

Включен в Перечень рецензируемых научных изданий ВАК РФ, в которых должны быть опубликованы основные научные результаты диссертаций на соискание ученых степеней по научным специальностям:

1.5.9. Ботаника, 1.5.11. Микробиология, 1.5.12. Зоология, 1.5.7. Генетика, 1.5.18. Микология, 3.2.7. Аллергология и иммунология (биологические и медицинские науки), 3.3.8. Клиническая лабораторная диагностика

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Пермский государственный национальный исследовательский университет»

Редакционный совет

В. С. Артамонова, д.б.н., Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия
О. Ю. Баранов, д.б.н., Институт леса НАН Беларуси, г. Гомель, Беларусь
О. Г. Баранова, д.б.н., Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, г. С.-Петербург, Россия
В. Д. Богданов, д.б.н., чл.-корр. РАН, Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
М. В. Винарский, д.б.н., Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия
О. В. Долгих, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
С. А. Заморина, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. В. Зиновьев, д.м.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
Р. А. Календарь, к.б.н., "National Laboratory Astana", Назарбаев Университет, г. Нур-Султан, Республика Казахстан
Э. А. Коркотян, к.б.н., Научно-исследовательский институт им. Вейцмана, г. Реховот, Израиль
Н. Кристофи, PhD, Эдинбургский Нэпир университет, г. Эдинбург, Великобритания
А. И. Литвиненко, д.б.н., Государственный аграрный университет Северного Зауралья, г. Тюмень, Россия
П. Б. Михеев, PhD, доцент, Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. Г. Плотникова, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
Д. В. Политов, д.б.н., Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия
А. В. Пузанов, д.б.н., Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия
М. Б. Раев, д.б.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
Е. В. Рахимова, д.б.н., Институт ботаники и фитоинтродукции Комитета лесного хозяйства и животного мира, г. Алматы, Республика Казахстан
В. А. Черешнев, д.м.н., академик РАН, Институт иммунологии и физиологии УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия
А. Г. Ширяев, д.б.н., Институт экологии растений и животных УрО РАН, г. Екатеринбург, Россия

Редакционная коллегия

С. В. Боронникова, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. В. Гейн, д.м.н., Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. А. Елькин, к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
О. З. Еремченко, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. Л. Есюнин, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Е. Г. Ефимик (секретарь редколлегии), к.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Н. В. Зайцева, д.м.н., академик РАН, Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия
И. Б. Ившина, д.б.н., академик РАН, Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, г. Пермь, Россия
А. Р. Ишибирдин, д.б.н., профессор, Башкирский государственный университет, г. Уфа, Россия
М. С. Куюкина (гл. редактор), д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
С. А. Овеснов, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
Л. Г. Переведенцева, д.б.н., Пермский государственный национальный исследовательский университет, г. Пермь, Россия
О. Ю. Устинова, д.м.н., Федеральный научный центр медико-профилактических технологий управления рисками здоровью населения Роспотребнадзора, г. Пермь, Россия

Ответственный редактор выпуска **С. А. Овеснов**

© Редакционная коллегия, 2025

Адрес учредителя и издателя:
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;
Тел.: 8 (342)2396435; E-mail: info@psu.ru
Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства «Урал-Пресс»
<https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>. Подписной индекс 41000
Адрес редакции: 614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15;
Тел.: 8 (342)2396233
E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru
Сайт: press.psu.ru/index.php/bio

Журнал зарегистрирован в Федеральной службе по надзору в сфере связи, информационных технологий и массовых коммуникаций. Свид. о регистрации средства массовой информации ПИ № ФС 77-66484 от 14 июля 2016 г.

Editorial Board

- V. S. Artamonova*, Dr. Biol. Sc., Institute of Soil Science and Agrochemistry of the SB RAS, Novosibirsk, Russia
O. Yu. Baranov, Dr. Biol. Sc., Institute of Forest of the NAS of Belarus, Gomel, Belarus
O. G. Baranova, Dr. Biol. Sc., Botanical Institute of the RAS, St. Petersburg, Russia
V. D. Bogdanov, Dr. Biol. Sc., Corresponding Member of the RAS, Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
M. V. Vinarski, Dr. Biol. Sc., St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia
O. V. Dolgikh, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia
S. A. Zamorina, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
E. V. Zinoviev, Dr. Med. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
R. A. Kalendar, Cand. Biol. Sc. "National Laboratory Astana", Nazarbaev University, Nur-Sultan, Kazakhstan
E. A. Korkotyan, Cand. Biol. Sc. Weizmann Institute of Science, Rehovot, Israel
N. Christofi, PhD, Edinburgh Napier University, Edinburgh, Great Britain
A. I. Litvinenko, Dr. Biol. Sc., State agrarian University of Northern TRANS-Urals, Tyumen, Russia
P. B. Mikhhev, PhD, Perm State University, Perm, Russia
E. G. Plotnikova, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
D. V. Politov, Dr. Biol. Sc., Vavilov Institute of General Genetics of the RAS, Moscow, Russia
A. V. Puzanov, Dr. Biol. Sc., Institute for Water and Environmental Problems of the SB RAS, Barnaul, Russia
M. B. Raev, Dr. Biol. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
E. V. Rachimova, Dr. Biol. Sc., Institute of Botany and Phytointroduction of the Committee for Forestry and Wildlife, Almaty, Kazakhstan
V. A. Chereshev, Dr. Med. Sc., Full Member of the RAS, Institute of Immunology and Physiology of UB RAS, Ekaterinburg, Russia
A. G. Shiryayev, Dr. Biol. Sc., Institute of Plant and Animal Ecology of the UB RAS, Ekaterinburg, Russia

Editors

- S. V. Boronnikova*, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. V. Gein, Dr. Med. Sc., Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
A. A. Elkin, Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
O. Z. Eremchenko, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. L. Esysunin, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
E. G. Efimik (secretary of the editorial board), Cand. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
N. V. Zaitseva, Dr. Med. Sc., Full Member of the RAS, Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia
I. B. Ivshina, Dr. Biol. Sc., Full Member of the RAS, Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the UB RAS, Perm, Russia
A. R. Ishbirdin, Dr. Biol. Sc., Bashkir State University, Ufa, Russia
M. S. Kuyukina (editor in chief), Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
S. A. Ovesnov, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
L. G. Perevedenceva, Dr. Biol. Sc., Perm State University, Perm, Russia
O. Yu. Ustinova, Dr. Med. Sc., Federal Scientific Center for Medical and Preventive Health Risk Management Technologies, Perm, Russia

Contributed editor of the issue *S. A. Ovesnov*

© Editorial Board, 2025

Founder and Publisher Address:
614068, Perm, Bukireva, 15;
Tel: 8 (342) 2396435; E-mail: info@psu.ru
For subscription, visit the catalog of Ural-Press: <https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>. Index 41000

The journal is registered with the Federal Service for Supervision of Communications, Information Technology and Mass Media. Certificate of registration of mass media PI No. FS 77-66484 dated July 14, 2016.

Editorial office address: 614068, Perm, Bukireva, 15;
Tel.: 8 (342) 2396233
E-mail: vestnik_psu_bio@mail.ru
Website: press.psu.ru/index.php/bio

Содержание

Ботаника

- Антипина Т. Г.* Особенности болотообразовательного процесса в среднетаежной подзоне Зауралья 5

- Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н.* Некоторые черты эмбриологии *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) 14

Микробиология

- Гафарова Л. Ф., Курди У., Яковлева Г. Ю., Колпаков А. И., Ильинская О. Н.* Микробиологический анализ торфяной лечебной грязи месторождения Таборли-3 21

- Кирьянова Т. Д.* Моделирование белковой структуры α -субъединицы бифенил 2,3-диоксигеназы (BphA1) штамма *R. wratislaviensis* CH628 32

- Протасова Е. М.* Биодegradация линейных полиакриламидов амидазосодержащими бактериями .. 43

- Утяганова Е. В., Юртаева Е. А., Сигарева С. С., Сергеева Е. О., Степаненко И. С., Луценко А. В.* Антимикробная активность спиртовых экстрактов из плодов моркови дикой и моркови посевной в отношении клинических штаммов грамположительных и грамотрицательных бактерий 49

- Хасанишина З. Р., Богачева Н. В.* особенностей микробиома органов малого таза на репродуктивное здоровье женщины 59

Генетика

- Азовцева А. И., Дементьева Н. В., Рябова А. Е.* Полногеномный поиск ассоциаций с показателями экстерьера царскосельской породы кур 69

- Чертков Н. В.* Оценка состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L. на Урале и прилегающих территориях с использованием двух типов молекулярных маркеров 80

Микология

- Шишигин А. С., Боталов В. С.* Мониторинг эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов (подзона южной тайги, Пермский край, Россия) 89

Иммунология

- Гейн С. В., Егорова Д. О., Королев Н. А., Логинова Н. П., Горбунова Т. И., Наговицина Е. С.* Анализ влияния бифенила, хлор/хлоргидроксифенилов и продуктов их биотрансформации на иммунный ответ и морфофункциональное состояние печени 103

Персоналии

- Шишигин А. С., Боталов В. С., Мухутдинов О. И., Шафранова Т. А.* Памяти Лидии Григорьевны Переведенцевой (1948–2024) 116

Contents

Botany

- Antipina T. G.* Features of the bog formation process in the Northern Trans-Urals 5
- Shevchenko S. V., Kuzmina T. N.* Some features of embryology *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) 14

Microbiology

- Gafarova L. F., Kurdi U., Yakovleva G. Yu., Kolpakov A. I., Ilinskaya O. N.* Microbiological analysis of peat therapeutic mud from the Taborli-3 deposit 21
- Kir'yanova T. D.* Modeling of the protein structure of the α -subunit of biphenyl 2,3- dioxygenase (BphA1) of the *R. wratislaviensis* strain CH628 32
- Protasova E. M.* Biodegradation of linear polyacrylamides by bacteria containing amidase 43
- Utyaganova E. V., Yurtaeva E. A., Sigareva S. S., Sergeeva E. O., Stepanenko I. S., Lutsenko A. V.* The antimicrobial activity of ethanolic extracts derived from the fruits of wild and cultivated carrots against clinical isolates of Gram-positive and Gram-negative bacteria 49
- Khasanshina Z. R., Bogacheva N. V.* Effects of pelvic microbiome features on female reproductive health 59

Genetics

- Azovtseva A. I., Dementieva N. V., Ryabova A. E.* Genome-wide association analysis for exterior traits in Tsarskoye Selo chicken breed 69
- Chertov N. V.* Assessment of the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L. populations in the Urals and adjacent territories using two types of highly polymorphic molecular markers 80

Mycology

- Shishigin A. S., Botalov V. S.* Monitoring of ectomycorrhizal fungi in some types of spruce forests (Sub-zone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia) 89

Immunology

- Gein S. V., Egorova D. O., Korolev N. A., Loginova N. P., Gorbunova T. I., Nagovitsyna E. S.* Analysis of the influence of biphenyl, chlorinated/chlorohydroxybiphenyls, and their biotransformation products on the immune response and morphofunctional state of the liver 103

Personalities

- Shishigin A. S., Botalov V. S., Mukhuydinov O. I., Shafranov T. A.* In memory of Lidia Grigorievna Perevedentseva (1948–2024) 116

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 561

EDN GNNBHY

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-5-13.



**Особенности болотообразовательного процесса
в Северном Зауралье**

Татьяна Геннадьевна Антипина

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия, antanya1306@mail.ru

Аннотация. На основе палеоэкологических методов изучения торфяных отложений и радиоуглеродного датирования рассмотрены этапы развития болот в Северном Зауралье в голоцене. Проведенные исследования позволили детально реконструировать историю развития болотной растительности в Северном Зауралье, выявить катастрофические события, которые привели к смене растительных сообществ на болотах и увязать их со временем. В качестве объектов исследования выбрано 3 болотных массива: Троицкий, Большой сосновый и торфяное обнажение Хорпия в долине р. Лозьвы. Показано, что процессы заболачивания в Северном Зауралье начинались в разное время. На торфянике Троицкий торфонакопление началось около 8.0 тыс. лет назад, в Большом Сосновом – около 5.7 тыс. лет назад, в пойме р. Лозьвы (участок Хорпия) – около 5.4 тыс. лет назад. Основными путями заболачивания можно считать суходольное заболачивание лесов в понижениях рельефа и заболачивание послеледниковых озер. При заболачивании озер (Большое сосновое и Троицкое) торфообразование начинается с переходной стадии, с зарастания мелководий пушицей и сфагновыми мхами. При заболачивании елового леса в условиях застойного переувлажнения (торфяник Хорпия) торфообразование начинается с накопления древесного торфа. Этапы развития растительного покрова болот обусловлены климатическими изменениями. В теплые, сухие периоды на болотах развивается древесная растительность. В период похолодания и промерзания торфяников древесные растения исчезают, взамен начинается экспансия сфагновых олиготрофных мхов.

Ключевые слова: ботанический анализ, голоцен, микрофоссилии, Северное Зауралье, реконструкция, торфяные отложения

Для цитирования: Антипина Т. Г. Особенности болотообразовательного процесса в среднетаежной подзоне Зауралья // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 5–13. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-5-13>. EDN: GNNBHY.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Ботанического сада УрО РАН.

BOTANY

Original article

Features of the bog formation process in the Northern Trans-Urals

Tatiana G. Antipina

Institute Botanic Garden of the Ural Branch of the RAS, Yekaterinburg, Russia, antanya1306@mail.ru

Abstract. The work examines the stages of development of swamps in the Northern Trans-Urals in the Holocene based on paleoecological methods of studying peat deposits and radiocarbon dating. The conducted research made it possible to reconstruct in detail the history of the development of swamp vegetation in the Northern Trans-Urals, to identify catastrophic events that led to the change of plant communities in the marshes and to link them with time. Three bog massifs were selected as objects of study: Troitsky, Bolshoy Sosnovy and the Khorpiya peat outcrop in the Lozva River valley. It is shown that the processes of swamping in the Northern Trans-Urals began at different times. Peat accumulation began in the Troitsky peat bog about 8.0 thousand years ago, in Bolshoy Sosnovyy – about 5.7 thousand years ago, in the floodplain of the Lozva River (Khorpiya section) – about 5.4 thousand years ago. The main routes of swamping can be considered to be dryland swamping of forests in low-lying areas of the relief and swamping of postglacial lakes. When lakes (Bolshoye Sosnovoe and Troitskoye) become swamped, peat formation begins with a transitional stage, with the overgrowing of shallow waters with cotton grass and sphagnum mosses. When a spruce forest becomes swampy under conditions of stagnant waterlogging (Khorpiya peat bog), peat formation begins with the accumulation of wood peat. The

stages of development of the vegetation cover of swamps are determined by climate change. During periods of cold weather and freezing of peatlands, woody plants disappear, and instead, oligotrophic sphagnum mosses begin to expand.

Keywords: botanical analysis, Holocene, microfossils, Northern Trans-Urals, reconstruction, peat deposits

For citation: Antipina T. G. [Features of the bog formation process in the Northern Trans-Urals]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 5-13. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-5-13>.

Acknowledgments: the study was conducted within the framework of the state assignment of the Institute Botanical Garden of the UB of the RAS.

Введение

Болотные экосистемы выполняют разнообразные биосферные функции: в значительной мере определяют гидрологический режим территории, служат гигантскими естественными фильтрами, поглощающими токсические вещества из атмосферы, депонируют углерод, служат местами произрастания редких видов растений. Велико значение торфяных отложений в сохранении истории развития палеоэкосистем: благодаря консервационным свойства торфа (кислая среда, отсутствие кислорода) органические остатки сохраняются по несколько тысяч лет.

Другими словами, болотные массивы являются природными архивами климатических и природных изменений. Северное Зауралье в пределах Свердловской обл. является самой заболоченной территорией – до 20% [Торфяные месторождения..., 1976]. Исследования болот Северного Зауралья начались в начале XX в. Б.Н. Городков и С.С. Неуструев [1923] описали процесс почвообразования южной части Северного Урала, который развивается по типу почв тундровой зоны. М.М. Сторожева [1960a] в течение многих лет изучала болота Северного Зауралья, описала разные типы болот и пространственные закономерности распределения их на территории между 60 и 63° с. ш. В результате проведенного исследования было выделено 19 типов эвтрофных или низинных болот; 12 – мезотрофных или переходных и 3 – олиготрофных типа болотных сообществ. В.И. Маковский в 70-е годы XX в. исследовал болотные массивы междуречья Лозьвы и Пельма, уделяя внимание вопросу происхождения и болотообразовательного процесса. Тем не менее, территория Северного Зауралья остается малоисследованной [Маковский, 1966; 1974].

Цель настоящей работы – на основе ботанического анализа торфяных разрезов восстановить этапы развития болот в Северном Зауралье в голоцене.

Материалы и методы исследования

Исследования проведены на Северном Урале на границе между восточными предгорьями и Западно-Сибирской низменностью (Туринской равнине) в пределах Свердловской обл. По лесорастительному районированию территория относится к Восточно-Североуральской обл. [Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1973]. Её рельеф увалистый, с высотами до 250–300 м. К востоку от г. Ивдель, на междуречье Лозьвы и Пельма, находится озерно-аллювиальная равнина самарского оледенения, а севернее – небольшой участок ледниковой аккумулятивной самарской равнины, граница которого пересекает р. Лозьву несколько южнее с. Бурмантова. Современный рельеф сохранил влияние ледника (моренные гряды на междуречье Лозьвы и Пельма) и мощных потоков ледниковых вод в перигляциальной области [Колесников, Зубарева, Смолоногов, 1973].

Климат континентальный. Среднемесячная температура воздуха самого холодного месяца (января) – –19°C, а среднемесячная температура самого теплого месяца (июля) – +15°C [Капустин, Корнев, 2006; Куликов, Золотарева, Подгаевская, 2013]. Продолжительность вегетационного периода 110–120 дней. На Северном Урале в год выпадает до 800 мм осадков. Реки восточного макросклона Северного Урала относятся к Обскому бассейну. Основным источником питания рек являются талые снеговые воды. В меньшей степени – дождевое. Озера эрозионного и термокарстового происхождения [Кеммерих, 1968].

Болота в основном верховые на водоразделах, эвтрофные и мезотрофные – в поймах и долинах рек. Водораздельные олиготрофные болота имеют неглубокую торфяную залежь с высокой степенью разложения торфа. Болота озерного происхождения имеют ограниченное распространение. Площади заболоченных и болотных лесов преобладают над безлесными болотными группировками. На равнинных междуречьях предгорных районов Северного Урала наблюдается заболачивание лесных суходолов и превращение лесных массивов в лесные мезотрофные и олиготрофные болота [Сторожева, 1960b].

Район исследований расположен в подзоне северной тайги в Ивдельском ботанико-географическом округе. Здесь преобладают северотаежные сосновые (с лиственницей) травяно-кустарничковые леса [Куликов, Золотарева, Подгаевская, 2013]. В качестве объектов исследования выбрано 3 болотных массива: Троицкий, Большой сосновый и торфяное обнажение Хорпия в долине р. Лозьвы (рис 1).

Разрез – торфяник Троицкий [60°07' с. ш.; 59°50' в. д., 220 м над ур. м.] представляет собой верховое болото, расположен на заболоченном берегу оз. Троицкое в 5.5 км к юго-западу от г. Североуральска.

Торфяная залежь имеет мощность 3.5 м. Современное болото сосново-кустарничково-сфагновое. На кочках высотой 50–70 см произрастают вересковые кустарнички: *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench, *Rhododendron tomentosum* Harmaja, *Andromeda polifolia* L. с примесью *Rubus chamaemorus* L. и *Vaccinium oxycoccos* L., *V. microcarpum* (Turcz. ex Rupr.) Schmalh., в напочвенном покрове преобладают сфагновые мхи (*Sphagnum*).

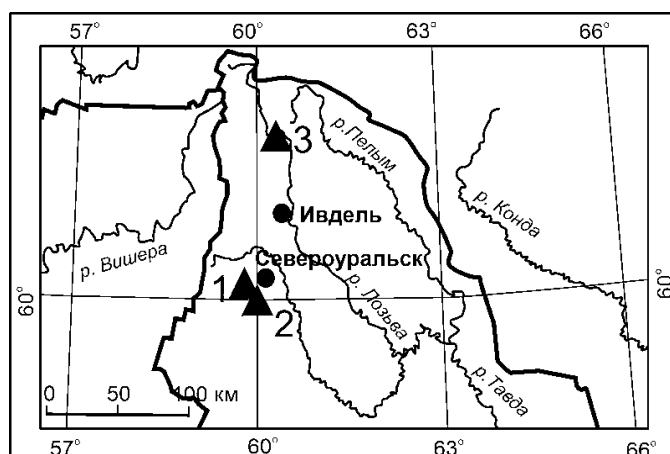


Рис. 1. Месторасположение исследованных болотных массивов:

1 – Троицкий, 2 – Большой сосновый; 3 – Хорпия

[Location of the studied mires:

1 – Troitskiy, 2 – Bolshoye Sosnovoye; 3 – Horpia]

Разрез – Большое сосновое болото [60°00' с. ш.; 59°56' в. д., 215 м над ур. м.]. Торфяное болото расположено на северо-западе Свердловской обл., в 4.5 км к северу от г. Карпинска, на водоразделе р. Вагран и Турия. В месте отбора проб мощность залежи составляет 2.3 м. Здесь сформировано сосново-кустарничково-сфагновое сообщество. В древесном ярусе произрастает *Pinus sylvestris* L., кустарничковый ярус представлен вересковыми кустарничками (*Rhododendron tomentosum*, *Chamaedaphne calyculata*, *Andromeda polifolia*, *Vaccinium oxycoccos*, *V. microcarpum*, *V. uliginosum* L., изредка *V. vitis-idaea* L.), кустарнички образуют кочки около 50 см высотой. В моховом покрове произрастает сфагнум фускум (*Sphagnum fuscum* (Schimp.) H. Klinggr).

Разрез – Береговое обнажение Хорпия [61°02' с. ш., 60°03' в. д.; 120 м над ур. м.]. Торфяник расположен на левом берегу в пойме р. Лозьвы, вблизи пос. Хорпия. Наибольшая мощность торфяного обнажения в месте отбора пробы около 3 м. Растительный покров мезотрофный. Древостой из сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) с примесью березы пушистой (*Betula pubescens* Ehrh.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). В подросте преобладает *Betula pubescens* встречается *Picea obovata* и сосна сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour). В подлеске встречаются *Sorbus aucuparia* L., *Prunus padus* L., *Lonicera* sp., *Salix*; редко – *Alnus incana* (L.) Moench. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются: *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. oxycoccos*, *Empetrum nigrum* L., *Rubus chamaemorus*, *R. arcticus* L. и др., в моховом покрове присутствуют зеленые мхи (*Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Sw. ex anon., *Brachytecium* sp.) и сфагновые мхи с преобладанием *Sphagnum fuscum*.

Полевые исследования. Для взятия образцов в торфомассиве выбиралась наибольшая толщина отложений на основе анализа данных торфоразведки [Торфяные месторождения..., 1976]. Местонахождения всех разрезов фиксировались с помощью навигатора Garmin GPSmap 62s. В месте отбора образцов проводилось геоботаническое описание современной растительности. Отбор образцов из торфяной залежи и обработка их в лабораторных условиях производились с учетом требований ГОСТ¹. Для отбора образцов использовался бур Eijkelkamp (Голландия). Образцы торфяных отложений отбирались сплошной колонкой с интервалом 5–7 см.

Методы лабораторных исследований. Подготовка образцов к ботаническому анализу производилась по методике ГОСТ 28245-89. Микроскопическое исследование микрофоссилий торфа производилось на микроскопе AXIO Scope A1 ZEISS при 100–200-кратном увеличении. Таксономическая принад-

¹ ГОСТ 28245-89. Торф. Методы определения ботанического состава и степени разложения. М.: Стандартинформ, 2006. 7 с.

лежность встреченных в поле зрения микрофоссилий определялась с помощью атласов микрофотографий и определителей [Богданов, 1951; Домбровская, Коренева, Тюремнов, 1959].

В ходе исследования был выявлен 51 вид сосудистых растений. Латинские названия цветковых растений приведены в соответствии с World Checklist of Vascular Plants [WCVP, 2022].

По результатам определения строилась диаграмма, отражающая участие каждого таксона в общей сумме в процентах в программах TILIA-2 и TILIA-GRAPH [Grimm, 1992].

По составу растений, определенных по микроостаткам в торфе, выделялись группы торфов и тип торфяной залежи [Денисенков, 2000]), обобщенная стратиграфия отражена в каждой диаграмме в колонке «Литоология». Условные обозначения приведены в описании к рис. 2.

Радиоуглеродное датирование. Для расчета абсолютного возраста слоев в каждом разрезе были отобраны образцы на радиоуглеродное датирование весом около 400 г (таблица). Анализ и расчет абсолютного возраста образцов производился в лабораториях: ГИН – Геологический институт РАН, г. Москва; IGAN – ЦКП «Лаборатория радиоуглеродного датирования и электронной микроскопии» Института географии РАН; ЛУ – Санкт-Петербургский государственный университет, Институт Наук о Земле, лаборатория палеогеографии и геохронологии четвертичного периода (г. Санкт-Петербург).

Результаты радиоуглеродного датирования [Results of radiocarbon dating (14-C yr BP)]

№ п/п	Лабораторный номер	Глубина, см	Датируемый материал	¹⁴ C дата, лет	Календарный возраст, лет назад (IntCal20)
Троицкий (скважина)					
1	IGAN-7618	185–190	Торф	5620±80	6414±85
2	IGAN-7619	250–260	Торф	6500±90	7399±88
3	IGAN-7620	260–270	Торф	6760±90	7615±80
4	IGAN-	325–335	Глина	8060±140	8951±210
Большое сосновое болото					
5	ГИН-13875	90–105	Торф	1430 ±100	1335±102
6	ГИН-13876	160–170	Торф	3700±90	4048±134
7	ГИН-13877	220–227	Сапропель	4990±90	5741±101
Разрез Хорпия 1					
8	ЛУ-6431	100–105	Торф	2010±50	1947±69
9	ЛУ-6430	163–172	Торф	3560±110	3857±155
10	ЛУ-6428	240–250	Торф	4520±70	5160±118

Все даты приводятся калиброванными по IntCal20. Для построения глубинно-возрастной модели использовался пакет “Bchron” в среде R. В тексте значения представлены в формате тысяч календарных лет назад. Для всех датированных разрезов был определен возраст каждого слоя и время изменений стратиграфии. Расчетный калиброванный возраст использовался для возможности корреляции хронологии синхронных событий.

Результаты и их обсуждение

Ботанический анализ торфяных отложений изученных разрезов

Разрез Троицкий (скважина). Диаграмма ботанического состава (рис. 2) отражает динамику развития болота. В исследуемом разрезе донные озерные отложения представлены глинами (нижние 10 см). Аккумуляция органических отложений (сапропель) началась около 8.9 тыс. кал. (калиброванных) лет назад (л. н.). Озерная стадия продолжалась до 8.0 тыс. кал. л. н.

С 8.0 тыс. кал. л. н. началось заселение водоема сфагновыми мхами и его заторфывание.

Около 7.6 тыс. кал. л. н. мелководья стали зарастать прибрежными макрофитами: вейниками (*Calamagrostis* sp.), рогозом (*Typha* sp.), хвощом (*Equisetum* sp.), появились осоки (*Carex* sp.) и пушица (*Eriophorum* sp.). Постепенно исчезла водная гладь, часть водоема превратилась в низинное болото.

Период 7.3–6.6 тыс. кал. л. н. характеризуется колебаниями гидрологического режима. В более влажные периоды преобладали сообщества со сфагновыми мхами, в более сухие – с пушицей.

С 6.6 по 3.7 тыс. кал. л. н. в развитии болота был стабильный период, преобладали сфагновые сообщества с формированием слоя магелланикум-торфа мощностью 90 см. С 3.7 тыс. кал. л. н. в условиях позднеголоценового похолодания [Маковский, 1966], происходит смена сфагновых группировок – начинает доминировать сфагнум фускум, накапливается комплексный верховой торф.

Около 2.5 тыс. кал. л. н. с потеплением и повышением сухости произошло падение уровня болотных вод и осушение торфяника. Здесь появляется *Pinus sylvestris*, вересковые кустарнички. С этим периодом связано формирование слоя древесного торфа.

Выпадение древесной растительности около 1.6 тыс. кал. л. н. возможно произошло из-за похолодания и промерзания грунтов [Маковский, 1966 и др.]. Возможно, за счет вертикального прироста торфа и ухода от грунтового питания на болоте началась экспансия сфагнома бурого (*Sphagnum fuscum*). Слой фускум торфа накапливался в период 1.6–0.6 тыс. кал. л. н. в условиях повышения континентальности климата.

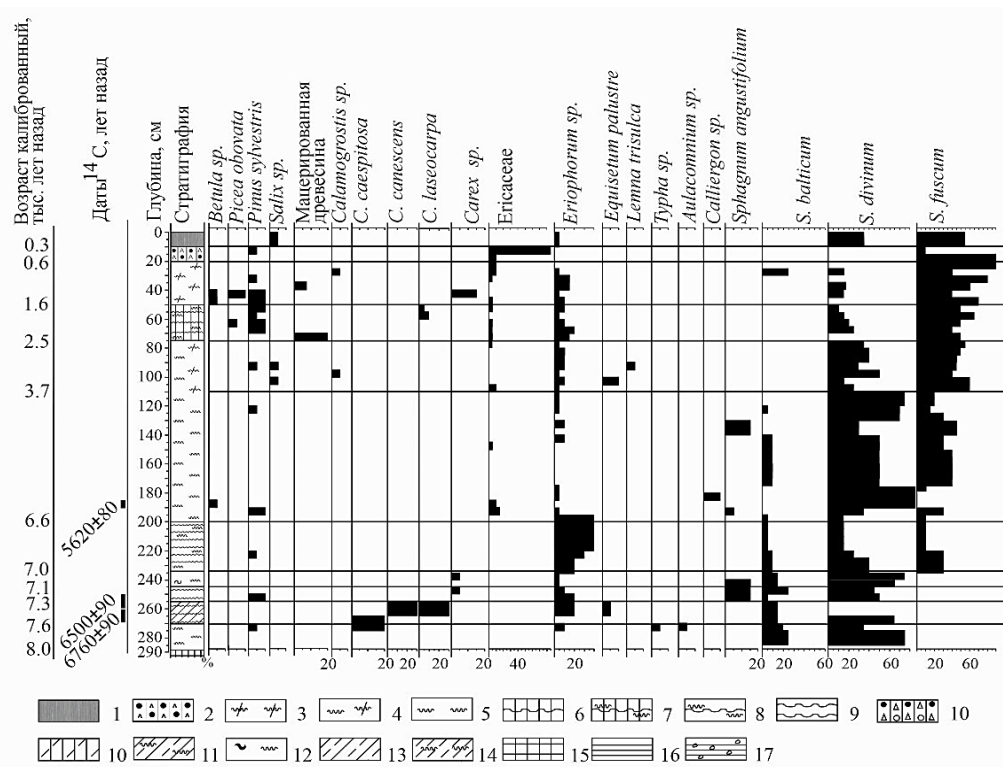


Рис. 2. Диаграмма ботанического состава разреза Троицкий:

1 – моховой очес; верховые виды торфа: 2 – кустарничковый; 3 – фускум-торф; 4 – комплексный; 5 – магелланикум торф; 6 – древесно-пушицевый; переходные виды торфа: 7 – древесно-пушицево-сфагновый; 8 – пушицево-сфагновый; 9 – пушицевый; 10 – березово-еловый; 11 – гипново-осоково-сфагновый; низинные виды торфа: 12 – мочажинный сфагновый; 13 – гипново-осоковый; 14 – гипново-сфагновый; 15 – сапропель; 16 – глина; 17 – глина с дресвой

[Plant macrofossil diagram for Troitsky site:

1 – moss waste; high-moor peat types: 2 – dwarf shrub peat; 3 – fuscum peat; 4 – complex; 5 – magellanicum peat; 6 – wood-cotton grass; transitional peat types: 7 – wood-cotton grass-sphagnum; 8 – cotton grass-sphagnum; 9 – cotton grass; 10 – birch-spruce; 11 – hyponum-sedge-sphagnum; lowland peat types: 12 – sphagnum hollow peat; 13 – hyponum-sedge; 14 – hyponum-sphagnum; 15 – sapropel; 16 – clay; 17 – clay with gruss]

Современная растительность сформировалась в последние 600 лет, на болоте распространены сосново-кустарничково-сфагновые сообщества. В настоящее время такие фитоценозы опоясывают центральную часть озера.

Разрез Большое сосновое. В понижении рельефа на водоупорных глинах в условиях избыточного увлажнения началось заболачивание участка по типу согры (рис. 3). Это происходило около 6 тыс. кал. л. н. Переувлажненность субстрата привела к формированию пушицевого болота с порослью березы и ели и сфагновыми мхами типа согры. Нижняя часть торфяной залежи сложена древесно-пушицевым торфом.

Около 4.8 тыс. кал. л. н. с понижением уровня болотных вод на данном участке произрастала *Pinus sylvestris* с пушицей. В это время сформировался переходный древесный торф.

Кратковременное сухое похолодание около 4.2–3.9 тыс. кал. л. н. привело к еще большему обсыханию или промерзанию торфяника. В этот период накапливался пушицево-сосновый слой торфа.

В период 3.9–2.8 тыс. кал. л. н. происходит зарастание участка сосной, вересковыми кустарничками, пушицей и сфагновыми мхами, доминирует сообщество сосняк кустарничково-сфагновый с пушицевыми мочажинами, аккумулируется сосново-кустарничково-сфагновый верховой торф.

С 2.8 до 1.8 тыс. кал. л. н., в условиях похолодания или промерзания грунтов, происходит угнетение древостоя, сосна выпадает, распространение получают пушицево-сфагновые сообщества, накапливается пушицево-сфагновый верховой торф.

С 1.4 тыс. кал. лет назад с деградацией мерзлоты на болоте доминирует сфагнум фускум (*Sphagnum fuscum*), верхняя часть залежи (90 см) представлена малоразложившемся фускум торфом.

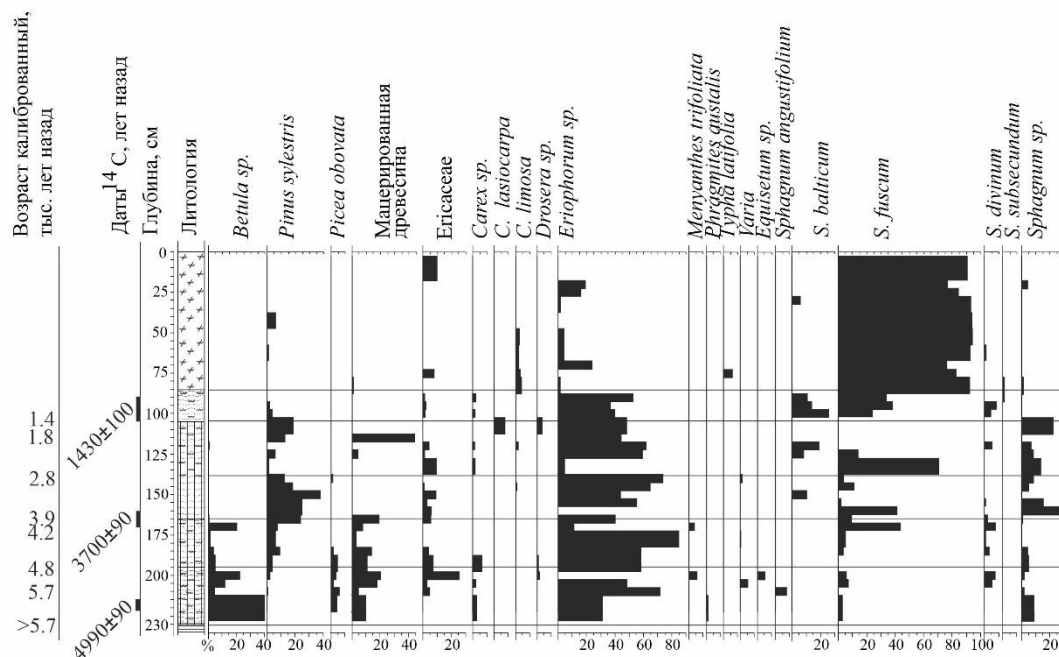


Рис. 3. Диаграмма ботанического состава разреза Большое сосновое болото

[Plant macrofossil diagram for Bolshoye Sosnovoye mire]

Таким образом, болото с момента начала торфообразования прошло стадии переходную и затем верховую, что в целом типично для среднетаежной зоны Северного Зауралья.

Разрез Хорпия. Стратиграфия разреза представлена на рис. 4. Образование торфяника началось с заболачивания суходольного елового леса с участием зеленых мхов. В слое 295–265 см древесных остатков ели (*Picea obovata*) вместе с мацерированной древесиной до 90 % (рис. 4). Нижний слой торфа (265–245 см) древесный, сложен остатками древесины ели (*Picea obovata*) и сосны (*Pinus sylvestris*), а также ивы (*Salix*), из споровых до 30%. Такой состав растительных остатков указывает на условия избыточного переувлажнения напочвенного лесного покрова в период до 5.1 тыс. кал. л. н.

Выше, на глубине 250–200 см находится слой елово-березового торфа. Высокое содержание мацерированной древесины (30–60%) и фоссилии сфагнового мха (*Sphagnum divinum*) указывает на переувлажненность субстрата. В период 5.1 и 4.3 тыс. кал. л. н. были влажные и теплые условия, на месте разреза существовала березово-еловая согра.

В период 4.3–4.0 тыс. кал. л. н. промерзание грунтов при сухом похолодании могло привести к выпадению древостоя. Слой на глубине 200–185 см, сложенный сфагновым мочажинным торфом, мог сформироваться после оттаивания мерзлого грунта. После оттаивания небольшого верхнего слоя сфагновые мхи распространились на болоте [Прейс, 2015; Антипина, Прейс, Зенин, 2019]. Наши данные подтверждают сухое похолодание – событие 4.2 ка, описанное в многочисленных публикациях по Восточно-Европейской равнине, Уралу и Западно-Сибирской низменности [Хотинский, 1977; Никифорова, 1982; Бляхарчук, 2012; Масленникова, Дерягин, Удачин, 2012; Новенко, 2016; Rapova, Antipina, 2016 и др.].

После 4.0 тыс. кал. л. н. происходит восстановление древостоя после сухого потепления. Слой 185–150 см представлен фоссилиями сосны (*Pinus sylvestris*), ели (*Picea obovata*), березы (*Betula pubescens*) и вересковыми кустарничками (*Ericaceae*).

На глубинах 150–110 см аккумулируется слой гипново-сфагновый торф, в составе которого встречаются остатки гипновых мхов (*Aulacomnium acuminatum* (Lindb. & Arnell) Kindb., *Meesia triquetra* (Jolycl.) Ångstr., *Calliergon sarmentosum* Wahlenb. Kindb., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske и др.). Отсутствие древесных остатков и наличие гипновых мхов в период с 3.2 тыс. кал. л. н. указывает на возможное промерзание торфяника и на повышение увлажненности после оттаивания. Подобные события описаны для Северного Зауралья В. И. Маковским [1966].

С 2.1 тыс. кал. л. н. в условиях небольшого потепления на болоте появляются осоки (*Carex* sp.), формируется гипново-осоково-сфагновый переходный торф.

