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

ВЕСЦІ
НАЦЫЯНАЛЬНАЙ АКАДЭМІІ НАВУК БЕЛАРУСІ

СЕРЫЯ БІЯЛАГІЧНЫХ НАВУК. 2026. Т. 71, № 3

ИЗВЕСТИЯ
НАЦИОНАЛЬНОЙ АКАДЕМИИ НАУК БЕЛАРУСИ

СЕРИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК. 2026. Т. 71, № 3

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

Выходит четыре раза в год

Учредитель – Национальная академия наук Беларуси

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

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

Главный редактор

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

Редакционная коллегия

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

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

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

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

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

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

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

Редакционный совет

В. Ф. Багинский – Гомельский государственный университет имени Ф. Скорины, Гомель, Республика Беларусь
В. Е. Гайдук – Брестский государственный университет имени А. С. Пушкина, Брест, Республика Беларусь
Ю. Ю. Дгебуадзе – Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
Н. А. Колчанов – Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Российская Федерация
В. В. Кузнецов – Институт физиологии растений имени К. А. Тимирязева Российской академии наук, Москва, Российская Федерация
О. Н. Пугачев – Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Российская Федерация
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, № 3.
Выходит на русском, белорусском и английском языках

Редактор *Т. В. Смирнова*
Компьютерная верстка *О. А. Ткачёва*

Подписано в печать 14.07.2026. Выход в свет 29.07.2026. Формат 60×84$^{1}/_{8}$. Бумага офсетная.
Печать цифровая. Усл. печ. л. 10,23. Уч.-изд. л. 11,3. Тираж 68 экз. Заказ 141.
Цена номера: индивидуальная подписка – 16,33 руб., ведомственная подписка – 36,06 руб.

Издатель и полиграфическое исполнение:

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

© РУП «Издательский дом «Беларуская навука».
Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук, 2026

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

PROCEEDINGS
OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS

BIOLOGICAL SERIES. 2026, vol. 71, no. 3

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

Issued four times a year

Founder is the National Academy of Sciences of Belarus

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

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

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

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

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

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

Emiliya I. Kolomiets – State Research and Production Association “Chemical Synthesis and Biotechnology”, Minsk, Republic of Belarus
Nikolai A. Laman – V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus
Oleg M. Maslovskiy – 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 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

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

Vladimir F. Baginski – F. Skorina Gomel State University, Gomel, Republic of Belarus
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
Oleg N. Pugachev – Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russian Federation
Igor A. Tikhonovich – All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, Saint-Petersburg, Russian Federation

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

PROCEEDINGS OF THE NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF BELARUS.
Biological series, 2026, vol. 71, no. 3.
Printed in Russian, Belarusian and English languages

Editor *T. V. Smirnova*
Computer imposition *O. A. Tkacheva*

Sent for press 14.07.2026. Output 29.07.2026. Format 60×84$^{1}/_{8}$. Offset paper.
Digital press. Printed sheets 10.23. Publisher’s signatures 11.3. Circulation 68 copies. Order 141.
Number price: individual subscription – 16.33 byn., departmental subscription – 36.06 byn.

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

© RUE “Publishing House “Belaruskaya Navuka”,
Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series, 2026

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

ЗМЕСТ

Викс Т. Н., Кабашникова Л. Ф. Влияние патогенного гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. на деградацию хлорофилла в листьях проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.)..... 183

Заинчковская А. Н., Фомина Е. А., Урбанович О. Ю. Влияние холодового стресса на уровень экспрессии отдельных *CBF*-генов у сортов озимой пшеницы в моделируемых условиях..... 194

Овчинников И. А., Калацкая Ж. Н., Николайчук В. В., Гилевская К. С., Недведь Е. Л. Изменение активности про-/антиоксидантов проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях солевого стресса при обработке семян конъюгатами оксикоричных кислот с хитозаном 204

Каханоўскі А. І., Спірыдовіч А. У., Шабашова Т. Г. Фунгістатычнае ўдзеянне экстрактаў кары *Frangula alnus* Mill. і *Rhamnus cathartica* L. на некаторых ксілатрофных прадстаўнікоў аддзела *Basidiomycota* 219

Лапука И. И., Липинская Т. П. Зообентос трансграничных рек Неман и Черная Ганча..... 227

Новиков Д. В., Крищук И. А. Характеристика мест обитания летяги обыкновенной (*Pteromys volans* L.) и их современное состояние в восточной части Белорусского Поозерья..... 239

Астроўскі А. А., Барадзіна Т. А., Астроўская А. Б. Ультраструктурная арганізацыя хваставога плаўніка блакітнага гурамі (*Trichogaster trichopterus* Pallas) 250

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

CONTENTS

Viks T. N., Kabashnikova L. F. The effect of the pathogenic fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. on chlorophyll degradation in the seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.)..... 183

Zainchkovskaya A. N., Fomina E. A., Urbanovich O. Yu. The effect of cold stress on the expression level of individual *CBF* genes in winter wheat varieties under simulated conditions 194

Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Nedved H. L. Changes in the activity of pro-/antioxidants in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings under salt stress conditions upon seed treatment with chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates..... 204

Kakhanouski A. I., Spirydovich A. V., Shabashova T. G. Fungistatic effect of bark extracts from *Frangula alnus* Mill. and *Rhamnus cathartica* L. on certain xylotrophic representatives of the phylum *Basidiomycota* 219

Lapuka I. I., Lipinskaya T. P. Zoobenthos of the transboundary rivers Neman and Chornaya Hancha..... 227

Novikau D. V., Kryshchuk I. A. Characteristics of habitats of Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) and their current state in the eastern part of the Belarusian Lake Region..... 239

Astrowski A. A., Baradzina T. A., Astrowskaya A. B. Ultrastructural organization of the caudal fin of the blue gourami (*Trichogaster trichopterus* Pallas)..... 250

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 577.355:582.663:58.032.3
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193

Поступила в редакцию 25.02.2026
Received 25.02.2026

Т. Н. Викс, Л. Ф. Кабашникова

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

ВЛИЯНИЕ ПАТОГЕННОГО ГРИБА *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM. НА ДЕГРАДАЦИЮ ХЛОРОФИЛЛА В ЛИСТЬЯХ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.)

Аннотация. Изучение механизмов защитных реакций растений при патогенезе тесно связано с выяснением роли хлоропластов как внутриклеточных сенсоров, тонко реагирующих на внешние раздражители. Важным критерием оценки степени развития патологического процесса в растениях является количество хлорофилла, которое определяется балансом между процессами биосинтеза и распада молекул пигмента в растительной клетке. Объектом исследования являлись первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) пленчатого сорта белорусской селекции Рейдер. Проростки разного возраста (3-, 7- и 10-дневные) заражали спорами гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. – возбудителя гельминтоспориоза и через 48 ч после инокуляции проводили анализ начальных стадий деградации хлорофилла по активности основного гидролитического фермента – хлорофиллазы и содержанию хлорофиллида и феофитина в первых листьях ячменя. Обнаружены онтогенетические различия процесса деградации фитолсодержащих хлорофилловых пигментов, а также возрастание активности хлорофиллазы и степени феофитинизации пигментов под влиянием патогенного гриба *B. sorokiniana*. Пигментные показатели, такие как содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилла и содержание феофитина, могут быть использованы в качестве критериев для ранней диагностики поражения растений ячменя грибным патогеном и для оценки степени инфекционного заражения.

Ключевые слова: хлорофилл, хлорофиллаза, феофитин, яровой ячмень, *Hordeum vulgare* L., гельминтоспориоз, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

Для цитирования: Викс, Т. Н. Влияние патогенного гриба *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. на деградацию хлорофилла в листьях проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) / Т. Н. Викс, Л. Ф. Кабашникова // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 183–193. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193

Tatsiana N. Viks, Liudmila F. Kabashnikova

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

THE EFFECT OF THE PATHOGENIC FUNGUS *BIPOLARIS SOROKINIANA* (SACC.) SHOEM ON CHLOROPHYLL DEGRADATION IN THE SEEDLINGS OF SPRING BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.)

Abstract. The study of the mechanisms of plant defense reactions during pathogenesis is closely related to the elucidation of the role of chloroplasts as intracellular sensors that sensitively respond to external stimuli. An important criterion for assessing the severity of development of the pathological process in plants is the amount of chlorophyll, which is determined by the balance between the processes of biosynthesis and breakdown of pigment molecule in the plant cell. The objects of the study were the seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.) chaffy variety Raider of Belarusian selection. Seedlings of different ages (3-, 7-, and 10-day-old) were infected with spores of the fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem., the causative agent of helminthosporiosis. Forty-eight hours after inoculation, an analysis of the initial stages of chlorophyll degradation was carried out based on the activity of the main hydrolytic enzyme, chlorophyllase, and the content of chlorophyllide and pheophytin in the primary barley leaves. Ontogenetic differences in the degradation process of phytol-containing chlorophyll pigments, as well as an increase in chlorophyllase activity and the degree of pheophytinization of pigments under the influence of the pathogenic fungus *B. sorokiniana* were discovered. Pigment indicators such as the content of phytolic and non-phytolic forms of chlorophyll and the content of pheophytin can be used as criteria for the early diagnosis of barley plant damage by a fungal pathogen and for assessing the degree of degree of infection.

Keywords: chlorophyll, chlorophyllase, pheophytin, spring barley, *Hordeum vulgare* L., helminthosporiasis, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

For citation: Viks T. N., Kabashnikova L. F. The effect of the pathogenic fungus *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. on chlorophyll degradation in the seedlings of spring barley (*Hordeum vulgare* L.). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 183–193 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-183-193

© Викс Т. Н., Кабашникова Л. Ф., 2026

Введение. Ячмень – одна из ключевых зерновых культур в Республике Беларусь [1]. Хорошая приспособляемость к различным агроклиматическим условиям способствовала распространению ячменя в климатических зонах с большими вариациями температурного режима в течение вегетационного периода. Сегодня по объемам производства ячмень входит в четверку ведущих зерновых культур в мире [2], и его посевные площади в Республике Беларусь, по данным на июль 2024 г., составляют 438,6 тыс. га. В последние годы на территории республики происходит постоянное увеличение посевных площадей озимого ячменя: в 2019 г. – 12 тыс. га, а в 2024 г. – 240 тыс. га [3].

Благодаря своему уникальному химическому составу и полезным свойствам ячмень приобретает все большую востребованность в пищевой промышленности и кулинарии. Зерно ячменя содержит белки и углеводы, включая β-глюкан, липиды, витамины и минералы, его используют для приготовления круп, кофе, муки, а также в производстве солода для пивоваренной, кондитерской и фармацевтической промышленности [4, 5].

Благодаря своим биологическим особенностям ячмень является ценной культурой в севообороте. Он хорошо адаптируется к изменяющимся климатическим условиям, устойчив к засухе, способен произрастать в холодных регионах, имеет короткий вегетационный период, что позволяет быстро получать урожай зерна [6].

Фитосанитарное состояние посевов – важнейший фактор, определяющий агроэкологические аспекты формирования урожая зерна ячменя высокого качества. Посевы ячменя поражаются грибами *Bipolaris sorokiniana*, видами родов *Fusarium*, *Pyrenophora teres*, *Cochliobolus sativus*, *Blumeria graminis* и др. [7–9]. В Беларуси на зерновых культурах доминирует фузариозно-гельминтоспориозная корневая гниль [10], возбудителем которой является гемибиотрофный гриб *B. sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker, синоним – *Helminthosporium sativum*, который встречается в тканях и на поверхности растений, а также в почве. Инфицирование растения гельминтоспориозной корневой гнилью проходит в две фазы роста гриба: биотрофную, в ходе которой гифы гриба проникают в кутикулу и клеточную стенку живой растительной клетки, а также некротрофную, где гифы гриба попадают в мезофилл и приводят к гибели растения. При заражении растений ячменя грибом *B. sorokiniana* на листьях, стеблях и колосьях появляются темные или темно-серые пятна, которые, сливаясь, вызывают значительные повреждения растения и снижают фотосинтетическую активность листьев [11, 12].

На современном этапе изучение механизмов защитных реакций растений при патогенезе тесно связано с выяснением роли хлоропластов как внутриклеточных сенсоров, тонко реагирующих на внешние раздражители. Врожденный иммунитет (Pattern-Triggered Immunity, PTI) у растений обеспечивает развитие защитной реакции на атаку патогенов, что минимизирует их распространение и в ряде случаев предотвращает инфицирование растительных тканей без каких-либо видимых симптомов поражения [13].

При этом как у восприимчивых, так и у устойчивых сортов часто наблюдаются хлороз и некроз листьев, что связано с нарушением синтеза хлорофилла (Хл, международное обозначение – Chl) и/или его деградацией, а также с нарушением процессов поглощения световой энергии при фотосинтезе. Известно, что при активации иммунной защиты растений в ответ на инфицирование ингибируется биосинтез Хл как защитная реакция, обеспечивающая снижение энергетических затрат в растительной клетке [14]. Однако не всегда инфицирование растений приводит к уменьшению количества фотосинтетических пигментов. Некоторые гемибиотрофные грибы способны выделять специализированные эффекторные белки в клетки растений, создавая благоприятную среду для своего роста и развития, и только после этого начинают подавлять иммунитет растения-хозяина [15–17]. В этой связи проблема ранней диагностики заражения с учетом особенностей конкретного растительного организма и патогена приобретает высокую актуальность и значимость как в научном, так и в практическом аспектах. Важным критерием оценки степени развития патологического процесса в растениях является такой параметр состояния аппарата фотосинтеза, как количество фотосинтетических пигментов [18].

В настоящее время не до конца изучены скоростные ограничения распада Хл и регуляции катаболических ферментов при воздействии стрессовых факторов. Первичными продуктами деградации Хл являются либо водорастворимый хлорофиллид (Хлд, международное обозначение – Chlide),

который образуется путем удаления боковой цепи фитола из молекулы Хл, либо феофитин (Фео, международное обозначение – Pheo), образующийся в результате удаления иона магния из тетрапиррольного пигментного кольца [19].

Гидролитическое удаление фитольного хвоста считается ключевым этапом в различных физиологических процессах, таких как реутилизация Хл при восстановлении фотосистемы, цикл Хл при изменении размера антенн и расщепление Хл при старении листьев и созревании плодов [20]. Кроме того, фитол является компонентом токоферолов, основной формы необходимого для человека витамина Е, который образуется в результате гидролиза Хл. Однако истинный фермент, ответственный за отщепление фитола от молекулы Хл, до сих пор не найден. Хлорофиллаза (Хлаза, международное название – CLH), открытая более века назад, была первым ферментом, способным к дефитолизации *in vitro*, но ее роль в метаболизме Хл подвергается сомнению и остается предметом дискуссий. Недавно в результате генетических исследований были выявлены новые дефитилазы, а именно феофитиназа (Pheophytin Pheophorbide Hydrolase, PPH) и хлорофиллдефитилаза 1 (CLD1), что указывает на то, что дефитолизация в катаболизме Хл включает в себя различные компоненты и является более сложным процессом, чем считалось ранее. На основе гомологии последовательностей, субстратной специфичности и субклеточной локализации Хлазы, PPH и CLD1 относятся к разным типам дефитилаз, что побудило исследователей начать пересмотр существующих представлений о метаболизме Хл [20].

Хлаза – это Хл-Хлд-гидролаза (EC 3.1.1.14), фермент, который катализирует превращение Хл в Хлд. Выявлена специфическая активность Хлазы в растениях с различной окраской листьев, приспособленных к различному освещению, а также зависимость активности фермента от стадии развития растений [21, 22]. Долгое время Хлаза считалась первым ферментом, катализирующим деградацию Хл в стареющих листьях [21, 23], поскольку ее активность коррелировала с пониженным содержанием Хл в стареющих листьях и в ответе на этилен во время созревания плодов. Однако активность Хлазы наблюдается как в зеленых, так и в зеленеющих проростках, что играет роль в обновлении Хл. Кроме того, активность Хлазы присутствует в оболочке хлоропластов [24]. Недавно было обнаружено, что Хлаза в *Arabidopsis* находится в развивающихся, а не в зрелых хлоропластах и играет роль в защите молодых листьев от долгосрочного фотоповреждения, катализируя синтез Хл в цикле восстановления фотосистемы II (ФС II) [20].

Несмотря на то что фермент Хлаза известен уже 100 лет, кодирующие его гены были найдены у *Arabidopsis* лишь в 1999 г. Геном *Arabidopsis* содержит два гена, кодирующие, как предполагается, белки Хлазы. AtCLH1 индуцируется во время атаки патогена и старении, тогда как изоформа AtCLH2 функционирует как конститутивный фермент, гидролизующий Хл [25]. Изначально Хлазу неоднократно обнаруживали во фракциях хлоропластов, а их активность связывали с фотосинтетическими мембранами. Однако AtCLH1 и AtCLH2, слитые с зеленым флуоресцентным белком (GFP), наблюдались вне хлоропластов, что подразумевает, что ни одна из изоформ AtCLH не локализуется в хлоропластах. Кроме того, было обнаружено, что субклеточная локализация CLH1-GFP у *Chlamydomonas reinhardtii* также была вне хлоропласта [26]. Более подробные исследования субклеточной локализации фермента были проведены позже, и было обнаружено, что нативные AtCLH1 и AtCLH2 находятся в эндоплазматическом ретикулуме и тонопласте [21].

Таким образом, исследование активности Хлазы дает возможность изучить некоторые механизмы адаптации пигментного аппарата к действию патогенов, так как ответная реакция растения на действие инфицирующего фактора может быть связана с изменением направленности действия ферментов, определяющих соотношение процессов синтеза и гидролиза Хл.

В функционирующем хлоропласте почти все формы Хл находятся в связанном с белками состоянии, что позволяет преобразовывать световую энергию в энергию химических соединений, поддерживающих метаболические процессы в растении. В настоящее время принято считать [27], что первичные процессы катаболизма Хл происходят в хлоропластах и начинаются с превращения Хл *b* в Хл *a*. После этого с участием низкомолекулярных хелатирующих агентов металлов ион магния (Mg^{2+}) удаляется из молекулы Хл *a* и образуется Фео *a*, который затем расщепляется с помощью фермента PPH, и образуются фитол и феофорбид *a* [28].

РРН – это локализованная в хлоропластах α/β-гидролаза с ключевым остатком серина в активном центре [29]. Отсутствие РРН у различных видов растений приводит к сохранению зеленого цвета листьев. Интересно, что мутанты РРН накапливают Фео *a in vivo*, тогда как *in vitro* было показано, что РРН специфически гидролизует Фео, не принимая Хл в качестве субстрата. Эта особенность обсуждается в литературе как способ биохимического разделения путей расщепления и биосинтеза Хл. Действительно, Хлд, продукт активности Хлазы, также является предпоследним промежуточным продуктом биосинтеза Хл. Таким образом, дехелатирование иона Mg^{2+}, предшествующее отщеплению фитола от молекулы Хл, биохимическим способом разделяет анаболический и катаболический пути метаболизма Хл. Кроме того, биотехнологическое искусственное направление CLH1 в хлоропласты *Arabidopsis* приводит к развитию апоптоза, зависящему от света, что указывает на то, что образование Хлд из Хл является высокофототоксичным [30]. Это объясняет необходимость использования РРН в качестве основного фермента гидролиза фитола во время расщепления Хл. Однако лежащий в основе молекулярный механизм, определяющий высокую субстратную специфичность РРН по отношению к Фео, остается неизвестным [29].

Анализ литературных данных показывает, что, несмотря на длительное исследование разрушения Хл, многие вопросы об активности Хлазы, роли Фео и Хлд как индикаторов стресса и потенциальных элементов защиты растений остаются без ответов.

В этой связи целью исследования являлось выяснение характера влияния патогенного гриба *B. sorokiniana* на деградацию хлорофилловых пигментов на разных этапах развития хлоропластов ячменя, что является важной научной задачей, направленной на раскрытие механизмов формирования иммунного ответа злаковых растений при гельминтоспориозе.

Объекты и методы исследования. В качестве объектов исследований использованы первые листья зеленых проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) сорта Рейдер белорусской селекции. Перед посевом зерна замачивали в растворе марганцевокислого калия в течение 10 мин. Проростки выращивали на сетках на водопроводной воде в климатической камере на полихроматическом белом свету (120 мкмоль квантов · $м^{-2}с^{-1}$**)** с фотопериодом 16 ч свет/8 ч темнота, при температуре 22 °С. Интактные зеленые проростки ячменя разного возраста (3-, 7- и 10-дневные) обрабатывали суспензией, содержащей споры гриба *B. sorokiniana* (10^6 спор/мл) и анализировали через 48 ч после заражения (5-, 9- и 12-дневные). Контролем служили растения, обработанные дистиллированной водой.

Анализ степени инфицирования растений осуществляли визуально путем подсчета общего количества пораженных проростков в разных вариантах опыта. Для этого в каждом варианте использовали по 20 проростков, схожих в начале эксперимента по морфологическим параметрам.

Определение содержания Хл и Хлд проводили согласно модифицированному методу, изложенному в [31]. Листовые диски (0,2 г) гомогенизировали в предварительно охлажденной фарфоровой ступке фарфоровым пестиком в 6 мл 80%-го ацетона и центрифугировали в течение 6 мин на центрифуге TDL5M (Китай). Аликвоты по 2 мл из каждого образца добавляли в центрифужные пробирки, содержащие 3 мл гексана и 0,5 мл 10 мМ КОН, перемешивали и центрифугировали для разделения фаз при 12 000 × g в течение 2 мин. Содержание Хл измеряли в гексановой фазе, а Хлд – в ацетоновой фазе спектрофотометрическим методом на спектрофотометре Solar UV-VIS PB 2201 (СОЛАР, Республика Беларусь) с использованием формул:

$$\text{Хл } a \text{ (Хлд } a) = 12{,}7 \times A_{663} - 2{,}69 \times A_{645},$$

$$\text{Хл } b \text{ (Хлд } b) \text{ [мкг/мл}^{-1}] = 22{,}9 \times A_{645} - 4{,}68 \times A_{663},$$

где Хл *a* – содержание Хл *a* в мкг/$мл^{-1}$; Хл *b* – содержание Хл *b* в мкг/$мл^{-1}$; Хлд *a* – содержание Хлд *a* в мкг/$мл^{-1}$; Хлд *b* – содержание Хлд *b* в мкг/$мл^{-1}$; A_{663} – оптическая плотность при длине волны 663 нм; A_{645} – оптическая плотность при длине волны 645 нм.

Содержание фитольных и бесфитольных форм Хл выражали в пересчете на сырую массу листа.

Для определения активности Хлазы отбирали две навески, в первой из которых определяли содержание нативных фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов, как описано выше. Во второй навеске определяли содержание Хлд после действия Хлазы. Для этого листья растирали в 60%-м ацетоне в присутствии $CaCO_3$ и инкубировали в течение 1 ч в темноте. Реакцию останавливали добавлением 99,5%-го ацетона до конечной концентрации 80 %. Об активности Хлазы судили по количеству Хлд, образовавшегося в пробе после 1 ч инкубации в темноте, и выражали в процентах к общему содержанию зеленых пигментов в первой навеске.

Для определения содержания Фео *a* навески растительного материала по 25 мг растирали в фарфоровой ступке в 5 мл 90%-го ацетона. Определяли оптическую плотность при длинах волн 664 и 750 нм. Далее из экстрактов отбирали аликвоты по 2 мл и в них добавляли 0,1 мл 0,1 М HCl, перемешивали и измеряли оптическую плотность при длинах волн 665 и 750 нм. Содержание Хл *a* и Фео *a* определяли на спектрофлуориметре Solar CM 2206 (СОЛАР) и расчитывали по формулам, предложенным в работе [32]:

$$C_{\text{Хл } a} = (((D_{664} - D_{750}) - (D_{665} - D_{750}))V_1) / 26{,}7V_2,$$

$$C_{\text{Фео } a} = ((1{,}7 \times (D_{665} - D_{750}) - (D_{664} - D_{750}))V_1) / 26{,}7V_2,$$

где $C_{\text{Хл } a}$, $C_{\text{Фео } a}$ – концентрация Хл *a* и Фео *a* (мг/мл); D_{664}, D_{665}, D_{750} – оптическая плотность при длинах волн 664, 665 и 750 нм; 26,7 – поправка на поглощение, равная произведению коэффициента поглощения для Хл *a* при 664 нм (11) и отношения, выражающего коррекцию на подкисление (2,43); V_1 и V_2 – объемы экстрактов до и после добавления HCl соответственно (мл).

Для статистической обработки данных использовали стандартные пакеты программ Excel 2021, SigmaPlot 16.0 и статистические методы, принятые в области биологических исследований [33].

Приведены средние значения из трех независимых экспериментов и их стандартные ошибки. Различия по сравнению с контролем считали достоверными при $p \leq 0{,}05$.

Результаты и их обсуждение. Проведен анализ изменения содержания суммарных бесфитольных форм хлорофилловых пигментов (Хлд *a* + Хлд *b*) на фоне изменения фитольных форм (Хл *a* + Хл *b*) в одних и тех же участках листа проростков ячменя сорта Рейдер разного возраста (табл. 1).

Проведенный анализ содержания фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов показал, что в здоровых проростках ячменя суммарное содержание фитольных форм (Хл *a* + Хл *b*) в листьях 5- и 9-дневного возраста практически не различалось, но увеличивалось более чем в 2 раза в 12-дневных растениях. По мере развития первого листа наблюдалось снижение содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*): в 9-дневных листьях – в 2 раза, а в 12-дневных – в 6,3 раза по сравнению с молодыми 5-дневными листьями.

Таблица 1. **Изменение содержания фитолсодержащих форм хлорофиллов (Хл *a* + Хл *b*) и бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) в листьях проростков ярового ячменя сорта Рейдер при инфицировании *B. sorokiniana***

Table 1. **Changes in the content of phytol-containing forms of chlorophyll (Chl *a* + Chl *b*) and phytol-free forms (Chlide *a* + Chlide *b*) in the leaves of spring barley seedlings of the Raider variety infected with *B. sorokiniana***

Возраст листа, дни	Вариант	(Хл *a* + Хл *b*), мг/г	(Хлд *a* + Хлд *b*), мг/г
5	Контроль	1,57 ± 0,02	0,38 ± 0,01
	B. sorokiniana	1,62 ± 0,01	0,27 ± 0,05
9	Контроль	1,58 ± 0,05	0,19 ± 0,01
	B. sorokiniana	1,43 ± 0,02*	0,25 ± 0,01*
12	Контроль	3,51 ± 0,11	0,03 ± 0,01
	B. sorokiniana	2,78 ± 0,05*	0,07 ± 0,02*

Примечание. Здесь и в табл. 2: * – различия достоверны между контролем и вариантом *B. sorokiniana* при $p \leq 0{,}05$.

Инфицирование проростков *B. sorokiniana* вызывало снижение фитолсодержащих форм пигментов на 10 % в зрелых 9-дневных листьях ячменя, а в стареющих 12-дневных – на 21 % по сравнению с соответствующим незараженным контролем. В то время как в 5-дневных молодых листьях количество фитолсодержащих форм (Хл *a* + Хл *b*) в пересчете на единицу сырой массы заметно не изменялось при инфицировании. Как известно, наибольшее количество фитола высвобождается в результате деградации Хл в условиях стресса, а также в процессе старения листьев [34]. Кроме того, установлено, что в ответ на инфицирование промежуточные продукты распада Хл генерируют накопление активных форм кислорода и реакцию гиперчувствительности в растительных тканях, что обеспечивает прямую защиту растительных клеток от инвазии фитопатогенов [17].

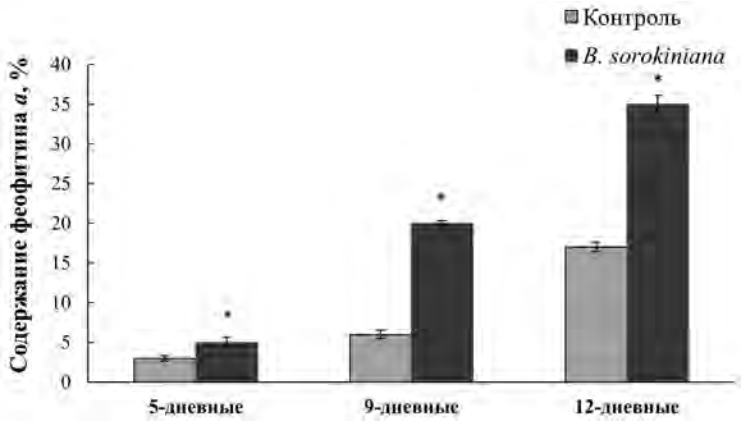
В зараженных 5-дневных листьях ячменя суммарное содержание бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) также статистически значимо не отличалось от контрольных значений, что может быть связано с высокой метаболической активностью молодых растительных клеток. В инфицированных 9-дневных листьях наблюдалось увеличение содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*) в 1,3 раза по сравнению со здоровыми растениями, а в 12-дневных листьях их содержание увеличивалось в 2,3 раза относительно контроля.

Одной из причин снижения содержания фитольных форм Хл в инфицированных листьях ячменя может быть повышение гидролитической активности фермента Хлазы, которая в зрелых 9-дневных проростках превышала контрольные значения в 1,8 раза, а в 5- и 12-дневных листьях – в 1,3 и 1,4 раза соответственно (табл. 2). При этом следует отметить существенное изменение активности фермента на поздних этапах развития здоровых проростков ячменя. Так, в молодых (5-дневных) и зрелых (9-дневных) листьях ячменя активность Хлазы различалась незначительно и составила 10,6 и 12,0 % соответственно, тогда как в 12-дневных проростках отмечено более чем двукратное снижение активности фермента, связанное, по-видимому, с процессом старения. Аналогичные результаты получены в работе [35], где показано снижение активности Хлазы с 10 % в 4-дневных проростках ячменя до 2 % – в 13-дневных. Предполагается, что активность Хлазы регулируется на уровне экспрессии генов, при этом этилен является наиболее эффективным индуктором биосинтеза этого фермента *de novo* как на уровне мРНК, так и на уровне синтеза белка [19]. Кажущееся противоречие наших данных с литературными в части индукции биосинтеза фермента при старении растений может быть связано с изменением локализации фермента в процессе развития растений, который был обнаружен в разных компартментах растительной клетки: эндоплазматическом ретикулуме, тилакоидах хлоропластов или вакуоли [21]. Кроме того, экспериментально было доказано [31], что сверхэкспрессия Хлазы, лишенной 21-й N-концевой аминокислоты (Ser147), которая присуща зрелому белку, приводит к значительному разрушению Хл и хлорозу листьев. Это дает основание предположить, что незрелая Хлаза проникает в хлоропласты по неканоническому механизму и лишена регуляторных ограничений полноразмерного белка. В мембранах хлоропластов происходит процессинг 21-й N-концевой аминокислоты посредством посттрансляционной регуляции, что ограничивает скорость катаболизма Хл.

Таблица 2. **Активность Хлазы (% от контроля) в листьях ячменя сорта Рейдер при грибном заражении *B. sorokiniana***

Table 2. **CHL activity (% of control) in the leaves of barley variety Raider under fungal infection with *B. sorokiniana***

Возраст, дни	Вариант	(Хл *a* + Хл *b*), мг/г	(Хлд *a* + Хлд *b*) после инкубации в темноте	Активность Хлазы, %
5	Контроль	1,57 ± 0,02	0,17 ± 0,01	10,6 ± 0,1
	B. sorokiniana	1,62 ± 0,01	0,22 ± 0,01*	13,8 ± 0,3*
9	Контроль	1,58 ± 0,05	0,19 ± 0,02	12,0 ± 1,1
	B. sorokiniana	1,43 ± 0,02*	0,30 ± 0,03*	21,04 ± 0,1*
12	Контроль	3,51 ± 0,11	0,15 ± 0,03	4,2 ± 0,3
	B. sorokiniana	2,78 ± 0,05*	0,16 ± 0,02	5,7 ± 0,1*



Влияние патогенного гриба *B. sorokiniana* на содержание Фео *a* в проростках ярового ячменя разного возраста (* – различия достоверны между контролем и вариантом *B. sorokiniana* при $p \leq 0{,}05$)

The effect of the pathogenic fungus *B. sorokiniana* on the content of Pheo *a* in the spring barley seedlings of different ages (* – differences are significant between the control and variant *B. sorokiniana* at $p \leq 0.05$)

На рисунке показаны результаты изменения степени феофитинизации Хл в проростках ячменя разного возраста в физиологических условиях и под влиянием патогена *B. sorokiniana*. Фео *a* является производным Хл *a* и накапливается в растении под действием стрессовых факторов разной природы. В литературе имеются данные о том, что умеренный стресс может усиливать деградацию Хл и в то же время запускать в растениях защитные механизмы, которые позволяют фотосинтетическому аппарату адаптироваться к изменяющимся условиям, не допуская деградации и распада пигментов до образования Фео [36].

В наших экспериментах установлено, что в инфицированных листьях ячменя происходило накопление Фео *a* на всех этапах развития проростков. Так, в молодых 5-дневных листьях содержание Фео *a* увеличилось в 1,7 раза по сравнению со здоровыми растениями. В зрелых 9-дневных и стареющих 12-дневных проростках степень феофитинизации возрастала в 3,3 раза (до 20 %) и в 2,1 раза (до 35 %) соответственно по сравнению с контролем. Степень феофитинизации, по-видимому, отражает также процесс старения проростков ячменя, поскольку в 12-дневных здоровых растениях содержание Фео *a* составило 17 %, что превышало в 2,8 и 5,7 раза этот уровень у 9-дневных и 5-дневных проростков соответственно. В целом, результаты анализа деградации Хл указывают на более высокую активность феофитинизации в зрелых и стареющих листьях как в здоровых, так и в инфицированных проростках ячменя.

Известно, что одним из показателей развития окислительного стресса в растительной клетке служит избыточное накопление Фео, который в нормальных условиях содержится в клетке в крайне низких концентрациях и выполняет функцию первичного акцептора электронов в ФС II [37]. Повышенное количество Фео является не просто показателем развития окислительного стресса, при котором происходит модификация молекул Хл с образованием безметальных порфиринов, это также потенциально опасное состояние с точки зрения усиления развития окислительного стресса, поскольку Фео – мощный фотосенсибилизатор, способный на свету генерировать синглетный молекулярный кислород [38]. Обнаружение факта накопления Фео в листьях ячменя сорта Рейдер в условиях инфицирования фитопатогеном может указывать на активацию окислительных процессов в растительных клетках.

Заключение. Изучено влияние патогенного гриба *B. sorokiniana* на содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов на разных этапах развития проростков ячменя. Установлено, что инфицирование патогеном не оказывало существенного влияния на содержание фитольных и бесфитольных форм пигментов в молодых 5-дневных листьях ячменя, тогда как в проростках 9- и 12-дневного возраста обнаружено снижение содержания фитолсодержащих форм (Хл *a* + Хл *b*) на фоне увеличения суммарного содержания бесфитольных форм (Хлд *a* + Хлд *b*), что особенно сильно было выражено в стареющих 12-дневных листьях ячменя. Установлено,

что инфицирование приводит к увеличению активности Хлазы на всех изученных этапах развития проростков, однако наиболее высокая активность фермента была характерна для зрелых 9-дневных листьев ячменя.

Усиление накопления Фео *a* обнаружено в 9- и 12-дневных листьях ячменя по сравнению с 5-дневными проростками, что может быть связано с более поздними этапами развития первого листа. При этом заражение *B. sorokiniana* вызывало накопление Фео *a* в листьях независимо от возраста проростков. Проведенный анализ указывает на более высокую степень феофитинизации Хл с увеличением возраста проростков ячменя, которая еще больше усиливается в результате инфицирования грибным патогеном.

В целом полученные результаты выявили возрастные изменения начальных стадий деградации Хл в первых листьях ячменя и при инфицировании грибным патогеном *B. sorokiniana*. Обнаруженные особенности динамики фонда хлорофилловых пигментов в процессе развития первого листа создают научно-методические предпосылки для дальнейшего изучения механизмов формирования устойчивости ярового ячменя к гельминтоспориозу. Такие пигментные показатели, как содержание фитольных и бесфитольных форм хлорофилловых пигментов и содержание Фео, могут быть использованы в качестве критериев для ранней диагностики поражения растений грибным патогеном и для оценки степени инфекционного заражения.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ (проект № Б24М-010).

Авторы выражают благодарность сотрудникам Научно-практического центра НАН Беларуси по земледелию: А. А. Зубковичу, канд. с.-х. наук, руководителю отдела ячменя, за научную консультацию и предоставленный семенной материл сорта ярового ячменя Рейдер, а также Ю. А. Сущевич, канд. с.-х. наук, заведующему лабораторией иммунитета, за предоставленную культуру гриба *B. sorokiniana* и консультации по его выращиванию и процедуре инокуляции растений.

Acknowledgements. The work was carried out with the financial support of the BRFFR (project No. B24M-010).

The authors express their gratitude to the staff of the Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Agriculture: Zubkovich A. A., Ph. D. (Agr.), the Head of the Barley Department, for scientific advice and provided seed material of the spring barley variety Raider, as well as Yu. A. Sushchevich, Ph. D. (Agr.), the Head of the Laboratory of Immunity for provided a culture of the fungus *B. sorokiniana* and advice on its cultivation and plant inoculation procedure.

Список использованных источников

1. Унифицированный классификатор ячменя *Hordeum* L. spp. / Ф. И. Привалов, И. С. Матыс, А. А. Зубкович [и др.]; НАН Беларуси, Науч.-практ. центр по земледелию. – Мн.: [б. и.], 2012. – 44 с.

2. Cold Conditioned: Discovery of Novel Alleles for Low-Temperature Tolerance in the Vavilov Barley Collection / A. H. Sallam, K. P. Smith, G. Hu [et al.] // Frontiers in Plant Science. – 2021. – Vol. 12. – Art. 800284. https://doi.org /10.3389/fpls.2021.800284

3. Сельское хозяйство Республики Беларусь, [2019–2023]: стат. буклет / редкол.: И. В. Медведева (пред.), Е. И. Кухаревич, Ж. Н. Василевская [и др.]. – Мн.: Нац. стат. ком. Респ. Беларусь, 2024. – 36 с.

4. Kumari, S. G. Barley / S. G. Kumari, K. M. Makkouk, A. Najar // Viral Diseases of Field and Horticultural Crops / ed. L. P. Awasthi. – London [et al.], 2023. – Ch. 6. – P. 55–61. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90899-3.00076-8

5. Barley phytochemicals and health promoting benefits: A comprehensive review / R. Raj, R. Shams, V. K. Pandey [et al.] // Journal of Agriculture and Food Research. – 2023. – Vol. 14. – Art. 100677. https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100677

6. Root rots of spring barley, their harmfulness and the basic effective protection measures / L. V. Zhukova, S. V. Stankevych, V. P. Turenko [et al.] // Ukrainian Journal of Ecology. – 2019. – Vol. 9, N 2. – P. 232–238.

7. Изменение видового состава возбудителей листовых болезней ячменя в России и Беларуси / О. С. Афанасенко, Н. В. Мироненко, А. В. Анисимова [и др.] // Современная микология в России: материалы III Междунар. микол. форума, Москва, 14–15 апр. 2015 г. / Нац. акад. микологии; гл. ред. Ю. Т. Дьяков. – М., 2015. – Т. 5. – С. 5–7.

8. Видовой состав возбудителей болезней озимого ячменя / Л. Г. Коготько, А. В. Какшинцев, О. Ю. Баранов, Л. В. Можаровская // Земледелие и растениеводство. – 2019. – № 4. – С. 12–18.

9. Różewicz, M. The Most Important Fungal Diseases of Cereals – Problems and Possible Solutions / M. Różewicz, M. Wyzińska, J. Grabiński // Agronomy. – 2021. – Vol. 11, N 4. – Art. 714. https://doi.org/10.3390/agronomy11040714

10. Корневая гниль зерновых культур и роль инфицированности семян в ее развитии / А. Г. Жуковский, Н. А. Крупенько, С. Ф. Буга [и др.] // Защита растений: сб. науч. тр. / редкол.: Л. И. Трепашко (гл. ред.), С. В. Сорока, С. Ф. Буга [и др.]. – Мн., 2018. – Вып. 42. – С. 84–95.

11. Wiewióra, B. The Infection of Barley at Different Growth Stages by *Bipolaris sorokiniana* and Its Effect on Plant Yield and Sowing Value / B. Wiewióra, G. Żurek // Agronomy. – 2024. – Vol. 14, N 6. – Art. 1322. https://doi.org/10.3390/agronomy14061322

12. Al-Sadi, A. M. *Bipolaris sorokiniana* – Induced Black Point, Common Root Rot, and Spot Blotch Diseases of Wheat: A Review / A. M. Al-Sadi // Frontiers in Cellular and Infection Microbiology. – 2021. – Vol. 11. – Art. 584899. https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.584899

13. Кабашникова, Л. Ф. Молекулярные механизмы взаимодействия растений и фитопатогенов: врожденный иммунитет / Л. Ф. Кабашникова // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. – 2018. – № 2. – С. 26–37.

14. Cheaib, A. Responses to the Infection with Plant Pathogens / A. Cheaib, N. Killiny // Molecular Plant-Microbe Interaction. – 2025. – Vol. 38, N 1. – P. 9–29. https://doi.org/10.1094/mpmi-05-24-0052-cr

15. Challenges and progress towards understanding the role of effectors in plant-fungal interactions / M. Rafiqi, J. G. Ellis, V. A. Ludowici [et al.] // Current Opinion in Plant Biology. – 2012. – Vol. 15, N 4. – P. 477–482. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.003

16. Chloroplasts play a central role in plant defence and are targeted by pathogen effectors/ M. de Torres Zabala, G. Littlejohn, S. Jayaraman [et al.] // Nature plants. – 2015. – Vol. 1, N 6. – Art. 15074. https://doi.org/10.1038/nplants.2015.74

17. A fungal pathogen suppresses host leaf senescence to increase infection / Y. Li, X. Qu, W. Yang [et al.] // Nature Communications. – 2025. – Vol. 16, N 1. – Art. 2864. https://doi.org/10.1038/s41467-025-58277-5

18. Кабашникова, Л. Ф. Прайминг защитных реакций в растениях при патогенезе: приобретенный иммунитет / Л. Ф. Кабашникова // Журнал Белорусского государственного университета. Экология. – 2020. – № 4. – С. 19–29.

19. Syvash, O. O. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues / O. O. Syvash, O. K. Zolotareva // Biotechnologia Acta. – 2017. – Vol. 10, N 3. – P. 20–30. https://doi.org/ 10.15407/biotech10.03.020

20. Lin, Y.-P. Chlorophyll dephytylation in chlorophyll metabolism: a simple reaction catalyzed by various enzymes / Y.-P. Lin, Y.-Y. Charng // Plant Science. – 2021. – Vol. 302, N 1. – Art. 110682. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110682

21. Chlorophyllase, a Common Plant Hydrolase Enzyme with a Long History, Is Still a Puzzle / X. Hu, I. Khan, Q. Jiao [et al.] // Genes. – 2021. – Vol. 12, N 12. – Art. 1871. https://doi.org/10.3390/genes12121871

22. Тюлькова, Е. Г. Деградация хлорофилла в листьях овсяницы тростниковой (*Festuca arundinacea*) при действии летучих органических соединений и бенз(а)пирена / Е. Г. Тюлькова, Г. Е. Савченко, Л. Ф. Кабашникова // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2022. – № 4. – С. 363–373.

23. Tanaka, A. Chlorophyll metabolism / A. Tanaka, R. Tanaka // Current Opinion in Plant Biology. – 2006. – Vol. 9, N 3. – P. 248–255. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.011

24. Chlorophyllase activity in green and non-green tissues of variegated plants / M. C.-M. Chen, P.-Y. Chao, M.-Y. Huang [et al.] // South African Journal of Botany. – 2012. – Vol. 81. – C. 44–49. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.04.004

25. Сиваш, А. А. Катаболизм хлорофилла в растении / А. А. Сиваш, Е. К. Золотарёва // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія біологія. – 2013. – Віп. 3, № 30. – С. 6–17.

26. A Novel Recombinant Chlorophyllase1 from *Chlamydomonas reinhardtii* for the Production of Chlorophyllide Derivatives / Y.-L. Chou, Ch.-Y. Ko, Ch.-Ch. Yen [et al.] // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2015. – Vol. 63. – P. 9496–9503. https://doi.org/ 10.1021/acs.jafc.5b02787

27. Смоликова, Г. Н. Фотосинтез в семенах хлороэмбриофитов / Г. Н. Смоликова, С. С. Медведев // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, № 1. – С. 3–16.

28. Chlorophyll Degradation: The Tocopherol Biosynthesis-Related Phytol Hydrolase in Arabidopsis Seeds Is Still Missing / W. Zhang, T. Liu, G. Ren [et al.] // Plant Physiology. – 2014. – Vol. 166, N 1. – P. 70–79. https://doi.org/10.1104/pp.114.243709

29. Catalytic and structural properties of pheophytinase, the phytol esterase involved in chlorophyll breakdown / L. Guyer, K. Salinger, U. Krügel, S. Hörtensteiner // Journal of Experimental Botany. – 2018. – Vol. 69, N 4. – P. 879–889. https://doi.org/10.1093/jxb/erx326

30. Reexamination of Chlorophyllase Function Implies Its Involvement in Defense against Chewing Herbivores / X. Hu, S. Makita, S. Schelbert [et al.] // Plant Physiology. – 2015. – Vol. 167, N 3. – P. 660–670. https://doi.org/10.1104/pp.114.252023

31. Chlorophyllase Is a Rate-Limiting Enzyme in Chlorophyll Catabolism and Is Posttranslationally Regulated / S. Harpaz-Saad, T. Azoulay, T. Arazi [et al.] // The Plant Cell. – 2007. – Vol. 19, N 3. – P. 1007–1022. https://doi.org/ 10.1105/tpc.107.050633

32. Radojevic, M. Practical Environmental Analysis / M. Radojevic, V. N. Bashkin. – Cambridge: Royal Society of Chemistry, 2006. – 480 c.

33. Рокицкий, П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокицкий. – 3-е изд., испр. – Мн.: Вышэйш. шк., 1973. – 320 с.

34. Phytol derived from chlorophyll hydrolysis in plants is metabolized via phytenal / P. Gutbrod, W. Yang, G. V. Grujicic [et al.] // Journal of Biological Chemistry. – 2021. – Vol. 296. – Art. 100530. https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100530

35. Состояние фонда хлорофилловых пигментов в проростках ячменя разного возраста в условиях теплового шока и водного дефицита / Н. Л. Пшибытко, Л. Н. Калитухо, Н. Б. Жаворонкова, Л. Ф. Кабашникова // Физология растений. – 2004. – Т. 51, № 1. – С. 15–20.

36. Agathokleous, E. Testing phaeophytinization as an index of ozone stress in trees / E. Agathokleous, M. Kitao, T. Koike // Journal of Forestry Research. – 2023. – Vol. 34, N 4. – P. 1167–1174. https://doi.org/10.1007/s11676-022-01556-4

37. Аверина, Н. Г. Изучение феофитинизации хлорофилла под действием хелаторов металлов пиридинового ряда / Н. Г. Аверина, Н. В. Шалыго, Н. Н. Линник // Физиология растений. – 1991. – Т. 38, № 6. – С. 1059–1065.

38. Krasnovsky, A. A. Singlet oxygen and primary mechanisms of photodynamic therapy and photodynamic diseases / A. A. Krasnovsky // Photodynamic therapy at the cellular level / ed. A. B. Uzdensky. – Trivandrum, 2007. – P. 17–62.

References

1. Privalov F. I., Matys I. S., Zubkovich A. A., Poznyak E. I., Shashko Yu. K., Sushchevich Yu. A., Kadyrov M. A. *Unified classifier of barley Hordeum L. spp.* Minsk, s. n., 2012. 44 p. (in Russian).

2. Sallam A. H, Smith K. P., Hu G., Sherman J., Baenziger P. S., Wiersma J. [et al.]. Cold Conditioned: Discovery of Novel Alleles for Low-Temperature Tolerance in the Vavilov Barley Collection. *Frontiers in Plant Science*, 2021, vol. 12, art. 800284. https://doi.org /10.3389/fpls.2021.800284

3. Medvedeva I. V., Kukharevich E. I., Vasilevskaya Zh. N., Tarasyuk N. V., Zhigarev T. P., Letko O. V., Kondratenko E. G., Palkovskaya E. M., Zharikova A. V. (eds.). *Agriculture of the Republic of Belarus, [2019–2023]: statistical booklet*. Minsk, National Statistical Committee of the Republic of Belarus, 2024. 36 p. (in Russian).

4. Kumari S. G., Makkouk K. M., Najar A. Chapter 6- Barley: Section III Viral Diseases of Field Crops. *Viral Diseases of Field and Horticultural Crops*. London, 2023, ch. 6, pp. 55–61. https://doi.org/10.1016/B978-0-323-90899-3.00076-8

5. Raj R., Shams R., Pandey V. K., Dash K. K., Singh P., Bashir O. Barley phytochemicals and health promoting benefits: A comprehensive review. *Journal of Agriculture and Food Research*, 2023, vol. 14, art. 100677. https://doi.org/10.1016/j.jafr.2023.100677

6. Zhukova L. V., Stankevych S. V., Turenko V. P., Bezpal'ko V. V., Zabrodina I. V., Bondarenko S. V., Poedinceva A. A., Golovan L. V., Klymenko I. V., Melenti V. O. Root rots of spring barley, their harmfulness and the basic effective protection measures. *Ukrainian Journal of Ecology*, 2019, vol. 9, no. 2, pp. 232–238.

7. Afanasenko O. S., Mironenko N. V., Anisimova A. V., Baranova O. A., Zubkovich A. A., Marchuk O. V., Batakova O. B., Murugova G. A. Changes in the species composition of pathogens of leaf diseases of barley in Russia and Belarus *Sovremennaya mikologiya v Rossii: materialy III Mezhdunarodnogo mikologicheskogo foruma, Moskva, 14–15 aprelya 2015 goda. Tom 5* [Modern mycology in Russia: Proceedings of the III International Mycological Forum, Moscow, April 14–15, 2015. Vol. 5]. Moscow, 2015, pp. 5–7 (in Russian).

8. Kogot'ko L. G., Kakshintsev A. V., Baranov O. Yu., Mozharovskaya L. V. Species composition of pathogens of winter barley diseases. *Zemledelie i rastenievodstvo = Crop farming and plant growing*, 2019, no. 4, pp. 12–18 (in Russian).

9. Różewicz M., Wyzińska M., Grabiński J. The Most Important Fungal Diseases of Cereals – Problems and Possible Solutions. *Agronomy*, 2021, vol. 11, no. 4, art. 714. https://doi.org/10.3390/agronomy1104071

10. Zhukovskii A. G., Krupen'ko N. A., Buga S. F., Poplavskaya N. G., Zhukovskaya A. A., Radivon V. A., Khalaev A. N., Zhuk E. I., Radyna A. A., Leshkevich V. G., Burnos N. A., Kryzhanovskaya I. N. Root rot of grain crops and seed affection role in its severity. *Zashchita rastenii: sbornik nauchnykh trudov* [Plant Protection: A Collection of Scientific Papers]. Minsk, 2018, iss. 42, pp. 84–95 (in Russian).

