, M. Esfandiari, M. A. Bernards // Plants. – 2022. – Vol. 11, N 4. – Art. 555. <https://doi.org/10.3390/plants11040555>
25. Shukla, M. Building and breaking of barrier: Suberin plasticity and function in the endoderms / V. Snukla, M. Barberon // Current Opinion in Plant Biology. – 2021. – Vol. 64. – Art. 102153. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102153>

References

1. Karatygin I. V. *Coevolution of Fungi and Plants*. St. Petersburg, Gidrometeoizdat Publ., 1993. 115 p. (in Russian).
2. Koide R. T., Schreiner R. P. Regulation of the vesicular-arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1999, vol. 43, pp. 557–581. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.43.060192.003013>
3. Read D. J., Leake J. R., Peres-Moreno J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany*, 2004, vol. 82, no. 8, pp. 1243–1263. <https://doi.org/10.1139/b04-123>
4. Parfenov V. I. *Conditionality of distribution and adaptation of plant species at the boundaries of ranges*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1980. 208 p. (in Russian).
5. Gel'tman V. S. *Geographical and typological analysis of forest vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1982. 26 p. (in Russian).
6. Sarnatskii V. V. *Spruce forests. Formation, increase of productivity and sustainability in the conditions of Belarus*. Minsk, Tekhnalogiya Publ., 2009. 333 p. (in Russian).
7. Yurkevich I. D., Golod D. S., Parfenov V. I. *Types and associations of spruce forests (based on research in the BSSR)*. Minsk, Science and Technology Publ., 1971. 352 p. (in Russian).
8. Yurkevich I. D., Golod D. S., Aderikho V. S. *Vegetation of Belarus, its mapping, protection and use*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1979. 248 p. (in Russian).
9. Parfenov V. I., Kim G. A., Rykovskii G. F. *Anthropogenic changes in flora and vegetation of Belarus*. Minsk, Nauka i tekhnika Publ., 1985. 292 p. (in Russian).
10. Pugachevskii A. V. *Spruce Cenopopulations: Structure, Dynamics, Regulatory Factors*. Nauka i tekhnika Publ., 1995. 204 p. (in Russian).
11. Lovchii N. F., Fedorov N. I., Gutsevich V. D. Tension of abiotic factors during dry periods and their role in drying out of spruce forests in Belarus. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyaligichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2000, no. 4, pp. 14–20 (in Russian).
12. Matyushevskaya E. V. *Spruce and pine in ecologically stressed forest landscapes of Belarus*. Minsk, Belarusian State University, 2021. 191 p. (in Russian).
13. Beklemishev V. N. On the classification of biocenological (symphysiological) connections. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytatelei prirody. Otdel biologicheskii* [Bulletin of the Moscow Society of Naturalists. Biological Department], 1951, vol. 56, no. 5, pp. 3–30 (in Russian).
14. Burova L. G. *Ecology of macromycete fungi*. Moscow, Nauka Publ., 1986. 221 p. (in Russian).
15. Kolmakov P. Yu., Kisova A. S. Diversity and distribution of *Picea abies* (L.) Karst. thin roots over soil profile in nature and anthropogenic ecosystems of Belarusian lake district (poozeriye). *Vesnik Vitsebskaga dzyarzhaunaga universiteta* [Bulletin of Vitebsk State University], 2018, no. 2 (99), pp. 41–49 (in Russian).
16. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Possible molecular mechanisms of regulation of consensual relationships in the system “*Picea abies – ectomycorrhizal fungi*”. *Vesnik Magilevskaga dzyarzhaunaga universiteta imya A. A. Kulyashova. Seryya V. Pryrodaznaychyya navuki: matematyka, fizika, biyalogiya* [Bulletin of the Magilevskaga dzyarzhaunaga university named after A. A. Kulyashov. Seryya V. Natural sciences: mathematics, physics, biology], 2023, no. 1, pp. 70–77 (in Russian).
17. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. The process of suberinization and the exchange of N-acetylglucosamine in the consensual relationships of “*Picea abies – ectomycorrhizal fungi*”. *Vesnik Magilevskaga dzyarzhaunaga universiteta imya A. A. Kulyashova. Seryya V. Pryrodaznaychyya navuki: matematyka, fizika, biyalogiya* [Bulletin of the Magilevskaga dzyarzhaunaga university named after A. A. Kulyashov. Seryya V. Natural sciences: mathematics, physics, biology], 2024, no. 2, pp. 49–56 (in Russian).
18. Kolmakov P. Yu., Zhernosekov D. D. Heavy metal metabolism in the mycorrhizal root end of the *Picea abies – ectomycorrhizal fungi* system. *Izvestiya Gomel'skogo gosudarstvennogo universiteta imeni F. Skoriny* [News of the Gomel State University named after F. Skorina], 2024, no. 3, pp. 39–45 (in Russian).
19. Esau K. *Plant Anatomy*. Moscow, Mir Publ., 1969. 564 p. (in Russian).
20. Kiseleva N. S., Shelukhin N. V. *Atlas of Plant Anatomy*. Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1969. 287 p. (in Russian).
21. Selivanov I. A. *Mycosymbiotrophism as a form of consensual relations in the vegetation cover of the Soviet Union*. Moscow, Nauka Publ., 1981. 232 p. (in Russian).
22. Veselkin D. V. *Morphological variability and adaptive significance of ectomycorrhizae of conifers (Pinaceae Lindl.)*. Ph. D. Thesis. Yekaterinburg, 2013. 491 p. (in Russian).
23. Lotova L. I. *Morphology and anatomy of higher plants*. Moscow, Editorial URSS Publ., 2001. 526 p. (in Russian).
24. Woolfson K. N., Esfandiari M., Bernards M. A. Suberin Biosynthesis. Assembly and Regulation. *Plants*, 2022, vol. 11, no. 4, art. 555. <https://doi.org/10.3390/plants11040555>
25. Snukla V., Barberon M. Building and breaking of barrier: Suberin plasticity and function in the endoderms. *Current Opinion in Plant Biology*, 2021, vol. 64, art. 102153. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102153>.