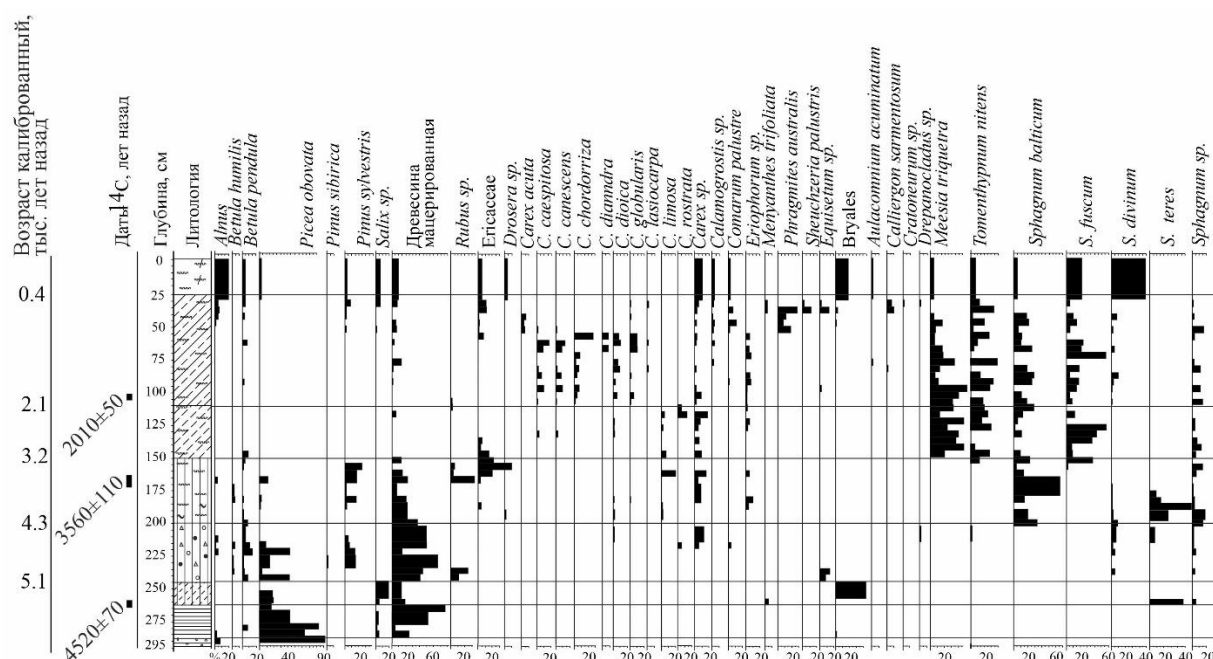


Рис. 4. Диаграмма ботанического состава берегового торфяного обнажения Хорпия

[Plant macrofossil diagram for Horpia coastal outcrop]

Современная растительность сформировалась в последние 400 лет; болотное сообщество сформировалось как мезотрофное сфагновое болото с древостоем из сосны (*Pinus sylvestris*), ели (*Picea obovata*), березы пушистой (*Betula pubescens*) и хорошо выраженным кустарниковым ярусом.

Заключение

Исследованные разрезы на Северном Урале, расположенные в подзоне северной тайги, в истории развития имеют ряд общих региональных черт. Большое распространение суглинков приводит к переувлажнению грунтов и суходольному заболачиванию (Большое сосновое и Хорпия). Незначительная мощность эвтрофной стадии определяется климатическими условиями и широтным положением.

Торфонакопление началось в разное время. В разрезе Троицкий процесс накопления торфа начался около 8.0 тыс. л. н. В Большом сосновом торфянике накопление органики началось около 5.7 тыс. л. н., а в пойме р. Лозьвы (разрез Хорпия) – около 5.4 тыс. л. н.

Основными путями заболачивания можно считать суходольное заболачивание лесов в понижениях рельефа и заболачивание послеледниковых озер. При заболачивании озер (Большое сосновое и Троицкое) торфообразование начинается с переходной стадии, с зарастания мелководий пушицей и сфагновыми мхами. При заболачивании суходольного елового леса в условиях застойного переувлажнения (торфяник Хорпия) торфообразование начинается с накопления древесного торфа.

На развитие болот оказывали влияние мерзлотные процессы: в теплые, более сухие периоды происходит облесение болот, в период похолодания и промерзания торфяников древостой угнетается и начинается экспансия сфагновых олиготрофных мхов. В конце среднего – начале позднего голоцена (3000–2500 л. н.) на территории Европейской части России, Урала и Западной Сибири отмечается похолодание. Это привело к смещению границ природных подзон и многолетней мерзлоты на юг [Маковский, 1966]. Последующее потепление привело к распространению березы пушистой и вторичной экспансии лесообразующих пород. Появление сфагновых мхов в разрезах объясняется деградацией мерзлоты, повышением увлажненности территории и заболачиванием водораздельных понижений.

Похолодание около 300 л. н. снова активизировало развитие мерзлоты на междуречье и способствовало деградации древесного полога. Это событие проявилось в болотном массиве Троицкий. За последние 300 лет после малого ледникового похолодания в Северном Зауралье сформировались современные болотные сообщества. Наши данные согласуются с общей схемой болотообразования описанной В.И. Маковским [1966] для болотных массивов Кершальский, Черный Яр Лозьва-Пельмского междуречья.

Список источников

1. Антипина Т.Г., Панова Н.К., Корона О.М. Голоценовая динамика растительности и природных условий на Восточном склоне Северного Урала // *Экология*. 2014. № 5. С. 353–361. DOI: 10.7868/S0367059714050023 EDN: SKIBQL.
2. Антипина Т.Г., Прейс Ю.И., Зенин В.Н. Динамика лесной растительности и климата в южной тайге Западной Сибири в позднем голоцене по данным спорово-пыльцевому анализу и AMS-датирования торфяного разреза Болтное // *Экология*. 2019. № 5. С. 356–364. DOI: 10.1134/S0367059719050032.
3. Бляхарчук Т.А. Новые палеопалинологические данные о динамике растительного покрова и климата Западной Сибири и прилегающих территорий в голоцене. Новосибирск: Гео, 2012. 139 с.
4. Богданов П.Л. Определитель споровых лесных растений травяного и мохового покрова. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1951. 32 с.
5. Городков Б.Н., Неуструев С.С. Почвенные районы Уральской области // Урал: технико-экономический сборник. Екатеринбург, 1923. Вып. 5. С. 3–90.
6. Денисенков В.П. Основы болотоведения: учеб. пособие. СПб., 2000. 224 с.
7. Домбровская А.В., Коренева М.М., Тюремнов С.Н. Атлас растительных остатков, встречаемых в торфе. М.: Госэнергоиздат, 1959. 363 с.
8. Капустин В.Г., Корнев И.Н. География Свердловской области: учеб. пособие. Екатеринбург: Со-крат, 2006. 400 с.
9. Кеммерих А.О. Воды // Урал и Приуралье. М.: Наука, 1968. С. 118–157.
10. Колесников Б.П., Зубарева Р.С., Смолоногов Е.П. Лесорастительные условия и типы лесов Свердловской области: практ. рук-во. Свердловск, 1973. 176 с.
11. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области. Екатеринбург, 2013. 612 с.
12. Маковский В.И. О возрасте торфяников и формировании лесной растительности в подзоне северной тайги (междуречье Лозьвы и Пелыма) // Вопросы физиологии и геоботаники. Свердловск, 1966. Вып. 4. С. 53–63.
13. Маковский В.И. Подзональные особенности болотных массивов таежного Зауралья // Типы болот СССР и принципы их классификации. Л.: Наука, 1974. С. 154–161.
14. Масленникова А.В., Дерягин В.В., Удачин В.Н. Корреляция голоценовых разрезов донных отложений озер Южного и Среднего Урала // Вестник института Геологии Коми научного центра РАН. 2012. № 3. С. 6–8. EDN: PQLVPV
15. Никифорова Л.Д. Динамика ландшафтных зон голоцена северо-востока Европейской части СССР // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. М.: Наука, 1982. С. 154–162.
16. Новенко Е.Ю. Изменения растительности и климата Центральной и Восточной Европы в позднем плейстоцене и голоцене в межледниковые и переходные этапы климатических макроциклов. М.: ГЕОС, 2016. 228 с.
17. Прейс Ю.И. Палеокриогенные процессы в торфяных отложениях юго-востока Западной Сибири // Арктика, Субарктика: мозаичность, контрастность, вариативность криосферы: тр. междунар. конф. Тюмень, 2015. С. 305–308.
18. Сторожева М.М. К типологии болот Северного Зауралья // Труды института биологии УФ АН СССР. 1960а. Вып. 14. С. 67–81.
19. Сторожева М.М. Особенности болотообразовательного процесса в Северном Зауралье // Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического общества. Свердловск, 1960б. С. 89–95.
20. Торфяные месторождения Свердловской области. М., 1976. 500 с.
21. Хотинский Н.А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 199 с.
22. Grimm E.C. TILIA and TILIA. GRAPH: PC spreadsheet and graphics program // 8th International palynological congress. Program and abstracts // Aix-en-Provence, France. 1992. P. 56.
23. Panova N.K., Antipina T.G. Late Glacial and Holocene environmental history on the eastern slope of the Middle Ural Mountains, Russia // *Quaternary International*. 2016. Vol. 420. P. 76–89.
24. WCVP. 2022. The World Checklist of Vascular Plants. URL: <https://wcvp.science.kew.org/> (дата обращения: 20.11.2024).

References

1. Antipina T.G., Panova N.K., Korona O.M. [Holocene Dynamics of Vegetation and Environmental Conditions on the Eastern Slope of the Northern Urals]. *Russian Journal of Ecology*. Vol. 45, No. 5 (2014): pp. 351–358.
2. Antipina T.G., Preis Y.I., Zenin V.N. [Dynamics of forest vegetation and climate in the Southern taiga of Western Siberia in the late holocene according to spore–pollen analysis and AMS dating of the peat bog]. *Russian Journal of Ecology*. Vol. 50, No. 5 (2019): pp. 445–452.
3. Bliakharchuk T.A. *Novye paleopalynologičeskie dannye o dinamike rastitel'nogo pokrova i klimata Zapadnoj Sibiri i priliegajuščih territorij v golocene* [New paleopalynological data on the dynamics of vegetation cover and climate of Western Siberia and adjacent territories in the Holocene]. Novosibirsk, Geo Publ., 2012. 139 p. (In Russ.).

4. Bogdanov P.L. *Opredelitel' sporovych lesnykh rastenij travjanogo i mochovogo pokrova*. [Identification guide of spore-bearing forest plants of grass and moss cover]. Moscow, Leningrad. 1951. 32 p. (In Russ.).
5. Gorodkov B.N., Neustruev S.S. [Soil regions of the Ural region]. *Ural: Tekhniko-èkonomičeskij sbornik* [Ural: technical and economic collection]. Yekaterinburg, 1923, Iss. 5, pp. 3-90. (In Russ.).
6. Denisenkov V.P. *Osnovy bolotovedeniya* [Fundamentals of bog science: Textbook]. St-Peterburg, 2000. 224 p. (In Russ.).
7. Dombrovskaya A.V., Koreneva M.M., Tyuremnov S.N. *Atlas rastitel'nykh ostatkov, vstrečаемых в торфе* [Atlas of Vegetative Remains Marked in Peat]. Moscow, Leningrad, 1959. 363 p. (In Russ.).
8. Kapustin V.G., Kornev I.N. *Geografija Sverdlovskoj oblasti* [Geography of the Sverdlovsk region: a textbook for basic and secondary schools]. Ekaterinburg, 2006. 400 p. (In Russ.).
9. Kemmerih A.O. *Vody* [Waters]. *Ural i Priural'e* [Urals and the Urals]. Moscow, Nauka Publ., 1968, pp. 118-157. (In Russ.).
10. Kolesnikov B.P., Zubareva R.S., Smolonogov E.P. *Lesorastitel'nye uslovia i tipy lesov Sverdlovskoj oblasti* [Forest conditions and types of forests in the Sverdlovsk region. A practical guide]. Sverdlovsk, 1973. 176 p. (In Russ.).
11. Kulikov P.V., Zolotareva N.V., Podgaevskaya E.N. *Endemičnye rastenija Urala vo flore Sverdlovskoj oblasti* [Endemic plants of the Urals in the flora of the Sverdlovsk region]. Ekaterinburg, 2013. 612 p. (In Russ.).
12. Makovskij V.I. [On the age of peat bogs and formation of forest vegetation in the northern taiga subzone (the Loz'va – Pelym interfluve)]. *Voprosy fiziologii i geobotaniki* [Questions of physiology and geobotany. Iss. 4]. Sverdlovsk, 1966, pp. 53-63. (In Russ.).
13. Makovskij V.I. [Subzonal features of the peat massifs of the taiga Trans-Urals]. *Tipy bolot SSSR i principy ich klassifikacii* [Types of peat of the USSR and principles of their classification]. Leningrad, Nauka Publ., 1974, pp. 154-161. (In Russ.).
14. Maslennikova A.V., Udachin V.N., Anfilogov V.N., Deryagin V.V. [Lake sediments correlation of South and Middle Ural lakes]. *Vestnik instituta Geologii Komi naučnogo centra RAN*. No. 3 (2012): pp. 6-8. (In Russ.).
15. Nikiforova L.D. [Dynamics of Holocene landscape zones of the north-east of the European part of the USSR]. *Razvitie prirody territorii SSSR v pozdnem plejstocene i golocene* [Development of nature on the territory of the USSR in the late Pleistocene and Holocene]. M., 1982, pp. 154-162. (In Russ.).
16. Novenko E.Yu. *Izmenenija rastitel'nosti i klimata Central'noj i Vostočnoj Evropy v pozdnem plejstocene i golocene v mežlednikovye i perechodnye ètapy klimatičeskikh makrociklov* [Changes in vegetation and climate of Central and Eastern Europe in the late Pleistocene and Holocene during interglacial and transitional stages of climatic macrocycles]. Moscow, GEOS Publ., 2016. 228 p. (In Russ.).
17. Prejs Yu.I. [Paleocryogenic processes in peat deposits of the south-east of Western Siberia]. *Arktika, Subarktika: mozaičnost', kontrastnost', variativnost' kriosfery* [Arctic, Subarctic: mosaic, contrast, variability of the cryosphere: Proc. int. conf.]. Tyumen', 2015, pp. 305-308. (In Russ.).
18. Storozheva M.M. [To the typology of bogs in the northern Trans-Ural region]. *Trudy instituta biologii UF AN SSSR*. Iss. 14 (1960a): pp. 57-81. (In Russ.).
19. Storozheva M.M. [Peculiar properties of the peat-forming process in the Northern Trans-Ural region]. *Zapiski Sverdlovskogo otdelenija Vsesojuznogo botaničeskogo obščestva* [Notes of the Sverdlovsk branch of the All-Union Botanical Society]. Sverdlovsk, 1960b, pp. 89-95. (In Russ.).
20. *Torfjanye mestoroždenija Sverdlovskoj oblasti* [Peat deposits of the Sverdlovsk region]. Moscow, 1976. 500 p. (In Russ.).
21. Hotinskij N.A. *Golocen Severnoj Evrazii* [Holocene of Northern Eurasia]. Moscow, Nauka Publ., 1977. 199 p. (In Russ.).
22. Grimm E.C. TILIA and TILIA. GRAPH: PC spreadsheet and graphics program. 8th International palynological congress. Program and abstracts. Aix-en-Provence, France. 1992. P. 56.
23. Panova N.K., Antipina T.G. Late Glacial and Holocene environmental history on the eastern slope of the Middle Ural Mountains. *Quaternary International*. Russia. V. 420 (2016): pp. 76-89.
24. WCVP. 2022. The World Checklist of Vascular Plants. URL: <https://wcvp.science.kew.org/> (accessed 20.11.2024).

Статья поступила в редакцию 20.12.2024; одобрена после рецензирования 27.12.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 20.12.2024; approved after reviewing 27.12.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторе

Т. Г. Антипина – научный сотрудник.

Information about the author

T. G. Antipina – research assistant.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.573. 41: 581.3

EDN JBEVLV

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-14-20



**Некоторые черты эмбриологии *Campanula alliariifolia* Willd.
(Campanulaceae)**

Светлана Васильевна Шевченко^{1✉}, Татьяна Николаевна Кузьмина²

^{1,2} Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, Крым, Ялта, Никита, Россия

^{1✉} shevchenko_nbs@mail.ru

² tkuzmina@rambler.ru

Аннотация. Представлены результаты изучения строения мужской и женской генеративных сфер колокольчика чесночницелистного *Campanula alliariifolia* Willd. (сем. Campanulaceae). Растительный материал для изучения процессов развития микро- и мегаспорангиев собирали на берегу реки Фиадгон в Куртатинском ущелье (Северная Осетия), а также в районе г. Гагра (Абхазия). Установлено, что тип формирования стенки микроспорангия центробежный, тапетум является результатом развития первичного париетального слоя. Сформированная стенка микроспорангия состоит из эпидермы, эндотеция, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума. Стенка зрелого пыльника представлена сплюснутыми клетками эпидермиса и эндотеция с фиброзными утолщениями. Тетрады микроспор образуются симультанно. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые. Гинецей представлен множеством анатропных, унитегмальных, медионуцеллятных, фуникулярных семязачатков. Развивается интегументальный тапетум, достигающий до уровня апекса яйцеклетки и охватывающий примерно ¾ зародышевого мешка. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, халазальная из которых развивается в зародышевый мешок. Зародышевый мешок удлинённый, микропиле длинное, узкое, прямое. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум. Незначительное число аномалий в развитии мужских и женских элементов позволяет предположить возможность формирования полноценных семян.

Ключевые слова: *Campanula alliariifolia*, микроспорангий, пыльцевые зерна, семязачаток, зародышевый мешок

Для цитирования: Шевченко С. В., Кузьмина Т. Н. Некоторые черты эмбриологии *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 14–20. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-14-20>. EDN

Благодарности: выражаем сердечную благодарность д.б.н. Николаю Борисовичу Ермакову за предоставленные нам растительные материалы, собранные им в августе 2023 г. в районе г. Гагры.

BOTANY

Original article

**Some features of embryology *Campanula alliariifolia* Willd.
(Campanulaceae)**

Svetlana V. Shevchenko^{1✉}, Tatyana N. Kuzmina²

^{1,2} Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre RAS, Crimea, Yalta, Nikita, Russia

^{1✉} shevchenko_nbs@mail.ru

² tkuzmina@rambler.ru

Abstract. The paper presents the results of studying the structure of the male and female generative spheres of the campanula *Campanula alliariifolia* Willd. (family Campanulaceae). Plant material for studying the processes of development of micro- and megasporangium was collected on the banks of the Fiadgon River in the Kurtatinsky Gorge, as well as in the area of the city of Gagra. It has been established that the type of formation of the microsporangium wall is centrifugal; the tapetum is the result of the development of the primary parietal layer. The formed wall of the microsporangium consists of the epidermis, endothecium, one, sometimes two middle layers and a secretory tapetum. The wall of a mature anther is represented by flattened cells of the epi-

dermis and endothecium with fibrous thickenings. Tetrads of microspores are formed simultaneously. Mature pollen grains are 2-celled, 3-pore, 4-pore, and occasionally even 5-pore. The gynoecium is represented by many anatropic, unitegmal, medianucellate, funicular ovules. An integumental tapetum develops, reaching the level of the apex of the egg and covering approximately $\frac{3}{4}$ of the embryo sac. As a result of meiosis, a linear tetrad of megaspores is formed, the chalazal of which develops into the embryo sac. The embryo sac is elongated, the micropyle is long, narrow and straight. A postament and podium are formed at the base of the embryo sac. A small number of anomalies in the development of male and female elements suggests the possibility of the formation of full-fledged seeds.

Keywords: *Campanula alliariifolia*, microsporangium, pollen grains, ovule, embryo sac

For citation: Shevchenko S. V., Kuzmina T. N. [Some features of embryology *Campanula alliariifolia* Willd. (Campanulaceae)]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 14-20. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-14-20>.

Acknowledgments: we would like to express our heartfelt gratitude to Nikolai Borisovich Ermakov, Doctor of Biological Sciences, for providing us with the plant materials he collected in August 2023 in the Gagra region.

Введение

Campanula alliariifolia Willd. – колокольчик чесночницелистный (= к. бледноохряный) – представитель семейства Campanulaceae. Согласно данным The World Flora Online, его синонимами являются *Campanula lamiifolia* var. *albotomentosa* Rupr. и *Medium alliariifolium* (Willd.) Spach., последний – это причерноморско-средиземноморский вид, произрастает в Малой Азии и на Кавказе. По сведениям литературы, в России *Campanula alliariifolia* произрастает в регионе южнее от Волгоградской обл. Вид включен в Красную книгу Волгоградской области РФ. Целью данной работы было выявление особенностей формирования мужских и женских генеративных структур *Campanula alliariifolia* и его возможностей семяобразования.

Материалы и методы исследований

Campanula alliariifolia – многолетнее растение с прямостоячими простыми стеблями. Отличается продолжительным цветением в июне – августе. Основной растительный материал для изучения эмбриологии нами был собран в сентябре 2020 г. в Алагирском р-не на берегу р. Фиагдон в Кадаргаванском каньоне Куртатинского ущелья (Северная Осетия). В 2023 г. д.б.н. Николай Борисович Ермаков предоставил нам некоторый растительный материал, который он собирал в августе в районе г. Гагры.

Эмбриологические исследования проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятым методикам [Ромейс, 1954; Паушева, 1988]. Препараты с толщиной срезов до 10–12 μm окрашивали метиловым зеленым и пиронином, а также гематоксилином по Гейденгайну с подкраской алциановым синим [Шевченко и др., 1986; Шевченко, Чеботарь, 1992; Жинкина, Воронова, 2000]. Для фиксации бутонов разной величины, цветков и завязей использовали фиксаторы Карнуа (6:3:1) и Чемберлена (спирт этиловый 70% – 90 частей, формалин 40% – 5 частей и ледяная уксусная кислота – 5 частей). Парафиновые срезы толщиной 8–10 μm получали с помощью ротационного полуавтоматического микротомы RMD-3000 (Россия). Анализ постоянных препаратов проводили с помощью микроскопа AxioScore A.1 (Carl Zeiss). Для каждой стадии развития анализировали не менее 100 препаратов. Микрофотографии получены с помощью системы анализа изображения AxioCamERc 5s (Carl Zeiss).

Результаты и их обсуждение

Обычно *C. alliariifolia* произрастает в зарослях степных кустарников, по опушкам, на каменистом или песчаном субстрате. Это травянистое растение высотой от 30 до 65 см, с прямостоячими стеблями. Стебель большей частью простой, шероховатый, листья покрыты короткими волосками. Стеблевые листья сердцевидные, сердцевидно-овальные или овальные, неравногородчато-пильчатые; нижние прикорневые – треугольно-сердцевидные, с черешками; верхние – сидячие, продолговато-ланцетные, снизу густо бархатисто-опушенные. Цветки длиной от 22 до 26 мм, на цветоножках, собраны в малоцветковую одностроннюю кисть (рис. 1.).

Венчик желтовато-белый, крупный (ширина отгиба до 18 мм), воронковидно-колокольчатый, по краю реснитчатый, чашелистики ланцетные, загнуты вниз. Придатки ланцетные. Цветение в июне – августе, в Абхазии цветение продолжается до октября. Пестик столбика густо покрыт волосками и после завершения функции извлечения пыльцы из пыльников волоски вытягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска, и от них остаются только кончики, незначительно возвышающиеся над эпидермой столбика. Иными словами, у *C. alliariifolia*, как и у *C. sibirica*, *C. taurica* и *C. talievii* [Шевченко, Мирошниченко, 2013; Мирошниченко, Шевченко, 2014], наблюдается явление инвагинации, или ретракции, что значительно способствует эффективности опыления (рис. 2). Цветок у *C. alliariifolia* пол-

ный, обоеполый, актиноморфный, на длинной цветоножке, с выпуклым цветоложем. Чашечка зубчатая, увядающая, венчик колокольчатый, опушенный. Пыльник 4-гнездный (рис. 3), 2-тековый. Стенка микро-спorangия развивается центробежно, тапетум является результатом развития первичного париетального слоя.

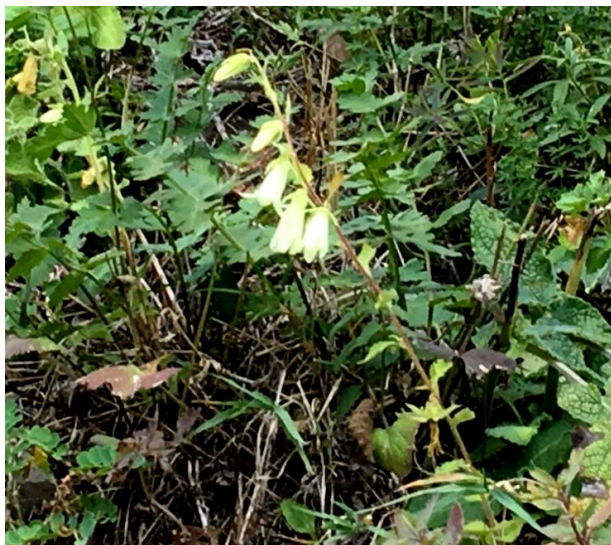


Рис. 1. Общий вид растения *C. allariifolia*
[General view of plant *C. allariifolia*]

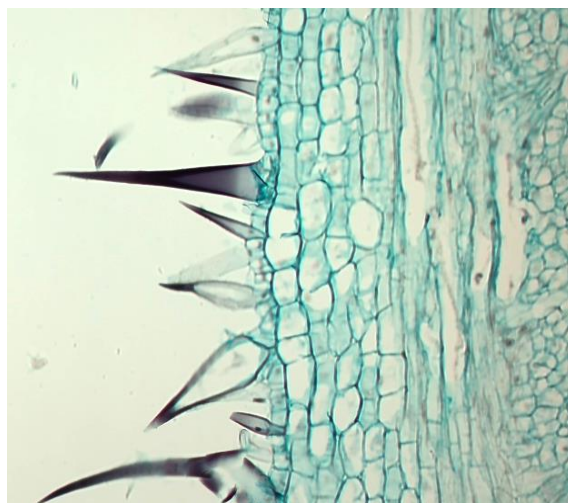


Рис. 2. Фрагмент столбика пестика *C. allariifolia*
[Fragment of pistil style *C. allariifolia*]

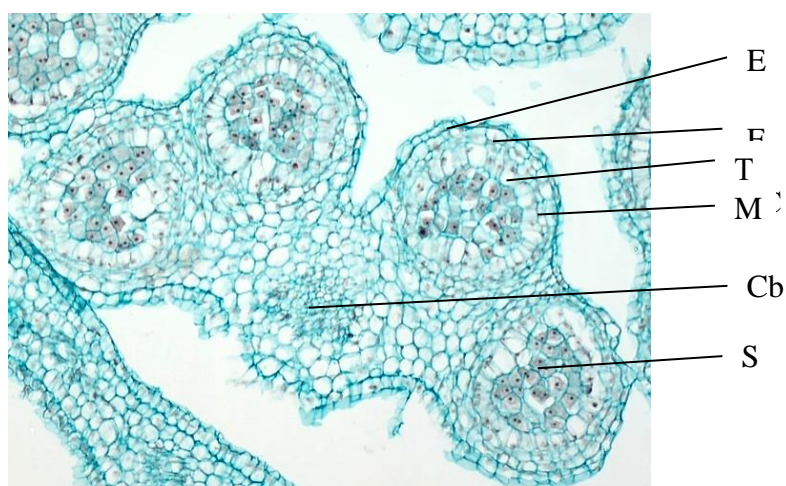


Рис. 3. Общий вид поперечного среза пыльника *C. allariifolia*:

E – эпидермис; Ep – эндотеций; Ml – средний слой; T – тапетум; Cb – проводящий пучок; St – спорогенная ткань

[General view of the cross section of the anther *C. allariifolia* :

E – epidermis; En – endotecium; Ml – midlle layer; T – tapetum; Cb – conductive bundle; St – sporogenic tissue]

Сформированная стенка микроспorangия состоит из эпидермы, эндотеция, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума (рис. 4). Следует отметить, что вначале развития стенки микро-спorangии ядра в клетках тапетума сосредоточены у оболочки, приближенной к среднему слою. По мере роста клеток тапетума их ядра постепенно перемещаются к центру микроспorangия, располагаясь сначала в центре клеток, а затем у стенок, расположенных у клеток спорогенной ткани (рис. 5).

Клетки тапетума удлиненные, постепенно становятся двудерными. Клетки спорогенной ткани плотно прижаты друг к другу, их ядра крупные с четко выраженными ядрышками, наличие которых свидетельствуют об активности клеток. Часто наблюдается деление спорогенных клеток (рис. 5). В этот период на стадии тетрад микроспор ядра тапетума расположены вблизи к центру микроспorangия (рис. 6). Стенка зрелого пыльника представлена сплюснутыми клетками эпидермиса и эндотеция с фиброзными утолщениями. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые (рис. 7). Следует отметить, что развитие мужских генеративных структур *C. allariifolia* во многом согласуются с таковыми при выращивании его в условиях Ботанического сада Петра Великого [Жинкина, Евдокимова, 2023].

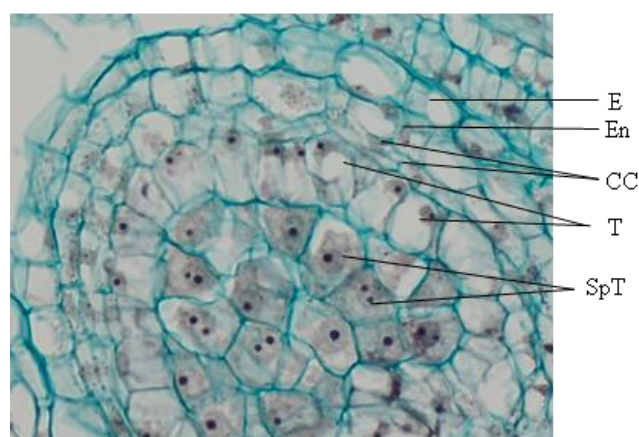


Рис. 4. Фрагмент сформированного микроспорангия:

Е – эпидермис; En – эндотей; CC – средний слой; Т – тапетум; SpT – спорогенная ткань

[Fragment of the formed microsporangium:

Е – epidermis; En – endothecium; CC – middle layer; Т – tapetum; SpT – sporogenic tissue]

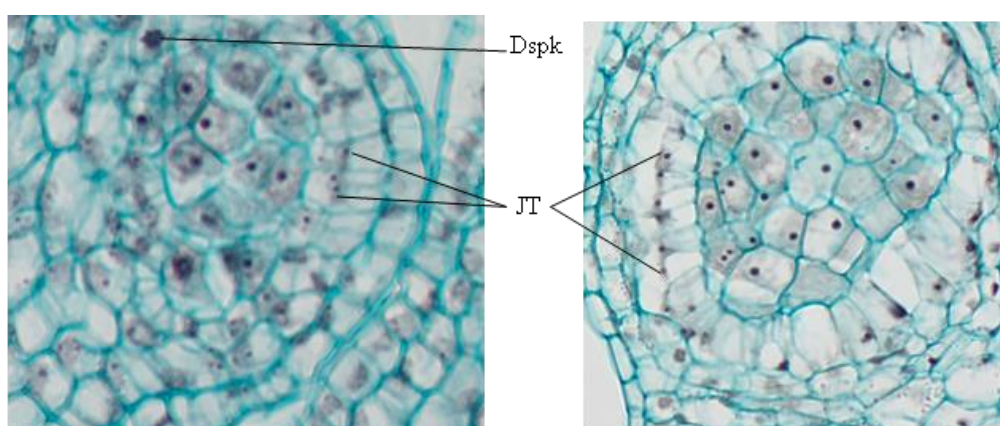


Рис. 5. Фрагменты микроспорангия:

Dspk – деление клеток спорогенной ткани; JT – ядра клеток тапетума в их центре

[Fragments of the microsporangium:

Dspk – cell division of sporogenic tissue; JT – tapetum nuclei in the center of cells]

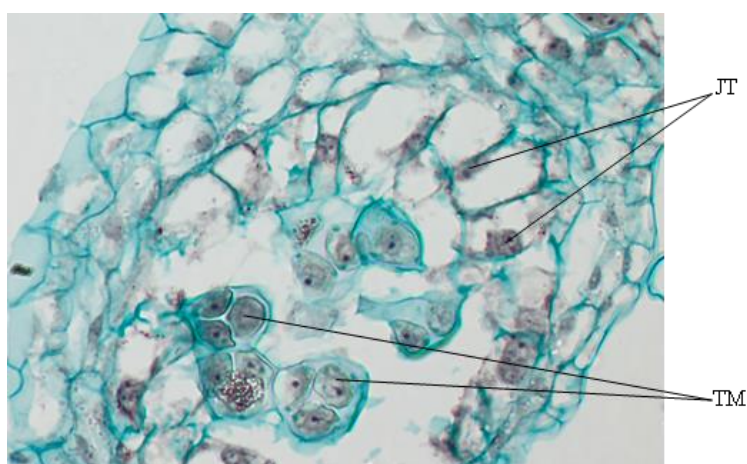


Рис. 6. Фрагмент микроспорангия на стадии тетрады микроспор:

JT – ядра тапетума; TM – тетрады микроспор

[Fragment of microsporangium at the stage of microspore tetrad:

JT – tapetum nuclei; TM – tetrads of microspores]

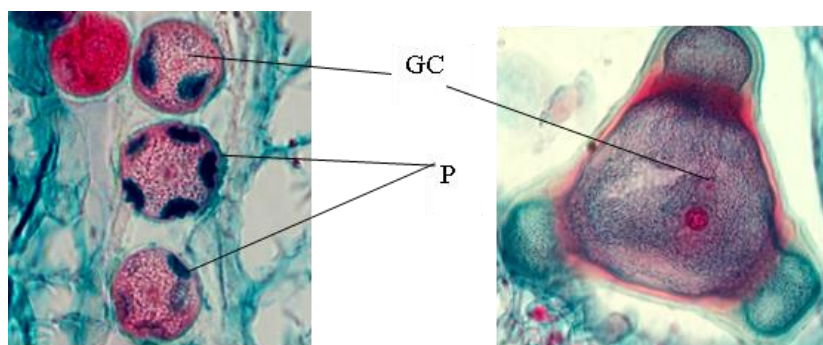


Рис. 7. Пыльцевые зерна *C. alliariifolia* на разных стадиях развития:

GC – генеративные клетки, P – поры

[Pollen grains of *C. alliariifolia* at different stages of development:

GC – generative cells, P – pores]

Гинецей представлен множеством семязачатков. Семязачаток анатропный, унитегмальный, медиону-целлятный, с коротким фуникулусом. В субэпидермальном слое примордия дифференцируется археспориальная клетка, которая делится с образованием парietальной и спорогенной клеток (рис. 8).

Спорогенная клетка трансформируется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор, халазальная из которых развивается в зародышевый мешок.

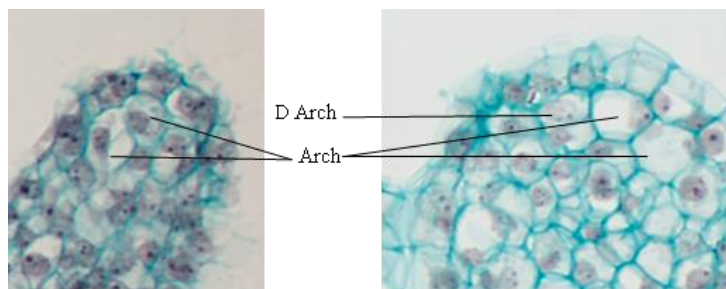


Рис. 8. Археспориальные клетки в субэпидермальном слое примордия:

Arch – археспориальные клетки; D Arch – деление археспория

[Archesporial cells in the subepidermal layer of the primordium:

D Arch – division of archesporium]]

Зародышевый мешок удлиненный, микропиле длинное, узкое, прямое. Развивается интегументальный тапетум, представленный таблитчатыми клетками с ядрами и ядрышками, охватывающий примерно $\frac{3}{4}$ зародышевого мешка и доходящий до уровня апекса яйцеклетки. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум (рис. 9).

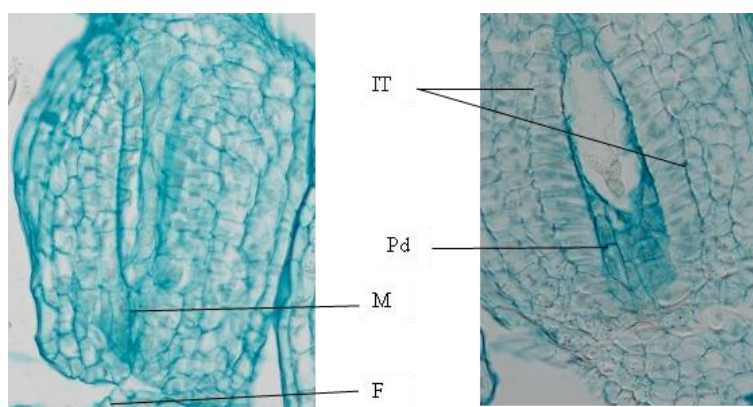


Рис. 9. Фрагменты семязачатков *C. alliariifolia*:

Pd – подиум, M – микропиле, F – фуникулус, IT – интегументальный тапетум

[Fragments of ovules of *C. alliariifolia*:

Pd – podium, M – micropyle, F – funiculus, – integumental tapetum]]

Следует отметить, что изучаемому виду свойственна протандрия, и когда в микроспорангии в пыльцевых зернах наблюдается дифференцирующий митоз, в семязачатке проходит мейоз и формируется тетрада мегаспор.

Плоды у *C. alliariifolia* – поникающие коробочки, вскрывающиеся у основания. По классификации М.Г. Николаевой [1982], форму покоя у *C. alliariifolia* можно определить как органический покой семян, при котором их прорастание задерживается из-за свойств тех или иных частей семени, в данном случае вследствие недоразвития зародыша.

Заключение

Таким образом, по основным эмбриологическим чертам *C. alliariifolia* близок к другим видам семейства Campanulaceae [Жинкина, 1995; Коробова, Жинкина, 1995; Мирошниченко, 2019] и характеризуется следующими признаками: тип формирования стенки микроспорангия центробежный, сформированная стенка состоит из эпидермиса, эндотеция, одного, изредка двух средних слоев и секреторного тапетума. Тетрады микроспор образуются по симультанному типу. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные, 3-поровые, 4-поровые, изредка даже 5-поровые. Гинецей представлен множеством анатропных, унитарных, медионуцеллярных, фуникулярных семязачатков. Развивается интегументальный тапетум. Зародышевый мешок удлинённый, микропиле длинное, узкое, прямое. У основания зародышевого мешка формируются постамент и подиум. Данный вид отличается длительным периодом цветения. Большая часть мужских и женских генеративных элементов у него формируются с незначительным числом аномалий, что позволяет предположить возможность нормального возобновления вида.

Список источников

1. Жинкина Н.А., Воронова О.Н. К методике окраски эмбриологических препаратов // Ботанический журнал. 2000. Т. 85, № 6. С. 168–171. EDN: FMSKUE
2. Жинкина Н.А., Евдокимова Е.Е. Развитие мужских репродуктивных структур *Campanula alliariifolia* (Campanulaceae) // Ботанический журнал. 2023. Т. 108, № 11. С. 992–1000. DOI: 10.31857/S000681362311008X. EDN: APOETT
3. Коробова С.Н., Жинкина Н.А. Семейство Campanulaceae // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л.: Наука, 1987. Т. 4. С. 300–308.
4. Николаева М.Г. Покой семян // Физиология семян. М., 1982. С. 125–183.
5. Мирошниченко Н.Н. Репродуктивная биология и особенности размножения некоторых представителей рода *Campanula* L. в Крыму: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ялта, 2019. 23 с.
6. Мирошниченко Н.Н., Шевченко С.В. Особенности естественного возобновления некоторых видов рода *Campanula* L. (Campanulaceae) // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2014. Вып. 113. С. 66–71. EDN: UBQXFT
7. Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1988. 271 с.
8. Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.
9. Шевченко С.В., Мирошниченко Н.Н. Антэкологические аспекты репродуктивного процесса некоторых видов рода *Campanula* L. // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 2013. Вып. 109. С. 69–79. EDN: UDJSIB
10. Шевченко С.В., Ругузов И.А., Ефремова Л.М. Методика окраски постоянных препаратов метиловым зеленым и пиронином // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. 1986. Вып. 66. С. 99–101. EDN: ZCZCJB
11. Шевченко С.В., Чеботарь А.А. Особенности эмбриологии маслины европейской (*Olea europaea*) // Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада. 1992. Т. 113. С. 52–61. EDN: ZCWQKT
12. The World Flora Online. (дата обращения: 3.10.2024)

References

1. Zhinkina N.A., Voronova O.N. [To the staining technique embryological preparations]. *Botaničeskij žurnal*. V. 86, No. 6 (2000): pp. 168–171. (In Russ.).
2. Zhinkina N.A., Evdokimova E.E. [Development of male reproductive structures of *Campanula alliariifolia* (Campanulaceae)]. *Botaničeskij žurnal*. V. 108, No. 11 (2023): pp. 992–1000. (In Russ.).
3. Korobova S.N., Zhinkina N.A. [Family Campanulaceae]. *Sravnitel'naja èmbriologija cvetkovych rastenij* [Comparative embryology of flowering plants]. Leningrad, Nauka Publ., 1987, V. 4, pp. 300–308. (In Russ.).
4. Nikolaeva M.G. [Seed dormancy]. *Fiziologija semjan* [Seed Physiology]. Moscow, 1982, pp. 125–183. (In Russ.).