11. Wiewióra B., Żurek G. The Infection of Barley at Different Growth Stages by *Bipolaris sorokiniana* and Its Effect on Plant Yield and Sowing Value. *Agronomy*, 2024, vol. 14, no. 6, art. 1322. https://doi.org/10.3390/agronomy14061322

12. Al-Sadi A. M. *Bipolaris sorokiniana* – Induced Black Point, Common Root Rot, and Spot Blotch Diseases of Wheat: A Review. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 2021, vol. 11, art. 584899. https://doi.org/10.3389/fcimb.2021.584899

13. Kabashnikova L. F. Molecular mechanisms of plants and phytopathogens interaction: innate immunity. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2018, no. 2, pp. 26–37 (in Russian).

14. Cheaib A., Killiny N. Responses to the Infection with Plant Pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 2025, vol. 38, no. 1, pp. 9–29. https://doi.org/10.1094/mpmi-05-24-0052-cr

15. Rafiqi M., Ellis J. G., Ludowici V. A., Hardham A. R., Dodds P. N. Challenges and progress towards understanding the role of effectors in plant-fungal interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, vol. 15, no. 4, pp. 477–482. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2012.05.003

16. de Torres Zabala M., Littlejohn G., Jayaraman S., Studholme D., Bailey T., Lawson T., Tillich M., Licht D., Bölter B., Delfino L., Truman W., Mansfield J., Smirnoff N., Grant M. Chloroplasts play a central role in plant defence and are targeted by pathogen effectors. *Nature plants*, 2015, vol. 1, no. 6, art. 15074. https://doi.org/10.1038/nplants.2015.74

17. Li Y., Qu X., Yang W., Wu Q., Wang X., Jiang Q., Ma J., Zhang Y., Qi P., Chen G., Zheng Y., Wang X., Wei Y., Xu Q. A fungal pathogen suppresses host leaf senescence to increase infection. *Nature Communications*, 2025, vol. 16, no. 1, art. 2864. https://doi.org/10.1038/s41467-025-58277-5

18. Kabashnikova L. F. Priming of defense responses in plants under pathogenesis: induced immunity. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2020, no. 4, pp. 19–29 (in Russian).

19. Syvash O. O., Zolotareva O. K. Regulation of chlorophyll degradation in plant tissues. *Biotechnologia Acta*, 2017, vol. 10, no. 3, pp. 20–30. https://doi.org/ 10.15407/biotech10.03.020

20. Lin Y.-P., Charng Y.-Y. Chlorophyll dephytylation in chlorophyll metabolism: a simple reaction catalyzed by various enzymes. *Plant Science*, 2021, vol. 302, no. 1, art. 110682. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2020.110682

21. Hu X., Khan I., Jiao Q., Zada A., Jia T. Chlorophyllase, a Common Plant Hydrolase Enzyme with a Long History, Is Still a Puzzle. *Genes*, 2021, vol. 12, no. 12. art. 1871. https://doi.org/10.3390/genes12121871

22. Tyul'kova E. G., Savchenko G. E., Kabashnikova L. F. Degradation of Chlorophyll in the Leaves of Reed Fescue (*Festuca arundinacea*) under the Action of Volatile Organic Compounds and Benz(a)pyrene. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya biologicheskaya = Biology Bulletin*, 2022, no. 4, pp. 363–373 (in Russian).

23. Tanaka A., Tanaka R. Chlorophyll metabolism. *Current Opinion in Plant Biology*, 2006, vol. 9, no. 3, pp. 248–255. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.03.011

24. Chen M. C.-M., Chao P.-Y., Huang M.-Y., Yang J.-H., Yang Z.-W., Lin K.-H., Yang C.-H. Chlorophyllase activity in green and non-green tissues of variegated plants. *South African Journal of Botany*, 2012, vol. 81, pp. 44–49. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2012.04.004

25. Sivash A. A., Zolotareva Ye. K. Chlorophyll catabolism in plants. *Visnik Kharkivs'kogo natsional'nogo agrarnogo universitetu. Seriya biologiya = Bulletin of Kharkiv National Agrarian University. Series Biology*, 2013, vol. 3, no. 30, pp. 6–17 (in Russian).

26. Chou Y.-L., Ko Ch.-Y., Yen Ch.-Ch., Chen L. F., Shaw J. F. A Novel Recombinant Chlorophyllase1 from *Chlamydomonas reinhardtii* for the Production of Chlorophyllide Derivatives. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2015, no. 63, pp. 9496–9503. https://doi.org/ 10.1021/acs.jafc.5b02787

27. Smolikova G. N., Medvedev S. S. Photosynthesis in the seeds of chloroembryophytes. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 2016, vol. 63, no. 1, pp. 3–16 (in Russian).

28. Zhang W., Liu T., Ren G., Hörtensteiner S., Zhou Y., Cahoon E. B., Zhang C. Chlorophyll Degradation: The Tocopherol Biosynthesis-Related Phytol Hydrolase in Arabidopsis Seeds Is Still Missing. *Plant Physiology*, 2014, vol. 166, no. 1, pp. 70–79. https://doi.org/10.1104/pp.114.243709

29. Guyer L., Salinger K., Krügel U., Hörtensteiner S. Catalytic and structural properties of pheophytinase, the phytol esterase involved in chlorophyll breakdown. *Journal of Experimental Botany*, 2018, vol. 69, no. 4, pp. 879–889. https://doi.org/10.1093/jxb/erx326

30. Hu X., Makita S., Schelbert S., Sano S., Ochiai M., Tsuchiya T., Hasegawa S. F., Hörtensteiner S., Tanaka A., Tanaka R. Reexamination of Chlorophyllase Function Implies Its Involvement in Defense against Chewing Herbivores. *Plant Physiology*, 2015, vol. 167, no. 3, pp. 660–670. https://doi.org/10.1104/pp.114.252023

31. Harpaz-Saad S., Azoulay T., Arazi T., Ben-Yaakov E., Mett A., Shiboleth Y. M., Hörtensteiner S., Gidoni D., Gal-On A., Goldschmidt E. E., Eyal Y. Chlorophyllase Is a Rate-Limiting Enzyme in Chlorophyll Catabolism and Is Posttranslationally Regulated. *The Plant Cell*, 2007, vol. 19, no. 3, pp. 1007–1022. https://doi.org/ 10.1105/tpc.107.050633

32. Radojevic M., Bashkin V. N. *Practical Environmental Analysis*. Cambridge, Royal Society of Chemistry, 2006. 480 p.

33. Rokitskii, P. F. *Biological statistics. 3rd ed.* Minsk, Vysheishaya shkola Publ., 1973. 320 p. (in Russian).

34. Gutbrod P., Yang W., Grujicic G. V., Peisker H., Gutbrod K., Du L. F., Dörmann P. Phytol derived from chlorophyll hydrolysis in plants is metabolized via phytenal. *Journal of Biological Chemistry*, 2021, vol. 296, art. 100530. https://doi.org/10.1016/j.jbc.2021.100530

35. Pshibytko N. L., Kalitukho L. N., Zhavoronkova N. B., Kabashnikova L. F. The pool of chlorophyllous pigments in barley seedlings of different ages under heat shock and water deficit. *Russian Journal of Plant Physiology*, 2004, vol. 51, no. 1, pp. 15–20. https://doi.org/10.1023/B:RUPP.0000011298.49731.f5

36. Agathokleous E., Kitao M., Koike T. Testing phaeophytinization as an index of ozone stress in trees. *Journal of Forestry Research*, 2023, vol. 34, no. 4, pp. 1167–1174. https://doi.org/10.1007/s11676-022-01556-4

37. Averina N. G., Shalygo N. V., Linnik N. N. Study of chlorophyll pheophytinization under the action of metal chelators of the pyridine series. *Fiziologiya rastenii = Russian Journal of Plant Physiology*, 1991, vol. 38, no. 6, pp. 1059–1065 (in Russian).

38. Krasnovsky A. A. Singlet oxygen and primary mechanisms of photodynamic therapy and photodynamic diseases. *Photodynamic therapy at the cellular level*. Trivandrum, 2007, pp. 17–62.

Информация об авторах

Викс Татьяна Николаевна – науч. сотрудник. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vikstatiana@ibce.by

Кабашникова Людмила Федоровна – член-корреспондент, д-р биол. наук, профессор, заведующий лабораторией. Институт биофизики и клеточной инженерии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kabashnikova@ibce.by

Information about the authors

Tatsiana N. Viks – 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: vikstatiana@ibce.by

Liudmila F. Kabashnikova – Corresponding Member, D. Sc. (Biol.), Professor, 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: kabashnikova@ibce.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 577.218:575.167
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-194-203

Поступила в редакцию 10.09.2025
Received 10.09.2025

А. Н. Заинчковская, Е. А. Фомина, О. Ю. Урбанович

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

ВЛИЯНИЕ ХОЛОДОВОГО СТРЕССА НА УРОВЕНЬ ЭКСПРЕССИИ ОТДЕЛЬНЫХ *CBF*-ГЕНОВ У СОРТОВ ОЗИМОЙ ПШЕНИЦЫ В МОДЕЛИРУЕМЫХ УСЛОВИЯХ

Аннотация. Проведено исследование уровня экспрессии генов *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19*, *CBF21* методом ПЦР в режиме реального времени в условиях моделирования холодового стресса у сортов озимой пшеницы Иркутская, Гирлянда и Кубус, обладающих различным уровнем морозостойкости. Показано, что ген *CBF3* не экспрессируется при температуре +4 °С. Уровень его экспрессии возрастает по мере снижения температуры до –4 °С и достигает максимума у сорта Гирлянда, превышая значения в контроле в 407 и 363 раза через 2 и 24 ч соответственно. Для гена *CBF15.2* выявлено 2 основных пика экспрессии у всех исследуемых сортов через 2 ч после снижения температуры до –2 °С и через 2 ч после снижения температуры до –4 °С. Профиль экспрессии гена *CBF19* характеризуется самой выраженной реакцией на воздействие холодового стресса у исследуемых сортов при снижении температуры до +4 °С, а также через 24 ч при ее снижении до –2 °С у сортов Иркутская и Кубус. Наибольшее увеличение уровня экспрессии гена *CBF21* (в 45 раз) выявлено для сорта Гирлянда через 24 ч после снижения температуры до –2 °С. Результаты показывают, что уровень экспрессии генов увеличивается как на начальных (гены *CBF19* и *CBF21*), так и на промежуточных (гены *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19* и *CBF21*) и конечных этапах (гены *CBF3* и *CBF15.2*) моделирования холодового стресса. Он зависит от генотипа и в целом больше у зимостойкого сорта Гирлянда. Результаты могут быть использованы для оценки потенциала устойчивости образцов пшеницы к холодовому воздействию.

Ключевые слова: озимая пшеница, холодовой стресс, морозоустойчивость, транскрипционные факторы, *CBF*-гены

Для цитирования: Заинчковская, А. Н. Влияние холодового стресса на уровень экспрессии отдельных *CBF*-генов у сортов озимой пшеницы в моделируемых условиях / А. Н. Заинчковская, Е. А. Фомина, О. Ю. Урбанович // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 194–203. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-194-203

Anna N. Zainchkovskaya, Elena A. Fomina, Oksana Yu. Urbanovich

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

THE EFFECT OF COLD STRESS ON THE EXPRESSION LEVEL OF INDIVIDUAL *CBF* GENES IN WINTER WHEAT VARIETIES UNDER SIMULATED CONDITIONS

Abstract. The expression levels of the *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19*, and *CBF21* genes were studied using real-time PCR under simulated cold stress conditions in winter wheat varieties Irkutskaya, Girlyanda, and Cubus, which exhibit different levels of frost resistance. It was shown that the *CBF3* gene is not expressed at +4 °C. Its expression level increases as the temperature decreases to –4 °C and reaches a maximum in the Girlyanda variety, exceeding the control values by 407.24 and 363.13 times after 2 and 24 hours, respectively. Two main expression peaks were revealed for the *CBF15.2* gene in all studied varieties: at 2 hours after temperature decrease to –2 °C and –4 °C, respectively. The *CBF19* gene expression profile was characterized by the most pronounced response to cold stress in the studied varieties when the temperature decreased to +4 °C, and 24 hours later when it decreased to –2 °C in the Irkutskaya and Cubus varieties. The greatest increase in the *CBF21* gene expression level (44.61 times) was revealed for the Girlyanda variety 24 hours after the temperature decreased to –2 °C. The results show that the gene expression level increased at both the initial *(CBF19* and *CBF21* genes), intermediate (*CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19* and *CBF21* genes) and final stages (*CBF3* and *CBF15.2* genes) of cold stress modeling. It depends on the genotype and is generally higher in the winter-hardy Girlyanda variety. The results can be used to assess the potential of wheat accessions to tolerate cold stress.

Keywords: winter wheat, cold stress, frost resistance, transcription factors, *CBF* genes

For citation: Zainchkovskaya A. N., Fomina E. A., Urbanovich O. Yu. The effect of cold stress on the expression level of individual *CBF* genes in winter wheat varieties under simulated conditions. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 194–203 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-194-203

© Заинчковская А. Н., Фомина Е. А., Урбанович О. Ю., 2026

Введение. Пшеница является одной из важнейших продовольственных культур во многих странах мира. По последним данным Национального статистического комитета (июль 2025 г.), в Республике Беларусь под посевные площади пшеницы было отведено 755 тыс. га, что составляет 30,4 % от всех площадей, занятых под зерновые и зернобобовые, и 13,2 % от всех посевных площадей в стране. Из них большая часть (около 619 тыс. га, или 82 %) отведена под сорта озимой пшеницы [1].

Виды злаковых культур умеренного климатического пояса характеризуются зимним типом развития в их естественной среде обитания [2, 3]. Две ключевые черты генотипов таких растений – это потребность в яровизации и холодовая акклиматизация. Яровизация определяется как индукция цветения после длительного воздействия холода. Более того, пшеницевые обычно классифицируются как растения длинного светового дня, потому что большинство сортов, относящихся к данной трибе, цветут раньше, когда подвергаются воздействию более длительных по продолжительности световых дней. Этот механизм синхронизирует растения для цветения после низких зимних температур, оказывающих отрицательное влияние на рост и развитие [4, 5]. Холодовая акклиматизация – это способность культуры адаптироваться к низким температурам и затем переживать заморозки. Растения с зимним типом развития обычно высеваются осенью, и они характеризуются более высокой продуктивностью [6].

Адаптация растений к действию температурного стресса связана с изменением экспрессии довольно большого числа генов, среди которых гены Cor/Lea семейства [7]. Белки позднего эмбриогенеза (Lea) представляют собой надсемейство гидрофильных внутриклеточных белков, которые накапливаются в растительной клетке при клеточной дегидратации. Уровень экспрессии *Cor/Lea*-генов при действии низких температур коррелирует с морозоустойчивостью у пшеницы и других злаков [8].

Семейство факторов транскрипции, называемое CRT-связывающие факторы (CBF) / DRE-связывающие белки (DREB), регулирует экспрессию гена *Cor/Lea* путем связывания элементов CRT/DRE, что было показано для ряда растений, включая пшеницу [9]. Гены *CBF*-семейства включаются одними из первых в каскадный механизм формирования морозоустойчивости [10]. Сверхэкспрессия факторов транскрипции CBF/DREB пшеницы повышает устойчивость трансгенных растений к замораживанию [9, 11]. CBF-белки узнают специфические регуляторные элементы (CRT/DRE) в промоторной зоне своих целевых генов и индуцируют их экспрессию. Экспрессия CBF-факторов индуцируется одним или несколькими (холод, жара, засуха, соль) абиотическими стрессами и может частично регулироваться геном-индуктором *CBF*-экспрессии (*ICE*). Согласно современным данным кластер *CBF*-генов на хромосомах 5-й гомеологичной группы Triticeae соответствует QTL-локусу толерантности к низким температурам. Среди видов Triticeae описана значительная вариабильность по признаку толерантности к низким температурам, также по этому признаку наблюдается значимый внутривидовой полиморфизм. Несколько исследований выявили значительную положительную корреляцию в контролируемых условиях между относительным накоплением COR/LEA-белков и приобретенной морозоустойчивостью, а также реакцией растений не только в условиях холода, но и в широком диапазоне температур выращивания – от холодных до оптимальных [7].

В геноме гексаплоидной пшеницы описано 65 *TaCBF*-генов, 27 из которых являются паралогами с 1–3 гомеологичными копиями, расположенными в субгеномах A, B и D [12]. По данным Международного консорциума по секвенированию генома пшеницы (The International Wheat Genome Sequencing Consortium, IWGSC), 54 *TaCBF*-гена расположены на хромосомах группы 5: 17 генов – на хромосоме 5A, 19 – на 5B и 18 – на 5D. Другие *TaCBF*-гены расположены на гомеологичных хромосомах 6 (A, B и D) [13]. Согласно литературным данным значительный вклад в обеспечение холодоустойчивости у сортов и линий мягкой пшеницы был показан для генов *CBF3* [14], *CBF15.2* [8, 15–17], *CBF19* [14, 15] и *CBF21* [15].

Поскольку указанные гены играют важную роль в обеспечении холодоустойчивости у пшеницы, целью нашего исследования стало изучение влияния холодового стресса на изменение уровня их экспрессии у сортов мягкой озимой пшеницы различного генетического происхождения в моделируемых условиях для поиска критериев отбора устойчивых генотипов.

Материалы и методы исследования. *Растительный материал и условия выращивания растений.* Для исследования были выбраны следующие сорта озимой пшеницы, отличающиеся по морозостойкости: Иркутская – предоставлен Сибирским институтом физиологии и биохимии растений Сибирского отделения Российской академии наук, Гирлянда и Кубус – предоставлены отделом зерновых колосовых культур Научно-практического центра Национальной академии наук Беларуси по земледелию (г. Жодино). Сорт российской селекции Иркутская способен перезимовывать в условиях Восточной Сибири. Сорт белорусской селекции Гирлянда является районированным и обладает, согласно результатам полевых испытаний, высоким уровнем морозоустойчивости в климатических условиях Беларуси. В отличие от него сорт немецкой селекции Кубус в климатических условиях Беларуси обладает низким уровнем морозоустойчивости.

Условия выращивания. Растения высаживались в питательный торфяной грунт «ДВИНА» (ПУ «Витебскторф», Республика Беларусь) и выращивались на фитотроне до стадии 3-листового проростка, а затем – в климатической камере KK 1200 Fit (Pol-Eko-Aparatura, Польша) при относительной влажности 80 % и интенсивности освещения 15 000 лк. При выращивании растений был использован режим, представленный в табл. 1. Контрольную группу растений выращивали при температуре +16/+10 °С (12 ч день / 12 ч ночь) на протяжении всего эксперимента. Данный температурный режим принят как контрольный.

Таблица 1. **Условия выращивания озимой пшеницы, моделирующие прохождение заморозков**

Table 1. **Growing conditions for winter wheat, simulating frost conditions**

№ этапа	Условия	Кол-во дней от предыдущего этапа	Стадии развития растений пшеницы
1	**+16/+10 °С (12 ч день / 12 ч ночь)**	**25**	**Кущение**
2	+10/+4 °С (12 ч день / 12 ч ночь)	7	Кущение
3	**+4 °С (48 ч ночь)**	**2**	**Удлинение стебля**
4	+2 °С (60 ч ночь)	2	Удлинение стебля
5	**–2 °С (24 ч ночь)**	**1**	**Удлинение стебля**
6	**5 дней +2 °С (12 ч ночь) / –2 °С (12 ч ночь)**	**5**	**Удлинение стебля**
7	**–4 °С (24 ч ночь)**	**1**	**Трубкование**

Примечание. Жирным шрифтом выделены стадии, на которых проходило выделение РНК. Уровень экспрессии генов измеряли через 2 и 24 ч после наступления соответствующего этапа моделируемых условий, выделенного в табл. 1 жирным шрифтом.

Получение препаратов РНК. Выделение РНК из узлов кущения растений на различных стадиях роста было осуществлено при помощи реагента для выделения суммарной РНК ExtractRNA (Евроген, Российская Федерация) согласно протоколу производителя.

Получение препаратов кДНК. Перед синтезом кДНК полученные препараты РНК были обработаны ДНКазой (DNase I, RNase-free (Thermo scientific, США) по предложенному производителем протоколу. Синтез кДНК проводили с использованием ArtMMLV Total (ООО «АртБиоТех», Республика Беларусь) согласно протоколу производителя.

Проведение ПЦР в режиме реального времени. Для проведения ПЦР в режиме реального времени использовали смесь ArtMix Color (ООО «АртБиоТех», Республика Беларусь) согласно протоколу производителя. При постановке реакции для каждого сорта использовали по 3 биологические повторности, каждая из которых включала 3 растения. При этом каждая биологическая повторность также была представлена 3 аналитическими повторностями. Для проведения амплификации была использована следующая программа: 3 мин – 95 °С; 38 циклов: 15 с – 95 °С, 20 с – при температуре отжига, указанной в табл. 2, 30 с – 72 °С.

Последовательность праймеров для отдельных *CBF*-генов и референсного гена, кодирующего первичную последовательность актина, приведена в табл. 2.

Таблица 2. **Нуклеотидные последовательности праймеров, использованных для анализа экспрессии отдельных *CBF*-генов**

Table 2. **Nucleotide sequences of primers used for expression analysis of individual *CBF* genes**

Праймер	Последовательность 5′→3′	Температура отжига (T_m), °C	Источник
TaCBF3	F: AATCGTCGTCTGAGTCTGACAGTG R: TTCCGGGAACAAGTCAAGCCT	60	[14]
TaCBF15.2	F: GATGACGGAAGCTGTAGCCAAT R: AAACATTCCGTCGCCAGAAG	60	[15]
TaCBF19	F: GCCTCTGGAGCTACTGATGTCTG R: CAATCGGGATAGCAAAAATCCTC	62	
TaCBF21	F: TCATCGGAGCCCCAATCA R: CGTGCGTTAAGCCGTTGTG	60	
TaACT	F: ACCTTCAGTTGCCCAGCAAT R: TCGACCGCTGGCATACAAG	56–64	[18]

Статистическая обработка данных. Количество целевого транскрипта рассчитывали относительно числа копий мРНК референсного гена, кодирующего первичную структуру актина, который стабильно экспрессируется в клетках вне зависимости от внешних воздействий на организм. Кратность изменения уровня экспрессии определенного *CBF*-гена в исследуемых условиях относительно контрольных условий (к. у.) проводили по методу $2^{-\Delta\Delta C}{}_T$, допуская, что уровень эффективности амплификации всех праймеров равен 100 %, где

$-\Delta\Delta C_T$ – изменение уровня экспрессии определенного *CBF*-гена в исследуемых условиях относительно контрольных условий.

$-\Delta\Delta C_T = \Delta C_{T(\text{тест})} - \Delta C_{T(\text{к. у.})}$;

$\Delta C_{T(\text{тест})} = C_{T(\text{CBF, тест})} - C_{T(\text{ACT, тест})}$;

$\Delta C_{T(\text{к. у.})} = C_{T(\text{CBF, к. у.})} - C_{T(\text{ACT, к. у.})}$, где

$\Delta C_{T(\text{тест})}$ – изменение уровня экспрессии определенного *CBF*-гена относительно референсного гена актина в исследуемых условиях;

$\Delta C_{T(\text{к. у.})}$ – изменение уровня экспрессии определенного *CBF*-гена относительно референсного гена актина в контрольных условиях;

$C_{T(\text{CBF, тест})}$ – пороговый цикл для определенного *CBF*-гена в исследуемых условиях;

$C_{T(\text{ACT, тест})}$ – пороговый цикл для референсного гена актина в исследуемых условиях;

$C_{T(\text{CBF, к. у.})}$ – пороговый цикл для определенного *CBF*-гена в контрольных условиях;

$C_{T(\text{ACT, к. у.})}$ – пороговый цикл для референсного гена актина в контрольных условиях [19].

Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel (Microsoft Corporation, США). Сравнение выборок с целью выявления статистически значимых отличий между ними проводилось при помощи однофакторного дисперсионного анализа.

Результаты и их обсуждение. Нами было проведено исследование уровня экспрессии генов *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19*, *CBF21* методом ПЦР в режиме реального времени в условиях моделирования холодового стресса у сортов озимой пшеницы Иркутская, Гирлянда и Кубус, обладающих различным уровнем морозостойкости.

Показано, что ген *CBF3* (рис. 1) не экспрессируется у исследуемых сортов при температуре +4 °С. Уровень его экспрессии повышается при последующем снижении температуры, достигая пика при температуре –4 °С у сорта Гирлянда, превышая значения в контроле в 407 и 363 раза через 2 и 24 ч соответственно.

Профили экспрессии гена *CBF3* сортов Кубус и Иркутская в целом схожи. Уровень экспрессии гена у этих сортов достигает пика через 2 ч после увеличения температуры до +2 °С, а также значительно возрастает при температуре –4 °С через 24 ч – в 162 и 248 раз соответственно. Сорт Гирлянда характеризуется более высокими показателями уровня экспрессии на большинстве этапов моделирования холодового стресса относительно сортов Кубус и Иркутская, что наиболее наглядно видно при снижении температуры до –4 °С. Увеличение уровня экспрессии гена *CBF3* после длительного воздействия низких температур отмечено F. Sutton et al. [14] у устойчивых к заморозкам линий пшеницы, созданных на основе сорта Winoka, по сравнению с восприимчивыми

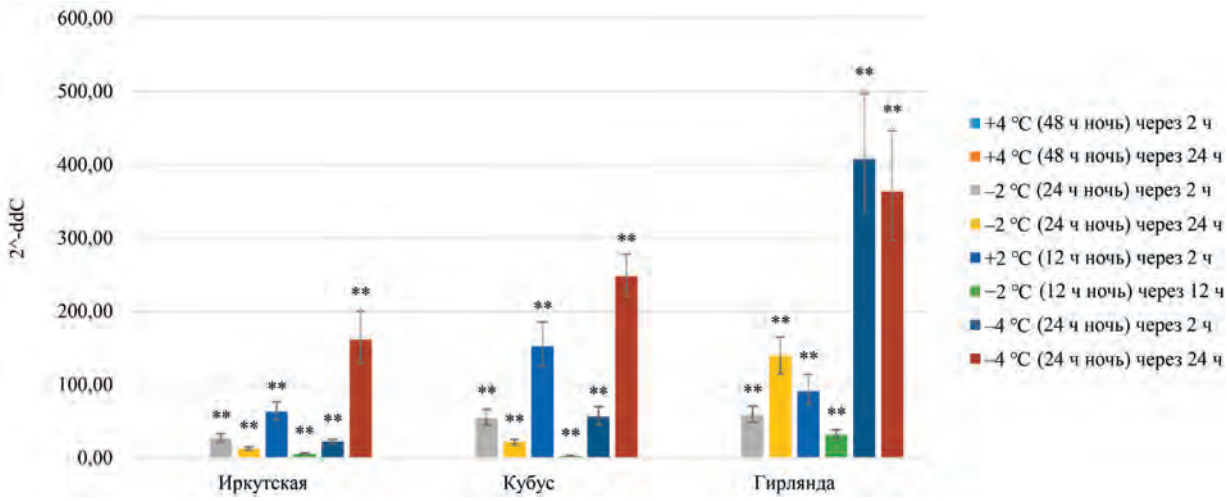


Рис. 1. Относительный уровень экспрессии гена *CBF3* у сортов озимой пшеницы Иркутская, Кубус и Гирлянда в моделируемых условиях холодового стресса. На диаграмме представлены средние значения и стандартные отклонения. Уровень экспрессии гена *CBF3* у растений, не подвергающихся холодовому стрессу, равен 0 ($p < 0{,}01$ (**) по сравнению с контролем)

Fig. 1. Relative expression level of the *CBF3* gene in winter wheat varieties Irkutskaya, Cubus and Girlyanda under simulated cold stress conditions. The diagram shows the mean values and standard deviations. The expression level of the *CBF3* gene in plants not subjected to cold stress is 0 ($p < 0.01$ (**) compared to the control)

линиями, что может указывать на важный вклад данного гена в формирование ответа на холодовой стресс и возможность использования его в качестве маркера для оценки потенциала устойчивости.

Ген *CBF15.2* (рис. 2), как и ген *CBF3*, не экспрессируется в геноме трех исследуемых сортов пшеницы при снижении температуры до +4 °C. Однако через 2 ч после воздействия температуры –2 °C его экспрессия резко возрастает и превышает контрольные значения у сорта Иркутская в 134 раза, а у сортов Кубус и Гирлянда – в 120 и 105 раз соответственно. Уровень экспрессии данного гена достигает пика у сорта Гирлянда через 2 ч при снижении температуры до –4 °C, превышая показатели контрольных образцов в 370 раз. У сортов Кубус и Иркутская при наступлении указанных условий данный показатель увеличивается в 132 и 107 раз соответственно.

Значительное увеличение показателей уровня экспрессии *CBF15.2* может коррелировать с увеличением устойчивости отдельных генотипов к холодовому стрессу. В пользу данного предположения говорят результаты исследования E. G. Todorovska et al. [15], в котором проанализирована экспрессия отдельных *CBF*-генов при температуре +2 °C и для гена *CBF15.2* установлен самый высокий уровень накопления транскриптов с максимальным их количеством через 4 ч у устойчивого озимого сорта Милена и через 2 ч – у чувствительного сорта Русалка. При этом у сорта Милена уровень экспрессии данного гена в 5 раз выше по сравнению с сортом Русалка [15]. Схожие результаты получены Y. Motomura et al. для толерантного зимостойкого сорта Мироновская 808, в котором установлено увеличение уровня экспрессии гена *CBF15* с максимумом между 4-м и 6-м часами воздействия низких температур [8], что напоминает картину, полученную для сорта Милена в исследовании E. G. Todorovska et al. В работе A. Vagujfalvi et al. также показано, что при холодовой акклиматизации при температуре +2 °C гены *CBF* из центрального кластера локуса *Fr2* (*CBF14*, *CBF15* и *CBF16*) характеризуются самыми высокими уровнями транскриптов, которые более чем в 4 раза выше в линиях, несущих морозоустойчивые аллели локуса *Fr-A2*, чем в линиях, несущих чувствительные к морозу аллели [16]. Повышение уровня транскриптов генов *CBF16*, *CBF12* и *CBF15* при умеренно низких температурах (+15 °C) отмечено A. K. Knox et al. только у морозоустойчивой линии пшеницы G3116, но не у чувствительной к морозу линии Dv92 [17]. Напротив, экспрессия гена *CBF15* не была выявлена M. O. Winfield et al. у зимостойких (Harnsek и Solstice) и яровых (Paragon) сортов ни в экспериментах по длительной акклиматизации, ни в экспериментах с шоковой акклиматизацией, при которой растения после

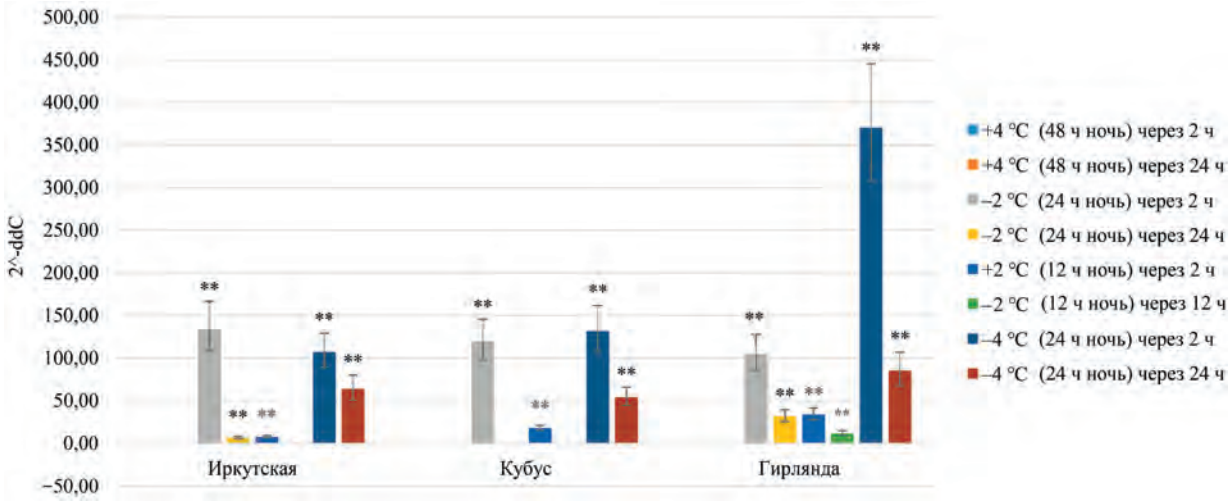


Рис. 2. Относительный уровень экспрессии гена *CBF15.2* у сортов озимой пшеницы Иркутская, Кубус и Гирлянда в моделируемых условиях холодового стресса. На диаграмме представлены средние значения и стандартные отклонения. Уровень экспрессии гена *CBF15.2* у растений, не подвергающихся холодовому стрессу, равен 0 ($p < 0{,}01$ (**) по сравнению с контролем)

Fig. 2. Relative expression level of the *CBF15.2* gene in winter wheat varieties Irkutskaya, Cubus and Girlyanda under simulated cold stress conditions. The diagram shows the mean values and standard deviations. The expression level of the *CBF15.2* gene in plants not subjected to cold stress is 0 ($p < 0.01$ (**) compared to the control)

воздействия температуры +16 °C сразу же подвергались влиянию температуры +4 °C [20]. В проведенном нами исследовании также наблюдалось отсутствие экспрессии гена *CBF15.2* при температуре +4 °C, что свидетельствует о том, что работа гена инициируется более низкими температурами и зависит от времени и силы воздействия холодового стресса, а также от генотипа пшеницы.

Исследование уровня экспрессии гена *CBF19* (рис. 3) продемонстрировало наибольшее увеличение данного показателя у сорта Иркутская – в 219 раз через 24 ч после снижения температуры

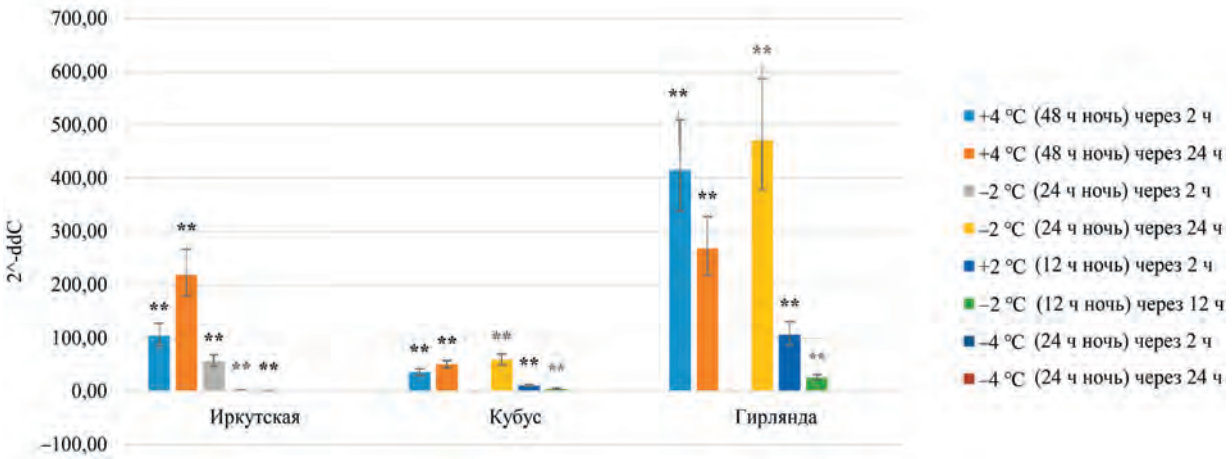


Рис. 3. Относительный уровень экспрессии гена *CBF19* у сортов озимой пшеницы Иркутская, Кубус и Гирлянда в моделируемых условиях холодового стресса. На диаграмме представлены средние значения и стандартные отклонения. Уровень экспрессии гена *CBF19* у растений, не подвергающихся холодовому стрессу, равен 0 ($p < 0{,}01$ (**) по сравнению с контролем)

Fig. 3. Relative expression level of the *CBF19* gene in winter wheat varieties Irkutskaya, Cubus and Girlyanda under simulated cold stress conditions. The diagram shows the mean values and standard deviations. The expression level of the *CBF19* gene in plants not subjected to cold stress is 0 ($p < 0.01$ (**) compared to the control)

до +4 °С; у сорта Кубус – в 59 раз через 24 ч после снижения температуры до –2 °С; у сорта Гирлянда – в 471 раз также через 24 ч после снижения температуры до –2 °С. У каждого сорта наблюдался довольно высокий уровень экспрессии данного гена на начальном этапе моделируемых условий холодового стресса, т. е. при температуре +4 °С. При установлении температуры –4 °С экспрессия гена *CBF19* прекращалась.

Показатели уровня экспрессии гена *CBF19* у сорта Гирлянда в целом выше, чем у сортов Кубус и Иркутская. Наши результаты дополняют данные, полученные E. G. Todorovska et al., согласно которым ген *CBF19* по-разному экспрессируется в устойчивых и восприимчивых к холоду сортах озимой пшеницы. В частности, авторами показано увеличение уровня экспрессии данного гена в толерантном озимом сорте Милена с 1-го по 7-й час воздействия низких температур, в то время как восприимчивый озимый сорт Русалка показал гораздо более медленное увеличение транскрипта после 1-го часа воздействия холода с пиком на 4-м часу и последующим его снижением. В целом уровень экспрессии гена *CBF19* у сорта Милена был в 4 раза выше по сравнению с сортом Русалка [15]. F. Sutton et al. также показали, что указанный ген дифференциально экспрессируется у морозоустойчивых и морозочувствительных мутантных линий озимой пшеницы [14]. Таким образом, увеличение уровня его экспрессии может способствовать формированию повышенной морозоустойчивости. Вклад гена *CBF19* наиболее выражен на начальных этапах воздействия холодового стресса.

Моделируемый холодовой стресс оказывает влияние и на работу гена *CBF21* (рис. 4). Так, через 2 ч после снижения температуры до +4 °С у сортов Иркутская и Гирлянда уровень его экспрессии возрос в 14 и 17 раз соответственно. Затем показатели уровня экспрессии падали, и следующий пик наблюдался у сортов пшеницы через 24 ч при температуре –2 °С и через 2 ч – при последующем ее повышении до +2 °С (12 ч), за которым вновь последовало ее снижение. Низким уровнем экспрессии гена *CBF21* характеризовался сорт Кубус. Наибольший показатель уровня экспрессии данного гена (в 45 раз) был у сорта Гирлянда через 24 ч после снижения температуры до –2 °С. В целом, как и для других генов, на многих этапах у этого сорта он был выше по сравнению с сортами Иркутская и Кубус.

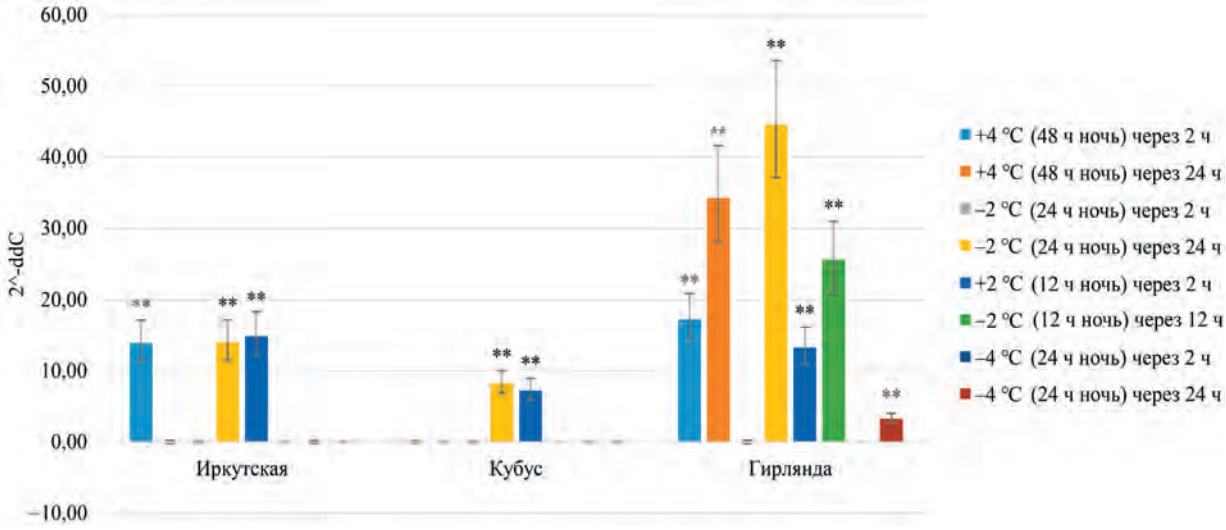


Рис. 4. Относительный уровень экспрессии гена *CBF21* у сортов озимой пшеницы Иркутская, Кубус и Гирлянда в моделируемых условиях холодового стресса. На диаграмме представлены средние значения и стандартные отклонения. Уровень экспрессии гена *CBF21* у растений, не подвергающихся холодовому стрессу, равен 0 ($p < 0{,}01$ (**) по сравнению с контролем)

Fig. 4. Relative expression level of the *CBF21* gene in winter wheat varieties Irkutskaya, Cubus and Girlyanda under simulated cold stress conditions. The diagram shows the mean values and standard deviations. The expression level of the *CBF21* gene in plants not subjected to cold stress is 0 ($p < 0.01$ (**) compared to the control)

Уровень экспрессии гена *CBF21* по сравнению с генами *CBF3*, *CBF15.2* и *CBF19* оказался ниже. Это отмечают и E. G. Todorovska et al., в исследованиях которых показано максимальное накопление транскрипта указанного гена в сортах Милена и Русалка через 4 ч после начала холодовой акклиматизации и затем – снижение его уровня. Однако в толерантном сорте Милена уровень экспрессии гена *CBF21* был приблизительно в 4 раза выше по сравнению с восприимчивым сортом Русалка [15].

Заключение. В результате исследования показано влияние холодового стресса в моделируемых условиях на уровень экспрессии генов *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19*, *CBF21* в сортах озимой пшеницы Иркутская, Гирлянда и Кубус, обладающих различным уровнем зимостойкости.

Наибольшую реакцию с самыми выраженными показателями уровня экспрессии всех исследованных генов демонстрирует зимостойкий сорт Гирлянда. Сорта Иркутская и Кубус уступают ему по уровню экспрессии всех четырех генов, хотя некоторые показатели у сорта Кубус могут превышать таковые у сорта Иркутская, и наоборот, что говорит о различиях их адаптивных механизмов. Уровень экспрессии гена *CBF3* максимально увеличивается у сортов пшеницы через 24 ч после снижения температуры в моделируемых условиях холодового стресса до –4 °С. При этом у сорта Гирлянда показатель выше в 363 раза, чем у сортов Иркутская (в 162 раза) и Кубус (в 248 раз). Уровень экспрессии гена *CBF15.2* в данных условиях также достигает практически самых высоких значений: у сорта Гирлянда увеличивается в 370 раз, что в 4 и 3 раза выше, чем у сортов Иркутская и Кубус. Профиль экспрессии гена *CBF19* тоже выше у сорта Гирлянда, для которого самая выраженная реакция показана через 2 ч после снижения температуры до +4 °С (в 415 раз) и через 24 ч после ее снижения до –2 °С (в 471 раз). Наименьшие значения уровня экспрессии у всех сортов были выявлены для гена *CBF21*. Наибольшее увеличение кратности его экспрессии превысило значение контроля в 44,61 раза у сорта Гирлянда при снижении температуры до –2 °С.

Таким образом, изучение уровня экспрессии генов *CBF3*, *CBF15.2*, *CBF19* и *CBF21* методом ПЦР в реальном времени в сортах озимой пшеницы показало, что они вносят разный вклад в ответ на воздействие холода в моделируемых условиях. Полученные данные свидетельствуют о том, что уровень экспрессии указанных генов зависит от генотипа и что он больше у зимостойкого сорта Гирлянда на многих этапах моделирования холодового стресса. Результаты исследования могут быть использованы для оценки потенциала устойчивости образцов пшеницы к холодовому воздействию и разработки стратегий селекции зимостойких сортов.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке БРФФИ (проект № Б23УЗБ-027).

Acknowledgments. The work was carried out with the financial support of the BRFFR (project No. B23UZB-027).

Список использованных источников

1. Сельское хозяйство Республики Беларусь: стат. буклет / Нац. стат. ком. Респ. Беларусь; редкол.: И. В. Медведева (пред.) [и др.]. – Мн.: Информ.-вычисл. центр Нац. стат. ком. Респ. Беларусь. – 2025. – 36 с.

2. Phenology and related traits for wheat adaptation / J. Hyles, M. T. Bloomfield, J. R. Hunt [et al.] // Heredity. – 2020. – Vol. 125, N 6. – P. 417–430. https://doi.org/10.1038/s41437-020-0320-1

3. Genetic diversity and relationship between domesticated rye and its wild relatives as revealed through genotyping-by-sequencing / M. Schreiber, A. Himmelbach, A. Börner, M. Mascher // Evolutionary Applications. – 2019. – Vol. 12, N 1. – P. 66–77. https://doi.org/10.1111/eva.12624

4. Bond, D. M. The low temperature response pathways for cold acclimation and vernalization are independent / D. M. Bond, E. S. Dennis, E. J. Finnegan // Plant, Cell and Environment. – 2011. – Vol. 34, N 10. – P. 1737–1748. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02370.x

5. *HvVRN2* Responds to Daylength, whereas *HvVRN1* Is Regulated by Vernalization and Developmental Status / B. Trevaskis, M. N. Hemming, W. J. Peacock, E. S. Dennis // Plant Physiology. – 2006. – Vol. 140, N 4. – P. 1397–1405. https://doi.org/10.1104/pp.105.073486

6. Thomashow, M. F. Molecular Basis of Plant Cold Acclimation: Insights Gained from Studying the CBF Cold Response Pathway / M. F. Thomashow // Plant Physiology. – 2010. – Vol. 154, N 2. – P. 571–577. https://doi.org/10.1104/pp.110.161794

7. COR/LEA Proteins as Indicators of Frost Tolerance in Triticeae: A Comparison of Controlled versus Field Conditions / K. Kosová, M. Klíma, I. T. Prášil, P. Vítámvás // Plants. – 2021. – Vol. 10, N 4. – P. 1–13. https://doi.org/10.3390/plants10040789

8. A major quantitative trait locus for cold-responsive gene expression is linked to frost-resistance gene *Fr-A2* in common wheat / Y. Motomura, F. Kobayashi, J. C. M. Iehisa, Sh. Takumi // Breeding Science. – 2013. – Vol. 63, N 1. – P. 58–67. https://doi.org/10.1270/jsbbs.63.58

9. Kobayashi, F. Transcriptional activation of *Cor/Lea* genes and increase in abiotic stress tolerance through expression of a wheat *DREB2* homolog in transgenic tobacco / F. Kobayashi, M. Ishibashi, S. Takumi // Transgenic Research. – 2008. – Vol. 17, N 5. – P. 755–767. https://doi.org/10.1007/s11248-007-9158-z

10. Gilmour, S. J. Arabidopsis Transcriptional Activators CBF1, CBF2, and CBF3 have Matching Functional Activities / S. J. Gilmour, S. G. Fowler, M. F. Thomashow // Plant Molecular Biology. – 2004. – Vol. 54, N 5. – P. 767–781. https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040902.06881.d4

11. Improvement of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors / S. Morran, O. Eini, T. Pyvovarenko [et al.] // Plant Biotechnology Journal. – 2011. – Vol. 9, N 2. – P. 230–249. https://doi.org/ 10.1111/j.1467-7652.2010.00547.x

12. Wheat *CBF* gene family: identification of polymorphisms in the CBF coding sequence / S. Mohseni, H. Che, Z. Djillali, [et al.] // Genome. – 2012. – Vol. 55, N 12. – P. 865–881. https://doi.org/10.1139/gen-2012-0112

13. International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC). Shifting the limits in wheat research and breeding using a ful-ly annotated reference genome / International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC), R. Appels, K. Eversole, N. Stein [et al.] // Science. – 2018. – Vol. 361, N 6403. – P. eaar7191. https://doi.org/10.1126/science.aar7191

14. *Cbf*genes of the Fr-A2 allele are differentially regulated between long-term cold acclimated crown tissue of freeze-resistant and – susceptible, winter wheat mutant lines / F. Sutton, D.-G. Chen, X. Ge, D. Kenefick // BMC Plant Biology. – 2009. – Vol. 9. – Art. 34. https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-34

15. The expression of *CBF*genes at *Fr-2* locus is associated with the level of frost tolerance in Bulgarian winter wheat cultivars / E. G. Todorovska, S. Kolev, N. K. Christov [et al.] // Biotechnology and Biotechnological Equipment. – 2014. – Vol. 28, N 3. – P. 392–401. https://doi.org/10.1080/13102818.2014.944401

16. The expression of several *Cbf* genes at the *Fr-A2* locus is linked to frost resistance in wheat / A. Vagujfalvi, A. Aprile, A. Miller [et al.] // Molecular Genetics and Genomics. – 2005. – Vol. 274, N 5. – P. 506–514. https://doi.org/10.1007/s00438-005-0047-y

17. Identification of candidate *CBF* genes for the frost tolerance locus *Fr-A*^{m}2 in *Triticum monococcum* / A. K. Knox, C. X. Li, A. Vagujfalvi [et al.] // Plant Molecular Biology. – 2008. – Vol. 67, N 3. – P. 257–270. https://doi.org/10.1007/s11103-008-9316-6

18. Assessment of candidate reference genes for the expression studies with brassinosteroids in *Lolium perenne* and *Triticum aestivum* / B. Jurczyk, E. Pociecha, A. Janeczko [et al.] // Journal of Plant Physiology. – 2014. – Vol. 171, N 16. – P. 1541–1544. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.07.008

19. Livak, K. J. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C}{}_{T}$ Method / K. J. Livak, T. D. Schmittgen // Methods. – 2001. – Vol. 25, N 4. – P. 402–408. https://doi.org/10.1006/meth.2001.1262

20. Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat / M. O. Winfield, C. Lu, I. D. Wilson [et al.] // Plant Biotechnology Journal. – 2010. – Vol. 8, N 7. – P. 749–771. https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x

References

1. Medvedeva I. V., Zhigarev T. P., Vasilevskaya Zh. N., Tarasyuk N. V., Yarkovets A. I., Letko O. V., Kondratenko E. G., Palkovskaya E. M., Zharikova A. V. (eds.). *Agriculture of the Republic of Belarus: Statistical booklet*. Minsk, Information and Computing Center of the National Statistical Committee of the Republic of Belarus, 2025. 36 p. (in Russian).