Информация об авторах

Колмаков Павел Юрьевич – канд. бiol. наук. Белорусский государственный университет (пр-т Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: pavel_kolmakov@list.ru

Жерноsekov Дмитрий Данилович – д-р бiol. наук, профессор Витебский государственный университет им. П. М. Машерова (Московский пр-т, 33, 210038, г. Витебск, Республика Беларусь). E-mail: chemikdd@mail.ru

Information about the authors

Pavel Yu. Kolmakov – Ph. D. (Biol.). Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: pavel_kolmakov@list.ru

Dmitry D. Zhernosekov – D. Sc. (Biol.), Professor. Vitebsk State University named after P. M. Masherov (33, Moskovskiy Ave., 210038, Vitebsk, Republic of Belarus). E-mail: chemikdd@mail.ru

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК: 635.9

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-80-88>

Поступила в редакцию 05.11.2024

Received 05.11.2024

Ш. А. Гюльмамедова

*Институт дендрологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики,
Баку, Азербайджан*

АНАЛИЗ СОСТАВА И СПОСОБОВ ПРИМЕНЕНИЯ В ЛАНДШАФТНОМ ДИЗАЙНЕ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ АПШЕРОНА

Аннотация. В статье описаны результаты научно-исследовательской работы, впервые проведенной в 2019–2024 гг. в лаборатории «Ландшафтная архитектура» Института дендрологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики. На территории парков и садов Апшерона были организованы научные экспедиции, проведены наблюдения, собраны гербарии, сфотографированы растения, исследованы таксономический состав и происхождение декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений, изучены формы композиций, правила группировки растений по биологическим и декоративным признакам, перспективы использования растений в различных видах насаждений, правила применения малых архитектурных форм, а также формы обрезки деревьев и кустарников, методика оформления японского сада. Кроме того, в парках и садах Апшерона изучались правила создания композиций различных форм в регулярном стиле (геометрические формы: прямоугольник, квадрат, круг, ромб и т. д.) и в ландшафтном, или пейзажном, стиле (оригинальные формы: цветник, лабиринт, бута и т. д.). В композициях геометрической формы в центре высажены вечнозеленые деревья и кустарники, а по краям – травянистые растения. В композициях оригинальной формы используются декоративные кустарники и травянистые растения, которые располагаются в пейзажном стиле, при создании цветников выбираются однолетние, двулетние и многолетние растения. Установлено, что декоративные растения хорошо адаптируются в условиях Апшерона, являются перспективными для использования в ландшафтном дизайне, при оформлении парков, садов, скверов.