5. Miroshnichenko N.N. *Reproduktivnaja biologija i osobennosti razmnoženija nekotorych predstavitelej roda Campanula v Krymu. Fvtoref. diss. kand. boil. nauk* [Reproductive biology and reproduction characteristics of some representatives of the genus Campanula L. in Crimea. Author's abstract. PhD diss.], Jalta, 2019. 23 p. (In Russ.).
6. Miroshnichenko N.N., Shevchenko S.V. [Features of natural regeneration some species of the genus Campanula L. (Campanulaceae)]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 113 (2014): pp. 66-71. (In Russ.).
7. Pausheva Z.P. *Praktikum po citologii rastenij* [Workshop on plant cytology]. Moscow, 1990. 283 p. (In Russ.).
8. Romeis B. *Mikrioskopičeskaja tehnika* [Microscopic technique]. Moscow, 1953. 718 p. (In Russ.).
9. Shevchenko S.V., Miroshnichenko N.N. [Antecological aspects of the reproductive process of some species of the genus Campanula L.]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 109 (2013): pp. 69-79. (In Russ.).
10. Shevchenko S.V., Ruguzov I.A., Efremova L.M. [The technique of coloring permanent preparations with methyl green and pyronine]. *Bjuleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. Iss. 66 (1986): pp. 99-101. (In Russ.).
11. Shevchenko S.V., Chebotar A.A. [Features of the European olive (*Olea europaea*) embryology]. *Sbornik naučnykh trudov Nikitskogo botaničeskogo sada*. V. 113 (1992): pp. 52-61. (In Russ.).
12. The World Flora Online (accessed 03.10.2024).

Статья поступила в редакцию 09.10.2024; одобрена после рецензирования 19.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 09.10.2024; approved after reviewing 19.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

С. В. Шевченко – д-р биол. наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биохимии, физиологии и репродуктивной биологии растений;

Т. Н. Кузьмина – канд. биол. наук, старший научный сотрудник сектора структурной ботаники и репродуктивной биологии растений.

Information about the authors

S. V. Shevchenko – doctor of biology, professor, Chief Researcher laboratory of plants Biochemistry, Physiology and Reproductive Biology;

T. N. Kuzmina – candidate of biological sciences, senior research fellow of sector of structural botany and plant reproductive biology.

Вклад авторов:

Шевченко С. В. – научное руководство; анализ постоянных препаратов; написание исходного текста рукописи; итоговые выводы.

Кузьмина Т. Н. – приготовление и анализ постоянных препаратов; написание исходного текста рукописи; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Shevchenko S. V. – scientific supervision; analysis of constant preparations; writing the original text of the manuscript; final conclusions.

Kuzmina T. N. – preparation and analysis of permanent preparations; writing the original text of the manuscript; final conclusions.



Микробиологический анализ торфяной лечебной грязи месторождения Таборли-3

Л. Ф. Гафарова¹, У. Курди¹, Г. Ю. Яковлева¹, А. И. Колпаков¹, О. Н. Ильинская¹

¹ Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия

Автор, ответственный за переписку: Ляйсан Фаридовна Гафарова, gafarova.lf@rambler.ru

Аннотация. Торфяные грязи (пелоиды) представляют собой природные органоминеральные комплексы, образованные при разложении органических остатков в болотистой местности в условиях недостатка кислорода. Они обладают высокой теплоемкостью и содержат биологически активные вещества (соли, газы, биостимуляторы, метаболиты организмов и пр.), а также живые микроорганизмы. Однако микробный состав пелоидов практически не изучен. Цель работы заключалась в анализе микробного состава торфяных пелоидов месторождения Таборли-3 (Республика Татарстан) согласно санитарно-бактериологическим характеристикам, спектру культивируемых микроорганизмов, молекулярно-генетическому определению прокариотического метагенома и его функционального потенциала. В течение 2021–2023 гг. изучены 7 образцов таборлинских пелоидов. Санитарно-бактериологический анализ осуществляли согласно программе производственного контроля санаториев, применяющих данную грязь. Таксономическую идентификацию выделенных культур микроорганизмов проводили методом времяпролетной масс-спектрометрии с матрично-активированной лазерной десорбцией/ионизацией MALDI-TOF MS. Молекулярно-генетический анализ сообщества микроорганизмов выполняли секвенированием 16S рРНК с помощью Illumina MiSeq, дальнейший анализ последовательностей проводили с использованием пакета программного обеспечения Mothur на платформе Galaxy. Охарактеризованы бактериальные сообщества пелоидов, в которых преобладали представители филумов *Firmicutes* (22%) и *Proteobacteria* (36%). На уровне семейств доминировали *Streptococcaceae*, *Ruminococcaceae*, *Lactobacillaceae*, *Comamonadaceae* и *Sphingomonadaceae*. Функциональный потенциал сообществ подтверждает, что бактерии пелоидов содержат основные гены метаболизма углеводов, липидов, витаминов, аминокислот и нуклеотидов, а также способны утилизировать ксенобиотики. Впервые охарактеризован микробиом лечебных грязей месторождения Таборли-3. Мониторинг состава микробных сообществ лечебных грязей является важной составляющей для оценки вклада микроорганизмов и их метаболитов в оздоровительный эффект пелоидотерапии.

Ключевые слова: пелоиды, торфяные грязи, санитарно-бактериологический анализ, микробиом, метагеном, функциональный профиль

Для цитирования: Микробиологический анализ торфяной лечебной грязи месторождения Таборли-3 / Л. Ф. Гафарова, У. Курди, Г. Ю. Яковлева, А. И. Колпаков, О. Н. Ильинская // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 21–31. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-21-31>. EDN: JSCJHE

Благодарности: исследование проведено в рамках Программы стратегического академического лидерства КФУ «Приоритет-2030».

MICROBIOLOGY

Original article

Microbiological analysis of peat therapeutic mud from the Taborli-3 deposit

L. F. Gafarova¹, W. Kurdi¹, G. Yu. Yakovleva¹, A. I. Kolpakov¹, O. N. Ilinskaya¹

¹ Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan, Russia

Corresponding author: Lyaysan F. Gafarova, gafarova.lf@rambler.ru

Abstract. Peat mud (peloids) are natural organomineral complexes formed during the decomposition of organic residues in swampy areas under conditions of lack of oxygen. They have a high heat capacity and contain biologically active substances (salts, gases, biostimulants, metabolites of organisms, etc.), as well as living mi-

croorganisms. However, the microbial composition of peloids is practically unknown. The purpose of the work was to analyze the microbial composition of peat peloids from the Taborli-3 deposit (Tatarstan Republic) according to sanitary and bacteriological characteristics, the range of cultivated microorganisms, molecular-genetic determination of the prokaryotic metagenome and its functional potential. During 2021-2023 7 samples of peloids from the Taborli-3 deposit were studied. Sanitary and bacteriological analysis was carried out in accordance with the control program of sanatoriums using this mud. Taxonomic identification of the isolated microorganism cultures was carried out using time-of-flight mass spectrometry with matrix-assisted laser desorption/ionization MALDI-TOF MS. Molecular-genetic analysis of the microbial community was performed by sequencing 16S rRNA using Illumina MiSeq, subsequent sequence analysis was carried out using the Mothur software package on Galaxy platform. Bacterial communities of peloids were characterized, the dominance of representatives of the phyla *Firmicutes* (22%) and *Proteobacteria* (36%) was established. At the family level, *Streptococcaceae*, *Ruminococcaceae*, *Lactobacillaceae*, *Comamonadaceae* and *Sphingomonadaceae* were dominant. The functional potential of the communities confirms that peloid bacteria contain the main genes for the metabolism of carbohydrates, lipids, vitamins, amino acids and nucleotides, and are also capable to utilize xenobiotics. The microbiome of therapeutic mud from the Taborli-3 deposit was characterized for the first time. Monitoring the composition of microbial communities of therapeutic mud is an important component for assessing the contribution of microorganisms and their metabolites to the healing effect of peloid therapy.

Keywords: peloids, peat mud, sanitary-bacteriological analysis, microbiome, metagenome, functional profile

For citation: Gafarova L. F., Kurdi U., Yakovleva G. Yu., Kolpakov A. I., Ilinskaya O. N. [Microbiological analysis of peat therapeutic mud from the Taborli-3 deposit]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 21-31. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-21-31>.

Acknowledgments: the study was conducted within the framework of the KFU Strategic Academic Leadership Program “Priority-2030”.

Введение

Под лечебными грязями (пелоидами) понимаются природные коллоидальные органоминеральные образования (иловые, торфяные, сопочные), обладающие высокой пластичностью, теплоемкостью и медленной теплоотдачей, содержащие биологические активные вещества (соли, газы, витамины, ферменты, гормоны и др.) и живые микроорганизмы¹.

Торфяные грязи образуются вследствие разложения высших растений в местностях, подвергающихся заболачиванию, чаще вблизи пресных водоемов². Они представляют собой болотные отложения торфов высокой степени разложения (более 40%), преимущественно органического состава (более 50% от сухого вещества)³. Провинция торфяных грязей на севере граничит с тундрой, на юге – с лесостепной и степной зонами, охватывает более 80% территории России. Практически в любой области этой территории можно выявить месторождения торфяных грязей. Это, как правило, пресноводный бессульфидный торф, лечебная значимость которого обуславливается высокими тепловыми свойствами и большим количеством органических веществ, в том числе признающихся терапевтически активными – гуминовых кислот, липидов, битумов [Ялтанец и др., 2004]. Данные о торфяных лечебных грязях, приведенные в литературе, подтверждают ее терапевтическую эффективность в отношении хронических неспецифических заболевания легких, астмы и заболевания верхних отделов ЖКТ [Антипова и др., 2012]; также применяются при реабилитации пациентов после операций на позвоночнике [Гайдукова и др., 2023].

Таборли-3 – действующее месторождение торфяных шламов (грязей), находится на пойменной территории р. Чаж в Агрызском р-не Республики Татарстан (рис. 1) [Таборли: Российский федеральный геологический фонд, 2023]. Грязи используются в Татарстане – в санатории «Шифалы-Су Ижминводы» [Tatarica: Татарская энциклопедия, 2023], спортивно-оздоровительном комплексе санатория-профилактория «Ян» (Альметьевский р-н), и также в санаториях Удмуртии «Варзи-Ятчи» и «Металлург» [Перспективы развития..., 2020]. Запасы таборлинского месторождения лечебной грязи значительны, что обуславливает возможность развития сети грязелечебниц в прилегающих и удаленных регионах. В Республике Татарстан известно 8 месторождений лечебной грязи с запасами около 900 тыс. м³ [Tatarica: Татарская энциклопедия, 2023]. Наиболее крупные – это месторождение торфяных грязей Таборли-3 (Агрызский р-н) и Верхняя Мочажина (Лениногорский р-н). Разрабатываются месторождения сапропел-

¹ Перечень курортов России с обоснованием их уникальности по природным лечебным факторам: метод, указания (утв. Минздравом РФ 22.12.1999 N 99/228). М., 2000.

² Применение пелоидотерапии в лечебно-профилактических и реабилитационных программах: клинич. рекомендации. Утверждены на XIII Международном конгрессе «Реабилитация и санаторно-курортное лечение». М., 2015. 31 с.

³ Методические указания критерии оценки качества грязей при их разведке, использовании и охране / Составители Л. С. Михеева, Я. А. Требухов; Центральный Ордена трудового Красного знамени научно-исследовательский институт курортологии и физиотерапии Минздрава СССР. М., 1987. 25 с.

левых грязей (Бугульминский р-н) и иловых лечебных грязей (Азнакаевский р-н). На сегодня наиболее изученными являются грязи Сакского месторождения (Крым), которые характеризуются наличием гипса, галита, кальцита, арагонита и бассанита [Максимов и др., 2021], а жидкая фаза представлена поровым раствором, содержащим хлориды и магниево-натриевые растворимые соли вместе с комплексом органических веществ [Антипова и др., 2012]. К сожалению, о составе пелоидов Татарстана практически ничего не известно; также отсутствуют данные о химических, физических, радиологических и микробиологических характеристиках торфяной грязи месторождения Таборли-3, не опубликованы и результаты, подтверждающие ее терапевтические эффекты. Однако, в соответствии с информацией на официальном сайте санатория «Шифалы-Су Ижминводы», лечебные грязи месторождения Таборли-3 с успехом применяются для лечения и профилактики широкого круга заболеваний опорно-двигательного аппарата, нервной системы, органов малого таза, а также кожных и ряда других заболеваний [Санаторий Шифалы Су Ижминводы, 2023]. В результате жизнедеятельности микроорганизмов в грязь попадают биологически активные вещества: сероводород, липиды, каротиноиды, ферменты оксидоредуктазы и гидролазы, витамины, гормоноподобные вещества.

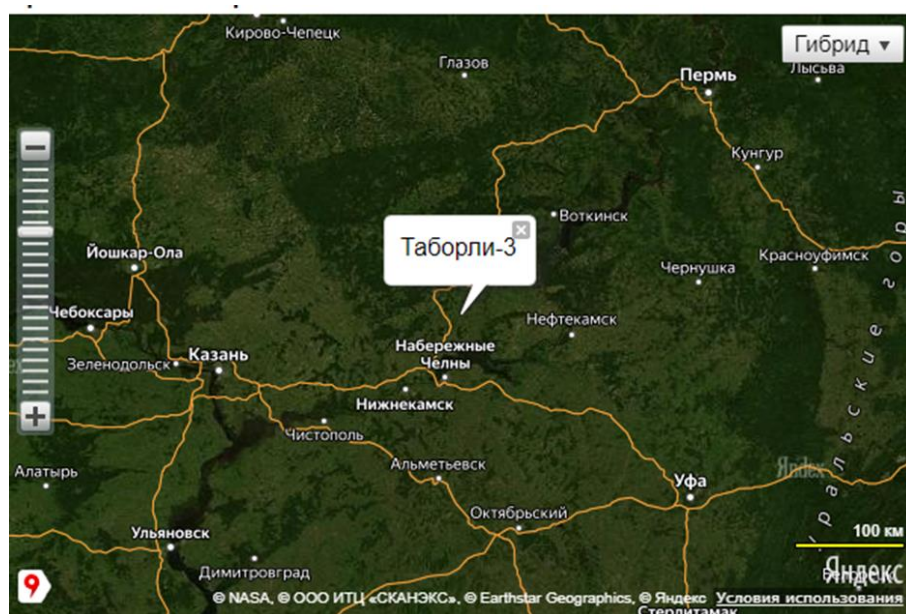


Рис. 1. Местоположение месторождения торфяной грязи Таборли-3 [Паспорт месторождения ..., 2023]

[Location of the Taborli-3 peat mud deposit [Taborli-3 field passport, 2023]

В связи с вышеизложенным, целью настоящей работы стал анализ микробного состава торфяных пелоидов месторождения Таборли-3 в соответствии с рекомендуемыми нормами санитарно-бактериологического исследования параллельно с характеристикой таксономического спектра культивируемых микроорганизмов, молекулярно-генетическому определению прокариотического метабенома и его функционального потенциала.

Материалы и методы

Подготовка образцов пелоидов и микробиологическое исследование

В 2021 г. проведен анализ проб лечебной грязи ($n = 7$) месторождения Таборли-3, расположенного в Агрызском р-не Республики Татарстан (рис. 1), Санитарно-бактериологический анализ пелоидов проводили в соответствии с Методическими указаниями⁴.

Отобранные образцы пелоидов гомогенизировали и отбирали 1 г влажной массы, готовили серию последовательных разведений в стерильной дистиллированной воде и высевали на рекомендованные среды для подсчета колониеобразующих единиц (КОЕ). Общее количество микроорганизмов определяли на неселективной среде – мясопептонном агаре (компания BioMedia, РФ). Для выявления энтеробактерий использовали лактозопептонную среду Эйкмана (ООО Биотехновация); для выделения и грамотрепательных микроорганизмов кишечной группы производили высев на среду Эндо (Микролаб, представи-

⁴ Методические указания по санитарно-микробиологическому анализу лечебных грязей (утв. Главным гос. сан. врачом СССР 11 сент. 1989 г. №143-9/316-17). URL: <https://normativ.kontur.ru/document?moduleId=1&documentId=145496>.

тель Laboratorios Conda в РФ). Для обнаружения грибов медицинского значения применяли среду Сабуро (BioMedia) для солеустойчивых микроорганизмов, в том числе коагулазоположительных стафилококков – желточно-солевой агар производства ВНИИМС (ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова» РАН), для синегнойной палочки – цетримидный агар (BioMedia). Результаты представляли как средне-арифметическое число со стандартным отклонением по исследованным 7 образцам. Таксономическую идентификацию чистых культур всех выделенных микроорганизмов проводили методом времяпролетной масс-спектрометрии с матрично-активированной лазерной десорбцией/ионизацией MALDI-TOF-MS на масс-спектрометре Vitek MS (производства БиоМерье (bioMérieux), Франция).

Метагеномный анализ сообщества бактерий

Из поступивших образцов пелоидов выделяли общую ДНК с использованием набора Miniprep Kit (Ахуген, США) согласно протоколу производителя. Полученную ДНК нормализовали до концентрации 10 нг/мкл. Для подтверждения качественного выделения ДНК проводили амплификацию гена 16S рРНК, по области V3—V4 гена 16S рРНК бактерий с помощью полимеразной цепной реакции и гель-электрофореза. С помощью Illumina MiSeq была проведена подготовка библиотеки и секвенирование. Выбор оперативной таксономической единицы (OTU) осуществляли при пороге идентичности 97% и классифицировали по справочной базе данных Greengenes 13-8-99 [DeSantis et al., 2006]. Оценку функциональных профилей сообществ осуществляли на платформе iVikodak с использованием инструмента Global Mapper [Nagpal et al., 2019].

Результаты

Стандартный санитарно-бактериологический анализ образцов пелоидов месторождения Таборли-3 выявил присутствие 12 основных видов культивируемых бактерий (табл. 1). Только одна из 7 проб не соответствовала гигиеническим нормативам по показателю *Pseudomonas aeruginosa*, обнаружение которой недопустимо в грязях, готовых к применению. Данный факт свидетельствует о важности и необходимости соблюдения регламента термообработки при пробоподготовке грязи перед ее использованием.

Таблица 1

Таксономическая идентификация и количественный состав культивируемых бактерий торфяной лечебной грязи месторождения Таборли-3, поступающей в санатории Республики Татарстан. Представлены средние значения 7 образцов

[Taxonomic identification and quantitative composition of cultivated bacteria of peat medicinal mud from the Taborli-3 deposit, supplied to sanatoriums of the Republic of Tatarstan. The average values of 7 samples are presented]

№	Идентифицированные микроорганизмы	Σ колоний микроорганизмов, выросших из 7 образцов пелоидов ($\times 10^4/\text{г}$ пелоида)	%
1	<i>Bacillus firmus</i>	245±15	87.7
2	<i>Lysinibacillus fusiformis</i>	10±2	3.6
3	<i>Micrococcus luteus</i>	3±1	1.1
4	<i>Rhizobium radiobacter</i>	3±1	1.1
5	<i>Brevibacillus spp</i>	3±1	1.1
6	<i>Staphylococcus hominis</i>	3±1	1.1
7	<i>Paracoccus yeei</i>	3±1	1.1
8	<i>Bacillus megaterium</i>	2±1	0.7
9	<i>Staphylococcus warneri</i>	2±1	0.7
10	<i>Staphylococcus pasteurii</i>	2±1	0.7
11	<i>Brevundimonas diminuta</i>	2±1	0.7
12	<i>Pseudomonas aeruginosa*</i>	1	0.4
	Итого	279	

Примечание: * обнаружен только в одном образце.

Как видно из данных табл. 1, среди выделенных микроорганизмов доминировал вид *Bacillus firmus*, часто встречающийся в различных почвах. Этот вид включает штаммы, умеренно устойчивые к щелочам (рН от 6.5 до 8.5), и алкалофильные (рН до 10.5) [Guffanti et al., 1980]. *B. firmus* может участвовать в ассоциативной азотфиксации [Злотников и др., 2007], которая способствует более гибкому реагированию на экологические факторы, позволяет полнее использовать потоки энергии и глубже утилизировать субстраты по сравнению с чистыми культурами [Вавилин, 1986].

Также относительно часто встречались изоляты *Lysinibacillus fusiformis*. По данным литературы, различные штаммы *L. fusiformis* выделяются из сельскохозяйственных почв и производственных сточных вод. Некоторые штаммы проявляют высокую протеолитическую активность в отношении казеина, обладают высокой липолитической активностью [Нагызбеккызы и др., 2022] Штаммы *L. fusiformis* проявляют антагонистическую активность в отношении других бактерий [Марданова и др., 2015] и могут использоваться в биоремедиации [Mehta et al., 2015].

Перечисленные выше свойства *B. firmus* и *L. fusiformis* иллюстрируют их участие в процессах биоремедиации и повышении лечебных свойств грязей.

Метагеномный анализ позволил установить, что в пелоидах доминируют бактерии филумов *Proteobacteria* (36%) и *Firmicutes* (22%) (рис. 2 А). Стоит отметить, что в пелоидах присутствуют и цианобактерии (11%), являющиеся наиболее сложно организованными и морфологически дифференцированными прокариотами, способными к оксигенному фотосинтезу.

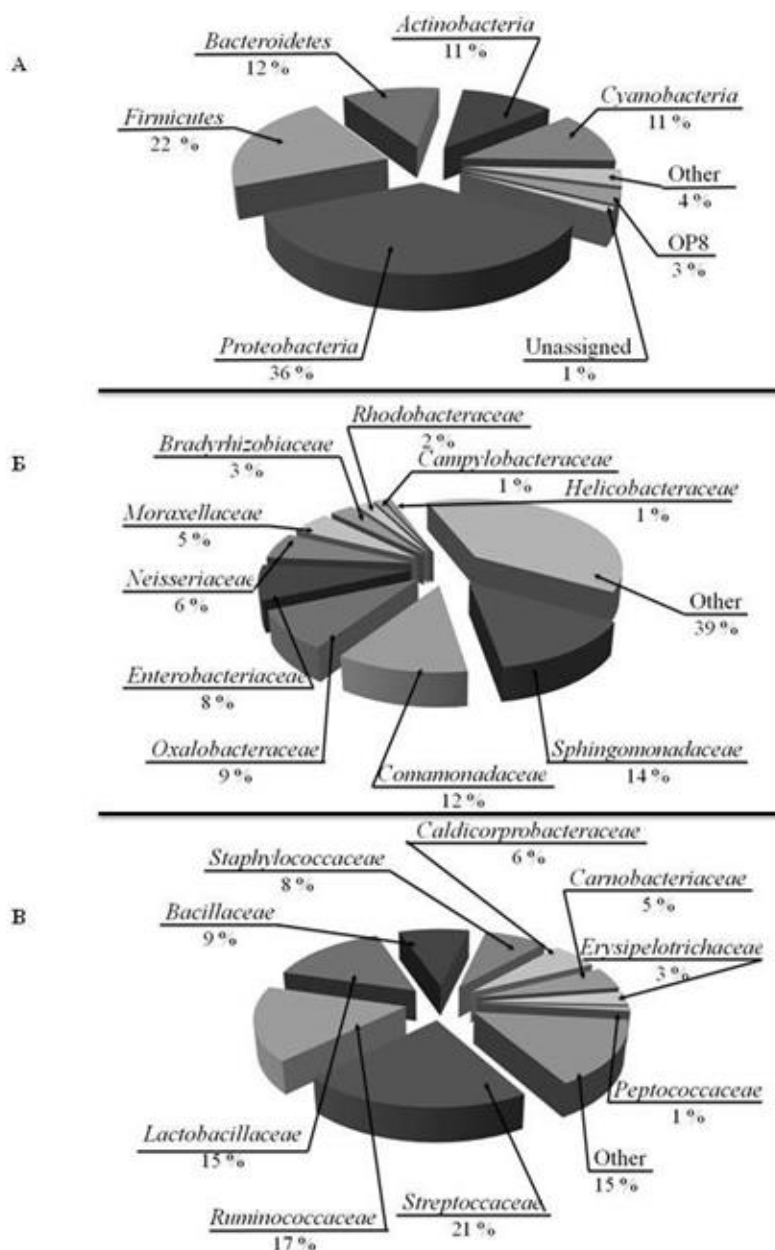


Рис. 2. Таксономическая идентификация бактерий пелоидов месторождения Таборли-3:

А – согласно филумам, Б – внутри филума *Firmicutes*, В – внутри филума *Proteobacteria*

[Taxonomic identification of bacteria from peloids of the Taborli-3 deposit:

A – according to phyla, Б – within the *Firmicutes* phylum, В – within the *Proteobacteria* phylum]

Внутри филума *Firmicutes* преобладали представители семейства *Sphingomonadaceae* (14%) (рис. 2Б), – граммотрицательные бактерии, содержащие гликозилцерамиды в своей внешней мембране [Kawahara et al., 2002]. Они являются многочисленными в окружающей среде, но не в кишечнике человека, и не являются патогенными [Nandy et al., 2013]. Второе место по численности занимает семейство *Comamonadaceae* (12%), аэробные граммотрицательные оксидазоположительные палочки, которые обычно встречаются в почве, воде и на растениях, но редко вызывают инфекции у человека.

Среди филума *Proteobacteria* выявлено высокое содержание стрептококков, руминококков и лактобацилл (рис. 2В). Семейство *Streptococcaceae* включает шаровидные аспорогенные грамположительные хемоорганотрофные факультативно-анаэробные бактерии, присутствующие у человека в составе нормальной микрофлоры верхних дыхательных путей; также стрептококки, родственные *Streptococcus sanguis*, представляют собой основной сегмент бактериальной флоры некоторых почв. Стрептококки имеют сложные питательные потребности и погибают при пастеризации, что косвенно подтверждается отсутствием культивируемых форм этих бактерий в пелоидах. Руминококки – семейство грамположительных неподвижных анаэробных аспорогенных бактерий, которые расщепляют целлюлозу, заселяют рубец жвачных и толстую кишку травоядных животных, а также входят в состав резидентной микрофлоры толстой кишки человека. Присутствие лактобацилл в пелоидах имеет особое значение, поскольку они участвуют в сбраживании травянистой биомассы с образованием спектра органических кислот, включая молочную, тем самым препятствуют развитию в пелоидах плесневых грибов.

Оценка функционального потенциала микробиома пелоидов подтверждает многообразие процессов, которые осуществляют бактерии. Очевидно, что большинство генетических детерминант относится к основным метаболическим процессам, таким как обмен углеводов, витаминов, аминокислот, нуклеотидов, терпеноидов, поликетидов (табл. 2). В то же время не исключена возможность продукции факторов устойчивости к антибиотикам, например, ферментов бета-лактамаз, разрушающих пенициллиновое кольцо, или генов, участвующих в развитии бактериальных инфекций. Метагеномный и функциональный анализы существенно расширяют наши познания о спектре микроорганизмов пелоидов, однако классический санитарно-бактериологический анализ по-прежнему имеет решающее значение для определения безопасности применения лечебных грязей.

Таблица 2

Функциональная активность бактериальных сообществ лечебной грязи месторождения Таборли-3

[Functional activity of bacterial communities in therapeutic mud of the Taborli-3 deposit]

Число генов	Функции
32113,89	Углеводный обмен
9254,55	Метаболизм терпеноидов и поликетидов
7289,53	Биодеградация и метаболизм ксенобиотиков
5300,23	Устойчивость к антибиотикам
6398,43	Инфекционные заболевания бактериальные
6109,62	Липидный обмен
10077,31	Метаболизм кофакторов и витаминов
8651,81	Энергетический обмен
14671,70	Аминокислотный обмен
10007,93	Нуклеотидный метаболизм
8285,88	Биосинтез вторичных метаболитов
611,28	Экологическая адаптация
12296,82	Репликация
2434,72	Мембранный транспорт

Обсуждение

Проведенные исследования выявили преобладание в пелоиде граммотрицательных бактерий филумов *Proteobacteria* (36%) и грамположительных бактерий филума *Firmicutes* (22%). За ними с примерно равными долями следовали бактериоиды, актиномицеты и цианобактерии (рис. 2А). Мы сочли возможными приводить принятые ранее номенклатурные названия филумов, поскольку использование новой номенклатуры 2021 г. (соответственно, *Bacillota*, *Pseudomonadota*, *Bacteroidota*, *Actinomycetota* и *Cyanobacteriota*) оспаривается многими авторами [Oren et al., 2022]. Естественно, что выделение и определение метаболического потенциала разнообразных микроорганизмов из пелоидов не входит в протоколы санитарно-бактериологического анализа и представляет собой отдельную масштабную задачу, требующую использования широкого спектра разнообразных сред и подбора условий культивирования. На основе

анализа метабенома пелоидов можно сделать определенный вывод о вкладе доминирующих филумов в физиологическую активность лечебных грязей. В частности, обнаружение стрептококков косвенно свидетельствует о наличии в пелоиде их внеклеточных метаболитов, таких как стрептолизин, стрептокиназа, лейкоцидин, бактериоцины (рис. 2В). Наличие руминококков вследствие их метаболической активности вносит вклад в расщепление остатков целлюлозы в пелоиде с образованием метана. Лактобациллы – известные продуценты не только молочной, но и других органических кислот, считаются наиболее значимой группой пробиотических бактерий.

В то же время анализ культивируемых бактерий, определенных нами в составе пелоида месторождения Таборли-3, показывает практически абсолютное доминирование двух видов – *Bacillus firmus* и *Lysinibacillus fusiformis* (см. табл. 1).

B. firmus не обладает риском для здоровья человека и используется в некоторых биологических процессах, в частности, для энзиматического гидролиза целлюлозосодержащих субстратов [Teeravivattanakit et al., 2022]. Этот вид также обладает высокой ксиланолитической активностью, улучшая доступ целлюлолитических ферментов к целлюлозе [Teeravivattanakit et al., 2022], что важно для разложения растительных остатков при созревании пелоида.

Более того, *B. firmus* эффективен в процессе биodeградации ксенобиотиков, в частности, ди-2-этилгексилфталата (ДЭГФ), который используется в качестве пластификатора при производстве пластмасс и выбрасывается на свалки. Так, штамм *B. firmus* MP04 использует ДЭГФ в качестве единственного источника углерода при pH 7, концентрации соли 5%, температуре от 20 до 37°C [Rashmi et al., 2023]. Описан гипертотерантный к мышьяку штамм *B. firmus* L-148, который может переносить концентрацию мышьяка более 3М и окислять 75 мМ арсенита [As(III)], в том числе в присутствии тяжелых металлов [Bagade et al., 2020]. *B. firmus* способен разлагать краситель Reactive Blue 160 (RB160), используемый в текстильной красильной промышленности и попадающий в воду и почвы (в бассейне р. Нойял, штат Тамил Наду, Индия), с образованием нетоксичных продуктов разложения [Barathi et al., 2019]; способен метаболизировать фипронил, который широко используется против различных насекомых-вредителей и создает серьезные проблемы для окружающей среды [Mandal et al., 2014].

B. firmus оказался сильным поликлональным активатором В-лимфоцитов мыши, влияющим на все изотипы Ig и повышающим синтез IFN-гамма и IL-10. Учитывая стимулирующий эффект на образование IgA и стимуляцию макрофагов, *B. firmus* представляется перспективным адьювантом слизистой оболочки и/или пробиотиком [Prokesová et al., 2002].

Данные литературы об различных биологических активностях *Lysinibacillus fusiformis* свидетельствуют, что этот вид способен к деградации ксенобиотиков [Adefiranye et al., 2023]; например, гербицида диурона, что делает его перспективным участником процессов биоремедиации участков, загрязненных диуроном [Reyes-Cervantes et al., 2021]. Штамм *L. fusiformis* B30 эффективно удаляет азотистые загрязнения посредством гетеротрофной нитрификации и аэробной денитрификации без накопления нитритов, переводя аммонийный азот в газообразный [Wu et al., 2023]. Штамм *L. fusiformis* MK559526 продуцирует биосурфактант с высоким потенциалом эмульгирования и значительным снижением поверхностного натяжения, что определяет значение штамма в процессе биоремедиации почв [John et al., 2021].

Эндофитные бактерии *L. fusiformis* B27, выделенные из *Rhizophora mucronata*, являются перспективным продуцентом L-аспарагиназы, которая применяется как противоопухолевое цитостатическое средство в терапии некоторых лейкозов [Prihanto et al., 2019]. Штамм *L. fusiformis* S4C11, выделенный из корней яблони в северной Италии, обладает противогрибковой активностью в отношении различных возбудителей и способен препятствовать прорастанию конидий *Botrytis cinerea*, а также ингибировать ее рост за счет продукции летучих органических молекул [Passera et al., 2021].

Таким образом, доминантные культивируемые бактерии пелоидов месторождения Таборли-3 имеют высокий потенциал полезных свойств, подтверждающих их вклад в детоксификацию возможных промышленных загрязнений пелоидов, а также в их оздоравливающий эффект.

Заключение

Впервые охарактеризован микробиом торфяных грязей (пелоидов) месторождения Таборли-3 (Республика Татарстан), применяющихся в санаториях Татарстана для лечения и профилактики широкого круга заболеваний опорно-двигательного аппарата, нервной системы, органов малого таза, а также кожных и ряда других заболеваний. Органоминеральные комплексы пелоидов содержат продукты разложения органических веществ, соли, газы, биостимуляторы, метаболиты организмов, а также живые микроорганизмы, вносящие вклад в оздоравливающий эффект пелоидов.

Согласно полученным санитарно-бактериологическим характеристикам, исследованные пелоиды в основном удовлетворяют требованиям безопасности: только в одной пробе из 7-и была обнаружена единственная колония *Pseudomonas aeruginosa*. Молекулярно-генетический анализ сообщества микроорганизмов на основе секвенирования 16S рРНК показал, что в сообществе преобладают бактерии филумов

Firmicutes (22%) и *Proteobacteria* (36%). Среди семейств доминировали представители *Streptococcaceae*, *Ruminococcaceae*, *Lactobacillaceae*, *Comamonadaceae* и *Sphingomonadaceae*. Анализ функционального потенциала прокариотического метабенома выявил, что бактерии пелоидов содержат основные гены метаболизма углеводов, липидов, витаминов, аминокислот и нуклеотидов, а также способны утилизировать ксенобиотики.

Важно отметить, что доминирующими культивируемыми микроорганизмами были безопасные для человека бактерии двух видов – *Bacillus firmus* и *Lysinibacillus fusiformis*, для которых подтверждена способность к деградации ксенобиотических загрязнений и антифунгицидный потенциал. Выявление структуры и функций микробных сообществ пелоидов представляет собой современное перспективное направление, которое позволит во многом объяснить полезные свойства лечебных грязей.

Список источников

1. Вавилин В.А. Время оборота биомассы и деградация органического вещества в системах биологической очистки. М.: Наука, 1986. 144 с.
2. Гайдукова Т.Ю. и др. Торфяные лечебные грязи: новые подходы к реабилитации пациентов после операций на позвоночнике // Вопросы курортологии, физиотерапии и лечебной физической культуры. 2023. Т. 100, № 3-2. С. 58–59. EDN: ZQECTW
3. Злотников А.К. и др. Физиологические и биохимические свойства бактериальной ассоциации *Klebsiella terrigena* E6 и *Bacillus firmus* E3 // Прикладная биохимия и микробиология. 2007. Т. 43, № 3. С. 338–346. EDN: IAGBQD
4. Максимов Г.С. и др. Минеральный состав грязи Сакского месторождения // Минералы: строение, свойства, методы исследования. 2021. № 12. С. 91–92. EDN: ALIZSF
5. Марданова А.М. и др. Поиск и выделение новых штаммов бактерий-антагонистов фитопатогенных микромицетов рода *Fusarium* // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии: материалы Всерос. конф. Екатеринбург, 2015. С. 149–151.
6. Нагызбеккызы Э. и др. Выделение и скрининг микроорганизмов, перспективных при создании на их основе заквасок для получения биогаза из сточной воды // Научное обозрение. Биологические науки. 2022. Т. 3. С. 27–33. doi: 10.17513/srbs.1280. EDN: TGXJXR
7. Паспорт месторождения Таборли-3 [Электронный ресурс]. URL: http://reports.geologyscience.ru/kadastr_view_one.php?id=43154 (дата обращения: 04.12.2023).
8. Пелоидотерапия больных бронхиальной астмой с сопутствующей патологией / И.И. Антипова, Т.Н. Заринова, Н.Н. Симагаева и др. Томск: STT, 2012. 244 с.
9. Перспективы развития санаторно-курортного туризма в регионе (на материалах Республики Татарстан) / Г.Н. Булатова, Э.И. Байбаков, В.А. Рубцов и др. // Приоритетные направления и проблемы развития внутреннего и международного туризма в России: материалы IV Всерос. с междунар. участием науч.-практ. конф. Симферополь, 2020. С. 204–208.
10. Санаторий Шифалы Су Ижминводы [Электронный ресурс] // Санаторий Шифалы Су Ижминводы: официальный сайт. URL: <https://xn--f1adbpg.xn--p1ai/%D0%BB%D0%B5%D1%87%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5/%D0%BF%D1%80%D0%B8%D1%80%D0%BE%D0%B4%D0%BD%D1%8B%D0%B5-%D0%BB%D0%B5%D1%87%D0%B5%D0%B1%D0%BD%D1%8B%D0%B5-%D1%84%D0%B0%D0%BA%D1%82%D0%BE%D1%80%D1%8B/#torf> (дата обращения: 04.12.2023).
11. Таборли-3 [Электронный ресурс]: Российский федеральный геологический фонд: официальный сайт. URL: <https://www.rfgf.ru/gkm/itemview.php?id=43154> (дата обращения: 04.12.2023).
12. Tatarica: Татарская энциклопедия. [Электронный ресурс]. Казань, 2018. URL: <https://tatarica.org/ru> (дата обращения: 04.12.2023).
13. Ялтанец И.М. и др. Научно-практическое использование сапропелевых илов и торфяных грязей в комплексном санаторно-курортном лечении // Горный информационно-аналитический бюллетень. 2004. № 12. С. 28–39. EDN: MUMDST
14. Adefiranye O.O. et al. Draft genome of *Lysinibacillus fusiformis* PwPw_T2 isolated from *Ananas comosus* revealing acetic acid producing and xenobiotic degrading enzymes // Microbiol. Resour. Announc. 2023. Vol. 12, № 12. Art. 0075323. doi: 10.1128/MRA.00753-23.
15. Bagade A. et al. Characterisation of hyper tolerant *Bacillus firmus* L-148 for arsenic oxidation // Environ. Pollut. 2020. Vol. 261. Art. 114124. doi: 10.1016/j.envpol.2020.114124.
16. Barathi S. et al. Biodegradation of textile dye Reactive Blue 160 by *Bacillus firmus* (Bacillaceae: Bacillales) and non-target toxicity screening of their degraded products // Toxicol. Rep. 2019. Vol. № 7. P. 16–22. doi: 10.1016/j.toxrep.2019.11.017.
17. DeSantis T.Z. et al. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB // Appl. Environ. Microbiol. 2006. Vol. 72, №7. P. 5069–5072. doi: 10.1128/aem.03006-05.