2. Hyles J., Bloomfield M. T., Hunt J. R., Trethowan R. M. Trevaskis B. Phenology and related traits for wheat adaptation. *Heredity*, 2020, vol. 125, no. 6, pp. 417–430. https://doi.org/10.1038/s41437-020-0320-1

3. Schreiber M., Himmelbach A., Börner A., Mascher M. Genetic diversity and relationship between domesticated rye and its wild relatives as revealed through genotyping-by-sequencing. *Evolutionary Applications*, 2019, vol. 12, no. 1, pp. 66–77. https://doi.org/10.1111/eva.12624

4. Bond D. M., Dennis E. S., Finnegan E. J. The low temperature response pathways for cold acclimation and vernalization are in-dependent. *Plant, Cell and Environment*, 2011, vol. 34, no. 10, pp. 1737–1748. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02370.x

5. Trevaskis B., Hemming M. N., Peacock W. J., Dennis E. S. *HvVRN2* Responds to Daylength, whereas *HvVRN1* Is Regulated by Vernalization and Developmental Status. *Plant Physiology*, 2006, vol. 140, no. 4, pp. 1397–1405. https://doi.org/10.1104/pp.105.073486

6. Thomashow M. F. Molecular Basis of Plant Cold Acclimation: Insights Gained from Studying the CBF Cold Response Pathway. *Plant Physiology*, 2010, vol. 154, no. 2, pp. 571–577. https://doi.org/10.1104/pp.110.161794

7. Kosová K., Klíma M., Prášil I. T., Vítámvás P. COR/LEA Proteins as Indicators of Frost Tolerance in Triticeae: A Comparison of Controlled versus Field Conditions. *Plants*, 2021, vol. 10, no. 4, pp. 1–13. https://doi.org/10.3390/plants10040789

8. Motomura Y., Kobayashi F., Iehisa J. C. M., Takumi S. A major quantitative trait locus for cold-responsive gene expression is linked to frost-resistance gene *Fr-A2* in common wheat. *Breeding Science*, 2013, vol. 63, no. 1, pp. 58–67. https://doi.org/10.1270/jsbbs.63.58

9. Kobayashi F., Ishibashi M., Takumi S. Transcriptional activation of *Cor/Lea* genes and increase in abiotic stress tolerance through expression of a wheat *DREB2* homolog in transgenic tobacco. *Transgenic Research*, 2008, vol. 17, no. 5, pp. 755–767. https://doi.org/10.1007/s11248-007-9158-z

10. Gilmour S. J., Fowler S. G., Thomashow M. F. Arabidopsis Transcriptional Activators CBF1, CBF2, and CBF3 have Matching Functional Activities. *Plant Molecular Biology*, 2004, vol. 54, no. 5, pp. 767–781. https://doi.org/10.1023/B:PLAN.0000040902.06881.d4

11. Morran S., Eini O., Pyvovarenko T., Parent B., Singh R., Ismagul A., Eliby S., Shirley N., Langridge P., Lopato S. Improve-ment of stress tolerance of wheat and barley by modulation of expression of DREB/CBF factors. *Plant Biotechnology Journal*, 2011, vol. 9, no. 2, pp. 230–249. https://doi.org/ 10.1111/j.1467-7652.2010.00547.x

12. Mohseni S., Che H., Djillali Z., Dumont E., Nankeu J., Danyluk J. Wheat *CBF* gene family: identification of polymorphisms in the CBF coding sequence. *Genome*, 2012, vol. 55, no. 12, pp. 865–881. https://doi.org/10.1139/gen-2012-0112

13. The International Wheat Genome Sequencing Consortium (IWGSC), Appels R., Eversole K., Stein N., Feuillet C., Keller B., Rogers J. [et al.]. Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome. *Science*, 2018, vol. 361, no. 6403, p. eaar7191. https://doi.org/10.1126/science.aar7191

14. Sutton F., Chen D.-G., Ge X., Kenefick D. *Cbf*genes of the Fr-A2 allele are differentially regulated between long-term cold acclimated crown tissue of freeze-resistant and – susceptible, winter wheat mutant lines. *BMC Plant Biology*, 2009, vol. 9, art. 34. https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-34

15. Todorovska E. G., Kolev S., Christov N. K., Balint A., Kocsy G., Vagujfalvi A., Galiba G. The expression of *CBF*genes at *Fr-2* locus is associated with the level of frost tolerance in Bulgarian winter wheat cultivars. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 2014, vol. 28, no. 3, pp. 392–401. https://doi.org/10.1080/13102818.2014.944401

16. Vagujfalvi A., Aprile A., Miller A., Dubcovsky J., Delugu G., Galiba G., Cattivelli L. The expression of several *Cbf* genes at the *Fr-A2* locus is linked to frost resistance in wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 2005, vol. 274, no. 5, pp. 506–514. https://doi.org/10.1007/s00438-005-0047-y

17. Knox A. K., Li C. X., Vagujfalvi A., Galiba G., Stockinger E. J., Dubcovsky J. Identification of candidate *CBF* genes for the frost tolerance locus *Fr-A*^{m}2 in *Triticum monococcum*. *Plant Molecular Biology*, 2008, vol. 67, no. 3, pp. 257–270. https://doi.org/10.1007/s11103-008-9316-6

18. Jurczyk B., Pociecha E., Janeczko A., Paczyński R., Rapacz M. Assessment of candidate reference genes for the expression studies with brassinosteroids in *Lolium perenne* and *Triticum aestivum*. *Journal of Plant Physiology*, 2014, vol. 171, no. 16, pp. 1541–1544. https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.07.008

19. Livak K. J., Schmittgen T. D. Analysis of Relative Gene Expression Data Using Real-Time Quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta C}{}_{T}$ Method. *Methods*, 2001, vol. 25, no. 4. pp. 402–408. https://doi.org/ 10.1006/meth.2001.1262

20. Winfield M. O., Lu C., Wilson I. D., Coghill J. A., Edwards K. J. Plant responses to cold: transcriptome analysis of wheat. *Plant Biotechnology Journal*, 2010, vol. 8, no. 7, pp. 749–771. https://doi.org/ 10.1111/j.1467-7652.2010.00536.x

Информация об авторах

Заинчковская Анна Николаевна – науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 34, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: A.Zainchkovskaya@igc.by

Фомина Елена Анатольевна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 34, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: E.Fomina@igc.by

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

Information about the authors

Anna N. Zainchkovskaya – Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (34, F. Skorina Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: A.Zainchkovskaya@igc.by

Elena A. Fomina – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (34, F. Skorina Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: E.Fomina@igc.by

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

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 581.14; 581.19; 57.044
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218

Поступила в редакцию 02.04.2026
Received 02.04.2026

И. А. Овчинников[1], Ж. Н. Калацкая[1], В. В. Николайчук[2], К. С. Гилевская[2], Е. Л. Недведь[1]

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

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ ПРО-/АНТИОКСИДАНТОВ ПРОРОСТКОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ (*HORDEUM VULGARE* L.) В УСЛОВИЯХ СОЛЕВОГО СТРЕССА ПРИ ОБРАБОТКЕ СЕМЯН КОНЪЮГАТАМИ ОКСИКОРИЧНЫХ КИСЛОТ С ХИТОЗАНОМ

Аннотация. Изучено влияние обработки семян конъюгатами хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами на биометрические показатели и изменение активности компонентов про-/антиоксидантной системы у проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в оптимальных, стрессовых условиях и в репарационный период. Обработка конъюгатом Х30-КФК, обладая слабым стрессовым воздействием, обеспечивает запуск компенсаторных механизмов, которые включают активизацию клеточных процессов репарации и, вероятно, синтеза ферментов *de novo*. Высокая продолжительная активность при солевом стрессе и в последующий восстановительный период антиоксидантных ферментов, таких как супероксиддисмутаза, пероксидаза (ПО), аскорбатпероксидаза и глутатионредуктаза (ГР), низкие уровни накопления пероксида водорода в корнях и листьях проростков ячменя, поддерживаемые обработкой конъюгатами оксикоричных кислот (ОКК) с хитозаном, преимущественно Х30-КФК, способствовали активной адаптации и ускорению роста проростков ячменя. Установлены различия при действии конъюгатов ОКК на растения, а именно: применение конъюгата Х30-ФРК при переходе растений из кратковременного солевого стресса в постстресс вызвало снижение содержания пролина в листьях, тогда как при обработке конъюгатом Х30-КФК содержание пролина, напротив, повысилось. Активность ПО и ГР в листьях возрастала в репарационный период по сравнению с солевым стрессом при применении конъюгата Х30-КФК, но практически не изменялась в листьях растений в варианте Х30-ФРК.

Ключевые слова: ячмень, хитозан, оксикоричные кислоты, кофейная кислота, феруловая кислота, конъюгаты, солевой стресс, пролин, пероксид водорода, перекисное окисление липидов, антиоксидантные ферменты

Для цитирования: Изменение активности про-/антиоксидантов проростков ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) в условиях солевого стресса при обработке семян конъюгатами оксикоричных кислот с хитозаном / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 204–218. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218

Igor A. Ovchinnikov[1], Joanna N. Kalatskaja[1], Viktoria V. Nikalaichuk[2], Kseniya S. Hileuskaya[2], Helen L. Nedved[1]

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

CHANGES IN THE ACTIVITY OF PRO-/ANTIOXIDANTS IN SPRING BARLEY (*HORDEUM VULGARE* L.) SEEDLINGS UNDER SALT STRESS CONDITIONS UPON SEED TREATMENT WITH CHITOSAN-HYDROXYCINNAMIC ACID CONJUGATES

Abstract. The effect of seed treatment with chitosan ferulic acid (Ch30-FA) or caffeic acid (Ch30-CA) conjugates on biometric parameters and pro-/antioxidant system activity in spring barley seedlings (*Hordeum vulgare* L.) was studied under optimal conditions, salt stress, and subsequent recovery. The Ch30-CA conjugate exerted a mild stress effect, triggering compensatory mechanisms that include activation of cellular repair processes and, likely, de novo enzyme synthesis. Treat-

ment with chitosan–hydroxycinnamic acid conjugates, especially Ch30-CA, contributed to sustained high activity of antioxidant enzymes (SOD, POD, APX, GR) and low hydrogen peroxide accumulation in the roots and leaves of barley seedlings under salt stress and during the recovery period. This phenomenon resulted in enhanced adaptive response and accelerated growth of barley seedlings. Differences in the effects of the two conjugates on plants were observed. When applied during the transition from short-term salt stress to the post-stress period, the Ch30-FA conjugate reduced proline content in the leaves, whereas treatment with the Ch30-CA conjugate increased proline content. During the recovery period, POD and GR activities in the leaves increased under Ch30-CA treatment compared to salt stress, while they remained almost unchanged in leaves of plants treated with Ch30-FA.

Keywords: barley, chitosan, hydroxycinnamic acids, caffeic acid, ferulic acid, conjugates, salt stress, proline, hydrogen peroxide, lipid peroxidation, antioxidant enzymes

For citation: Ovchinnikov I. A., Kalatskaja J. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Nedved H. L. Changes in the activity of pro-/antioxidants in spring barley (*Hordeum vulgare* L.) seedlings under salt stress conditions upon seed treatment with chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 204–218 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-204-218

Введение. Изменение климата и водный дефицит, приводящие в том числе и к засолению почв, оказывают существенное влияние на мировое производство продовольствия, снижая урожайность важных сельскохозяйственных культур. Продовольственная и сельскохозяйственная организации ООН оценивают засоленные и щелочные почвы в 1 381 млн га, что составляет 10,7 % мировых площадей [1].

Высокие концентрации соли вызывают ионный дисбаланс и осмотический стресс у растений, нарушая ионный и водный гомеостаз клеток. Резкое изменение ионного и водного гомеостаза приводит к повреждению макромолекул, гибели клеток и остановке роста растений. Помимо снижения поглощения воды и накопления ионов до токсичных уровней, засоление влияет на рост за счет уменьшения поглощения растениями питательных веществ из почвы. Кроме того, при солевом стрессе также возрастает содержание активных форм кислорода (АФК) в растительных клетках, и, как следствие, значительно повышается интенсивность свободнорадикальных окислительных процессов. Образование АФК, вызванное стрессом, приводит к нарушению метаболических процессов, таких как фотосинтез, дыхание и фиксация азота. Последующие эффекты АФК в клетках растений включают перекисное окисление липидов (ПОЛ) мембран и белков и повреждение ДНК/РНК [2, 3].

Для минимизации повреждающего действия АФК у растений существуют различные стратегии регулирования их уровня в клетках путем изменения активности ферментов, продуцирующих АФК, и активации ферментов, нейтрализующих АФК, таких как супероксиддисмутаза (СОД), пероксидаза (ПО) и каталаза [4]. Для растений, устойчивых к засухе, засолению, неблагоприятным температурам, тяжелым металлам, фитопатогенам и т. п., характерна повышенная активность и экспрессия генов большинства ферментов аскорбат-глутатионового цикла (АГЦ) [5].

Многочисленные исследования показали, что, воздействуя с помощью биологически активных веществ на смещение про-/антиоксидантного равновесия в условиях стрессов, можно активизировать потенциал защитных реакций и тем самым формировать иммунитет в растениях. В связи с этим адаптация растений к действию стрессоров различной природы в значительной степени зависит от функционирования их антиоксидантной системы [6].

Фенилпропаноиды, представителями которых являются оксикоричные кислоты (ОКК), играют важную роль в устойчивости растений, защищая метаболические процессы и ультраструктуры растений от повреждающего действия окислительных стрессов. Этот класс соединений имеет решающее значение для поддержания общей функциональности и целостности растения в стрессовых условиях [7]. Они могут вовлекаться в процессы биосинтеза лигнина и флавоноидов, вступать во взаимодействие с сахарами, полисахаридами клеточных стенок, ациклическими и алициклическими кислотами, терпенами, аминами, алкалоидами и некоторыми другими веществами. На основании расчета физико-химических параметров исследователями [8] составлен ряд антиоксидантной активности указанных соединений: «синаповая кислота > феруловая кислота > кофейная кислота > кумаровая кислота».

Потенциал применения ОКК как регуляторов роста растений существенно ограничивается их низкой растворимостью в воде [9]. Одним из решений этой проблемы может стать изменение биодоступности ОКК связыванием их с биополимерами. Включение ОКК в полимерные носители обеспечивает контролируемую кинетику их высвобождения, пролонгированное действие и является перспективным способом разработки новых препаративных форм регуляторов роста растений с заданными свойствами.

Показано, что биополимер хитозан и его олигомеры повышают устойчивость растений к неблагоприятным абиотическим факторам, включая засоление [10]. Так, применение хитозана нивелирует осмотический стресс, регулируя ионный гомеостаз в клетке и поглощая АФК, тем самым снижая окислительные процессы у растений, что приводит к поддержанию целостности мембран, повышению активности антиоксидантных ферментов и увеличению общего содержания алкалоидов в растениях в условиях солевого стресса [10]. Отмечено, что уровень супероксид-аниона и подавление свободных радикалов липидов повышаются одновременно со снижением молекулярной массы и степени деацетилирования у хитозана [11].

Наличие многочисленных аминогрупп в полимерной цепи хитозана позволяет осуществлять его структурную модификацию с целью приобретения им новых свойств, получать на его основе производные с улучшенными физико-химическими характеристиками и увеличенной биологической активностью [12]. В работе [13] показано, что конъюгаты хитозан-ОКК проявляли гораздо более сильную антиоксидантную активность, чем исходный хитозан.

Установлено, что конъюгат хитозана с молекулярной массой 30 кДа и кофейной кислоты (Х30-КФК) способствовал ускорению роста проростков ячменя при обработке семян [14] и оказывал положительный эффект на рост и развитие растений картофеля в культуре *in vitro* при включении в питательную среду культивирования [15].

Применение конъюгатов ОКК снижало негативное влияние стрессового воздействия хлоридно-натриевого засоления на растения огурца, стимулировало их рост в оптимальных и стрессовых условиях и ускоряло переход к генеративной фазе развития [16, 17].

В связи с этим целью работы являлось изучение влияния конъюгированных с хитозаном ОКК на изменение про-/антиоксидантного статуса в растениях ярового ячменя в условиях кратковременного действия солевого стресса и в репарационный период.

Материалы и методы исследования. Объектом исследования служили проростки ячменя (*Hordéum vulgáre* L.) сорта Добры. Обработку семян проводили водными растворами исследуемых соединений с концентрацией конъюгата 0,3 мг/мл из расчета 400 мкл раствора на 20 г семян до высыхания. Контролем служили варианты без обработки семян. Растения выращивали методом рулонной культуры [18]. Рулоны помещали на 2 сут в термостат при температуре 22 °С; на 3-и сутки переносили в условия искусственного освещения с интенсивностью ~181 мкМ/м^2 × с; фотопериод – 14 ч света / 10 ч темноты. Солевой стресс создавали, помещая рулоны с 5-дневными проростками в 4%-й раствор NaCl на 24 ч, после чего переносили обратно на дистиллированную воду. Растения оптимального контроля весь период выращивали на дистиллированной воде. Морфометрические и биохимические параметры определяли на 6-е сутки (стрессовый период) и на 10-е сутки (постстрессовый – репарационный период).

Уровень ТБК-окрашенных продуктов определяли согласно методу [19], свободный пролин – по [20]. Содержание пероксида водорода устанавливали согласно [21].

Активность растворимой ПО [КФ 1.11.1.7] оценивали по методу Бояркина [22]. Для определения активности СОД [КФ 1.15.1.1] использовали тест с применением нитросинего тетразолия [23]. Активность аскорбатпероксидазы (АПО) [КФ 1.11.1.11] устанавливали по [24], активность глутатионредуктазы (ГР) [КФ 1.6.4.2] – по [25]. Количественное определение белка проводили по методу Бредфорда [26]. Для спектрофотометрических измерений использовали спектрофотометр V630 (Jasco, Япония).

Для синтеза конъюгатов применяли хитозан с молекулярной массой 30 кДа (степень деацетилирования – 98,3 % (Glentham Life Sciences, Великобритания)), феруловую (М = 194,18 г/моль)

и кофейную (М = 180,16 г/моль) кислоты (Sigma-Aldrich, США), 1-этил-3-(3-диметиламинопропил) карбодиимид гидрохлорид (EDC, Sigma-Aldrich). Конъюгаты хитозана с феруловой (Х30-ФРК) и кофейной (Х30-КФК) кислотами синтезировали карбодиимидным методом с предварительной активацией карбоксильных групп кислоты согласно методике, описанной в работе [27]. Конъюгаты в лиофилизированном виде получали согласно [28].

Статистическую обработку результатов осуществляли с применением общепринятых методик [29]. На диаграммах (рис. 1–7) приведены средние значения показателей с указанием стандартной ошибки среднего. Объем выборки составлял $n = 90$ для биометрических показателей, $n = 6–9$ – для биохимических показателей. Надстрочные символы (таблица, рис. 1–7) обозначают достоверность различий средних значений по критерию Стьюдента при $p \leq 0,05$: *a* – различия достоверны относительно оптимального контроля на 6-е сутки, *b* – различия достоверны относительно стрессового контроля, *c* – различия достоверны относительно оптимального контроля на 10-е сутки, *d* – различия достоверны относительно постстрессового контроля.

Результаты и их обсуждение. По мнению авторов [30, 31], развитие растений на самой ранней стадии (прорастание и всходы) наравне с репродуктивной стадией является наиболее чувствительным к стрессовым условиям, что определяет будущую урожайность.

В проведенных нами исследованиях отмечалось замедление роста у 6-дневных проростков в варианте обработки Х30-КФК. Рост и развитие проростков из семян, обработанных Х30-ФРК, оставались на уровне контроля. Однако уже у 10-дневных проростков в варианте обработки Х30-КФК происходило увеличение длины и массы корней, а также значительное накопление биомассы листьев. Морфометрические показатели в варианте Х30-ФРК были на уровне контрольных значений.

Действие солевого стресса (4%-й раствор NaCl) в течение 24 ч приводило к ингибированию роста и развития корней, однако рост листьев сохранялся на уровне оптимального контроля. При этом не отмечалось существенных различий между вариантом Х30-ФРК и контролем, в то время как задержка роста у проростков из варианта Х30-КФК относительно стрессового контроля была в среднем на 10 %. В период послестрессовой адаптации у проростков из варианта Х30-КФК отмечался активный рост корневой системы, однако отсутствовало ускорение роста листьев на фоне накопления ими биомассы. В постстрессовый период вариант Х30-ФРК не показал существенных изменений в росте и развитии проростков (таблица).

Известно, что накопление пролина является ключевым и одним из первых физиологических механизмов, позволяющих клетке адаптироваться к стрессовым условиям, включая солевой стресс, и служит важным биомаркером, отражающим физиологическое состояние растений [32, 33].

В оптимальных условиях роста не отмечено изменений в содержании пролина у 6-дневных проростков в вариантах опыта. На 10-е сутки роста уровень пролина снижался в органах проростков в контрольном варианте, обработки оказали различное влияние на данный параметр у растений. Так, применение Х30-ФРК вызвало рост уровня пролина в листьях и корнях проростков на 16,1 и 35,8 % по сравнению с соответствующим контролем, а обработка Х30-КФК сопровождалась снижением количества пролина в листьях на 38,9 %.

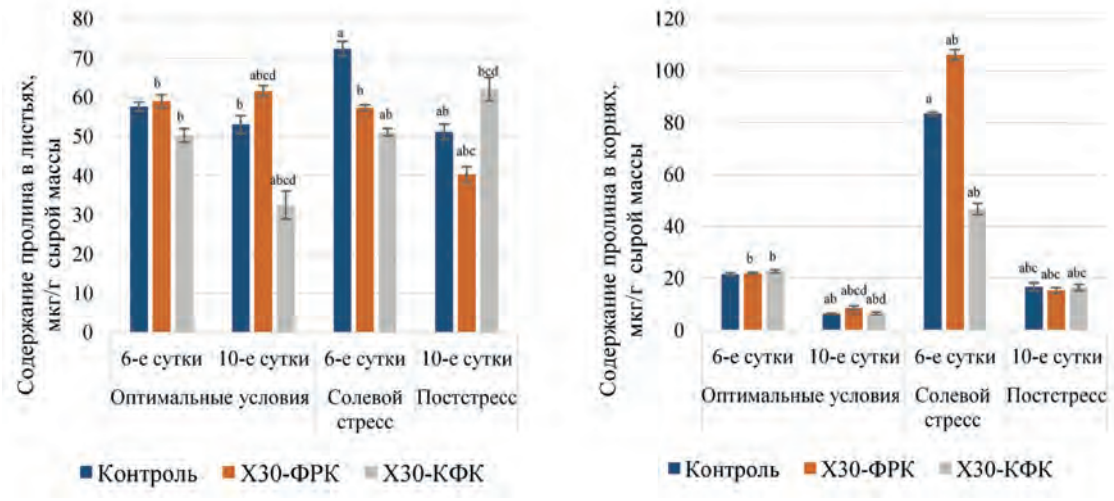
Ингибирование роста и снижение биомассы проростков на 6-е сутки при обработке Х30-КФК в условиях солевого стресса проявилось на фоне уменьшения уровня пролина в тканях проростков по сравнению со стрессовым контролем. При применении Х30-ФРК также наблюдали снижение содержания пролина в листьях, однако в корнях его уровень увеличился на 27,3 % по сравнению со стрессовым контролем (рис. 1).

Накопление биомассы листьями в постстрессовый период в растениях из опытного варианта Х30-КФК происходило на фоне повышенного уровня пролина по сравнению с соответствующим контролем. Ускорение роста корней в данный период в растениях опытного варианта Х30-КФК происходило при отсутствии изменений в содержании пролина.

Биометрические показатели проростков ячменя на 6-е и 10-е сутки

Biometric parameters of barley seedlings on the 6th and 10th days

Варианты опыта		Длина листа, см		Масса листа, мг		Сухая масса листа, мг		Длина корней, см		Масса корней, мг		Сухая масса корней, мг	
		Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия	Оптимальные условия	Стрессовые условия
6-е сутки	Контроль	9,9 ± 0,11	9,6 ± 0,11	103,3 ± 1,61	103,8 ± 1,69	10,05 ± 0,16	10,60 ± 0,17	17,3 ± 0,20	13,5 ± 0,17^{a}	151,2 ± 3,69	126,7 ± 2,87^{b}	8,30 ± 0,02	10,10 ± 0,23^{a}
	Х30-ФРК	10,1 ± 0,12^{b}	9,7 ± 0,13	106,4 ± 1,63	103,6 ± 1,75	11,60 ± 0,18^{ab}	9,90 ± 0,17^{ab}	16,6 ± 0,27^{ab}	13,7 ± 0,18^{a}	142,3 ± 3,53^{b}	136,9 ± 4,10^{ab}	8,00 ± 0,20^{b}	10,80 ± 0,32^{a}
	Х30-КФК	8,6 ± 0,15^{ab}	8,4 ± 0,14^{ab}	99,0 ± 2,04	97,0 ± 1,81^{ab}	9,10 ± 0,019^{ab}	10,10 ± 0,19^{b}	13,3 ± 0,29^{a}	12,0 ± 0,16^{ab}	111,5 ± 4,34^{ab}	101,2 ± 2,75^{ab}	6,40 ± 0,25^{ab}	8,70 ± 0,24^{b}
Варианты опыта		Оптимальные условия	Постстресс	Оптимальные условия	Постстресс	Оптимальные условия	Постстресс	Оптимальные условия	Постстресс	Оптимальные условия	Постстресс	Оптимальные условия	Постстресс
10-е сутки	Контроль	16,9 ± 0,29^{ab}	13,4 ± 0,27^{abc}	139,4 ± 3,27^{ab}	133,4 ± 2,95^{ab}	13,30 ± 0,31^{ab}	13,70 ± 0,31^{ab}	21,3 ± 0,35^{ab}	14,9 ± 0,22^{abc}	160,9 ± 4,88^{ab}	137,7 ± 4,02^{bc}	9,60 ± 0,29^{a}	8,80 ± 0,26^{bc}
	Х30-ФРК	17,2 ± 0,25^{d}	13,6 ± 0,21^{c}	142,0 ± 2,90^{d}	133,0 ± 2,83	14,30 ± 0,31^{abc}	13,50 ± 0,30	20,3 ± 0,38^{d}	14,8 ± 0,25^{ac}	161,5 ± 5,35^{d}	136,7 ± 3,44^{c}	8,90 ± 0,31^{b}	9,00 ± 0,24^{ab}
	Х30-КФК	16,0 ± 0,34^{d}	13,0 ± 0,24^{c}	161,5 ± 3,69^{cd}	139,1 ± 3,46	15,50 ± 0,36^{abcd}	14,50 ± 0,35^{abc}	23,7 ± 0,28^{cd}	17,0 ± 0,25^{bcd}	187,7 ± 6,54^{cd}	131,1 ± 4,33^{c}	12,10 ± 0,43^{abcd}	9,80 ± 0,32^{ad}



a *b*

Рис. 1. Содержание пролина в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 1. Proline content in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

Накопление биомассы листьями в постстрессовый период в растениях из опытного варианта Х30-КФК происходило на фоне повышенного уровня пролина по сравнению с соответствующим контролем. Ускорение роста корней в данный период в растениях опытного варианта Х30-КФК происходило при отсутствии изменений в содержании пролина.

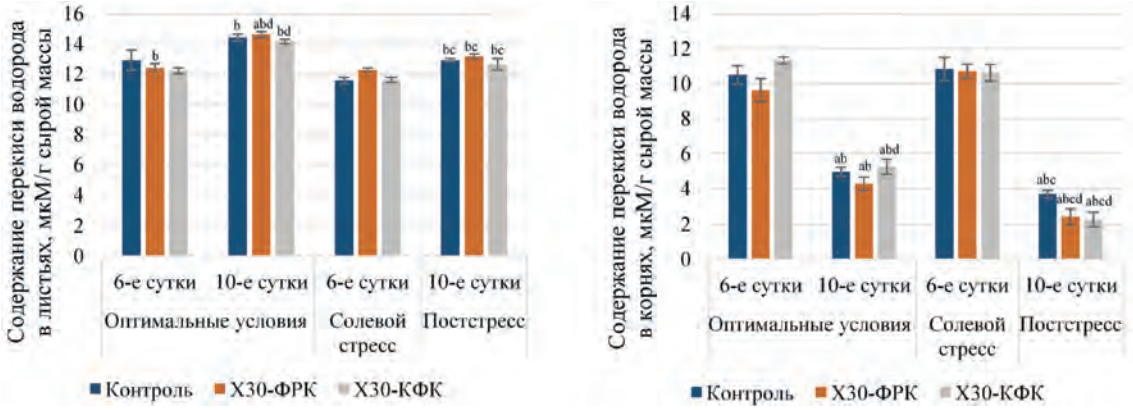
Засоление индуцирует резкое увеличение синтеза АФК, включая пероксид водорода (H_2O_2), вследствие нарушения работы электрон-транспортных цепей в хлоропластах и митохондриях, а также активации НАДФН-оксидаз в плазматической мембране. Концентрация H_2O_2 возрастает пропорционально степени засоления, при этом умеренные концентрации H_2O_2 могут выполнять сигнальную функцию, инициируя защитные механизмы, такие как экспрессия генов, ответственных за синтез антиоксидантных ферментов и осмопротекторов [34].

Содержание H_2O_2 в листьях 6-дневных проростков ячменя во всех исследуемых вариантах не изменялось. В корнях наблюдали тенденцию к усилению образования H_2O_2 при применении Х30-КФК, однако в стрессовых условиях изменений не обнаружили.

На 10-е сутки уровень H_2O_2 в листьях возрос примерно на 11 % во всех вариантах, включая контроль, а в корнях – снизился в 2 раза. В период восстановления в листьях в опытных вариантах содержание H_2O_2 оставалось на уровне соответствующего контроля (рис. 2, *a*). В корнях обработки Х30-ФРК и Х30-КФК способствовали снижению H_2O_2 в среднем на 36 % относительно соответствующего контроля (рис. 2, *b*).

Окислительный стресс, вызванный засолением, может являться причиной ПОЛ, в результате чего нарушается структура клеточных мембран, снижается их пластичность, изменяется проницаемость. Первичными продуктами ПОЛ являются диеновые конъюгаты, а конечными — основания Шиффа, одним из метаболитов этой цепочки являются ТБК-окрашенные продукты, уровень которых служит индикатором окислительного стресса у растений [19].

В контрольных проростках отмечено увеличение содержания ТБК-продуктов в листьях на 12 % на 10-е сутки и снижение их в корнях на 35 % по сравнению с 6-дневными проростками. Кратковременный солевой стресс практически не повлиял на содержание ТБК-продуктов в проростках, а в репарационный период их уровень значительно снизился как в корнях, так и листьях проростков. При этом у 6-дневных проростков при использовании Х30-ФРК наблюдали как увеличение содержания ТБК-продуктов в листьях, так и значительное снижение в корнях по сравнению с контролем. При обработке Х30-КФК, напротив, в листьях 6-дневных проростков ячменя наблюдалось снижение содержания ТБК-продуктов на 20 %, а в корнях их содержание выросло



a *b*

Рис. 2. Содержание H_2O_2 в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

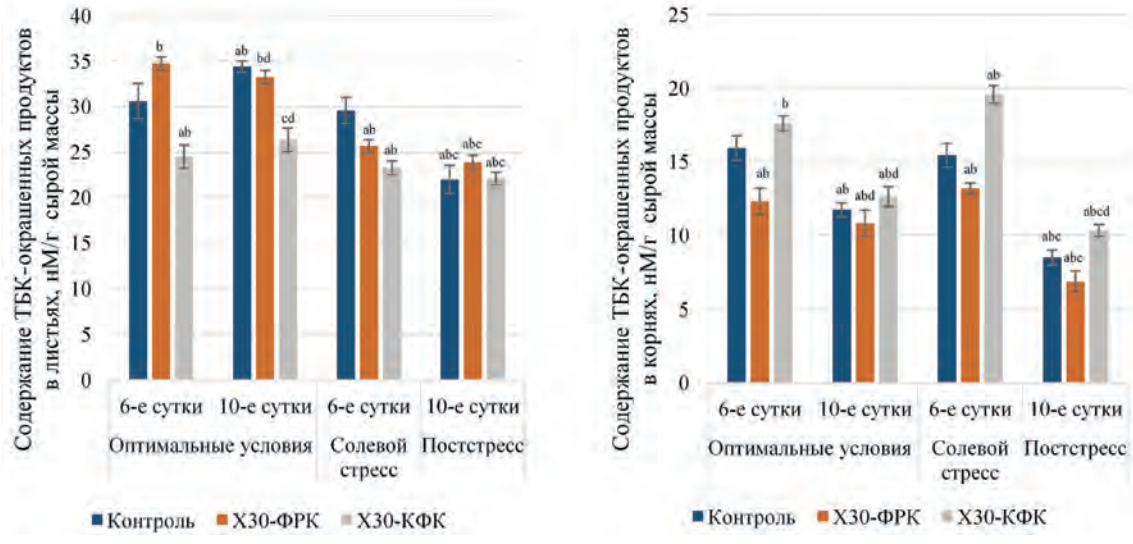
Fig. 2. H_2O_2 content in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

относительно оптимального контроля. Данная тенденция содержания ТБК-продуктов в корнях и листьях как 6-, так и 10-дневных проростков прослеживалась во всех опытных вариантах (рис. 3).

Активность СОД в листьях проростков ячменя на 6-е сутки в оптимальных условиях регистрировалась на уровне контроля у всех исследуемых вариантов, а в корнях при обработке конъюгатом Х30-КФК активность СОД возросла в 1,7 раза относительно контроля.

На 10-е сутки в контроле наблюдалось снижение активности СОД в органах проростков, при этом в опытных вариантах уменьшение ее активности в листьях было менее значительным и активность фермента оказалась в итоге выше на 10,7 % в варианте Х30-ФРК и на 22,8 % – в варианте Х30-КФК, а в корнях отличий не обнаружено.

При воздействии стрессового фактора в контрольном варианте активность СОД в листьях не изменилась, а в корнях возросла в 1,5 раза относительно оптимального контроля. При этом



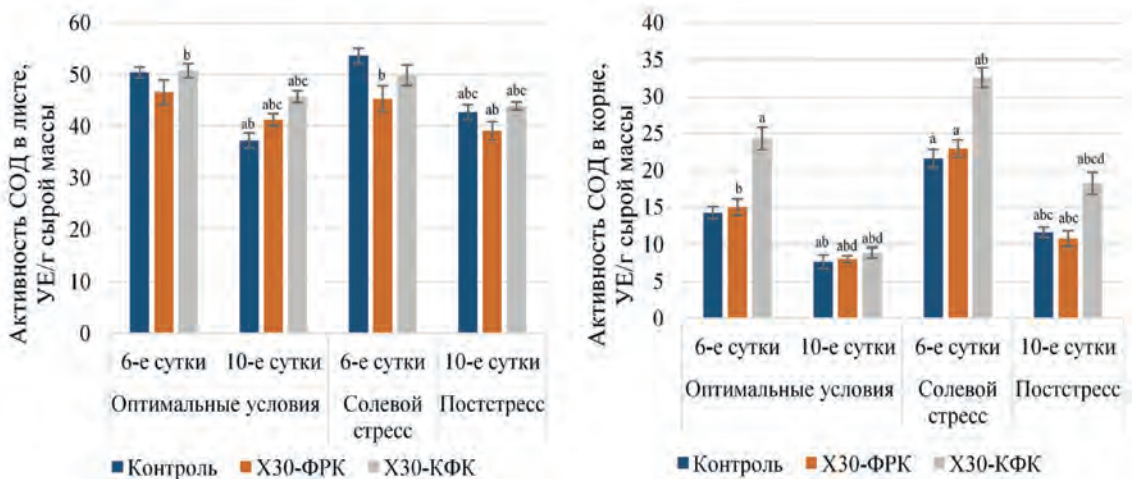
a *b*

Рис. 3. Содержание ТБК-продуктов ПОЛ в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 3. TBA-products content in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

в листьях из опытных вариантов активность фермента не изменилась по сравнению со значениями в оптимальных условиях и поэтому уменьшилась относительно стрессового контроля. В корнях в варианте Х30-КФК активность фермента увеличилась на 50 % относительно стрессового контроля. В период восстановления у 10-дневных проростков активность СОД в корнях снизилась во всех вариантах в 2 раза относительно показателей 6-дневных проростков в условиях стресса, при этом сохранялась та же тенденция в соотношении активности фермента между вариантами. Относительно высокая активность СОД сохранялась в корнях в варианте Х30-КФК (рис. 4).

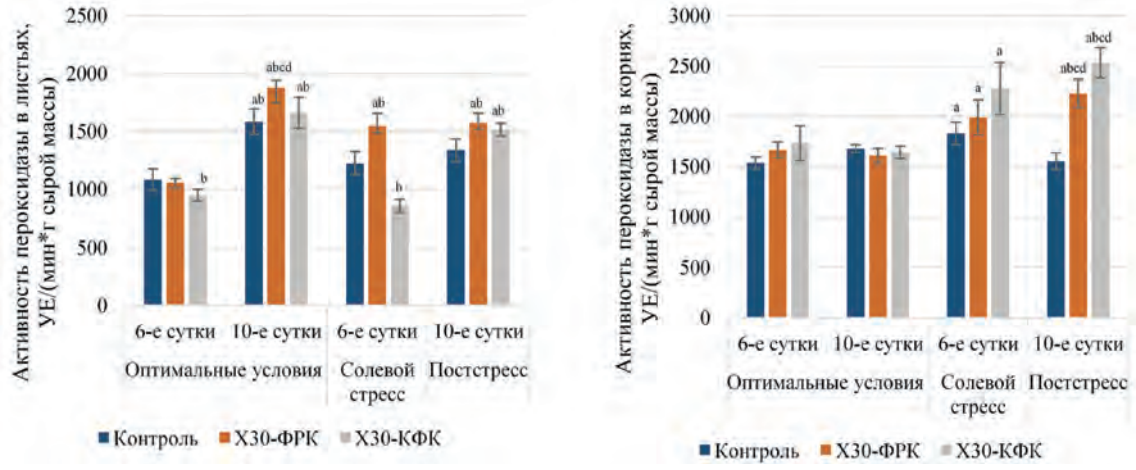
Активность ПО в оптимальных условиях в проростках ячменя на 6-е сутки во всех вариантах оставалась на уровне оптимального контроля (рис. 5, *a*), на 10-е сутки она возросла в листьях (увеличение активности отмечено при обработке Х30-ФРК). В стрессовых условиях также выявлена активность ПО в варианте Х30-ФРК в листьях и отмечена тенденция к увеличению активности в варианте Х30-КФК в корнях проростков.



a *b*

Рис. 4. Активность СОД в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 4. Superoxide dismutase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates



a *b*

Рис. 5. Активность ПО в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 5. Peroxidase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

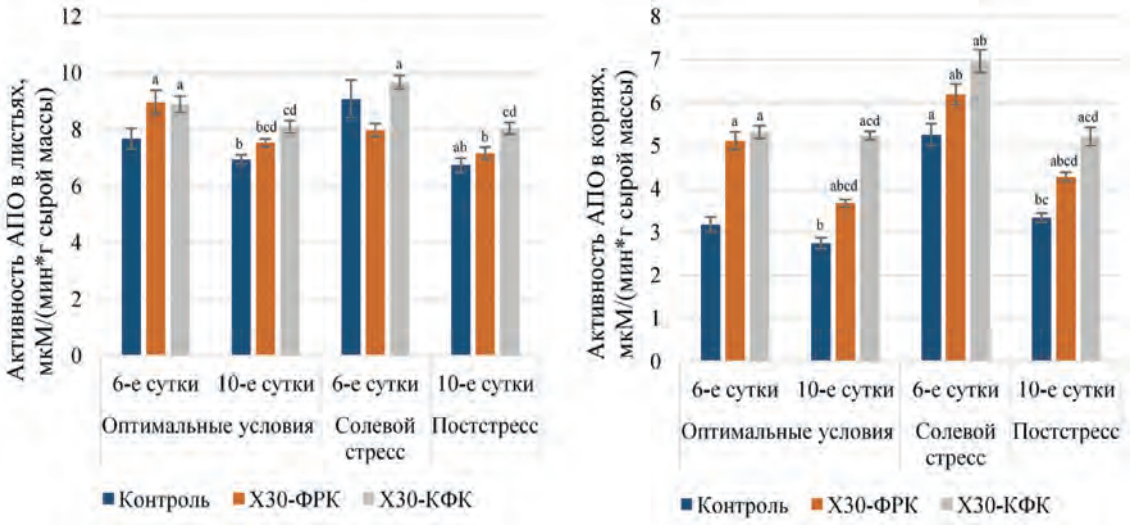
В постстрессовый период активность ПО в вариантах обработки оставалась высокой в листьях и особенно в корнях: выше на 44 % (Х30-ФРК) и 63 % (Х30-КФК) относительно соответствующего контроля (рис. 5, *b*).

В оптимальных условиях выращивания в листьях 6-дневных проростков ячменя отмечено увеличение активности АПО в опытных вариантах в среднем на 16 %, в корневой системе проростков она возросла в 1,6 раза. К 10-м суткам активность АПО несколько снизилась во всех исследуемых вариантах, но тенденция соотношения активности фермента в вариантах оставалась прежней (рис. 6, *a*). В стрессовых условиях активность АПО в корнях увеличивалась в контроле в 1,7 раза, при этом обработка Х30-КФК способствовала ее росту в листьях, обе обработки – увеличению активности фермента на 18 и 32 % в корнях соответственно относительно стрессового контроля (рис. 6, *a*, *b*). В репарационный период к 10-ым суткам активность АПО снизилась практически до уровня оптимального контроля. В вариантах обработок она оставалась выше, сохраняя ту же тенденцию в активности по отношению к контролю, что и в стрессовых условиях (рис. 6, *b*).

Активность ГР в 6-дневных листьях под действием обработок Х30-ФРК и Х30-КФК возрастала в 1,4 и 1,2 раза соответственно относительно оптимального контроля. На 10-е сутки она снизилась в контроле на 24 % по сравнению с 6-ми сутками, но оставалась высокой в варианте Х30-КФК. В то же время в корнях не выявлено изменений в активности ГР во всех вариантах опыта, однако к 10-м суткам активность фермента снижалась в контроле в 1,6 раза по сравнению с 6-ми сутками, при этом в вариантах с обработкой активность сохранялась на более высоком уровне (рис. 7).

В условиях стресса активность фермента в листьях стрессового контроля увеличивалась на 14 % относительно оптимального контроля, при применении Х30-ФРК и Х30-КФК она не изменялась по сравнению с оптимальным контролем, но оставалась повышенной на 23 и 13 % соответственно относительно стрессового контроля. Активность ГР в корнях проростков при солевом стрессе при обработке Х30-КФК возросла в 1,3 раза относительно стрессового контроля.

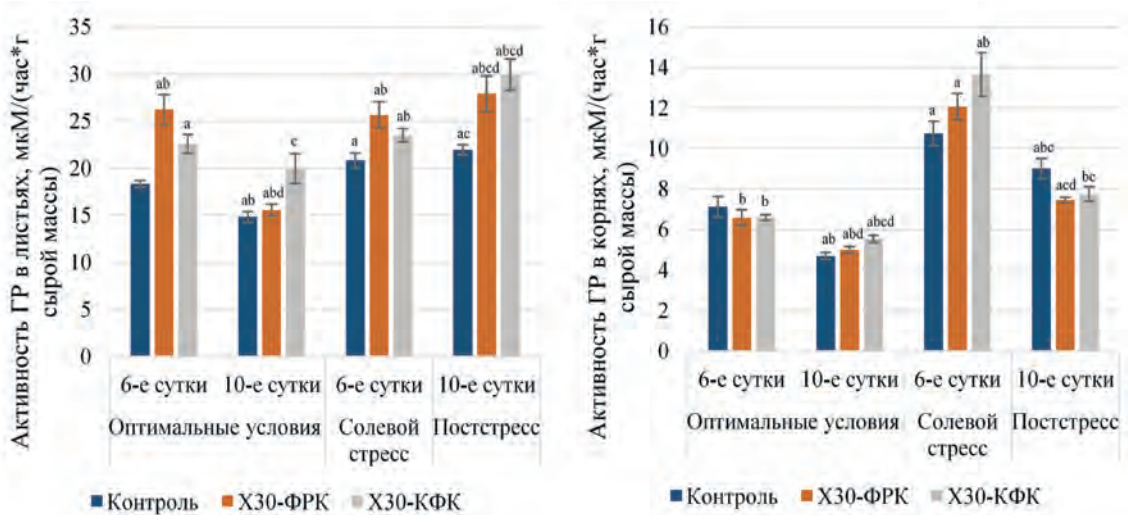
В постстрессовый период активность фермента в листьях не изменилась относительно стрессового контроля, а в корнях, напротив, снизилась. Обработка Х30-ФРК не привела к изменению данного показателя в листьях по сравнению с 6-ми сутками в стрессовых условиях, а обработка Х30-КФК способствовала росту активности ГР в 1,4 раза относительно постстрессового контроля. (рис. 7, *a*). В корнях обработки Х30-ФРК и Х30-КФК в большей степени способствовали снижению активности фермента в восстановительный период (рис. 7, *b*).



a *b*

Рис. 6. Активность АПО в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 6. Ascorbate peroxidase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates



a *b*

Рис. 7. Активность ГР в листьях (*a*) и корнях (*b*) проростков ячменя из семян, обработанных конъюгатами ОКК и хитозана

Fig. 7. Glutathione reductase activity in leaves (*a*) and roots (*b*) of barley seedlings from seeds treated with hydroxycinnamic acids and chitosan conjugates

Таким образом, у 10-дневных проростков ячменя, выращиваемых в оптимальных условиях, по сравнению с 6-дневными в листьях значительно увеличивалось содержание H_2O_2 и продуктов ПОЛ, а в корнях – снижалось. Вероятно, в процессе перехода к автотрофному питанию и формирования фотосинтетического аппарата устанавливается новый уровень про-/антиоксидантного баланса в клетках листьев. При этом содержание пролина и активность СОД, ГР и АПО в листьях и корнях проростков снижалась, только общая активность пероксидаз несколько увеличивалась.

Известно, что H_2O_2 является сигнальной молекулой, которая участвует в адаптации роста растений на свету и играет важную роль в запуске экспрессии генов синтеза антиоксидантных ферментов для фотозащиты. ПО класса III, или так называемые классические (неспецифические), относятся к мультифункциональным ферментам, представленными широким набором изоформ. Так, они участвуют в процессах роста, развития, дыхания, азотного обмена, микоризообразования, детоксикации ксенобиотиков, биосинтеза фитоалексинов, лигнина и суберина. Наряду с этим ПО могут проявлять оксидазную активность, генерируя O_2^- , H_2O_2 и •OH [35, 36].

В то же время корни проростков образуются раньше надземной части и у них не осуществляются перестройки метаболизма, связанные с фотоморфогенезом, поэтому уже к 10-м суткам проходят заключительные этапы формирования проводящей системы и, вероятно, достигается редокс-гомеостаз.

В наших исследованиях кратковременный солевой стресс не вызвал существенных изменений в содержании H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ в листьях и корнях растений, что, вероятно, объясняется значительной аккумуляцией пролина, активностью СОД в листьях, АПО и ГР – в корнях и листьях проростков.

В восстановительный период отмечено увеличение количества H_2O_2 в листьях по сравнению с его содержанием в таких проростках при стрессе, но при этом – снижение относительно оптимального контроля, а также уменьшение содержания ТБК-продуктов ПОЛ и пролина. Повышенное содержание H_2O_2, вероятно, обусловлено генерацией АФК при структурно-функциональной реорганизации фотосинтетического аппарата после нарушений, вызванных стрессовым воздействием. Снижение содержания ТБК-продуктов ПОЛ в листьях может быть связано с активностью ГР, которая включает семейство ферментов, использующих глутатион для детоксикации H_2O_2 и гидроперекисей липидов. Одним из ферментов данного семейства является фосфолипид-гидропероксид глутатионпероксидаза, которая действует непосредственно на гидроперекиси липидов без потребности высвобождения гидроперекисей жирных кислот [37].

В постстрессовый период в корнях отмечено существенное снижение H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ, а содержание пролина и активность СОД, АПО хоть и снижалась по сравнению со стрессовыми условиями, но оставалась выше, чем у растений в оптимальных условиях. Активность ГР не изменялась, оставаясь высокой, как при стрессовых условиях. Снижение прооксидантов в корнях в адаптационный период объясняется высокой активностью антиоксидантных ферментов – СОД, АПО и ГР.

Установлены различия при действии конъюгатов ОКК на проростки ячменя. Вызванное Х30-КФК ингибирование роста у 6-дневных проростков сопровождалось незначительным увеличением содержания H_2O_2 и накоплением ТБК-продуктов ПОЛ, активацией АПО в тканях листьев и корней, а СОД и ПО – только в корнях. Однако к 10-м суткам выращивания обработка конъюгатом Х30-КФК на фоне снижения содержания пролина в листьях существенно повышала активность СОД и ферментов АГЦ в органах проростков, что привело к адаптационным изменениям, способствующим ускорению роста корневой системы и накоплению биомассы листьев проростков.

Угнетение роста 6-дневных проростков при обработке конъюгатом Х30-КФК в стрессовых условиях происходило на фоне снижения содержания пролина, отсутствовали изменения в количестве H_2O_2 в листьях и корнях, отмечалось значительное накопление ТБК-продуктов ПОЛ в корнях. В условиях стресса применение Х30-КФК не вызывало изменений или снижало активность антиоксидантных ферментов в листьях, значительно их активизировало в корнях.

Биометрические показатели 6-дневных проростков при оптимальных условиях выращивания в варианте Х30-ФРК оставались на уровне контрольных значений, отмечалось только увеличение активности АПО в корнях. На 10-е сутки по сравнению с контролем и конъюгатом Х30-КФК в тканях проростков из варианта Х30-ФРК увеличилось содержание пролина. Активность ферментов АГЦ отмечалась гораздо ниже, чем при обработке Х30-КФК. В условиях кратковременного засоления конъюгат Х30-ФРК не вызвал изменений биометрических показателей у проростков по сравнению с контролем, значительно увеличивал содержание пролина и активность АПР в корнях. В листьях проростков снижалась активность СОД и АПО, но увеличивалась активность ПО и ГР.

В восстановительный период у проростков из варианта обработки Х30-КФК процессы адаптации проходили активнее, увеличилась биомасса листьев и длина корневой системы. При этом если содержание пролина в листьях контрольного варианта снизилось, то при обработке Х30-КФК увеличилось на 21,4 % по сравнению с контролем. Содержание H_2O_2 и ТБК-продуктов не изменялось в листьях, но в корнях оставалось высоким при применении Х30-КФК. В корнях оставалась высокой активность СОД, а ПО – в листьях и корнях, что и способствовало снижению содержания H_2O_2 в корнях. Активность АПО оставалась высокой в корнях и листьях при обработке Х30-КФК как по сравнению с контролем, так и Х30-ФРК, а ГР – только в листьях при обработке Х30-КФК. Интересно отметить, что активность ГР в условиях стресса повышалась в корнях по сравнению с соответствующим контролем, вероятно, в ответ на активизацию процессов ПОЛ, а в постстрессовом периоде – в листьях, участвуя в антиоксидантной защите фотосинтетического аппарата.