Ключевые слова: парк, сад, сквер, композиция, растение, интродукция, адаптация, ландшафт

Для цитирования: Гюльмамедова, Ш. А. Анализ состава и способов применения в ландшафтном дизайне декоративных растений в условиях Апшерона / Ш. А. Гюльмамедова // Вестн. Национальной академии наук Беларусь. Серия биологических наук. – 2026. – Т. 71, № 1. – С. 80–88. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-80-88>

Sh. A. Gulmamedova

*Institute of Dendrology of the Ministry of Education and Science of the Republic
of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan*

ANALYSIS OF THE COMPOSITION AND METHODS OF APPLICATION IN LANDSCAPE DESIGN OF ORNAMENTAL PLANTS IN ABSHERON CONDITIONS

Annotation. The article describes the results of research work carried out for the first time by the “Landscape architecture” laboratory of the Institute of Dendrology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan. From 2019 to 2024, scientific expeditions were organized in the parks and gardens of Absheron. Observations were made, herbariums were collected, and plants were photographed. The study examined taxonomic composition and origin of ornamental trees, shrubs, herbaceous plants; forms of creating compositions; rules for grouping plants in compositions according to biological and decorative characteristics; prospects for using plants in various plantings; rules for the use of small architectural forms, forms of pruning trees and shrubs; design of a Japanese gardens. In the parks and gardens of Absheron, the creation of various forms of compositions in a regular style – geometric shapes (rectangle, square, circle, rhombus, etc.) and in a landscape or landscape style – original forms (flower bed, labyrinth, buta, etc.) has been studied. In geometric compositions, evergreen trees and shrubs are planted in the center of the composition, while herbaceous plants are planted along the edges. In original compositions, ornamental shrubs and herbaceous plants arranged in a landscape style, flower beds of annual, biennial and perennial plants are used. The research revealed that ornamental plants adapt well to the conditions of Absheron and are promising, and are recommended for use in landscape design, in the design of parks, gardens, and public gardens in Absheron.

Keywords: park, garden, square, composition, plant, introduction, adaptation, landscape

For citation: Gulmamedova Sh. A. Analysis of the composition and methods of application in landscape design of ornamental plants in Absheron conditions. *Vestn. Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryyya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 1, pp. 80–88 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-1-80-88>

Введение. На Апшероне создано много красивых и комфортных парков и садов, которые не только являются хорошим местом для рационального времяпровождения, но и играют значительную роль в сохранении биоразнообразия. В ландшафтном дизайне здесь широко используются как местные виды декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений, так и множество видов, интродуцированных из стран Средиземноморья, Голландии, Турции, Ирана. Наряду с местными растениями они обогащают парки, сады, улицы, скверы, бульвары г. Баку, способствуют развитию биоразнообразия и рациональному отдыху людей. Для дальнейшего развития ландшафтного дизайна на Апшероне необходимо изучать разнообразные виды и сорта декоративных растений, которые используются в озеленении республики, при помощи научных методов создавать композиции различных форм.

Исторически садово-парковый ландшафт развивался в тесном контакте с философией, музыкой, литературой, архитектурой, народными традициями. Через ландшафтное искусство в каждую эпоху человек стремился выразить свое отношение к природе. В стилевой направленности облика садов и парков сформировалось 2 основных планировочных направления – регулярный и пейзажный [1].

Во второй половине XIX в. возникло объединение садово-паркового искусства и градостроительства, представляющее собой ландшафтную архитектуру. Она позволяет сформировать внешнюю среду, благоприятную для отдыха и жизнедеятельности населения не только в городской, но и в сельской местности, культурных зонах. При этом обязательно должны учитываться экологические, функциональные, эстетические и технико-экономические требования. В качестве первостепенных объектов ландшафтной архитектуры выступают такие природные материалы, как рельеф, почвы, водоемы, растительность, которые образуют ландшафты с включением антропогенных компонентов [2].

В начале XXI в. особенностью садово-паркового искусства становится отказ от привычного взгляда на окружающий нас мир. Если раньше было принято высаживать изысканные садовые растения, прихотливые в уходе, то идеальное решение для любого современного сада – это пышные растения, которые посажены и как бы сами по себе, и одновременно в гармонии друг с другом [3].

При помощи грамотно оформленных цветников можно создать переход древесно-кустарниковых групп к плоскости газона или поляны. При этом цветники могут включать разнообразные цветущие растения, быть монохромными либо полностью состоять из декоративно-лиственных растений и мелких кустарников [4].

На сегодняшний день комфортная городская среда является средством повышения качества жизни людей, индикатором экономического состояния и благополучия как отдельно взятого района, так и города, и страны [5].