18. Guffanti A.A. et al. Bioenergetic Properties of Alkaline-tolerant and Alkalophilic Strains of *Bacillus* // *Journal of General Microbiology*. 1980. Vol. 119, № 1. P. 79–86. doi: 10.1099/00221287-119-1-79.
19. John W.C. et al. Evaluation of biosurfactant production potential of *Lysinibacillus fusiformis* MK559526 isolated from automobile-mechanic-workshop soil // *Braz. J. Microbiol.* 2021. Vol. 52, № 2. P. 663–674. doi: 10.1007/s42770-021-00432-3.
20. Kawahara K. et al. Occurrence of an alpha-galacturonosyl-ceramide in the dioxin-degrading bacterium *Sphingomonas wittichii* // *FEMS Microbiol. Lett.* 2002. Vol. 214, № 2. P. 289–294. doi: 10.1111/j.1574-6968.2002.tb11361.x.
21. Mandal K. et al. Bioremediation of fipronil by a *Bacillus firmus* isolate from soil // *Chemosphere*. 2014. Vol. 101. P. 55–60. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.11.043.
22. Mehta J. et al. Decolourization of simulated dye in aqueous medium using bacterial strains // *European Journal of Advances in Engineering and Technology*. 2015. Vol. 2, № 3. P. 9–18.
23. Nagpal S. et al. iVikodak-A platform and standard workflow for inferring, analyzing, comparing, and visualizing the functional potential of microbial communities // *Front Microbiol.* 2019. Vol. 9. Art. 3336. doi: 10.3389/fmicb.2018.03336.
24. Nandy S. et al. Community Acquired Bacteremia by *Sphingomonas paucimobilis*: Two Rare Case Reports // *J. Clin. Diagn. Res.* 2013. Vol. 7, № 12. P. 2947–2949. doi: 10.7860/JCDR/2013/6459.3802.
25. Oren A., Göker M., Sutcliffe I.C. Executive Board of the International Committee on Systematics of Prokaryotes. New Phylum Names Harmonize Prokaryotic Nomenclature // *mBio*. 2022. Vol. 13, № 5. Art. 0147922. doi: 10.1128/mbio.01479-22.
26. Passera A. et al. Characterization of *Lysinibacillus fusiformis* strain S4C11: In vitro, in planta, and in silico analyses reveal a plant-beneficial microbe // *Microbiol Res.* 2021. Vol. 244. Art. 126665. doi: 10.1016/j.micres.2020.126665.
27. Prihanto A.A. et al. Optimization of glutaminase-free L-asparaginase production using mangrove endophytic *Lysinibacillus fusiformis* B27 // *F1000 Res.* 2019. Vol. 8. Art. 1938. doi: 10.12688/f1000research.21178.2.
28. Prokesová L. et al. Immunostimulatory effect of *Bacillus firmus* on mouse lymphocytes // *Folia Microbiol. (Praha)*. 2002. Vol. 47, № 2. P. 193–197. doi: 10.1007/BF02817682.
29. Rashmi M. et al. Biodegradation of di-2-ethylhexyl phthalate by *Bacillus firmus* MP04 strain: parametric optimization using full factorial design // *Biodegradation*. 2023. Vol. 34, № 6. P. 567–579. doi: 10.1007/s10532-023-10043-4.
30. Reyes-Cervantes A. et al. Evaluation in the performance of the biodegradation of herbicide diuron to high concentrations by *Lysinibacillus fusiformis* acclimatized by sequential batch culture // *J. Environ. Manage.* 2021. Vol. 291. Art. 112688. doi: 10.1016/j.jenvman.2021.112688.
31. Teeravivattanakit T. et al. Digestibility of *Bacillus firmus* K-1 pretreated rice straw by different commercial cellulase cocktails // *Prep. Biochem. Biotechnol.* 2022. Vol. 52, № 5. P. 508–513. doi: 10.1080/10826068.2021.1969575.
32. Wu S. et al. Simultaneous nitrogen removal via heterotrophic nitrification and aerobic denitrification by a novel *Lysinibacillus fusiformis* B301 // *Water Environ. Res.* 2023. Vol. 95, № 3. Art. e10850. doi: 10.1002/wer.10850.

References

1. Vavilin V.A. *Vremja oborota biomassy i destrukcija organičeskogo veščestva v sistemach biologičeskoj očistki* [Biomass turnover time and destruction of organic matter in biological treatment systems]. Moscow, Nauka Publ., 1986. 144 p. (In Russ.).
2. Gaidukova T.Yu., Kulikov A.G., Ksenofontova I.V., Adilov V.B. [Peat therapeutic mud: new approaches to the rehabilitation of patients after spinal surgery]. *Voprosy kurortologii, fizioterapii i lečebnoj fizičeskoj kul'tury*. V. 100, No. 3-2 (2023): pp. 58-59. (In Russ.).
3. Zlotnikov A.K., Kazakova M.L., Zlotnikov K.M. et al. [Physiological and biochemical properties of the bacterial association *Klebsiella terrigena* E6 and *Bacillus firmus* E3]. *Prikladnaja biochimija i mikrobiologija*. V. 43, No. 3 (2007): pp. 338-346. (In Russ.).
4. Maksimov G.S., Naukhatsky I.A., Maksimova E.M. et al. [Mineral composition of mud from the Saki deposit]. *Mineraly: stroenie, svojstva, metody issledovanija*. No. 12 (2021): pp. 91-92. (In Russ.).
5. Mardanov A.M., Lutfullin M.T., Shalavina M.A. et al. [Search and isolation of new strains of bacteria-antagonists of phytopathogenic micromycetes of the genus *Fusarium*]. *Bioraznoobrazie i ekologija gribov i gribopodobnykh organizmov Severnoj Evrazii* [Biodiversity and ecology of fungi and mushroom-like organisms of Northern Eurasia: proceedings of the All-Russian Conference]. Ekaterinburg, 2015, pp. 149-151. (In Russ.).
6. Nagyzbekkyzy E., Moldagulova E.B., Sarsenova A.S. et al. [Isolation and screening of microorganisms that are promising for creating starter cultures on their basis for producing biogas from wastewater]. *Naučnoe obozrenie. Biologičeskie nauki*. V. 3 (2022): pp. 27-33. DOI: <https://doi.org/10.17513/srbs.1280>. (In Russ.).

7. *Pasport mestoroždenija Taborli-3* [Taborli-3 field passport] Available at: http://reports.geologyscience.ru/kadastr_view_one.php?id=43154 (accessed 04.12.2023). (In Russ.).
8. Antipova I.I., Zaripova T.N., Simagaeva N.N. et al. *Peloidoterapija bol'nykh bronchial'noj astmoj s so-putstvjuščej patologiej* [Peloid therapy of patients with bronchial asthma with concomitant pathology]. Tomsk, STT Publ., 2012. 244 p. (In Russ.).
9. Bulatova G.N., Baibakov E.I., Rubtsov V.A. et al. [Prospects for the development of sanatorium and resort tourism in the region (based on materials from the Republic of Tatarstan)]. *Prioritetnye napravlenija i problemy razvitiya vnutrennego i meždunarodnogo turizma v Rossii* [Priority directions and problems of development of domestic and international tourism in Russia: materials of the IV All-Russian Conference]. Simferopol', 2020, pp. 204-208. (In Russ.). EDN: GLWEAC
10. *Sanatorij Shifaly Su Izhminvody* [Sanatorium Shifaly Su Izhminvody]. Available at: <https://xn--fladbpg.xn--p1ai/%D0%BB%D0%B5%D1%87%D0%B5%D0%BD%D0%B8%D0%B5/%D0%BF%D1%80%D0%B8%D1%80%D0%BE%D0%B4%D0%BD%D1%8B%D0%B5-%D0%BB%D0%B5%D1%87%D0%B5%D0%B1%D0%BD%D1%8B%D0%B5-%D1%84%D0%B0%D0%BA%D1%82%D0%BE%D1%80%D1%8B/#torf> (accessed 04.12.2023). (In Russ.).
11. *Taborli-3* [Taborli-3]. Available at: <https://www.rfgf.ru/gkm/itemview.php?id=43154> (accessed 04.12.2023). (In Russ.).
12. *Tatarica: Tatarskaja èncyklopedija* [Tatarica: The Tatar Encyclopedia]. Kazan', 2018. Available at: <https://tatarica.org/ru> (accessed 04.12.2023). (In Russ.).
13. Yaltanets I.M., Shtin S.M., Poshtar A.S., Kimarskaya S.I. [Scientific and practical use of sapropel silts and peat pollution in a complex sanatorium-resort treatment]. *Gornyj informacionno-analitičeskij bjulleten'*. No. 12 (2004): pp. 28-39. (In Russ.).
14. Adefiranye O.O., Adeniji A.A., Obidi O.F., Oyetibo G.O., Babalola O.O. Draft genome of *Lysinibacillus fusiformis* PwPw_T2 isolated from *Ananas comosus* revealing acetic acid producing and xenobiotic degrading enzymes. *Microbiol. Resour. Announc.* V. 12, No. 12 (2023). Art. e0075323. DOI: <https://doi.org/10.1128/MRA.00753-23>.
15. Bagade A., Nandre V., Paul D., Patil Y., Sharma N., Giri A., Kodam K. Characterisation of hyper tolerant *Bacillus firmus* L-148 for arsenic oxidation. *Environ Pollut.* V. 261 (2020). Art. 114124. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.114124>.
16. Barathi S., Karthik C., Nadanasabapathi S., Padikasan I.A. Biodegradation of textile dye Reactive Blue 160 by *Bacillus firmus* (Bacillaceae: Bacillales) and non-target toxicity screening of their degraded products. *Toxicol. Rep.* V. 7 (2019): pp. 16-22. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.toxrep.2019.11.017>.
17. DeSantis T.Z., Hugenholtz P., Larsen N., et al. Greengenes, a chimera-checked 16S rRNA gene database and workbench compatible with ARB. *Appl. Environ Microbiol.* V. 72, No. 7 (2006): pp. 5069-5072. DOI: <https://doi.org/10.1128/aem.03006-05>.
18. Guffanti A.A., Blanco R., Benenson R.A., Krulwich T.A. Bioenergetic Properties of Alkaline-tolerant and Alkalophilic Strains of *Bacillus*. *Journal of General Microbiology.* V. 119, No. 1 (1980): pp. 79-86. DOI: <https://doi.org/10.1099/00221287-119-1-79>.
19. John W.C., Ogbonna I.O., Gberikon G.M., Iheukwumere C.C. Evaluation of biosurfactant production potential of *Lysinibacillus fusiformis* MK559526 isolated from automobile-mechanic-workshop soil. *Braz. J. Microbiol.* V. 52, No. 2 (2021): pp. 663-674. DOI: <https://doi.org/10.1007/s42770-021-00432-3>.
20. Kawahara K., Kubota M., Sato N., Tsuge K., Seto Y. Occurrence of an alpha-galacturonosyl-ceramide in the dioxin-degrading bacterium *Sphingomonas wittichii*. *FEMS Microbiol. Lett.* V. 214, No. 2 (2002): pp. 289-294.
21. Mandal K., Singh B., Jariyal M., Gupta V.K. Bioremediation of fipronil by a *Bacillus firmus* isolate from soil. *Chemosphere.* V. 101 (2014): pp. 55-60. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.11.043>.
22. Mehta J., Dilbaghi N., Dudeja S.S., Yadav A., Sharma P. Decolourization of simulated dye in aqueous medium using bacterial strains. *European Journal of Advances in Engineering and Technology.* V. 2, No. 3 (2015): pp. 9-18.
23. Nagpal S., Haque M.M., Singh R. et al. iVikodak-A platform and standard workflow for inferring, analyzing, comparing, and visualizing the functional potential of microbial communities. *Front Microbiol.* V. 9 (2019). Art. 3336. DOI: <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.03336>.
24. Nandy S., Dudeja M., Das A.K., Tiwari R. Community Acquired Bacteremia by *Sphingomonas paucimobilis*: Two Rare Case Reports. *J. Clin. Diagn. Res.* V. 7, No. 12 (2013): pp. 2947-2949. DOI: <https://doi.org/10.7860/JCDR/2013/6459.3802>.
25. Oren A., Göker M., Sutcliffe I.C. Executive Board of the International Committee on Systematics of Prokaryotes. New Phylum Names Harmonize Prokaryotic Nomenclature. *mBio.* V. 13, No. 5 (2022). Art. 0147922. DOI: <https://doi.org/10.1128/mbio.01479-22>.
26. Passera A., Rossato M., Oliver J.S., Battelli G., Shahzad G.I., Cosentino E., Sage J.M., Toffolatti S.L., Lo-patriello G., Davis J.R., Kaiser M.D., Delledonne M., Casati P. Characterization of *Lysinibacillus fusiformis*

strain S4C11: In vitro, in planta, and in silico analyses reveal a plant-beneficial microbe. *Microbiol. Res.* V. 244 (2021). Art. 126665. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.micres.2020.126665>.

27. Prihanto A.A., Yanti I., Murtazam M.A., Jatmiko Y.D. Optimization of glutaminase-free L-asparaginase production using mangrove endophytic *Lysinibacillus fusiformis* B27. *F1000Res.* V. 8 (2019): pp. 1938. DOI: <https://doi.org/10.12688/f1000research.21178.2>.

28. Prokesová L., Mlcková P., Stanková I., Ladmanová P., Jezková J., Chalupná P., Novotná O., Cechová D., Julák J. Immunostimulatory effect of *Bacillus firmus* on mouse lymphocytes. *Folia Microbiol. (Praha)*. V. 47, No. 2 (2002): pp. 193-197. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02817682>.

29. Rashmi M., Singh T., Rajput N.S., Kulshreshtha S. Biodegradation of di-2-ethylhexyl phthalate by *Bacillus firmus* MP04 strain: parametric optimization using full factorial design. *Biodegradation*. V. 34, No. 6 (2023): pp. 567-579. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10532-023-10043-4>.

30. Reyes-Cervantes A., Robles-Morales D.L., Téllez-Jurado A., Huerta-Ochoa S., Jiménez-González A., Medina-Moreno S.A. Evaluation in the performance of the biodegradation of herbicide diuron to high concentrations by *Lysinibacillus fusiformis* acclimatized by sequential batch culture. *J. Environ. Manage.* V. 291 (2021). Art. 112688. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112688>.

31. Teeravivattanakit T., Baramée S., Ketbot P., Waeonukul R., Pason P., Tachaapaikoon C., Ratanakhanokchai K., Phitsuwan P. Digestibility of *Bacillus firmus* K-1 pretreated rice straw by different commercial cellulase cocktails. *Prep. Biochem. Biotechnol.* V. 52, No. 5 (2022): pp. 508-513. DOI: <https://doi.org/10.1080/10826068.2021.1969575>.

32. Wu S., Lv N., Zhou Y., Li X. Simultaneous nitrogen removal via heterotrophic nitrification and aerobic denitrification by a novel *Lysinibacillus fusiformis* B301. *Water Environ. Res.* V. 95, No. 3 (2023). Art. e10850. DOI: <https://doi.org/10.1002/wer.10850>.

Статья поступила в редакцию 06.11.2024; одобрена после рецензирования 25.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 06.11.2024; approved after reviewing 25.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

Ляйсан Фаридовна Гафарова – gafarova.lf@rambler.ru, аспирант кафедры микробиологии;

Уильям Курди – William.m.kurdy@hotmail.com, аспирант кафедры микробиологии;

Галина Юрьевна Яковлева – yakovleva_galina@mail.ru, канд. биол. наук, доцент кафедры микробиологии;

Алексей Иванович Колпаков – Ijoscha@mail.ru, канд. биол. наук, доцент кафедры микробиологии;

Ольга Николаевна Ильинская – ilinskaya_kfu@mail.ru, д-р. биол. наук, профессор, зав. кафедры микробиологии.

Information about the authors

Lyaysan F. Gafarova – gafarova.lf@rambler.ru, graduate student of the Department of Microbiology;

William. Kurdi – William.m.kurdy@hotmail.com, graduate student of the Department of Microbiology;

Galina Yu. Yakovleva – yakovleva_galina@mail.ru, PhD, Associate Professor of the Department of Microbiology;

Alexey I. Kolpakov – Ijoscha@mail.ru, PhD, Associate Professor of the Department of Microbiology;

Olga N. Ilinskaya – ilinskaya_kfu@mail.ru, doctor of biology, professor, head of the Department of Microbiology.

Вклад авторов:

Гафарова Л. Ф. – сбор материала и экспериментальные методы; анализ литературы.

Курди У. – методы биоинформатики.

Яковлева Г. Ю. – оформление таблиц; статистическая обработка; анализ полученных данных и редактирование.

Колпаков А. И. – написание и редактирование текста.

Ильинская О. Н. – научное руководство; концепция исследования; развитие методологии; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Gafarova L. F. – collection of material and experimental methods; literature analysis.

Kurdi W. – bioinformatics methods.

Yakovleva G. Yu. – design of tables; statistical processing of the material; analysis of obtained data and editing.

Kolpakov A. I. – writing and editing text.

Ilinskaya O. N. – scientific management; research concept; methodology development; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Научная статья

УДК 579.22/577.29/577.151

EDN LGIDKE

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-32-42



Моделирование белковой структуры α -субъединицы бифенил 2,3-диоксигеназы (BphA1) штамма *R. wratislaviensis* CH628

Татьяна Денисовна Кирьянова

Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия,
kitadi2101@gmail.com

Аннотация. Выполнено моделирование трёхмерной структуры α -субъединицы бифенил диоксигеназы (BphA1) штамма *Rhodococcus wratislaviensis* CH628 с использованием программ MODELLER, AlphaFold и trRosetta. Нуклеотидная последовательность гена *bphA* установлена при анализе полногеномной последовательности штамма в системе RAST. Филогенетический анализ *bphA*_{CH628} показал высокую степень сходства с α -субъединицей нафталин диоксигеназы (*narA*). Для оценки качества полученных моделей использовались программы ERRAT, VERIFY3D и PROCHECK. Модель BphA1_{CH628}, построенная с помощью MODELLER, продемонстрировала наивысшую структурную точность, в то время как модель BphA1_{CH628} AlphaFold лучше предсказала активный центр фермента. Анализ активного центра показал консервативность ключевых аминокислот, участвующих в катализе, что подтверждает функциональную схожесть с нафталин диоксигеназой. Полученные результаты открывают перспективы для дальнейшего исследования BphA1 в контексте его применения в биоремедиации.

Ключевые слова: бифенил диоксигеназа, моделирование белков, AlphaFold, MODELLER, trRosetta, активный центр, *Rhodococcus*

Для цитирования: Кирьянова Т. Д. Моделирование белковой структуры α -субъединицы бифенил 2,3-диоксигеназы (BphA1) штамма *R. wratislaviensis* CH628 // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 32–42. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-32-42>.

Благодарности: исследование выполнено в рамках гранта РФФ 24-24-00498.

MICROBIOLOGY

Original article

Modeling of the protein structure of the α -subunit of biphenyl 2,3- dioxygenase (BphA1) of the *R. wratislaviensis* strain CH628

Tatyana D. Kir'yanova

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch RAS, Perm, Russia, kitadi2101@gmail.com

Abstract. Three-dimensional modeling of the α -subunit of biphenyl dioxygenase (BphA1) from the *Rhodococcus wratislaviensis* strain CH628 was performed using MODELLER, AlphaFold, and trRosetta software. The nucleotide sequence of the *bphA* gene was determined through an analysis of the whole-genome sequence of the strain in the RAST system. Phylogenetic analysis of *bphA*_{CH628} revealed a high degree of similarity with the α -subunit of naphthalene dioxygenase (*narA*). To assess the quality of the generated models, ERRAT, VERIFY3D, and PROCHECK programs were employed. The BphA1_{CH628} model constructed with MODELLER demonstrated the highest structural accuracy, while the BphA1_{CH628} model from AlphaFold provided a better prediction of the enzyme's active site. Analysis of the active site indicated the conservation of key amino acids involved in catalysis, which supports the functional similarity to naphthalene dioxygenase. These findings open up new avenues for further investigation of BphA1 in the context of its application in the bioremediation.

Keywords: biphenyl dioxygenase, protein modeling, AlphaFold, MODELLER, trRosetta, active site, *Rhodococcus*

For citation: Kir'yanova T. D. [Modeling of the protein structure of the α -subunit of biphenyl 2,3-dioxygenase (BphA1) of the *R. wratislaviensis* strain CH628]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 32-42. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-32-42>.

Acknowledgments: the research was carried out within the framework of the grant of the Russian Scientific Foundation No. 24-24-00498.

Введение

Прогнозирование трехмерной структуры белка на основе аминокислотной последовательности является одной из ключевых задач в вычислительной биофизике и молекулярной биологии. Это направление имеет важное значение не только для фундаментальных научных исследований, но и для широкого спектра прикладных задач, таких как интерпретация геномов и прогнозирование функции белков. В последнее время значительный интерес привлекает обратная задача – проектирование последовательностей аминокислот для создания белков с заданной структурой и функциями, что открывает новые перспективы для биотехнологий и медицины [Kuhlman, Bradley, 2019].

Существуют два основных подхода к прогнозированию структуры белков: моделирование на основе шаблона и моделирование без шаблона. Моделирование на основе шаблона использует известные структуры родственных белков для предсказания структуры интересующего белка, тогда как методы без шаблона полагаются на выборку различных конформаций и энергетические оценки для предсказания новых структур. Оба подхода активно развиваются благодаря росту вычислительных мощностей и развитию алгоритмов машинного обучения, что позволяет более точно предсказывать структуры белков и их функциональные области [Jones et al., 2015; Wang et al., 2017].

Одним из важных белков, участвующих в биодegradации токсичных соединений, является бифенил диоксигеназа, ключевой фермент в разложении полихлорированных бифенилов (ПХБ). Эти загрязнители широко распространены в окружающей среде и являются серьезной экологической проблемой из-за их устойчивости к биодegradации и способности накапливаться в живых организмах. В связи с этим изучение структуры и функций бифенилдиоксигеназы является важным направлением исследований, которое может способствовать разработке эффективных методов биоремедиации. В настоящее время построены модели бифенил 2,3-диоксигеназы наиболее известных штаммов-деструкторов ПХБ: BphA1A2 штамма *Rhodococcus jostii* RHA1 (PDB ID: 1ULI_A), четыре возможных структуры бифенил 2,3-диоксигеназы штамма *Burkholderia xenovorans* LB400 (PDB ID: 5AEU_A, 2YFI_A, 2XSH_A, 2XR8_A), 3D-структура BphA1 в комплексе с бифенилом штамма *Comamonas testosteroni* B-356 (PDB ID: 3GZX_A) [Furusawa et al., 2004; Colbert et al., 2013; Dhindwal et al., 2016]. Анализ полученных структур показал, что эффективность связывания фермента с конгенерами ПХБ зависит, в первую очередь, от размера и конфигурации каталитического кармана [Wang et al., 2021]. Среди аминокислот каталитического кармана наибольшее влияние на связывание бифенил 2,3-диоксигеназы с бифенилом оказывают Asp230, Gly335, Asn337, Thr338, Ile339 и Arg340, тогда как в случае, если субстратом является 4,4'-дихлорбифенил, наибольшее влияние оказывают Phe227, Ile336, Asn337, Ile339, Phe378 и Arg340 [Zhu et al., 2020]. Важно отметить, что среди ключевых аминокислот активного центра бифенил 2,3-диоксигеназы при связывании с незамещенным и дизамещенным бифенилом совпадают только 2 позиции: Asn337 и Arg340.

Моделирование структуры α -субъединицы бифенилдиоксигеназы (BphA1) штамма *Rhodococcus wratislaviensis* CH628 представляет собой важный шаг на пути к созданию эффективных биотехнологических решений для борьбы с загрязнением ПХБ. Этот штамм выделен из почв, длительное время загрязненных хлорорганическими соединениями, и обладает способностью разлагать соединения группы стойких органических загрязнителей, что делает его перспективным для использования в экологических исследованиях и биотехнологиях [Egorova et al., 2017, 2020; Gorbunova et al., 2021].

Цель исследования – создание и анализ моделей α -субъединицы бифенил диоксигеназы (BphA1) штамма *Rhodococcus wratislaviensis* CH628 с использованием различных программ (MODELLER, AlphaFold и trRosetta).

Материалы и методы исследования

Бактериальный штамм

В работе использован штамм-деструктор полихлорированных бифенилов *Rhodococcus wratislaviensis* CH628, выделенный ранее из почвы, длительно загрязненной хлорорганическими соединениями [Egorova et al., 2017; Gorbunova et al., 2022]. Штамм CH628 идентифицирован на основании анализа нуклеотидной последовательности гена 16S рРНК (GenBank KX034163) и морфологических признаков.

Построение модели α -субъединицы бифенил 2,3-диоксигеназы (BphA1)

Дедуктивная аминокислотная последовательность BphA1 штамма *R. wratislaviensis* CH628 получена на основании нуклеотидной последовательности гена bphA (GenBank MW070532), выявленного при анализе полногеномной последовательности штамма с помощью RAST (<https://rast.nmpdr.org/>). Нуклеотид-

ная последовательность гена *bphA* была преобразована в аминокислотную последовательность, после чего для обеих последовательностей были построены и визуализированы филогенетические деревья в программе MEGA версии 10.0. Множественное выравнивание последовательностей выполняли с помощью CLUSTALW (<https://www.genome.jp/tools-bin/clustalw>). Для построения белковой структуры были выбраны программы MODELLER версии 10.4 (<https://salilab.org/modeller>), AlphaFold (<https://alphafold.ebi.ac.uk/>) и trRosetta (<https://yanglab.qd.sdu.edu.cn/trRosetta/>).

Поиск шаблонов осуществляли с помощью NCBI Protein BLAST (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>), ограничивая зону поиска базами данных Protein Data Bank (PDB) (<https://www.rcsb.org>) и UniProt (<https://www.uniprot.org/>), применяя для выравнивания SWISSMODEL. Для анализа отбирали белковые последовательности с максимальной идентичностью.

Определение качества белковой модели

Для визуализации полученных моделей и предварительного анализа использовали программу PyMOL версии 2.5.4 (<https://pymol.org/>). С помощью PyMOL оценивали общее качество моделей и проверяли ключевые структурные элементы.

Для оценки качества структурных моделей применяли программы ERRAT [Colovos, Yeates, 1993], VERIFY 3D [Lüthy et al., 1992], PROCHECK (<https://www.ebi.ac.uk/thornton-srv/software/PROCHECK/>), WHATCHECK (<https://swift.cmbi.umcn.nl/gv/whatcheck/index.html>), ENDscript (<https://endscript.ibcp.fr/ESPrpt/ENDscript/>).

Выявление области активного центра фермента

Для анализа активного центра фермента использовалась программа Computed Atlas of Surface Topography of proteins (CASTp) [Tian et al., 2018]. CASTp позволяет идентифицировать и характеризовать функционально значимые поверхности и полости белков, включая активные центры. С помощью CASTp были определены размеры и геометрия активного центра BphA1, а также ключевые аминокислоты, участвующие в каталитическом процессе.

Результаты и их обсуждение

Анализ нуклеотидной последовательности гена *bphA*

Нуклеотидная последовательность гена *bphA* (GenBank MW070532), кодирующая α -субъединицу бифенил диоксигеназы (BphA1), выявлена при анализе генома штамма *R. wratislaviensis* CH628 в системе RAST. Анализ нуклеотидной последовательности *bphA*_{CH628} выявил высокий уровень сходства с нуклеотидной последовательностью гена *narA*, кодирующей α -субъединицу нафталин диоксигеназы (NarA) (рис. 1). На рисунке 1 визуализированы эволюционные связи гена *bphA*_{CH628} с нуклеотидными последовательностями, уровень сходства с которыми находится в пределах 91,8–100%. В одной «ветке» с исследуемым геном располагаются гены нафталин диоксигеназ штаммов-деструкторов ароматических соединений, выделенных из района солеотвала горнодобывающего предприятия, очистных сооружений и из почв химического завода [Na et al., 2005; Ananina et al., 2011; Anokhina et al., 2020]. Следует отметить, что такое расположение генов свидетельствует о их высоком сходстве, несмотря на то что данные штаммы выделены с территорий, удаленных друг от друга. Можно предположить, что основным фактором селекции в данном случае выступало химическое загрязнение, а не географическое положение местообитания бактерий.

Анализ первичной структуры BphA1

В результате дедуктивной трансляции с использованием алгоритмов программы MEGA X и сравнения с гомологичными аминокислотными последовательностями, представленными в базе данных GenBank, установлено, что уровень сходства BphA1_{CH628} с первичной структурой α -субъединицы нафталин диоксигеназы (КФ 1.14.12.12) штамма-деструктора *R. oracus* B4 (GenBank BAN47212.1) и α -субъединицы нафталин диоксигеназы штамма *Rhodococcus* sp. NCIMB12038 (PDB ID: 2B1X|A) составляет 98,6 и 93,7% соответственно. Визуализация математической модели между исследуемой аминокислотной последовательностью и известными показала, что BphA1_{CH628} располагается в «ветви» нафталиновых диоксигеназ (рис. 2). При построении филогенетического дерева брали в расчет последовательности, уровень сходства между которыми составлял от 36 до 98%.

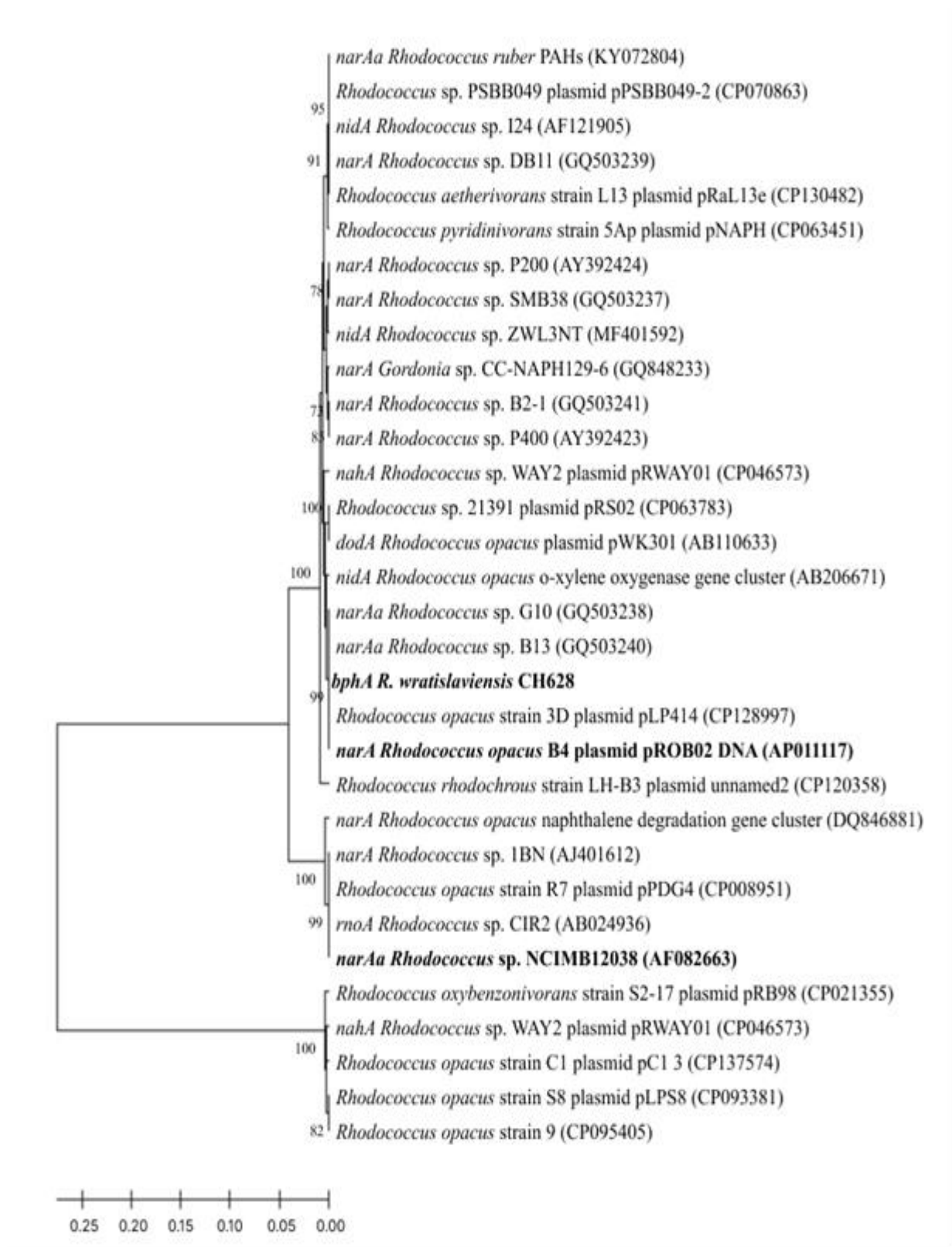


Рис. 1. Положение гена *bphA* *R. wratislaviensis* CH628 на филогенетическом дереве, построенного на основании анализа нуклеотидных последовательностей с использованием метода UPGMA.

Цифрами показана достоверность ветвления, установленная с помощью “butstrap”-анализа

[Position of the *bphA* gene of *R. wratislaviensis* CH628 on the phylogenetic tree constructed based on the analysis of nucleotide sequences using the UPGMA method.

The numbers show the reliability of branching established using the bootstrap analysis]

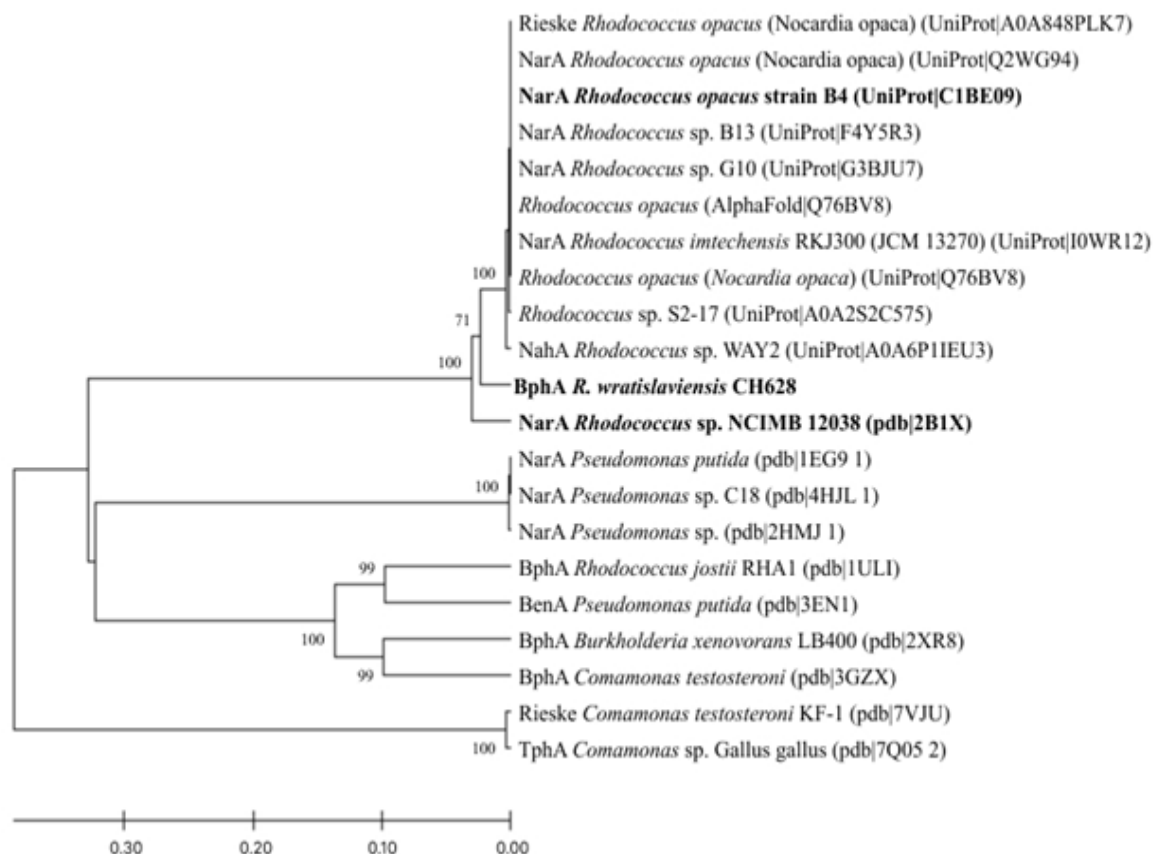


Рис. 2. Положение BphA1 штамма *R. wratislaviensis* CH628 на филогенетическом дереве, построенном на основании сравнительного анализа аминокислотных последовательностей с использованием метода UPGMA.

Цифрами показана достоверность ветвления, установленная с помощью “butstrap”-анализа

[Position of BphA1 of the *R. wratislaviensis* CH628 strain on the phylogenetic tree constructed based on the comparative analysis of amino acid sequences using the UPGMA method.

The numbers show the reliability of branching established using the bootstrap analysis]

Моделирование вторичной и третичной структуры BphA1

Вторичная структура α -субъединицы бифенил диоксигеназы (BphA1) штамма *R. wratislaviensis* CH628 была получена с использованием программ MODELLER, AlphaFold и trRosetta, отличающихся алгоритмами построения белковой структуры.

В основе моделирования вторичной и третичной структур белков в программе MODELLER лежит принцип построения по известной модели белка, характеризующейся наибольшим уровнем сходства первичной структуры с аминокислотной последовательностью исследуемого белка/фермента. В рамках настоящего исследования в качестве модели была выбрана классическая структура NarA1, описанная у штамма *Rhodococcus* sp. NCIMB12038 (PDB ID: 2B1X|A), которая показала высокий уровень сходства с анализируемой последовательностью (идентичность 93.72% для аминокислотной последовательности). В результате использования алгоритмов программы MODELLER на основе NarA1_{NCIMB12038} было построено пять моделей BphA1 штамма *R. wratislaviensis* CH628, отличающихся по показателю энергии. Для дальнейшего исследования была выбрана модель BphA1_{CH628} с наименьшим показателем DOPE (-45531.87).

Построение моделей белков без шаблона возможно при использовании программ AlphaFold и trRosetta. Однако данные программы используют различные подходы для прогнозирования новой структуры. В AlphaFold используются алгоритмы мономерной модели, тогда как в trRosetta используются нейронные сети глубокого обучения и алгоритм Rosetta. Использование данных программных комплексов позволило получить две модели BphA1_{CH628}. Параметры вторичной структуры α -субъединицы бифенил диоксигеназы штамма *R. wratislaviensis* CH628 представлены в табл. 1. Для удобства описания модели BphA1, полученные с применением различных программ обозначены как:

BphA1(M) – построена в программе MODELLER,

BphA1(AF) – разработана с применением AlphaFold,
 BphA1(TR) – смоделирована с использованием базовых параметров trRosetta.

Таблица 1

Характеристики вторичной и третичной структуры BphA1_{CH628}
[Characteristics of the secondary and tertiary structure of BphA1_{CH628}]

Элемент структуры	BphA1(M)	BphA1(AF)	BphA1(TR)
α спирали	11	13	13
π -спирали	5	5	6
строгие α -витки	2	3	3
β складчатости	20	20	17
Строгие β -витки	10	10	12
Объём \AA^3	49,40	50,41	48,60
Площадь \AA^2	18,66	19,26	21,01
Количество АК	401	401	401

Использование алгоритма построения «по шаблону» (MODELLER) привело к созданию модели BphA1(M), отличающейся меньшим количеством α спиралей и наименьшей площадью молекулы, тогда как объем характеризуется средним значением между показателями объема для BphA1(AF) и BphA1(TR). Модель BphA1(TR) обладает наименьшим объемом при наибольшей площади молекулы, содержит большее количество π -спиралей и строгих β -витков.

3D-Модели BphA1_{CH628} были визуализированы и предварительно проанализированы с использованием программы PyMOL (рис. 3а–в). Для наглядного сравнения 3D-модели BphA1(M), BphA1(AF) и BphA1(TR) были выровнены относительно друг друга (рис. 3г), что позволило оценить различия в структурных элементах.