В постстрессовый период у проростков из варианта обработки Х30-ФРК отсутствовали значимые изменения по биометрическим показателям по сравнению с контрольными. На биохимическом уровне отмечалось снижение содержания пролина в листьях, а остальные исследуемые показатели или не отличались от контрольных значений, или имели тенденцию к изменению, как и у растений из варианта Х30-КФК, только в меньшей степени.

Заключение. Установлены различия действия конъюгатов хитозана и ОКК на состояние компонентов про-/антиоксидантной системы в проростках ярового ячменя в различных условиях выращивания. Обработка семян конъюгатом Х30-КФК замедляет рост 6-дневных проростков ячменя и индуцирует генерацию H_2O_2 в корнях в оптимальных условиях. Негативное влияние конъюгата Х30-КФК усиливается при кратковременном солевом стрессе. В то же время преимущественно в корнях активируются антиоксидантные ферменты, но отмечено низкое значение накопления пролина. Поддержание высокой активности антиоксидантных ферментов в органах проростков является первым звеном адаптационной реакции, которая к 10-м суткам прорастания в оптимальных условиях позволила снизить содержание продуктов ПОЛ, активировать рост корней и накопление биомассы. При прекращении действия стрессового фактора репарацион-

ные процессы у растений из обработанных конъюгатом Х30-КФК семян происходили быстрее, увеличивалась длина и сухая биомасса корней, масса листьев. При этом снижалось содержание H_2O_2 и ТБК-продуктов ПОЛ в корнях, в то же время содержание пролина в листьях отмечено выше стрессовых значений, активность СОД оставалась высокой в корнях, активность ГР – в листьях, а ПО и АПО – в органах проростков.

У проростков из варианта обработки Х30-ФРК отсутствовали значимые изменения по биометрическим показателям по сравнению с контрольными. На биохимическом уровне различия по сравнению с действием конъюгата Х30-КФК проявлялись в большей степени в листьях, а в корнях измеряемые параметры или не отличались от контрольных, или имели ту же тенденцию к изменению, как и у растений из варианта Х30-КФК, только в меньшей степени. Так, в варианте Х30-ФРК в листьях в оптимальных условиях выращивания содержание пролина увеличивалось от 6- к 10-дневным проросткам, а при переходе растений из кратковременного солевого стресса в постстресс – снижалось. Тогда как при обработке конъюгатом Х30-КФК содержание пролина снижалось по мере роста проростков в оптимальных условиях, а при переходе от солевого стресса в репарационный период в этом варианте, напротив, возрастало. Активность ПО и ГР в листьях практически не изменялась пре переходе растений из стрессовых условий в репарационный период в варианте Х30-ФРК. Однако активность данных ферментов возрастала в репарационный период по сравнению с солевым стрессом при применении конъюгата Х30-КФК.

Таким образом, обработка конъюгатом Х30-КФК, имея слабое стрессовое воздействие, обеспечивает запуск компенсаторных механизмов, которые включают активизацию клеточных процессов репарации и, вероятно, синтеза ферментов *de novo*. Высокая продолжительная активность при солевом стрессе и в последующий восстановительный период антиоксидантных ферментов, таких как СОД, ПО, АПО и ГР, низкие уровни накопления H_2O_2 в корнях и листьях проростков ячменя, поддерживаемые обработкой конъюгатами ОКК с хитозаном, преимущественно Х30-КФК, способствовали активной адаптации и ускорению роста проростков ячменя.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Global status of salt-affected soils. Main report / FAO. – Rome, 2024. – 240 p. – URL: https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/32d3b78b-d720-4f54-9163-70f55039dbb9/content (date of access: 29.05.2026).

2. Demidchik, V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology / V. Demidchik // Environmental and Experimental Botany. – 2015. – Vol. 109. – P. 212–228. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021

3. Mittler, R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance / R. Mittler // Trends in Plant Science. – 2002. – Vol. 7, N 9. – P. 405–410. https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9

4. Ahmad, P. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants / P. Ahmad, M. Sarwat, S. Sharma // Journal of Plant Biology. – 2008. – Vol. 51, N 3. – P. 167–173. https://doi.org/10.1007/bf03030694

5. Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress / M. Hasanuzzaman, M. H. M. B. Bhuyan, T. I. Anee [et al.] // Antioxidants. – 2019. – Vol. 8, N 9. – Art. 384. https://doi.org/10.3390/antiox8090384

6. Инновационные гибридные иммуномодуляторы растений на основе хитозана и биоактивных антиоксидантов и прооксидантов / Э. В. Попова, Н. С. Домнина, С. В. Сокорнова [и др.] // Сельскохозяйственная биология. – 2021. – Т. 56, № 1. – С. 158–170.

7. Phenolics as Plant Protective Companion Against Abiotic Stress / M. Kumar, Y. Tak, J. Potkule [et al.] // Plant Phenolics in Sustainable Agriculture / eds.: R. Lone, R. Shuab, A. N. Kamili. – Singapor, 2020. – Vol. 1. – P. 277–308. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_12

8. Исследование реакционной способности производных коричной кислоты – предшественников лигнина / О. Х. Каримов, Г. Ю. Колчина, Г. А. Тептерева [и др.] // Тонкие химические технологии. – 2020. – Т. 15, № 4. – С. 7–13.

9. Ionic liquids for addressing unmet needs in healthcare / Ch. Agatemor, K. N. Ibsen, E. E. L. Tanner, S. Mitragotri // Bioengineering and Translational Medicine. – 2018. – Vol. 3, N 1. – P. 7–25. https://doi.org/10.1002/btm2.10083

10. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management / P. S. Rayanoothala, T. J. Dweh, S. Mahapatra, S. Kayastha // Crop Design. – 2024. – Vol. 3, N 4. – Art. 100076. https://doi.org/10.1016/j.cropd.2024.100076

11. Je, J.-Y. Reactive oxygen species scavenging activity of aminoderivatized chitosan with different degree of deacetylation / J.-Y. Je, S.-K. Kim // Bioorganic and Medicinal Chemistry. – 2006. – Vol. 14, N 17. – P. 5989–5994. https://doi.org/10.1016/j.bmc.2006.05.016

12. Хитин/хитозан и его производные: фундаментальные и прикладные аспекты / В. П. Варламов, А. В. Ильина, Б. Ц. Шагдарова [и др.] // Успехи биологической химии / Рос. акад. наук [и др.]; отв. ред. Л. П. Овчинников. – М., 2020. – Т. 60. – С. 317–368.

13. Конъюгаты хитозана с оксикоричными кислотами: получение, физико-химические характеристики и оценка их влияния на продуктивность и качество редиса / А. Е. Гилевская, В. В. Николайчук, А. Н. Красковский [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 2. – С. 195–205.

14. Влияние конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами и их наночастиц на рост проростков ячменя и содержание в них пролина при солевом стрессе / К. М. Герасимович, Е. И. Рыбинская, И. А. Овчинников [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2022. – Т. 67, № 3. – С. 263–273.

15. Стимулирующее действие оксикоричных кислот и их конъюгатов с хитозаном на рост и биохимические показатели микроклонов картофеля *in vitro* / Н. А. Еловская, Ж. Н. Калацкая, Н. А. Ламан [и др.] // Доклады Национальной академии наук Беларуси. – 2022. – Т. 66, № 6. – С. 605–613.

16. Параметры роста и антиоксидантная активность в проростках огурца при применении конъюгатов хитозана с оксикоричными кислотами в условиях солевого стресса / Е. Л. Недведь, Ж. Н. Калацкая, И. А. Овчинников [и др.] // Прикладная биохимия и микробиология. – 2022. – Т. 58, № 1. – С. 74–82.

17. Влияние конъюгированных с хитозаном оксикоричных кислот на рост и развитие растений *Cucumis sativus* L. в условиях почвенного засоления / И. А. Овчинников, Ж. Н. Калацкая, В. В. Николайчук [и др.] // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2025. – Т. 70, № 3. – С. 253–264.

18. Особенности действия брасиностероидов в составе инсекто-фунгицидных композиций на рост проростков рапса (*Brassica napus* L.) в условиях низкотемпературного стресса / А. Ф. Судник, Н. А. Ламан, О. В. Дорощук, Л. Б. Куканего // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. / НАН Беларуси [и др.]; науч. ред.: Н. А. Ламан, В. И. Парфенов. – Мн., 2011. – Вып. 40. – С. 560–574.

19. Kumar, G. N. M. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers / G. N. M. Kumar, N. R. Knowles // Plant Physiology. – 1993. – Vol. 102, N 1. – P. 115–124. https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115

20. Bates, L. S. Rapid determination of free proline for water-stress studies / L. S. Bates, R. P. Waldren, I. D. Teare // Plant and Soil. – 1973. – Vol. 39, N 1. – P. 205–207. https://doi.org/10.1007/bf00018060

21. Extracellular H_2O_2 Induced by Oligogalacturonides Is Not Involved in the Inhibition of the Auxin-Regulated *rolB* Gene Expression in Tobacco Leaf Explants / D. Bellincampi, N. Dipierro, G. Salvi [et al.] // Plant Physiology. – 2000. – Vol. 122, N 4. – P. 1379–1385. https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379

22. Бояркин, А. Н. Определение активности пероксидазы / А. Н. Бояркин // Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош [и др.]. – 3-е изд., перераб. и доп. – Л., 1987. – С. 41–43.

23. Giannopolitis, C. N. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants / C. N. Giannopolitis, S. K. Ries // Plant Physiology. – 1977. – Vol. 59, N 2. – P. 309–314. https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309

24. Nakano, Y. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts / Y. Nakano, K. Asada // Plant and Cell Physiology. – 1981. – Vol. 22, N 5. – P. 867–880. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232

25. Resistance to Active Oxygen Toxicity of Transgenic *Nicotiana tabacum* that Expresses the Gene for Glutathione Reductase from *Escherichia coli* / M. Aono, A. Kubo, H. Saji [et al.] // Plant and Cell Physiology. – 1991. – Vol. 32, N 5. – P. 691–697. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078132

26. Bradford, M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding / M. M. Bradford // Analytical Biochemistry. – 1976. – Vol. 72, N 1–2. – P. 248–254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

27. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates / A. Kraskouski, V. Nikalaichuk, V. Kulikouskaya [et al.] // Soft Materials. – 2021. – Vol. 19, N 4. – P. 495–502. https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726

28. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley / V. Nikalaichuk, K. Hileuskaya, A. Kraskouski [et al.] // Journal of Applied Polymer Science. – 2021. – Vol. 139, N 14. – Art. 51884. https://doi.org/10.1002/app.51884

29. Grantz, S. A. Primer of Biostatistics / S. Grantz. – 7th ed. – New York [et al.]: McGraw-Hill Medical, 2011. – 320 p.

30. Ayalew, H. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Titicum aestivum* L.) / H. Ayalew, H. Liu, G. Yan // Euphytica. – 2017. – Vol. 213. – Art. 126. https://doi.org/10.1007/s10681-017-1914-4

31. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata / M. Khalid, A. Gul, R. Amir [et al.] // Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization. – 2018. – Vol. 16, N 4. – P. 359–366. https://doi.org/10.1017/s1479262118000023

32. Trovato, M. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development / M. Trovato, R. Mattioli, P. Costantino // RENDICONTI LINCEI. – 2008. – Vol. 19. – P. 325–346. https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8

33. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms / U. K. Ghosh, M. N. Islam, M. N. Siddiqui [et al.] // Plant Biology. – 2021. – Vol. 24, N 2. – P. 227–239. https://doi.org/10.1111/plb.13363

34. Garg, N. ROS generation in plants: Boon or bane? / N. Garg, G. Manchanda // Plant Biosystems. – 2009. – Vol. 143, N 1. – P. 81–96. https://doi.org/10.1080/11263500802633626

35. Neill, S. Hydrogen peroxide signalling / S. Neill, R. Desikan, J. Hancock // Current Opinion in Plant Biology. – 2002. – Vol. 5, N 5. – P. 388–395. https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00282-0

36. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species / F. Minibayeva, O. Kolesnikov, A. Chasov [et al.] // Plant, Cell and Environment. – 2009. – Vol. 32, N 5. – P. 497–508. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x

37. Gill, S. S. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants / S. S. Gill, N. Tuteja // Plant Physiology and Biochemistry. – 2010. – Vol. 48, N 12. – P. 909–930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016

References

1. *Global status of salt-affected soils. Main report. FAO.* Rome, 2024. 240 p. Available at: https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/32d3b78b-d720-4f54-9163-70f55039dbb9/content (accessed 29.05.2026).

2. Demidchik V. Mechanisms of oxidative stress in plants: From classical chemistry to cell biology. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, vol. 109, pp. 212–228. https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.06.021

3. Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Science*, 2002, vol. 7, no. 9, pp. 405–410. https://doi.org/10.1016/s1360-1385(02)02312-9

4. Ahmad P., Sarwat M., Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants. *Journal of Plant Biology*, 2008, vol. 51, no. 3, pp. 167–173. https://doi.org/10.1007/bf03030694

5. Hasanuzzaman M., Bhuyan M. H. M. B., Anee T. I., Parvin K., Nahar K., Al Mahmud J., Fujita M. Regulation of Ascorbate-Glutathione Pathway in Mitigating Oxidative Damage in Plants under Abiotic Stress. *Antioxidants*, 2019, vol. 8, no. 9, art. 384. https://doi.org/10.3390/antiox8090384

6. Popova E. V., Domnina N. S., Sokornova S. V., Kovalenko N. M., Tyuterev S. L. Inovel hybrid modulators of plant immune responses based on chitosan and bioactive anti-oxidants and pro-oxidants. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* [Agricultural biology], 2021, vol. 56, no. 1, pp. 158–170 (in Russian).

7. Kumar M., Tak Y., Potkule J., Choyal P., Tomar M., Meena N. L., Kaur Ch. Phenolics as Plant Protective Companion Against Abiotic Stress. *Plant Phenolics in Sustainable Agriculture. Vol. 1.* Singapor, 2020, pp. 277–308. https://doi.org/10.1007/978-981-15-4890-1_12

8. Karimov O. Kh., Kolchina G. Yu., Teptereva G. A., Chetvertneva I. A., Karimov E. Kh., Badretdinov A. R. The reactivity of cinnamic acid derivatives as lignin precursors. *Fine Tonkie khimicheskie tekhnologii = Chemical Technologies*, 2020, vol. 15, no. 4, pp. 7–13 (in Russian).

9. Agatemor Ch., Ibsen K. N., Tanner E. E. L., Mitragotri S. Ionic liquids for addressing unmet needs in healthcare. *Bioengineering and Translational Medicine*, 2018, vol. 3, no. 1, pp. 7–25. https://doi.org/10.1002/btm2.10083

10. Rayanoothala P. S., Dweh T. J., Mahapatra S., Kayastha S. Unveiling the protective role of chitosan in plant defense: A comprehensive review with emphasis on abiotic stress management. *Crop Design*, 2024, vol. 3, no. 4, art. 100076. https://doi.org/10.1016/j.cropd.2024.100076

11. Je J.-Y., Kim S.-K. Reactive oxygen species scavenging activity of aminoderivatized chitosan with different degree of deacetylation. *Bioorganic and Medicinal Chemistry*, 2006, vol. 14, no. 17, pp. 5989–5994. https://doi.org/10.1016/j.bmc.2006.05.016

12. Varlamov V. P., Il''ina A. V., Shagdarova B. Ts., Lunkov A. P., Mysyakina I. S. Chitin/Chitosan and Its Derivatives: Fundamental Problems and Practical Approaches. *Biochemistry Moscow*, 2020, vol. 85, suppl. 1, pp. 154–176. https://doi.org/10.1134/S0006297920140084

13. Hileuskaya A. E., Nikalaichuk V. V., Kraskouski A. N., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Kalatskaja J. N., Nedved E. L., Vialichka N. I., Laman N. A. Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates: Synthesis, Physicochemical Characteristics, and Estimation of Their Influence on Productivity and Quality of the Radish. *Applied Biochemistry Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 2, pp. 175–185. https://doi.org/10.1134/S0003683822020065

14. Gerasimovich K. M., Rybinskaya E. I., Ovchinnikov I. A., Nedved' E. L., Kalatskaya Zh. N., Gilevskaya K. S., Nikolaichuk V. V., Laman N. A. Influence of chitosan and hydroxycinnamic acids conjugates and nanoparticles on the growth of barley seedlings and proline contents under saline stress. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2022, vol. 67, no. 3, pp. 263–273 (in Russian).

15. Elovskaya N. A., Kalatskaya Zh. N., Laman N. A., Gilevskaya K. S., Kulikovskaya V. I., Nikolaichuk V. V. Effect of the hydroxycinnamic acids and their chitosan-based conjugates on the growth and biochemical parameters of microclone potato plants *in vitro*. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2022, vol. 66, no. 6, pp. 605–613 (in Russian).

16. Nedved E. L., Kalatskaja J. N., Ovchinnikov I. A., Rybinskaya E. I., Laman N. A., Kraskouski A. N., Nikalaichuk V. V., Hileuskaya K. S., Kulikouskaya V. I., Agabekov V. E. Growth Parameters and Antioxidant Activity in Cucumber Seedlings with the Application of Chitosan and Hydroxycinnamic Acids Conjugates under Salt Stress. *Applied Biochemistry and Microbiology*, 2022, vol. 58, no. 1, pp. 69–76. https://doi.org/10.1134/S0003683822010069

17. Ovchinnikov I. A., Kalatskaya Zh. N., Nikolaichuk V. V., Gilevskaya K. S., Morozova I. M. Effect of Chitosan–Hydroxycinnamic Acid Conjugates on the growth and development of cucumber plants (*Cucumis sativus* L.) under soil salinity conditions. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2025, vol. 70, no. 3, pp. 253–264 (in Russian).

18. Sudnik A. F., Laman N. A., Doroshchuk O. V., Kukanego L. B. Features of action of brassinosteroids as a part of insecticide-fungicide compositions on the growth of seedlings of rape (*Brassica napus* L.) in the conditions of low-temperature stress. *Botanika (issledovaniya): sbornik nauchnykh trudov* [Botany (research): collection of scientific papers]. Minsk, 2011, vol. 40, pp. 560–574 (in Russian).

19. Kumar G. N. M., Knowles N. R. Changes in Lipid Peroxidation and Lipolytic and Free-Radical Scavenging Enzyme Activities during Aging and Sprouting of Potato (*Solanum tuberosum*) Seed-Tubers. *Plant Physiology*, 1993, vol. 102, no. 1, pp. 115–124. https://doi.org/10.1104/pp.102.1.115

20. Bates L. S., Waldren R. P., Teare I. D. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 1973, vol. 39, no. 1, pp. 205–207. https://doi.org/10.1007/bf00018060

21. Bellincampi D., Dipierro N., Salvi G., Cervone F., De Lorenzo G. Extracellular H_2O_2 Induced by Oligogalacturonides Is Not Involved in the Inhibition of the Auxin-Regulated *rolB* Gene Expression in Tobacco Leaf Explants. *Plant Physiology*, 2000, vol. 122, no. 4, pp. 1379–1385. https://doi.org/10.1104/pp.122.4.1379

22. Boyarkin A. N. Determination of peroxidase activity. *Methods of biochemical study of plants. 3rd ed*. Leningrad, 1987, pp. 41–43 (in Russian).

23. Giannopolitis C. N., Ries S. K. Superoxide Dismutases: I. Occurrence in Higher Plants. *Plant Physiology*, 1977, vol. 59, no. 2, pp. 309–314. https://doi.org/10.1104/pp.59.2.309

24. Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts. *Plant and Cell Physiology*, 1981, vol. 22, no. 5, pp. 867–880. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a076232

25. Aono M., Kubo A., Saji H., Natori T., Tanaka K., Kondo N. Resistance to Active Oxygen Toxicity of Transgenic *Nicotiana tabacum* that Expresses the Gene for Glutathione Reductase from *Escherichia coli*. *Plant and Cell Physiology*, 1991, vol. 32, no. 5, pp. 691–697. https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078132

26. Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. *Analytical Biochemistry*, 1976, vol. 72, no. 1–2, pp. 248–254. https://doi.org/10.1016/0003-2697(76)90527-3

27. Kraskouski A., Nikalaichuk V., Kulikouskaya V., Hileuskaya K., Kalatskaja J., Nedved H., Laman N., Agabekov V. Synthesis and properties of hydrogel particles based on chitosan-ferulic acid conjugates. *Soft Materials*, 2021, vol. 19, no. 4, pp. 495–502. https://doi.org/10.1080/1539445x.2021.1877726

28. Nikalaichuk V., Hileuskaya K., Kraskouski A., Kulikouskaya V., Nedved H., Kalatskaja J., Rybinskaya E., Herasimovich K., Laman N., Agabekov V. Chitosan-hydroxycinnamic acid conjugates: Synthesis, photostability and phytotoxicity to seed germination of barley. *Journal of Applied Polymer Science*, 2021, vol. 139, no. 14, art. 51884. https://doi.org/10.1002/app.51884

29. Grantz S. A. *Primer of Biostatistics. 7th ed.* New York, McGraw-Hill Medical, 2011, 320 p.

30. Ayalew H., Liu H., Yan G. Identification and validation of root length QTLs for water stress resistance in hexaploid wheat (*Titicum aestivum* L.). *Euphytica*, 2017, vol. 213, art. 126. https://doi.org/10.1007/s10681-017-1914-4

31. Khalid M., Gul A., Amir R., Ali M., Afzal F., Quraishi U. M., Ahmed Z., Rasheed A. QTL mapping for seedling morphology under drought stress in wheat cross synthetic (W7984)/Opata. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*, 2018, vol. 16, no. 4, pp. 359–366. https://doi.org/10.1017/s1479262118000023

32. Trovato M., Mattioli R., Costantino P. Multiple roles of proline in plant stress tolerance and development. *RENDICONTI LINCEI*, 2008, vol. 19, pp. 325–346. https://doi.org/10.1007/s12210-008-0022-8

33. Ghosh U. K., Islam M. N., Siddiqui M. N., Cao X., Khan M. A. R. Proline, a multifaceted signalling molecule in plant responses to abiotic stress: understanding the physiological mechanisms. *Plant Biology*, 2021, vol. 24, no. 2, pp. 227–239. https://doi.org/10.1111/plb.13363

34. Garg N., Manchanda G. ROS generation in plants: Boon or bane? *Plant Biosystems*, 2009, vol. 143, no. 1, pp. 81–96. https://doi.org/10.1080/11263500802633626

35. Neill S., Desikan R., Hancock J. Hydrogen peroxide signalling. *Current Opinion in Plant Biology*, 2002, vol. 5, no. 5, pp. 388–395. https://doi.org/10.1016/s1369-5266(02)00282-0

36. Minibayeva F., Kolesnikov O., Chasov A., Beckett R. P., Lüthje S., Vylegzhanina N., Buck F., Böttger M. Wound-induced apoplastic peroxidase activities: their roles in the production and detoxification of reactive oxygen species. *Plant, Cell and Environment*, 2009, vol. 32, no. 5, pp. 497–508. https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01944.x

37. Gill S. S., Tuteja N. Reactive oxygen species and antioxidant machinery in abiotic stress tolerance in crop plants. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2010, vol. 48, no. 12, pp. 909–930. https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2010.08.016

Информация об авторах

Овчинников Игорь Алексеевич – науч. сотрудник, аспирант. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: igor-1606@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-8662-3908

Калацкая Жанна Николаевна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. https://orcid.org/0000-0001-6395-0757

Николайчук Виктория Викторовна – науч. сотрудник, аспирант. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: vica10bcn@gmail.com

Гилевская Ксения Сергеевна – канд. хим. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Институт химии новых материалов НАН Беларуси (ул. Ф. Скорины, 36, 220141, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-3121-0014

Недведь Елена Леонардовна – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: nedvedel76@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-9973-6549

Information about the authors

Igor A. Ovchinnikov – Researcher, Postgraduate Student. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: igor-1606@mail.ru. https://orcid.org/ 0000-0002-8662-3908

Joanna N. Kalatskaja – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: kalatskayaj@mail.ru. https://orcid.org/0000-0001-6395-0757

Viktoria V. Nikalaichuk – Researcher, Postgraduate Student. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: vica10bcn@gmail.com

Kseniya S. Hileuskaya – Ph. D. (Chem.), Associate Professor, Leading Researcher. Institute of Chemistry of New Materials of the National Academy of Sciences of Belarus (36, F. Skoryna Str., 220141, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: k_hilevskay@mail.ru. https://orcid.org/0000-0002-3121-0014

Helen L. Nedved – Ph. D. (Biol.), Senior 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: nedvedel76@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-9973-6549

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 582.284:582.723.2:581.19
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-219-226

Поступила в редакцию 19.03.2026
Received 19.03.2026

А. І. Каханоўскі[1], А. У. Спірыдовіч[2], Т. Г. Шабашова[3]

[1]Група навуковага суправаджэння фермерскай гаспадаркі «Сталетава», Магілёў, Рэспубліка Беларусь
[2]Цэнтральны батанічны сад Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Мінск, Рэспубліка Беларусь
[3]Інстытут эксперыментальнай батанікі імя В. Ф. Купревіча Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Мінск, Рэспубліка Беларусь

ФУНГІСТАТЫЧНАЕ ЎЗДЗЕЯННЕ ЭКСТРАКТАЎ КАРЫ *FRANGULA ALNUS* MILL. І *RHAMNUS CATHARTICA* L. НА НЕКАТОРЫХ КСІЛАТРОФНЫХ ПРАДСТАЎНІКОЎ АДДЗЕЛА *BASIDIOMYCOTA*

Аннотация. Данное исследование посвящено изучению фунгистатического эффекта экстрактов коры *Frangula alnus* Mill. и *Rhamnus cathartica* L. на представителей отдела *Basidiomycota* – фитопатогенов и ксилотрофов, вызывающих повреждение лесных культур и деревянных конструкций. В эксперименте было исследовано шесть штаммов грибов из Белорусской коллекции непатогенных микроорганизмов Института микробиологии НАН Беларуси: *Phellinus igniarius* (BIM F-205), *Phellinus tremulae* (BIM F-204), *Fomitopsis pinicola* (BIM F-225), *Phellinus pini* (BIM F-321), *Gloeophyllum sepiarium* (BIM F-227), *Serpula lacrymans* (BIM F-835). Результаты показали, что экстракт *F. alnus*, содержащий вторичные метаболиты – гидроксиантрахиноны, значительно подавлял рост пяти из шести видов, при этом наиболее сильный эффект наблюдался для *S. lacrymans* (57 % подавления). Дополнительный анализ с использованием экстрактов с различными концентрациями гидроксиантрахинонов выявил четкую дозозависимую реакцию *G. sepiarium*, что подтверждает ключевую роль этих соединений в фунгистатическом эффекте. Результаты исследования расширяют понимание роли гидроксиантрахинонов в фитоиммунитете и открывают перспективы их применения в биотехнологии лесных культур.

Ключевые слова: *Frangula alnus*, *Rhamnus cathartica*, гидроксиантрахиноны, фунгистатический эффект, *Basidiomycota*, фитопатогены, ксилотрофы

Для цитирования: Каханоўскі, А. І. Фунгістатычнае ўздзеянне экстрактаў кары *Frangula alnus* Mill. і *Rhamnus cathartica* L. на некаторых ксілатрофных прадстаўнікоў аддзела *Basidiomycota* / А. І. Каханоўскі, А. У. Спірыдовіч, Т. Г. Шабашова // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 219–226. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-219-226

Aliaxandr I. Kakhanouski[1], Alena V. Spirydovich[2], Tatyana G. Shabashova[3]

[1]Scientific Research Group of the Agricultural Company "Staletava", Mogilev, Republic of Belarus
[2]Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk,Republic of Belarus
[3]V. F. Kuprevich Institute of Experimental Botany of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus

FUNGISTATIC EFFECT OF BARK EXTRACTS FROM *FRANGULA ALNUS* MILL. AND *RHAMNUS CATHARTICA* L. ON CERTAIN XYLOTROPHIC REPRESENTATIVES OF THE PHYLUM *BASIDIOMYCOTA*

Abstract. The study examines the fungistatic effect of bark extracts from *Frangula alnus* Mill. and *Rhamnus cathartica* L. on representatives of the phylum *Basidiomycota* – phytopathogens and xylotrophs that cause damage to forest crops and wooden structures. Six fungal strains from the Belarus Collection of Non-pathogenic Microorganisms of the Institute of Microbiology of the NAS of Belarus were investigated in the experiment: *Phellinus igniarius* (BIM F-205), *Phellinus tremulae* (BIM F-204), *Fomitopsis pinicola* (BIM F-225), *Phellinus pini* (BIM F-321), *Gloeophyllum sepiarium* (BIM F-227), and *Serpula lacrymans* (BIM F-835). The results showed that the *F. alnus* extract, containing hydroxyanthraquinone secondary metabolites, significantly suppressed the growth of five out of the six species, with the strongest effect observed for *S. lacrymans* (57 % inhibition). Further analysis using extracts with varying concentrations of hydroxyanthraquinones revealed a clear dose-dependent response in *G. sepiarium*, confirming the key role of these compounds in the fungistatic effect. The findings expand the understanding of the role of hydroxyanthraquinones in phytoimmunity and open prospects for their application in forest crop biotechnology.

Keywords: *Frangula alnus*, *Rhamnus cathartica*, hydroxyanthraquinones, fungistatic effect, *Basidiomycota*, phytopathogens, xylotrophs

For citation: Kakhanouski A. I., Spirydovich A. V., Shabashova T. G. Fungistatic effect of bark extracts from *Frangula alnus* Mill. and *Rhamnus cathartica* L. on certain xylotrophic representatives of the phylum *Basidiomycota. Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 219–226 (in Belarusian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-219-226

© Каханоўскі А. І., Спірыдовіч А. У., Шабашова Т. Г., 2026

Уводзіны. Некатрыя прадстаўнікі аддзела *Basidiomycota* з'яўляюцца фітапатагенамі і ксілатрофамі, якія наносяць значную шкоду лясной гаспадарцы, уплываючы на якасць і колькасць выхаду лесаматэрыялаў. Пашкоджаная грыбамі драўніна губляе свае тэхнічныя ўласцівасці, становіцца непрыдатнай для вытворчасці піламатэрыялаў і будаўнічых канструкцый. Гэта спрыяе значным эканамічным стратам.

Наяўнасць розных другасных метабалітаў, здольных стрымліваць рост фітапатагенаў, шмат у чым абумоўлівае ўстойлівасць дрэў. Прадстаўнікі флоры Беларусі сямейства *Rhamnaceae* крушына крохкая (*Frangulaalnus* Mill.) і жыcцёр паслабляльны (*Rhamnus cathartica* L.) багатыя на такія другасныя метабаліты, як гідроксіантрахіноны. У нашых ранейшых даследаваннях [1] паказана, што гідроксіантрахіноны ў *F. alnus* сустракаюцца ва ўсіх частках расліны, пры тым, што найбольшая канцэнтрацыя назіраецца ў флаэме, каранях і насенні, пры гэтым у форме агліконаў гідроксіантрахінонаў найбольш вызначаецца ў каранях, а ў форме гліказідаў – у флаэме. Таксама было паказана, што гідроксіантрахінон эмадзін можа звязвацца з гемам, чым, імаверна, абумоўлена інгібітарнае ўздзеянне эмадзіну на актыўнасць каталазы – фермента, які ўтрымлівае гем, што можа адпавядаць таксічна-ахоўнай функцыі гідроксіантрахінонаў у раслінах [2].

Актыўна вывучаецца ўплыў на клеткі грыбоў гідроксіантрахінонаў, бо яны праяўляюць моцныя фунгіцыдныя і фунгістатычныя ўласцівасці [3, 4].

Для многіх базідыяміцэтаў (*Basidiomycota*), якія выклікаюць гнілі каранёў саджанцаў або агракультур (напрыклад, *Rhizoctoniasolani*), гідроксіантрахінон эмадзін выступае як магутны фунгістатык [5].

Многія базідыяміцэты, асабліва дрэваразбуральныя грыбы, вылучаюць ферменты пераксідазы для расшчаплення лігніну [6]. Эмадзін можа выступаць як інгібітар ферментатыўнай актыўнасці, як раней было паказана ў нашым даследаванні [2].

Эксперыментальна было адлюстравана, што гідроксіантрахінон эмадзін аказвае высокае ўздзеянне на грыбы-фітапатагены *Botrytisc inerea, Rhizoctonia solani, Erysiphe graminis, Phytophthora infestans, Puccinia recondita, Pyricularia grisea* [5].

Сярод прадстаўнікоў аддзела *Basidiomycota* фітапатагены *Phellinus igniarius* і *Ph. tremulae* выклікаюць ядравую гніль у ліставых дрэў, *Fomitopsis pinicola* – у хваёвых і ліставых, а *Ph. pini* – выключна ў хваёвых дрэў. Сапратрофы *Gloeophyllum sepiarium* і *Serpula lacrymans*, вядомыя як галоўныя ўзбуджальнікі бурай кубічнай гнілі, часта разбураюць канструкцыі з хваёвай драўніны.

Гэтыя прадстаўнікі *Basidiomycota* шырока распаўсюджаныя на тэрыторыі Беларусі і наносяць шкоду лясной гаспадарцы і будаўнічай галіне. Вызначэнне іх успрымальнасці да гідроксіантрахінонаў дапаможа вызначыць ролю гэтых злучэнняў у фітаімунітэце дрэў, а таксама можа паспрыяць распрацоўцы захадаў для аховы дрэў і драўніны ад пашкоджання грыбамі.

Мэта даследавання – вызначыць фунгістатычнае ўздзеянне экстрактаў кары *F. alnus* і *Rh. cathartica* на некаторых прадстаўнікоў аддзела *Basidiomycota*.

Матэрыялы і метады даследавання. Штамы грыбоў з Беларускай калекцыі непатагенных мікраарганізмаў Інстытута мікрабіялогіі НАН Беларусі *Ph. igniarius* (BIM F-205), *Ph. tremulae* (BIM F-204), *F. pinicola* (BIM F-225), *Ph. pini* (BIM F-321), *G. sepiarium* (BIM F-227) высадзілі на пажыўнае асяроддзе: 1 л экстракту кары *F. alnus* (20 г кары на 1 л вады кіпяцілі 1 хв.) з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $10{,}46 \times 10^{-3}$ моль/л (канцэнтрацыю гідроксіантрахінонаў вымяралі па методыцы [1]), сусла піўное (7° Б), агар-агар – 20 г, pH 6. *S. lacrymans* (BIM F-835) высадзілі на такое ж пажыўнае асяроддзе, але з меньшай канцэнтрацыяй цукру (3,5° Б).

G. sepiarium дадаткова высадзілі на асяроддзе: 1 л экстракту кары *Rh. cathartica* (20 г кары на 1 л вады кіпяцілі 1 хв.) з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $3{,}57 \times 10^{-3}$ моль/л, сусла піўное (7° Б), агар-агар – 20 г, pH 6.

Для кантролю ўсе вышэй пералічыныя грыбы высаджвалі на наступнае асяроддзе: сусла піўное (7° Б, а для *S. lacrymans* – 3,5° Б), агар-агар – 20 г, pH 6, вада – 1 л.

Грыбы культывавалі пры тэмпературы 25 °С, а *S. lacrymans* – пры 20 °С. Улік памераў калоній грыбоў праводзілі на 14-ы дзень.

Для ацэнкі ўплыву даследаванай дозы на рост грыбоў былі праведзены праверкі нармальнасці размеркавання і роўнасці дысперсій, пасля чаго для кожнага віду быў выбраны адпаведны статыстычны крытэрый параўнання паміж групамі «экстракт» і «кантроль».

Нармальнасць размеркавання ацэньвалася з дапамогай тэсту Шапіра – Уілка. Для кожнага віду грыбоў былі атрыманы наступныя значэнні *p*-value (*n* – колькасць паўтораў):

G. sepiarium: экстракт – $p = 0{,}015$ ($n = 12$), кантроль – $p = 0{,}045$ ($n = 6$);

Ph. pini: экстракт – $p = 0{,}366$ ($n = 12$), кантроль – $p = 0{,}699$ ($n = 6$);

Ph. tremulae: экстракт – $p = 0{,}798$ ($n = 12$), кантроль – $p = 0{,}036$ ($n = 6$);

Ph. igniarius: экстракт – $p = 0{,}918$ ($n = 12$), кантроль – $p = 0{,}023$ ($n = 6$);

F. pinicola: экстракт – дысперсія = 0 ($n = 2$), тэст непрымянімы, кантроль – $n = 6$;

S. lacrymans: экстракт – $p = 0{,}161$ ($n = 12$), кантроль – $p = 0{,}473$ ($n = 6$).

Размеркаванні лічыліся нармальнымі пры $p \geq 0{,}05$.

Роўнасць дысперсій ацэньвалася з дапамогай тэсту Левена (Levene's test):

G. sepiarium: $p = 0{,}5925$ – дысперсіі роўныя;

Ph. pini: $p = 0{,}0151$ – дысперсіі няроўныя;

Ph. tremulae: $p = 0{,}2110$ – дысперсіі роўныя;

Ph. igniarius: $p = 0{,}6693$ – дысперсіі роўныя;

F. pinicola: дысперсіі = 0, параўнанне немагчыма;

S. lacrymans: $p = 0{,}3628$ – дысперсіі роўныя.

Выбар тэсту вызначаўся камбінацыяй двух фактараў: нармальнасць размеркавання і роўнасць дысперсій. Для кожнага віду грыбоў былі выкарыстаны наступныя крытэрыі:

G. sepiarium: абедзве выбаркі ненармальныя ($p < 0{,}05$), таму выкарыстоўваўся непараметрычны крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0045$ – адрозненні статыстычна значныя;

Ph. pini: абедзве выбаркі нармальныя, але дысперсіі няроўныя ($p < 0{,}05$), таму прымяняўся *t*-тэст Уэлча, $p = 0{,}0001$ – адрозненні статыстычна значныя;

Ph. tremulae: выбарка ненармальная (кантроль – $p = 0{,}036$), таму выкарыстоўваўся крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0046$ – адрозненні статыстычна значныя;

Ph. igniarius: выбарка ненармальная (кантроль – $p = 0{,}023$), таму прымяняўся крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0634$ – адрозненні не дасягаюць статыстычнай значнасці;

F. pinicola: у абедзвюх выбарках дысперсія = 0, таму класічныя тэсты на нармальнасць і роўнасць дысперсій непрымяняліся. З прычыны вялікай розніцы паміж групамі выкарыстоўваўся *t*-тэст Уэлча, $p < 0{,}0001$ – адрозненні статыстычна значныя;

S. lacrymans: абедзве выбаркі нармальныя і маюць роўныя дысперсіі, таму выкарыстоўваўся класічны двухвыбарачны *t*-тэст (Student's *t*-test), $p < 0{,}0001$ – адрозненні статыстычна значныя.

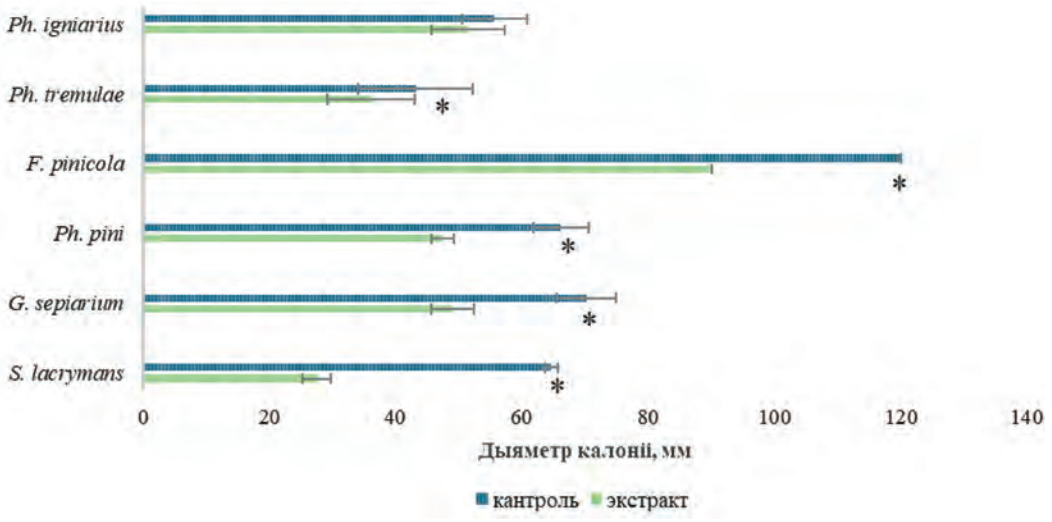
Для ацэнкі ўплыву экстрактаў *Rh. cathartica* і *F. alnus* на рост грыба (мм) праводзіўся комплексны статыстычны аналіз, які ўключаў праверку нармальнасці размеркавання, ацэнку роўнасці дысперсій і выбар адпаведнага параўнальнага крытэрыю. Нармальнасць размеркавання ў кожнай групе ацэньвалася з дапамогай тэсту Шапіра – Уілка. Для выбарак былі атрыманы наступныя значэнні: *Rh. cathartica* – $W = 0{,}957$, $p = 0{,}777$ ($n = 6$); *F. alnus* – $W = 0{,}957$, $p = 0{,}777$ ($n = 8$). Абедзве выбаркі мелі $p > 0{,}05$, што сведчыць пра адсутнасць адхіленняў ад нармальнага размеркавання. Гэта дазволіла выкарыстоўваць параметрычныя метады далейшага аналізу.

Роўнасць дысперсій паміж выбаркамі правяралася з дапамогай тэсту Левена (Levene's test): ($p = 0{,}999$). Значэнне $p > 0{,}05$ сведчыць пра роўнасць дысперсій у групах, што адпавядае патрабаванням *t*-тэсту.

Паколькі абедзве выбаркі мелі нармальнае размеркаванне і роўныя дысперсіі, для ацэнкі статыстычнай значнасці адрозненняў паміж групамі выкарыстоўваўся двухвыбарачны *t*-тэст (Student's *t*-test) для незалежных выбарак.

Вынікі і іх абмеркаванне. Правядзенне эксперыментаў па вырошчванні монаспоравых культур базідыяльных грыбоў на пажыўных асяроддзях з экстрактам кары *F. alnus* дазволіла выявіць выражаны фунгістатычны эфект, які асаблівы для кожнага віду грыба.

Атрыманыя вынікі паказалі, што даданне экстракту кары *F. alnus* у пажыўнае асяроддзе прыводзіць да статыстычна значнага запаволення лінейнага росту калоній у большасці даследаваных відаў грыбоў у параўнанні з кантрольным асяроддзем (мал. 1).



Мал. 1. Запаволенне росту калоній грыбоў на пажыўным асяроддзі з экстрактам кары *F. alnus* у параўнанні з кантролем (mean ± SD). * – статыстычна значныя адрозненні

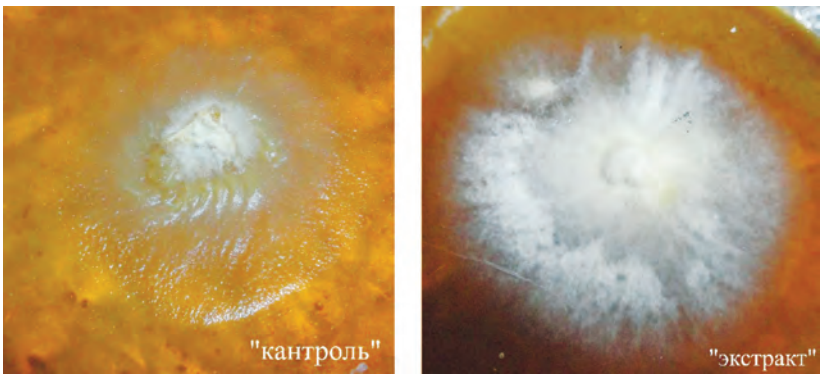
Fig. 1. Growth inhibition of fungal colonies on nutrient medium with *F. alnus* bark extract compared to the control (mean ± SD). * – statistically significant differences.

Найбольшую адчувальнасць да кампанентаў экстракту прадэманстраваў *S. lacrymans*, рост якога запаволіўся ў сярэднім на 56,9 ± 2,7 %. Высокі ўзровень інгібіравання назіраўся таксама для *G. sepiarium* (30 ± 2,2 %), *Ph. pini* (28,8 ± 3,7 %) і *F. pinicola* (25 %). Некалькі меншае, але істотнае запаволенне росту зафіксавана для *Ph. tremulae* (20,2 ± 6 %). Найменшую рэакцыю на прысутнасць экстракту праявіў *Ph. igniarius*, запаволенне росту якога склала 11,3 ± 1,3 %.

Статыстычны аналіз пацвердзіў дакладнасць зробленых высноў. Адрозненні ў хуткасці росту паміж кантрольнай і доследнай групамі былі статыстычна значнымі для пяці з шасці відаў: *G. sepiarium* (крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0045$); *Ph. pini* (*t*-тэст Уэлча, $p = 0{,}0001$); *Ph. tremulae* (крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0046$); *F. pinicola* (*t*-тэст Уэлча, $p < 0{,}0001$); *S. lacrymans* (Student's *t*-тэст, $p < 0{,}0001$).

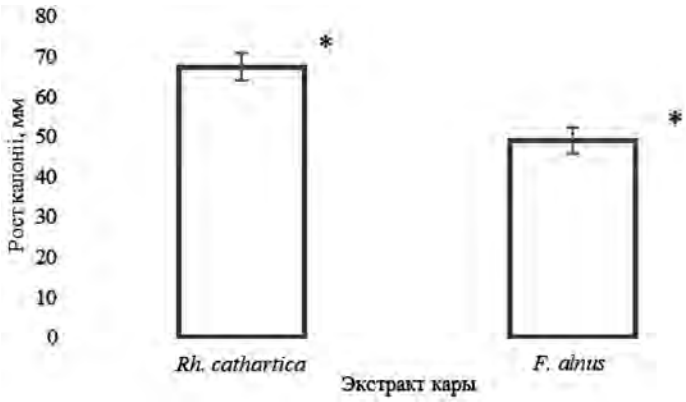
Толькі для *Ph. igniarius* тэндэнцыя да запаволення росту, якую мы назіралі, не дасягнула парога статыстычнай значнасці (крытэрый Манна – Уітні, $p = 0{,}0634$), што можа сведчыць аб яго большай устойлівасці да дзеючых рэчываў экстракту. Выбар розных статыстычных крытэрыяў быў абумоўлены папярэдняй праверкай нармальнасці размеркавання прыкметы і роўнасці дысперсій у выбарках, што забяспечыла карэктнасць і абгрунтаванасць атрыманых вынікаў.

Цікавай асаблівасцю, заўважанай у *G. sepiarium* пры вырошчванні на асяроддзі з экстрактам *F. alnus*, было інтэнсіўнае разрастанне паветранага міцэлію (мал. 2).



Мал. 2. Залежнасць марфалогіі міцэлію *G. sepiarium* ад складу пажыўнага асяроддзя

Fig. 2. Dependence of *G. sepiarium* mycelium morphology on the composition of the nutrient medium



Мал. 3. Запаволенне росту калоніі *G. sepiarium* на пажыўным асяроддзі з экстрактам кары *F. alnus* у параўнанні з асяроддзем з экстрактам кары *Rh. cathartica* (mean ± SD). * – статыстычна значныя адрозненні

Fig. 3. Growth inhibition of *G. sepiarium* colonies on nutrient medium with *F. alnus* bark extract compared to medium with *Rh. cathartica* bark extract (mean ± SD). * – statistically significant differences

Паводле даных навуковай літаратуры [7] розныя біятычныя і абіятычныя фактары, у тым ліку стрэсавыя, уплываюць на рэгуляцыю генаў, адказных за фарміраванне паветраных гіфаў. Гэта назіранне ўскосна пацвярджае, што кампаненты экстракту ствараюць для грыба анамальныя ўмовы, прымушаючы яго змяняць марфалогію калоніі.

Для таго каб пацвердзіць, што фунгістатычны эфект, які мы назіралі, абумоўлены менавіта гідроксіантрахінонамі, а не іншымі рэчывамі, якія прысутнічаюць у кары *F. alnus*, быў праведзены дадатковы эксперымент з выкарыстаннем экстракта кары *Rh. cathartica*. Нашы папярэднія даследаванні паказалі, што агульнае ўтрыманне фенольных злучэнняў у экстрактах абедзвюх раслін не мае статыстычна значнай розніцы. Аднак канцэнтрацыя гідроксіантрахінонаў у экстракце *F. alnus* ($10{,}46 \times 10^{-3}$ моль/л) больш чым у 2 разы перавышае іх канцэнтрацыю ў экстракце *Rh. cathartica* ($3{,}57 \times 10^{-3}$ моль/л) [1].

Каб паказаць, што на запаволенне росту грыбоў аказвалі ўплыў менавіта гідроксіантрахіноны, а не іншыя рэчывы экстракту кары, быў праведзены эксперымент з выкарыстаннем пажыўнага асяроддзя з экстрактам кары *Rh. cathartica* з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $3{,}57 \times 10^{-3}$ моль/л і пажыўнага асяроддзя з экстрактам *F. alnus* з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $10{,}46 \times 10^{-3}$ моль/л.

У якасці тэст-аб'екта быў абраны *G. sepiarium*, які ў папярэднім даследаванні прадэманстраваў сяроднюю адчувальнасць. Вынікі эксперымента (мал. 3) паказалі выразную залежнасць ступені інгібіравання росту ад канцэнтрацыі гідроксіантрахінонаў у асяроддзі.

На асяроддзі з экстрактам *Rh. cathartica* з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $3{,}57 \times 10^{-3}$ моль/л запаволенне росту склала ўсяго 4,3 ± 3,1 %, у той час як на асяроддзі з экстрактам *F. alnus* з канцэнтрацыяй гідроксіантрахінонаў $10{,}46 \times 10^{-3}$ моль/л яно дасягнула 30 ± 2,2 %. Статыстычны аналіз (Student's *t*-тэст, $p < 0{,}0001$) пацвердзіў, што рост грыба на экстракце *Rh. cathartica* быў статыстычна значна вышэйшым.

Гэтыя вынікі з вялікай доляй імавернасці сведчаць аб тым, што менавіта гідроксіантрахіноны з'яўляюцца ключавымі злучэннямі, якія аказваюць фунгістатычнае ўздзеянне на даследаваныя віды грыбоў.