Ландшафтная архитектура помогает создавать и оптимально организовывать окружающее пространства, гармонично оформлять сады и парки. Главными материалами для работы в ландшафтной архитектуре являются растительность и окружающий ландшафт [6].

Садово-парковое искусство ведет свое начало с X–XIII вв. до н. э. Сначала сады носили чисто утилитарный характер: состояли из огорода, плодового сада и виноградника. Их разбивку осуществляли в основном в регулярном стиле. Внутри сады были огорожены по периметру живыми изгородями [7].

Хвойные растения – лучший фон для лиственных кустарников. Необходимо обязательно учитывать особенности растений, составляющих группу: светолюбивые размещать первым ярусом, а теневыносливые – под их пологом. Не могут находиться рядом растения, требующие кислых и щелочных почв, влаголюбивые и засухоустойчивые [8].

Среди растительных сообществ мира флора Азербайджана отличается своим богатством и красочностью. Декоративные растения, которые встречаются в республике, составляют 70 % от общего числа видов высших растений Кавказа, в то время как территория Азербайджана занимает всего 16 % от общей площади Кавказа. Такое богатство объясняется разнообразием природно-исторических и физико-географических условий республики [9].

Самыми распространенными формами при построении озеленений на основе ландшафтной архитектуры являются клумбы. Формируя композиции, цветоводы демонстрируют свой талант и фантазию. При создании клумб необходимо учитывать площадь участка, его рельеф, наличие поблизости зданий, дорог и т. д. Композиции могут состоять из однолетних, двулетних и многолетних травянистых растений. Клумбы, включающие в себя только однолетние растения, изменяются каждый год, а сформированные из многолетних – остаются одинаковыми [10].

Цель научно-исследовательской работы – изучение в парках и садах Апшерона таксономического состава, происхождения декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений, форм композиций, правил группировки растений по биологическим и декоративным признакам, перспектив использования растений в различных насаждениях, правил применения малых архитектурных форм, а также изучение форм обрезки деревьев и кустарников, методики оформления японского сада. С этой целью в лаборатории «Ландшафтная архитектура» Института дендрологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики проводилась научно-исследовательская работа.

Объекты и методы исследования. Изучение таксономического состава, происхождения декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений проводилось на основе методов А. М. Asgerova, Л. С. Плотниковой; перспективы использования растений в различных насаждениях исследовались в соответствии с методами Т. С. Mammadova, Е. А. Константиновой; оформление композиций в регулярном стиле (геометрические формы) и в ландшафтном, или пейзажном, стиле (оригинальные формы) – по методам А. Е. Максименко, А. И. Малаховской; правила группировки растений в композициях по биологическим и декоративным признакам – по методам В. А. Васильевой, Н. В. Гриц; использование малых архитектурных форм, формы обрезки деревьев и кустарников, методика оформления японского сада – по методам Д. С. Гришина, Н. Н. Чеснокова, Е. А. Коноваловой, Е. К. Калиниченко, М. О. Беловой.

Результаты и их обсуждение. При проведении научно-исследовательской работы в 2019–2024 гг. были организованы научные экспедиции на территории Национального Приморского Парка, Сада Филармонии, Сада им. Самеда Вургуна, Сада им. Хагани, Парка Цветов, Парка Сахил, Сквера им. М. А. Сабира, Парка им. Низами и Парка Гейдара на Апшероне. В этих зонах отдыха были проведены наблюдения, собраны гербарии, сфотографированы растения, исследованы таксономический состав и происхождение декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений, изучены формы композиций, правила группировки растений по биологическим и декоративным признакам, перспективы использования растений в различных видах насаждений, правила применения малых архитектурных форм, формы обрезки деревьев и кустарников, методика оформления японского сада. Кроме того, в парках и садах Апшерона изучались правила создания композиций различных форм в регулярном стиле (геометрические формы: прямоугольник, квадрат, круг, ромб и т. д.) и в ландшафтном, или пейзажном, стиле (оригинальные формы: цветник, лабиринт, бута и т. д.). На рис. 1, 2 показаны некоторые композиции, изученные в парках и садах Апшерона.