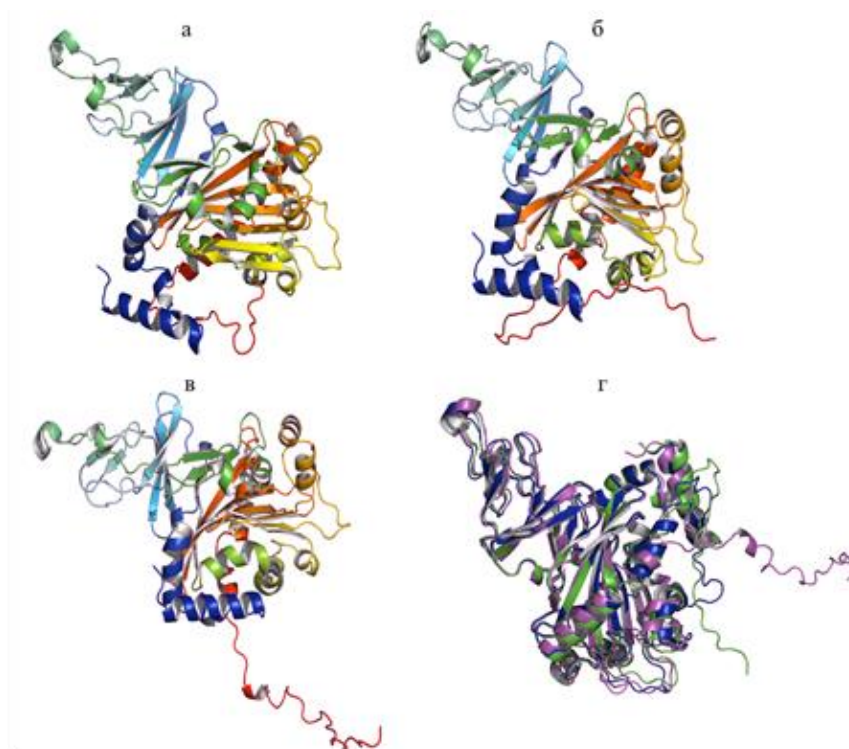


Рис. 3. 3D-Модель BphA1_{CH628}: а – BphA1(M), б – BphA1(AF), в – BphA1(TR), г – выровненные относительно друг друга модели BphA1(M) (синий), BphA1(AF) (зелёный) и BphA1(TR) (розовый)
 [3D-Model of BphA1_{CH628}: a – BphA1(M), b – BphA1(AF), c – BphA1(TR), d – aligned relative to each other models of BphA1(M) (blue), BphA1(AF) (green) and BphA1(TR) (pink)]

Из рисунка 3г видно, что петлевые области BphA1_{CH628}, особенно на периферии, имеют заметные различия между моделями. Модель BphA1(TR) демонстрирует больше отклонений от структуры BphA1(M) и BphA1(AF) в вытянутых петлях. По всей видимости, trRosetta с меньшей точностью моделирует гибкие области белка, чем MODELLER и AlphaFold. Можно предположить, что BphA1(TR) характеризуется

менее стабильной структурой, т. к. содержит менее компактные петлевые области. Данное предположение подтвердилось при оценке качества моделей.

Качество полученных моделей BphA1_{CH628} оценивали с использованием нескольких независимых методик анализа структурных моделей, включая ERRAT, VERIFY3D и PROCHECK (табл. 2, рис. 4).

Таблица 2

Сравнение параметров качества полученных моделей белка
[Comparison of the quality parameters of the obtained protein models]

Модель	ERRAT, %	VERIFY 3D, %	PROCHECK
			График Рамачандрана
BphA1(M)	87.53	96.01	Остатки в регионах с наибольшим благоприятствованием 90.7% (304)
			Остатки в дополнительных разрешенных регионах 8.7% (29)
			Остатки в широко разрешенных областях 0.3% (1)
			Остатки в запрещенных областях 0.3% (1)
			8 маркированных остатков (из 399)
BphA1(AF)	90.84	82.79	Остатки в регионах с наибольшим благоприятствованием 86.3% (289)
			Остатки в дополнительных разрешенных регионах 13.1% (44)
			Остатки в широко разрешенных областях 0.6% (2)
			Остатки в запрещенных областях 0.0% (0)
			7 маркированных остатков (из 399)
BphA1(TR)	89.92	71.82	Остатки в регионах с наибольшим благоприятствованием 91.0% (305)
			Остатки в дополнительных разрешенных регионах 8.1% (27)
			Остатки в широко разрешенных областях 0.6% (2)
			Остатки в запрещенных областях 0.3% (1)
			3 маркированных остатка (из 399)

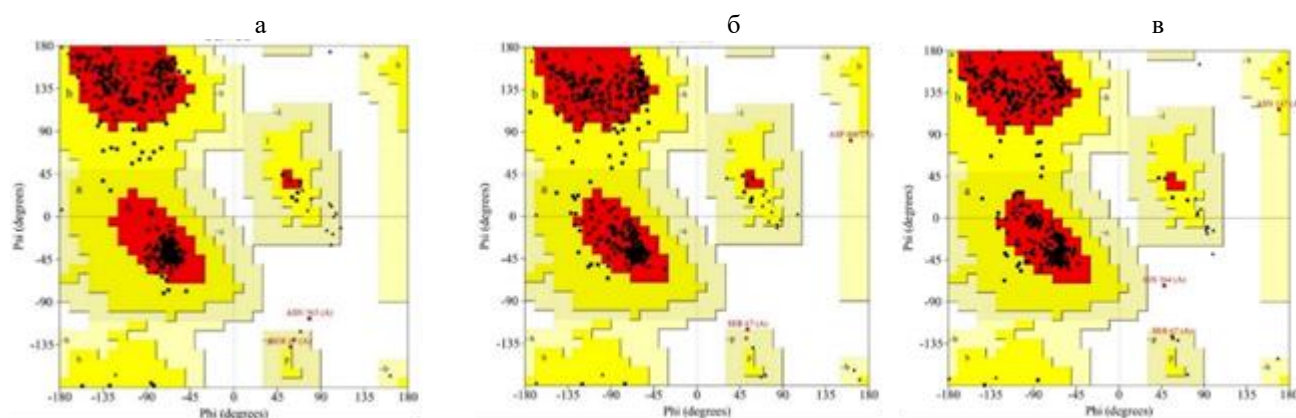


Рис. 4. График Рамачандрана модели BphA1_{CH628}, построенный с использованием (а) Modeller10.4, (б) AlphaFold, (в) TrRosetta

[Ramachandran plot of BphA1_{CH628} model built using (a) Modeller10.4, (б) AlphaFold, (в) TrRosetta]

BphA1(M) показала наивысшую точность: 90.7% аминокислотных остатков находились в благоприятных регионах графика Рамачандрана, а ERRAT-показатель составил 87.53%. BphA1(AF) продемонстрировала высокую точность в предсказании активного центра фермента, хотя её общие показатели ERRAT (90.8%) и VERIFY3D (82.79%) были чуть ниже по сравнению с BphA1(M). Модель BphA1_{CH628}, созданная с помощью trRosetta, оказалась наименее точной, так как ее показатель VERIFY3D составил 71.82%. Таким образом, BphA1(M) характеризуется наиболее точной структурой.

Построенные модели служат основой для дальнейшего структурного и функционального анализа, позволяя сравнить BphA1 с другими диоксигеназами и выявить уникальные или консервативные структурные особенности.

В рамках настоящего исследования было осуществлено сравнение модели BphA1_{CH628}, полученной с использованием MODELLER с моделями α -субъединиц известных штаммов-деструкторов ароматических соединений. Анализ показал, что BphA1_{CH628} структурно ближе к α -субъединице нафталин диокси-

геназы штаммов *Rhodococcus* sp. NCIMB12038 и *Rhodococcus opacus* B4. Для сравниваемых аминокислотных последовательностей характерны длинные области с одинаковым набором аминокислот. Сравнение количественных показателей вторичной структуры BphA1_{CH628} с NarA_{NCIMB12038} и NarA_{B4} выявило различие в одну α -спираль, 2-3 η -спирали, и одну β -складчатость.

Принципиально другую картину мы получили при сравнении BphA1_{CH628} с α -субъединицей бифенил диоксигеназы штамма *Rhodococcus jostii* RHA1 (рис. 4б). Выявлено, что при незначительных отличиях в количественных показателях расположение спиралей и складчатостей практически не совпадало.

Полученные результаты позволяют предположить, что бифенил диоксигеназа штамма *R. wratislaviensis* CH628 способна катализировать реакции, характерные для нафталиновых диоксигеназ.

Анализ активного центра BphA1 штамма *R. wratislaviensis* CH628

Анализ активного центра фермента BphA1_{CH628} был выполнен с использованием программы CASTp. Установлено, что модель BphA1(AF), созданная в программе AlphaFold, наиболее точно предсказала расположение активного центра (рис. 5).

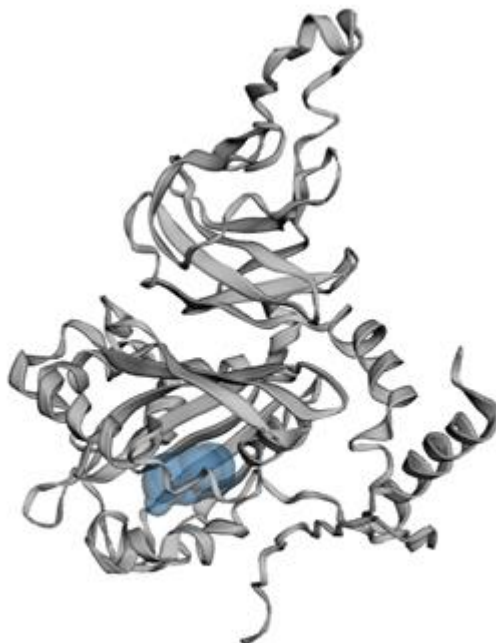


Рис. 5. Модель BphA1 *R. wratislaviensis* CH628, полученная при помощи системы искусственного интеллекта AlphaFold. Синим цветом выделена предполагаемая область активного центра

[Model of BphA1 of *R. wratislaviensis* CH628 obtained using the AlphaFold artificial intelligence system. The putative active site region is highlighted in blue]

На основании полученных данных можно предположить, что субстрат-связывающий карман в каталитическом домене α -субъединицы BphA1_{CH628} формируют спирали $\alpha 5$, $\alpha 6$, $\alpha 7$, $\alpha 10$, $\alpha 11$, β -нити $\beta 15$, $\beta 16$, $\beta 17$, петли $\alpha 10$ – $\alpha 11$ и $\beta 14$. В активном центре находятся аминокислоты Asn209, Phe210, Asp213, Ala214, His216, Thr217, His221, Met 224, Ala230, Phe236, Ala237, Ile254, Phe293, His295, Phe307, Met309, Thr361, Leu362, Ala369. Следует отметить, что аминокислоты His216 и His221 также присутствуют в составе активного центра нафталин диоксигеназы штамма *Rhodococcus* sp. NCIMB12038 (PDB ID: 2B1X|A) и участвуют во взаимодействии с ионом Fe^{3+} .

У штамма *Rhodococcus jostii* RHA1 карман связывания субстрата расположен между основным β -слоем и α -спиралями в каталитическом домене α -субъединицы бифенил диоксигеназы и формируется спиралями $\alpha 6$, $\alpha 7$, $\alpha 8$, $\alpha 9$, β -нитью 16, петлями $\alpha 13$ – $\alpha 14$ и $\beta 17$ – $\beta 18$, включая остатки вокруг иона Fe^{3+} (Gln217, Phe218, His224, His230 и Asp378). В кармане связывания субстрата два кольца связанной молекулы бифенила расположены не параллельно, а со смещением. Каждое кольцо субстрата зафиксировано с обеих сторон; кольцо 1 располагается между His224 и Leu323, а кольцо 2 – между Ala225 и Phe368 [Furusawa et al., 2004].

Сравнение активных центров BphA1_{CH628} и BphA1_{RHA1} показало, что аминокислоты Ala225 и Leu323, взаимодействующие с молекулой бифенила в активном центре штамма *R. jostii* RHA1 и находящиеся в таких же позициях Val225 и Leu323 штамма *R. wratislaviensis* CH628 (рис. 4б) относятся к группе

нейтральных гидрофобных аминокислот, что может обеспечивать взаимодействие активного центра BphA1_{CH628} с молекулой бифенила. Одной из аминокислот, участвующих во взаимодействии с ионом Fe³⁺, в BphA1_{RHA1} является Gln217. В данной позиции в составе BphA1_{CH628} находится Thr217 (рис. 46). Поскольку данные аминокислоты принадлежат группе полярных гидрофильных аминокислот, можно предположить, что Thr217 активного центра BphA1_{CH628} также участвует во взаимодействии с ионом Fe³⁺.

Сходство ряда ключевых аминокислотных остатков активного центра BphA1_{CH628}, NarA_{NCIMB12038} и BphA1_{RHA1} позволяет предположить, что бифенил диоксигеназа штамма *R. wratislaviensis* CH628 способна эффективно катализировать диоксигеназные реакции, необходимые для разложения как нафталина/полициклических ароматических углеводородов, так и полихлорированных бифенилов.

Заключение

В ходе данного исследования были созданы и проанализированы три модели бифенил 2,3-диоксигеназы (BphA1) штамма *R. wratislaviensis* CH628 с использованием программ MODELLER, AlphaFold и trRosetta. Каждая из моделей прошла тщательную оценку качества с помощью таких инструментов, как ERRAT, VERIFY3D и PROCHECK. Наиболее высокие показатели точности структуры продемонстрировала модель, созданная с помощью MODELLER, где более 90% аминокислотных остатков находятся в благоприятных регионах, что делает её наиболее достоверной для общего структурного анализа. Однако модель AlphaFold показала наибольшую точность в предсказании активного центра фермента.

Анализ активного центра показал значительное сходство между BphA1 штамма *R. wratislaviensis* CH628 и нафталин диоксигеназой (NarA1) штамма *Rhodococcus* sp. NCIMB12038. Большинство консервативных аминокислотных остатков, таких как His216 и His221, которые участвуют во взаимодействии с субстратами и ионами металлов, присутствуют в обеих последовательностях. Также выявлены сходства в строении субстрат-связывающего каталитического кармана BphA1_{CH628} и BphA1_{RHA1} и некоторых ключевых аминокислотных остатков активного центра.

Таким образом, модель BphA1_{CH628}, построенная с помощью AlphaFold, наиболее пригодна для дальнейших исследований, связанных с функциональным анализом активного центра фермента, в то время как модель BphA1_{CH628}, созданная в программе MODELLER, рекомендуется для общего структурного анализа и понимания стабильности белка. Полученные данные открывают перспективы для дальнейшего структурного и биохимического изучения бифенил диоксигеназы штамма *R. wratislaviensis* CH628.

Список источников

1. Ananina L.N. et al. Naphthalene-degrading bacteria of the genus *Rhodococcus* from the Verkhnekamsk salt mining region of Russia // Antonie van Leeuwenhoek. 2011. Vol. 100. P. 309–316. doi: 10.1007/s10482-011-9580-3. EDN: OHZMXD
2. Anokhina T.O. et al. Alternative naphthalene metabolic pathway includes formation of ortho-phthalic acid and cinnamic acid derivatives in the *Rhodococcus opacus* strain 3D // Biochemistry (Moscow). 2020. Vol. 85. P. 355–368. doi: 10.1134/S0006297920030116. EDN: MHPAVJ
3. Baratto M.C. et al. Spectroscopic characterisation of the naphthalene dioxygenase from *Rhodococcus* sp. strain NCIMB12038 // International Journal of Molecular Sciences. 2019. Vol. 20, № 14. Art. 3402. doi: 10.3390/ijms20143402.
4. Castro A.R. et al. *Rhodococcus opacus* B4: a promising bacterium for production of biofuels and biobased chemicals // AMB Express. 2016. Vol. 6. P. 1–11. doi: 10.1186/s13568-016-0207-y. EDN: GZKDLZ
5. Colbert C.L. et al. Structural characterization of *Pandoraea pnomenusa* B-356 biphenyl dioxygenase reveals features of potent polychlorinated biphenyl-degrading enzymes // PLoS One. 2013 Vol. 8, № 1. Art. e52550. doi: 10.1371/journal.pone.0052550.
6. Colovos C, Yeates T.O. Verification of protein structures: patterns of nonbonded atomic interactions // Protein Science. 1993. Vol. 2, № 9. P. 1511–1519. doi: 10.1002/pro.5560020916.
7. Dhindwal S. et al. Structural basis of the enhanced pollutant-degrading capabilities of an engineered biphenyl dioxygenase // Journal of Bacteriology. 2016. Vol. 198, № 10. P. 1499–1512. doi: 10.1128/jb.00952-15.
8. Egorova D.O. et al. Bioremediation of hexachlorocyclohexane-contaminated soil by the new *Rhodococcus wratislaviensis* strain Ch628 // Water Air Soil Pollution. 2017. Vol. 228. P. 183–199. doi: 10.1007/s11270-017-3344-2. EDN: YVIWTP
9. Egorova, D.O. et al. Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus*-strains // Journal of Hazardous Materials. 2020. Vol. 400. Art. 123328. doi: 10.1016/j.jhazmat.2020.123328. EDN: YAMJTU
10. Furusawa Y. et al. Crystal Structure of the Terminal Oxygenase Component of Biphenyl Dioxygenase Derived from *Rhodococcus* sp. Strain RHA1 // Journal of Molecular Biology. 2004. Vol. 342, № 3. P. 1041–1052. doi: 10.1016/j.jmb.2004.07.062. EDN: KFOYKL

11. Gorbunova T.I. et al. Degradability of commercial mixtures of polychlorobiphenyls by three *Rhodococcus* strains // *Archives of Microbiology*. 2022. Vol. 204. Art. 534. doi: 10.1007/s00203-022-03131-1.
12. Gorbunova, T.I. et al. Biodegradation of trichlorobiphenyls and their hydroxylated derivatives by *Rhodococcus* strains // *Journal of Hazardous Materials*. 2021. Vol. 409. Art. 124471. doi: 10.1016/j.jhazmat.2020.124471. EDN: QHUIIH
13. Jones D.T. et al. MetaPSICOV: combining coevolution methods for accurate prediction of contacts and long range hydrogen bonding in proteins // *Bioinformatics*. 2015. Vol. 31, № 7. P. 999–1006. doi: 10.1093/bioinformatics/btu791.
14. Kuhlman B., Bradley P. Advances in protein structure prediction and design // *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. 2019. Vol. 20, № 11. P. 681–697. doi: 10.1038/s41580-019-0163-x. EDN: IJA0HN
15. Lüthy R., Bowie J.U. Eisenberg D. Assessment of protein models with three-dimensional profiles // *Nature*. 1992. Vol. 356, № 6364. P. 83–85. doi: 10.1038/356083a0.
16. Na K.S. et al. Isolation and characterization of benzene-tolerant *Rhodococcus opacus* strains. // *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 2005. Vol. 99, № 4. P. 378–382. doi: 10.1263/jbb.99.378.
17. Tian W. et al. CASTp 3.0: computed atlas of surface topography of proteins // *Nucleic Acids Research*. 2018. Vol. 46, № W1. P. W363–W367. doi: 10.1093/nar/gky473.
18. Wang S. et al. Accurate de novo prediction of protein contact map by ultra-deep learning model // *PLoS Computational Biology*. 2017. Vol. 13, № 1. Art. e1005324. doi: 10.1371/journal.pcbi.1005324.
19. Wang Y et al. The engineered biphenyl dioxygenases enhanced the metabolism of dibenzofuran // *International Biodeterioration and Biodegradation*. 2021. Vol. 161. Art. 105228. doi: 10.1016/j.ibiod.2021.105228. EDN: BVRXVY
20. Zhu L. et al. Degradation mechanism of biphenyl and 4,4'-dichlorobiphenyl cis-dihydroxylation by non-heme 2,3 dioxygenases BphA: A QM/MM approach // *Chemosphere*. 2020. Vol. 247. Art. 125844. doi: 10.1016/j.chemosphere.2020.125844. EDN: UMRTTC

References

1. Anan'ina L.N. et al. Naphthalene-degrading bacteria of the genus *Rhodococcus* from the Verkhnekamsk salt mining region of Russia. *Antonie van Leeuwenhoek*. Vol. 100 (2011): pp. 309-316. <https://doi.org/10.1007/s10482-011-9580-3>.
2. Anokhina T.O. et al. Alternative naphthalene metabolic pathway includes formation of ortho-phthalic acid and cinnamic acid derivatives in the *Rhodococcus opacus* strain 3D. *Biochemistry (Moscow)*. Vol. 85 (2020): pp. 355-368. <https://doi.org/10.1134/S0006297920030116>.
3. Baratto M.C. et al. Spectroscopic characterisation of the naphthalene dioxygenase from *Rhodococcus* sp. strain NCIMB12038. *International Journal of Molecular Sciences*. Vol. 20, No. 14 (2019): Art. 3402. <https://doi.org/10.3390/ijms20143402>.
4. Castro A.R. et al. *Rhodococcus opacus* B4: a promising bacterium for production of biofuels and biobased chemicals. *AMB Express*. Vol. 6 (2016): pp. 1-11. <https://doi.org/10.1186/s13568-016-0207-y>.
5. Colbert C.L. et al. Structural characterization of *Pandoraea pnomenusa* B-356 biphenyl dioxygenase reveals features of potent polychlorinated biphenyl-degrading enzymes. *PLoS One*. Vol. 8, No. 1 (2013): Art. e52550. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0052550>.
6. Colovos C., Yeates T.O. Verification of protein structures: patterns of nonbonded atomic interactions. *Protein Science*. Vol. 2, No. 9 (1993): pp. 1511-1519. <https://doi.org/10.1002/pro.5560020916>.
7. Dhindwal S. et al. Structural basis of the enhanced pollutant-degrading capabilities of an engineered biphenyl dioxygenase. *Journal of Bacteriology*. Vol. 198, No. 10 (2016): pp. 1499-1512. <https://doi.org/10.1128/jb.00952-15>.
8. Egorova D.O. et al. Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus* strains. *Journal of Hazardous Materials*. Vol. 400 (2020): Art. 123328. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123328>.
9. Egorova D.O. et al. Bioremediation of hexachlorocyclohexane-contaminated soil by the new *Rhodococcus wratislaviensis* strain Ch628. *Water Air Soil Pollution*. Vol. 228 (2017): pp. 183-199. <https://doi.org/10.1007/s11270-017-3344-2>.
10. Furusawa Y. et al. Crystal Structure of the Terminal Oxygenase Component of Biphenyl Dioxygenase Derived from *Rhodococcus* sp. Strain RHA1. *Journal of Molecular Biology*. Vol. 342, No. 3 (2004): pp. 1041-1052. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2004.07.062>.
11. Gorbunova T.I. et al. Biodegradation of trichlorobiphenyls and their hydroxylated derivatives by *Rhodococcus* strains. *Journal of Hazardous Materials*. Vol. 409 (2021): Art. 124471. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.124471>.
12. Gorbunova T.I. et al. Degradability of commercial mixtures of polychlorobiphenyls by three *Rhodococcus* strains. *Archives of Microbiology*. Vol. 204 (2022): Art. 534. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-03131-1>.

13. Jones D.T. et al. MetaPSICOV: combining coevolution methods for accurate prediction of contacts and long-range hydrogen bonding in proteins. *Bioinformatics*. Vol. 31, No. 7 (2015): pp. 999-1006. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu791>.
14. Kuhlman B., Bradley P. Advances in protein structure prediction and design. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*. Vol. 20, No 11 (2019): pp. 681-697. <https://doi.org/10.1038/s41580-019-0163-x>.
15. Lüthy R., Bowie J.U. Eisenberg D. Assessment of protein models with three-dimensional profiles. *Nature*. Vol. 356, No. 6364 (1992): pp. 83-85. <https://doi.org/10.1038/356083a0>.
16. Na K.S. et al. Isolation and characterization of benzene-tolerant *Rhodococcus opacus* strains. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. Vol. 99, No. 4 (2005): pp. 378-382. <https://doi.org/10.1263/jbb.99.378>.
17. Tian W. et al. CASTp 3.0: computed atlas of surface topography of proteins. *Nucleic Acids Research*. Vol. 46, No. W1 (2018): pp. W363–W367. <https://doi.org/10.1093/nar/gky473>.
18. Wang S. et al. Accurate de novo prediction of protein contact map by ultra-deep learning model. *PLoS Computational Biology*. Vol. 13, No. 1 (2017): Art. e1005324. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1005324>.
19. Wang Y. et al. The engineered biphenyl dioxygenases enhanced the metabolism of dibenzofuran. *International Biodeterioration and Biodegradation*. Vol. 161 (2021): Art. 105228. <https://doi.org/10.1016/j.ibiod.2021.105228>.
20. Zhu L. et al. Degradation mechanism of biphenyl and 4,4'-dichlorobiphenyl cis-dihydroxylation by non-heme 2,3 dioxygenases BphA: A QM/MM approach. *Chemosphere*. Vol. 247 (2020): Art. 125844. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2020.125844>.

Статья поступила в редакцию 11.11.2024; одобрена после рецензирования 25.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 11.11.2024; approved after reviewing 25.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторе

Т. Д. Кирьянова – инженер.

Information about the author

T. D. Kir'yanova – engineer.

Научная статья

УДК 579.69

EDN RANYPZ

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-43-48



Биодеградация линейных полиакриламидов амидазосодержащими бактериями

Елена Михайловна Протасова

Институт экологии и генетики микроорганизмов – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия,

19mochalova96@mail.ru

Аннотация. Изучена способность бактериальных штаммов *Rhodococcus erythropolis* ИЛ БИО и *Alcaligenes faecalis* 2, обладающих амидазной активностью, использовать линейные полиакриламиды (ПАА) марки Праестол 650 ВС, 2540 и 2300 D в качестве источника углеродного или азотного питания. Определено, что штаммы бактерий использовали данные ПАА в концентрации 0.1, 0.05 и 0.01% в качестве источника азота для роста биомассы. При этом наибольший рост бактерий наблюдали на среде с ПАА Праестол 2300 D в концентрации 0.1%. Следует отметить, что не во всех случаях рост амидазосодержащих бактерий коррелировал со снижением вязкости полимера. Отсутствие роста *A. faecalis* 2 наблюдали на среде с анионным полимером в концентрации 0.1% в качестве единственного ростового субстрата и в концентрации 0.01% в качестве углеродного питания. Неионогенный и катионный ПАА подвергались более эффективной микробной деградации, чем анионный.

Ключевые слова: амидазная активность, биодеградация, полиакриламиды

Для цитирования: Протасова Е. М. Биодеградация линейных полиакриламидов амидазосодержащими бактериями // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 43–48. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-43-48>.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Биоразнообразие микроорганизмов в антропогенно-загрязненных экосистемах и функционально-генетические механизмы их адаптации к стрессовым условиям внешней среды», регистрационный номер НИОКТР 124020500028-4.

MICROBIOLOGY

Original article

Biodegradation of linear polyacrylamides by bacteria containing amidase

Elena M. Protasova

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch RAS, Perm, Russia, 19mochalova96@mail.ru

Abstract. The ability of *Rhodococcus erythropolis* IL BIO and *Alcaligenes faecalis* 2 bacterial strains with amidase activity to use linear polyacrylamides (PAAs) Praestol 650 BC, 2540 and 2300 D as a source of carbon or nitrogen nutrition was studied. It was determined that bacterial strains used these PAAs at a concentration of 0.1, 0.05 and 0.01% as a nitrogen source for biomass growth. The greatest bacterial growth was observed on the medium with PAA Praestol 2300 D at a concentration of 0.1%. It should be noted that not in all cases did the growth of amidase-containing bacteria correlate with a decrease in polymer viscosity. No growth of *A. faecalis* 2 was observed on a medium with anionic polymer at a concentration of 0.1% as the only growth substrate and at a concentration of 0.01% as carbon nutrition. Nonionic and cationic PAAs were subjected to more effective microbial degradation than anionic.

Keywords: amidase activity, biodegradation, polyacrylamides

For citation: Protasova E. M. [Biodegradation of linear polyacrylamides by bacteria containing amidase]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 43–48. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-43-48>.

Acknowledgments: the work was performed within the framework of the state assignment on the topic "Biodiversity of microorganisms in anthropogenic-polluted ecosystems and functional and genetic mechanisms of their adaptation to stressful environmental conditions", R&D registration number 124020500028-4.

Введение

Полиакриламиды (ПАА) представляют собой группу полимеров с высокой молекулярной массой на основе акриламида и его производных. ПАА широко применяются в различных областях промышленности и деятельности человека: водоочистке, нефтеперерабатывающей, целлюлозно-бумажной, косметической, лакокрасочной и пищевой отраслях, сельском хозяйстве, добыче полезных ископаемых [Jiang et al., 2019; Uranta et al., 2019; Gaytán, Burelo, Loza-Tavera, 2021]. В большинстве случаев эти полимеры используют в качестве флокулянтов, которые способствуют эффективному разделению твердой и жидкой фаз в воде, содержащей взвешенные вещества [Wei et al., 2018; Akbar, Khan, Abid, 2022].

ПАА и его производные могут иметь различную молекулярную массу и плотность заряда при изменении параметров реакции полимеризации и/или относительных количеств используемых реагентов. Высокомолекулярные водорастворимые полимеры могут быть модифицированы для придания им неионогенных, анионных или катионных свойств для конкретных целей [Guezennec et al., 2015].

ПАА обычно считается нетоксичным веществом для растений и животных, однако присутствие мономеров в его составе или их высвобождение при деградации полимера могут являться причиной загрязнения окружающей среды, а также нанести вред здоровью человека и животных. В отличие от ПАА, акриламид представляет собой сравнительно небольшую молекулу, поэтому может легко проходить через биологические мембраны [Bedade, Singhal, 2018; Nyssölä, Ahlgren, 2019].

Таким образом, необходимо всесторонне изучать проблему эффективной утилизации этих полимеров. Разрушение ПАА и его производных может происходить путем механических, фотолитических, химических и биологических процессов [Gilbert et al., 2017]. Биodeградация является экономически эффективным и экологичным методом очистки окружающей среды от ксенобиотиков и органических поллютантов [Caulfield et al., 2003; Guezennec et al., 2015; Nyssölä, Ahlgren, 2019].

Для большинства микроорганизмов мономер ПАА является токсичным и может оказывать влияние на их рост и сульфгидрильные белки клеток. Тем не менее, многие штаммы способны расти в присутствии акриламида и частично или полностью разлагать его с помощью амидаз. Амидазы – широко распространенные в живой природе универсальные ферменты. Продукция амидаз обнаружена как у представителей бактерий родов *Arthrobacter*, *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Acinetobacter*, *Brevibacterium*, *Bacillus*, *Burkholderia*, *Delftia*, *Enterobacter*, *Enterococcus*, *Escherichia*, *Helicobacter*, *Microbacterium*, *Moraxella*, *Nocardia*, *Klebsiella*, *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Rhodopseudomonas*, *Stenotrophomonas*, так и среди грибов родов *Aspergillus*, *Candida*, *Kluyvera*, *Kluyveromyces* [Duda-Chodak et al., 2016; Joshi, Abed, 2017].

Полимеры с высокой молекулярной массой, такие как ПАА, не могут проходить через биологические мембраны, поэтому для их биodeградации требуется действие внеклеточных амидаз либо в аэробных, либо в анаэробных условиях, и далее они частично или полностью разлагаются множеством различных ферментов [Caulfield et al., 2003; Guezennec et al., 2015; Gaytán, Burelo, Loza-Tavera, 2021]. Только некоторые виды, принадлежащие к бактериальным родам *Enterobacter* sp., *Azomonas* sp., *Bacillus* sp., *Acinetobacter* sp., *Pseudomonas* sp. и *Clostridium* sp., способны использовать ПАА и его производные в качестве источника углерода и/или азота. Хотя амидазы участвуют в микробиологическом разложении ПАА, сведения о метаболических путях и ферментах, катализирующих деградацию углеродной основы полимера, в настоящее время не ясны [Duda-Chodak et al., 2016; Joshi, Abed, 2017; Максимова, Горшкова, Демаков, 2017].

Целью настоящей работы явилось изучение роста штаммов, обладающих амидазной активностью, на линейных катионных, анионных и неионогенных ПАА как источниках углерода и/или азота, и изменения вязкости этих полимеров.

Материалы и методы исследования

Бактериальные штаммы, условия культивирования и подготовка биомассы

Штаммы бактерий *Rhodococcus erythropolis* ИЛ БИО, выделенный ранее из почвы в присутствии переносно-сшитого ПАА и поддерживаемый в лаборатории молекулярной биотехнологии «ИЭГМ УрО РАН» – филиала ПФИЦ УрО РАН [Максимова и др., 2022], и *Alcaligenes faecalis* 2, выделенный из активного ила очистных сооружений г. Перми с 3-цианопиридином как единственным источником углерода и азота [Демаков и др., 2015], культивировали в минимальной солевой среде следующего состава (г/л): KH_2PO_4 – 1.0; $\text{K}_2\text{HPO}_4 \times 3\text{H}_2\text{O}$ – 3.7; NaCl – 0.5; $\text{MgSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.5; $\text{FeSO}_4 \times 7\text{H}_2\text{O}$ – 0.005; $\text{CoCl}_2 \times 6\text{H}_2\text{O}$ – 0.01, pH 7.2 ± 0.2 . В качестве источника углерода для родококка служила глюкоза в концентрации 0.1%, а источником азота – ацетонитрил в концентрации 0.05%. Для штамма алкалигенеса единственным источником углерода и азота был 0.1 М ацетамид.

Культивирование проводили в конических колбах объемом 1 000 мл в 400 мл минеральной среды в течение 7 сут. на роторной качалке при постоянном перемешивании со скоростью 120 об/мин при температуре 30°C.

Биомассу концентрировали центрифугированием в течение 20 мин. при 5 000 g на центрифуге 5804 R («Eppendorf», Германия), отмывали однократно от среды культивирования стерильным хлоридом натрия в концентрации 0.9%, центрифугировали повторно, разводили в стерильном растворе хлорида натрия.

Способность бактерий использовать ПАА в качестве источника углеродного, азотного питания или единственного ростового субстрата изучали в жидкой минимальной солевой среде. В качестве субстратов роста использовали линейные ПАА в концентрации 0.1%, 0.05% и 0.01%: ПАА Праестол 650 ВС, обладающий катионной активностью, ПАА Праестол 2540, обладающий анионной активностью, ПАА Праестол 2300 D, обладающий неионогенной активностью (получены из Института технической химии УрО РАН, Пермь). Клетки бактерий выращивали в среде с ПАА в трех вариантах: 1) в качестве единственного источника углерода и азота; 2) без дополнительного источника азота с глюкозой в концентрации 0.1% как источником углерода для *R. erythropolis* ИЛ БИО и ацетатом натрия в концентрации 1% для *A. faecalis* 2; 3) без дополнительного источника углерода с хлористым аммонием в концентрации 10 мМ как источником азота. Культивирование проводили в конических колбах объемом 100 мл в 30 мл среды в течение 10–14 сут. на роторной качалке при постоянном перемешивании со скоростью 110 об/мин при температуре 30°C. Рост бактерий оценивали по изменению оптической плотности клеточной суспензии, измеренной при длине волны 540 нм (ОП₅₄₀) на фотоэлектроколориметре КФК-3 (АООТ «ЗОМЗ», Россия) в 0.5 см кюветах. Динамический коэффициент вязкости среды измеряли в течение 2 мин. при 100 rpm на ротационном вискозиметре ROTAVISC lo-vi Complete («IKA», Германия).

Статистический анализ

Статистическая обработка результатов выполнена с помощью пакета программ Microsoft Excel 2019. Результаты представлены как среднее значение не менее чем трех независимых экспериментов ± стандартная ошибка среднего ($M \pm m$, $n=3$).

Результаты и их обсуждение

Результаты культивирования бактерий *R. erythropolis* ИЛ БИО и *A. faecalis* 2 в среде с линейными ПАА представлены в таблице. Выявлено, что *R. erythropolis* ИЛ БИО и *A. faecalis* 2 могут использовать ПАА катионный 650 ВС, анионный 2540 и неионогенный 2300 D марок Праестол в концентрации 0.1, 0.05 и 0.01% в качестве источника азота для роста биомассы. При этом наибольший рост бактерий наблюдали в среде с неионогенным полимером в концентрации 0.1%: ОП₅₄₀ в конце культивирования достигала 0.140 и 0.300 соответственно. В результате этого для *R. erythropolis* ИЛ БИО выявлено снижение динамического коэффициента вязкости среды с катионным и неионогенным в концентрации 0.05 и 0.01%, а также анионным в концентрации 0.1, 0.05 и 0.01% в качестве источника азота с дополнительным источником углерода – глюкозой. Для *A. faecalis* 2 – 650 ВС и 2300 D в концентрации 0.1 и 0.05%, а также 2540 в концентрации 0.1, 0.05 и 0.01% с дополнительным внесением ацетата натрия. Следует отметить, что не во всех случаях рост амидазосодержащих бактерий коррелировал со снижением вязкости полимера. Возможно, это связано с отщеплением аминокрупп, не затрагивающим углеродный остов молекулы. Однако в естественных условиях на полимер воздействует комплекс физико-химических факторов (ультрафиолетовое излучение, изменения pH среды и сезонные колебания температур), что вместе с биохимической деятельностью микроорганизмов может привести к деструкции полимера.

Рост бактерий *R. erythropolis* ИЛ БИО и *A. faecalis* 2 в среде с линейными ПАА
[Growth of *R. erythropolis* IL BIO and *A. faecalis* 2 bacteria on a medium with linear PAA]

ПАА	Дополнительный источник С или N	В начале культиви-рования	В конце культивирования	
		Динамический ко-эффициент вязко-сти, мПа•с	ОП ₅₄₀	Динамический коэффициент вязкости, мПа•с
Rhodococcus erythropolis ИЛ БИО				
Катионный, 0.1%	N	6.5	Слабый рост, хлопья	6.9
Катионный, 0.1%	C	6.4	0.125	6.97
Катионный, 0.1%	—	6.84	Слабый рост, хлопья	7.02
Катионный, 0.05%	N	5.7	Слабый рост, хлопья	5.65
Катионный, 0.05%	C	5.6	0.110	5.38
Катионный, 0.05%	—	5.48	Слабый рост, хлопья	5.46
Катионный, 0.01%	N	3.8	Слабый рост, хлопья	4.02
Катионный, 0.01%	C	4.02	0.070	3.96
Катионный, 0.01%	—	3.9	Слабый рост, хлопья	3.9

ПАА	Дополнительный источник С или N	В начале культивирования	В конце культивирования	
		Динамический коэффициент вязкости, мПа•с	ОП ₅₄₀	Динамический коэффициент вязкости, мПа•с
Анионный, 0.1%	N	18.6	Слабый рост, хлопья	18.0
Анионный, 0.1%	C	18.5	0.100	18.1
Анионный, 0.1%	—	22.0	Слабый рост, хлопья	18.9
Анионный, 0.05%	N	7.68	Слабый рост, хлопья	7.32
Анионный, 0.05%	C	7.4	0.030	6.9
Анионный, 0.05%	—	7.7	0.010	7.63
Анионный, 0.01%	N	4.3	Слабый рост, хлопья	4.37
Анионный, 0.01%	C	4.5	0.015	4.42
Анионный, 0.01%	—	4.62	Слабый рост, хлопья	4.53
Неионогенный, 0.1%	N	5.7	Слабый рост, хлопья	5.93
Неионогенный, 0.1%	C	5.64	0.140	5.77
Неионогенный, 0.1%	—	5.6	Слабый рост, хлопья	5.89
Неионогенный, 0.05%	N	4.74	Слабый рост, хлопья	4.64
Неионогенный, 0.05%	C	4.8	0.092	4.5
Неионогенный, 0.05%	—	4.86	0.010	4.7
Неионогенный, 0.01%	N	3.84	Слабый рост	3.85
Неионогенный, 0.01%	C	3.78	0.040	3.66
Неионогенный, 0.01%	—	3.8	Слабый рост	3.85
<i>Alcaligenes faecalis</i> 2				
Катионный, 0.1%	N	6.42	Слабый рост, хлопья	6.44
Катионный, 0.1%	C	6.36	0.140	5.94
Катионный, 0.1%	—	6.72	Слабый рост, хлопья	6.7
Катионный, 0.05%	N	5.2	Слабый рост, хлопья	4.95
Катионный, 0.05%	C	5.1	0.060	4.7
Катионный, 0.05%	—	5.15	Слабый рост, хлопья	4.8
Катионный, 0.01%	N	3.63	Слабый рост, хлопья	3.5
Катионный, 0.01%	C	3.85	Слабый рост, хлопья	3.75
Катионный, 0.01%	—	3.9	Слабый рост, хлопья	3.52
Анионный, 0.1%	N	18.7	Слабый рост	19.4
Анионный, 0.1%	C	18.5	0.085	18.3
Анионный, 0.1%	—	22.0	0	21.0
Анионный, 0.05%	N	7.68	0.011	7.48
Анионный, 0.05%	C	7.4	0.060	6.36
Анионный, 0.05%	—	7.62	0.025	6.74
Анионный, 0.01%	N	4.3	0	4.33
Анионный, 0.01%	C	4.44	Слабый рост	4.2
Анионный, 0.01%	—	4.6	Слабый рост	4.4
Неионогенный, 0.1%	N	5.6	Слабый рост, хлопья	5.63
Неионогенный, 0.1%	C	5.4	0.300	4.73
Неионогенный, 0.1%	—	5.6	Слабый рост, хлопья	5.9
Неионогенный, 0.05%	N	4.8	Слабый рост, хлопья	4.9
Неионогенный, 0.05%	C	4.6	0.100	4.25
Неионогенный, 0.05%	—	4.86	Слабый рост, хлопья	4.9
Неионогенный, 0.01%	N	3.84	Слабый рост, хлопья	3.8
Неионогенный, 0.01%	C	3.72	0.025	3.8
Неионогенный, 0.01%	—	3.8	Слабый рост, хлопья	3.9

Отмечался слабый рост бактерий и образование небольших хлопьев в среде с данными полимерами как источниками углерода с введением в среду дополнительных источников азота, а также как единственными источниками углерода и азота.