Заключэнне. Праведзенае даследаванне паказала, што экстракты кары *F. alnus* і *Rh. cathartica*, багатыя на гідроксіантрахіноны, валодаюць выразным фунгістатычным уздзеяннем на шэраг прадстаўнікоў *Basidiomycota*. Большасць даследаваных відаў прадэманстравала статыстычна значнае запаволенне росту, пры гэтым найбольш адчувальным да дзеяння гідроксіантрахінонаў аказаўся *S. lacrymans*, а найменш – *Ph. igniarius*. Дадатковы эксперымент з рознымі канцэнтрацыямі гідроксіантрахінонаў пацвердзіў, што менавіта гэтыя злучэнні з'яўляюцца асноўным фактарам інгібіравання росту грыбоў. Атрыманая інфармацыя падкрэслівае патэнцыял

гідроксіантрахінонаў як натуральных антыпатагенных агентаў і адкрывае магчымасці для выкарыстання метабалічнай інжынерыі ў стварэнні лясных культур, устойлівых да грыбоў-патагенаў.

Улічваючы шырокае распаўсюджанне драўнінаразбуральных грыбоў і іх эканамічную шкоднасць, атрыманыя даныя маюць практычнае значэнне. Яны могуць стаць асновай для распрацоўкі новых падыходаў да аховы дрэў і драўніны, у тым ліку праз стварэнне трансгенных лясных культур, здольных сінтэзаваць гідроксіантрахіноны. Паспяховыя прыклады метабалічнай інжынерыі ў іншых відаў раслін пацвярджаюць рэалістычнасць такога падыходу.

У адрозненні ад селекцыі сучасная генная інжынерыя прапаноўвае адносна хуткае рашэнне па стварэнню раслін з зададзенымі характарыстыкамі. Метады геннай інжэнерыі дазваляюць канструяваць новыя геномы, збіраючы іх з фрагментаў ДНК розных арганізмаў. Перанос ці мадыфікацыя аднаго гена або перанос кластэра генаў для экспрэсіі ў расліне мэтанакіраваных метабалічных шляхоў можа забяспечыць выпрацоўку раслінай другасных метабалітаў з антыпатагенным дзеяннем. Так, увядзенне гена стыльбенсінтазы ў геном таматаў (*Solanum lycopersicum*) абумовіла здольнасць трансгенных раслін сінтэзаваць стыльбены (рэсвератрол), якія інгібіруюць развіццё гіфаў фітапатагеннага грыба *B. cinerea* [8]. Экспрэсія генаў халконсінтазы і ізафлавонсінтазы, інтрадукаваных з соі (*Glycine max*) у рыс (*Oryza sativa*), забяспечыла сінтэз другасных метабалітаў, якія інгібіруюць ферментатыўную актыўнасць грыба *Magnaporthe oryzae* і індуцыруюць экспрэсію генаў PR-бялкоў [9]. Увядзенне генаў *CYP79A1* і *CYP71E1* з сорга (*Sorghum bicolor*) у геном тытуню (*Nicotiana tabacum*) прывяло да сінтэзу цыянагенных гліказідаў, якія аказваюць таксічнае ўздзеянне на шкоднікаў [10].

Для стварэння трансгенных лясных культур, устойлівых да грыбоў-патагенаў, неабходна падабраць арганізм, які сінтэзуе фунгіцыдныя ці фунгістатычныя другасныя метабаліты.

Асаблівую цікавасць у кантэксце дадзенай працы ўяўляе даследаванне [11] па пераносе гена фермента октакетыдсінтазы ў *Arabidopsis thaliana*. У выніку ў трансгенных раслін выявілі гідроксіантрахінон эмадзін, які натуральна не ўтвараецца ў гэтай расліны.

Стварэнне ўстойлівых да патагенаў лясных культур з выкарыстаннем тэхналогій рэкамбінантнай ДНК можа дазволіць атрымліваць якасную прадукцыю без ужывання хімічных сродкаў, што магло б станоўча паўплываць на сабекошт прадукцыі і не аказваць ўздзеяння на навакольнае асяроддзе.

Атрыманыя даныя маюць не толькі фундаментальнае, але і патэнцыяльна прыкладное значэнне. На сённяшні дзень барацьба з грыбнымі захворваннямі ў лясной гаспадарцы праводзіцца пераважна метадам санітарных высечак. Такія захады, па-першае, не гарантуюць поўнай абароны здаровых дрэвастояў, а па-другое, не з'яўляюцца эканамічна эфектыўнымі, бо драўніна ад пашкоджаных грыбамі дрэў мае нізкую якасць.

Такім чынам, улічваючы той факт, што даследаваныя намі грыбы праявілі значную адчувальнасць да гідроксіантрахінонаў у дозе, на парадкі меншай, чым у тканках *F. alnus*, існуе рэальная магчымасць стварэння трансгенных форм каштоўных парод дрэў, устойлівых да фітапатагенных грыбоў, адчувальных да гідроксіантрахінонаў, а таксама стварэння драўніны, устойлівай да сапратрофных грыбоў-ксілатрофаў накшталт *S. lacrymans.*

Даследаванне не толькі пашырае разуменне ролі гідроксіантрахінонаў у фітаімунітэце, але і адкрывае перспектывы іх прымянення ў біятэхналогіі лясных культур.

Канфлікт інтарэсаў. Аўтары заяўляюць аб адсутнасці канфлікту інтарэсаў.

Спіс выкарыстаных крыніц

1. Каханоўскі, А. І. Тканкавая спецыфічнасць, лакалізацыя і мадыфікацыя гідроксіантрахінонаў у прадстаўнікоў сямейства Крушынавыя (Rhamnaceae Juss.) / А. І. Каханоўскі, А. У. Спірыдовіч // Ботаника (исследования): сб. науч. тр. / НАН Беларуси [и др.]; науч. ред. Н. А. Ламан. – Мн., 2025. – Вып. 56. – С. 206–213.

2. Кохановский, А. И. Некоторые аспекты биологического действия эмодина на растения / А. И. Кохановский, В. М. Юрин, Е. Ю. Кохановская // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2021. – Т. 2. – С. 97–103.

3. A systematic review of pharmacological potential of phytochemicals from *Rumexabyssinicus* Jacq. / A. Ntemafack, M. Ayoub, Q. P. Hassan, S. G. Gandhi // South African Journal of Botany. – 2023. – Vol. 154. – P. 11–25. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.01.013

4. Membrane-related effects underlying the biological activity of the anthraquinones emodin and barbaloin / D. S. Alves, L. Pérez-Fons, A. Estepa, V. Micol // Biochemical Pharmacology. – 2004. – Vol. 68, N 3. – P. 549–561. https://doi.org/10.1016/j.bcp.2004.04.012

5. Anthraquinones Isolated from *Cassiatora* (Leguminosae) Seed Show an Antifungal Property against Phytopathogenic Fungi / Y.-M. Kim, Ch.-H. Lee, H.-G. Kim, H.-S. Lee // Journal of Agricultural and Food Chemistry. – 2004. – Vol. 52, N 20. – P. 6096–6100. https://doi.org/10.1021/jf049379p

6. Biodegradation of lignocellulosics: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin / A. T. Martínez, M. Speranza, F. J. Ruiz-Dueñas [et al.] // International Microbiology. – 2005. – Vol. 8, N 3. – P. 195–204.

7. Hydrophobins in the Life Cycle of the Ectomycorrhizal Basidiomycete *Tricholomavaccinum* / D. Sammer, K. Krause, M. Gube [et al.] // PLoS ONE. – 2016. – Vol. 11, N 12. – Art. e0167773. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167773

8. Pterostilbene production of tomato transformed with resveratrol synthase and resveratrol O-methyltransferase genes / Y. Zhang, L. Ni, Sh. Chen [et al.] // Plant Science. – 2022. – Vol. 322. – Art. 111343. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111343

9. Transgenic Rice Expressing Isoflavone Synthase Gene from Soybean Shows Resistance Against Blast Fungus (*Magnaportheoryzae*) / S. Pokhrel, S. K. Ponniah, Y. Jia [et al.] // Plant Disease. – 2021. – Vol. 105, N 10. – P. 3141–3146. https://doi.org/10.1094/pdis-08-20-1777-re

10. Transgenic Tobacco and Arabidopsis Plants Expressing the Two Multifunctional Sorghum Cytochrome P450 Enzymes, CYP79A1 and CYP71E1, Are Cyanogenic and Accumulate Metabolites Derived from Intermediates in Dhurrin Biosynthesis / S. Bak, C. E. Olsen, B. A. Halkier, B. L. Møller // Plant Physiology. – 2000. – Vol. 123, N 4. – P. 1437–1448. https://doi.org/10.1104/pp.123.4.1437

11. Octaketide Synthase from *Polygonum cuspidatum* Implements Emodin Biosynthesis in *Arabidopsis thaliana* / Y. Guo, S. Nassar, L. Ma [et al.] // Plant and Cell Physiology. – 2021. – Vol. 62, N 3. – P. 424–435. https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa135

References

1. Kakhanouski A. I., Spirydovich A. V. Tissue specificity, localization and modification of hydroxyanthraquinones in representatives of the buckthorn family (Rhamnaceae Juss.). *Botanika (issledovaniya): sborniknauchnykhtrudov* [Botany (research): collection of scientific papers]. Minsk, 2025, iss. 56, pp. 206–213 (in Belarussian).

2. Kokhanovskii A. I., Yurin V. M., Kokhanovskaya E. Yu. Some aspects of biological effect of emodin on plants. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2021, no. 2, pp. 97–103 (in Russian).

3. Ntemafack A., Ayoub M., Hassan Q. P., Gandhi S. G. A systematic review of pharmacological potential of phytochemicals from *Rumex abyssinicus* Jacq. *South African Journal of Botany*, 2023, vol. 154, pp. 11–25. https://doi.org/10.1016/j.sajb.2023.01.013

4. Alves D. S., Pérez-Fons L., Estepa A., Micol V. Membrane-related effects underlying the biological activity of the anthraquinones emodin and barbaloin. *Biochemical Pharmacology*, 2004, vol. 68, no. 3, pp. 549–561. https://doi.org/10.1016/j.bcp.2004.04.012

5. Kim Y.-M., Lee Ch.-H., Kim H.-G., Lee H.-S. Anthraquinones Isolated from *Cassiatora* (Leguminosae) Seed Show an Antifungal Property against Phytopathogenic Fungi. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 2004, vol. 52, no. 20, pp. 6096–6100. https://doi.org/10.1021/jf049379p

6. Martínez A. T., Speranza M., Ruiz-Dueñas, F. J., Ferreira P., Camarero S., Guillén F., Martínez M. J., Gutiérrez A., del Río J. C. Biodegradation of lignocellulosics: microbial, chemical, and enzymatic aspects of the fungal attack of lignin. *International Microbiology*, 2005, vol. 8, no. 3, pp. 195–204.

7. Sammer D., Krause K., Gube M., Wagner K., Kothe E. Hydrophobins in the Life Cycle of the Ectomycorrhizal Basidiomycete *Tricholomavaccinum*. *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 12, art. e0167773. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167773

8. Zhang Y., Ni L., Chen Sh., Qin Y., Ding X., Li J., Pan Y., Zhang X. Pterostilbene production of tomato transformed with resveratrol synthase and resveratrol O-methyltransferase genes. *Plant Science*, 2022, vol. 322, art. 111343. https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2022.111343

9. Pokhrel S., Ponniah S. K., Jia Y., Yu O., Manoharan M. Transgenic Rice Expressing Isoflavone Synthase Gene from Soybean Shows Resistance Against Blast Fungus (*Magnaportheoryzae*). *Plant Disease*, 2021, vol. 105, no. 10, pp. 3141–3146. https://doi.org/10.1094/pdis-08-20-1777-re

10. Bak S., Olsen C. E., Halkier B. A., Møller B. L. Transgenic Tobacco and Arabidopsis Plants Expressing the Two Multifunctional Sorghum Cytochrome P450 Enzymes, CYP79A1 and CYP71E1, Are Cyanogenic and Accumulate Metabolites Derived from Intermediates in Dhurrin Biosynthesis. *Plant Physiology*, 2000, vol. 123, no. 4, pp. 1437–1448. doi:10.1104/pp.123.4.1437. PMID: 10938360. PMCID: PMC59100.

11. Guo Y., Nassar S., Ma L., Feng G., Li X., Chen M., Chai T., Abdel-Rahman I. A. M., Beuerle T., Beerhues L., Wang H., Liu B. Octaketide Synthase from *Polygonum cuspidatum* Implements Emodin Biosynthesis in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, 2021, vol. 62, no. 3, pp. 424–435. https://doi.org/10.1093/pcp/pcaa135

Информация об авторах

Кохановский Александр Иванович – науч. сотрудник. Группа науч. сопровождения фермерского хозяйства «Столетово» (ул. Симонова, 73, 212021, г. Могилёв, Республика Беларусь) E-mail: akakhanouski@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-5643-2254

Спиридович Елена Владимировна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Центральный ботанический сад НАН Беларуси (ул. Сурганова, 2в, 220012, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: a.spirydovich@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-9674-7648

Шабашова Татьяна Гарьевна – канд. биол. наук, заведующий лабораторией. Институт экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tiniti@inbox.ru. https://orcid.org/0000-0002-7049-4080

Information about the authors

Aliaxandr I. Kakhanouski – Researcher. Group of the Agricultural Company “Staletava”, (73, Simonova Str., 212021, Mogilev, Republic of Belarus, E-mail: akakhanouski@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-5643-2254

Alena V. Spirydovich – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (2v, Surganov Str., 220012, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: a.spirydovich@gmail.com. https://orcid.org/0000-0002-9674-7648

Tatiana G. Shabashova – Ph. D. (Biol.), Head of the Laboratory. 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: tiniti@inbox.ru. https://orcid.org/0000-0002-7049-4080

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 574.587:592
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-227-238

Поступила в редакцию 10.03.2026
Received 10.03.2026

И. И. Лапука, Т. П. Липинская

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

ЗООБЕНТОС ТРАНСГРАНИЧНЫХ РЕК НЕМАН И ЧЕРНАЯ ГАНЧА

Аннотация. Обследованы створы рек Неман и Черная Ганча на территории Беларуси. Обнаружено 143 низших определяемых таксона (НОТ) макрозообентоса в количественных пробах, из которых 116 определены до вида, и 12 НОТ – в качественных пробах, из которых 11 определены до вида. Выявленные животные относятся к 3 типам водных беспозвоночных: Mollusca – 25 НОТ, Annelida – 11 и Arthropoda – 107. Наибольшие средние значения видового богатства (44 НОТ) и численности (384,6 экз/м^2) определены для р. Неман, н. п. Мосты Левые. Обнаружено 3 чужеродных вида: *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828); *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841); *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817). Выявлены охраняемые в Беларуси виды стрекоз: *Anax imperator* Leach, 1815 и *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825.

Ключевые слова: таксономическая структура, водные беспозвоночные, аборигенные и чужеродные виды, речные экосистемы, Центральный Европейский инвазионный коридор

Для цитирования: Лапука, И. И. Зообентос трансграничных рек Неман и Черная Ганча / И. И. Лапука, Т. П. Липинская // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 227–238. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-227-238

Ilya I. Lapuka, Tatsiana P. Lipinskaya

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

ZOOBENTHOS OF THE TRANSBOUNDARY RIVERS NEMAN AND CHORNAYA HANCHA

Abstract. The transboundary sections of the Neman and the Chornaya Hancha rivers located on the territory of Belarus were studied. A total of 143 identified lower detectable taxa (LDT) of macrozoobenthos were recorded in quantitative samples, of which 116 were identified to the species level, and 12 LDT in qualitative samples, of which 11 were identified to the species level. The identified animals belong to three phyla of aquatic invertebrates: Mollusca – 25 LDT, Annelida – 11, and Arthropoda – 107. The highest mean values of species richness (44 LDT) and abundance (384.6 ind/m²) were recorded for the Neman River near to Mosty Levye village. Three alien species were detected (*Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828); *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841)); *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817)). Species protected in Belarus were recorded, such as dragonflies *Anax imperator* Leach, 1815 and *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825.

Keywords: taxonomic structure, aquatic invertebrates, native and alien species, river ecosystems, Central European Invasion Corridor

For citation: Lapuka I. I., Lipinskaya T. P. Zoobenthos of the transboundary rivers Neman and Chornaya Hancha. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 227–238 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-227-238

Введение. Исследования структуры сообщества речных экосистем и проведение инвентаризации компонентов природных комплексов входят в число приоритетных направлений изучения и сохранения биологического разнообразия фауны и флоры Беларуси. Это особенно актуально в свете получения базовой фаунистической информации для проведения экологического мониторинга состояния природных экосистем, выявления и охраны редких и исчезающих видов животных, а также при мониторинге чужеродных видов и регулировании распространения инвазивных видов. Река Неман и ее притоки, включая р. Черная Ганча, являются трансграничными

© Лапука И. И., Липинская Т. П., 2026

водотоками и играют важную роль в процессе вселения и распространения различных водных беспозвоночных. Кроме того, реки Неман и Черная Ганча соединяются с р. Вислой (Польша) через Августовский канал и являются частью Центрального Европейского инвазионного коридора, по которому чужеродные виды из Киевского водохранилища расселяются в речные экосистемы Центральной Европы и также могут вселяться из сопредельных стран в реки Беларуси (A. V. Alekhnovich et al., 1999; T. P. Lipinskaya et al., 2021). Постоянные наблюдения за фаунистическими комплексами данных рек необходимы для оценки инвазионных процессов, а также раннего обнаружения новых чужеродных видов.

Цель работы – определить таксономический состав и численность макрозообентоса на створах рек Неман и Черная Ганча.

Материал и методы исследования. Неман протекает по территории Беларуси, Литвы и Калининградской обл. России, имеет длину 937 км (в границах Беларуси – 459 км), площадь водозабора – 98,2 тыс. км^2, в том числе на территории Беларуси – 35 тыс. км^2 (без водозабора р. Вилии). Среднегодовой расход воды при выходе за границы Беларуси – 214 м^3/с, в устье – 685 м^3/с. Общее падение реки на территории Беларуси – 96,5 м. Средний наклон водной поверхности – 0,21 %. Неман – 3-я по величине река в Беларуси и 14-я – в Европе, имеет около 180 притоков. В 2012 г. около г. Гродно введена в строй Гродненская ГЭС. Огинский канал соединяет р. Днепр и Августовский канал с р. Вислой [1, 2].

Река Черная Ганча – левый приток Немана. Длина – 145 км (в пределах Беларуси – 35 км), площадь водосбора – 1 916 км^2. Река начинается в Польше, протекает по северных склонах Гродненской возвышенности, впадает в р. Неман [1, 2].

Сборы и наблюдения, послужившие материалом для данной работы, были проведены в первой декаде июня 2024 г. и третей декаде мая 2025 г.

Отбор проб осуществлялся при помощи стандартного гидробиологического сачка (25 × 25 см), методом траления в прибрежной части реки (5 м) согласно Европейскому протоколу AQEM и стандарту ISO 10870:2012.

Кроме того, на каждой станции брали качественную пробу путем выемки камней и коряг с их последующим осмотром и коллектированием выявленных животных, а также путем траления прибрежного участка в разнообразных биотопах.

Отобранные материалы макрозообентоса фиксировали 70%-м р-ром спирта.

За время исследований были собраны и проанализированы 10 количественных и 6 качественных проб на следующих створах (рис. 1): 1 – р. Черная Ганча, н. п. Черток, координаты: N53.8705940, E23.671610; 2 – р. Черная Ганча, н. п. Кадыш, N53.901939, E23.687042; 3 – р. Черная Ганча, н. п. Затишье, N53.8972045, E23.736619; 4 – р. Неман, н. п. Синевичи, N53.889367, E23.770414; 5 – р. Неман, н. п. Мосты Левые, N53.424921, E24.629660.

Проведенные исследования позволили собрать и изучить 4 835 экз. водных беспозвоночных, находящихся на личиночной и имагинальной стадиях развития.



Рис. 1. Точки отбора проб макрозообентоса

Fig. 1. Macrozoobenthos sampling points

При описании таксономического богатства беспозвоночных животных использовали термин «низший определяемый таксон» (НОТ) [3].

Учет и измерение животных проводили под бинокулярным микроскопом Stemi 2000 (Zeiss, Германия) при увеличении ×50. Детали морфологии уточняли с помощью микроскопа Leica DM1000 (Leica Microsystems, Германия) при увеличении до ×400. Минимальный размер организмов, которые относились к макрозообентосу, составлял 2 мм. Для определения животных использовали определители [4–7].

Результаты и их обсуждение. Проведенные исследования позволили идентифицировать 143 НОТ представителей макрозообентосного и плейстонного комплексов в количественных пробах (таблица) и 12 НОТ – в качественных пробах: *Anisus vortex* (Linnaeus, 1758); *Nemoura cinerea* (Retzius, 1783); *Siphlonurus aestivalis* (Eaton, 1903); *Paraleptophlebia submarginata* (Stephens, 1835); *Halesus digitatus* (von Paula Schrank, 1781); *Hydropsyche contubernalis* McLachlan, 1865; *Rhyacophila nubila* Zetterstedt, 1840; *Erythromma najas* (Hansemann, 1823); *Dytiscus dimidiatus* Bergsträsser, 1778; *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1782); *Empididae gen.* spp.; *Glyptotendipes gripekoveni* (Kieffer, 1913). Все определенные НОТ относятся к 3 типам водных беспозвоночных: Mollusca – 25; Annelida – 11 и Arthropoda – 107. До вида было идентифицировано 104 таксономических элемента. Оценивая в целом выявленный видовой состав водных беспозвоночных в реках низовий поймы р. Неман (бассейн Балтийского моря), следует отметить, что он разнообразен и представлен достаточно обычным набором видов гидробионтов, характерных для рек Беларуси [8–19].

В целом изменение видового состава в изученных реках северо-запада Гродненской обл. было в пределах 19–47 НОТ (рис. 2).

Наибольшее количество выявленных НОТ представителей макрозообентоса было зарегистрировано в р. Неман, в н. п. Синевичи – 47 в количественной пробе 2024 г., а в 2025 г. там было обнаружено наименьшее количество НОТ – 23. На остальных створах показатели количества НОТ оставались стабильными в годы обследования. Среднее число НОТ, выявленных на изученных створах, составило 37 для 2024 г. и 32 – для 2025 г.

Наибольшая численность представителей макрозообентоса отмечалась в 2024 г. в р. Неман в окр. н. п. Мосты Левые – 626 экз/м^2, тогда как в 2025 г. на створе р. Черная Ганча в окр. н. п. Черток – 410 экз/м^2. Средняя численность представителей макрозообентоса в изученных реках составила 327 экз/м^2 в 2024 г. и 224 экз/м^2 – в 2025 г.

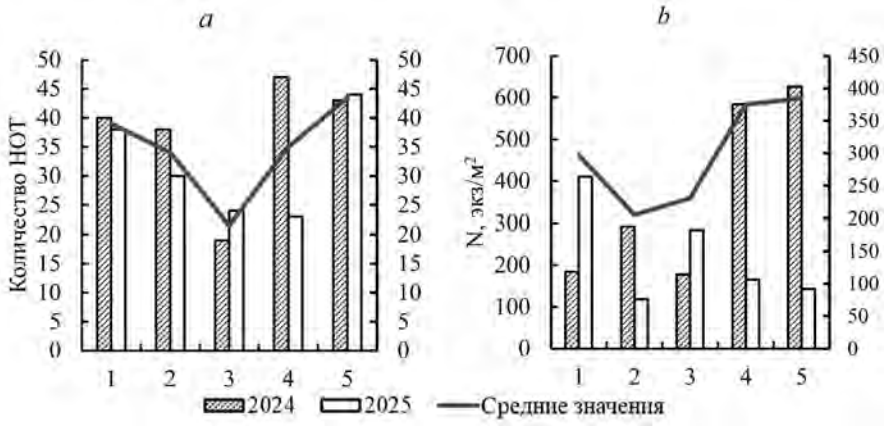


Рис. 2. Число НОТ (*a*) и численность (N, экз/м^2) водных беспозвоночных (*b*), выявленных на створах рек Неман и Черная Ганча: *1* – р. Черная Ганча, н. п. Черток; *2* – р. Черная Ганча, н. п. Кадыш; *3* – р. Черная Ганча, н. п. Затишье; *4* – р. Неман, н. п. Синевичи; *5* – р. Неман, н. п. Мосты Левые

Fig. 2. The number of aquatic invertebrates (*a*) and the abundance (N, ind/m^2) of aquatic invertebrates (*b*) identified at the sections of the Neman and Chornaya Hancha Rivers: *1* – Chornaya Hancha River, Chertok settlement; *2* – Chornaya Hancha River, Kadysh settlement; *3* – Chornaya Hancha River, Zatishie settlement; *4* – Neman River, Sinevichi settlement; *5* – Neman River, Mosty Levye settlement

Видовой состав и распределение водных беспозвоночных в реках Неман и Черная Ганча

Species composition and distribution of aquatic invertebrates in the Neman and Chornaya Hancha rivers

№ п/п	Таксон, вид	Створ										Всего, экз.
		1		2		3		4		5		
		2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	
	ТИП MOLLUSCA Класс Gastropoda Отр. Neritopsina Сем. Neritidae											
1	*Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758)					6	3			7	1	17
	Отр. Architaenioglossa Сем. Viviparidae											
2	*Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758)	12	5					5		180	13	215
	Отр. Ectobranchia Сем. Valvatidae											
3	*Valvata cristata* (O. F. Müller, 1774)	1					1					2
4	*Valvata piscinalis* (O. F. Müller, 1774)						1		1			2
5	*Valvata (Atropidina) depressa* C. Pfeiffer, 1821						1					1
6	*Valvata macrostoma* (Mörch, 1864)			1								1
	Сем. Bithyniidae											
7	*Bithynia leachii* (Sheppard, 1823)		3	4								7
8	*Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758)	5	12		2		13		5	2		39
	Сем. Physidae											
9	*Physa fontinalis* (Linnaeus, 1761)							2		33		35
	Отр. Littorinimorpha Сем. Lithoglyphidae											
10	*Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828)								29			29
	Отр. Ectobranchia Сем. Lymnaeidae											
11	*Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758)		1	3				1	1	16		22
12	*Radix auricularia* (Linnaeus, 1758)										2	2
13	*Radix balthica* (Linnaeus, 1758)	4	2				1	8		49	1	65
14	*Radix ampla* (Hartmann, 1841)	1								5		6
15	*Stagnicola corvus* (Gmelin, 1791)			1				1				2
16	*Stagnicola palustris* (O. F. Müller, 1774)	1						1		3	2	7
	Сем. Planorbidae											
17	*Planorbis planorbis* Linnaeus, 1758		3							1		4
18	*Ancylus fluviatilis* O. F. Müller, 1774								1			1
	Отр. Littorinimorpha Сем. Amnicolidae											
19	*Marstoniopsis scholtzi* (A. Schmidt, 1856)			3								3
	Класс Bivalvia Сем. Sphaeriidae											
20	*Pisidium amnicum* (O. F. Müller, 1774)	1		4	3		9		8		6	31
21	*Pisidium henslowanum* (Sheppard, 1823)				4				2			6
22	*Pisidium subtruncatum* Malm, 1855			1			3					4
23	*Pisidium* sp.			36	12		4				2	54
24	*Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758)						4					4
	Сем. Unionidae											
25	*Unio pictorum* (Linnaeus, 1758)										1	1
	ТИП ANNELIDA Класс Oligochaeta											
1	*Oligochaeta gen.* spp.				4							4

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створ										Всего, экз.
		1		2		3		4		5		
		2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	
	Отр. Haplotaxida Сем. Tubificidae											
2	*Psammoryctides barbatus* (Grube, 1860)	1		6	12							19
3	*Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862	2					5				144	151
4	*Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767)		374			8		415	15			812
5	*Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901)									1		1
	Сем. Lumbriculidae											
6	*Lumbriculus variegatus* (Müller, 1774)			1	11						7	19
	Класс Hirudinea Отр. Rhynchobdellida Сем. Piscicolidae											
7	*Piscicola geometra* (Linnaeus, 1761)	3							1	2	1	7
	Отр. Arhynchobdellida Сем. Erpobdellidae											
8	*Erpobdella octoculata* (Linnaeus, 1758)	5	1					3	3	18	1	31
	Сем. Glossiphoniidae											
9	*Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758)									1		1
10	*Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758)							1				1
	Сем. Haemopidae											
11	*Haemopis sanguisuga* (Linnaeus, 1758)	1										1
	ТИП ARTHROPODA Класс Arachnidae											
1	*Arachnidae gen.* spp.	3	4									7
	Класс Collembola Отр. Entomobryomorpha Сем. Isotomidae											
2	*Isotoma* sp. C. Bourlet, 1839		2								1	3
	Класс Malacostraca Отр. Isopoda Сем. Asellidae											
3	*Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758)	2	2					18		35		57
	Отр. Amphipoda Сем. Gammaridae											
4	*Gammarus varsoviensis* Jazdzewski, 1975	13	2	1	2			14		11	1	44
5	*Gammaridae* sp. juv.			4				3		64		71
6	*Dikerogammarus haemobaphes* Martynov, 1919	3	1					1	1			6
	Отряд Decapoda Сем. Cambaridae											
7	*Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817)									1		1
	Класс Maxillopoda Отр. Arguloida Сем. Argulidae											
8	*Argulus foliaceus* (Linnaeus, 1758)										1	1
	Класс Insecta Отр. Plecoptera Сем. Leuctridae											
9	*Leuctra digitata Kempny*, 1899				5							5
10	*Leuctra fusca* (Linnaeus, 1758)						4					4
11	*Leuctra* sp.										1	1
	Сем. Isogenus											
12	*Isogenus nubecula* Newm										1	1

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створ										Всего, экз.
		1		2		3		4		5		
		2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	
	Отр. Ephemeroptera Сем. Baetidae											
13	*Cloeon dipterum* (Linnaeus, 1761)	6	66	11						3		86
14	*Cloeon simile* Eaton, 1870	12						7				19
15	*Cloeon* sp.										1	1
16	*Centroptilum luteolum* Müller, 1776	1						1				2
17	*Baetis vernus* Curtis, 1834			65	1	122	4		188	24		404
18	*Baetis digitatus* Bengtsson, 1912				4							4
19	*Baetis rhodani* (Pictet, 1843)	4			24		78	107			1	214
20	*Baetis niger* (Linnaeus, 1761)					21						21
21	*Baetis* sp.	5		31		7	8	5		41	22	119
	Сем. Heptageniidae											
22	*Heptagenia flava* Rostock, 1878				4				1	39		44
23	*Heptagenia sulphurea* (Müller, 1776)					1				13	1	15
24	*Heptagenia* sp.									26	2	28
	Сем. Caenidae											
25	*Caenis horaria* Linnaeus, 1758	8	13	1		2		1		3	5	33
	Сем. Ephemerellidae											
26	*Ephemerella mucronata* (Bengtsson, 1909)			2		5		2				9
27	*Ephemerella ignita* Poda, 1761									1		1
	Сем. Potamanthidae											
28	*Potamanthus luteus* (Linnaeus, 1767)							5	11			16
	Отр. Trichoptera Сем. Leptoceridae											
29	*Leptocerus tineiformis* Curtis, 1834	48		92	36							176
30	*Oecetis ochracea* (Curtis, 1825)								6			6
31	*Oecetis lacustris* (Pictet, 1834)								4			4
32	*Triaenodes bicolor* (Curtis, 1834)		1									1
33	*Mystacides azureus* (Linnaeus, 1761)		1									1
34	*Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839)	2										2
	Сем. Hydropsychidae											
35	*Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834)									1		1
	Сем. Limnephilidae											
36	*Limnephilus lunatus* Curtis, 1834									2		2
37	*Anabolia* sp.	1	1		2							4
	Сем. Polycentropodidae											
38	*Cyrnus insolutus* McLachlan, 1878				4							4
39	*Plectrocnemia conspersa* (Curtis, 1834)	6						1				7
	Сем. Ecnomidae											
40	*Ecnomus tenellus* (Rambur, 1842)	2										2
	Сем. Brachycentridae											
41	*Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834				2		1					3
	Отр. Odonata Сем. Calopterygidae											
42	*Calopteryx splendens* (Harris, 1782)			2	6		5	1			2	16
43	*Calopteryx virgo* Linnaeus, 1758			11	6	1		1			3	22
44	*Calopteryx* sp.			2	2	1						5
	Сем. Gomphidae											
45	*Gomphus flavipes* (Charpentier, 1825)		2				1					3
46	*Gomphus vulgatissimus* (Linnaeus, 1758)			1								1
47	*Gomphus* sp. Leach, 1815										1	1

Продолжение таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створ										Всего, экз.
		1		2		3		4		5		
		2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	
Сем. Platycnemididae												
48	*Platycnemis pennipes* (Pallas, 1771)	5		7	3				1	4		20
Сем. Coenogrionidae												
49	*Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820)		2					1	5		7	15
50	*Ischnura* sp.									1	2	3
51	*Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825)	6						7				13
52	*Coenagrion lunulatum* (Charpentier, 1840)							7				7
53	*Coenogrionidae gen.* spp.		5					5				10
Сем. Libellulidae												
54	*Sympetrum* sp.	1										1
Сем. Aeshmidae												
55	*Anax imperator* Leach, 1815							1				1
Отр. Heteroptera Сем. Notonectidae												
56	*Notonecta glauca* Linnaeus, 1758	1	10					7		13	1	32
57	*Notonecta* sp.			1								1
Сем. Naucoridae												
58	*Ilyocoris cimicoides* (Linnaeus, 1758)			1			1		2	5	2	11
Сем. Gerridae												
59	*Gerris lacustris* (Linnaeus, 1758)			2								2
60	*Gerris* sp.			30		3		17		21	1	72
Сем. Pleidae												
61	*Plea minutissima* Leach, 1817	2										2
Сем. Corixidae												
62	*Sigara striata* (Linnaeus, 1758)							1				1
63	*Micronecta minutissima* (Linnaeus, 1758)			2						2		4
64	*Micronecta* sp.		2									2
Сем. Apheloceridae												
65	*Aphelocheirus aestivalis* (Fabricius, 1794)	4			1	1	1	2			1	10
Сем. Mesovelidae												
66	*Mesovelia furcata* Mulsant & Rey, 1852							1				1
Сем. Nepidae												
67	*Nepa cinerea* Linnaeus, 1758									2		2
Отр. Coleoptera Сем. Dytiscidae												
68	*Laccophilus hyalinus* (De Geer, 1774)			2		2		1		18	2	25
69	*Laccophilus* sp.	4								25	1	30
70	*Platambus maculatus* (Linnaeus, 1758)	2									1	3
71	*Dytiscus semisulcatus* O. F. Müller, 1776		1									1
72	*Dytiscidae gen.* spp.							11				11
Сем. Hydrophilidae												
73	*Hydrobius fuscipes* (Linnaeus, 1758)										1	1
74	*Anacaena* sp. C. G. Thomson, 1859		2									2
75	*Enochrus* sp.							5		3		8
Сем. Scirtidae												
76	*Scirtidae* sp.		2					1				3
77	*Elodes* sp.			1								1

Окончание таблицы

№ п/п	Таксон, вид	Створ										Всего, экз.
		1		2		3		4		5		
		2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	2024	2025	
Сем. Haliplidae												
78	*Haliplus* sp.			2						4		6
Сем. Noteridae												
79	*Noterus crassicornis* (Müller, 1776)				1							1
80	*Noterus* sp.		1									1
Сем. Gyrinidae												
81	*Gyrinus* sp. Geoffroy, 1762		1									1
Отр. Lepidoptera Сем. Pyrausidae												
82	*Cataclysta lemnata* (Linnaeus, 1758)	1	1					1				3
Отр. Diptera Сем. Tabanidae												
83	*Tabanidae gen.* spp.			3		1	1			2		7
Сем. Culicidae												
84	*Culicidae gen.* spp.			7		31		15				53
Сем. Simulidae												
85	*Simulidae gen.* spp.		11		18		694	19	28		15	785
86	*Anophelinae* sp.							3				3
Сем. Dixidae												
87	*Dixidae gen.* spp.		4	4				1				9
Сем. Chironomidae Подсем. Chironominae												
88	*Chironomus* f.l. *plumosus* (Meigen, 1830)	7	7					2	1		27	44
89	*Cryptochironomus* gr. *defectus* (Kieffer, 1913)				20						2	22
90	*Tanytarsus medius* (Reiss et Fittkau, 1971)		24			1						25
91	*Polypedilum* gr. *nubeculosum* (Meigen, 1804)			4		4			6		16	30
92	*Glyptotendipes glaucus* (Meigen 1818)		14							42		56
93	*Glyptotendipes paripes* (Edwards, 1929)	5								53		58
94	*Dicrotendipes nervosus* (Staeger, 1839)		1								4	5
95	*Endochironomus donatoris* (Shilova, 1974)									4		4
96	*Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830)	5										5
97	*Endochironomus impar* (Walker, 1856)				21			1				22
98	*Endochironomus* sp.				4							4
Подсем. Orthocladinae												
99	*Cricotopus sylvestris* (Fabricius, 1794)		8		13			13	94		41	169
100	*Cricotopus* sp.									2		2
101	*Psectrocladius simulans* (Johannsen, 1937)										2	2
102	*Corynoneura* sp. (Winnertz, 1846)			3		4	6	1				14
103	*Eukiefferiella* sp.							3				3
104	*Orthocladinae gen.* spp.					1	3					4
Подсем. Tanypodinae												
105	*Procladius* sp.	34	1	7	9						7	58
106	*Anatopynia* sp.		22									22
Подсем. Prodiamesinae												
107	*Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818)			6	31							37
Кол-во таксонов		**40**	**38**	**38**	**30**	**19**	**24**	**47**	**23**	**43**	**44**	
Кол-во экземпляров		**230**	**615**	**365**	**267**	**222**	**852**	**730**	**414**	**783**	**357**	
Численность, экз/м^2		**184**	**410**	**292**	**118,7**	**177,6**	**284**	**584**	**165,6**	**626,4**	**142,8**	

П р и м е ч а н и е. Створы: *1* – р. Черная Ганча, н. п. Черток; *2* – р. Черная Ганча, н. п. Кадыш; *3* – р. Черная Ганча, н. п. Затишье; *4* – р. Неман, н. п. Синевичи; *5* – р. Неман, н. п. Мосты Левые.

Определяющая численность в 2024 г. на всех обследованных створах р. Черная Ганча была у представителей отряда Ephemeroptera (от 15,6 до 71,2 %). А в 2025 г. доминировали представители класса Oligochaeta в створе № 1 (60,8 %) и отряда Diptera в створах № 2 (46,5 %) и № 3 (82,6 %). Можно предположить, что такое различие в численности связано с поздним вылетом личинок поденок в 2024 г. либо с их двухлетним развитием, что и дало высокую численность в 2024 г.

В р. Неман на исследованных створах наибольшую численность имели различные таксономические группы. На створе № 4 в 2024 г. – класс Oligochaeta (56,9 %), в 2025 г. – отряд Ephemeroptera (48,3 %) и отряд Diptera (31,2 %). На створе № 5 в 2024 г. – класс Gastropoda (37,8 %), в 2025 г. – класс Oligochaeta (42,3 %).

Среди коллектированных водных беспозвоночных выявлены чужеродные, редкие и охраняемые в Беларуси и Европе виды. К чужеродным видам относятся моллюски *Lithoglyphus naticoides* (*C. pfeiffer*, 1828), десятиногий рак *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) и амфипода *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841).

Lithoglyphus naticoides (*C. pfeiffer*, 1828) является понто-каспийским видом, современное распространение которого включает территории от рек Рейн и Дунай на западе до Западной Двины и Днепра – на востоке [20]. На территории современной Беларуси вид впервые обнаружен в р. Припять [21] и распространен повсеместно.

Материал: р. Неман, н. п. Синевичи, 23.05.2025 – 29 экз.

Faxonius limosus (Rafinesque, 1817) является северо-американским видом, населяющим восточное побережье Северной Америки от штата Мэн до нижней Джеймс Ривер, штат Вирджиния. В 1890 г. этот вид был завезен в Германию, с тех пор распространился по большей части Северной Европы, а также на юге по Дунаю в Сербии, Румынии, Словакии и Венгрии [22–26]. В последнее время он обнаружен и на территории Великобритании [27]. В Беларуси полосатый рак впервые был отмечен в бассейне р. Неман и его притоках (реки Шлямица, Марыха, Черная Ганча и Августовский канал) в районе г. Гродно в 1997 г. [28, 29].

Материал: р. Неман, в окр. н. п. Мосты Левые, 05.06.2024 – 1 экз.

Также был обнаружен чужеродный вид макрозообентоса *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841). Данная амфипода впервые зафиксирована в бассейне р. Неман в 2018 г. и сейчас распространяется по реке [30].

Материал: 1 – р. Неман, окр. н. п. Синевичи 05.06.2024 – 2 экз., 23.05.2025 – 1 экз.; 2 – р. Черная Ганча, н. п. Черток, 05.06.2024 – 3 экз., 23.05.2025 – 1 экз.

Среди водных беспозвоночных была обнаружена стрекоза *Anax imperator* Leach*,* 1815 (семейство Aeschnidae), которая является охраняемым видом, внесенным в Красную книгу Беларуси, категория охраны III [31]. Международный вид: включен в Красную книгу МСОП (LC), красные книги Российской Федерации, Польши, Украины, Литвы, Латвии. Вид был впервые описан в 1815 г. английским зоологом Уильямом Элфордом Личем. Ареал обитания – от Скандинавии до Южной Африки. Личинки обитают в стоячих и проточных водах, фитофилы, медленно плавающие и малозаметные среди водных растений; обитают в водах с различным химическим составом, были обнаружены даже в серном озере в Таджикистане.

Материал: р. Неман, окр. н. п. Синевичи, 05.06.2024 – 1 экз.

Gomphus flavipes Charpentier, 1825 включен в Приложение к Красной книге Беларуси [30] как требующий дополнительного изучения и внимания в целях профилактической охраны (категория охраны DD). Этот вид также входит в Красный список Люксембурга – категория охраны CR; с 1818 г. охраняется в Великобритании – категория охраны V; включен в Красный список Латвии – категория охраны 1. Вид обитает в Европейской части бывшего СССР, на Кавказе, в Средней Азии, Южной Сибири, Дальнем Востоке России. Личинки живут в реках, глубоко зарываясь в ил или песок [10]. Предпочитают обитать в проточных водоемах на глинистом и глинисто-песчаном грунте, а также в пойменных водоемах, где даже могут переносить пересыхание.

Материал: 1 – р. Черная Ганча, н. п. Черток, 23.05.2025 – 2 экз.; 2 – р. Черная Ганча, н. п. Затишье, 23.05.2025 – 1 экз.

Несмотря на широкую изученность беспозвоночных бассейна р. Неман [11, 12, 14–18], исследования, проведенные в 2024 и 2025 гг., позволили выявить еще 35 новых таксонов, ранее не регистрируемых в низовьях р. Неман: *Valvata* (*Atropidina*) *depressa* C. Pfeiffer, 1821; *Psammo-*

ryctides barbatus (Grube, 1860); *Potamothrix hammoniensis* (Michaelsen, 1901); *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862; *Lumbriculus variegatus* (Müller, 1774); *Haemopis sanguisuga* (Linnaeus, 1758); *Isogenus nubecula* Newman, 1833; *Halesus digitatus* (von Paula Schrank, 1781); *Oecetis ochracea* (Curtis, 1825); *Oecetis lacustris* (Pictet, 1834); *Coenagrion lunulatum* (Charpentier, 1840); *Sympetrum* sp.; *Dytiscus semisulcatus* O. F. Müller, 1776; *Dytiscus dimidiatus* Bergsträsser, 1778; *Potamophilus acuminatus* (Fabricius, 1782); *Chironomus* f.l. *plumosus* (Meigen, 1830); *Tanytarsus medius* (Reiss et Fittkau, 1971); *Polypedilum* gr. *nubeculosum* (Meigen, 1804); *Cryptochironomus* gr. *defectus* (Kieffer, 1913); *Glyptotendipes gripekoveni* (Kieffer, 1913); *Glyptotendipes glaucus* (Meigen 1818); *Glyptotendipes* (*Phytotendipes*) *paripes* (Edwards, 1929); *Endochironomus donatoris* (Shilova, 1974); *Endochironomus impar* (Walker, 1856); *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830); *Endochironomus* sp.; *Psectrocladius simulans* (Johannsen, 1937); *Anatopynia* sp.; *Cricotopus sylvestris* (Fabricius, 1794); *Cricotopus* sp.; *Corynoneura* sp. (Winnertz, 1846); *Eukiefferiella* sp.; *Orthocladinae* gen. spp.; *Procladius* sp.; *Procladius* sp.

Заключение. Выявлено 143 НОТ – представителей макрозообентоса, относящихся к 3 типам водных беспозвоночных: Mollusca – 25 НОТ, Annelida – 11, Arthropoda – 107. До вида было идентифицировано 116 таксономических элементов. В изученных створах среднее количество выявленных НОТ составило 37 в 2024 г. и 32 – в 2025 г., средняя численность представителей макрозообентоса – 372,8 и 224 экз/м^2 в 2024 и 2025 гг. соответственно. Среди коллектированных водных беспозвоночных обнаружено 3 чужеродных вида: *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), а также 2 вида стрекоз: *Anax imperator* Leach, 1815 и *Gomphus flavipes* Charpentier, 1825, охраняемых в Беларуси и ряде стран Западной Европы. Определено 35 новых таксонов для бассейна р. Неман.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список использованных источников

1. Блакітная кніга Беларусі (Водныя аб'екты Беларусі): энцыклапедыя / рэдкал.: Н. А. Дзісько, М. М. Курловіч, Я. В. Малашэвіч [і інш.]. – Мн.: Бел. Энцыкл., 1994. – 415 с.

2. Природа Белоруссии: популяр. энцикл. / редкол.: И. П. Шамякин (гл. ред.), А. С. Махнач, В. И. Парфенов [и др.]. – Мн.: Бел. совет. энцикл., 1986. – 598 с.

3. Баканов, А. И. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем / А. И. Баканов // Мониторинг биоразнообразия / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН; отв. ред.: В. Е. Соколов, Ю. С. Решетников, М. И. Шатуновский. – М., 1997. – С. 278–282.

4. Качалова, О. Л. Отряд ручейники *Trichoptera* / О. Л. Качалова, Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / отв. ред.: Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. – Л., 1977. – С. 477–510.

5. Лукин, Е. И. Класс пиявки *Hirudinea* / Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / отв. ред.: Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. – Л., 1977. – С. 201–212.

6. Макарченко, Е. А. Семейство комары звонцы *Chironomidae* / Е. А. Макарченко, С. Я. Цалохин // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: в 6 т. / Зоол. ин-т Рос. акад. наук; под ред. С. Я. Цалохина. – СПб., 1999. – Т. 4: Высшие насекомые. Двукрылые. – С. 210–296.

7. Попова, А. Н. Отряд стрекозы *Odonata* / А. Н. Попова, Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР / отв. ред.: Л. А. Кутикова, Я. И. Старобогатов. – Л., 1977. – С. 266–287.

8. Мороз, М. Д. Водные жесткокрылые реки Березина (Березинский биосферный заповедник) / М. Д. Мороз // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларуси. Серыя біялагічных навук. – 2003. – № 2. – С. 81–84.

9. Мороз, М. Д. Водные насекомые реки Западная Двина / М. Д. Мороз // Веснік Віцебскага дзяржаўнага ўніверсітэта. – 2012. – № 6. – С. 51–56.

10. Мороз, М. Д. Фауна водных беспозвоночных реки Западный Буг / М. Д. Мороз, В. М. Байчоров, Ю. Г. Гигиняк // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2018. – № 3. – С. 72–78.

11. Мороз, М. Д. Водные насекомые трансграничных водотоков между Белоруссией и Украиной / М. Д. Мороз // Энтомологическое обозрение. – 2013. – Т. 92, № 2. – С. 303–318.

12. Фауна водных беспозвоночных рек северо-запада Беларуси / М. Д. Мороз, В. М. Байчоров, Ю. Г. Гигиняк, Т. М. Лаенко // Вестник Белорусского государственного университета. Серия 2: Химия. Биология. География. – 2014. – № 1. – С. 47–51.

13. Мороз, М. Д. Водные и околоводные беспозвоночные природного комплекса «Августовская пуща» / М. Д. Мороз, М. В. Максименков // Вестник Белорусского государственного университета. Серия 2: Химия. Биология. География. – 2006. – № 2. – С. 57–62.

14. Мороз, М. Д. Водные насекомые (Insecta) рек Гомельской области / М. Д. Мороз, В. П. Семенченко, В. И. Разлуцкий // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларуси. Серыя біялагічных навук. – 2013. – № 2. – С. 91–97.

15. Мороз, М. Д. Каталог поденок (Ephemeroptera), веснянок (Plecoptera) и ручейников (Trichoptera) Беларуси / М. Д. Мороз, Т. П. Липинская. – Мн.: Бел. навука, 2014. – 315 с.

16. Мороз, М. Д. Таксономический состав пиявок (Hirudinea: Rhynchobdellida, Arhynchobdellida) реки Неман и ее притоков / М. Д. Мороз, Т. П. Липинская // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларуси. Серыя біялагічных навук. – 2017. – № 3. – С. 55–60.

17. Мороз, М. Д. Фауна водных моллюсков (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) реки Неман и ее притоков / М. Д. Мороз, Т. П. Липинская, Т. М. Лаенко // Журнал Белорусского государственного университета. Биология. – 2017. – № 2. – С. 97–102.

18. Moroz, M. D. Aquatic insects of the Neman River and its tributaries / M. D. Moroz, T. P. Lipinskaya // Entomological Review. – 2017. – Vol. 97, N 1. – P. 30–43. https://doi.org/10.1134/s0013873817010055

19. Мороз, М. Д. Макрозообентос рек Шлямица и Черная Ганча (заказник «Гродненская пуща») / М. Д. Мороз, Т. П. Липинская // Особо охраняемые природные территории Беларуси. Исследования: сб. науч. ст. / отв. ред. В. С. Ивкович. – Мн., 2019. – Вып. 14. – С. 155–167.

20. Жадин, В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В. И. Жадин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – 376 с.

21. Лаенко, Т. М. Фауна водных моллюсков Беларуси / Т. М. Лаенко. – Мн.: Бел. навука, 2012. – 128 с.

22. Старобогатов, Я. И. Высшие раки / Я. И. Старобогатов // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий: в 6 т. / Зоол. ин-т Рос. акад. наук; под ред. С. Я. Цалохина. – СПб., 1995. – Т. 2: Ракообразные. – С. 157–206.

23. A Report of *Orconectes* (*Faxonius*) Limosus (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Astacidea: Cambaridae: Orconectes: Subgenus Faxonius] in the Serbian Part of the River Danube / S. Pavlović, S. Milošević, S. Borković [et al.] // Biotechnology and Biotechnological Equipment. – 2006. – Vol. 20, N 1. – P. 53–56. https://doi.org/10.1080/13102818.2006.10817304

24. Părvulescu, L. First record of the spiny-cheek crayfish Orconectes limosus (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Romania / L. Părvulescu, C. Palos, P. Molnar // North-Western Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 5, N 2. – P. 424–428.