В композициях геометрической формы в центре высажены вечнозеленые деревья и кустарники, а по краям – травянистые растения, а в композициях оригинальной формы использованы декоративные кустарники и травянистые растения, располагающиеся в пейзажном стиле, цветники из однолетних, двулетних и многолетних растений. При создании композиций учитываются следующие моменты: сочетание цветков различной окраски друг с другом, высота растений, их отношение к свету, тени, влаге, непрерывность цветения, когда растения подобраны так, чтобы они цвели последовательно один за другим. В центре высаживаются высокие растения, а по краям – низкие, чтобы они не затеняли друг друга. Композиции, согласно классической схеме, созданы из растений, расположенных на разной высоте: на переднем, среднем и заднем плане. Декоративные качества растений, такие как размер и цвет листьев, коры и цветов, форма, структура и высота кроны, на разных этапах развития растения бывают разными, что дает



Рис. 1. Композиции в регулярном стиле (геометрические формы: квадрат (а), ромб (б), круг (с))
Fig. 1. Compositions in a regular style (geometric shapes: square (a), rhombus (b), circle (c))



Рис. 2. Композиции в ландшафтном, или пейзажном, стиле (оригинальные формы)
Fig. 2. Compositions in a landscape style (original shapes)

возможность создавать многочисленные варианты композиций. Весной в прохладную погоду используются цветы яркого цвета, а летом – белого, голубого или фиолетового. Цветники светлых оттенков благотворно влияют на состояние здоровья людей, страдающих высоким давлением.

В отличие от однолетних растений, непрерывно цветущих летом, у многолетних цветов есть свой цикл развития и время цветения. В композициях используются однолетние и многолетние декоративные растения. Композиции, созданные из однолетних растений, каждый год обновляются. В многосезонных композициях многолетние растения играют основную роль. Они не обновляются, поэтому должны соответствовать друг-другу по цвету и форме. В этих композициях обновляются только участки из однолетних растений.

Создание различных композиций в условиях Апшерона улучшает условия жизни населения. Но на Апшероне с жарким и сухим климатом, сильными ветрами, слабыми и солеными почвами процесс озеленения связан с определенными трудностями. В настоящее время ассортимент декоративных растений должен быть обновлен новыми видами и сортами, что повлечет за собой применение новых методов, использование композиций с новыми формами и т. д. Для современного озеленения выбор растений надо проводить таким образом, чтобы наряду с декоративностью имело место и их оздоравливающее влияние на организм человека.

Хвойные растения отличаются большим разнообразием и широко используются в ландшафтном дизайне. К ним относятся сосна, пихта, кедр, ель, можжевельник, тuya, хемакипарис, кипарис, биота и др. В зимний период, когда многие лиственные растения теряют свои декоративные свойства, хвойные составляют основной ландшафт, в другие поры они контрастируют с лиственными деревьями и кустарниками. Однако в любое время года хвойные придают ощущение постоянства: вдоль улиц и в скверах часто можно увидеть кипарисы, а в парках, садах и на бульварах – голубые ели. Украшают растения шишки различных форм и размеров. Хвойные используются как в одиночных, так и в групповых посадках (в том числе и для создания живых изгородей). Отдельно отметим, что фитонциды (летучие вещества, выделяемые растениями в окружающую среду) убивают болезнетворные микробы, поэтому хвойные часто сажают вокруг учебных и оздоровительных заведений.

Таксономический состав и происхождение некоторых декоративных растений, изученных в парках и садах Ашхерона представлены в таблице.