Отсутствие роста *A. faecalis* 2 наблюдали в среде с анионным полимером в концентрации 0.1% в качестве единственного ростового субстрата и в концентрации 0.01% в качестве углеродного питания.

Таким образом, нами было показано, что неионогенный и катионный ПАА подвержены более эффективной микробной деградации, чем анионный. По-видимому, это связано с отсутствием электростатического отталкивания между отрицательно заряженной клеточной стенкой и молекулой полимера.

Заключение

В связи с широким применением акриловых полимеров в качестве флокулянтов для очистки сточных вод поиск микроорганизмов, которые могли бы частично или полностью разлагать ПАА и его производные, является непростой задачей из-за особенностей строения полимеров, а также возможной токсичности акриламида в их составе.

Изученные нами бактериальные штаммы *R. erythropolis* ИЛ БИО и *A. faecalis* 2, обладающие амидазной активностью, могут деградировать данные ПАА, используя их в качестве субстрата для роста, например, в качестве источника азота с дополнительным источником углерода. При этом эффективность микробной деградации ПАА зависит от его заряда. В перспективе данные штаммы могут быть применены для утилизации избытков отработанного полимера.

Список источников

1. Демаков В.А. и др. Бактерии активного ила биологических очистных сооружений, трансформирующие цианопиридины и амиды пиридинкарбоновых кислот // Микробиология. 2015. Т. 84, № 3. С. 369–378. DOI: 10.7868/S0026365615030039 EDN: TQQVBB
2. Максимова Ю.Г., Горшкова А.А., Демаков В.А. Биodeградация полиакриламидов почвенной микрофлорой и штаммами амидазосодержащих бактерий // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017. Вып. 2. С. 200–204. EDN: ZCMLLX
3. Максимова Ю.Г. и др. Влияние немодифицированных многостенных углеродных нанотрубок на формирование и разрушение бактериальных биопленок // Микробиология. 2022. Т. 91, № 4. С. 507–516. DOI: 10.31857/S0026365621100694 EDN: PXWGDO
4. Akbar M., Khan M.F.S., Abid M. Novel insight into the degradation of polyacrylamide by thermophilic anaerobic digestion // Biochem. Engin. J. 2022. Vol. 189. Art. 108716. DOI: 10.1016/j.bej.2022.108716 EDN: MADWMY
5. Bedade D.K., Singhal R.S. Biodegradation of acrylamide by a novel isolate, *Cupriavidus oxalaticus* IC-TDB921: Identification and characterization of the acrylamidase produced // Bioresource Technol. 2018. Vol. 261. P. 122–132. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.04.012 EDN: VFABUZ
6. Caulfield M.J. et al. Degradation on polyacrylamides. Part I. Linear polyacrylamide // Polymer. 2003. Vol. 44, № 5. P. 1331–1337. DOI: 10.1016/S0032-3861(03)00003-X EDN: BDQUJZ
7. Duda-Chodak A. et al. A review of the interactions between acrylamide, microorganisms and food components // Food Funct. 2016. Vol. 7, № 3. P. 1282–1295. DOI: 10.1039/c5fo01294e
8. Gaytán I., Burelo M., Loza-Tavera H. Current status on the biodegradability of acrylic polymers: microorganisms, enzymes and metabolic pathways involved // Appl. Microbiol. Biotechnol. 2021. Vol. 105. P. 991–1006. DOI: 10.1007/s00253-020-11073-1 EDN: ZDTKJ
9. Gilbert W.J.R. et al. Enzymatic degradation of polyacrylamide in aqueous solution with peroxidase and H₂O₂ // J. Appl. Polym. Sci. 2017. Vol. 134, № 10. Art. 44560. DOI: 10.1002/app.44560 EDN: YWTRCP
10. Guezennec A.G. et al. Transfer and degradation of polyacrylamide based flocculants in hydrosystems: a review components // Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2015. Vol. 22. P. 6390–6406. DOI: 10.1007/s11356-014-3556-6 EDN: VEXGHX
11. Jiang C. et al. Neighboring group effect on the thermal degradation of polyacrylamide and its derivatives // J. of Polymer Engineering. 2019. Vol. 39, № 3. P. 239–247. DOI: 10.1515/polyeng-2018-0274 EDN: NNAESR
12. Joshi S.J., Abed R.M.M. Biodegradation of polyacrylamide and its derivatives // Environ. Process. 2017. Vol. 4. P. 463–476. DOI: 10.1007/s40710-017-0224-0 EDN: YENXQQ
13. Nyssölä A., Ahlgren J. Microbial degradation of polyacrylamide and the deamination product polyacrylate // Inter. Biodeterioration and Biodegradation. 2019. Vol. 139. P. 24–33. DOI: 10.1016/j.ibiod.2019.02.005
14. Uranta K.G. et al. Application of polymer integration technique for enhancing polyacrylamide (PAM) performance in high temperature and high salinity reservoirs // Heliyon. 2019. Vol. 5, № 7. Art. e02113. DOI: 10.1016/j.heliyon.2019.e02113
15. Wei H. et al. Coagulation/flocculation in dewatering of sludge: a review // Water Research. 2018. Vol. 143. P. 608–631. DOI: 10.1016/j.watres.2018.07.029 EDN: YKRFRJ

References

1. Demakov V.A., Vasil'ev D.M., Pavlova Y.A., Ovechkina G.V., Maksimov A.Y., Maksimova Y.G. [Activated sludge bacteria transforming cyanopyridines and amides of pyridinecarboxylic acids]. *Mikrobiologiya*. V. 84, No. 3 (2015): pp. 369-378. (In Russ.). DOI: 10.7868/S0026365615030039.

2. Maksimova Yu.G., Gorshkova A.A., Demakov V.A. [Polyacrylamide biodegradation by soil microflora and bacteria containing amidase]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya*. Iss. 2 (2017): pp. 200-204. (In Russ.).
3. Maksimova Yu.G., Bykova Ya.E., Zorina A.S., Nikulin S.M., Maksimov A.Yu. [Effect of pristine multi-walled carbon nanotubes on formation and degradation of bacterial biofilms]. *Mikrobiologiya*. V. 91, No. 4 (2022): pp. 507-516. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0026365621100694.
4. Akbar M., Khan M.F.S., Abid M. Novel insight into the degradation of polyacrylamide by thermophilic anaerobic digestion. *Biochem. Engin. J.* V. 189 (2022): Article 108716. DOI: 10.1016/j.bej.2022.108716.
5. Bedade D.K., Singhal R.S. Biodegradation of acrylamide by a novel isolate, *Cupriavidus oxalaticus* IC-TDB921: Identification and characterization of the acrylamidase produced. *Bioresource Technol.* V. 261 (2018): pp. 122-132. DOI: 10.1016/j.biortech.2018.04.012.
6. Caulfield M.J., Hao X., Qiao G.G., Solomon D.H. Degradation on polyacrylamides. Part I. Linear polyacrylamide. *Polymer*. V. 44, No. 5 (2003): pp. 1331-1337. DOI: 10.1016/S0032-3861(03)00003-X.
7. Duda-Chodak A., Wajda Ł., Tarko T., Sroka P., Satora P. A review of the interactions between acrylamide, microorganisms and food components. *Food Funct.* V. 7, No. 3 (2016): pp. 1282-1295. DOI: 10.1039/c5fo01294e.
8. Gaytán I., Burelo M., Loza-Tavera H. Current status on the biodegradability of acrylic polymers: microorganisms, enzymes and metabolic pathways involved. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* V. 105 (2021): pp. 991-1006. DOI: 10.1007/s00253-020-11073-1.
9. Gilbert W.J R., Johnson S.J., Tsau J.-S., Liang J.-T., Scurto A.M. Enzymatic degradation of polyacrylamide in aqueous solution with peroxidase and H₂O₂. *J. Appl. Polym. Sci.* V. 134, No. 10 (2017): Art. 44560. DOI: 10.1002/app.44560.
10. Guezennec A.G., Michel C., Bru K., Touzé S., Desroche N., Mnif I., Motelica-Heino M. Transfer and degradation of polyacrylamide based flocculants in hydrosystems: a review components. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* V. 22, No. 9 (2015): pp. 6390-6406. DOI: 10.1007/s11356-014-3556-6.
11. Jiang C., Xia X., Kang S., Dong H., Sakinejad P., Ma Q., Tang Y. Neighboring group effect on the thermal degradation of polyacrylamide and its derivatives. *J. of Polymer Engineering*. V. 39, No. 3 (2019): pp. 239-247. DOI: 10.1515/polyeng-2018-0274.
12. Joshi S.J., Abed R.M.M. Biodegradation of polyacrylamide and its derivatives. *Environ. Process.* V. 4 (2017): pp. 463-476. DOI: 10.1007/s40710-017-0224-0.
13. Nyssölä A., Ahlgren J. Microbial degradation of polyacrylamide and the deamination product polyacrylate. *Inter. Biodeterioration and Biodegradation*. V. 139 (2019): pp. 24-33. DOI: 10.1016/j.ibiod.2019.02.005.
14. Uranta K.G., Rezaei Gomari S., Russell P., Hamad F. Application of polymer integration technique for enhancing polyacrylamide (PAM) performance in high temperature and high salinity reservoirs. *Heliyon*. V. 5, No. 7 (2019): Art. e02113. DOI: 10.1016/j.heliyon.2019.e02113.
15. Wei H., Gao B., Ren J., Li A., Yang H. Coagulation /flocculation in dewatering of sludge: a review. *Water Research*. 2018. V. 143 (2018): pp. 608-631. DOI: 10.1016/j.watres.2018.07.029.

Статья поступила в редакцию 22.11.2024; одобрена после рецензирования 25.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 22.11.2024; approved after reviewing 25.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторе

Е. М. Протасова – инженер лаборатории молекулярной биотехнологии, выпускник аспирантуры по направлению подготовки 06.06.01 Биологические науки.

Information about the author

E. M. Protasova – engineer of the laboratory of molecular biotechnology, graduate of postgraduate studies in the field of training 06.06.01 Biological sciences.



Антимикробная активность спиртовых экстрактов из плодов моркови дикой и моркови посевной в отношении клинических штаммов грамположительных и грамотрицательных бактерий

Е. В. Утяганова¹, Е. А. Юртаева¹, С. С. Сигарева¹, Е. О. Сергеева¹,
И. С. Степаненко², А. В. Луценко³

¹ Пятигорский медико-фармацевтический институт – филиал ВолгГМУ Минздрава России, Пятигорск, Россия

² Волгоградский государственный медицинский университет Минздрава России, Волгоград, Россия

³ Астраханский государственный медицинский университет Минздрава России, Астрахань, Россия

Автор, ответственный за переписку: Евгения Васильевна Утяганова, uev-1@yandex.ru

Аннотация. Проведена оценка *in vitro* антимикробной активности этанольных экстрактов плодов *Daucus carota* subsp. *carota* (морковь дикая) и *Daucus carota* subsp. *sativus* (морковь посевная) в отношении 5 клинически значимых штаммов бактерий: *Acinetobacter* sp. 12/19, *Escherichia coli* 83, *Streptococcus pneumoniae* UEV, *Staphylococcus aureus* MP1989 и *Enterococcus faecalis* 26. Антимикробную активность определяли методом серийных разведений с последующим установлением минимальной подавляющей концентрации (МПК₅₀), вызывающей 50% ингибирование роста исследуемых культур. Результаты продемонстрировали выраженную антимикробную активность исследуемых экстрактов. Этанольный экстракт плодов моркови дикой показал более высокую антимикробную активность по сравнению с экстрактом моркови посевной. В частности, в отношении *Acinetobacter* sp. 12/19 экстракт из плодов моркови дикой проявил бактериостатическое действие при концентрациях, начиная с 2.0 мкг/мл. В отношении *E. coli* 83 оба экстракта продемонстрировали сопоставимую антибактериальную активность, с МПК₅₀ на уровне 2.0 мкг/мл. В отношении *S. pneumoniae* UEV оба экстракта демонстрировали сопоставимый уровень подавления роста во всем диапазоне исследованных концентраций, при этом процент ингибирования варьировал от 86 (при низкой концентрации) до 93% (при высокой концентрации). В отношении *S. aureus* MP1989 оба экстракта проявили бактериостатическую активность в диапазоне концентраций 2.0–135 мкг/мл, с процентом ингибирования от 32.8 до 95.7% для экстракта *D. carota* subsp. *carota* и от 49.9 до 92.8% для экстракта *D. carota* subsp. *sativus*. В отношении *E. faecalis* 26 исследуемые экстракты уступали по активности цефтриаксону, однако проявили выраженное бактериостатическое действие, с процентом ингибирования от 69.0 до 96% в диапазоне концентраций 8.0–67.0 мкг/мл. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности дальнейшего изучения фитохимического состава и антимикробного потенциала экстрактов плодов *Daucus carota* с целью разработки новых антимикробных средств.

Ключевые слова: антимикробная активность, спиртовые экстракты, морковь дикая, морковь посевная, МПК, *Daucus carota* subsp. *carota*, *Daucus carota* subsp. *sativus*

Для цитирования: Антимикробная активность спиртовых экстрактов из плодов моркови дикой и моркови посевной в отношении клинических штаммов грамположительных и грамотрицательных бактерий / Е. В. Утяганова, Е. А. Юртаева, С. С. Сигарева, Е. О. Сергеева, И. С. Степаненко, А. В. Луценко // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 49–58. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-49-58>.

MICROBIOLOGY

Original article

The antimicrobial activity of ethanolic extracts derived from the fruits of wild and cultivated carrots against clinical isolates of Gram-positive and Gram-negative bacteria

Е. В. Utyaganova¹, Е. А. Yurtaeva¹, S. S. Sigareva¹, Е. О. Sergeeva¹,
I. S. Stepanenko², A. V. Lutsenko³

¹ Pyatigorsk Medical and Pharmaceutical Institute, Pyatigorsk, Russia

² Volgograd State Medical University, Volgograd, Russia

³ Astrakhan State Medical University, Astrakhan, Russia

Corresponding author: Evgeniya V. Utyaganova, uev-1@yandex.ru

Abstract. In this study, we evaluated the *in vitro* antimicrobial activity of ethanolic extracts from the fruits of *Daucus carota* subsp. *carota* (wild carrot) and *Daucus carota* subsp. *sativus* (cultivated carrot) against five clinically significant bacterial strains: *Acinetobacter* sp. 12/19, *Escherichia coli* 83, *Streptococcus pneumoniae* UEV, *Staphylococcus aureus* MP1989, and *Enterococcus faecalis* 26. The antimicrobial activity was determined using the serial dilution method, followed by the establishment of the minimum inhibitory concentration (MIC₅₀) that caused 50% inhibition of the growth of the tested cultures. The results demonstrated a pronounced antimicrobial activity of the tested extracts against all tested strains. The ethanolic extract from *D. carota* subsp. *carota* fruits showed higher antimicrobial activity compared to the extract from *D. carota* subsp. *sativus*. Specifically, against *Acinetobacter* sp. 12/19, the extract from wild carrot fruits exhibited a bacteriostatic effect at concentrations starting from 2.0 µg/mL. Against *E. coli* 83, both extracts demonstrated comparable antibacterial activity, with an MIC₅₀ at the level of 2.0 µg/mL (growth inhibition was 59% relative to the control). However, the minimal bactericidal concentration (MBC) for both extracts was determined as 135 µg/mL, indicating a less pronounced bactericidal effect compared to ceftriaxone, which was used as a reference drug. Against *S. pneumoniae* UEV, both extracts showed comparable levels of growth suppression across the entire range of tested concentrations, with the percentage of inhibition ranging from 86% (at low concentration) to 93% (at high concentration). Against *S. aureus* MP1989, both extracts demonstrated bacteriostatic activity in the concentration range of 2.0–135 µg/mL, with a percentage of inhibition from 32.8% to 95.7% for the *D. carota* subsp. *carota* extract and from 49.9% to 92.8% for the *D. carota* subsp. *sativus* extract. Against *E. faecalis* 26, the tested extracts were inferior in activity to ceftriaxone, but exhibited a pronounced bacteriostatic effect, with a percentage of inhibition from 69.0% to 96% in the concentration range of 8.0–67.0 µg/mL. The obtained results indicate the promise of further study of the phytochemical composition and antimicrobial potential of *Daucus carota* fruit extracts for the development of new antimicrobial agents.

Keywords: antimicrobial activity, alcohol extracts, wild carrot, cultivated carrot, MIC, *Daucus carota* subsp. *carota*, *Daucus carota* subsp. *sativus*

For citation: Utyaganova E.V., Yurtaeva E.A., Sigareva S.S., Sergeeva E. O., Stepanenko I. S., Lutsenko A. V. [The antimicrobial activity of ethanolic extracts derived from the fruits of wild and cultivated carrots against clinical isolates of Gram-positive and Gram-negative bacteria]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 49–58. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-49-58>.

Введение

Устойчивость к антимикробным препаратам (АМП) – одна из наиболее серьезных проблем здравоохранения XXI в. [World Health Organization, 2019]. Она угрожает эффективности лечения инфекционных заболеваний, приводит к увеличению заболеваемости, смертности и затрат на здравоохранение [Савченко, 2020].

Особую опасность представляют грамотрицательные бактерии, такие как *Acinetobacter* spp., *Escherichia coli*, *Klebsiella pneumoniae* и *Pseudomonas aeruginosa*, а также грамположительные микроорганизмы, включая *Staphylococcus aureus* и *Enterococcus faecalis*, в силу их способности быстро приобретать и распространять гены резистентности [Hiltunen et al., 2017]. Многие из перечисленных микроорганизмов относятся к группе ESCAPE-патогенов (*Enterococcus faecium*, *Staphylococcus aureus*, *Klebsiella pneumoniae*, *Acinetobacter baumannii*, *Pseudomonas aeruginosa* и *Enterobacter* spp.), выделенной ВОЗ как приоритетные патогены, требующие разработки новых антибиотиков в связи с их высокой резистентностью и клинической значимостью [World Health Organization, 2017].

В Российской Федерации, как и во всем мире, наблюдается высокий уровень распространенности условно-патогенных бактерий, устойчивых к АМП. По данным Федеральной службы по надзору в сфере здравоохранения (Росздравнадзора), в 2022 г. в структуре госпитальных инфекций лидировали инфекции дыхательных путей (35.2%), затем следовали инфекции мочевыводящих путей (21.3%), хирургического профиля (18.7%) и инфекции кровотока (12.5%) [Karkman et al., 2018]. Среди возбудителей этих инфекций значительную долю составляли *Acinetobacter* spp., *E. coli*, *S. pneumoniae*, *S. aureus* и *E. faecalis*, причем многие из них проявляли мультирезистентность к широкому спектру антибиотиков [Wang et al., 2017]. Например, согласно данным многоцентрового исследования «MARA», проведенного в 18 городах России, уровень резистентности *K. pneumoniae* к цефалоспорином III поколения составил 47.6%, а к фторхинолонам – 51.2% [Виноградова и др., 2013]. Среди *E. coli*, выделенных от пациентов с внебольничной пневмонией, устойчивость к амоксициллину/клавуланату достигала 68.9%, а к ко-тримоксазолу – 42.3% [Martinez, 2014]. Высокой остается частота метициллин-резистентных штаммов *S. aureus* (MRSA), которая варьирует от 20 до 50% в различных регионах страны [Землянко, Рогоза, Журавлева, 2018]. Распространение устойчивости к АМП среди патогенных микроорганизмов приняло угрожающие масштабы. Возникновение и распространение резистентных штаммов – это естественный эволюционный процесс, однако нерациональное использование антибиотиков в медицине, ветеринарии и сельском хозяйстве значительно ускорило этот процесс, превратив его в одну из наиболее серьезных проблем здравоохранения XXI в. [Hiltunen et al., 2017]. Последствия антибиотикорезистентности ощутимы уже сегодня:

лечение инфекционных заболеваний становится все более сложным и дорогостоящим, растет число летальных исходов, а экономический ущерб, наносимый этой проблемой, исчисляется миллиардами долларов ежегодно [World Health Organization, 2021]. В связи с этим поиск новых эффективных антимикробных препаратов является приоритетной задачей. Особенно перспективным направлением представляется разработка АМП на основе растительного сырья [Newman et Cragg, 2020]. В частности, плоды дикой моркови (*Daucus carota* subsp. *carota*) и ее культивируемого подвида, плодов посевной моркови (*Daucus carota* subsp. *sativus*), традиционно используются в народной медицине благодаря своим антимикробным свойствам [Rokbeni et al., 2013]. Исследования химического состава экстрактов плодов дикой и посевной моркови (*Daucus carota* subsp. *carota* и *D. carota* subsp. *sativus* соответственно) выявили наличие широкого спектра биологически активных веществ, включая коричные кислоты, флавоноиды, фенолокислоты и кумарины [Орловская, 2011]. Среди идентифицированных компонентов в полученных экстрактах преобладает галловая кислота (13.51%), обладающая выраженными антимикробными свойствами против широкого спектра грамположительных и грамотрицательных бактерий, включая устойчивые к антибиотикам штаммы [Yang et al., 2010; Орловская, 2011; Jia et al., 2014]. Растения синтезируют широкий спектр биологически активных соединений, обладающих антимикробным действием, таких как алкалоиды, флавоноиды, терпеноиды, кумарины и др. Эти соединения зачастую демонстрируют меньшую токсичность по сравнению с синтетическими антибиотиками, лучшее сродство к организму человека, а также способность преодолевать механизмы резистентности, выработанные бактериями к существующим препаратам [Cowan, 1999; Breitmaier, 2006; Wagner, Ulrich-Merzenich, 2009]. Кроме того, использование растительного сырья открывает возможности для создания новых лекарственных форм и более экономически выгодных методов производства АМП [Harvey, 2008].

Целью данного исследования являлась оценка *in vitro* антимикробной активности этанольных экстрактов плодов моркови дикой (*D. carota* subsp. *carota*) и моркови посевной (*D. carota* subsp. *sativus*) в отношении ряда клинически значимых бактериальных штаммов, а также сравнение их эффективности.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования являлись спиртовые экстракты из плодов моркови посевной и моркови дикой (*Daucus carota* L.), выращенной в ботаническом саду Пятигорского медико-фармацевтического института – филиала ВолгГМУ Минздрава России. Спиртоводное извлечение из плодов моркови дикой и моркови посевной получали методом перколяции в соотношении сырья и экстрагента 1:1. В качестве экстрагента использовали 70% этиловый спирт.

Экстракция в перколяторе длилась 24 ч до тех пор, пока вытекающий перколят не обесцвечивался. Затем полученную вытяжку упаривали под вакуумом при температуре 50–60°C и разрежении 600–650 мм рт. ст. до требуемой консистенции. В качестве препарата сравнения использовали антибиотик цефтриаксон.

Для исследования антибактериальной активности экстрактов использовали клинические штаммы: *Acinetobacter* sp. 12/19, *Escherichia coli* 83, выделенные из кишечника больных, *Staphylococcus aureus* MP 1989 и *Streptococcus pneumonia* UEV, выделенные из верхних дыхательных путей, *Enterococcus faecalis* 26, выделенный из мочи. Клинические штаммы любезно предоставлены авторам сотрудниками ФГБУ «Научно-исследовательский институт по изучению лепры» Минздрава России (с 01.04.2022 реорганизован в форме присоединения к ФГБОУ ВО Астраханский ГМУ Минздрава России).

Антимикробную активность полученных экстрактов определяли методом серийных разведений в бульоне [EUCAST, 2019 et 2021]. Для оценки чувствительности тест-штаммов использовался бульон Мюллера-Хинтона (МХБ) и агар Мюллера-Хинтона (МХА) (HiMedia Laboratories Pvt. Limited, Индия). Антимикробную активность исследуемых соединений определяли методом серийных разведений в бульоне (макротест) в соответствии с рекомендациями [МУК 2004; ISO 2006; EUCAST]. Для этого в пробирки с 0.5 мл МХБ вносили по 0.5 мл растворов исследуемых соединений с двукратным уменьшением концентрации в каждой последующей пробирке, создавая ряд десяти разведений. Контролем служила пробирка с 0.5 мл МХБ без исследуемого соединения. В каждую пробирку, включая контрольную, добавляли 0.5 мл стандартизированной микробной суспензии (5×10^5 КОЕ/мл, соответствующей 0.5 по стандарту McFarland после 100-кратного разведения). После инкубации при 37°C в течение 16–24 ч (в зависимости от микроорганизма) оценивали наличие видимого роста бактерий в каждой пробирке в сравнении с отрицательным контролем (пробирка с инокулятом, хранившаяся при 4°C). На втором этапе проводили пересев с жидкой среды на плотную среду МХА и проводили подсчет выросших колоний. На основании полученных результатов рассчитывали минимальную подавляющую концентрацию соединений – МПК₅₀ (т. е. концентрацию, при которой подавлялось 50% колоний относительно контроля) и МБК₉₀₋₁₀₀ (концентрацию, при которой подавлялось 90% и более колоний). Диапазон концентраций изучаемых экстрактов для оценки антимикробной активности составлял в процентах: 1.4; 0.7; 0.35; 0.175; 0.09; 0.044; 0.022. С целью унификации и последующего сопоставления диапазонов концентраций контрольного антибиотика (цефтриаксона) и исследуемых экстрактов был произведен пересчет концентраций последних в эквиваленте галловой кислоты, которая была идентифицирована как наиболее распространенное фенольное соединение в составе экстрактов. Контрольные эксперименты показали, что используемый рас-

творитель (спирт и ДМСО) не оказывал статистически значимого влияния на рост использованных микроорганизмов, исключая его как фактор, ответственный за наблюдаемое отсутствие или подавление роста. Эксперимент проводили в шести повторностях. Статистическую обработку данных проводили с помощью программы «BioStat2009» (Analyst Soft Ins., США).

Чувствительность тест-штаммов к антибактериальным препаратам с целью определения препарата сравнения определяли диско-диффузионным методом [Определение ..., 2018]. Учет результатов вели по диаметру зон задержки роста культуры в соответствии со стандартами производителя дисков (ООО «НИЦФ» Санкт-Петербург, РФ).

Результаты и их обсуждение

При изучении резистентности исследуемых клинических изолятов в отношении антимикробных препаратов были получены следующие результаты (табл. 1).

Таблица 1

Чувствительность бактериальных штаммов к антибиотикам
[Sensitivity of bacterial strains to antibiotics]

Антибиотики	<i>S.pneumoniae</i> UEV	<i>S. aureus</i> MP 1989	<i>Acinetobacter</i> sp. 12/19	<i>Escherichia coli</i> 83
Бензилпенициллин (10 ЕД)	I	I	R	S
Ампициллин (10 мкг)	R	R	S	R
Стрептомицин (300мкг)	S	R	I	I
Гентамицин (120 мкг)	R	R	R	R
Ванкомицин (30мкг)	R	S	I	I
Ципрофлоксацин (5мкг)	R	R	I	S
Норфлоксацин (10мкг)	I	I	R	R
Левифлоксацин (5мкг)	R	R	I	R
Цефтриаксон (30 мкг)	S	S	S	S
Азитромицин (15 мкг)	I	R	R	I
Доксициклин (30 мкг)	S	R	S	R
Левомецетин (30 мкг)	R	S	R	R
Эритромицин (15мкг)	S	I	I	I

Примечание: R – резистентные; I – чувствительные при повышенной экспозиции; S – чувствительные.

В качестве препарата сравнения был выбран цефтриаксон, т. к. все выбранные нами для работы тест-культуры бактерий оказались чувствительными к данному антибиотику.

При изучении активности исследуемых экстрактов методом серийных разведений в отношении бактерий рода *Acinetobacter* sp. 12/19 были получены следующие результаты (табл. 2).

Таблица 2

Количество колоний *Acinetobacter* sp. 12/19, выросших на плотной питательной среде (Мюллера-Хинтона агар)

[The number of *Acinetobacter* sp. 12/19 colonies grown on solid nutrient medium (Mueller-Hinton agar)]

Соединения	Концентрация экстракта, мкг/мл						
	135.1	67.6	33.77	16.88	8.44	4.22	2.11
	Количество колоний						
Экстракт плодов моркови посевной	700.6 ± 1.34 ***	1091.2 ± 1.86 ***	1106.0 ± 1.34 ***	1181.0 ± 0.89 ***	1302.4 ± 1.52 ***	1345.8 ± 1.72 ***	1646.8 ± 1.86 ***
Экстракт плодов моркови дикой	474.0 ± 3.74 ***###	520.6 ± 1.34 ***###	687.0 ± 2.0 ***###	713.4 ± 2.55 ***###	782.4 ± 1.02 ***###	843.2 ± 1.86 ***###	850.8 ± 2.20 ***###
Цефтриаксон	Концентрация цефтриаксона, мкг/мл						
	128.0	64.0	32.0	16.0	8.0	4.0	2.0
	Количество колоний						
Цефтриаксон	802.8 ± 2.55 ***	866.6 ± 1.51 ***	933.6 ± 1.51 ***	1112.0 ± 0.55 ***	1151.6 ± 0.55 ***	1166.0 ± 0.89 ***	1324.4 ± 1.52 ***
Контроль	2523 ± 4.23						

Примечание: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$ относительно отрицательного контроля. Статистически значимые различия между экстрактом плодов моркови дикой и экстрактом плодов моркови посевной: ### – $p < 0.001$; ## – $p < 0.01$; # – $p < 0.05$.

Наблюдалась зависимость между концентрацией экстрактов моркови и количеством колоний *Acinetobacter* sp. 12/19: с уменьшением концентрации увеличивалось число колоний. Это свидетельствует об антибактериальной активности обоих экстрактов в отношении данного микроорганизма. При сравнении экстрактов между собой выявлены статистически значимые различия ($p < 0.001$ и 0.01). Экстракт моркови дикой продемонстрировал более высокую, статистически значимую антибактериальную активность ($p < 0.001$ и 0.01), чем экстракт моркови посевной, во всех исследованных концентрациях. Например, при концентрации 2 мкг/мл экстракт моркови дикой допускал рост 850.0 ± 2.20 колоний, тогда как экстракт моркови посевной – 1646.8 ± 1.86 колоний.

Цефтриаксон, использованный в качестве контрольного антибиотика, также продемонстрировал антибактериальную активность. Однако даже в максимальной исследованной концентрации (128.0 мкг/мл) он не полностью ингибировал рост *Acinetobacter* sp. 12/19. Максимальный процент подавления роста среди всех исследованных образцов был отмечен для экстракта моркови дикой при концентрации 135.1 мкг/мл. В отношении тест-штамма *Escherichia coli* 83 при пересеве с жидкой среды (МХБ) на плотную среду были получены следующие результаты (табл. 3).

Таблица 3

Количество колоний *Escherichia coli* 83, выросших на плотной питательной среде (Мюллера-Хинтона агар)

[The number of *Escherichia coli* 83 colonies grown on solid nutrient medium (Mueller-Hinton agar)]

Соединения	Концентрация экстракта, мкг/мл						
	135.1	67.6	33.77	16.88	8.44	4.22	2.11
Экстракт плодов моркови посевной	Количество колоний						
	334.2 ± 1.64***	777.8 ± 1.27***	927.0 ± 1.79***	1010.4 ± 0.94***	1156.6 ± 1.30***	1212.2 ± 1.74***	1264.0 ± 2.65***
Экстракт плодов моркови дикой	280.6 ± 12.97***	483.0 ± 34.41***#	840.2 ± 14.05***	893.8 ± 14.98***	1098.8 ± 9.02***	1199.6 ± 4.48***	1248.2 ± 10.85***
Цефтриаксон	Концентрация цефтриаксона, мкг/мл						
	128.0	64.0	32.0	16.0	8.0	4.0	2.0
	Количество колоний						
	129.4 ± 2.20***	298.6 ± 3.54***	351.6 ± 12.63***	372.2 ± 3.54***	379.8 ± 8.80***	381.2 ± 3.35***	561.8 ± 4.74***
Контроль	3076 ± 3.2						

Примечание: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$ относительно отрицательного контроля. Статистически значимые различия между экстрактом плодов моркови дикой и экстрактом плодов моркови посевной: ### – $p < 0.001$; ## – $p < 0.01$; # – $p < 0.05$.

Обнаружена корреляция между концентрацией экстрактов моркови и количеством колоний *E. coli* 83: снижение концентрации приводило к увеличению числа колоний. Это свидетельствует о дозозависимом антибактериальном эффекте обоих экстрактов. Экстракты моркови дикой и посевной продемонстрировали сравнимую антибактериальную активность против *E. coli* 83. Подавление роста при концентрации 135.1 мкг/мл составило 90.8% и 89.1% соответственно. Различия в количестве колоний при одинаковых концентрациях экстрактов незначительны и могут быть обусловлены естественной вариабельностью эксперимента.

Цефтриаксон, использованный в качестве контрольного антибиотика, проявил высокую антибактериальную активность против *E. coli* 83 даже в низких концентрациях (2–8 мкг/мл), с максимальным подавлением роста 95.7%. Однако при концентрации 16 мкг/мл и выше наблюдалось плато, что может свидетельствовать о наличии у данного штамма *E. coli* определенной степени устойчивости к цефтриаксону.

Активность исследуемых экстрактов в отношении грамположительных кокков представлена в табл. 4, 5 и 6.

Экстракты моркови продемонстрировали высокую антибактериальную активность в отношении *S. pneumoniae* UEV. Количество колоний оставалось относительно стабильным во всем диапазоне исследованных концентраций (от 135.1 до 2.11 мкг/мл), не превышая 143.2 ± 1.48 даже при минимальной исследованной концентрации экстракта (2.0 мкг/мл).

Экстракты моркови дикой и посевной показали практически одинаковый уровень антибактериальной активности, что подтверждается отсутствием статистически значимых различий между ними в большинстве концентраций.

Цефтриаксон, использованный в качестве контрольного препарата, проявил выраженную бактерицидную и бактериостатическую активность. В концентрации 128.0 мкг/мл цефтриаксон полностью подавлял рост *S. pneumoniae* UEV. В более низких концентрациях (64.0 мкг/мл и ниже) наблюдалось значительное снижение количества колоний.

Экстракты моркови продемонстрировали дозозависимую антибактериальную активность: с уменьшением концентрации экстрактов наблюдался закономерный рост количества колоний *S. aureus* MP 1989.

Таблица 4

Количество колоний *S. pneumoniae* UEV, выросших на плотной питательной среде (Мюллера-Хинтона агар)

[The number of *S. pneumoniae* UEV colonies grown on solid nutrient medium (Mueller-Hinton agar)]

Соединения	Концентрация экстракта, мкг/мл						
	135.1	67.6	33.77	16.88	8.44	4.22	2.11
Экстракт плодов моркови посевной	Количество колоний						
	72.6 ± 1.7 ***	74.2 ± 0.58 ***	78.8 ± 0.75 ***	80.8 ± 0.75***	97.4 ± 0.55***	106.6 ± 0.89***	114.8 ± 1.2***
Экстракт плодов моркови дикой	87.0 ± 0.84***	94.6 ± 0.89***	102.6 ± 1.33***	112.6 ± 0.89***	135.0 ± 1.41***	137.6 ± 0.89***	143.2 ± 1.48***
Цефтриаксон	Концентрация цефтриаксона, мкг/мл						
	128.0	64.0	32.0	16.0	8.0	4.0	2.0
	Количество колоний						
	0	2.2 ± 0.75***	4.0 ± 0.55***	4.4 ± 0.55***	4.6 ± 0.55***	34.6 ± 1.51***	24.8 ± 0.75***
Контроль	1026 ± 0.5						

Примечание: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$ относительно отрицательного контроля. Статистически значимые различия между экстрактом плодов моркови дикой и экстрактом плодов моркови посевной: ### – $p < 0.001$; ## – $p < 0.01$; # – $p < 0.05$.

Таблица 5

Количество колоний *S. aureus* MP 1989, выросших на плотной питательной среде (Мюллера-Хинтона агар)

[The number of *S. aureus* MP 1989 colonies grown on solid nutrient medium (Mueller-Hinton agar)]

Соединения	Концентрация экстракта, мкг/мл						
	135.1	67.6	33.77	16.88	8.44	4.22	2.11
Экстракт плодов моркови посевной	Количество колоний						
	103.4 ± 0.36***	161.0 ± 0.62***	237.1 ± 0.64***	329.0 ± 0.59***	484.5 ± 0.43***	524.0 ± 0.69***	718.3 ± 1.15***
Экстракт плодов моркови дикой	62.0 ± 0.67***##	68.5 ± 0.52***##	135.2 ± 1.20***##	165.7 ± 0.12***##	256.2 ± 0.64***##	259.8 ± 0.84***##	963.4 ± 1.19***
Цефтриаксон	Концентрация цефтриаксона, мкг/мл						
	128.0	64.0	32.0	16.0	8.0	4.0	2.0
	Количество колоний						
	0	0	0	3.4 ± 0.01***	4.0 ± 0.06***	12.1 ± 0.18***	31.1 ± 0.24***
Контроль	1434 ± 3.89						

Примечание: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$ относительно отрицательного контроля. Статистически значимые различия между экстрактом плодов моркови дикой и экстрактом плодов моркови посевной: ### – $p < 0.001$; ## – $p < 0.01$; # – $p < 0.05$.

Экстракт плодов моркови дикой статистически достоверно ($p < 0.01$) был более эффективным в средних концентрациях (от 67.6 мкг/мл до 4.0 мкг/мл), подавляя рост *S. aureus* MP 1989 активнее, чем экстракт плодов моркови посевной.

Однако при концентрации 2.0 мкг/мл наблюдалось резкое снижение антибактериальной активности экстракта плодов моркови дикой (963.0 ± 1.19 колоний) по сравнению с экстрактом моркови посевной (718.0 ± 1.15 колоний).

Цефтриаксон, использованный в качестве контрольного антибиотика, продемонстрировал высокую антибактериальную активность против *S. aureus* MP 1989, полностью подавляя рост бактерий в концентрациях от 32.0 до 128.0 мкг/мл.

Экстракты моркови оказали дозозависимое ингибирующее действие на рост *E. faecalis*: с понижением концентрации экстрактов отмечалось увеличение числа колоний.