25. Puky, M. Confirmation of the presence of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Slovakia / M. Puky // North-Western Journal of Zoology. – 2009. – Vol. 5, N 1. – P. 214–217.

26. New record of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in the catchment of Lake Balaton (Hungary) / Á. Ferincz, N. Kováts, Á. Benkő-Kiss, G. Paulovits // Bioinvasions Records. – 2014. – Vol. 3, N 1. – P. 35–38. https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.1.06

27. Черная книга инвазивных видов животных Беларуси / сост.: А. В. Алехнович, С. В. Буга, С. М. Дробенков [и др.]; под общей ред. В. П. Семенченко. – Мн.: Бел. навука, 2016. – 105 с.

28. The American spiny-cheek crayfish, Orconectes limosus in the fauna of Belarus / A. V. Alekhnovich, S. E. Ablov, V. F. Kulesh, O. A. Pareiko // Crayfish in Europe as alien species / ed. F. Gherardi. – London, 1999. – P. 237–242. https://doi.org/10.1201/9781315140469-15

29. Alekhnovich, A. V. Distribution of Striped Crayfish *Faxonius Limosus* in Water Bodies of Belarus / A. V. Alekhnovich // Russian Journal of Ecology. – 2024. – Vol. 55, N 3. – P. 233–240. https://doi.org/10.1134/s1067413624700085

30. First records of the alien amphipod *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) in the Neman River basin (Belarus) / T. Lipinskaya, A. Makaranka, V. Razlutskij, V. Semenchenko // BioInvasions Records. – 2021. – Vol. 10, N 2. – P. 319–325. https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.10

31. Красная книга Республики Беларусь. Животные: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / М-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды Респ. Беларусь, НАН Беларуси; редкол.: И. М. Кочановский (пред.), М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Мн.: Бел. энцыкл., 2015. – 317 с.

References

1. Dzis'ko N. A., Kurlovich M. M., Malashevich Ya. V., Samuel' S. P., Sachanka B. I., Khauratovich I. P., Yakushka V. P. (eds.). *Blue Book of Belarus (water bodies of Belarus): encyclopedia*. Minsk, Belaruskaya entsyklapedyya Publ., 1994. 415 p. (in Belarusian).

2. Shamyakin I. P., Makhnach A. S., Parfenov V. I., Petrashkevich A., Radkevich V. A., Romanov V. S. (ed.) [et al.]. *Nature of Belarus: A Popular Encyclopedia.* Minsk, Belorusskaya Sovetskaya Entsiklopediya Publ., 1986. 598 p. (in Russian).

3. Bakanov A. I. Using the characteristics of the diversity of zoobenthos for monitoring the state of freshwater. *Monitoring bioraznoobraziya* [Monitoring of biodiversity]. Moscow, 1997, pp. 278–282 (in Russian).

4. Kachalova O. L., Kutikova L. A., Starobogatov Ya. I. Order *Trichoptera. Determinant of freshwater invertebrates of the European part of the USSR*. Leningrad, 1977, pp. 477–510 (in Russian).

5. Lukin E. I., Kutikova L. A., Starobogatov Ja. I. Leech class *Hirudinea. Determinant of freshwater invertebrates of the European part of the USSR*. Leningrad, 1977, pp. 201–212 (in Russian).

6. Makarchenko E. A., Tsalokhin S. Ya. *Chironomidae. Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Vol. 4. Higher insects. Diptera.* St. Petersburg, 1999, pp. 210–296 (in Russian).

7. Popova A. N., Kutikova L. A., Starobogatov Ja. I. Dragonfly order *Odonata. Determinant of freshwater invertebrates of the European part of the USSR*. Leningrad, 1977, pp. 266–287 (in Russian).

8. Moroz M. D. Aquatic beetles of the Berezina River (Berezina Biosphere Reserve). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2003, no. 2, pp. 81–84 (in Russian).

9. Moroz M. D. Aquatic insects of the Western Dvina River. *Vesnik Vitsebskaga dzyarzhaunaga universiteta* [Bulletin of Vitebsk State University], 2021, no. 6, pp. 51–56 (in Russian).

10. Moroz M. D., Baichorov V. M., Giginyak Yu. G. The fauna of aquatic invertebrates of the Western Bug river. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 72–78 (in Russian).

11. Moroz M. D. Aquatic Insects of Cross-Border Water Currents between Belarus and Ukraine. *Entomologicheskoe obozrenie* [Entomological Review], 2013, vol. 92, no. 2, pp. 303–318 (in Russian).

12. Moroz M. D., Baichorov V. M., Giginyak Yu. G., Laenko T. M. The fauna of aquatic invertebrates of the north-vest Belarus reveres. *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2: Khimiya. Biologiya. Geografiya* [Bulletin of the Belarusian State University. Series 2: Chemistry. Biology. Geography], 2014, no. 1, pp. 47–51 (in Russian).

13. Moroz M. D., Maksimenkov M. V. Aquatic and semi-aquatic invertebrates of the Augustovskaya Pushcha natural complex. *Vestnik Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya 2: Khimiya. Biologiya. Geografiya* [Bulletin of the Belarusian State University. Series 2: Chemistry. Biology. Geography], 2006, no. 2, pp. 57–62 (in Russian).

14. Moroz M. D., Semenchenko V. P., Razlutskii V. I. Aquatic insects (Insecta) of the rivers of the Gomel region. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2013, no. 2, pp. 91–97 (in Russian).

15. Moroz M. D., Lipinskaya T. P. *Catalogue of Mayflies (Ephemeroptera), Stoneflies (Plecoptera) and caddisflies (Trichoptera) of Belarus.* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2014. 312 p. (in Russian).

16. Moroz M. D., Lipinskaya T. P. Taxonomic composition of leeches (Hirudinea: Rhynchobdellida, Arhynchobdellida) of the Neman river and its tributaries. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2017, no. 3, pp. 55–60 (in Russian).

17. Moroz M. D., Lipinskaya T. P., Laenko T. M. Fauna of the aquatic mollusks (Mollusca: Gastropoda, Bivalvia) of the Neman river and its tributaries. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2017, no. 2, pp. 97–102 (in Russian).

18. Moroz M. D., Lipinskaya T. P. Aquatic insects of the Neman River and its tributaries. *Entomological Review*, 2017, vol. 97, no. 1, pp. 30–43. https://doi.org/10.1134/s0013873817010055

19. Moroz M. D., Lipinskaya T. P. Macrozoobenthos of the Shlyamitsa and Black Hancha Rivers (Grodno Forest Nature Reserve). *Osobo okhranyaemye prirodnye territorii Belarusi. Issledovaniya: sbornik nauchnykh statei* [Specially Protected Natural Areas of Belarus. Research: A Collection of Scientific Articles]. Minsk, 2019, iss. 14, pp. 155–167 (in Russian).

20. Zhadin V. I. *Fauna of aquatic mollusks of Belarus.* Moscow, Leningrad, Publishing House of the USSR Academy of Sciences, 1952. 376 p. (in Russian).

21. Laenko T. M. *Fauna of aquatic mollusks of Belarus.* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2012. 128 p. (in Russian).

22. Starobogatov Ya. I. Higher Cancers. *Key to freshwater invertebrates of Russia and adjacent lands. Vol. 2. Crustaceans.* St. Petersburg, 1995, pp. 157–206. (in Russian).

23. Pavlović S., Milošević S., Borković S., Simić V., Paunović M., Žikić R., Saičić Z. A Report of *Orconectes* (*Faxonius*) Limosus (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Astacidea: Cambaridae: Orconectes: Subgenus Faxonius] in the Serbian Part of the River Danube. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*, 2006, vol. 20, N 1, pp. 53–56. https://doi.org/10.1080/13102818.2006.10817304

24. Părvulescu L., Palos C., Molnar P. First record of the spiny-cheek crayfish Orconectes limosus (Rafines-que, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Romania. *North-Western Journal of Zoology*, 2009, vol. 5, no. 2, pp. 424–428.

25. Puky M. Confirmation of the presence of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Slovakia. *North-Western Journal of Zoology*, 2009, vol. 5, no. 1, pp. 214–217.

26. Ferincz Á., Kováts N., Benkő-Kiss Á., Paulovits G. New record of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in the catchment of Lake Balaton (Hungary), *Bioinvasions Records*, 2014, vol. 3, no. 1, pp. 35–38. https://doi.org/10.3391/bir.2014.3.1.06

27. Alekhnovich A. V., Buga S. V., Drobenkov S. M., Zhorov D. G., Makarenko A. I., Petrov D. L. [et al.]. *The Black Book of Invasive Animal Species of Belarus.* Minsk, Belaruskaya navuka Publ., 2016. 105 p. (in Russian).

28. Alekhnovich A. V., Ablov S. E., Kulesh V. F., Pareiko O. A. The American spiny-cheek crayfish, Orconectes limosus in the fauna of Belarus. *Crayfish in Europe as alien species.* London, 1999, pp. 237–242. https://doi.org/10.1201/9781315140469-15

29. Alekhnovich A. V. Distribution of Striped Crayfish *Faxonius Limosus* in Water Bodies of Belarus. *Russian Journal of Ecology*, 2024, vol. 55, no. 3, pp. 233–240. https://doi.org/10.1134/s1067413624700085

30. Lipinskaya T., Makaranka A., Razlutskij V., Semenchenko V. First records of the alien amphipod *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) in the Neman River basin (Belarus). *BioInvasions Records*, 2021, vol. 10, no. 2, pp. 319–325. https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.2.10

31. Kachanovskii I. M., Nikiforov M. E., Parfenov V. I., Borodin O. I., Pugachevskii A. V., Baichorov V. M., Gapienko O. S., Giryaev A. S., Evdaseva T. P., Dobritskaya E. A., Lemekhova D. D., Orsich O. I. (eds.). *The Red Book of the Republic of Belarus. Animals: rare and endangered species of wild animals*. Minsk, Belaruskaya Entsyklapedyya Publ., 2015. 320 p. (in Russian).

Информация об авторах

Лапука Илья Игоревич – канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ilya.lapua@yandex.ru.

Липинская Татьяна Петровна – канд. биол. наук, доцент, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: tatsiana.lipinskaya@gmail.com

Information about the authors

Ilya I. Lapuka – Ph. D. (Biol.), Senior Researcher. Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ilya.lapua@yandex.ru

Tatsiana P. Lipinskaya – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Head of the Laboratory. Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: tatsiana.lipinskaya@gmail.com

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 528.942:599.322.2:574.21(476)
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-239-249

Поступила в редакцию 02.02.2026
Received 02.02.2026

Д. В. Новиков, И. А. Крищук

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

ХАРАКТЕРИСТИКА МЕСТ ОБИТАНИЯ ЛЕТЯГИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PTEROMYS VOLANS* L.) И ИХ СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ В ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БЕЛОРУССКОГО ПООЗЕРЬЯ

Аннотация. В статье представлены результаты геоинформационного анализа пространственной структуры мест обитания летяги обыкновенной (*Pteromys volans* L.) в Белорусском Поозерье. Рассмотрены данные полевых исследований 2024–2025 гг. и материалы лесотаксационных характеристик 16 участков, где регистрировалась летяга на протяжении всего периода наблюдений. Из них 12 участков расположены на территории Городокского р-на, 4 – на территории Витебского р-на. Установлено, что *P. volans* преимущественно обитает в смешанных лесах черничного и кисличного типов на влажных, богатых почвах, с бонитетом I–II, полнотой 0,6–0,8. Средний возраст доминирующих пород (осина, береза, ель) превышает 60 лет, при этом старые дуплистые осины (70–85 лет) играют ключевую роль как убежища, несмотря на то, что корреляция между долевой представленностью осины и встречаемостью летяги положительная, но слабая (r_s = 0,30). Исследования на территории Лиозненского и Оршанского р-нов, где наблюдается выраженная фрагментация лесов, следов присутствия *P. volans* не подтвердили, несмотря на соответствие части выделов указанных районов биотопическим предпочтениям вида. Современная южная граница распространения летяги обыкновенной в Беларуси ограничивается Витебским р-ном, где сохранились крупные, экологически устойчивые лесные массивы.

Ключевые слова: места обитания, биотопическая приуроченность, ГИС-анализ, граница ареала

Для цитирования: Новиков, Д. В. Характеристика мест обитания летяги обыкновенной (*Pteromys volans* L.) и их современное состояние в восточной части Белорусского Поозерья / Д. В. Новиков, И. А. Крищук // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 239–249. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-239-249

Dzmytry V. Novikau, Irina A. Kryshchuk

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

CHARACTERISTICS OF HABITATS OF SIBERIAN FLYING SQUIRREL (*PTEROMYS VOLANS* L.) AND THEIR CURRENT STATE IN THE EASTERN PART OF THE BELARUSIAN LAKE REGION

Abstract. This study examines the spatial distribution of Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) habitats in the Belarusian Lake Region using geographic information systems. The analysis incorporates field survey data collected during 2024–2025 and forest inventory records from 16 study plots. The flying squirrel was consistently recorded on these plots throughout the entire observation period. Twelve sites are located in the Gorodok District and four are in the Vitebsk District. The flying squirrel predominantly inhabits mixed forests of the bog bilberry and wood-sorrel forest types. These forests occur on moist, nutrient-rich soils and are characterized by high site quality (Bonität class I–II) and moderate stand density (0.6–0.8). The mean age of the dominant tree species (aspen, birch, spruce) exceeds 60 years. Their mean age is over 60 years old. Mature aspens aged 70–85 years play a crucial role for the species, providing nesting sites. A positive but weak correlation was found between aspen proportion in stand composition and flying squirrel occurrence (Spearman's rank correlation coefficient r_s = 0.30). Surveys were conducted in Liozna and Orsha Districts, where pronounced forest fragmentation occurs. No evidence of *P. volans* presence was found in these areas, despite certain forest compartments meeting the species' habitat requirements. The current southern range limit of the Siberian flying squirrel in Belarus is confined to Vitebsk District, where extensive and ecologically resilient forest complexes remain intact.

Keywords: habitats, biotopic preferences, GIS analysis, boundary of the range

For citation: Novikau D. V., Kryshchuk I. A. Characteristics of habitats of Siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) and their current state in the eastern part of the Belarusian Lake Region. *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 239–249 (in Russian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-239-249

© Новиков Д. В., Крищук И. А., 2026

Введение. Известно, что одной из важнейших экологических характеристик любой популяции животных является характер пространственного распределения особей. При этом пространственная структура зависит от характера размещения особей по отношению к определенным элементам биогеоценозов и отражает присущий виду тип использования территории [1]. Пространственная структура популяций млекопитающих дендробионтов в условиях лесных биоценозов Беларуси связана с особенностями фитоценозов и микроклиматическими условиями, при этом их связь с конкретными местами обитания в течение длительного времени очень устойчива. Специализированным дендробионтом белорусской териофауны является летяга обыкновенная (*Pteromys volans* L., 1758), для которой крайне важны состав и структура древостоя лесных экосистем. Однако в последнее время численность в ареале повсеместно сокращается, в том числе и в Беларуси. Связано это с изменениями в структуре и составе древостоев (например, вследствие лесозаготовки, лесных пожаров, буреломов и т. д.), что приводит к потере мест обитания летяги. Характеристики мест обитания вида относительно хорошо изучены в ряде сопредельных стран [2–4], в Беларуси данный вопрос остается малоизученным, а имеющиеся данные приведены только на основании данных о регистрациях экскрементов [5]. Остаются неясными причины уменьшения численности *P. volans*, сокращения границ ареала в пределах Беларуси и особенности территориального распределения вида, что крайне важно для оценки современного состояния популяции и дальнейшей разработки мер по ее сохранению.

Таким образом, цель данного исследования – проведение сравнительной оценки таксационных показателей предпочитаемых мест обитания летяги обыкновенной для выявления ее потенциальных мест обитания.

Места проведения, методы и материалы исследований. Материалом для статьи послужили данные полевых исследований 2024–2025 гг., которые проводились с целью актуализации сведений о местах обитания летяги – как уже известных, так и вновь выявленных. Для этого применялась ранее адаптированная методика поиска потенциальных мест обитания *P. volans*, основанная на предварительном анализе лесотаксационного материала Витебского, Городокского, Лиозненского и Оршанского лесхозов [6]. Такого рода данные содержат детальную информацию о породном составе, возрасте насаждений и структуре лесных массивов, что позволяет предварительно выделить участки, наиболее предпочитаемые видом. Летяга обыкновенная – мелкий грызун, тяготеющий к старовозрастным лесам с преобладанием определенных пород деревьев, которые обеспечивают кормовой базой (например, осина, ель, береза и др.) и убежищами (осина) [7, 8].

Обработка пространственных данных с помощью геоинформационного программного обеспечения QGIS позволяет проанализировать распределение насаждений по породному составу, оценить степень фрагментации потенциальных для вида биотопов, определить и построить оптимальные маршруты для полевых исследований. Для анализа пространственного распределения особей относительно параметров микросреды использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), по которому оценивали взаимосвязь между количеством занятых летягой участков и параметрами древостоя (полнотой, возрастом и видовым составом). Расчет проводился в программе Statistica 10.0.

Для определения предпочитаемого видом биотопа в условиях Белорусского Поозерья нами проведен детальный анализ лесотаксационных данных 16 участков Городокского и Витебского р-нов (рис. 1, табл. 1, 2), на которых отмечены и закартированы следы жизнедеятельности, а также жилые гнезда летяги обыкновенной.

В данном исследовании термин «участок» обозначает территорию, сформированную путем объединения смежных выделов, в пределах одного или нескольких из которых зафиксированы экскременты летяги обыкновенной. Такой подход обусловлен следующим: во-первых, определен биологическими особенностями *P. volans*: согласно [9] индивидуальный участок летяги составляет 4–8 га, что указывает на необходимость учета территорий, превышающих размер отдельного выдела; во-вторых, в соответствии с требованиями нормативных документов[1] охране под-

[1] Правила проведения работ по установлению специального режима охраны и использования мест обитания диких животных, относящихся к видам, включенным в Красную книгу Республики Беларусь = Правілы правядзення работ па ўстанаўленню спецыяльнага рэжыму аховы і выкарыстання месцаў пражывання дзікіх жывёл, якія адносяцца да відаў, уключаных у Чырвоную кнігу Рэспублікі Беларусь: ТКП 17.07-01-2021 (33140). – Взамен ТКП 17.07-01-2014 (01120); введ. 30.09.2021. – Мн.: М-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды, 2021. – IV, 115 с.

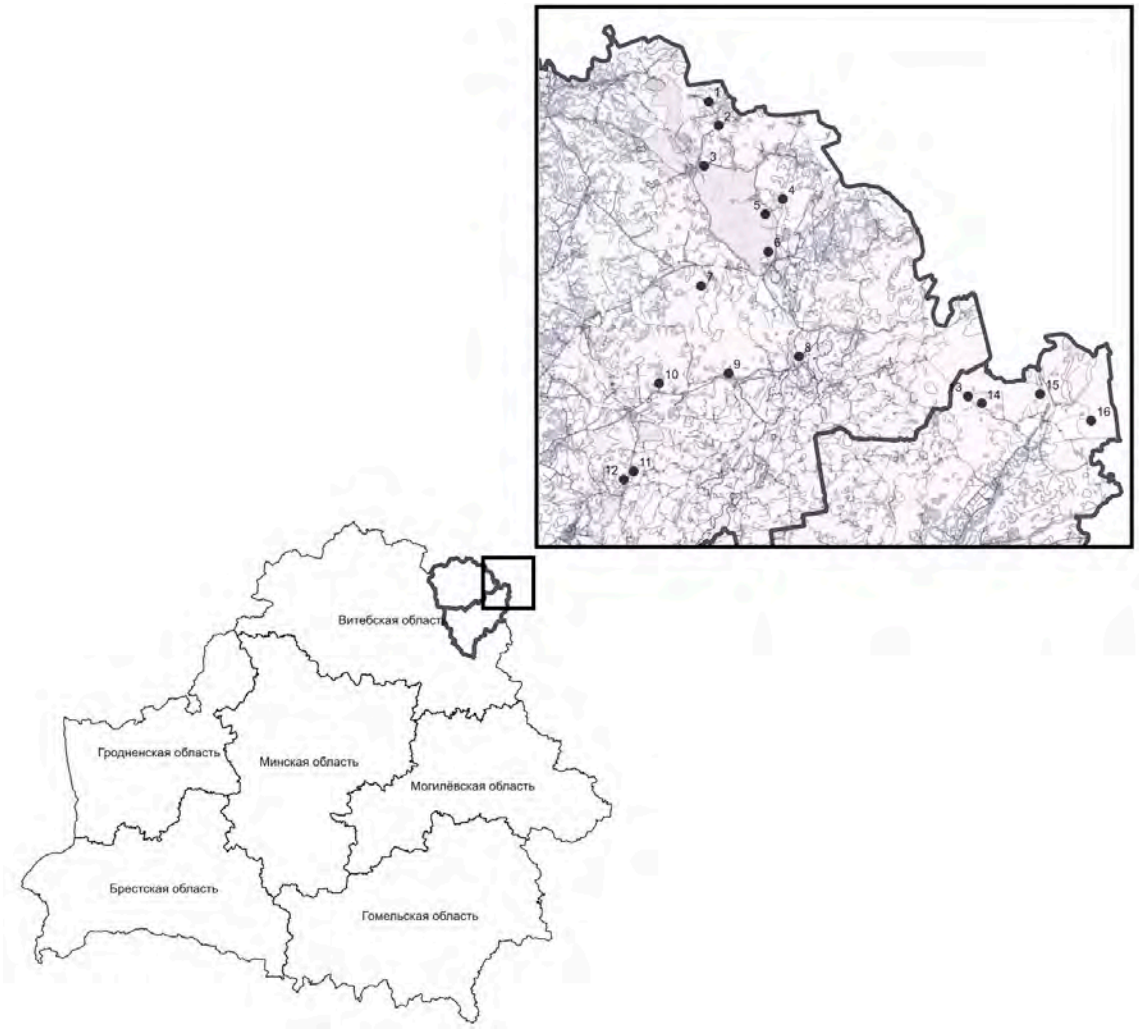


Рис. 1. Места проведения исследований (2024–2025 гг.)

Fig. 1. Research locations (2024–2025)

лежат места постоянного обитания площадью не менее 10 га, включающие один или несколько смежных выделов. Таким образом, объединение выделов позволяет создать территориально целостные и отвечающие требованиям нормативных актов корректные участки, которые соответствуют не только естественным экологическим потребностям вида, но и требованиям действующей нормативно-правовой базы.

Каждому участку присвоен номер и название населенного пункта, расположенного вблизи места регистрации (табл. 1). Характеристика каждого из рассматриваемых участков приведена в табл. 2.

Таблица 1. **Места регистрации следов жизнедеятельности *P. volans* (2024–2025 гг.)**

Table 1. **Locations of registrations of *P. volans* activity traces (2024–2025)**

№ участка	Населенный пункт	Координаты	№ участка	Населенный пункт	Координаты
1	Прудок	N55.81477, E30.32422	9	Веречье	N55.58668, E30.37697
2	Дорохи	N55.79620, E30.33675	10	Привальни	N55.57601, E30.26318
3	Рудня	N55.76288, E30.31669	11	Евино-1	N55.49930, E30.23041
4	Каверзы	N55.73608, E30.43755	12	Евино-2	N55.49248, E30.21339
5	Лялевщина	N55.72242, E30.41239	13	Дубовицы-1	N55.57443, E30.72950
6	Межа	N55.69279, E30.42056	14	Дубовицы-2	N55.56871, E30.75200
7	Максимовка	N55.66016, E30.31623	15	Шлыки	N55.57903, E30.83806
8	Село	N55.60213, E30.47296	16	Шитики	N55.55578, E30.91252

Таблица 2. **Характеристика лесных насаждений 16 модельных участков**

Table 2. **Characteristics of forest stands at 16 model plots**

№ участка	Количество выделов	Площадь, га	Бонитет	Тип леса	ТЛУ	Состав древостоя	Возраст (*voz*), лет	Высота (*h*), м	Диаметр (*d*), см	Полнота древостоя
Городокский р-н										
1	4	9,4	I	ЧЕР	С3	3Б3ОС3ОЛС1ОЛЧ	Б – 40; ОС – 50	Б – 19; ОС – 28	Б – 21; ОС – 32	0,6
2	2	7,1	I, Ia	КИС, МШ	В2, Д2	3Б3ОС3Е1ОЛС+ОЛЧ+С	Б – 80; ОС – 65; Е – 95	Б – 28; ОС – 29; Е – 27	Б – 28; ОС – 30; Е – 28	0,6
3	12	9,8	I	КИС	Д2	1Б3ОС4Е2ОЛС+ОЛЧ+С	Б – 79; ОС – 85; Е – 83	Б – 26; ОС – 27; Е – 26	Б – 28; ОС – 37; Е – 29	0,7
4	3	10,5	I	СН, ЧЕР	С3, Д2	3Б5ОС2Е+ОЛС	Б – 75; ОС – 73; Е – 73	Б – 23; ОС – 27; Е – 20	Б – 29; ОС – 40; Е – 26	0,6
5	1	40,2	I	ЧЕР	С3	3Б2ОС5Е	Б – 75; ОС – 75; Е – 75	Б – 24; ОС – 26; Е – 25	Б – 26; ОС – 36; Е – 30	0,7
6	3	8,6	I	ЧЕР	В3	2Б2ОС4Е2С	Б – 73; ОС – 73; Е – 77	Б – 24; ОС – 26; Е – 26	Б – 28; ОС – 36; Е – 30	0,7
7	2	11,0	I	ЧЕР	С3	3Б2ОС3Е2ОЛС	Б – 65; ОС – 65; Е – 65	Б – 24; ОС – 25; Е – 22	Б – 26; ОС – 34; Е – 25	0,7
8	4	5,6	I	ОР, КИС, ЧЕР	В2	4Б2ОС2Е2С	Б – 70; ОС – 70; Е – 48	Б – 29; ОС – 29; Е – 15	Б – 36; ОС – 40; Е – 16	0,6
9	5	8,9	I	КИС	С2	6Б3ОС1Е	Б – 75; ОС – 75; Е – 80	Б – 25; ОС – 27; Е – 25	Б – 26; ОС – 39; Е – 26	0,7
10	2	5,7	I	ПАП	С4	4Б1ОС4Е1ОЛЧ	Б – 45; ОС – 45; Е – 45	Б – 21; ОС – 20; Е – 20	Б – 23; ОС – 23; Е – 23	0,9
11	3	4,2	I	КИС, ЧЕР	В3, Д2	2Б4ОС1Е3ОЛС+С	Б – 65; ОС – 62; Е – 53	Б – 25; ОС – 26; Е – 26	Б – 28; ОС – 33; Е – 28	0,6
12	3	7,6	I	КИС, ЧЕР	В3, С3, Д2	3Б3ОС3Е1С	Б – 58; ОС – 83; Е – 83	Б – 20; ОС – 28; Е – 27	Б – 20; ОС – 33; Е – 28	0,7
Витебский р-н										
13	5	10,5	I	СН	Д3	4Б3ОС1Е1ОЛС1ОЛЧ	Б – 61; ОС – 63; Е – 63	Б – 26; ОС – 27; Е – 23	Б – 27; ОС – 35; Е – 24	0,7
14	3	13,4	I, Ia, II	КИС, ПАП, СН	С4, Д2, Д3	5Б1ОС1Е2ОЛС1ОЛЧ	Б – 62; ОС – 65; Е – 70	Б – 27; ОС – 28; Е – 26	Б – 29; ОС – 32; Е – 28	0,7
15	2	14,2	I, II	ПАП	С4	5Б3ОС1Е1ОЛС	Б – 60; ОС – 60; Е – 50	Б – 24; ОС – 22; Е – 21	Б – 24; ОС – 25; Е – 24	0,7
16	2	10,2	I	КИС	С2	5Б1ОС1Е2ОЛС1ОЛЧ	Б – 70; ОС – 65; Е – 55	Б – 26; ОС – 26; Е – 19	Б – 28; ОС – 36; Е – 24	0,8

Примечание. Типы леса: ЧЕР – черничный, КИС – кисличный, МШ – мшистый, СН –снытевый, ОР – орляковый, ПАП – папоротниковый. ТЛУ – тип лесного участка. Б – береза, ОС – осина, Е – ель.

Участок 1 – Прудок. Площадь (4 выдела) – 9,4 га. Тип леса – ЧЕР. ТЛУ – влажные, относительно богатые почвы (С3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – порядка 0,6. Основу насаждений формируют лиственные породы: береза (*voz* = 40 лет, *h* = 19 м, *d* = 21 см) и осина (*voz* = 50 лет, *h* = 28 м, *d* = 32 см) – по 30 %; ольха серая – 30 %, ольха черная – 10 %. Формула насаждений участка: 3Б3ОС3ОЛС1ОЛЧ.

Участок 2 – Дорохи. Площадь (2 выдела) – 7,1 га. Типы леса – КИС и МШ. ТЛУ – богатые, свежие (Д2) и относительно бедные, свежие (В2) почвы. Бонитет I и Iа класса. Полнота древостоя – 0,6. Породный состав: береза (*voz* = 80 лет, *h* = 28 м, *d* = 28 см) и осина (*voz* = 65 лет, *h* = 29 м, *d* = 30 см) – по 30 %, ель (*voz* = 95 лет, *h* = 27 м, *d* = 28 см) – 30 %, ольха серая – 30 %, ольха черная – 10 %, сосна – 10 %. Единично встречаются ольха черная и сосна. Формула насаждений участка: 3Б3ОС3Е1ОЛС+ОЛЧ+С.

Участок 3 – Рудня. Площадь (12 выделов) – 9,8 га. Характеризуется смешанным составом древесных пород. Преобладающий тип леса – КИС. ТЛУ – богатые, свежие почвы (Д2). Бонитет I класса, хотя отмечается один выдел с бонитетом II класса. Полнота насаждений – 0,7. Основу насаждений формируют ель (*voz* = 83 года, *h* = 26 м, *d* = 29 см) и осина (*voz* = 85 лет, *h* = 27 м, *d* = 37 см) – 40 и 30 % соответственно. В незначительном количестве встречаются ольха серая, береза и сосна. Формула насаждений древостоя: 1Б3ОС4Е2ОЛС+ОЛЧ+С.

Участок 4 – Каверзы. Площадь (3 выдела) – 10,5 га. Типы леса – СН и ЧЕР. ТЛУ – влажные, относительно богатые почвы (С3, Д3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,6. Доминирующей породой является осина (*voz* = 73 года, *h* = 27 м, *d* = 40 см) – 50 %. Береза составляет 30 % насаждений (*voz* = 75 лет, *h* = 23 м, *d* = 29 см), ель – 20 % (*voz* = 73 года, *h* = 20 м, *d* = 26 см), ольха серая – до 10 %. Формула насаждений участка: 3Б5ОС2Е+ОЛС.

Участок 5 – Лялевщина. Площадь – 40,2 га. Тип леса – ЧЕР. ТЛУ – влажные, относительно богатые почвы (С3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. Доминирующая порода – ель (*voz* = 75 лет, *h* = 25 м, *d* = 30 см) – 50 %, лиственные породы представлены осиной (*voz* = 75 лет, *h* = 26 м, *d* = 36 см) и березой (*voz* = 75 лет, *h* = 24 м, *d* = 26 см). Формула насаждений участка: 3Б2ОС5Е.

Участок 6 – Межа. Площадь (3 выдела) – 8,6 га. Преобладающий тип леса – ЧЕР. ТЛУ – влажные относительно бедные почвы (В3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. Породный состав: ель (*voz* = 77 лет, *h* = 26 м, *d* = 30 см) – 40 %, береза (*voz* = 73 года, *h* = 24 м, *d* = 28 см), осина (*voz* = 73 года, *h* = 26 м, *d* = 36 см) и сосна – по 20 %. Формула насаждений участка: 2Б2ОС4Е2С.

Участок 7 – Максимовка. Площадь (2 выдела) – 11,0 га. Тип леса – ЧЕР. ТЛУ – относительно богатые, влажные почвы (С3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. Средний возраст березы (*h* = 24 м, *d* = 26 см), ели (*h* = 22 м, *d* = 25 см) и осины (*h* = 25 м, *d* = 34 см) составляет 65 лет. Участок характеризуется сбалансированным породным составом: 3Б2ОС3Е2ОЛС.

Участок 8 – Село. Площадь участка (4 выдела) – 5,6 га. Доминирующий тип леса – ОР, с примесью ЧЕР и КИС. ТЛУ – относительно бедные, свежие почвы (В2). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. В породном составе доминирует береза (*voz* = 70 лет, *h* = 29 м, *d* = 36 см) – 40 %. Доли ели (*voz* = 48 лет, *h* = 15 м, *d* = 16 см), осины (*voz* = 70 лет, *h* = 29 м, *d* = 40 см) и сосны – по 20 %. Формула насаждений участка: 4Б2ОС2Е2С.

Участок 9 – Веречье. Площадь (5 выделов) – 8,9 га. Тип леса – КИС. ТЛУ – богатые, свежие (С2) почвы. Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. Породный состав: береза (*voz* = 75 лет, *h* = 25 м, *d* = 26 см) – 60 %, осина (*voz* = 75 лет, *h* = 27 м, *d* = 39 см) – 30 %, ель (*voz* = 80 лет, *h* = 25 м, *d* = 26 см) – 10 %. Формула насаждений участка: 6Б3ОС1Е.

Участок 10 – Привальни. Площадь (2 выдела) – 5,7 га. Тип леса – ПАП. ТЛУ – относительно богатые, сырые почвы (С4). Бонитет I класса. Отличается самой высокой полнотой среди всех участков – 0,9. Породный состав: береза (*voz* = 45 лет, *h* = 21 м, *d* = 23 см) – 40 %, ель (*voz* = 45 лет, *h* = 20 м, *d* = 23 см) – 20 %, осина (*voz* = 45 лет, *h* = 20 м, *d* = 23 см) – 10 %, ольха черная – 10 %. Несмотря на молодой возраст, высокая плотность насаждений и наличие ели делают территорию пригодной для обитания летяги. Формула насаждений участка: 4Б1ОС4Е1ОЛЧ.

Участок 11 – Евино-1. Площадь (3 выдела) – 4,2 га. Типы леса – КИС и ЧЕР. ТЛУ – относительно бедные, влажные (В3) и богатые, свежие (Д2) почвы. Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,6. В породном составе доминируют осина (*voz* = 62 года, *h* = 26 м, *d* = 33 см) – 40 %,

ольха серая – 30 %. Береза (*voz* = 65 лет, *h* = 25 м, *d* = 28 см) составляет 20 % насаждений, ель (*voz* = 53 года, *h* = 26 м, *d* = 28 см) – 10 %, единично встречается сосна. Формула насаждений участка: 2Б4ОС1Е3ОЛС+С.

Участок 12 – Евино-2. Площадь (3 выдела) – 7,6 га. Типы леса – ЧЕР и КИС. ТЛУ – относительно бедные, влажные (В3), относительно богатые, влажные (С3) и богатые, свежие (Д2) почвы. Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. Насаждения включают в себя четыре породы, доминируют осина, береза и ель – по 30 %, сосна составляет 10 %. Ель и осина (основные кормовые породы для летяги) представлены на участке деревьями возрастом 83 года (*h* = 27 и 28 м; *d* = 28 и 33 см соответственно). Формула насаждений участка: 3Б3ОС3Е1С.

Участок 13 – Дубовицы-1. Площадь (5 выделов) – 10,5 га. Тип леса – СН. ТЛУ – богатые, влажные почвы (Д3). Бонитет I класса. Полнота древостоя – 0,7. В породном составе доминируют береза (*voz* = 61 год, *h* = 26 м, *d* = 27 см) – 40 %, осина (*voz* = 63 года, *h* = 27 м, *d* = 35 см) – 30 %. Ель (*voz* = 63 года, *h* = 23 м, *d* = 24 см) составляет 10 %. На участке отмечаются ольха серая (10 %) и ольха черная (10%). Формула насаждений участка: 4Б3ОС1Е1ОЛС1ОЛЧ.

Участок 14 – Дубовицы-2. Площадь (3 выдела) – 13,4 га. Типы леса – КИС, ПАП и СН. ТЛУ – богатые, свежие (Д2), влажные (Д3) и относительно богатые, сырые (С4) типы почв. Бонитет представлен тремя классами – I, Ia, II. Полнота древостоя – 0,7. В породном составе доминируют береза (*voz* = 62 года, *h* = 27 м, *d* = 29 см) – 50 % и ольха серая – 20 %. Осина (*voz* = 65 лет, *h* = 28 м, *d* = 32 см) и ель (*voz* = 70 лет, *h* = 26 м, *d* = 28 см) занимают по 10 % насаждений, ольха черная – 10 %. Формула насаждений участка: 5Б1ОС1Е2ОЛС1ОЛЧ.

Участок 15 – Шлыки. Площадь (2 выдела) – 14,2 га. Тип леса – преимущественно ПАП. ТЛУ – сырые, относительно богатые почвы (С4). Бонитет I и II класса. Полнота древостоя – порядка 0,7. Доминирующие породы: береза (*voz* = 60 лет, *h* = 24 м, *d* = 24 см) – 50 %, осина (*voz* = 60 лет, *h* = 22 м, *d* = 25 см) – 30 %. В меньшей степени представлены ель (*voz* = 50 лет, *h* = 21 м, *d* = 24 см) и ольха серая – по 10 %. Формула насаждений участка: 5Б3ОС1Е1ОЛС.

Участок 16 – Шитики. Площадь (2 выдела) – 10,2 га. Тип леса – КИС. ТЛУ – свежие, относительно богатые почвы (С2). Бонитет I класса. Характерна высокая полнота древостоя – 0,8. В породном составе доминируют береза (*voz* = 70 лет, *h* = 26 м, *d* = 28 см) – 50 %, ольха серая – 20 %. Ель (*voz* = 55 лет, *h* = 19 м, *d* = 24 см), осина (*voz* = 65 лет, *h* = 26 м, *d* = 36 см) и ольха черная составляют лишь 10 % насаждений. Формула насаждений участка: 5Б1ОС1Е2ОЛС1ОЛЧ.

Результаты и их обсуждение. Анализ характеристик исследуемых участков указывает на приуроченность летяги в условиях Беларуси к типам леса ЧЕР и КИС, характеризующимся достаточно влажным типом лесорастительных условий. Подавляющее большинство рассматриваемых участков приходится на влажные, относительно богатые (С3) и богатые (Д3) почвы, с бонитетом преимущественно I класса и полнотой древостоя порядка 0,7. Средний возраст доминирующих пород – осины, березы и ели – на данных участках превышает 60 лет.

Важно отметить, что *P. volans* встречается и на участках с несколько меньшей полнотой древостоя (0,6) и более низким бонитетом (II класс). При этом для таких участков свойственно наличие старых осин (*voz* = 70–85 лет), которые служат виду основным источником пищи и укрытием, что позволяет летяге успешно существовать даже в лесах с менее благоприятными лесорастительными условиями.

Породный состав древостоя участков на исследуемой территории приведен на рис. 2.

Как показано на рис. 2, все 16 участков имеют смешанный состав с преобладанием березы и осины (10–60 %). Ель встречается на большинстве участков с долей 10–50 %; на участке 1 отмечен ее подрост. Ольха серая, ольха черная и сосна представлены реже, их доля не превышает 30 %.

Статистически значимых корреляций между долевой представленностью древесных пород и встречаемостью летяги не выявлено ($p > 0,05$). Наиболее заметная, хотя и статистически не значимая, корреляция наблюдается для осины (слабая положительная корреляция, $r_s = 0,30$). Отсутствие значимых связей, вероятно, обусловлено малым объемом выборки ($n = 16$), что характерно для исследований с ограниченным количеством наблюдений: в таких условиях даже сильные связи могут не достигать порога статистической значимости, а случайные колебания могут оказывать существенное влияние на результаты анализа.

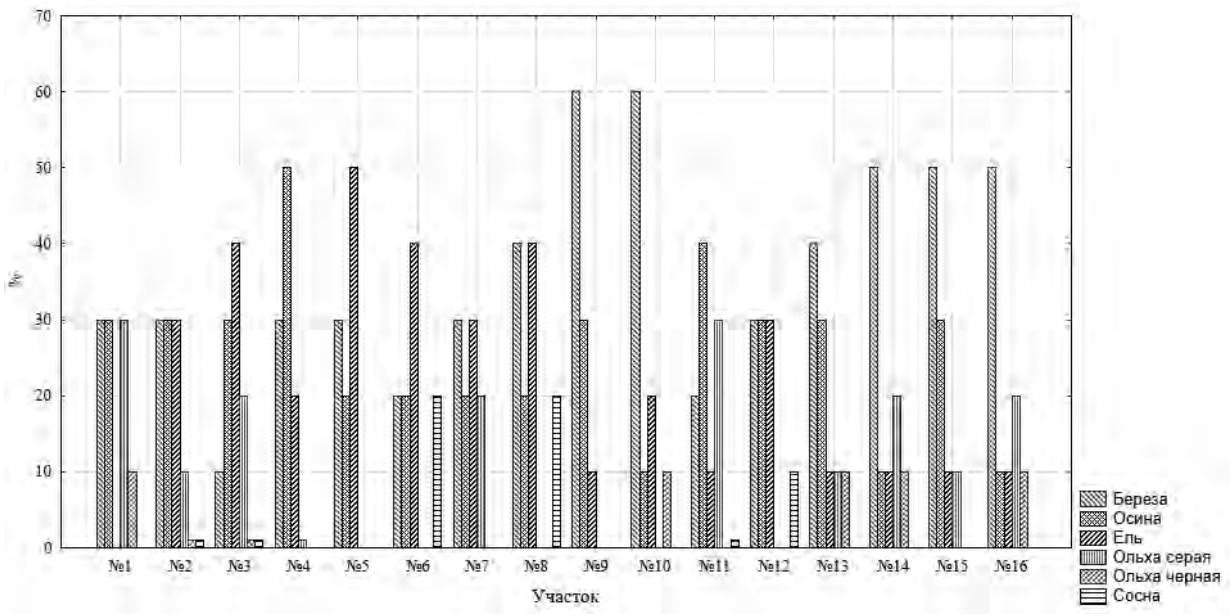


Рис. 2. Породный состав древостоя (%) участков на исследуемой территории, заселенных *P. volans*: № *1–12* – Городокский р-н, № *13–16* – Витебский р-н

Fig. 2. Tree species composition (%) of plots in the studied area populated by *P. volans*: N *1–12* – Gorodok District, N *13–16* – Vitebsk District

Таким образом, наибольшее число регистраций летяги обыкновенной отмечается в смешанных лесах, имеющих в составе 3–5 пород (как лиственных, так и хвойных), что согласуется с данными исследований в Финляндии и России [3, 7, 8]. Вероятно, это связано с тем, что основу рациона вида в разные сезоны года составляют вегетативные части осины, березы, ольхи серой и ольхи черной [10–13], а также молодые шишки и хвоя ели или сосны [14]. При этом для устойчивого существования *P. volans* важно наличие лесов на разных стадиях основных лесных сукцессий, что обеспечивает постоянный прирост предпочтительных для вида мест обитания.

Учитывая тот факт, что в XIX–XX вв. ареал летяги на территории Беларуси значительно превышал современный [15–19], можно предположить, что в таких районах Витебской обл., как Верхнедвинский, Россонский, Полоцкий, Шумилинский, Оршанский и Лиозненский, сохранились небольшие, изолированные популяции этого вида (рис. 3).

В связи с этим для уточнения границ ареала летяги обыкновенной в условиях Беларуси были применены параметры (тип леса – КИС/ЧЕР, ТЛУ – С3/Д3, бонитет – I–II, полнота – ≥0,6, возраст осины – ≥60 лет), соответствующие экологическим требованиям вида, описанные ранее для Городокского и Витебского р-нов. На основании этих данных проведены рекогносцировочные обследования Лиозненского и Оршанского р-нов с целью выявления следов жизнедеятельности вида (рис. 4).

Пространственный анализ лесистости Лиозненского и Оршанского р-нов показал выраженную фрагментацию лесных экосистем: большинство лесных выделов представлены изолированными мелкими участками, лишенными пространственной связи друг с другом, что препятствует формированию целостных лесных массивов. Для обеспечения надежности результатов из выборки были исключены выделы, не отвечающие критериям минимальной целостности лесной среды (в основном по площади, степени изоляции и наличию лесной связности).

В Лиозненском р-не обследовано 137 выделов общей площадью 444,1 га, в Оршанском р-не – 98 выделов (площадью 356,2 га), соответствующих экологическим предпочтениям летяги обыкновенной (наличие зрелых древостоев, осины, высокая плотность кроны и т. д.). Данная выборка в рассматриваемых районах составляет более 10 % всех лесных выделов, отвечающих критериям оптимальной среды обитания, и представляет собой полный набор потенциально пригодных для вида территорий. Тем не менее следы жизнедеятельности летяги ни в одном из обследованных выделов зафиксированы не были.

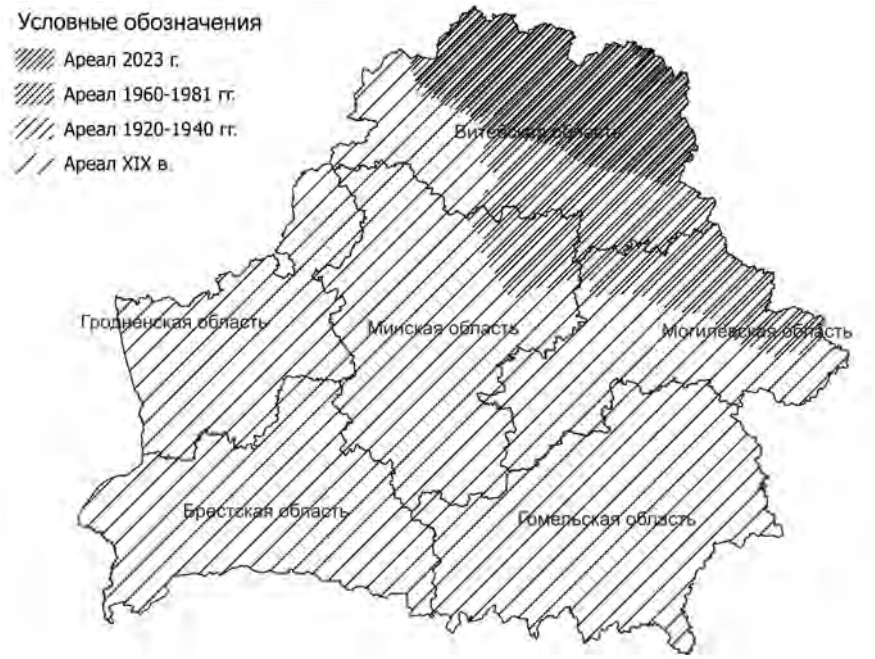


Рис. 3. Распространение летяги обыкновенной на территории Беларуси в XIX–XXI вв.

Fig. 3. The spread of the common flying squirrel in the territory of Belarus during the 19th–21th centuries

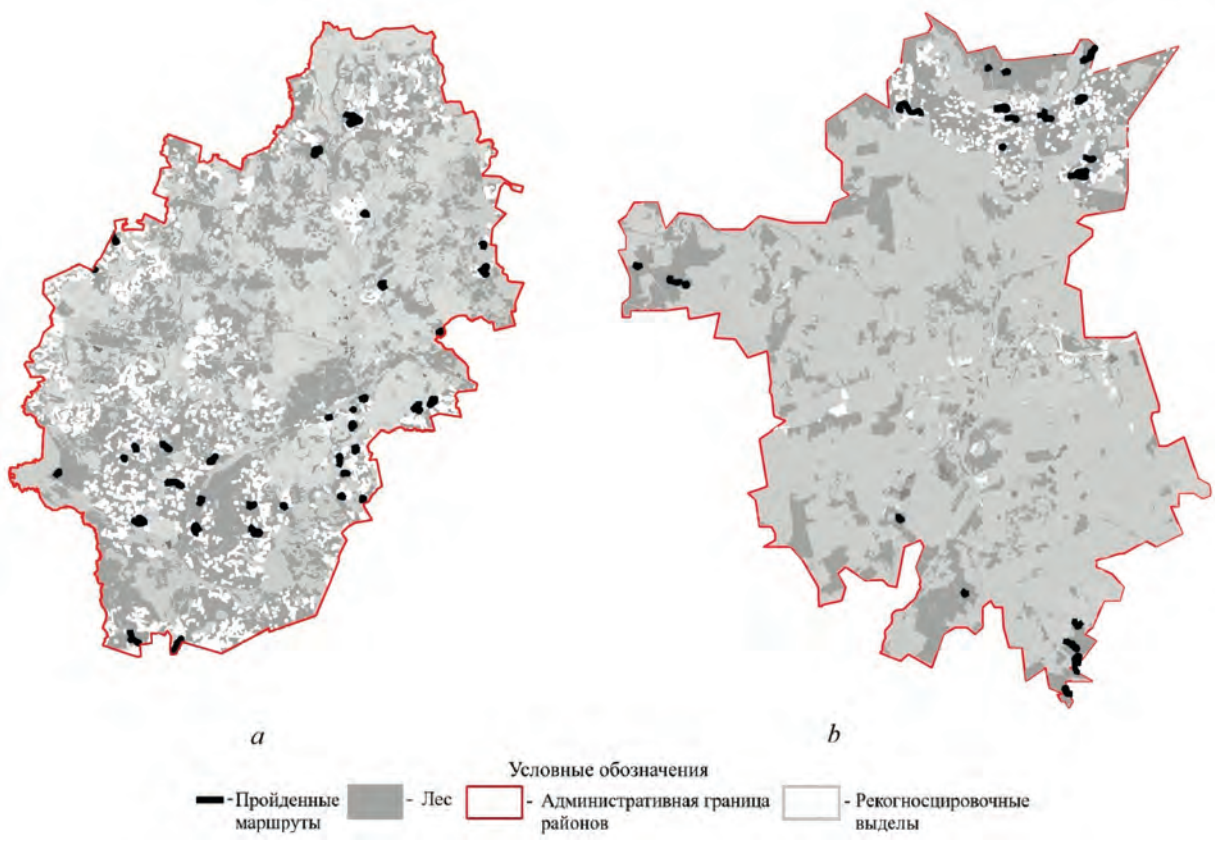


Рис. 4. Места проведения исследований в Лиозненском (*a*) и Оршанском (*b*) р-нах

Fig. 4. Research locations in the Liozna (*a*) and Orsha (*b*) Districts

Отсутствие регистрации вида в условиях интенсивной лесной фрагментации Лиозненского и Оршанского р-нов свидетельствует о значительном сокращении ареала летяги в Беларуси. Вероятно, южная граница распространения летяги в настоящее время ограничивается северо-восточной частью Витебского р-на (правобережьем р. Западная Двина), где лесные массивы еще сохраняют достаточную пространственную связность и экологическую целостность, что позволяет виду сохранять популяцию в условиях Беларуси.