**Таксономический состав и происхождение некоторых декоративных растений,
изученных в парках и садах Ашхерона**

**Taxonomic composition and origin of some ornamental plants studied in parks
and gardens of Absheron**

Семейство	Род	Вид	Родина
Сосновые (Pinaceae Lindl.)	Сосна (<i>Pinus</i> L.)	Эльдарская сосна (<i>P. eldarica</i> Medw.)	Европа, Азия
		Итальянская сосна (<i>P. pinea</i> L.)	Балканы, Азия
		Кохская сосна (<i>P. kochiana</i> C. Koch.)	Турция
	Кедр (<i>Cedrus</i> Mill.)	Кедр гималайский (<i>C. deodara</i> Laws.)	Алжир, Марокко
	Ель (<i>Picea</i> Dietz.)	Ель аянская (<i>P. ajanensis</i> Fisch.)	Северная Америка
Кипарисовые (Cupressaceae F. W. Neger)	Можжевельник (<i>Juniperus</i> L.)	Обыкновенный можжевельник (<i>J. communis</i> L.)	Кавказ
		Многоплодный можжевельник (<i>J. polycarpos</i> C. Koch.)	Турция, Иран
		Можжевельник вонючий (<i>J. foetidissima</i> Willd.)	Крым, Кавказ
	Тuya (<i>Thuja</i> (L.) Tourk.)	Западная тuya (<i>T. occidentalis</i> L.)	Япония
	Кипарисовик (<i>Chamaecyparis</i> Spach.)	Нутканский кипарисовик (<i>C. nootkatensis</i> Spach.)	Северная Америка
		Лавсонский кипарисовик (<i>C. lawsoniana</i> Parl.)	Америка
	Кипарис (<i>Cupressus</i> L.)	Аризонский кипарис (<i>C. arizonica</i> L.)	Калифорния, Аризона
		Пирамидальный вечнозеленый кипарис (<i>C. sempervirens</i> f. <i>pyramidalis</i> L.)	Калифорния
		Кипарис Лейланда (<i>C. leylandii</i> A. B. Jacks.)	Голландия
	Микробиота (<i>Microbiota</i> Korn.)	Микробиота перекрестнопарная (<i>M. decussata</i> Kom.)	Дальний Восток
Фиалковые (Violaceae Batsch.)	Фиалка (<i>Viola</i> L.)	Фиалка Виттрока (<i>V. x wittrockiana</i> L.)	Италия
Аизовые (Aizoaceae Rudolphi)	Карбобротус (<i>Carbobrothos</i> Schwant.)	Розовоцветковый карбобротус (<i>C. roseus</i> Schwant.)	Южная Африка
Чаевые (Theaceae D. Don)	Камелия (<i>Camellia</i> L.)	Японская камелия (<i>C. japonica</i> L.)	Япония, Индия
Магнолиевые (Magnoliaceae J. St. Hil.)	Магнolia (<i>Magnolia</i> L.)	Лилиецветная магнолия (<i>M. liliiflora</i> Desr.)	Восточная Азия, Япония

Окончание таблицы

Семейство	Род	Вид	Родина
Саговниковые (Cycadaceae L. A. S. Jonson)	Саговник (<i>Cycas</i> Thunb.)	Саговник поникающий (<i>C. revoluta</i> Thunb.)	Япония
Маслиновые (Oleaceae Lindl.)	Бирючина (<i>Ligustrum</i> L.)	Японская бирючина (<i>L. japonicum</i> Thunb.)	Кавказ, Украина
		Блестящая бирючина (<i>L. lucidum</i> Ait.)	Китай, Япония
	Жасмин (<i>Jasminum</i> L.)	Жасмин Самбак (<i>J. sambac</i> L.)	Китай
	Маслина (<i>Olea</i> L.)	Маслина европейская (<i>O. europaea</i> L.)	Азия, Австралия
	Ясень (<i>Fraxinus</i> L.)	Ясень остроплодный (<i>F. oxycarpa</i> Willd.)	Кавказ, Крым
	Османтус (<i>Osmanthus</i> Lour.)	Османтус Берквуда (<i>O. burkwoodii</i> Lour.)	Восточная Азия
Платановые (Platanaceae Dumort.)	Платан (<i>Platanus</i> L.)	Платан восточный (<i>P. orientalis</i> L.)	Северная Америка
Буковые (Fagaceae A. Br.)	Дуб (<i>Quercus</i> L.)	Дуб каменный (<i>Q. ilex</i> L.)	Европа
		Дуб каштанолистный (<i>Q. castaneifolia</i> C. A. Mey.)	Азия
		Дуб пушистый (<i>Q. pubescens</i> Willd.)	Южная Европа
Розоцветные (Rosaceae Juss.)	Шиповник (<i>Rosa</i> L.)	Обыкновенная роза (<i>R. canina</i> L.)	Китай, Корея
	Кизильник (<i>Cotoneaster</i> Medic.)	Кизильник цельнокрайний (<i>C. integerrima</i> Medic.)	Северный Кавказ
		Кизильник иволистный (<i>C. salicifolius</i> Franch.)	Китай, Европа
	Яблоня (<i>Malus</i> Mill.)	Яблоня ягодная (<i>M. baccata</i> Borkh.)	Сибирь, Маньчжурия
	Мушмула (<i>Melipilus</i> L.)	Японская мушмула (<i>M. yaponica</i> L.)	Восточная Азия, Китай
Астровые (Asteraceae Dumort.)	Маргаритка (<i>Bellis</i> L.)	Многолетняя маргаритка (<i>B. perennis</i> L.)	Америка, Австралия
Ирисовые (Iridaceae Juss.)	Ирис (<i>Iris</i> L.)	Ирис германский (<i>I. germanica</i> L.)	Европа, Азия
Первоцветные (Primulaceae Vent.)	Примула (<i>Primula</i> L.)	Примула обыкновенная (<i>P. vulgaris</i> L.)	Крым, Кавказ
Бегониевые (Begoniaceae C. Agardh.)	Бегония (<i>Begonia</i> L.)	Бегония вечнозеленая (<i>B. semperflorens-cultorum</i> L.)	Южная Америка, Азия
Гвоздичные (Caryophyllaceae Juss.)	Гвоздика (<i>Dianthus</i> L.)	Турецкая гвоздика (<i>D. barbatus</i> L.)	Южная Европа