Экстракты моркови дикой и посевной продемонстрировали сравнимую антибактериальную активность против *E. faecalis*, за исключением самой большой из исследованных концентраций 135.1 мкг/мл, где экстракт плодов моркови дикой был статистически достоверно ($p < 0.01$) лучше экстракта из плодов моркови посевной.

Таблица 6

Количество колоний *E. faecalis* 26 на плотной питательной среде (Мюллера-Хинтона агар)
[The number of *E. faecalis* 26 colonies grown on solid nutrient medium (Mueller-Hinton agar)]

Соединения	Концентрация экстракта, мкг/мл						
	135.1	67.6	33.77	16.88	8.44	4.22	2.11
Экстракт плодов моркови посевной	Количество колоний						
	132.2 ± 0.64***	157.0 ± 1.25***	334.2 ± 1.39***	429.0 ± 0.78***	484.3 ± 1.27***	629.2 ± 0.99***	818.8 ± 0.38***
Экстракт плодов моркови дикой	75.3 ± 1.18***##	233.4 ± 1.31***	471.6 ± 0.96***	468.8 ± 0.84***	572.0 ± 0.82***	718.1 ± 0.93***	768.5 ± 1.25***
Цефтриаксон	Концентрация цефтриаксона, мкг/мл						
	128.0	64.0	32.0	16.0	8.0	4.0	2.0
	Количество колоний						
	0	0	34.4 ± 0.37***	60.2 ± 0.42***	62.1 ± 0.39***	169.4 ± 1.02***	196.6 ± 0.66***
Контроль	1850 ± 3.28						

Примечание: *** – $p < 0.001$; ** – $p < 0.01$; * – $p < 0.05$ относительно отрицательного контроля. Статистически значимые различия между экстрактом плодов моркови дикой и экстрактом плодов моркови посевной: ### – $p < 0.001$; ## – $p < 0.01$; # – $p < 0.05$.

Максимальное подавление роста составило 96% для экстракта плодов моркови дикой и 92.8% – для экстракта плодов моркови посевной. Небольшие различия в числе колоний при одинаковых концентрациях могут быть обусловлены естественной вариабельностью экспериментальных условий. В отличие от экстрактов моркови, препарат сравнения цефтриаксон начинал подавлять рост *E. faecalis* только при более высоких концентрациях (64.0–128.0 мкг/мл). Это может указывать на пониженную чувствительность данного штамма *E. faecalis* к цефтриаксону.

Сравнение антимикробной активности экстрактов плодов моркови дикой и моркови посевной показало неоднозначные результаты. В целом, для большинства исследованных бактерий МПК и МБК экстрактов плодов дикой моркови были сопоставимы или незначительно выше, чем у экстрактов плодов моркови посевной. Однако в отдельных случаях наблюдались существенные различия. Таким образом, происхождение моркови (дикая или посевная) оказывает влияние на антимикробную активность её экстракта, но характер этого влияния не является однозначным и зависит от вида тестируемой бактерии.

В таблице 7 отражены данные, показывающие минимальную концентрацию, при которой подавляется рост 50 % колоний тестируемой культуры относительно контроля, а также концентрация, при которой подавляется как минимум 90 % колоний микроорганизмов на плотной питательной среде МХА.

Таблица 7

Минимальные подавляющие и минимальные бактерицидные концентрации экстрактов плодов моркови посевной и моркови дикой в отношении изученных клинических изолятов
[Minimum inhibitory and minimum bactericidal concentrations of cultivated and wild carrot fruit extracts against the studied clinical isolates]

Тест-культура	<i>S. pneumoniae</i> UEV	<i>S. aureus</i> MP 1989	<i>Acinetobacter</i> sp. 12/19	<i>Escherichia coli</i> 83	<i>E. faecalis</i> spp.
экстракт плодов моркови посевной, мкг/мл					
МПК ₅₀₋₅₅ мкг/мл	-	2.0 ± 1.0	16.0 ± 1.25	2.0 ± 0.13	2.0 ± 0.23
МБК ₉₀₋₁₀₀ мкг/мл	8.0 ± 1.11	67.0 ± 0.67	-	135.0 ± 1.14	67.0 ± 1.90
экстракт плодов моркови дикой, мкг/мл					
МПК ₅₀₋₅₅ мкг/мл	-	-	2.0 ± 0.67	2.0 ± 0.98	2.0 ± 0.12
МБК ₉₀₋₁₀₀ мкг/мл	33.0 ± 0.75	33.0 ± 0.60	-	135.0 ± 1.85	67.0 ± 1.89

Заключение

Настоящее исследование было направлено на оценку *in vitro* антимикробной активности этанольных экстрактов из плодов моркови дикой (*Daucus carota* subsp. *carota*) и моркови посевной (*Daucus carota* subsp. *sativus*) в отношении ряда клинически значимых бактериальных штаммов. Полученные результаты продемонстрировали выраженную антимикробную активность обоих экстрактов против всех протестированных бактерий, что подтверждает наличие биоактивных соединений в составе моркови, обладающих антибактериальным потенциалом [Орловская, 2011; Newman, Cragg, 2020]. В целом экстракт из плодов моркови дикой показал несколько более высокую антимикробную активность по сравнению с экстрактом из моркови посевной, особенно в отношении *Acinetobacter* sp. 12/19 и *S. aureus* MP1989. Этот факт

может быть связан с различиями в фитохимическом составе экстрактов, как предполагают Rokbeni и др. [2013], поскольку содержание биологически активных веществ в дикорастущих и культивируемых растениях может отличаться. Данное наблюдение подчеркивает важность изучения разнообразия растительного сырья для поиска новых антимикробных средств.

Оба экстракта проявили бактериостатическое действие в отношении всех исследованных штаммов, что подтверждается анализом МПК₅₀ (минимальная подавляющая концентрация) и МБК (минимальная бактерицидная концентрация). Заметна тенденция к более высокой чувствительности грамположительных бактерий (*S. aureus* MP1989 и *E. faecalis* 26) к действию экстрактов, что может быть связано с особенностями строения их клеточной стенки. Интересно отметить, что *Acinetobacter* sp.12/19 показал наименьшую чувствительность к исследуемым экстрактам, несмотря на их выраженную активность, полученную *in vitro*. Возможно, механизмы резистентности этого вида бактерий, часто встречающиеся в клинической практике, могут нивелировать действие экстрактов в более сложных биологических условиях [Hiltunen et al., 2017]. *E. coli* 83 показала сопоставимую чувствительность к обоим экстрактам, а *S. pneumoniae* UEV также продемонстрировал аналогичный уровень подавления роста при всех исследованных концентрациях.

В качестве референсного препарата был использован цефтриаксон, который, как и ожидалось, показал высокую антимикробную активность, особенно в отношении *E. coli* и *S. pneumoniae*. Однако интересно отметить, что оба экстракта в определенных концентрациях также демонстрировали выраженную антибактериальную активность в отношении этих микроорганизмов. При этом экстракты показали бактериостатический эффект, в то время как цефтриаксон как антибиотик широкого спектра действия оказывал и бактерицидный эффект. Это подчеркивает потенциал растительных экстрактов как источника антимикробных веществ, а их бактериостатическая активность является важным механизмом, снижающим бактериальную нагрузку [Cowan, 1999].

Значения МПК₅₀ и МБК₉₀₋₁₀₀ продемонстрировали вариабельность в зависимости от типа бактерий, хотя в целом значения были сопоставимы для обоих экстрактов. Стоит отметить, что МБК для обоих экстрактов была определена на уровне 135 мкг/мл, что указывает на то, что бактериостатический эффект является основным механизмом воздействия экстрактов на микроорганизмы.

Полученные данные о выраженной антимикробной активности экстрактов из плодов моркови дикой и посевной, позволяют заключить, что они представляют интерес как потенциальные источники для разработки новых антимикробных средств. Результаты также подчеркивают перспективность дальнейшего изучения фитохимического состава экстрактов, а также механизмов их действия на клеточном и молекулярном уровнях [Harvey, 2008; Wagner, Ulrich-Merzenich, 2009].

Данное исследование показало, что экстракты из плодов моркови дикой и посевной обладают выраженной *in vitro* антимикробной активностью, особенно в отношении грамположительных бактерий. Экстракт из плодов моркови дикой показал несколько более высокую антимикробную активность. Перспективным направлением дальнейших исследований является углубленное изучение фитохимического состава экстрактов и механизмов их действия, а также оценка их потенциала для разработки новых антимикробных средств на основе натурального сырья.

Список источников

1. Виноградова К.А. и др. Устойчивость микроорганизмов к антибиотикам: резистомы, её объём, разнообразие и развитие // Антибиотики и химиотерапия. 2013. Т. 58, № 5–6. С. 38–48. EDN: RARWVF
2. Землянко О.М., Рогоза Т.М., Журавлева Г.А. Механизмы множественной устойчивости бактерий к антибиотикам // Экологическая генетика. 2018. Т. 16, № 3. С. 4–17.
3. Определение чувствительности микроорганизмов к антимикробным препаратам: клинические рекомендации. Смоленск, 2018. 206 с.
4. Орловская Т.В. Фармакогностическое исследование некоторых культивируемых растений с целью расширения их использования в фармации: дис. ... д-ра фарм. наук. М., 2011. 421 с.
5. Савченко К.Ю. Антибиотикорезистентность: факторы, механизмы и способы борьбы с явлением // Молодой ученый. 2020. № 22(312). С. 431–433. URL: <https://moluch.ru/archive/312/70995/> (дата обращения: 16.10.2024).
6. Breitmaier E. Terpenes: flavors, fragrances, pharmaca, pheromones. Weinheim: Wiley-VCH, 2006. 214 p.
7. Cowan M.M. Plant products as antimicrobial agents // Clinical microbiology reviews. 1999. Vol. 12(4), P. 564–582. DOI: 10.1128/CMR.12.4.564
8. European Committee on Antimicrobial Susceptibility Testing. Breakpoint tables for interpretation of MICs and zone diameters. Version. 2019. [05.06.2024]
9. European Committee on Antimicrobial Susceptibility Testing. Breakpoint tables for interpretation of MICs and zone diameters. Version. 2021. [05.06.2024]
10. Harvey A.L. Natural products in drug discovery // Drug discovery today, 2008. Vol. 13(19-20), P. 894–901. DOI: 10.1016/j.drudis.2008.07.004
11. Hiltunen T., Virta M., Laine A.L. Antibiotic resistance in the wild: an eco-evolutionary perspective // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B: Biol. Sci. 2017. Vol. 372(1712). Art. 20160039. DOI: 10.1098/rstb.2016.0039.

12. Jia Z., Tang M., Wu J. The pharmacology and mechanism of action of gallic acid: Its anticancer, anti-inflammatory, antioxidant, and other activities beneficial to humans // *Food and Function*. 2014. Vol. 5(4). P. 609–617. DOI: 10.1039/c3fo60655k.
13. Karkman A. et al. Antibiotic-Resistance Genes in Waste Water // *Trends in microbiology*. 2018. Vol. 26(3). P. 220–228. DOI: 10.1016/j.tim.2017.09.005.
14. Martinez J.L. General principles of antibiotic resistance in bacteria // *Drug Discovery Today: Technologies*. 2014. Iss. 11. P. 33–39. DOI: 10.1016/j.ddtec.2014.02.001.
15. Newman D.J., Cragg G.M. Natural products as sources of new drugs over the nearly four decades from 01/1981 to 09/2019 // *Journal of natural products*. 2020. Vol. 83(3). P. 770–803. DOI: 10.1021/acs.jnatprod.9b01285. EDN: XFOIKF
16. Rokbeni N. et al. Variation of the chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of natural populations of Tunisian *Daucus carota* L. (Apiaceae) // *Chem. Biodivers*. 2013. Vol. 10(12). P. 2278–2290. DOI: 10.1002/cbdv.201300137. EDN: YECIKV
17. Wagner H., Ulrich-Merzenich G. Synergy research: approaching a new generation of phytopharmaceuticals // *Phytomedicine*, 2009. Vol. 16(2–3). P. 97–110. DOI: 10.1016/j.phymed.2008.12.018.
18. Wang L., Hu C., Shao L. The antimicrobial activity of nanoparticles: present situation and prospects for the future // *Int. J. Nanomedicine*. 2017. Vol. 12. P. 1227–1249. DOI: 10.2147/IJN.S121956.
19. World Health Organization. (2017). Global priority list of antibiotic-resistant bacteria to guide research, discovery, and development of new antibiotics. World Health Organization. URL: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (дата обращения: 16.10.2024).
20. World Health Organization. (2019). Устойчивость к противомикробным препаратам. URL: <https://www.who.int/ru/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (дата обращения: 16.10.2024).
21. World Health Organization. (2021). Antimicrobial resistance. URL: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (дата обращения: 16.10.2024).
22. Yang K. et al. Synergistic antibacterial activity of gallic acid and cefotaxime against methicillin-resistant *Staphylococcus aureus* // *The Korean Journal of Physiology & Pharmacology*, 2010. Vol. 14(5). P. 283–288. DOI: 10.4196/kjpp.2010.14.5.283.

References

1. Vinogradova K.A., Bulgakova V.G., Polin A.N., Kozhevnikov P.A. [Microbial resistance to antibiotics: resistance, its volume, diversity and development]. *Antibiotiki i химиотерапия*. Vol. 58(5-6) (2013): pp. 38-48. (In Russ.).
2. Zemljanko O.M., Rogoza T.M., Zhuravleva G.A. [Mechanisms of multiple bacterial resistance to antibiotics]. *Ėkologičeskaja genetika*. V. 16, No. 3 (2018): pp. 4-10. (In Russ.).
3. Kozlov R.S. et al. *Opredelenie čuvstvitel'nosti mikroorganizmov k antimikrobnym preparatam* [Determination of the sensitivity of microorganisms to antimicrobial drugs: clinical recommendations]. Smolensk, 2018. 206 p. (In Russ.).
4. Orlovskaja T.V. *Farmakognostičeskoe issledovanie nekotorych kul'tiviruemych rastenij s cel'ju rassirenija ich ispol'zovanija v farmacii: diss. ...d-ra nauk* [Pharmacognostic study of some cultivated plants in order to expand their use in pharmacy. Dissertation of Doctor of Pharmaceutical Sciences]. Moscow, 2011. 421 p. (In Russ.).
5. Savchenko K.Ju. [Antibiotic resistance: factors, mechanisms and ways to combat the phenomenon]. *Molodoj učenyj*, No. 22(312) (2020): pp. 431-433. Available at: <https://moluch.ru/archive/312/70995/> (accessed 16.10.2024). (In Russ.).
6. Breitmaier E. Terpenes: flavors, fragrances, pharmaca, pheromones. Weinheim, Wiley-VCH, 2006. 214 p.
7. Cowan M.M. Plant products as antimicrobial agents. *Clinical microbiology reviews*. V. 12(4) (1999); pp. 564-582. DOI: 10.1128/CMR.12.4.564
8. European Committee on Antimicrobial Susceptibility Testing. Breakpoint tables for interpretation of MICs and zone diameters. Version. 2019. [05.06.2024]
9. European Committee on Antimicrobial Susceptibility Testing. Breakpoint tables for interpretation of MICs and zone diameters. Version. 2021. [05.06.2024]
10. Harvey A.L. Natural products in drug discovery. *Drug discovery today*. V. 13(19-20) (2008); pp. 894-901.
11. Hiltunen T., Virta M., Laine A.L. Antibiotic resistance in the wild: an eco-evolutionary perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. V. 372(1712) (2017). Art. 20160039. DOI: 10.1098/rstb.2016.0039.
12. Jia Z., Tang M., Wu J. The pharmacology and mechanism of action of gallic acid: Its anticancer, anti-inflammatory, antioxidant, and other activities beneficial to humans. *Food and Function*. V. 5(4) (2014): pp. 609-617. doi; 10.1039/c3fo60655k.
13. Karkman A., Do T.T., Walsh F., Virta M.P.J. Antibiotic-Resistance Genes in Waste Water. *Trends in microbiology*. V. 26(3) (2018): pp. 220-228. DOI: 10.1016/j.tim.2017.09.005.
14. Martinez J.L. General principles of antibiotic resistance in bacteria. *Drug Discovery Today: Technologies*. 2014. Iss. 11 (2014): pp. 33-39. DOI: 10.1016/j.ddtec.2014.02.001.
15. Newman D.J., Cragg G.M. Natural products as sources of new drugs over the nearly four decades from 01/1981 to 09/2019. *Journal of natural products*. V. 83(3) (2020): pp. 770-803.

16. Rokbeni N, M'rabet Y, Dziri S, Chaabane H, Jemli M, Fernandez X, Boulila A. Variation of the chemical composition and antimicrobial activity of the essential oils of natural populations of Tunisian *Daucus carota* L. (Apiaceae). *Chem. Biodivers.* V. 10(12) (2013): pp. 2278-2290. DOI: 10.1002/cbdv.201300137.
17. Wagner H., Ulrich-Merzenich G. Synergy research: approaching a new generation of phytopharmaceuticals. *Phytomedicine.* V. 16(2-3) (2009): pp. 97-110. DOI: 10.1016/j.phymed.2008.12.018.
18. Wang L., Hu C., Shao L. The antimicrobial activity of nanoparticles: present situation and prospects for the future. *Int. J. Nanomedicine.* V. 12 (2017): pp. 1227-1249. DOI: 10.2147/IJN. S121956.
19. World Health Organization. (2017). Global priority list of antibiotic-resistant bacteria to guide research, discovery, and development of new antibiotics. World Health Organization. Available at: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (accessed 16.10.2024).
20. World Health Organization. (2019). Ustojчивost' k protivomikrobnym preparatam. Available at: <https://www.who.int/ru/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (accessed 16.10.2024).
21. World Health Organization. (2021). Antimicrobial resistance. Available at: <https://www.who.int/news-room/fact-sheets/detail/antimicrobial-resistance> (accessed 16.10.2024).
22. Yang K., Lim S.S., Hong J.K., Cho H.Y., Lee J., Lee H. Synergistic antibacterial activity of gallic acid and cefotaxime against methicillin-resistant *Staphylococcus aureus*. *The Korean Journal of Physiology & Pharmacology.* V. 14(5) (2010): pp. 283-288. DOI: 10.4196/kjpp.2010.14.5.283.

Статья поступила в редакцию 29.11.2024; одобрена после рецензирования 24.12.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 29.11.2024; approved after reviewing 24.12.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

Евгения Васильевна Утяганова – uev-1@yandex.ru, канд. фарм. наук, доцент, доцент кафедры микробиологии и иммунологии;

Екатерина Алексеевна Юртаева – tyrkova.katerina@yandex.ru, канд. фарм. наук, доцент кафедры микробиологии и иммунологии;

Светлана Сергеевна Сigareва – svgritchina@yandex.ru, ст. преподаватель кафедры биологической химии;

Елена Олеговна Сергеева – maklea@yandex.ru, канд. фарм. наук, доцент, зав. кафедрой микробиологии и иммунологии;

Ирина Семеновна Степаненко – ymahkina@mail.ru, д-р мед. наук, доцент, зав. кафедрой микробиологии, ГВС МЗ РФ по медицинской микробиологии в ЮФО;

Анна Викторовна Луценко – ahrapova@yandex.ru, канд. биол. наук, доцент кафедры клинической иммунологии с курсом последипломного образования.

Information about the authors

Evgeniya V. Utyaganova – uev-1@yandex.ru, Candidate of Pharmaceutical Sciences, Associate Professor, Department of Microbiology and Immunology;

Ekaterina A. Yurtaeva – tyrkova.katerina@yandex.ru, Candidate of Pharmaceutical Sciences, Associate Professor, Department of Microbiology and Immunology;

Svetlana S. Sigareva – svgritchina@yandex.ru, Senior Lecturer, Department of Biological Chemistry;

Elena O. Sergeeva – maklea@yandex.ru, Candidate of Pharmaceutical Sciences, Associate Professor, Head of the Department of Microbiology and Immunology;

Irina S. Stepanenko – ymahkina@mail.ru, Doctor of Medical Sciences, Associate Professor, Head of the Department of Microbiology, Chief Specialist of the Ministry of Health of the Russian Federation in Medical Microbiology in the Southern Federal District;

Anna V. Lutsenko – ahrapova@yandex.ru, Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Department of Clinical Immunology with Postgraduate Education Course.

Вклад авторов:

Утяганова Е. В. – написание исходного текста; итоговые выводы; концепция исследования; развитие методологии.

Юртаева Е. А. – доработка текста; итоговые выводы; концепция исследования; развитие методологии.

Сigareва С. С. – источник исследуемого материала.

Сергеева Е. О. – доработка текста; итоговые выводы.

Степаненко И. С. – научное руководство; доработка текста; итоговые выводы.

Луценко А. В. – статистическая обработка результатов.

Contribution of the authors:

Utyaganova E. V. – writing the source text; final conclusions; research concept; development of methodology.

Yurtayeva E. A. – revision of the text; final conclusions; research concept; development of methodology.

Sigareva S. S. – source of the studied material.

Sergeeva E. O. – revision of the text; final conclusions.

Stepanenko I. S. – scientific guidance; revision text; final conclusions.

Lutsenko A. V. – statistical processing of the results.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Обзорная статья

УДК 579.61:618.13:618.15-008.8:616-008.87:613.9

EDN UPJKBG

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-59-68



Влияние особенностей микробиома органов малого таза на репродуктивное здоровье женщины

Зулейха Рамилевна Хасаншина^{1✉}, Наталья Викторовна Богачева²

^{1, 2} Кировский государственный медицинский университет Минздрава России, Киров, Россия

^{1✉} khasanshina.99@mail.ru

² bogacheva70@mail.ru

Аннотация. Среди множества причин женского бесплодия выделяют особенности состава «нормального» микробиома, характеризующегося: межвидовыми изменениями соотношения представителей рода *Lactobacillus*; количественным дисбалансом лактобактерий с представителями других видов микроорганизмов, содержащихся во влагалище и в матке; воспалительными заболеваниями органов малого таза; тенденцией к образованию биопленок, способствующих прогрессированию антибиотикорезистентности, и т.д. Органы малого таза содержат свой собственный типичный микробиом, который составляет 9% общей популяции бактерий у женщин. Среди спектра видов микроорганизмов в женском половом тракте в основном доминируют виды *Lactobacillus*, которые считаются одними из самых важных микроорганизмов. Хотя существование вагинального микробиома было давно установлено, верхний отдел репродуктивного тракта считался стерильной средой, с предположением, что присутствие бактерий связано с неблагоприятными клиническими проявлениями. Однако современные исследования выявили определенные закономерности микробиома, колонизирующего матку, эндометрий, фаллопиевы трубы, яичники и плаценту. Бактериальная колонизация этих участков отличается от вагинальной, несмотря на доказательство того, что вагинальные бактерии могут подниматься в верхние половые пути через шейку матки. В обзоре представлены систематизированные научные данные о микробиоме нижнего и верхнего отделов репродуктивного тракта женщин. Рассмотрены вопросы влияния микробиома органов малого таза на репродуктивное здоровье женщины. Обоснована целесообразность оценки состояния микробиома органов малого таза на всех этапах мониторинга здоровья женщины в системе гинекологических учреждений, которая может стать полезным инструментом скрининга успешной репродуктивной функции.

Ключевые слова: репродуктивное здоровье, микробиом влагалища и матки, микробиом нижнего и верхнего репродуктивного тракта, межвидовые соотношения представителей рода *Lactobacillus*, типы микробных сообществ

Для цитирования: Хасаншина З. Р., Богачева Н. В. Влияние особенностей микробиома органов малого таза на репродуктивное здоровье женщины // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 59–68. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-59-68>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке грантов: программы УМНИК (договор № 18682ГУ/2023); ФГБОУ ВО Кировский ГМУ Минздрава России (1-2024-ГРАНТ).

MICROBIOLOGY

Review article

Effects of pelvic microbiome features on female reproductive health

Zuleikha R. Khasanshina^{1✉}, Natalya V. Bogacheva²

^{1, 2} Kirov State Medical University, Kirov, Russia

^{1✉} khasanshina.99@mail.ru

² bogacheva70@mail.ru

Abstract. Among the many causes of female infertility, there are features of the composition of the "normal" microbiome, characterized by: interspecific changes in the ratio of representatives of the genus *Lactobacillus*; quantitative imbalance of lactobacilli with representatives of other types of microorganisms contained in the vagina and uterus; pelvic inflammatory disease (PID); tendency to form biofilms contributing to the progression

of antibiotic resistance, etc. Pelvic organs contain their own typical microbiome, which accounts for 9% of the total bacterial population in women. Among the spectrum of microorganism species, the female sex tract is mostly dominated by *Lactobacillus* species, which are considered among the most important microorganisms. Although the existence of the vaginal microbiome has long been established, the upper section of the reproductive tract was considered a sterile environment, with the assumption that the presence of bacteria is associated with adverse clinical manifestations. However, modern research has revealed certain patterns of the microbiome colonizing the uterus, endometrium, fallopian tubes, ovaries and placenta. Bacterial colonization of these sites is different from vaginal, despite evidence that vaginal bacteria can ascend into the upper genital tract through the cervix. The review presents systematic scientific evidence on the microbiome of the lower and upper reproductive tract of women. The issues of pelvic microbiome influence on a woman's reproductive health are considered. The feasibility of assessing the state of the pelvic microbiome at all stages of monitoring the health of a woman in the system of gynecological institutions, which can become a useful screening tool for successful reproductive function, is justified.

Keywords: reproductive health; vaginal and uterine microbiome, lower and upper reproductive tract microbiome, interspecies ratios of representatives of the genus *Lactobacillus*; types of microbial communities

For citation: Khasanshina Z. R., Bogacheva N. V. [Effects of pelvic microbiome features on female reproductive health]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 59-68. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-59-68>.

Acknowledgments: the work was carried out with the support of grants: the UMNIK program (contract No. 18682SU/2023); FSBEI HE Kirov SMU MOH Russia (1-2024-GRANT).

Введение

Согласно Всемирной организации здравоохранения, репродуктивное здоровье определяется как состояние полного физического, эмоционального и социального благополучия по всем критериям, относящимся к репродуктивной системе на всех стадиях жизни. Нарушение репродуктивного здоровья женщины определяет глобальную медико-биологическую и социальную проблему современного общества – бесплодие. По многочисленным научным исследованиям микробиоценоз верхнего и нижнего половых путей играет важную роль на различных этапах репродуктивного процесса, включая образование половых клеток, их оплодотворение, беременность и, в конечном итоге, микробную колонизацию новорожденного [Moreno, Simon, 2019]. Среди множества причин женского бесплодия выделяют особенности состава «нормального» микробиома, характеризующегося: межвидовыми изменениями соотношения представителей рода *Lactobacillus*; количественным дисбалансом лактобактерий с представителями других видов микроорганизмов, содержащихся во влагалище и в матке; воспалительными заболеваниями органов малого таза (ВЗОМТ), приводящими к формированию полимикробных сообществ [Chayachinda, Rekhawasin, 2017; Curry, Williams, Penny, 2019; Padmaja et al., 2021; Брагина, Петров, Палиева, 2021]; тенденцией к образованию биопленок, способствующих прогрессированию антибиотикорезистентности, и т.д.

Влияние особенностей микробиома органов малого таза на репродуктивное здоровье женщины рассмотрим, разделив общий микробиом на микробиоценозы верхних и нижних отделов репродуктивного тракта.

Особенности микробиома нижнего отдела репродуктивного тракта женщин

Микробиом влагалища у здоровых женщин репродуктивного возраста представляет собой биомассу, равную примерно одному миллиарду бактерий на грамм вагинальной жидкости с низким разнообразием, в основном состоящим из одного или нескольких видов лактобактерий, составляющих 90–95% от общего количества бактерий в репродуктивном тракте. На протяжении всей жизни женщины в микробиоме влагалища происходят изменения содержания бактерий рода *Lactobacillus*. В детском возрасте прослеживается наличие в основном анаэробных микроорганизмов и *E. coli*. После полового созревания, вследствие гормональных изменений в организме, а именно в связи с повышением уровня эстрогена, происходит выработка и накопление гликогена, который способствует росту и колонизации эпителия влагалища лактобактериями. Преобладание бактерий рода *Lactobacillus* продолжается в репродуктивном возрасте. Однако после наступления менопаузы численность видов *Lactobacillus* снова уменьшается в связи со снижением уровня эндогенного эстрогена. Установлено, что содержание бактерий рода *Lactobacillus*, а также низкий уровень кислотности влагалища может сохраняться у женщин и в период менопаузы, если они получают заместительную гормональную терапию [Abou, Fenollar, Diop, 2022].

Первое описание микробиома влагалища у женщин репродуктивного возраста с использованием молекулярно-генетического метода было сделано при анализе биотопа в группе, состоящей из 394 женщин репродуктивного возраста. Для этой цели был применен метод секвенирования нового поколения (NGS)

для бактериального гена 16S рНК. В результате проведенного анализа было выявлено наличие пяти различных типов состояния микробного сообщества – community state types (CST) в зависимости от обилия идентифицированных бактерий [De Seta et al., 2019]. К CST-I, -II, -III и -V типам относятся *Lactobacillus crispatus*, *Lactobacillus gasseri*, *Lactobacillus iners* и *Lactobacillus jensenii* соответственно. Тип IV характеризуется высоким содержанием строго анаэробных бактерий, в число которых входят *Prevotella*, *Dialister*, *Atopobium*, *Gardnerella*, *Megasphaera*, *Peptoniphilus*, *Sneathia*, *Eggerthella*, *Aerococcus*, *Finegoldia* и *Mobiluncus* [Ma, Li, 2017].

Преобладание в биотопе влагалища различных типов микробного сообщества, а именно CST-I, -II, -III и -V типов бактерий рода *Lactobacillus*, влияет на поддержание постоянства среды. Различные виды представителей рода *Lactobacillus* продуцируют молочную кислоту для снижения pH влагалища. Эта особенность, в совокупности с выработкой перекиси водорода, бактериоцинов и других антибактериальных соединений, способствует адгезии лактобактерий к эпителиальным клеткам влагалища и конкуренции за питательные вещества в биотопе, что, в свою очередь, приводит к подавлению роста и развития патогенных бактерий. Показано, что уменьшение содержания лактобацилл среди других микроорганизмов в биотопе влагалища может привести к увеличению риска инфекций, передающихся половым путем (ИППП), и инфекций верхних отделов репродуктивного тракта. Последнее имеет непосредственную взаимосвязь с миграцией патогенных бактерий из нижних отделов репродуктивного тракта и других анаэробных представителей микробиома [Tachedjian, O'Hanlon, Ravel, 2018].

Если говорить о межвидовом соотношении представителей бактерий рода *Lactobacillus*, то установлено, что на репродуктивное здоровье женщины влияет смена лидирующего вида *L. acidophilus* на *L. jensenii*. Метаболические особенности *L. jensenii* не могут в достаточном объеме обеспечить колонизационную резистентность микробиома влагалища, вследствие чего происходит избыточное размножение условно-патогенных микроорганизмов, например, *Moraxella osloensis* [Maksimovic et al., 2024].

Количество бактерий рода *Lactobacillus* в нижних отделах репродуктивного тракта женщин может варьировать. Данная вариативность микробиома обусловлена не только генетической предрасположенностью к тому или иному виду бактерий, но и географическими, социальными или экономическими факторами [Anahtar et al., 2018]. Описаны расовые особенности микробиома влагалища. В популяциях белых, азиатов, латиноамериканцев и чернокожих доля лактобактерий составляет 90, 80, 60 и 37–60% соответственно [Anahtar et al., 2018]. Среди внутренних факторов, способствующих изменению микробиома, как известно, выступают гормональные перестройки во время менструального цикла. Эти изменения связаны со сдвигами в содержании бактерий во влагалище. При этом во время менструаций микробиом наиболее разнообразен, тогда как пики содержания в организме эстрадиола и прогестерона выступают как более стабильные периоды для состояния микробиоценоза влагалища. Некоторые внешние факторы также могут оказывать влияние на микробиом влагалища. К таким факторам можно отнести гигиенические привычки, смену половых партнеров, а также использование и тип противозачаточных средств [Kaur et al., 2020].

Известно, что доминирование у женщины репродуктивного возраста микробиома CST-IV типа является фактором риска развития бактериального вагиноза (БВ). Бактериальный вагиноз является распространенной инфекцией среди воспалительных заболеваний органов малого таза (ВЗОМТ). Данной инфекцией страдают приблизительно 29% женщин репродуктивного возраста [Mohseni et al., 2020]. К бактериальному вагинозу приводит нарушение соотношения отдельных представителей микробиома влагалища, которое характеризуется снижением доли бактерий, продуцирующих молочную кислоту, и увеличением количества широкого спектра строгих и факультативно-анаэробных представителей микробиоценоза. К бактериям, инициирующим бактериальный вагиноз, можно отнести *Gardnerella vaginalis*, *Megasphaera* spp., *Atopobium vaginae*, *Dialister* spp., *Mobiluncus* spp., *Sneathia amnii*, *Sneathia sanguinegens*, *Porphyromonas* spp. и *Prevotella* spp. [Chen, Tseng, Yang, 2019; Bridwell, Koyfman, Long, 2022].

По данным отечественных и зарубежных источников частота встречаемости бактериального вагиноза среди женщин репродуктивного возраста колеблется от 4 до 87% [Гречканев, 2023]. С данной инфекцией связано большинство неблагоприятных последствий для здоровья женщины. В настоящее время установлена взаимосвязь БВ с бесплодием, угрозой выкидыша и преждевременными родами, риском заражения ИППП и другими осложнениями, связанными с нарушением репродуктивного здоровья женщины [Гречканев, 2023].

Показано, что бактериальный вагиноз повышает восприимчивость к *C. trachomatis* и *N. gonorrhoeae* в 3.4 и 4.1 раза соответственно [To, Gurberg, Krishnamurthy, 2015]. К другим инфекциям, связанным с бактериальным вагинозом, относят хламидиоз, гонорею, вирус папилломы человека, вирус иммунодефицита человека и ВЗОМТ [Abdou, Miller, 2017].

Установлено, что анаэробные микроорганизмы, вызывающие бактериальный вагиноз, выделяют биогенные амины – кадаверин, путресцин и триметиламин [Koedooder et al., 2019].

Триметиламин-N-оксид (ТМАО) представляет собой продукт метаболизма холина и L-карнитина и играет существенную роль в активации путей воспалительного и окислительного стресса. ТМАО вызывает воспаление сосудов, индуцируя формирование NLRP3 инфламмосомы через сигнальный путь

SIRT3-SOD2-mtROS. Инфламмасомы – макромолекулярные белковые комплексы, в состав которых входят активированные NOD-подобные рецепторы. Они могут длительное время существовать в клетке, тем самым активируя синтез каспаз и провоспалительных цитокинов и приводя к особому типу программированной клеточной гибели – пироптозу. Инфламмасома NLRP3 оказывает влияние на овариальный резерв, поэтому несомненна ее роль в процессе оплодотворения и формирования репродуктивного здоровья женщины [Турсунова и др., 2023].

Известно, что если женщина репродуктивного возраста нуждается в вспомогательных репродуктивных технологиях, то исходное соотношение микроорганизмов в биотопе ее влагалища влияет на результативность экстракорпорального оплодотворения (ЭКО). Так, например, снижение общего количества *L. acidophilus*, по сравнению с другими представителями микробиома менее 20%, увеличение представителей вида *L. jensenii* более 30%, а также наличие ассоциации *G. vaginalis* и *Proteobacteria* в биотопе влагалища более 28% приводит к неблагоприятному исходу беременности после ЭКО в сравнении с процедурами, проводимыми при нормальном микробиоме [Koedooder et al., 2019; Турсунова и др., 2023].

Вторым по распространенности гинекологическим заболеванием после БВ является вульвовагинальный кандидоз (ВБК). Это воспалительное заболевание вульвы и слизистой влагалища, обусловленное контаминацией слизистых дрожжеподобными грибами *Candida* spp. Установлено, что 75% женщин в течение жизни переносят хотя бы один эпизод кандидозного вульвовагинита, 50% из них переносят по крайней мере второй эпизод, а 5–10% всех женщин переносят рецидивирующий кандидозный вульвовагинит. Возбудителями ВБК являются условно-патогенные микроорганизмы, а именно *Candida albicans* и *Candida non-albicans* (*C. glabrata*, *C. tropicalis*, *C. krusei*, *C. parapsilosis*, *C. lipolytica*, *C. norvegensis*, *C. rugosa*, *C. zeylanoides*, *C. famata*) [Willems et al., 2020].

Хотя частота ВБК высока, причины его возникновения и рецидива часто неясны. К потенциальным факторам риска можно отнести социально-демографические характеристики, использование антибиотиков, оральных контрацептивов, сахарный диабет, питание, личную гигиену, сексуальную активность, иммунодефициты и многие другие причины [Denning et al., 2018; Dave et al., 2019].

Являясь представителем нормального микробиома человека, *C. albicans* обычно бессимптомно колонизирует просвет влагалища. Исход доброкачественной бессимптомной колонизации отражает взаимодействие трех факторов: дрожжей, микробиома влагалища и иммунных факторов слизистой оболочки хозяина. В научных исследованиях в качестве основного патогенетического звена развития ВБК выдвигается гипотеза преобладающей роли отсутствия местной воспалительной реакции хозяина на изменение микробиоценоза влагалища [Sobel, Vempati, 2024].

Острый кандидозный вульвовагинит представляет собой резкое изменение микробиома биотопа влагалища, вызванное множеством внешних и внутренних факторов, но всегда требующее предварительной колонизации влагалища *Candida* spp. и характеризующееся пролиферацией дрожжевых бластоспор и образованием гиф с экспрессией множественных факторов вирулентности грибов. Эти изменения микробиома приводят к поверхностной инвазии эпителиальной поверхности влагалища *Candida* spp. и последующей провоспалительной реакции эпителиальных клеток влагалища на микробную контаминацию. Вскоре формируется провоспалительный иммунный ответ, характерный для острого вульвовагинита, который проявляется повышением уровня как ИЛ-1β, так и ИЛ-6. К факторам риска, формирующим основу развития острого ВБК, относятся дисбактериоз влагалища после приема противомикробных препаратов, повышенный уровень эстрогена и неконтролируемый диабет. Все вышеописанные проявления связаны в том числе с особенностью организма женщины, а именно с ее генетической восприимчивостью, основанной на принципе однонуклеотидных полиморфизмов [Kalia, Singh, Kaur, 2020; Jafarzadeh et al., 2022; Balakrishnan et al., 2022].

При отсутствии лечения вагинальный кандидоз может привести к хориоамниониту с последующим развитием аборта и преждевременных родов у беременных женщин, врожденной инфекции новорожденных, ВЗОМТ, приводящим к бесплодию у женщин репродуктивного возраста. К тому же ВБК может быть фактором риска кандидемии у недоношенных новорожденных во время нормальной беременности [Waikhom et al., 2020].

Особенности микробиома верхнего отдела репродуктивного тракта женщин

Первые данные о бактериальном обсеменении полости матки человека были получены более 30 лет назад в результате культивирования образцов эндометрия, отобранных трансцервикально либо после гистерэктомии [Gholiof, Adamson-De Luca, Wessels, 2022].

Бактерии, а именно *Lactobacillus* spp., *Mycoplasma hominis*, *Gardnerella vaginalis* и *Enterobacter* spp., были обнаружены как минимум в 25–30% культивируемых образцов. Позже благодаря полимеразной цепной реакции (ПЦР) гипотеза «стерильной матки» была оспорена. Было выяснено, что верхние отделы половых путей, особенно матка, колонизированы бактериальными таксонами, отличными от тех, которые обнаружены в вагинальных образцах как у здоровых женщин, так и у женщин с бактериальным ва-

гинозом [Mitchell et al., 2015]. Было обнаружено, что бактерии активно транспортируются из заднего свода влагалища через шейку матки и матку до фаллопиевых труб и доминантного фолликула во время фолликулярной и лютеиновой фаз. Это обуславливается спонтанными сокращениями матки, с самой высокой частотой во время овуляции или оргазмов.