Заключение. В ходе исследования установлены основные экологические предпочтения летяги обыкновенной в Белорусском Поозерье: смешанные леса типов ЧЕР и КИС, влажные, богатые почвы, высокий бонитет и полнота древостоя 0,6–0,8. Важное значение имеют старовозрастные насаждения (>60 лет), особенно осины (70–85 лет), обеспечивающие вид кормовой базой и убежищами.

Пространственный анализ показал сильную фрагментацию лесов в Лиозненском и Оршанском р-нах, где отсутствие признаков жизнедеятельности летяги обыкновенной указывает на сокращение ее ареала. В связи с этим современная южная граница распространения вида проходит по северо-восточной части Витебского р-на, где сохранились крупные и экологически устойчивые лесные массивы по правому берегу Западной Двины.

Таким образом, для поддержания популяции летяги обыкновенной в белорусской части ее ареала необходимо принимать меры, направленные на сохранение ее ключевых мест обитания – старовозрастных лесов с участием осины и ели при одновременном снижении их фрагментации, а также проводить непрерывный мониторинг. Такой комплексный подход является обязательным условием для сохранения этого редкого и уязвимого вида.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке проекта БРФФИ № Б25МП-006 «Определение территориальной структуры популяции летяги обыкновенной в Белорусском Поозерье» (2025–2027). Также авторы выражают благодарность В. В. Шакуну за помощь в обработке лесотаксационных данных.

Acknowledgments. This work was supported by BRFFR project No. B25MP-006 “Determination of the territorial structure of the common flying squirrel population in the Belarusian Poozerie” (2025–2027). The authors also express their gratitude to V. V. Shakun for assistance in processing forest inventory data.

Список использованных источников

1. Зарубов, А. И. Общая экология: пособие / А. И. Зарубов. – Мн.: БГУ, 2002. – 123 с.

2. Airapetyants, A. E. Biology of European flying squirrel *Pteromys volans* L. (Rodentia: Pteromyidae) in the North-West of Russia / A. E. Airapetyants, I. M. Fokin // Russian Journal of Theriology. – 2003. – Vol. 2, N 2. – P. 105–113. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.02.2.05

3. Selonen, V. Young flying squirrels (*Pteromys volans*) dispersing in fragmented forests / V. Selonen, I. K. Hanski // Behavioral Ecology. – 2004. – Vol. 15, N 4. – P. 564–571. https://doi.org/10.1093/beheco/arh049

4. A preliminary survey on nest cavity use by Siberian flying squirrels, *Pteromys volans orii*, in forests of Hokkaido Island, Japan / N. Kadoya, K. Iguchi, M. Matsui [et al.] // Russian Journal of Theriology. – 2010. – Vol. 9, N 1. – P. 27–32. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.1.04

5. Abramchuk, A. V. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Belarus: distribution, abundance, threats, and conservation / A. V. Abramchuk // Theriologia Ukrainica. – 2021. – Vol. 22. – P. 69–79. https://doi.org/10.15407/tu2208

6. Новиков, Д. В. Модификация методики по выявлению мест обитания летяги обыкновенной (*Pteromys volans*) в условиях фрагментированных лесов Беларуси (на примере Витебского и Лиозненского районов) / Д. В. Новиков, И. А. Крищук // Биологическое разнообразие природных и антропогенных ландшафтов: изучение и охрана: сб. материалов III Междунар. науч.-практ. конф., г. Астрахань, 25 апр. 2025 г. / Астрах. гос. ун-т им. В. Н. Татищева; сост. Е. Г. Русакова. – Астрахань, 2025. – С. 119–122.

7. Результаты изучения биотопического распределения летяги (*Pteromys volans* L.) в Карелии / Е. В. Кулебякина, Е. С. Задирака, Ю. П. Курхинен, Э. В. Ивантер // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: материалы Междунар. научн. конф., посвящ. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина, г. Пенза, 13–16 мая 2008 г.: в 2 ч. / ПГПУ им В. Г. Белинского; редкол.: В. Н. Хрянин (отв. ред.) [и др.]. – Пенза, 2008. – Ч. 2. – С. 260–261.

8. Мамонтов, В. Н. Применение ГИС-технологий при бонитировке местообитаний летяги обыкновенной (*Pteromys volans* L.) в НП «Водлозерский» / В. Н. Мамонтов, М. А. Шредерс, Е. В. Кулебякина // Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: материалы Всерос. конф. (с междунар. участием), посвящ. 85-летию организации Центр.-Лес. гос. природ. биосфер. заповедника и 100-летию заповед. системы России, 14–17 авг. 2017 г., пос. Заповедный, Тверская обл. / Твер. гос. ун-т; редкол.: Н. А. Потемкин [и др.]. – Тверь, 2017. – С. 342–345.

9. Мамонтов, В. Н. Бонитировка местообитаний летяги обыкновенной (*Pteromys volans* L.) в национальном парке «Водлозерский» / В. Н. Мамонтов, Е. В. Кулебякина // Зоологические чтения – 2017: сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. памяти проф. К. М. Ельского (Гродно, 15–17 марта 2017 г.) / Гродн. гос. ун-т им. [и др.]; О. В. Янчуревич (отв. ред.), А. В. Рыжая, В. Н. Бурдь. – Гродно, 2017. – С. 145–146.

10. Home-Range Size, Movements, and Nest-Site Use in the Siberian Flying Squirrel, *Pteromys volans* / I. K. Hanski, P. Stevens, P. Ihalempia, V. Selonen // Journal of Mammalogy. – 2000. – Vol. 81, N 3. – P. 798–809. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0798:HRSMAN%3E2.3.CO;2

11. Local habitat patch pattern of the Siberian flying squirrel in a managed boreal forest landscape / E. Hurme, P. Reunanen, M. Mönkkönen [et al.] // Ecography. – 2007. – Vol. 30, N 2. – P. 277–287. https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.04744.x

12. Кулебякина, Е. В. Популяционная экология летяги (*Pteromys volans* L.) в природных комплексах Восточной Фенноскандии: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04; 03.02.08 / Кулебякина Елена Викторовна; Петрозавод. гос. ун-т. – Петрозаводск, 2010. – 27 с.

13. Santangeli, A Integrating multi-source forest inventory and animal survey data to assess nationwide distribution and habitat correlates of the Siberian flying squirrel / A. Santangeli, I. K. Hanski, H. Mäkelä // Biological Conservation. – 2013. – Vol. 157. – P. 31–38. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.027

14. Timm, U. The Siberian Flying Squirrel (*Pteromys volans* L.) in Estonia / U. Timm, P. Kiristaja // Acta Zoologica Lituanica. – 2002. – Vol. 12, N 4. – P. 433–436. https://doi.org/10.1080/13921657.2002.10512535

15. Растительный и животный міръ / В. П. Семеновъ, М. В. Довнаръ-Запольскій, Д. З. Шендрякъ [и др.] // Россія. Полное географическое описаніе нашего отечества, настольная и дорожная книга для русскихъ людей / В. П. Семенов, М. В. Довнаръ-Запольскій, Д. З. Шендрякъ [и др.]; под ред. В. П. Семенова. – С. Петербургъ, 1905. – Т. 9: Верхнее Поднѣпровье и Бѣлоруссія. – С. 32–54.

16. Сержанин, И. Н. 44. Обыкновенная летяга – *Pteromys volans* L. / И. Н. Сержанин // Млекопитающие Белоруссии / И. Н. Сержанин. – 2-е изд. – Мн., 1961. – С. 145–146.

17. Чырвоная кніга Беларускай ССР: рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення, віды жывёл і раслін / Дзярж. кам. Беларус. ССР па ахове прыроды, Акад. навук БССР, Беларус. т-ва аховы прыроды; старш. рэдкал. Л. М. Сушчэня. – Мн.: Беларус. Сав. Энцыкл., 1981. – 286 с.

18. Чырвоная кніга Рэспублікі Беларусь: рэдкія і тыя, што знаходзяцца пад пагрозай знікнення, віды жывёл і раслін / Акад. навук Беларусі, Дзярж. кам. Рэсп. Беларусь па экалогіі; старш. рэдкал. А. М. Дарафееў. – Мн.: Беларус. Энцыкл., 1993. – 559 с.

19. Красная книга Республики Беларусь. Животные: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды диких животных / М-во природ. ресурсов и охраны окружающей среды, Нац. акад. наук Беларуси; редкол.: Г. П. Пашков (гл. ред.) [и др.]. – Мн.: Беларус. Энцыкл., 2004. – 318 с.

References

1. Zarubov A. I. *General ecology*. Minsk, Belarusian State University, 2002. 123 p. (in Russian).

2. Airapetyants A. E., Fokin I. M. Biology of European flying squirrel *Pteromys volans* L. (Rodentia: Pteromyidae) in the North-West of Russia. *Russian Journal of Theriology*, 2003, vol. 2, no. 2, pp. 105–113. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.02.2.05

3. Selonen V., Hanski I. K. Young flying squirrels (*Pteromys volans*) dispersing in fragmented forests. *Behavioral Ecology*, 2004, vol. 15, no. 4, pp. 564–571. https://doi.org/10.1093/beheco/arh049

4. Kadoya N., Iguchi K., Matsui M., Okahira T., Kato A., Oshida T., Hayashi Y. A preliminary survey on nest cavity use by Siberian flying squirrels, *Pteromys volans orii*, in forests of Hokkaido Island, Japan. *Russian Journal of Theriology*, 2010, vol. 9, no. 1, pp. 27–32. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.1.04

5. Abramchuk A. V. The Siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in Belarus: distribution, abundance, threats, and conservation. *Theriologia Ukrainica*, 2021, vol. 22, pp. 69–79. https://doi.org/10.15407/tu2208

6. Novikov D. V., Krishchuk I. A. Modification of the method for identifying habitats of the siberian flying squirrel (*Pteromys volans*) in fragmented forests of Belarus (on the example of Vitebsk and Liozno districts). *Biologicheskoe raznoobrazie prirodnykh i antropogennykh landshaftov: izuchenie i okhrana: sbornik materialov III Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, Astrakhan', 25 aprelya 2025 goda* [Biological diversity of natural and anthropogenic landscapes: study and protection: collection of materials from the III International scientific and practical conference, Astrakhan, April 25, 2025]. Astrakhan, 2025, pp. 119–122 (in Russian).

7. Kulebyakina E. V., Zadiraka E. S., Kurkhinen Yu. P., Ivanter E. V. Results of studying the biotopic distribution of the flying squirrel (*Pteromys volans* L.) in Karelia. *Bioraznoobrazie: problemy i perspektivy sokhraneniya: materialy Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii, posvyashchennoi 135-letiyu so dnya rozhdeniya I. I. Sprygina, Penza, 13–16 maya 2008 goda. Chast' 2* [Biodiversity: problems and prospects of conservation: Proceedings of the International Scientific Conference dedicated to the 135th anniversary of the birth of I. I. Sprygin, Penza, May 13–16, 2008. Pt. 2]. Penza, 2008, pp. 260–261 (in Russian).

8. Mamontov V. N., Shreders M. A., Kulebyakina E. V. Application of GIS technologies in habitat bonitation of the siberian flying squirrel (*Pteromys volans* L.) in the Vodlozersky National Park. *Materialy Vserossiiskoi konferentsii (s mezhdunarodnym uchastiem), posvyashchennoi 85-letiyu organizatsii Tsentral'no-Lesnogo gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika i 100-letiyu zapovednoi sistemy Rossii, 14–17 avgusta 2017 goda, poselok Zapovednyi, Tverskaya oblast'* [Proceedings of the All-Russian Conference (with international participation) dedicated to the 85th anniversary of the orga-

nization of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve and the 100th anniversary of the reserve system of Russia, August 14–17, 2017, Zapovedny settlement, Tver Region]. Tver, 2017, pp. 342–345 (in Russian).

9. Mamontov V. N., Kulebyakina E. V. Bonitation of Habitats of the Siberian Flying Squirrel (*Pteromys volans* L.) in Vodlozersky National Park. *Zoologicheskie chteniya – 2017: sbornik statei mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi pamyati professora K. M. El'skogo (Grodno, 15–17 marta 2017 goda)* [Zoological Readings – 2017: a collection of articles from the international scientific and practical conference dedicated to the memory of Professor K. M. Yelsky (Grodno, March 15–17, 2017)]. Grodno, 2017, pp. 145–146 (in Russian).

10. Hanski I. K., Stevens P., Ihalempia P., Selonen V. Home-Range Size, Movements, and Nest-Site Use in the Siberian Flying Squirrel, *Pteromys volans*. *Journal of Mammalogy*, 2000, vol. 81, no. 3, pp. 798–809. https://doi.org/10.1644/1545-1542(2000)081%3C0798:HRSMAN%3E2.3.CO;2

11. Hurme E., Reunanen P., Mönkkönen M., Nikula A., Nivala V., Oksanen J. Local habitat patch pattern of the Siberian flying squirrel in a managed boreal forest landscape. *Ecography*, 2007, vol. 30, no. 2, pp. 277–287. https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.04744.x

12. Kulebyakina, E. V. *Population ecology of the siberian flying squirrel (Pteromys volans L.) in the natural complexes of Eastern Fennoscandia.* Abstract of Ph.D. diss. Petrozavodsk, 2010. 27 p. (in Russian).

13. Santangeli A., Hanski I. K., Mäkelä H. Integrating multi-source forest inventory and animal survey data to assess nationwide distribution and habitat correlates of the Siberian flying squirrel. *Biological Conservation*, 2013, vol. 157, pp. 31–38. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.06.027

14. Timm U., Kiristaja P. The Siberian Flying Squirrel (*Pteromys volans* L.) in Estonia. *Acta Zoologica Lituanica*, 2002, vol. 12, no. 4, pp. 433–436. https://doi.org/10.1080/13921657.2002.10512535

15. Semenov V. P., Dovnar-Zapol'skii M. V., Shendryak D. Z., Kabanov A. K., Sapunov A. I. Flora and fauna. *Russia. A Complete Geographical Description of Our Fatherland: A Handbook and Travel Guide for Russians. Vol. 9. Upper Dnieper Region and Belarus.* St. Petersburg, 1905, pp. 32–54 (in Russian).

16. Serzhanin I. N. 44. Siberian Flying Squirrel – *Pteromys volans* L. *Mammals of Belarus.* Minsk, 1961, pp. 145–146 (in Russian).

17. Sushchenya L. M. (ed.). *Red Book of the Belarusian SSR: rare and endangered species of animals and plants.* Minsk, Belaruskaya Savetskaya Entsyklapedyya Publ., 1981. 286 p. (in Belarusian)

18. Dorofeev A. M. (ed.). *Red Book of the Republic of Belarus: rare and endangered species of animals and plants.* Minsk, Belaruskaya Entsyklapedyya Publ., 1993. 559 p. (in Belarusian).

19. Pashkov G. P. (ed.). *Red Book of the Republic of Belarus. Animals: rare and endangered wild animal species.* Minsk, Belaruskaya Entsyklapedyya Publ., 2004. 318 p. (in Russian).

Информация об авторах

Новиков Дмитрий Владимирович – мл. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: novikau.d@mail.ru

Крищук Ирина Александровна – канд. биол. наук, доцент, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: ikryshchuk@yandex.by

Information about the authors

Dzmytry V. Novikau – Junior Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: novikau.d@mail.ru

Irina A. Kryshchuk – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: ikryshchuk@yandex.by

ISSN 1029-8940 (Print)
ISSN 2524-230X (Online)
УДК 597.5+576.31
https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-250-264

Поступила в редакцию 14.11.2025
Received 14.11.2025

А. А. Астроўскі[1], Т. А. Барадзіна[1], А. Б. Астроўская[2]

[1]Інстытут біяхіміі біялагічна актыўных злучэнняў Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі, Гродна, Рэспубліка Беларусь
[2]Гродзенскі дзяржаўны медыцынскі ўніверсітэт, Гродна, Рэспубліка Беларусь

УЛЬТРАСТРУКТУРНАЯ АРГАНІЗАЦЫЯ ХВАСТАВОГА ПЛАЎНІКА БЛАКІТНАГА ГУРАМІ (*TRICHOGASTER TRICHOPTERUS* PALLAS)

Аннотация. Было проведено гистологическое и электронно-микроскопическое исследование структуры хвостовых плавников половозрелых особей голубых гурами (*Trichogaster trichopterus* Pallas). Установлено, что на фронтальных срезах органа внешний вид как лепидотрихий, так и других структур значительно различается в его проксимальной, центральной и дистальной частях. Проксимальная часть плавника содержит чешую и межлучевые мышцы, центральная часть – только чешую, а дистальней отмеченные структуры отсутствуют. Подтверждено, что механической опорой хвостового плавника гурами является не только совокупность лепидотрихий, но и связанная с ними система прослоек коллагеновых волокон, которые расположены в рыхлой соединительной ткани, вплетаясь в дерму и гемитрихии. В межгемитрихиальном пространстве центральных и дистальных отделов плавника обнаруживаются плотные скопления специфических фибробластов, большинство из которых крупные, многоугольной формы, с большими ядрами и светлой цитоплазмой. В хвостовых плавниках гурами идентифицированы следующие клетки с центриолями: эпидермоциты базального и супрабазального слоев эпидермиса, фибробласты соединительной ткани, клетки Шванна, эндотелиальные клетки, миосателлитные клетки и крупные фибробласты межгемитрихиального пространства.

Ключевые слова: голубой гурами, хвостовой плавник, гистологическое и электронно-микроскопическое исследование, крупные фибробласты, центриоли

Для цитирования: Астроўскі, А. А. Ультраструктурная арганізацыя хваставога плаўніка блакітнага гурамі (*Trichogaster trichopterus* Pallas) / А. А. Астроўскі, Т. А. Барадзіна, А. Б. Астроўская // Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя біялагічных навук. – 2026. – Т. 71, № 3. – С. 250–264. https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-250-264

Aliaksandr A. Astrowski[1], Tatsiana A. Baradzina[1], Aksana B. Astrowskaja[2]

[1]Institute of Biochemistry of Biologically Active Compounds of the National Academy of Sciences of Belarus, Grodno, Republic of Belarus
[2]Grodno State Medical University, Grodno, Republic of Belarus

ULTRASTRUCTURAL ORGANIZATION OF THE CAUDAL FIN OF THE BLUE GOURAMI (*TRICHOGASTER TRICHOPTERUS* PALLAS)

Abstract. A histological and electron microscopic study of the caudal fin structure of sub-adult blue gourami (*Trichogaster trichopterus* Pallas) was conducted. It was found that on frontal sections of the organ, the appearance of both lepidotrichia and other structures differs significantly in its proximal, central and distal parts. The proximal part of the fin contains scales and interradial muscles, the central part contains only scales, and the aforementioned structures are absent distally. It was confirmed that the mechanical support of the caudal fin of gourami is provided not only by the set of lepidotrichia, but also by the associated interlayer system of collagen fiber, which are located in the space of loose connective tissue, connecting with the dermis and hemitrichia. In the interhemitrichial space, in the areas of the organ located both in its middle and at the distal edge, there are dense groups of specific fibroblasts, most of which are large in size, polygonal in shape, with large nuclei and clear cytoplasm. The following cells with centrioles have been identified in the caudal fin of gourami: epidermocytes of the basal and suprabasal layers of the epidermis, fibroblasts of connective tissue, Schwann cells, endothelial cells, myosatellite cells, and large fibroblasts of the interhemitrichial space.

Keywords: blue gourami, caudal fin, histological and transmission electron microscopic examination, large fibroblasts, centrioles

For citation: Astrowski A. A., Baradzina T. A., Astrowskaya A. B. Ultrastructural organization of the caudal fin of the blue gourami (*Trichogaster trichopterus* Pallas). *Vestsi Natsyyanal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk = Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2026, vol. 71, no. 3, pp. 250–264 (in Belarusian). https://doi.org/10.29235/1029-8940-2026-71-3-250-264

© Астроўскі А. А., Барадзіна Т. А., Астроўская А. Б., 2026

Уводзіны. У апошнія гады ў навуковых даследаваннях біялагічнай накіраванасці адным з самых папулярных мадэльных аб'ектаў з'яўляецца рыба даніё рэрыя (*Danio rerio*). Саступаючы толькі грызунам, прадстаўнікі гэтага віду шырока выкарыстоўваюцца для выяўлення і характарыстыкі разнастайных агульнабіялагічных з'яў [1–6].

Падзяляючы з чалавекам каля 70 % агульных генаў, гэтыя рыбы шырока выкарыстоўваюцца таксама і ў біямедыцынскіх доследах. Так, пошук у PubMed на словы "zebrafish and human disease modeling", выкананы ў сакавіку 2025 г., выявіў амаль 1 500 публікацый [7]. Сярод іншага, даніё рэрыя з'яўляюцца мадэллю для аналізу клеткавых і малекулярных механізмаў рэгенерацыі разнастайных органаў – сэрца, печані, галаўнога і спіннога мозга, сятчаткі [8, 9]. Пры гэтым найбольш актыўна яны выкарыстоўваюцца для вывучэння рэгенерацыі плаўнікоў.

Аднак пры ўсіх сваіх перавагах (уключна з даступнасцю дадзенага біялагічнага віду для беларускіх навукоўцаў [10]) выкарыстанне даніё рэрыя ў якасці мадэлі для вывучэння рэгенерацыі мае адзін недахоп – малыя памеры рыб (2,5–4 см), што перашкаджае правядзенню даследаванняў, звязаных з некаторымі спосабамі пашкоджання плаўніка.

Больш за паўмільярда гадоў эвалюцыі далі магчымасць рыбам адаптавацца да розных экалагічных ніш, стварыўшы гіганцкую відавую разнастайнасць у сваёй групе хрыбтовых. Пры гэтым, напрыклад, грудныя і брушныя плаўнікі ў некаторых відаў рыб набылі дадатковыя функцыі: абарона ад драпежнікаў, адчуванне смаку, тактыльная ацэнка рэльефа дна, хадзьба і нават плануючы палёт [11, 12]. Аднак пры гэтым базавыя прынцыпы арганізацыі плаўнікоў касцістых рыб з класу прамянёвапёрых дэманструюць устойлівую аднастайнасць нават пры шырокіх таксанамічных параўнаннях [11]. На фоне вялікай відавай разнастайнасці класа вывучэнне рэгенерацыі плаўнікоў рыб даўно праводзіцца на прадстаўніках відаў, буйнейшых за даніё рэрыя [13]. Наш уласны лабараторны дослед сведчыць аб тым, што з такіх відаў найбольш зручнымі для вывучэння рэгенерацыі плаўнікоў па шэрагу анатамічных параметраў, умовах утрымання ды іншых крытэрыях з'яўляюцца залатыя рыбкі і гурамі.

Перад аналізам рэгенерацыі плаўнікоў лагічна спачатку даследаваць іх будову ў натыўным стане, бо ўтварэнне і развіццё рэгенерата адбываецца за кошт клетак і апорных структур, якія засталіся непашкоджанымі ў складзе культі органа, а да траўмы былі арганічнымі элементамі плаўніка.

Вывучэнне структуры інтактных плаўнікоў рыб з выкарыстаннем метадаў класічнай гісталогіі вядома з канца XIX ст. [14]. Пазней да іх дадаліся метады гістахіміі і электроннай мікраскапіі (ЭМ). Так, Montes G. S. et al. з дапамогай гэтых метадаў выявілі прынцыпы арганізацыі хваставога плаўніка (ХП) у 6 відаў прамянёвапёрых рыб [14]. Праз год тая ж структура была вывучана з дапамогай аднаго з гістахімічных метадаў у 8 відаў гэтага класа [15]. Абагульненне прынцыпаў морфафункцыянальнай арганізацыі плаўнікоў касцістых рыб, выяўленных навукоўцамі за XX ст., зрабіў M.-A. Akimenko et al. [13]. Аднак у цэлым марфалагічныя даследаванні (у тым ліку электронна-мікраскапічныя) плаўнікоў касцістых рыб з'яўляюцца ў значнай ступені фрагментарнымі. Пры гэтым даследчыкі аддавалі перавагу вывучэнню найбольш дыстальных ўчасткаў плаўнікоў, дзе няма акасцянелых лепідатрыхій (ЛТ).

Рэгенерацыя органаў і тканак – гэта складаны працэс. Ён уключае ў сябе клеткавую праліферацыю як перадумову рэгенерацыі, бо без замены новымі клеткамі тых, якія былі страчаны з-за траўмы альбо хваробы, паўнавартасная рэгенерацыя немагчымая [16]. У сувязі з адзначаным асаблівую цікавасць пры вывучэнні клеткавага складу плаўнікоў касцістых рыб уяўляе знаходжанне сведчанняў патэнцыйнай здольнасці клетак да праліферацыі. Лічыцца, што наяўнасць у апошніх цэнтрыёляў і з'яўляецца адным з такіх сведчанняў.

Цэнтрыёлі – гэта эвалюцыйна даўнія структуры, прысутныя ў клетках эўкарыёт, пабудаваныя з кансерватыўных бялкоў [17]. Яны арганізуюць цэнтрасомы, знаходзяцца ў аснове жгуцікаў і вейчыкаў, неабходны для сігналізацыі, палярнай арыентаванасці, рухомасці клетак [17]. Акрамя адзначанага цэнтрыёлі маюць вырашальнае значэнне для праліферацыі клетак. Калі апошнія страчваюць перспектыву дзялення, цэнтрыёлі ў іх цытаплазме знікаюць [18]. Але ў нас не атрымалася знайсці публікацыі, нацэленыя на выяўленне клетак з цэнтрыёлямі ў плаўніках не толькі залатых рыбак ці гурамі, а і ў плаўніках любых іншых відаў касцявых рыб.

У сувязі з адзначаным мэтай даследавання стала характарыстыка ўльтраструктурнай арганізацыі ХП гурамі на яго розных ўчастках і выяўленне ў ім клетак з цэнтрыёлямі.

Матэрыялы і метады даследавання. У даследаванні выкарыстаны 6 палаваспелых самак гурамі (*Trichogaster trichopterus* Pallas) агульнай даўжынёй 7–8 см. Перад узяццем матэрыялу ўсе рыбы змяшчаліся ў водны раствор гваздзіковага алею і пасля абезрухомлівання падвяргаліся эўтаназіі шляхам дэкапітацыі [19].

Для гісталагічнай апрацоўкі ў 3 рыб выдзяляліся дыстальныя фрагменты хваставога аддзела цела разам з ХП, якія фіксавалі 3 гадзіны ў фармалін-спірт-воцатнай кіслаце (ФСВ), дэкальцыніравалі 2 тыдні ў 3 зменах 7%-га раствору этылендыямінтэтравоцатнай кіслаты (ЭДТА), перыядычна чаргуючы з 1–2 днямі ў 10%-м растворы нейтральнага фармаліну. Пасля руціннай гісталагічнай праводкі і заліўкі ў парафін на ратацыйным мікратоме Kedi KD-3398 (Kedee, Кітай) атрымлівалі серыйныя франтальныя зрэзы таўшчынёй 4,5 мкм, якія афарбоўвалі гематаксілінам і эазінам. Прэпараты фатаграфавалі ў мікраскопе Leica DM6B (Leica Microsystems, Германія).

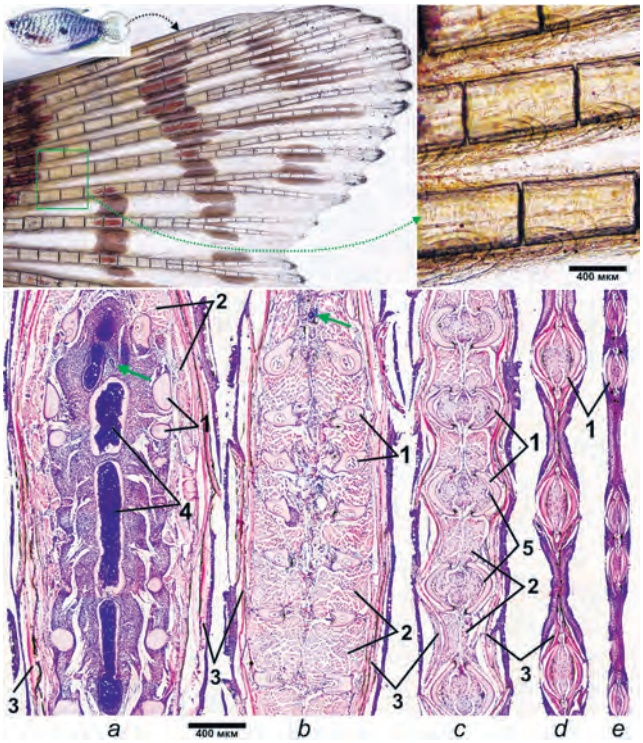
Для электронна-мікраскапічнага даследавання ХП ад 3 гурамі фіксавалі ў 10%-м растворы нейтральнага фармаліну, тыдзень дэкальцынавалі ў 5%-м растворы ЭДТА. З кожнага плаўніка бралі па 3 кавалкі: на дыстальным краі органа, у яго цэнтральнай частцы і бліжэй да аснавання. Тканкі дадаткова фіксавалі ў 1%-м растворы чатырохвокісу осмія на буферы Мілоніга (0,1 М; pH 7,4) пры тэмпературы 4 °С на працягу 2 гадзін, прамывалі вадой, абязводжвалі ў спіртах, ацэтоне і залівалі ў аралдыт. На ўльтрамікратоме Leica EM UC7 (Leica Microsystems) атрымлівалі ўльтратонкія зрэзы таўшчынёй каля 50 нм, кантраставалі 2%-м растворам уранілацэтата і цытратам свінца паводле E. S. Reynolds [20]. Сетачкі са зрэзамі праглядалі і фатаграфавалі ў электронным мікраскопе JEM-1011 (JEOL, Японія).

Вынікі і іх абмеркаванне. На мікраанатамічным узроўні, калі натыўны ХП гурамі аналізаваўся пад аб'ектывам светлавога мікраскопа, былі выразна бачны контуры органа, пабудаваныя з яго апорных структур і мяккіх тканак (мал. 1, фота зверху). На іх фоне выразна праступалі пігментныя плямкі, якія складаліся з вялікай колькасці дробных меланінавых кропак цёмна-карычневага колеру. Асобныя чорныя меланінавыя кропкі, як правіла, большага памеру, сустракаліся таксама на ўсёй іншай плошчы ХП. На фоне плаўніка выразна кантурыраваліся промні ЛТ. Усёй сваёй сукупнасцю яны складалі асноўную механічную апору (шкілет) для ўсіх больш мяккіх тканак ХП. Промні ЛТ былі падзелены на сегменты і, ідучы ад аснавання плаўніка, па меры набліжэння да дыстальнага краю органа дыхатамічна расшчапляліся. Некаторыя ЛТ, якія прысутнічалі ў аснаванні плаўніка і пры гэтым знаходзіліся на яго верхнім ды ніжнім краях, заканчвалі свой рост, не даходзячы да сярэдзіны органа. Уяўная лінія, якая праходзіла вертыкальна пасярэдзіне ХП, звычайна перасякала 16–17 промняў ЛТ. На ўчастках ХП, размешчаных бліжэй да яго праксімальнага краю, таксама можна было ўбачыць акруглыя контуры лускавінак, якія праступалі менш выразна, чым контуры ЛТ (мал. 1).

Аналіз франтальных гісталагічных зрэзаў (мал. 1, фота ўнізе) дазволіў пацвердзіць, што кожны промень ЛТ у ХП гурамі складаецца з двух сіметрычна размешчаных полупромняў – гемітрыхій (ГТ), сіметрычных адносна сагітальнай лініі, праведзенай на франтальным зрэзе органа. Аднак выгляд ГТ істотна адрозніваўся на франтальных зрэзах розных участкаў плаўніка.

Так, полупромні ГТ на дыстальным краі хваставога аддзела цела гурамі выглядалі парамі невялікіх акруглых цельцаў ружовага колеру і гамагеннай структуры, якія з дапамогай звязак былі злучаны з паверхняй костак гіпуралі (мал. 1, *a*; дарэчы, унутры костак гіпуралі па-ранейшаму прысутнічаў гіялінавы храсток, а ў складзе адзначаных вышэй звязак знаходзілася вялікая колькасць фібрабластаў). Вакол дадзенага комплексу апорных структур былі бачны саматычныя цягліцы, характэрныя для самага дыстальнага краю хваставога аддзела цела. На перыферыі ад іх знаходзіліся лускавінкі і шматслойны неарагавелы эпідэрміс.

Аднак на франтальных зрэзах, якія прайшлі па праксімальнымі краі ХП гурамі, карціна выглядала іначай (мал. 1, *b*). Так, вонкавыя контуры полупромняў ГТ былі разнастайнай формы (ад авальнай да поліганальнай), унутры дадзеных структур знаходзіліся акруглыя поласці, запоўненыя злучальнай тканкай. Гэтая ж тканка разам з крывяноснымі сасудамі прысутнічала паміж парнымі ГТ. Тканкі цягліцы, у адрозненне ад раней апісанага зрэзу, прасутнічалі толькі



Мал. 1. Структура ХП блакітнага гурамі (*T. trichopterus*). Уверсе злева – дарослая асобіна *T. trichopterus*, а таксама верхняя лопасць яе хваставога плаўніка: бачны контуры мяккіх тканак, ЛТ, пігментныя плямы. Справа пры большым павелічэнні паказаны сегменты ЛП, на іх фоне – авальныя контуры лускі. Унізе – франтальныя гісталагічныя зрэзы, афарбаваныя гематаксілінам і эазінам. Літарамі пазначаны зрэзы: *a* – на ўзроўні дыстальнага краю хваставога аддзела цела; *b* – у аснаванні ХП; *c* – у сярэдзіне ХП; *d*, *e* – бліжэй да дыстальнага краю органа (зялёныя стрэлкі на зрэзах *a*, *b* паказваюць на каўдальны канчатак спіннога мозга). Лічбамі пазначаны: *1* – гемітрыхія; *2* – саматычныя цягліцы; *3* – луска; *4* – косткі гіпуралі з гіалінавым храстком унутры; *5* – нервы побач з унутранай паверхняй гемітрыхіі

Fig. 1. Structures of the caudal fin of blue gourami (*T. trichopterus*). Top left – adult individual of *T. trichopterus*, as well as upper lobe of the caudal fin with the contours of soft tissues, lepidotrichia, and pigment spots are visible. On the right, segments of lepidotrichia are shown, against their background – oval contours of scales. Bottom – the same on frontal histological sections stained with hematoxylin and eosin. The sections are indicated by letters: *a* – at the level of the distal edge of the caudal part of the body; *b* – at the base of the fin; *c* – in its middle; *d*, *e* – closer to the distal edge of the organ (green arrows on sections *a*, *b* point to the caudal end of the spinal cord). The numbers indicate: *1* – hemitrichia; *2* – somatic muscles; *3* – scales; *4* – hypural bones with hyaline cartilage inside; *5* – nerves near the inner surface of the hemitrichia

ў міжпромневых прамежках паміж ЛТ [21]. Звонку ад комплексу пералічаных структур па-ранейшаму былі бачны лускавінкі і эпідэрміс (мал. 1, *b*).

На франтальных зрэзах сярэдняй зоны плаўніка пары полупромняў ГТ зноў змянілі выгляд. Цяпер яны былі дугамі, павернутымі ўвагнутай паверхняй адна да адной. Пры гэтым, калі сярэдзінны зрэз праходзіў бліжэй да праксімальнага краю органа, паміж ЛТ усё яшчэ прысутнічалі міжпромневыя цягліцы (мал. 1, *c*). Калі ж сярэдзінны зрэз перасякаў ХП бліжэй да яго дыстальнага краю, цягліцы паміж ЛТ адсутнічалі (мал. 1, *d*). Пры гэтым на ўсіх зрэзах дадзенай зоны (сярэдзіна ХП) у большай ці меншай колькасці ўсё яшчэ былі бачны лускавінкі, пакрытыя эпідэрмісам. Істотна таксама адзначыць тое, што на дадзеным участку ў прасторы паміж полупромнямі ГТ утрымлівалася не толькі рыхлая злучальная тканка з крывяноснымі сасудамі, а і такі від злучальнай тканкі, дзе асноўная частка яе аб'ёму была запоўнена групамі буйных клетак, размешчаных ушчыльную, што нагадвала эпітэліяльную тканку. Тут жа, каля ўнутранай паверхні ГТ, былі бачны папярочна перасечаныя нервы.

На зрэзах дыстальнага краю ХП па-ранейшаму прысутнічалі пары полупромняў ГТ меншага памеру, але ў большай колькасці (за кошт папярэдняга дзіхатамічнага расшчаплення ЛТ). Тут ужо не было цягліц і лускавінак (мал. 1, *e*). Усе промні ЛТ і тонкія праслойкі злучальнай тканкі ў міжпромневых інтэрвалах паміж імі пакрываў шматслойны неарагавелы эпідэрміс, які, як

і на папярэдніх зрэзах, меў большую таўшчыню ў інтэрвалах паміж ЛТ, чым на іх паверхні. У прасторы паміж парнымі полупромнямі ГТ, як і ў сярэдзіне ХП, былі бачны групы шчыльна размешчаных клетак.

Канцавы аддзел спіннога мозгу *T. trichopterus* прысутнічаў не толькі на зрэзах дыстальнай вобласці хваставога аддзела цела рыбы, але і ў праксімальнай частцы ХП гурамі (мал. 1, *a*, *b*).

Электронна-мікраскапічнае даследаванне ХП рыб *T. trichopterus* дазволіла выявіць прынцыповая рысы ўльтраструктурнай арганізацыі органа. Так, у дачыненні да эпідэрмісу, прысутнага на ўсёй паверхні ХП, пацвердзілася, што апошні складаецца з 5–7 пластоў эпідэрмальных клетак (мал. 2, *a*). Агульная таўшчыня эпідэрмісу на зрэзах вагалася ў межах 18–32 мкм. Пры гэтым эпідэрміс, які знаходзіўся на паверхні ХП, у межпромневых інтэрвалах паміж ЛТ звычайна быў таўсцейшы за той, які пакрываў паверхню полупромняў ГТ.

Эпідэрміс па сваёй ультраструктуры цалкам выглядаў прынцыпова аднолькава на ўсёй паверхні ХП гурамі. Аднак самы павярхоўны пласт, складзены з істотна распластаных эпідэрмацытаў, адрозніваўся наступным: чым бліжэй кавалак тканак, абраны для даследавання, знаходзіўся да дыстальнага краю плаўніка, тым больш выразна на яго паверхні былі бачны сістэматычна размешчаныя мікраварсінкі, даўжыня каторых вагалася ў межах 300–360 мкм, а інтэрвалы паміж імі былі каля 400 нм.

Эпідэрмацыты, размешчаныя ў базальным пласце, у большасці выпадкаў мелі квадратную форму, у супрабазальных пластах – больш авальную, выцягнутую паралельна паверхні эпідэрмісу. Іх ядры былі буйнымі, утрымлівалі пераважна эўхраматын, зрэдку мелі ядзеркі (рознага памеру, звычайна па адным, рэдка – па два). Пры гэтым ядзеркі ў ядрах эпідэрмацытаў можна было ўбачыць ва ўсіх пластах эпідэрмісу, хаця найрадзей – у самым павярхоўным.

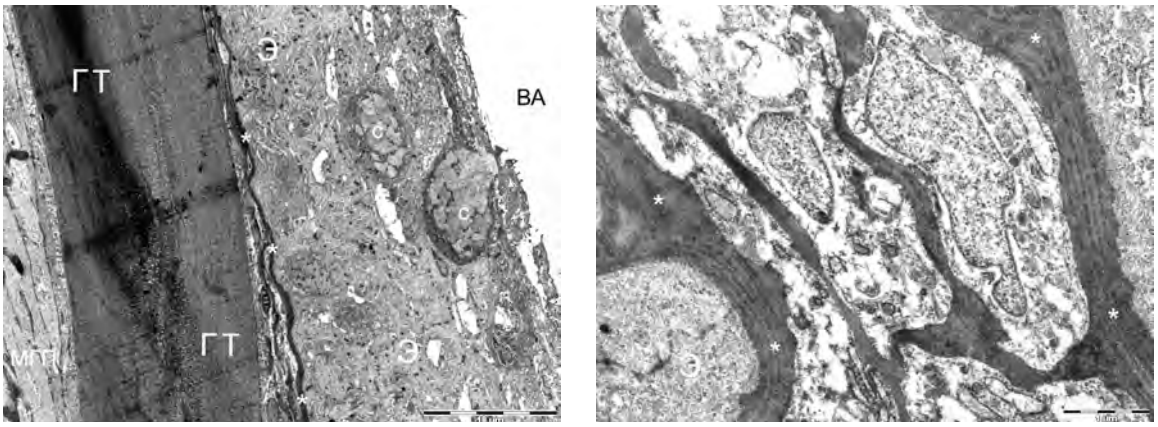
Межы паміж эпідэрмацытамі, як правіла, выяўляліся з цяжкасцю, паколькі пры выкарыстанай форме падрыхтоўкі да ЭМ-даследавання вонкавая цытаплазматычная мембрана слаба выдзялялася на фоне вялікай сукупнасці тонафіламентаў, якія запаўнялі цытаплазму клетак. Аднак у многіх выпадках, дзякуючы добра бачным дэсмасомам, якія забяспечвалі ўзаемнае механічнае счапленне эпідэрмацытаў, выглядаючы на агульным фоне кароткімі пункцірнымі лініямі, межы паміж імі можна было выявіць дастаткова дакладна. Акрамя дэсмасом механічнае счапленне эпідэрмацытаў дадаткова забяспечвалася інтэрдыгітацыямі цытаплазмы клетак, якія былі асабліва развітымі ў базальным і першых супрабазальных пластах эпідэрмісу. Адрозніць участкі, якія належалі розным клеткам, дапамагала таксама розная электронная шчыльнасць іх цытаплазмы.

Дадатковую неаднастайнасць выгляду эпідэрмальнага пласта, што пакрываў ХП гурамі, ствараліклеткі, якія знаходзіліся ў яго тоўшчы, але мелі іншыя ў параўнанні з тыповымі эпідэрмацытамі функцыянальнае прызначэнне і гістагенез. Так, у прасторах паміж эпідэрмацытамі часта сустракаліся слізевыя клеткі (мал. 2), а таксама клеткі гематагеннага паходжання – лімфацыты, клеткі падобныя да нейтрафільных гранулацытаў, макрафагі [22, 23].

Асноўную частку аб'ёму цытаплазмы ўсіх эпідэрмацытаў запаўнялі тонафіламенты. Яны размяшчаліся шчыльна і пераважна па перыферыі клетак, адціскаючы іншыя арганэлы ў цэнтр – у прастору побач з ядрамі. Найбольш напоўненай разнастайнымі арганэламі была цытаплазма базальных эпідэрмацытаў. Акрамя тонафіламентаў у ёй сустракаліся шматлікія рыбасомы, цыстэрны гранулярнага эндаплазматычнага рэтыкулума, мітахондрыі.

У цытаплазме базальных эпідэрмацытаў таксама нярэдка выяўляліся цэнтрыёлі (мал. 10, *a*), тады як у супрабазальных слаях яны сустракаліся вельмі рэдка. Дадзеныя арганэлы, як ужо адзначалася, сведчаць пра здольнасць эпідэрмацытаў (асабліва базальных) да мітатычнага дзялення, што неабходна для забеспячэння ўдзелу эпідэрмісу ў працэсах росту ХП і магчымай рэгенерацыі.

Дэрма ХП гурамі, на якой знаходзіцца эпідэрміс, была вельмі тонкай. У многіх месцах яе таўшчыня не перавышала 400 нм. Пры гэтым дэрма, як правіла, складалася з некалькіх пластоў калагенавых валокнаў. У кожным з дадзеных пластоў апошнія былі накіраваны ў сваім кірунку, што і стварала слаістаць структуры, у прасторы паміж якімі дадаткова прысутнічала пэўнае электронна-шчыльнае рэчыва (мал. 2). У адпаведнасці з [14] гэта маглі быць протэагліканы. З-за адзначанага дэрма выразна кантраставала на фоне іншых суседніх структур (эпідэрмісу і рыхлай злучальнай тканкі) сваёй большай электроннай шчыльнасцю. На тых участках, дзе дэрма мела



a *b*

Мал. 2. Эпідэрміс і дэрма на паверхні гемітрыхіі (*a*) і ў інтэрвалах паміж ЛТ (*b*): ВА – вонкавае асяроддзе; ГТ – гемітрыхія; МГП – міжгемітрыхіяльная прастора; с – слізевыя клеткі; Э – эпідэрміс; * – дэрма

Fig. 2. Epidermis and dermis on the surface of hemitrichia (*a*) and in the intervals between lepidotrichia (*b*): ВА – external environment; ГМ – hemitrichia; МГП – interhemitrichial space; с – mucous cells; Э – epidermis; * – the dermis

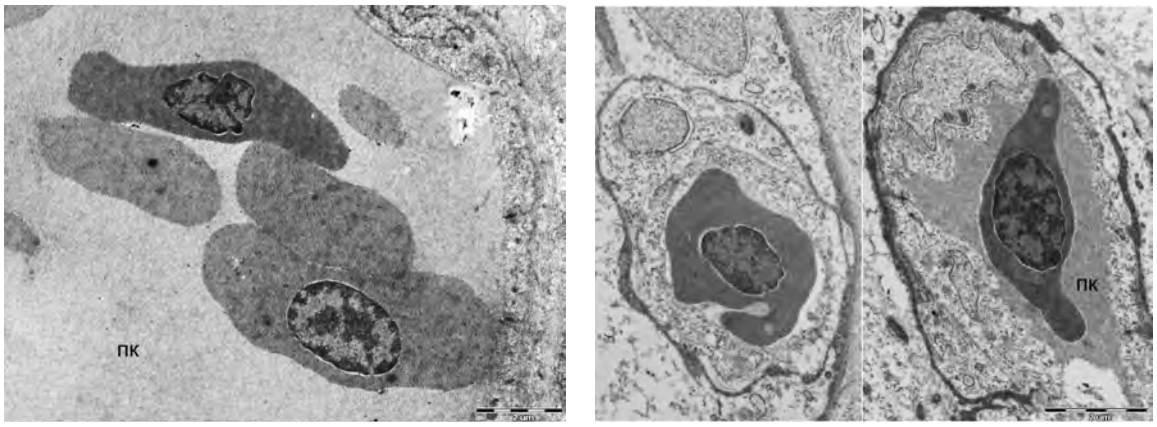
істотна большую таўчыню (800 нм і болей), у яе складзе былі бачны адросткі фібрабластаў. Базальная мембрана, якая знаходзіцца паміж базальнымі эпідэрмацытамі і дэрмай, мела гамагенную структуру, была таўшчынёй каля 100 нм. З-за высокай электроннай шчыльнасці дэрмы базальная мембрана не заўсёды была добра бачна.

Глыбей пад дэрмай знаходзілася субдэрма, прадстаўленая рыхлай злучальнай тканкай. У інтэрвалах паміж ЛТ два сіметрычныя пласты апошняй зліваліся ў адзіны пласт субдэрмы (мал. 2, *b*). Пласт тонкай субдэрмы (часта з капілярамі) знаходзіўся таксама паміж дэрмай і знешняй паверхняй ГТ (мал. 2, *a*), нібы падкрэсліваючы функцыянальную сэнсоўнасць яго знаходжання там, а менаваіта неабходнасць трафічнага забеспячэння жыццядзейнасці клетак, якія знаходзіліся звонку ад ГТ (забягаючы наперад, адзначым: тое ж назіралася паміж дэрмай і знешняй паверхняй лускавінак). Найбольшы аб'ём клетак рыхлай злучальнай тканкі знаходзіўся побач з верхнім і ніжнім краямі ЛТ, што абумоўлена геаметрыяй дадзенай зоны. Як правіла, тут жа праходзілі буйныя крывяносныя сасуды.

У субдэрмальнай злучальнай тканцы істотна большай электроннай шчальнасцю выдзяляліся праслойкі калагенавых валокнаў, асобныя групы каторых з адной праслойкі пераходзілі ў іншыя, а таксама ў дэрму, ствараючы трохмерную цвёрда-эластычную сець – апору для іншых клетак і тканак ХП (мал. 2, *b*).

У складзе злучальнай тканкі знаходзіліся таксама розныя клеткі, найбольшую долю сярод якіх складалі фібрабласты. Істотна радзей тут сустракаліся клеткі, падобныя да тучных, макрафагі і меланацыты з характэрнымі для іх буйнымі электронна-шчыльнымі гранулямі ў цытаплазме. У межах рыхлай злучальнай тканкі дастаткова часта сустракаліся крывяносныя сасуды, зрэдку – артэрыі, часцей – вены, а найчасцей – капіляры. У прасвеце крывяносных сасудаў акрамя плазмы прысутнічалі лейкацыты, а таксма эрытрацыты (мал. 3), якія характарызаваліся вялікай электроннай шчыльнасцю цытаплазмы (з-за прысутнасці жалеза ў гемаглабіне) і наяўнасцю ядзер з выразнымі глыбкамі гетэрахраматыну.

У ХП галоўная шкілетна-апорная функцыя належыць усёй сукупнасці касцявых промняў – ЛТ. Пары полупромняў ГТ, з якіх складаліся ЛТ, сваімі знешнімі выгнутымі паверхнямі былі павернуты да субдэрмы і эпідэрмісу, а ўнутранымі – да тых структур і клетак, якія знаходзіліся ў міжгемітрыхіяльнай прасторы. Нягледзячы на выдаленне кальцыю ў ходзе падрыхтоўкі да даследавання, матэрыял, які застаўся ў складзе ГТ, характарызаваўся павышанай электроннай шчыльнасцю (па меркаванні G. S. Montes et al. [14], гэты матэрыял складаўся з калагену, звязанага з хондраіцінсульфатам і протэагліканамі). Пры гэтым бліжэй да знешняй паверхні ён на папярочных зрэзах выглядаў дробназярністым, бліжэй да ўнутранай – тонкаслаістым. Зрэдку



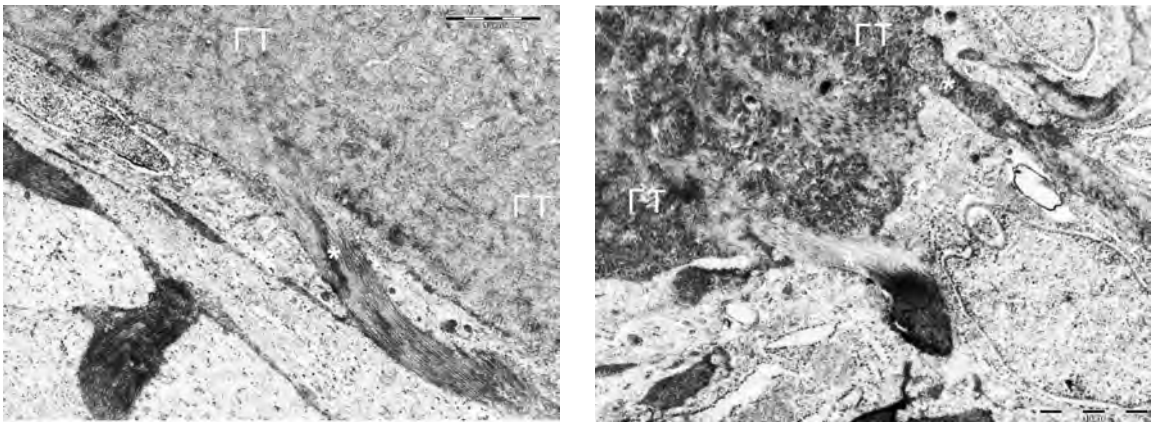
a *b*

Мал. 3. Эрытрацыты ў прасвеце адносна буйной вены (*a*) і капіляраў (*b*). У гэтых клетках бачны ядры з эў- і гетэрахраматынам (ПК – плазма крыві)

Fig. 3. Erythrocytes in the lumen of a relatively large vein (*a*) and capillaries (*b*). Nuclei with eu- and heterochromatin are visible in these cells (ПК – blood plasma)

ў складзе ГТ можна было сустрэць пучкі калагенавых валокнаў, якія, верагодна, пагрузіліся туды ў працэсе росту костак ГТ у таўшчыню. Да знешняй паверхні ГТ прылягалі распластаныя на ёй остэабласты (так званыя склерабласты [13]). Размешчаны яны былі, як правіла, у адзін пласт, зрэдку – у паўтара (па прынцыпе чарапіцы). Дадзеныя клеткі забяспечвалі патаўшчэнне ГТ, прапарцыянальнае росту ХП і цела ўсёй рыбы. Такія ж остэабласты прылягалі непасрэдна і да ўнутранай паверхні ГТ. Праўда, тут яны часцей размяшчаліся ў паўтара пласты.