В композициях регулярного стиля вечнозеленые растения высаживаются преимущественно посередине, а по краям располагаются низкорослые кустарники и травянистые растения. В композициях пейзажного стиля в основном используются декоративные кустарники и травянистые растения. Для достижения эффекта непрерывного цветения используются однолетние и многолетние декоративные травянистые растения, и подбираются они таким образом, чтобы цветущие виды постепенно сменяли друг друга.

В парках и садах Апшерона при составлении декоративных композиций широко используются однолетние, двулетние, многолетние, луковичные и клубневидные декоративные травянистые растения. Они высаживаются в бордюрах, групповых посадках, живых изгородях, клумбах. Правильный выбор растений по декоративным признакам, цвету, форме, высоте, устойчи-



Рис. 3. Малые архитектурные формы: лестница (а), круг (б), повозка (с), ромбы (д), аттракцион (е), бревно (ж)

Fig. 3. Small architectural forms: ladder (a), circle (b), cart (c), diamonds (d), attraction (e), log (f)

вости к экологическим факторам и создание из них композиций играет большую роль в озеленении, придает красоту городам и поселкам. Из декоративных травянистых растений создаются арабески, цветочные часы, ковры, календари, вазы и другие разнообразные фигуры.

Основную роль при создании цветников играют многолетники. Они обеспечивают декоративный эффект в течение всего сезона, он достигается за счет подбора растений разных сроков цветения и декоративности. Часто используют монокультурные группы, созданные из цветочных растений одного рода, отличающихся красотой цветения, оригинальной формой куста, длительным декоративным эффектом. Так, с весны до осени выразительно смотрятся пятна из астильб, хост, пионов, примул и т. д. Луковичные (например, тюльпаны, гиацинты, нарциссы) отличаются от других цветов тем, что распускаются ранней весной, поэтому в композициях широко используются местные и голландские сорта этих растений.

В композициях декоративные деревья, кустарники и травянистые растения удачно сочетаются с малыми архитектурными формами: скульптурами, фонарями, скамейками, горшками, корзинами с растениями, различными фигурками животных или гномов. На рис. 3 изображены некоторые малые архитектурные формы, изученные в парках и садах Апшерона.

Особую красоту паркам и садам благодаря разнообразию и точности формы придает обрезка декоративных деревьев и кустарников. На территории парков и садов Апшерона изучены следующие формы обрезки:

кипарис – квадратная, прямоугольная, коническая, ярусная;
ель – коническая;



Рис. 4. Формы обрезки деревьев и кустарников: шаровидная (а, д, е), коническая (б, с), ярусная (ж)

Fig. 4. Tree and shrub pruning shapes: spherical (a, d, e), conical (b, c), tiered (f)

туя – спиральная;
бирючина – шаровидная, квадратная, прямоугольная;
бересклет – шаровидная;
кипарисовик – шаровидная, коническая;
фотиния – шаровидная.

На рис. 4 продемонстрированы некоторые формы обрезки разных деревьев и кустарников, изученные в парках-садах Апшерона.