Істотнай асаблівасцю ўнутранай паверхні ГТ было тое, што тут нярэдка можна было ўбачыць выразныя прыкметы ўтаплення пучкоў калагенавых валокнаў у тоўшчу косткі ГТ (мал. 4). Такая ж з'ява мела месца на верхнім і ніжнім краях ГТ (мал. 4). Паколькі дадзеныя пучкі былі звязаны з усёй трохмернай сістэмай калагенавых валокнаў, якія знаходзілся як паміж парнымі ГТ (тут калагенавыя валокны не давалі ім разыходзіцца), так і звонку ад іх, станавілася зразумелым, што промні ЛТ, нібы металічныя спіцы ў парасоне, ствараюць асноўны механічны шкілет, размешчаны ўнутры ХП, а механічна звязаная з імі трохмерная сетка пучкоў ды праслоек калагенавых валокнаў (знаходзяцца паміж ГТ, у складзе ўсёй злучальнай тканкі, а таксама ўплятаюцца ў дэрму) дадаткова узмацняе ўвесь каркас органа, забяспечваючы механічную апору для ўсіх мяккіх тканак у яе складзе.

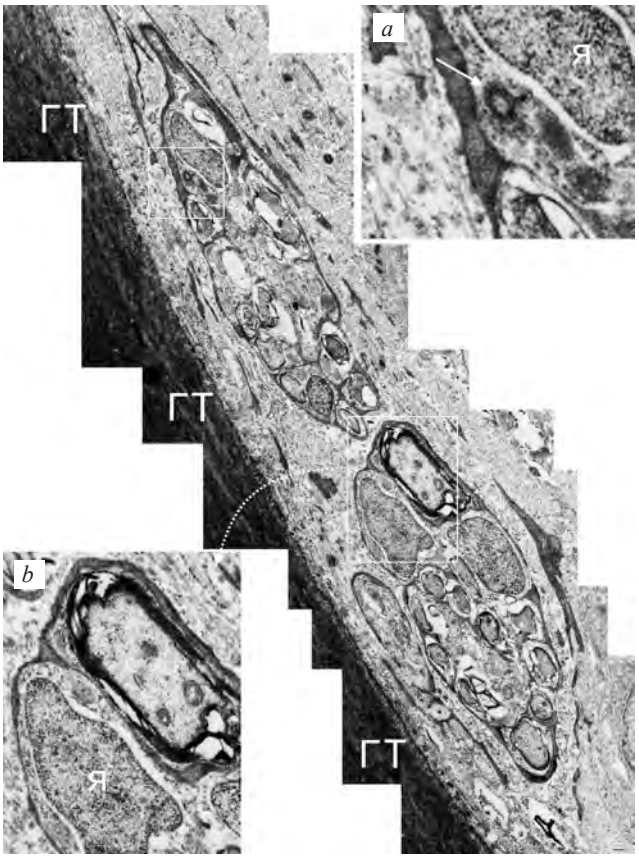


a *b*

Мал. 4. Урастанне пучка калагенавых валокнаў у гемітрыхію на яе ўнутранай паверхні (*a*); аналагічная з'ява – на ніжнім краі гемітрыхіі (*b*); * – пучкі калагенавых валокнаў; ГТ – гемітрыхія

Fig. 4. Ingrowth of the bundle of collagen fibers into the hemitrichia on its inner surface (*a*); a similar phenomenon is on the lower edge of the hemitrichia (*b*); * – bundles of collagen fibers; ГТ – hemitrichia

Побач з унутранай паверхняй ГТ, адразу за пластом остэабластаў і, як правіла, на роўнааддаленасці ад верхняга і ніжняга краёў ГТ заўсёды прысутнічалі дастаткова буйныя нервы (мал. 5). Пад іх абалонкамі знаходзіліся адросткі нейронаў рознага дыяметру і шванаўскія клеткі, якія ўтваралі міелінавыя абалонкі вакол найбольш буйных адросткаў нейронаў. У цытаплазме шванаўскіх клетак сустракаліся цэнтрыёлі (мал. 5). У прасторы паміж парнымі ГТ нярэдка можна было сустрэць прыкметы праходжання вельмі тонкіх нерваў у шчылінах паміж клеткамі. Паколькі буйныя нервы прысутнічалі нават у самых дыстальных участках ХП гурамі, дзе цягліцы адсутнічалі, можна дапусціць, што большасць адросткаў нейронаў у іх складзе былі дэнтрытамі.

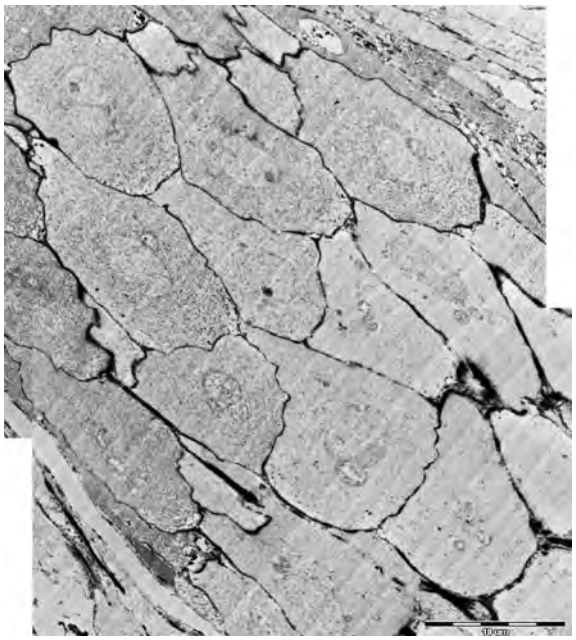


Мал. 5. Два нервы паблізу ад унутранай паверхні гемітрыхіі (ГТ). Бачны ядры (*Я*) шванаўскіх клетак, цэнтрыёль у адной з іх (*a*). Шванаўская клетка акружае міелінавай абалонкай тоўстае нярвовае валакно (*b*). Складзена з васьмі асобных фотаздымкаў

Fig. 5. Two nerves near the inner surface of the hemitrichia (ГТ). The nuclei (*Я*) of the Schwann cells are visible, with a centriole in one of them (*a*). Schwann cell surrounds a thick nerve fiber with a myelin sheath (*b*). Composed of eight separate photos

На ўчастках ХП гурамі, якія знаходзіліся ў сярэдзіне і на дыстальным краі органа, значную частку тэрыторыі паміж парнымі ГТ (прычым, бліжэй да яе краёў) займалі вялікія па колькасці і памерах групы поліганальных клетак, якія сваёй цытаплазмай шчыльна запаўнялі прастору ў месцах знаходжання, чым нагадвалі эпітэліяльную тканку (мал. 6). Папярэднія вымярэнні паказалі, што аб'ём некаторых з такіх клетак адпавядаў аб'ёму да 10 тыповых фібрабластаў. Цытаплазма дадзеных клетак выглядала электронна-празрыстай (мал. 6). Унутры іх знаходзіліся вялікія ядры (зрэдку з невялікімі ядзеркамі), запоўненыя разрыхленым храматынам, і мітаходрыі (мал. 7). Пры выкарыстанні большых павелічэнняў ЭМ у цытаплазме дадзеных клетак міжгемітрыхільнай прасторы выяўляліся невялікія цыстэрны гранулярнага эндаплазматычнага рэтыкуламу, шматлікія рыхла размешчаныя мікравалаконцы, свабодныя рыбасомы. Былі бачны дробныя сакраторныя і транспартныя мікравезікулы, некаторыя з якіх знаходзіліся ў стане зліцця з вонкавай цытаплазматычнай мембранай клеткі (ці аддзяленні ад яе – мал. 7). Выявілася таксама, што электронна-шчыльны матэрыял, які запаўняў вузкую шчыліну паміж буйнымі клеткамі, з'яўляўся пучкамі калагенавых валокнаў – тых, якія злучалі парныя ГТ паміж сабой. Апошняе дазваляе сцвярджаць, што прысутнасць калагенавых валокнаў паміж буйнымі шчыльнаразмешчанымі клеткамі міжгемітрыхіяльнай прасторы з'яўляецца наступствам іх функцыянальнай актыўнасці. Важна адзначыць, што ў цытаплазме апісаных клетак таксама знаходзіліся цэнтрыёлі (мал. 7).

Абагульняючы морфафункцыянальныя рысы буйных клетак, якія былі выяўлены ў прасторы паміж парнымі ГТ (іх прысутнасць у месцы размяшчэння злучальнай тканкі; наяўнасць у іх ядрах дробных ядзерак, у цытаплазме – цыстэрн гранулярнага эндаплазматычнага рэтыкулума і дробных сакраторных мікравезікул побач з вонкавай цытаплазматычнай мембранай; запоўненасць шчылін паміж клеткамі калагенавых валокан), можна вызначыць гіпотэзу, што дадзеныя клеткі з'яўляюцца спецыфічным відам буйных фібрабластаў, патэнцыйна здольных да мітатычнага дзялення (цэнтрыёлі). А апошняе, у сваю чаргу, дазваляе выказаць наступную гіпотэзу: спецыфічная арганізацыя дадзеных клетак, верагодна, прызначана забяспечыць іх



Мал. 6. Група буйных фібрабластаў, якія знаходзяцца ў міжгемітрыхіяльнай прасторы. Складзена з двух фотаздымкаў

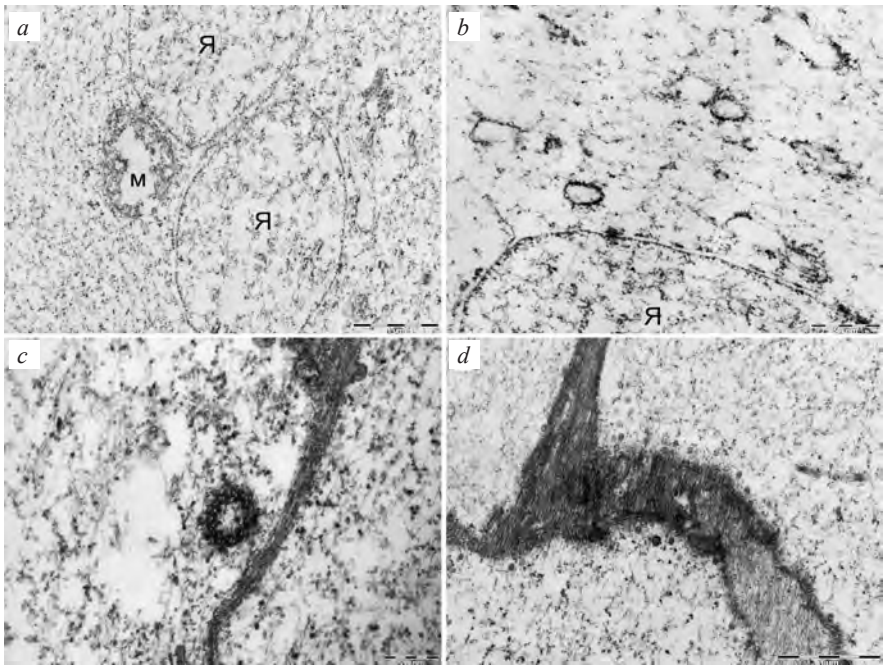
Fig. 6. Group of large fibroblasts located in the interhemitrichial space. Composite of two photographs

максімальна хуткую праліферацыю з наступным ператварэннем у фібрабласты (адказныя, магчыма, за ўтварэнне акцінатрыхій) у выпадку неабходнасці рэгенерацыі ХП пасля магчымага пашкоджання.

Істотна таксама адзначыць, што па краях груп буйных клетак рэгулярна выяўляліся іх істотна меншыя, шчыльна размешчаныя прадстаўнікі з больш электронна-шчыльнай цытаплазмай. Верагодна, гэта былі формы буйных клетак з большай ступенню камбіяльнасці.

Бліжэй да цэнтральнай часткі міжгемітрыхіяльнай прасторы клеткі, як правіла, станавіліся драбнейшымі і размяшчаліся больш рыхла, таму тут пачыналі з'яўляцца ўчасткі свабоднай прасторы, характэрныя для рыхлай злучальнай тканкі, запоўненыя міжклеткавай вадкасцю (мал. 8, *b*; апошняя з'ява была больш выразнай у цэнтральна-праксімальнай зоне ХП, чым каля яго дыстальнага краю). Тут часцей можна было сустрэць капіляры.

У праксімальнай зоне ХП, размешчанай бліжэй да хваставога аддзела цела рыбы, будова



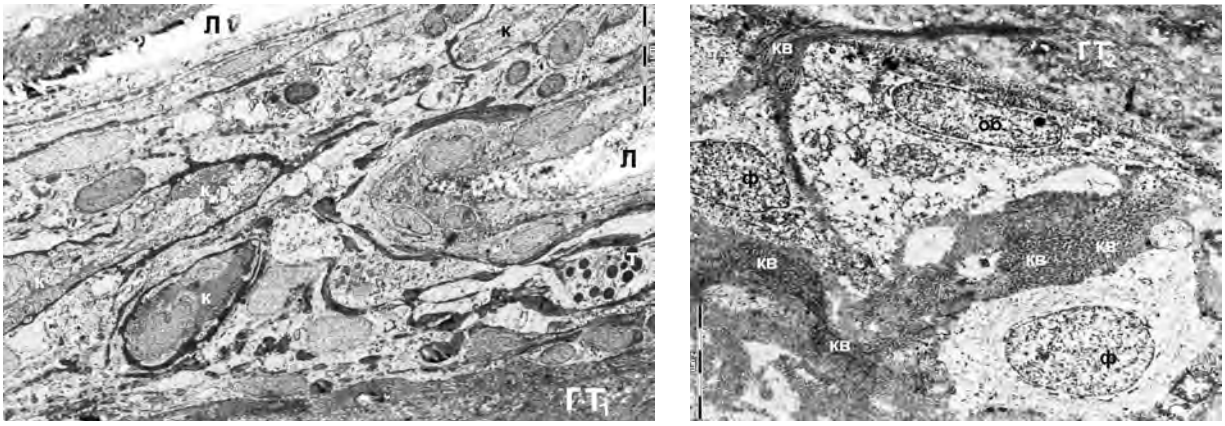
Мал. 7. Дэталі ўльтраструктурнай арганізацыі буйных фібрабластаў: ядры клетак вялікія (*a*), побач знаходзяцца мітахондрыі і невялікія цыстэрны эндаплазматычнага рэтыкулюма (*a, b*); у цытаплазме ёсць цэнтрыёлі (*c*); каля вонкавай цытаплазматычнай мембраны бачны, верагодна, сакраторныя і транспартаныя мікравезікулы, а ў шчылінах паміж клеткамі – калагенавыя валокны (*d*). Дадаткова пазначана: М – мітахондрыя; Я – ядры

Fig. 7. Details of the ultrastructural organization of large fibroblasts: the cell nuclei are large, loose (*a*), mitochondria and small endoplasmic reticulum cisterns are located nearby (*a*, *b*); centrioles are present in the cytoplasm (*c*); probably secretory and transport microvesicles are visible near the outer cytoplasmic membrane, and in the gaps between the cells – collagen fibers (*d*). Additionally indicated: M – mitochondria; Я – nuclei.

эпідэрмісу, дэрмы і полупромняў ГТ была прынцыпова такой жа, як апісана вышэй. Істотныя адрозненні былі звязаны з прысутнасцю цяглічнай тканкі (якая дыстальней адсутнічала), арганізацыяй міжгемітрыхіяльнай прасторы і большай ступенню развітасці лускі – яны былі і большага памеру, і часта чарапіцападобна наслойваліся адна на адну (мал. 8, *a*). У ходзе ЭМ-даследавання, у методыку выканання якога быў уведзены этап выдалення кальцыю з тканак, паказана, што, у адрозненне ад ГТ, у лускавінках знаходзіцца адносна менш арганічнага матэрыялу – на іх месцы засталіся толькі рыхлыя слаі апошняга (мал. 8). Асноўная плошча лускавінак была пакрыта остэабластамі ў адзін пласт, але ў субдэрме, там, адкуль пачынаўся іх рост, паверхня лускавінак часта аказвалася пакрытай остэабластамі ў два пласты (мал. 8). На паверхні лускавінак, накіраванай да вонкавага асяроддзя, знаходзіўся не толькі эпідэрміс, а і праслойкі злучальнай тканкі з крывяноснымі сасудамі, а пад некаторымі з лускавінак прысутнічалі нервы.

Ультраструктурная арганізацыя міжгемітрыхіяльнай прасторы на праксімальным участку ХП гурамі таксама істотна адрознівалася ад той, якой яна была на больш дыстальных участках органа. Цяпер яе асноўны аб'ём запаўняла рыхлая злучальная тканка з меншай колькасцю клетак, дамінуючую частку якіх складалі тыповыя фібрабласты, аддзеленыя між сабой выразнымі прамежкамі міжклеткавай прасторы (мал. 8, *b*). Таксама тут зрэдку сустракаліся макрафагі, падобныя да тучных клеткі, капіляры. Унутраную паверхню ГТ пакрывалі остэабласты (часцей у адзін пласт). На роўнай адлегласці ад верхняга і ніжняга краёў ГТ, а таксама паблізу ад унутранай паверхні, як і ў іншых раней апісаных гемітрыхіяльных прасторах, прысутнічалі нервы. Аднак на дадзеным участку ХП яны былі большай таўшчыні, чым размешчаныя дыстальней, мелі большую колькасць адросткаў нейронаў у сваім складзе і заўсёды аказваліся аддзеленымі ад паверхні ГТ не толькі остэабластамі, а і вузкай праслойкай злучальнай тканкі.

Прапорцыя паміж аб'ёмамі, запоўненымі міжклеткавым матрыксам злучальнай тканкі і целамі клетак, у розных месцах міжгемітрыхіяльнай прасторы была рознай. Так, калі бліжэй да цэнтра гэтай прасторы абсалютна дамінуючую частку займала асноўнае рэчыва злучальнай тканкі, то бліжэй да яе краёў істотна павялічвалася адносная доля прасторы, занятая клетками. Ва ўсіх выпадках асноўнае рэчыва злучальнай тканкі складалася з трох кампанентаў: празрыстай міжклеткавай вадкасці, пучкоў калагенавых валокнаў і дробных глыбак пэўнага рэчыва (верагодна, протэагліканаў). Глыбкі апошняга размяшчаліся альбо дыфузна ў міжклеткавай вадкасці, альбо аб'ядноўваліся ў свабодныя «хмаркі», альбо былі звязаны з праслойкамі калагенавых



a *b*

Мал. 8. Участак ХП гурамі бліжэй да праксімальнага краю: *a* – бачны дзве лускавінкі (Л), размешчаныя ў субдэрме над знешняй паверхняй гемітрыхіі ($ГТ_1$); *b* – структуры, якія знаходзяцца пад унутранай паверхняй гемітрыхіі ($ГТ_2$). Дадаткова пазначана: К – капіляры; КВ – пучкі калагенавых валокнаў; Т – клетка, падобная на тучную; ОБ – остэабласт; ФБ **–** фібрабласты

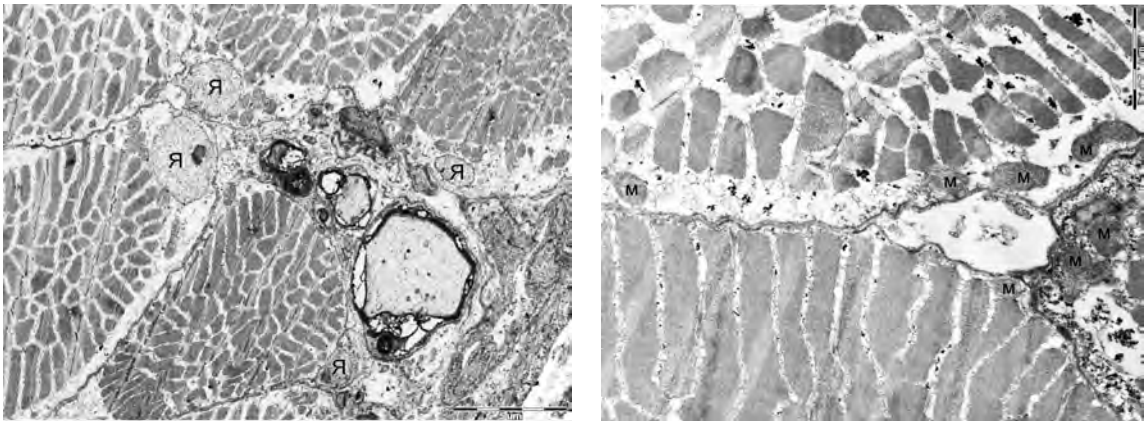
Fig. 8. The area of the caudal fin of a gourami closer to the proximal edge: *a* – two scales (Л) are visible, located in the subdermis above the outer surface of the hemitrichia ($ГТ_1$); *b* – structures located behind the inner surface of the hemitrichia ($ГТ_2$). Additionally indicated: К – capillaries; КВ – bundles of collagen fibers; Т – mast-like cell; ОБ – osteoblast; ФБ – fibroblast

валокнаў. Апошнія дзялілі міжгемітрыхіяльную прастору на кампартменты, што было асабліва добра бачна пры адносна невялікіх павелічэннях ЭМ. Усю карціну дапаўнялі фібрабласты, якія сваімі целамі і адросткамі знаходзіліся ў кантакце з праслойкамі і пучкамі калагенавых валокнаў. У цытаплазме фібрабластаў прысутнічалі мітахондрыі, свабодныя рыбасомы, невялікія цыстэрны гранулярнага эндаплазматычнага рэтыкулюму, лізамосы.

Як бачна на мал. 1, на праксімальным участку ХП гурамі ў інтэрвалах паміж промняў ЛТ знаходзіцца міжпромневая цягліца. Яе цяглічныя валокны (ЦВ) у абсалютнай большасці выпадкаў на франтальных зрэзах былі перасечаны папярочна, аднак бывала, што некаторыя зрэзы прайшлі праз ЦВ тангенцыйна. Тады станавіліся бачнымі тыповыя для папярочна-паласатай цягліцы саркамеры, утвораныя паўторнымі фрагментамі вялікай колькасці паралельна размешчаных актына-міязінавых міяфібрыл.

У большасці выпадкаў ЦВ на папярочных зрэзах мелі акруглую форму (мал. 9). Іх сярэдні дыяметр найчасцей вагаўся ў межах 10–12 мкм, хаця зрэдку мог дасягаць 16–18 мкм (але мог быць і меншым за адзначаныя памеры). У цягліцах побач з ЦВ часта знаходзіліся капіляры і нервы (мал. 9). У складзе апошніх былі бачны адросткі нейронаў, многія з якіх былі акружаныя міелінавымі абалонкамі.

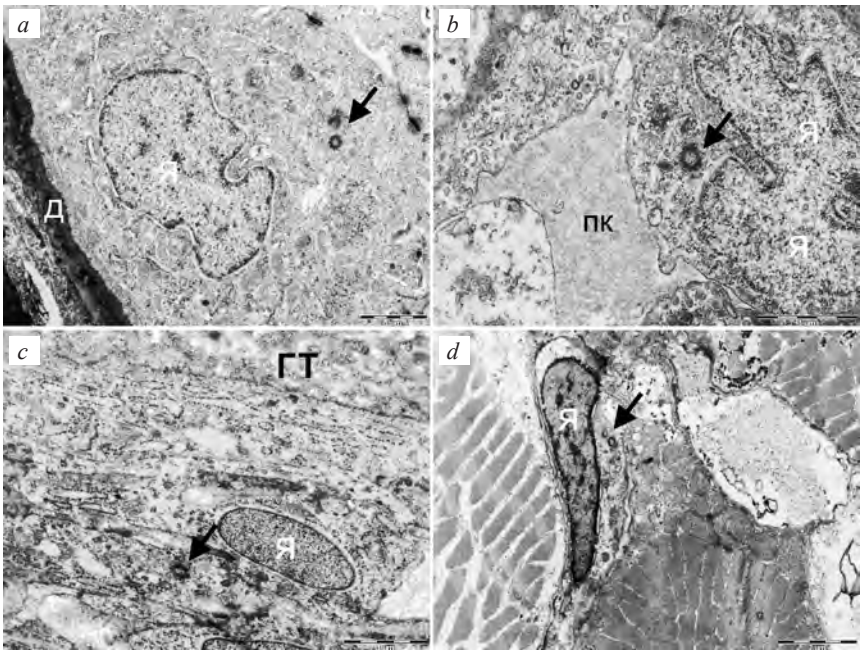
Большую частку ўнутранага аб'ёму ЦВ займалі актына-міязінавыя міяфібрылы, аб'яднаныя ў своеасаблівыя кангламераты-пакункі, якія на папярочных зрэзах мелі форму, блізкую да простакутнай (мал. 9). Даўжынёй адзначаныя пакункі былі да 4–5 мкм і таўшчынёй каля 0,5 мкм. На папярочных зрэзах пры вялікіх павеліченнях мікраскопа ўнутры пакункаў у месцах перасячэння актына-міязінавых міяфібрыл былі бачны шэрагі дробных кропак – месцы перасячэння малекул міязіна. Кангламераты міяфібрыл былі аддзелены між сабой больш тонкімі шчылінамі, запоўненымі гіалаплазмай і дробнымі цытаплазматычнымі арганэламі (рыбасомамі, мікравезікуламі). У асобных ЦВ адзначаныя шчыліны былі істотна пашыраны, з-за чаго такія ЦВ выглядалі прасветленымі на фоне суседніх ЦВ (мал. 9). Уся сукупнасць пакункаў міяфібрыл была аб'яднана ў адзіную групу, якая займала ў ЦВ цэнтральную пазіцыю. З-за гэтага ядры і мітахондрыі мусілі размяшчацца пераважна на свабодных участках цытаплазмы – каля вонкавай цытаплазматычнай мембраны. Большасць мітахондрый мелі авальную форму (з прадольным дыяметрам да 1–1,5 мкм) і былі шчыльна запоўнены крыстамі. Уласныя ядры ЦВ на зрэзах былі акруглай формы (калі мелі магчымасць свабодна размяшчацца ў цытаплазме), а маглі быць і авальна-выцягнутымі (калі да межаў клеткі іх прыціскалі міяфібрылы). У цытаплазме



a *b*

Мал. 9. Выгляд цяглічных валокнаў і нерваў, прысутных на праксімальным участку ХП гурамі, на папярочным зрэзе пры адносна невялікім павелічэнні ЭМ (*a*). Фрагменты трох цяглічных валокнаў з рознай ступенню ўпакаванасці міяфібрыл (*b*). Дадаткова пазначана: Я – уласныя ядры цяглічных валокнаў; М – мітахондрыі

Fig. 9. Muscle fibers and nerves in the proximal part of the caudal fin of a gourami, transverse section, at relatively low magnification under the electron microscope (*a*). Fragments of three muscle fibers with varying degrees of myofibril packing (*b*). Additional labels: Я – intrinsic muscle fiber nuclei; M – mitochondria



Мал. 10. Цэнтрыёлі, знойдзеныя ў клетках ХП гурамі (паказаны стрэлкамі): *a* – базальны эпідэрмацыт; *b* – эндатэліяцыт; *c* – фібрабласт; *d* – клетка-міясатэліт. Дадаткова пазначана: ГТ – знешняя паверхня гемітрыхіі; Д – дэрма; ПК – прасвет капіляра; Я – ядро

Fig. 10. Centrioles found in cells of the caudal fin of a gourami (indicated by arrows): *a* – basal epidermocyte; *b* – endothelial cell; *c* – fibroblast; *d* – myosatellite cell. Additionally indicated: ГТ – outer surface of hemitrichia; Д – dermis; ПК – capillary lumen; Я – nucleus

большасці ЦВ можна было сустрэць вялікую колькасць гранул глікагена (што характэрна для цягліц рыб [24–26]). Апошнія размяшчаліся як на перыферыі ЦВ, так і ў шчылінах паміж пакункамі міяфібрыл. У параўнанні з рыбасомамі гэтыя гранулы характарызаваліся большай электроннай шчыльнасцю, большымі памерамі і часта былі размеркаваны ў саркаплазме вялікімі групамі.

Побач з ЦВ часам знаходзіліся клеткі-міясатэліты, у цытаплазме некаторых з іх атрымалася выявіць цэнтрыёлі. Клеткі-сатэліты ЦВ шырока вядомыя ў якасці камбіяльнага клеткавага запасу, неабходнага для рэгенерацыі шкілетна-цяглічнай тканкі ў выпадку яе моцнага пашкоджання [27, 28].

У цэлым у ходзе праведзенага даследавання разам з цэнтрыёлямі, якія былі паказаны ў цытаплазме шванаўскай клеткі (мал. 5), і буйнога фібрабласту міжгемітрыхіяльнай прасторы (мал. 7), гэтыя арганэлы былі знойдзены ў цытаплазме шэрагу іншых клетак (у эпідэрмацытах, фібрабластах, эндатэліяцытах, клетках-міясатэлітах), што прадэманстравана на мал. 10.

Заключэнне. У праведзеным даследаванні пацверджана, што механічнай апорай для ўсіх клетак, іншых адносна мяккіх структур, прысутных у ХП полаваспелых блакітных гурамі (*T. trichopterus*), з'яўляецца сукупнасць касцявых промняў ЛТ разам з трохмернай сеткай пераплеценых пучкоў і праслоек калагенавых валокнаў, часткі якіх пераходзяць з аднаго пучка ці праслойкі ў іншыя, запаўняючы прастору, якая знаходзіцца паміж пластамі эпідэрмісу, полупромнямі ГТ плаўніка, эпідэрмісам ды ГТ.

Устаноўлена, што на франтальных зрэзах органа выгляд як ЛТ, так і іншых структур істотна адрозніваецца на яго праксімальным, цэнтральным і дыстальным участках. Так, у складзе праксімальнай часткі плаўніка прысутнічаюць міжпромневыя цягліцы і лускавінкі, на цэнтральнай – толькі лускавінкі, дыстальней адзначаныя структуры адсутнічаюць.

У міжгемітрыхіяльнай прасторы на ўчастках ХП, якія знаходзяцца ўсярэдзіне і бліжэй да дыстальнага краю органа, выяўлены групы буйных фібрабластаў, якія раней не апісваліся і якія, верагодна, з'яўляюцца камбіяльным запасам клетак, патэнцыйна здольных удзельнічаць у рэгенерацыі пашкоджаных апорных структур ХП.

У складзе ХП гурамі знойдзена 6 відаў клетак з цэнтрыёлямі: эпідэрмацыты базальнага і супрабазальнага пластоў эпідэрмісу, фібрабласты рыхлай злучальнай тканкі, шванаўскія клеткі ў складзе нерваў, эндатэліяцыты, клеткі-міясатэліты ў складзе міжпромневых цягліц праксімальнага ўчастка ХП, буйныя фібрабласты міжгемітрыхіяльнай прасторы. Усе гэтыя клеткі разам ствараюць пул відаспецыфічных клетак, якія здольны забяспечыць поўную рэгенерацыю хваставых плаўнікоў дарослых блакітных гурамі ў выпадку іх пашкоджання.

Канфлікт інтарэсаў. Аўтары заяўляюць аб адсутнасці канфлікту інтарэсаў.

Спіс выкарыстаных крыніц

1. Vitellogenin receptor mediates heat adaptability of oocyte development in mud crabs and zebrafish / L. Zhang, K. Wu, H. Li [et al.] // Nature Communications. – 2025. – Vol. 16, N 1. – Art. 3722. https://doi.org/10.1038/s41467-025-59035-3

2. Cellular transitions during cranial suture establishment in zebrafish / D. T. Farmer, J. E. Dukov, H.-J. Chen [et al.] // Nature Communications. – 2024. – Vol. 15, N 1. – Art. 6948. https://doi.org/10.1038/s41467-024-50780-5

3. ABE-ultramax for high-efficiency biallelic adenine base editing in zebrafish / W. Qin, F. Liang, Sh.-J. Lin [et al.] // Nature Communications. – 2024. – Vol. 15, N 1. – Art. 5613. https://doi.org/10.1038/s41467-024-49943-1

4. The miR-144/Hmgn2 regulatory axis orchestrates chromatin organization during erythropoiesis / D. A. Kretov, L. Folkes, A. Mora-Martin [et al.] // Nature Communications. – 2024. – Vol. 15, N 1. – Art. 3821. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47982-2

5. Antigen presentation plays positive roles in the regenerative response to cardiac injury in zebrafish / J. Cardeira-da-Silva, Q. Wang, P. Sagvekar [et al.] // Nature Communications. – 2024. – Vol. 15, N 1. – Art. 3637. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47430-1

6. Comparative transcriptomics coupled to developmental grading via transgenic zebrafish reporter strains identifies conserved features in neutrophil maturation / S. Kirchberger, M. R. Shoeb, D. Lazic [et al.] // Nature Communications. – 2024. – Vol. 15, N 1. – Art. 1792. https://doi.org/10.1038/s41467-024-45802-1

7. Kanungo, J. Special Issue “Zebrafish: A Model Organism for Human Health and Disease” // International Journal of Molecular Sciences. – 2025. – Vol. 26, N 10. – Art. 4624. https://doi.org/10.3390/ijms26104624

8. Marques, I. J. Model systems for regeneration: zebrafish / I. J. Marques, E. Lupi, N. Mercader // Development. – 2019. – Vol. 146, N 18. – Art. dev167692. https://doi.org/10.1242/dev.167692

9. Gene profile of zebrafish fin regeneration offers clues to kinetics, organization and biomechanics of basement membrane / P. Nauroy, A. Guiraud, J. Chlasta [et al.] // Matrix Biology. – 2019. – Vol. 75–76. – P. 82–101. https://doi.org/10.1016/j.matbio.2018.07.005

10. Барулин, Н. В. Использование данио рерио (zebrafish) для оценки нейротоксичности веществ / Н. В. Барулин, А. О. Жарикова // Актуальные проблемы экологии: сб. науч. ст., посвящ. 60-летию фак. биологии и экологии: по итогам XIX Междунар. науч.-практ. конф. (Гродно, 1–4 окт. 2024 г.) / Гродн. гос. ун-т им. Я. Купалы; редкол.: О. В. Янчуревич (гл. ред.) [и др.]. – Гродно, 2024. – С. 152–154.

11. Developmental constraints on fin diversity / A. Enny, K. Flaherty, Sh. Mori [et al.] // Development, Growth and Differentiation. – 2020. – Vol. 62, N 5. – P. 311–325. https://doi.org/10.1111/dgd.12670

12. Hardy, A. R. Sensing the structural characteristics of surfaces: texture encoding by a bottom-dwelling fish / A. R. Hardy, M. E. Hale // Journal of Experimental Biology. – 2020. – Vol. 223, N 21. – Art. jeb227280. https://doi.org/10.1242/jeb.227280

13. Old questions, new tools, and some answers to the mystery of fin regeneration / M.-A. Akimenko, M. Marí-Beffa, J. Becerra, J. Géraudie // Developmental Dynamics. – 2003. – Vol. 226, N 2. – P. 190–201. https://doi.org/10.1002/dvdy.10248

14. Fine structure and histochemistry of the tail fin ray in teleosts / G. S. Montes, J. Becerra, O. M. S. Toledo [et al.] // Histochemistry. – 1982. – Vol. 75. – P. 363–376. https://doi.org/10.1007/BF00496739

15. Structure of the tail fin in teleosts / J. Becerra, G. S. Montes, S. R. R. Bexiga, L. C. U. Junqueira // Cell and Tissue Research. – 1983. – Vol. 230. – P. 127–137. https://doi.org/10.1007/BF00216033

16. Molecular and Cellular Basis of Regeneration and Tissue Repair / D. Pajalunga, A. Mazzola, A. Franchitto [et al.] // Cellular and Molecular Life Sciences. – 2007. – Vol. 65, N 1. – P. 8–15. https://doi.org/10.1007/s00018-007-7425-z

17. Loncarek, J. Building the right centriole for each cell type / J. Loncarek, M. Bettencourt-Dias // Journal of Cell Biology. – 2018. – Vol. 217, N 3. – P. 823–835. https://doi.org/10.1083/jcb.201704093

18. Kalbfuss, N. Towards understanding centriole elimination / N. Kalbfuss, P. Gönczy // Open Biology. – 2023. – Vol. 13, N 11. – Art. 230222. https://doi.org/10.1098/rsob.230222

19. Document 32010L0063. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes Text with EEA relevance // EUR-Lex / European Union. – URL: https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/2010/63/oj/eng (date of access: 16.02.2026).

20. Reynolds, E. S. The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy / E. S. Reynolds // The Journal of Cell Biology. – 1963. – Vol. 17, N 1. – P. 208–212. https://doi.org/10.1083/jcb.17.1.208

21. Flammang, B. E. The fish tail as a derivation from axial musculoskeletal anatomy: an integrative analysis of functional morphology / B. E. Flammang // Zoology. – 2014. – Vol. 117, N 1. – P. 86–92. https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.10.001

22. Composition of Peripheral Blood Leukocytes of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and Chum Salmon *O. keta* (Salmonidae) during the Marine Life Period / I. I. Gordeev, L. V. Balabanova, T. A. Suvorova, D. V. Mikryakov // Journal of Ichthyology. – 2022. – Vol. 62, N 2. – P. 322–326. https://doi.org/10.1134/s0032945222020060

23. Hematological methods in fish – Not only for beginners / M. Witeska, E. Kondera, K. Ługowska, B. Bojarski // Aquaculture. – 2022. – Vol. 547. – Art. 737498. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737498

24. Soft Texture of Atlantic Salmon Fillets Is Associated with Glycogen Accumulation / J. S. Torgersen, E. O. Koppang, L. H. Stien [et al.] // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, N 1. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085551

25. Analysis of Titin in Red and White Muscles: Crucial Role on Muscle Contractions Using a Fish Model / M.-P. Wu, N.-Ch. Chang, Ch.-L. Chung [et al.] // BioMed Research International. – 2018. – Vol. 2018, N 1. – Art. 5816875. https://doi.org/10.1155/2018/5816875

26. Dietary carbohydrates influence muscle texture of olive flounder *Paralichthys olivaceus* through impacting mitochondria function and metabolism of glycogen and protein / J. Liu, K. Deng, M. Pan [et al.] // Scientific Reports. – 2020. – Vol. 10, N 1. – Art. 21811. https://doi.org/10.1038/s41598-020-76255-3

27. Powell, R. L. Cultivation and differentiation of satellite cells from skeletal muscle of the rainbow trout *Salmo gairdneri* / R. L. Powell, M. V. Dodson, J. G. Cloud // Journal of Experimental Zoology. – 1989. – Vol. 250, N 3. – P. 333–338. https://doi.org/10.1002/jez.1402500314

28. Satellite-like cells contribute to *pax7*-dependent skeletal muscle repair in adult zebrafish / M. A. Berberoglu, T. L. Gallagher, Z. T. Morrow [et al.] // Developmental Biology. – 2017. – Vol. 424, N 2. – P. 162–180. https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2017.03.004

References

1. Zhang L., Wu K., Li H., Zhan M., Wang S., Song E. [et al.]. Vitellogenin receptor mediates heat adaptability of oocyte development in mud crabs and zebrafish. *Nature Communications*, 2025, vol. 16, no. 1, art. 3722. https://doi.org/10.1038/s41467-025-59035-3

2. Farmer D. T., Dukov J. E., Chen H.-J., Arata C., Hernandez-Trejo J., Xu P., Teng C. S., Maxson R. E., Crump J. G. Cellular transitions during cranial suture establishment in zebrafish. *Nature Communications*, 2024, vol. 15, no. 1, art. 6948. https://doi.org/10.1038/s41467-024-50780-5

3. Qin W., Liang F., Lin Sh.-J., Petree C., Huang K., Zhang Y., Li L., Varshney P., Mourrain P., Liu Y., Varshney G. K. ABE-ultramax for high-efficiency biallelic adenine base editing in zebrafish. *Nature Communications*, 2024, vol. 15, no. 1, art. 5613. https://doi.org/10.1038/s41467-024-49943-1

4. Kretov D. A., Folkes L., Mora-Martin A., Walawalkar I. A., Syedah N., Vanyustel K., Moxon S., Murphy G. J., Cifuentes D. The miR-144/Hmgn2 regulatory axis orchestrates chromatin organization during erythropoiesis. *Nature Communications*, 2024, vol. 15, no. 1, art. 3821. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47982-2

5. Cardeira-da-Silva J., Wang Q., Sagvekar P., Mintcheva J., Latting S., Günther S., Ramadass R., Yekelchyk M., Preussner J., Looso M., Junker J. P., Stainier D. Y. R. Antigen presentation plays positive roles in the regenerative response to cardiac injury in zebrafish. *Nature Communications*, 2024, vol. 15, no. 1, art. 3637. https://doi.org/10.1038/s41467-024-47430-1

6. Kirchberger S., Shoeb M. R., Lazic D., Wenninger-Weinzierl A., Fischer K., Shaw L. E. [et al.]. Comparative transcriptomics coupled to developmental grading via transgenic zebrafish reporter strains identifies conserved features in neutrophil maturation. *Nature Communications*, 2024, vol. 15, no. 1, art. 1792. https://doi.org/10.1038/s41467-024-45802-1

7. Kanungo J. Special Issue "Zebrafish: A Model Organism for Human Health and Disease". *International Journal of Molecular Sciences*, 2025, vol. 26, no. 10, art. 4624. https://doi.org/10.3390/ijms26104624

8. Marques I. J., Lupi E., Mercader N. Model systems for regeneration: zebrafish. *Development*, 2019, vol. 146, no. 18, art. dev167692. https://doi.org/10.1242/dev.167692

9. Nauroy P., Guiraud A., Chlasta J., Malbouyres M., Gillet B., Hughes S., Lambert E., Ruggiero F. Gene profile of zebrafish fin regeneration offers clues to kinetics, organization and biomechanics of basement membrane. *Matrix Biology*, 2019, vol. 75–76, pp. 82–101. https://doi.org/10.1016/j.matbio.2018.07.005.

10. Barulin N. V., Zharikova A. O. Use of danio rerio (zebrafish) to assass neurotoxicity of substances. *Aktual'nye problemy ekologii: sbornik nauchnykh statei, posvyashchennyi 60-letiyu fakul'teta biologii i ekologii: po itogam XIX mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii (Grodno, 1–4 oktyabrya 2024 goda)* [Current Issues in Ecology: A Collection of Scientific Articles Dedicated to the 60th Anniversary of the Faculty of Biology and Ecology: Based on the Results of the XIX International Scientific and Practical Conference (Grodno, October 1–4, 2024)]. Grodno, 2024, pp. 152–154 (in Russian).

11. Enny A., Flaherty K., Mori S., Turner N., Nakamura T. Developmental constraints on fin diversity. *Development, Growth and Differentiation*, 2020, vol. 62, no. 5, pp. 311–325. https://doi.org/10.1111/dgd.12670

12. Hardy A. R., Hale M. E. Sensing the structural characteristics of surfaces: texture encoding by a bottom-dwelling fish. *Journal of Experimental Biology*, 2020, vol. 223, no. 21, art. jeb227280. https://doi.org/10.1242/jeb.227280

13. Akimenko M.-A., Marí-Beffa M., Becerra J., Géraudie J. Old questions, new tools, and some answers to the mystery of fin regeneration. *Developmental Dynamics*, 2003, vol. 226, no. 2, pp. 190–201. https://doi.org/10.1002/dvdy.10248

14. Montes G. S., Becerra J., Toledo O. M., Gordilho M. A., Junqueira L. C. Fine structure and histochemistry of the tail fin ray in teleosts. *Histochemistry*, 1982, vol. 75, pp. 363–376. https://doi.org/10.1007/BF00496739

15. Becerra J., Montes G. S., Bexiga S. R., Junqueira L. C. Structure of the tail fin in teleosts. *Cell and Tissue Research*, 1983, vol. 230, no. 1, pp. 127–137. https://doi.org/10.1007/BF00216033

16. Pajalunga D., Mazzola A., Franchitto A., Puggioni E., Crescenzi M. Molecular and Cellular Basis of Regeneration and Tissue Repair. *Cellular and Molecular Life Sciences*, 2008, vol. 65, no. 1, pp. 8–15. https://doi.org/10.1007/s00018-007-7425-z

17. Loncarek J., Bettencourt-Dias M. Building the right centriole for each cell type. *Journal of Cell Biology*, 2018, vol. 217, no. 3, pp. 823–835. https://doi.org/10.1083/jcb.201704093

18. Kalbfuss N. Gönczy P. Towards understanding centriole elimination. *Open Biology*, 2023, vol. 13, no. 11, art. 230222. https://doi.org/10.1098/rsob.230222

19. Document 32010L0063. Directive 2010/63/EU of the European Parliament and of the Council of 22 September 2010 on the protection of animals used for scientific purposes Text with EEA relevance. *EUR-Lex.* Avaliable at: https://eur-lex.europa.eu/eli/dir/2010/63/oj/eng (accessed 16.02.2026).

20. Reynolds E. S. TThe use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *The Journal of Cell Biology*, 1963, vol. 17, no. 1, pp. 208–212. https://doi.org/10.1083/jcb.17.1.208

21. Flammang B. E. The fish tail as a derivation from axial musculoskeletal anatomy: an integrative analysis of functional morphology. *Zoology*, 2014, vol. 117, no. 1, pp. 86–92. https://doi.org/10.1016/j.zool.2013.10.001

22. Gordeev I. I., Balabanova L. V., Suvorova T. A., Mikryakov D. V. Composition of Peripheral Blood Leukocytes of Pink Salmon *Oncorhynchus gorbuscha* and Chum Salmon *O. keta* (Salmonidae) during the Marine Life Period. *Journal of Ichthyology*, 2022, vol. 62, no. 2, pp. 322–326. https://doi.org/10.1134/S0032945222020060

23. Witeska M., Kondera E., Ługowska K., Bojarski B. Hematological methods in fish – Not only for beginners. *Aquaculture*, 2022, vol. 547, art. 737498. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.737498

24. Torgersen J. S., Koppang E. O., Stien L. H., Kohler A., Pedersen M. E., Mørkøre T. Soft Texture of Atlantic Salmon Fillets Is Associated with Glycogen Accumulation. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 1. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0085551

25. Wu M. P., Chang N.-Ch., Chung Ch.-L., Chiu W.-Ch., Hsu Ch.-Ch., Chen H.-M., Sheu J.-R., Jayakumar T., Chou D.-S., Fong T.-H. Analysis of Titin in Red and White Muscles: Crucial Role on Muscle Contractions Using a Fish Model. *BioMed Research International*, 2018, vol. 2018, no. 1, art. 5816875. https://doi.org/10.1155/2018/5816875

26. Liu J., Deng K., Pan M., Liu G., Wu J., Yang M., Huang D., Zhang W., Mai K. Dietary carbohydrates influence muscle texture of olive flounder *Paralichthys olivaceus* through impacting mitochondria function and metabolism of glycogen and protein. *Scientific Reports*, 2020, vol. 10, no. 1, art. 21811. https://doi.org/10.1038/s41598-020-76255-3

27. Powell R. L., Dodson M. V., Cloud J. G. Cultivation and differentiation of satellite cells from skeletal muscle of the rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Journal of Experimental Zoology*, 1989, vol. 250, no. 3, pp. 333–338. https://doi.org/10.1002/jez.1402500314

28. Berberoglu M. A., Gallagher T. L., Morrow Z. T., Talbot J. C., Hromowyk K. J., Tenente I. M., Langenau D. M., Amacher S. L. Satellite-like cells contribute to *pax7*-dependent skeletal muscle repair in adult zebrafish. *Developmental Biology*, 2017, vol. 424, no. 2, pp. 162–180. https://doi.org/10.1016/j.ydbio.2017.03.004

Информация об авторах

Островский Александр Александрович – д-р мед. наук, профессор, вед. науч. сотрудник. Институт биохимии биологически активных соединений НАН Беларуси (пл. Антония Тызенгауза, 7, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: astrowski@gmail.com. https://orcid.org/0000-0001-8647-3922

Бородина Татьяна Александровна – науч. сотрудник. Институт биохимии биологически активных соединений НАН Беларуси (пл. Антония Тызенгауза, 7, 230023, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: tatsyana.baradzina@mail.ru. https://orcid.org/0009-0004-9607-7471

Островская Оксана Борисовна – канд. мед. наук, доцент, ст. науч. сотрудник. Гродненский государственный медицинский университет (ул. Горького, 80, 230009, г. Гродно, Республика Беларусь). E-mail: astrowskaja@gmail.com. https://orcid.org/0000-0003-3513-2014

Information about the authors

Aliaksandr A. Astrowski – D. Sc. (Med.), Professor, Leading Researcher. Institute of Biochemistry of Biologically Active Compounds of the National Academy of Sciences of Belarus (7, Antoni Tyzenhauz Sq., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: astrowski@gmail.com. https://orcid.org/0000-0001-8647-3922

Tatsiana A. Baradzina – Researcher. Institute of Biochemistry of Biologically Active Compounds of the National Academy of Sciences of Belarus (7, Antoni Tyzenhauz Sq., 230023, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: tatsyana.baradzina@mail.ru. https://orcid.org/0009-0004-9607-7471

Aksana B. Astrowskaja – Ph. D. (Med.), Associate Professor, Senior Researcher. Grodno State Medical University (80, Gorkogo Str., 230009, Grodno, Republic of Belarus). E-mail: astrowskaja@gmail.com. https://orcid.org/0000-0003-3513-201