Заключение. В результате проведения научно-исследовательской работы в лаборатории «Ландшафтная архитектура» Института дендрологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики по изучению таксономического состава и происхождения декоративных деревьев, кустарников и травянистых растений, изучению форм композиций, правил группировки растений по биологическим и декоративным признакам, перспектив использования растений в различных видах насаждений, правил применения малых архитектурных форм, а также по изучению форм обрезки деревьев и кустарников, методик оформления японского сада на территории парков и садов Апшерона установлено, что декоративные деревья, кустарники и травянистые растения, изученные в парках и садах Апшерона, хорошо адаптируются в соответствующих условиях, являются перспективными и рекомендуются для использования в ландшафтном дизайне при оформлении парков, садов и скверов на Апшероне. Согласно особенностям, формам, структуре местности в парках и садах целесообразным представляется создание композиций как в регулярном (геометрические формы), так и в ландшафтном, или пейзажном, стиле (оригинальные формы).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Васильева, В. А. Ландшафтный дизайн: учеб. пособие / В. А. Васильева. – М.: КноРус, 2024. – 319 с.
2. Гриц, Н. В. Основы ландшафтного дизайна: учеб. пособие для вузов / Н. В. Гриц. – М.: Юрайт, 2021. – 116 с.
3. Гришина, Д. С. Ландшафтная архитектура начала XXI / Д. С. Гришина, Н. Н. Чесноков // Наука и образование. – 2019. – Т. 2, № 1. – С. 57.
4. Константина, Е. А. Цветники и садовые композиции: Идеи, принципы, примеры / Е. А. Константина. – М.: Фитон XXI, 2018. – 240 с.
5. Коновалова, Е. А. Современный городской парк: проект благоустройства фрагмента парка Северное Тушино / Е. А. Коновалова, Е. К. Калиниченко, М. О. Белова // Architecture and Modern Information Technologies. – 2024. – № 1. – С. 278–293.
6. Максименко, А. Е. Современные тенденции развития садово-паркового искусства / А. Е. Максименко, А. И. Малаховская // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. – 2018. – Т. 147. – С. 179–181.
7. Максименко, А. П. Ландшафтный дизайн: учеб. пособие для вузов / А. П. Максименко, Д. В. Максимцов. – 4-е изд., стер. – СПб.: Лань, 2022. – 160 с.
8. Плотникова, Л. С. Декоративные деревья, кустарники и лианы / Л. С. Плотникова. – М.: Фитон, 2011. – 128 с.
9. Əskərov, A. M. O. Azərbaycanın ali bitkileri / A. M. O. Əskərov. – Bakı: Elm, 2008. – 3 cild. – 244 s.
10. Mammadov, T. S. Gülçülüklük ensiklopediyası / T. S. Mammadov. – Bakı: Azərbaycan Neşriyyatı, 2006. – 307 s.

References

1. Vasil'eva V. A. *Landscape design*. Moscow, KnoRus Publ., 2024. 319 p. (in Russian).
2. Grits N. V. *Fundamentals of Landscape Design: A Textbook for Universities*. Moscow, Yurait Publ., 2021. 116 p. (in Russian).
3. Grishina D. S., Chesnokov N. N. Landscape architecture of the early XXI. *Nauka i obrazovanie* [Science and Education], 2019, vol. 2, no. 1, p. 57 (in Russian).
4. Konstantinova E. A. *Flower beds and garden compositions: Ideas, principles, examples*. Moscow, Fiton XXI Publ., 2018. 240 p. (in Russian).
5. Konovalova E. A., Kalinichenko E. K., Belova M. O. Modern city park: design project of the fragment of Severnoe Tushino Park. *Architecture and Modern Information Technologies*, 2024, no. 1, pp. 278–293 (in Russian).
6. Maksimenko A. E., Malakhovskaya A. I. Modern trends in the development of landscape gardening. *Sbornik nauchnykh trudov Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* [Collection of scientific papers of the State Nikitsky Botanical Garden], 2018, vol. 147, pp. 179–181 (in Russian).
7. Maksimenko A. P., Maksimtsov D. V. *Landscape design. 4^{ed}*. St. Petersburg, Lan' Publ., 2022. 160 p. (in Russian).
8. Plotnikova L. S. *Ornamental trees, shrubs and vines*. Moscow, Fiton Publ., 2011. 128 p. (in Russian).
9. Əskərov A. M. O. *Azərbaycanın ali bitkiləri. III cild*. Bakı, Elm Publ., 2008. 244 s. (in Azerbaijani).
10. Mammadov T. S. *Gülçülüklük ensiklopediyası*. Bakı, Azərbaycan Neşriyyatı, 2006. 307 s. (in Turkish).

Информация об авторе

Гюльмамедова Шалала Адил кызы – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Институт дендрологии Министерства науки и образования Азербайджанской Республики (ул. Шарг, 29, AZ 1044, пос. Мардакан, г. Баку, Азербайджан). E-mail: shalala.gulmammedova@mail.ru

Information about the author

Gulmamedova Shalala Adil kyzzy – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Institute of Dendrology of the Ministry of Education and Science of the Republic of Azerbaijan (29, Mardakan, Sharq Str., AZ 1044, Baku, Azerbaijan). E-mail: shalala.gulmammedova@mail.ru