Исследования, проведенные с образцами эндометрия, в 95% случаев дали положительный результат на наличие бактериальной ДНК, хотя общее количество извлеченных бактерий из материала эндометрия было значительно ниже, чем в образцах из влагалища [Wang et al., 2024]. Эти данные недавно были доказаны результатами работ Чена и его коллег, которые, используя ПЦР и секвенирование 16S рРНК, провели количественную оценку бактериальной нагрузки образцов, собранных вдоль репродуктивного тракта, чтобы показать, что в верхнем отделе репродуктивного тракта содержится в 10 000 раз меньше бактерий, чем во влагалище.

Количественные различия в бактериальной нагрузке, которые прослеживаются между нижними и верхними отделами, могут быть связаны с цервикальным барьером, частично препятствующим восхождению бактерий из влагалища [Wang et al., 2024]. Однако существуют гипотезы, согласно которым специфический иммунный ответ или различные условия среды в органах малого таза женщины могут стать причиной дифференцированного роста бактерий и в нижнем, и в верхнем отделах репродуктивного тракта. Несмотря на низкую в количественном соотношении биомассу, содержащуюся в верхних половых органах, это активный микробиом [Mitchell et al., 2015], который также через систему паттерн-распознающих рецепторов способен активировать врожденную иммунную систему и через семейство NOD-подобных рецепторов также может инициировать активацию NLRP3 инфламماسом. Последние играют немаловажную роль в формировании профиля микробиома как нижнего, так и верхнего отделов репродуктивной системы женщины. Данный вид протеинов NLR семейства располагается внутри клеток и экспрессируется в многочисленных клетках иммунной системы, таких как лейкоциты, моноциты, Т-клетки, дендритные клетки [Гаранина и др., 2020]. Иммунопатогенетическое значение в различных процессах репродуктивной системы женщин, в том числе и в дифференциации микробиоценоза, играет локализация NLRP3 в тканях матки. Активация NLRP3 инфламماسомы эндометрия запускает каскад сигнальных путей врожденного иммунитета и, как уже было сказано выше, приводит к гибели клеток путем пироптоза.

В настоящее время авторы научных исследований сходятся во мнении, что наиболее распространенными в полости матки являются бактерии типов *Firmicutes*, *Bacteroides*, *Proteobacteria* и *Actinobacteria*. Следует отметить, что род *Lactobacillus* всегда выступает как наиболее представленный таксон в эндометрии, в то время как *Gardnerella* spp., *Streptococcus* spp., *Staphylococcus* spp., *Bifidobacterium* spp., *Prevotella* spp., *Atopobium* spp. и *Sneathia* spp. присутствуют в меньших объемах [Kyono et al., 2018].

Из-за сложности получения образцов из верхних отделов репродуктивного тракта здоровых женщин в ряде исследований сообщалось о «нормальном» микробиоме верхних половых путей. В некоторых работах с помощью секвенирования гена 16S рРНК с использованием минимально инвазивных методов сбора эндометриальной жидкости был исследован микробиом эндометрия здоровых женщин в сравнении с вагинальными аспиратами тех же субъектов исследования. Полученные данные подтвердили, что представители рода *Lactobacillus* характеризуются как самые распространенные микроорганизмы в образцах эндометрия. Также по результатам исследования были обнаружены *Gardnerella* spp., *Bifidobacterium* spp., *Streptococcus* spp. и *Prevotella* spp., которые до этого рассматривались только как представители микробиома нижних отделов половых путей. Кроме этого, в ходе исследования было установлено, что женщины в основном имеют сходные профили микробиома верхних и нижних отделов половых путей. Однако 20% женщин, у которых бактериальные таксоны были идентифицированы в образцах эндометрия, показали существенные различия в их же вагинальных аспиратах. Также было выявлено, что у 22 фертильных женщин микробиом эндометрия не подвержен изменениям в течение пятидневного периода, когда достигается рецептивность эндометрия, то есть возникает способность к имплантации эмбриона. Эти результаты были подтверждены учеными из Японии. В своем исследовании они анализировали образцы из влагалища и эндометрия здоровых женщин без диагноза бесплодие и у пациенток, которые участвуют в программах ЭКО. В ходе данного исследования было установлено, что микробиом здоровых пациентов более чем на 90% составляют виды рода *Lactobacillus*. Однако при этом 25% женщин имеют разные таксономические профили в образцах эндометрия и влагалища [Moreno, Simon, 2019].

После того, как в биопленке фаллопиевых труб была обнаружена бактерия *G. vaginalis*, у пациентов с диагнозом «бактериальный вагиноз» была доказана теория континуума микробиома вдоль репродуктивного тракта и восхождения микроорганизмов из влагалища как наиболее вероятного способа колонизации верхних отделов половых путей [Moreno, Simon, 2019]. В настоящее время установлено, что в репродуктивном тракте женщин характерно существование континуума микробиома, начинающегося во влагалище и распространяющегося на шейку матки, матку, маточные трубы, яичники и даже карман Дугласа – у женщин с неинфекционными заболеваниями [Moreno, Simon, 2019].

Микробиом репродуктивного тракта женщины находится во взаимодействии и зависит от микробного состава других биотопов организма. По результатам научного исследования у пациентов с ожирением и у беременных женщин было обнаружено сходство между микробиомами полости рта и плаценты. Именно на основании этого сходства между микробными характеристиками шейки матки и желудочно-кишечного тракта был доказан гематогенный путь распространения микробиома. В работе К.В. Шалепо с соавт. показана способность кишечной палочки диффузно прикрепляться к клеткам вагинального эпителия в концентрациях 10^5 – 10^6 КОЕ/мл при рецидивирующем цистите. При этом бактерии приобретают нитчатую «колониальную» форму, благодаря которой проявляют резистентность к бета-лактамам антибиотикам [Шалепо, Михайленко, Савичева, 2016].

Микробиом верхних отделов репродуктивного тракта находится в тесной взаимосвязи с физиологией женщины. Именно благодаря этой связи любое нарушение микробного состава в нижних отделах репродуктивного тракта или других биотопах может повлиять на его функционирование. Подобные нарушения микробиома выступают фактором риска для многих гинекологических заболеваний, в том числе и для ВЗОМТ и послеоперационных осложнений, проводимых на органах малого таза.

На репродуктивное здоровье женщин влияет наличие в анамнезе ВЗОМТ. Среди микроорганизмов, не входящих в пять типов CST, ВЗОМТ могут быть вызваны такими патогенами, как *Candida albicans*, *Streptococcus constellatus*, *Enterobius vermicularis*, *Eikenella corrodens*, видами *Salmonella* spp., *Brucella* spp. и *Actinomyces* spp. У пациенток с рецидивирующими воспалительными заболеваниями в посевах определен рост представителей рода *Klebsiella* [Бурова, Жаркин, Ярыгин, 2017]. При ВЗОМТ в полости матки и маточных трубах чаще всего выявляются анаэробные грамотрицательные палочки и смешанные сообщества бактерий. 3/4 женщин с диагнозом хронического эндометрита при гистероскопии имеют положительные результаты на наличие микроорганизмов в полости матки. При этом патологические процессы в эндометрии могут развиваться только при высокой концентрации бактерий в полости матки, в присутствии смешанного микробиома и при наличии вирулентных штаммов.

Значительное влияние на репродуктивный потенциал женщины оказывает возникновение в биотопе органов малого таза биопленок, в которых бактерии, взаимодействуя друг с другом, приобретают повышенную устойчивость к факторам окружающей среды. В составе биопленок могут быть микроорганизмы одного вида, разных видов (полимикробные биопленки), а также грибы. При ВЗОМТ в основном обнаруживаются полимикробные сообщества. Характерными представителями таких сообществ в 60–90% случаев являются *Atopobium vaginae* и *Gardnerella vaginalis*, а также *P. aeruginosa* [Шалепо, Михайленко, Савичева, 2016]. Способность бактерий формировать биопленки является основной причиной хронического течения и рецидивов воспалительных заболеваний, в том числе заболеваний органов малого таза [Рахматуллаева, Наврузова, 2021; Лукьянова, 2023].

В составе биопленок находятся метаболически активные и так называемые «спящие» бактерии персистеры. Патологическую роль в колонизации различных бактериальных инфекций играет именно этот тип микроорганизмов. Из-за низкой скорости роста персистеров они приобретают устойчивость практически ко всем антибиотикам без изменения генетической структуры. После прекращения действия антибиотиков биопленки, сохранившие целыми клетки персистеров, могут восстановить свой инфекционный потенциал и обеспечить возобновление образования биопленок. Более высокая частота мутирования в биопленках по сравнению с планктонными клетками обнаружена у *P. aeruginosa* и *S. aureus*. Известно, что частота мутирования зависит не только от более высокого уровня окислительного стресса в биопленках, но и от повышенной стабильности плазмид и мобильных генетических элементов в условиях существования бактерий в составе биопленки [Ильина, Романова, 2021].

Заключение

Таким образом, в современных условиях в нарушении репродуктивной функции женщины значимую роль играют снижение количества, изменение межвидового соотношения представителей рода *Lactobacillus*, а также количественный дисбаланс лактобактерий с представителями других видов микроорганизмов верхних и нижних половых путей. Имеется тенденция к преобладанию условно-патогенной, анаэробной, микст-флоры со склонностью к формированию биопленок, при возникновении патологических процессов и развитию антибиотикорезистентности. Прослеживается влияние состояния микробиома других биотопов на хронизацию инфекции. Исходя из этого, оценка состояния микробиома органов малого таза на всех этапах мониторинга здоровья женщины в системе гинекологических учреждений может стать полезным инструментом скрининга успешной репродуктивной функции.

Список источников

1. Брагина Т.В., Петров Ю.А., Палиева Н.В. Воспалительные заболевания органов малого таза как одна из причин женского бесплодия // Пульс. 2021. № 12. С. 77–84. DOI: 10.26787/nydha-2686-6838-2021-23-12-77-84. EDN: PVFXJU.

2. Бурова А., Жаркин Н.А., Ярыгин О.А. Особенности микробного пейзажа и его антибиотикорезистентности у женщин с воспалительными заболеваниями органов малого таза в волгоградском регионе // Вестник Волгоградского ГМУ. 2017. Т. 2, № 62. С. 56–58.
3. Гаранина Е.Е. и др. Инфламмосомы: роль в патогенезе заболеваний и терапевтический потенциал // Ученые записки Казан. ун-та. Сер. Естественные науки. 2020. Т. 162, № 1. С. 80–111. DOI: 10.26907/2542-064X.2020.1.80-111. EDN: CFDRQF.
4. Гречканев Г.О. Этиопатогенез и современные подходы к лечению бактериального вагиноза (обзор) // Медицинский альманах. 2023. Т. 3, № 76. С. 16–23. EDN: KOGONP.
5. Ильина Т.С., Романова Ю.М. Бактериальные биопленки: роль в хронических инфекционных процессах и поиск средств борьбы с ними // Молекулярная генетика, микробиология и вирусология. 2021. Т. 39, № 2. С. 14–24. DOI: 10.17116/molgen20213902114. EDN: RHLJAM.
6. Лукьянова Я.М. Биопленки: строение, регуляция и роль в воспалительных процессах // Scientist. 2023. Т. 23, № 1. С. 90–94. EDN: ELEWMT.
7. Рахматуллаева М., Наврузова Н. Вагинальное полимикробное сообщество: его вклад в развитие бактериального вагиноза // Доктор ахборотномаси. 2021. № 1 (98). С. 151–159.
8. Турсунова Н.Б. и др. Современный взгляд на роль микробиома женского репродуктивного тракта в исходах ЭКО // Акушерство, гинекология и репродукция. 2023. Т. 17, № 4. С. 512–525. DOI: 10.17749/2313-7347/ob.gyn.rep.2023.433. EDN: SXDKKR.
9. Шалепов К.В., Михайленко Т.Г., Савичева А.М. Роль бактериальных пленок в формировании хронических патологических процессов во влагалище и эндометрии // Журнал акушерства и женских болезней. 2016. Т. 65, № 4. С. 65–75. DOI: 10.17816/JOWD65465-75. EDN: WRKPJV.
10. Abdou R., Miller T. Postpartum tubo-ovarian abscess, likely arising from pelvic inflammatory disease during pregnancy // Case Reports. 2017. Vol. 2017. P. 201–220. DOI: 10.1136/bcr-2017-220183.
11. Abou C.L., Fenollar F., Diop K. Bacterial vaginosis: what do we currently know? // Frontiers in cellular and infection microbiology. 2022. Vol. 11. P. 1–13. DOI: 10.3389/fcimb.2021.672429. EDN: XJRDVU.
12. Anahtar M.N. et al. Cervicovaginal microbiota and reproductive health: the virtue of simplicity // Cell host & microbe. 2018. Vol. 23. P. 159–168. DOI: 10.1016/j.chom.2018.01.013. EDN: YHFDVR.
13. Balakrishnan S.N. et al. Role of vaginal mucosa, host immunity and microbiota in vulvovaginal candidiasis // Pathogens. 2022. Vol. 11, № 6. P. 1–15. DOI: 10.3390/pathogens11060618. EDN: TDDDJW.
14. Bridwell R.E., Koefman A., Long B. High risk and low prevalence diseases: tubo-ovarian abscess // The American Journal of Emergency Medicine. 2022. Vol. 57. P. 70–75. DOI: 10.1016/j.ajem.2022.04.026. EDN: VEQYRY.
15. Chayachinda C., Rekhawasin T. Reproductive outcomes of patients being hospitalised with pelvic inflammatory disease // Journal of Obstetrics and Gynaecology. 2017. Vol. 37. P. 228–232. DOI: 10.1080/01443615.2016.1234439.
16. Chen K.Y., Tseng J.Y., Yang C.Y. Tubo-ovarian abscess with sepsis in a nonagenarian woman: a case report and literature review // BMC women's health. 2019. Vol. 19. P. 1–4. DOI: 10.1186/s12905-019-0782-6. EDN: WQKICE.
17. Curry A., Williams T., Penny M. L. Pelvic inflammatory disease: diagnosis, management, and prevention // American family physician. 2019. Vol. 100, № 6. P. 357–364.
18. Dave S. et al. Which community-based HIV initiatives are effective in achieving UNAIDS 90-90-90 targets? A systematic review and meta-analysis of evidence (2007-2018) // PLoS One. 2019. Vol. 17, № 14(7). P. 1–18. DOI: 10.1371/journal.pone.0219826.
19. De Seta F. et al. The vaginal community state types microbiome-immune network as key factor for bacterial vaginosis and aerobic vaginitis // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 10. P. 483–585. DOI: 10.3389/fmicb.2019.02451.
20. Denning D.W. et al. Global burden of recurrent vulvovaginal candidiasis: a systematic review // The Lancet Infectious Diseases. 2018. Vol. 18. P. 339–347. DOI: 10.1016/S1473-3099(18)30103-8. EDN: WXONRX.
21. Gholiof M., Adamson-De Luca E., Wessels J.M. The female reproductive tract microbiotas, inflammation, and gynecological conditions // Frontiers in Reproductive Health. 2022. Vol. 4. P. 963–975. DOI: 10.3389/frph.2022.963752. EDN: FYCQEZ.
22. Jafarzadeh L. et al. Vulvovaginal candidiasis: an overview of mycological, clinical, and immunological aspects // Journal of Obstetrics and Gynaecology Research. 2022. Vol. 48, № 7. P. 1546–1560. DOI: 10.1111/jog.15267. EDN: TQMEDW.
23. Kalia N., Singh J., Kaur M. Microbiota in vaginal health and pathogenesis of recurrent vulvovaginal infections: a critical review // Annals of Clinical Microbiology and Antimicrobials. 2020. Vol. 19, № 1. P. 1–19. DOI: 10.1186/s12941-020-0347-4. EDN: TUWXHA.

24. Kaur H. et al. Crosstalk between female gonadal hormones and vaginal microbiota across various phases of women's gynecological lifecycle // *Frontiers in microbiology*. 2020. Vol. 11. P. 1–11. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00551. EDN: ULQIFJ.
25. Koedooder R. et al. The vaginal microbiome as a predictor for outcome of in vitro fertilization with or without intracytoplasmic sperm injection: a prospective study // *Human Reproduction*. 2019. Vol. 34. P. 1042–1054. DOI: 10.1093/humrep/dez065.
26. Kyono K. et al. Analysis of endometrial microbiota by 16S ribosomal RNA gene sequencing among infertile patients: a single-center pilot study // *Reproductive Medicine and Biology*. 2018. Vol. 17. P. 297–306. DOI: 10.1002/rmb2.12105.
27. Ma Z.S., Li L. Quantifying the human vaginal community state types (CSTs) with the species specificity index // *PeerJ*. 2017. Vol. 5. P. 33–66. DOI: 10.7717/peerj.3366.
28. Maksimovic C. et al. Vaginal dysbiosis – the association with reproductive outcomes in IVF patients: a systematic review and meta-analysis // *Current Opinion in Obstetrics and Gynecology*. 2024. Vol. 36, № 3. P. 155–164. DOI: 10.1097/gco.0000000000000953. EDN: JNCGKR.
29. Mitchell C.M. et al. Colonization of the upper genital tract by vaginal bacterial species in nonpregnant women // *American Journal of Obstetrics and Gynecology*. 2015. Vol. 212. P. 611–619. DOI: 10.1016/j.ajog.2014.11.043.
30. Mohseni M. et al. Epidemiologic and clinical characteristics of tubo-ovarian abscess, hydrosalpinx, pyosalpinx, and oophoritis in emergency department patients // *Cureus*. 2020. Vol. 12, № 11. P. 1–11. DOI: 10.7759/cureus.11647. EDN: HOJCVG.
31. Moreno I., Simon C. Deciphering the effect of reproductive tract microbiota on human reproduction // *Reproductive medicine and Biology*. 2019. Vol. 18. P. 40–50. DOI: 10.1002/rmb2.12249.
32. Padmaja N. et al. Role of microbial agents in reproductive health // *JK Science: Journal of Medical Education & Research*. 2021. Vol. 23. № 2. P. 106–110.
33. Sobel J.D., Vempati Y.S. Bacterial Vaginosis and vulvovaginal candidiasis pathophysiologic interrelationship // *Microorganisms*. 2024. Vol. 12, № 108. P. 1–10. DOI: 10.3390/microorganisms12010108. EDN: GDRKZQ.
34. Tachedjian G., O'Hanlon D.E., Ravel J. The implausible «in vivo» role of hydrogen peroxide as an antimicrobial factor produced by vaginal microbiota // *Microbiome*. 2018. Vol. 6. P. 1–5. DOI: 10.1186/s40168-018-0418-3. EDN: UASBXU.
35. To V., Gurberg J., Krishnamurthy S. Tubo-ovarian abscess caused by *Candida albicans* in an obese patient // *Journal of Obstetrics and Gynaecology Canada*. 2015. Vol. 37. P. 426–429. DOI: 10.1016/S1701-2163(15)30257-7.
36. Waetjen L., et al. Relationships between the vaginal microbiota and genitourinary syndrome of menopause symptoms in postmenopausal women: the Study of Women's Health Across the Nation // *Menopause*. 2023. Vol. 30, № 11. P. 1073–1084. DOI: 10.1097/gme.0000000000002263. EDN: AKEXDK.
37. Waikhom S.D. et al. Prevalence of vulvovaginal candidiasis among pregnant women in the Ho municipality, Ghana: species identification and antifungal susceptibility of *Candida* isolates // *BMC Pregnancy Childbirth*. 2020. Vol. 20, № 1. P. 2–14.
38. Wang N. et al. The effects of microbiota on reproductive health: a review // *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2024. Vol. 64, № 6. P. 1486–1507. DOI: 10.1080/10408398.2022.2117784.
39. Willems H.M.E. et al. Vulvovaginal candidiasis: a current understanding and burning questions // *Journal of Fungi (Basel)*. 2020. Vol. 25, № 6. P. 1–20. DOI: 10.3390/jof6010027. EDN: LRETVX.

References

1. Bragina T.V., Petrov Yu.A., Palieva N.V. [Pelvic inflammatory diseases as one of the causes of female infertility]. *Pulse*. No. 12 (2021): pp. 77–84. (In Russ.). DOI: 10.26787/nydha-2686-6838-2021-23-12-77-84. EDN: PVFXJU.
2. Burova A., Zharkin N.A., Yarygin O.A. [Features of the microbial landscape and its antibiotic resistance in women with pelvic inflammatory diseases in the Volgograd region]. *Vestnik Volgogradskogo GMU*. V. 2, No. 62 (2017): pp. 56–58. (In Russ.).
3. Garanina E.E., Martynova E.V., Ivanov K.Y., Rizvanov A.A. [Inflammasomes: role in disease pathogenesis and therapeutic potential]. *Uchenye zapiski Kazanskogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki*. V. 162, No. 1 (2020): pp. 80–111. (In Russ.). DOI: 10.26907/2542-064X.2020.1.80-111. EDN: CFDRQF.
4. Grechkanov G.O. [Etiopathogenesis and modern approaches to the treatment of bacterial vaginosis (review)]. *Medicinskij al'manach*. V. 3, No. 76 (2023): pp. 16–23. (In Russ.). EDN: KOGONP.
5. Ilyina T.S., Romanova Yu.M. [Bacterial biofilms: their role in chronic infection processes and the means to combat them]. *Molekuljarnaja genetika, mikrobiologija i virusologija*. V. 39, No. 2 (2021): pp. 14–24. (In Russ.). DOI: 10.17116/molgen20213902114. EDN: RHLJAM.

6. Lukyanova Y.M. [Biofilms: structure, regulation and role in inflammatory processes]. *Scientist*. V. 23, No. 1 (2023): pp. 90-94. (In Russ.). EDN: ELEWMT.
7. Rakhmatullaeva M., Navruzova N. [Vaginal polymicrobial community: his contribution to the development of bacterial vaginosis]. *Vestnik vrača*. V. 1, No. 1 (2022): pp. 152-160. (In Russ.).
8. Tursunova N.B., Lebedeva O.P., Altukhovan O.B., Nagorny A.V. [A modern view on the role of the female reproductive tract microbiome in IVF outcomes]. *Akušerstvo, ginekologija i reprodukcija*. V. 17, No. 4 (2023): pp. 512-525. (In Russ.). DOI: 10.17749/2313-7347/ob.gyn.rep.2023.433. EDN: SXDKKR.
9. Shalepo K.V., Mihailenko T.G., Savicheva A.M. [The role of bacterial biofilms in the development of chronic pathological processes in the vagina and endometrium]. *Žurnal akušerstva i ženskih boleznej*. V. 65, No. 4 (2016): pp. 65-75. (In Russ.). DOI: 10.17816/JOWD65465-75. EDN: WRKPJV.
10. Abdou R., Miller T. Postpartum tubo-ovarian abscess, likely arising from pelvic inflammatory disease during pregnancy. *Case Reports*. V. 2017 (2017): pp. 201-220. DOI: 10.1136/bcr-2017-220183.
11. Abou C. L., Fenollar F., Diop K. Bacterial vaginosis: what do we currently know? *Frontiers in cellular and infection microbiology*. V. 11 (2022): pp. 1-13.
12. Anahtar M.N. et al. Cervicovaginal microbiota and reproductive health: the virtue of simplicity. *Cell host & microbe*. V. 23 (2018): pp. 159-168. EDN: YHFDVR.
13. Balakrishnan S.N. et al. Role of vaginal mucosa, host immunity and microbiota in vulvovaginal candidiasis. *Pathogens*. V. 11, No. 6 (2022): pp. 1-15. EDN: TDDDJW.
14. Bridwell R. E., Koyfman A., Long B. High risk and low prevalence diseases: tubo-ovarian abscess. *The American Journal of Emergency Medicine*. V. 57 (2022): pp. 70-75.
15. Chayachinda C., Rekhawasin T. Reproductive outcomes of patients being hospitalised with pelvic inflammatory disease. *Journal of Obstetrics and Gynaecology*. V. 37 (2017): pp. 228-232.
16. Chen K.Y., Tseng J.Y., Yang C.Y. Tubo-ovarian abscess with sepsis in a nonagenarian woman: a case report and literature review. *BMC women's health*. V. 19 (2019): pp. 1-4. EDN: WQKICE.
17. Curry A., Williams T., Penny M.L. Pelvic inflammatory disease: diagnosis, management, and prevention. *American family physician*. V. 100, No. 6 (2019): pp. 357-364.
18. Dave S. et al. Which community-based HIV initiatives are effective in achieving UNAIDS 90-90-90 targets? A systematic review and meta-analysis of evidence (2007-2018). *PLoS One*. V. 17, No. 14(7) (2019): pp. 1-18. DOI: 10.1371/journal.pone.0219826.
19. DeSeta F. et al. The vaginal community state types microbiome-immune network as key factor for bacterial vaginosis and aerobic vaginitis. *Frontiers in Microbiology*. V. 10 (2010): pp. 483-585.
20. Denning D.W., Kneale M., Sobel J.D., Rautemaa-Richardson R. Global burden of recurrent vulvovaginal candidiasis: a systematic review. *The Lancet Infectious Diseases*. V. 18 (2018): pp. 339-347. EDN: WXONRX.
21. Gholiof M., Adamson-De Luca E., Wessels J.M. The female reproductive tract microbiotas, inflammation, and gynecological conditions. *Frontiers in Reproductive Health*. V. 4 (2022): pp. 963-975.
22. Jafarzadeh L. et al. Vulvovaginal candidiasis: an overview of mycological, clinical, and immunological aspects. *Journal of Obstetrics and Gynaecology Research*. V. 48, No. 7 (2022): pp. 1546-1560.
23. Kalia N., Singh J., Kaur M. Microbiota in vaginal health and pathogenesis of recurrent vulvovaginal infections: a critical review. *Annals of Clinical Microbiology and Antimicrobials*. V. 19, No. 1 (2020): pp. 1-19.
24. Kaur H. et al. Crosstalk between female gonadal hormones and vaginal microbiota across various phases of women's gynecological lifecycle. *Frontiers in microbiology*. V. 11 (2020): pp. 1-11. EDN: ULQIFJ.
25. Koedooder R., et al. The vaginal microbiome as a predictor for outcome of in vitro fertilization with or without intracytoplasmic sperm injection: a prospective study. *Human Reproduction*. V. 34 (2019): pp. 1042-1054. DOI: 10.1093/humrep/dez065.
26. Kyono K., Hashimoto T., Nagai Y., Sakuraba Y. Analysis of endometrial microbiota by 16S ribosomal RNA gene sequencing among infertile patients: a single-center pilot study. *Reproductive Medicine and Biology*. V. 17 (2018): pp. 297-306. DOI: 10.1002/rmb2.12105.
27. Ma Z.S., Li L. Quantifying the human vaginal community state types (CSTs) with the species specificity index. *PeerJ*. V. 5. (2017): pp. 33-66. DOI: 10.7717/peerj.3366.
28. Maksimovic C. et al. Vaginal dysbiosis – the association with reproductive outcomes in IVF patients: a systematic review and meta-analysis. *Current Opinion in Obstetrics and Gynecology*. V. 36, No. 3 (2024): pp. 155-164. EDN: JNCGKR.
29. Mitchell C.M. et al. Colonization of the upper genital tract by vaginal bacterial species in nonpregnant women. *American Journal of Obstetrics and Gynecology*. V. 212 (2015): pp. 611-619.
30. Mohseni M. et al. Epidemiologic and clinical characteristics of tubo-ovarian abscess, hydrosalpinx, pyosalpinx, and oophoritis in emergency department patients. *Cureus*. V. 12, No. 11 (2020): p. 1-11.
31. Moreno I., Simon C. Deciphering the effect of reproductive tract microbiota on human reproduction. *Reproductive medicine and Biology*. V. 18 (2019): pp. 40-50. DOI: 10.1002/rmb2.12249.
32. Padmaja N. et al. Role of microbial agents in reproductive health. *JK Science: Journal of Medical Education & Research*. V. 23, No. 2 (2021): pp. 106-110.

33. Sobel J.D., Vempati Y.S. Bacterial Vaginosis and vulvovaginal candidiasis pathophysiologic interrelationship. *Microorganisms*. V. 12, No 108 (2024): pp. 1-10. EDN: GDRKZQ.
34. Tachedjian G., O'Hanlon D.E., Ravel J. The implausible «in vivo» role of hydrogen peroxide as an antimicrobial factor produced by vaginal microbiota. *Microbiome*. V. 6 (2018): pp. 1-5. EDN: UASBXU.
35. To V., Gurberg J., Krishnamurthy S. Tubo-ovarian abscess caused by *Candida albicans* in an obese patient. *Journal of Obstetrics and Gynaecology Canada*. V. 37 (2015): pp. 426-429.
36. Waetjen L. et al. Relationships between the vaginal microbiota and genitourinary syndrome of menopause symptoms in postmenopausal women: the Study of Women's Health Across the Nation. *Menopause*. V. 30, No. 11 (2023): pp. 1073-1084. EDN: AKEXDK.
37. Waikhom S.D. et al. Prevalence of vulvovaginal candidiasis among pregnant women in the Ho municipality, Ghana: species identification and antifungal susceptibility of *Candida* isolates. *BMC Pregnancy Childbirth*. V. 20, No. 1 (2020): pp. 2-14.
38. Wang N. et al. The effects of microbiota on reproductive health: a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. V. 64, No. 6 (2024): pp. 1486-1507.
39. Willems H.M.E. et al. Vulvovaginal candidiasis: a current understanding and burning questions. *Journal of Fungi* (Basel). V. 25, No. 6 (2020): pp. 1-20. EDN: LRETVX.

Статья поступила в редакцию 12.09.2024; одобрена после рецензирования 19.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 12.09.2024; approved after reviewing 19.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

З. Р. Хасаншина – соискатель кафедры микробиологии и вирусологии;
Н. В. Богачева – д-р мед. наук, профессор кафедры микробиологии и вирусологии.

Information about the authors

Z. R. Khasanshina – applicant of the Department of Microbiology and Virology;
N. V. Bogacheva – doctor of medical sciences, professor at the Department of Microbiology and Virology.

Вклад авторов:

Хасаншина З. Р. – написание исходного текста; доработка текста.
Богачева Н. В. – научное руководство; написание исходного текста; доработка текста.

Contribution of the authors:

Khasanshina Z. R. – writing the draft; revision of the text.
Bogacheva N. V. – scientific management; writing the draft; revision of the text.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Научная статья

УДК 575.162

EDN VBTEHW

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-69-79



Полногеномный поиск ассоциаций с показателями экстерьера царскосельской породы кур

Анастасия Ивановна Азовцева^{1✉}, Наталия Викторовна Дементьева²,
Анна Евгеньевна Рябова³

^{1–3} Всероссийский научно-исследовательский институт генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал ФИЦЖ – ВИЖ им. акад. Л.К. Эрнста, Пушкин, Санкт-Петербург, Россия

^{1✉} ase4ica15@mail.ru

² dementevan@mail.ru

³ aniuta.riabova2016@yandex.ru

Аннотация. Отрасль птицеводства, обеспечивающая население ценным белком животного происхождения, на сегодняшний день практически полностью зависит от закупки зарубежных кроссов. В связи с этим особое внимание необходимо уделить отечественному птицеводству и имеющимся генетическим ресурсам. Экстерьерная оценка является важным элементом в селекции, т.к. внешний вид позволяет судить о здоровье, породной принадлежности, предрасположенности к продуктивному использованию и приспособленности животного к условиям содержания. Тем не менее, темп селекции зависит от использования как фенотипических, так и генетических данных о животных. Особое внимание в последнее время уделяется GWAS-исследованиям – полногеномному поиску ассоциаций, который позволяет выявить участки генома, предположительно ответственные за проявление того или иного признака. Целью данного исследования было выявить генетические ассоциации с экстерьером у царскосельской породы кур. Для этого была проведена экстерьерная оценка птиц ($n = 96$), отбор крови и выделение ДНК, а также полногеномное генотипирование при помощи чипа средней плотности Illumina Chicken 60K SNP iSelectBeadChip (Illumina Inc., США). На основании данных полногеномного генотипирования было проведено GWAS-исследование и аннотирование кандидатных генов. В результате было получено 6 предположительно значимых SNP, ассоциированных с обхватом груди, длиной голени, длиной плюсны, а также с углом груди. Большая часть генов в идентифицированных локусах была вовлечена в процессы костеобразования и костного гомеостаза, которые косвенно регулируют биологический потенциал особи к росту. Выявленные гены-кандидаты могут быть рекомендованы к использованию в маркерной селекции для царскосельской породы кур. Для подтверждения фундаментальной роли выявленных генов в формировании генетического потенциала размерно-весовых характеристик необходимы исследования и на других породах птиц.

Ключевые слова: селекция, экстерьерная оценка, GWAS, SNP, птицеводство, промеры

Для цитирования: Азовцева А. И., Дементьева Н. В., Рябова А. Е. Полногеномный поиск ассоциаций с показателями экстерьера царскосельской породы кур // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 69–79. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-69-79>.

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ по теме № 124020200114-7.

GENETICS

Original article

Genome-wide association analysis for exterior traits in Tsarskoye Selo chicken breed

Anastasiia I. Azovtseva^{1✉}, Natalia V. Dementieva², Anna E. Ryabova³

^{1–3} Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding—Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry, Pushkin, St. Petersburg, Russia

^{1✉} ase4ica15@mail.ru

² dementevan@mail.ru

³ aniuta.riabova2016@yandex.ru

Abstract. To date, poultry industry, which is an indispensable supplier of animal protein, almost entirely depends on foreign commercial crosses. In this regard special attention should be paid to local poultry breeding and available genetic resources. Exterior assessment is an important part of selection, as animal's appearance is an indication of health, breed affiliation, predisposition to productive use and adaptability to housing conditions. However, the selection rate depends on both phenotypic and genetic data. Recently special attention has been paid to GWAS studies – a genome-wide association search that identifies genome regions presumably responsible for certain traits' expression. The aim of the study was to identify genetic associations with exterior traits in the Tsarskoye Selo chicken breed. For this purpose, we performed exterior assessment of the birds (n=96), blood sampling and DNA extraction, as well as genome-wide genotyping using Illumina Chicken 60K SNP iSelectBeadChip (Illumina Inc., USA). GWAS analysis and annotation of candidate genes were performed based on genome data obtained. As a result, 6 suggestive SNPs associated with chest girth, tibia length, tarsus length, and chest angle were obtained. Most genes in the identified loci are involved in processes of bone formation and bone homeostasis, which indirectly regulate the biological growth potential of an individual. The identified candidate genes can be recommended for use in marker-assisted selection of Tsarskoye Selo breed. Also, to confirm the fundamental role of the identified genes in formation of body size characteristics, studies on other chicken breeds are needed.

Keywords: selection, exterior assessment, GWAS, SNP, poultry breeding, measurements

For citation: Azovtseva A. I., Dementieva N. V., Ryabova A. E. [Genome-wide association analysis for exterior traits in Tsarskoye Selo chicken breed]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 69-79. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-69-79>.

Acknowledgments: this work was financially supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under the project No. 124020200114-7.

Введение

Селекционная работа в животноводстве в той или иной степени подразумевает использование знаний об экстерьере животных – т.е. особенностей их внешнего вида, телосложения. Это обусловлено тем, что экстерьерные данные позволяют судить о здоровье, породной принадлежности, предрасположенности к продуктивному использованию, конституциональной крепости, а также приспособленности к конкретным условиям разведения [Вахрамеев, Макарова, 2021]. Отметим, что экстерьер указывает на продуктивный потенциал животного, а не на фактический уровень продуктивности, который, в свою очередь, зависит как от генотипа животного, так и от влияния антропогенных факторов, в частности условий кормления и содержания. Отсюда следует, что повышение эффективности селекции происходит благодаря улучшению как условий содержания, так и генетики животных. Значительно повысить эффективность селекции позволило повсеместное развитие генетических технологий, способных расшифровать ДНК и установить взаимосвязь между ней и проявлением какого-либо конкретного признака.

Особое значение приобретает селекционная работа в сфере птицеводства, т.к. оно является динамично развивающейся и наукоёмкой отраслью, интенсификация которой требует создания специализированных пород и линий, на основе которых получают высокопродуктивные промышленные кроссы [Гришина, 2021]. В связи с этим в птицеводстве активно используются последние достижения генетики и смежных с ней наук. Особую популярность приобрел полногеномный поиск ассоциаций (Genome-wide association study, GWAS) генетической информации с фенотипическими признаками, который выявляет однонуклеотидные полиморфизмы (single nucleotide polymorphism, SNP) с высокой частотой встречаемости у особей со схожими значениями признака. На сегодняшний день существуют исследования, посвященные геномным ассоциациям с показателями яичной продуктивности [Kang et al., 2024; Yang et al., 2024], длиной шпор у петухов [Chen, Zhao, Zhao et al., 2024], цветом скорлупы яиц и пигментацией голени [Wang X.G. et al., 2024], продолжительностью оплодотворяемости кур-несушек [Luo et al., 2024], формой клюва [Chen, Zhao, Wen et al., 2024], качественными характеристиками мяса разных пород [Xiao et al., 2024], конверсией корма и среднесуточными приростами [Cai et al., 2024], крепостью костяка [Азовцева, Дементьева, 2023], ростом и развитием в породах разных направлений продуктивности [Ларкина и др., 2021], а также с окрасом оперения [Hua et al., 2021] и др.

Царскосельская порода кур является результатом 30-летнего труда научных сотрудников ВНИИГРЖ, целью которых было выведение аутосексной породы комбинированного направления продуктивности с приятным декоративным окрасом [Вахрамеев и др., 2024]. Комбинированное направление характеризуется оптимальными значениями яйценоскости при сохранении хороших мясных характеристик, и это, наравне с экспоненциальным ростом интереса потребителей к органическим продуктам питания [Alesandrini, Sagratini, Gagaoua, 2024], делает царскосельскую породу перспективным объектом выращивания для фермеров. Тем не менее, успешное развитие породы во многом зависит от наличия интереса промышленности к ней. В большинстве промышленных предприятий РФ для производства мяса и яйца птицы используются зарубежные кроссы [Федорова, Станишевская, Дементьева, 2020], что обеспечивает

рентабельность производства, но пагубно сказывается на сохранении биоразнообразия и на уровне развития отечественного птицеводства, а также создает угрозу для продовольственной безопасности страны [Буяров, Буяров, 2022]. Целесообразной является деятельность по внедрению российских пород в промышленное производство, однако для этого необходимо предоставить доказательства их практической и племенной ценности. Как упоминалось ранее, экстерьер является хорошим индикатором здоровья, потенциального уровня продуктивности и приспособленности к условиям содержания. В связи с этим целью данного исследования стало выявление геномных ассоциаций с показателями экстерьерной оценки царскосельской породы и аннотирование генов-кандидатов экстерьерных признаков.

Материалы и методы

В качестве материала для исследования была использована птица царскосельской породы ($n = 96$), содержащаяся в ЦКП «Генетическая коллекция редких и исчезающих пород кур» (ВНИИГРЖ, г. Санкт-Петербург – Пушкин). Для проведения исследования в возрасте 42 недель был проведен прижизненный сбор фенотипических данных птицы и отбор проб крови для выделения ДНК. Сбор фенотипических данных заключался в проведении экстерьерной оценки со следующими показателями: живая масса (ЖМ), обхват груди (ОГ), обхват плюсны (ОП), косая длина туловища (КДТ), длина корпуса и шеи (КШ), длина кили (ДК), длина бедра (ДБ), длина голени (ДГ), длина плюсны (ДП), глубина груди (ГГ), ширина в ключицах (ШК), ширина таза (ШТ), угол груди (УГ).

Выделение ДНК из крови проводилось по стандартной методике фенол-хлороформной экстракции. Определение концентрации и чистоты ДНК образцов проводилось методом спектрофотометрии при помощи прибора NanoDrop 2000c (ThermoFisher Scientific Inc., США). Полученные образцы были отправлены на полногеномное генотипирование с использованием чипа Illumina Chicken 60K SNP iSelectBeadChip (Illumina Inc., США) с плотностью покрытия 57,636 SNP. Контроль качества генотипирования проводился при помощи программы Genome Studio (Illumina Inc., США). Образцы с качеством генотипирования более 95% были использованы в дальнейшем анализе. Редактирование полученных данных для создания файлов адаптивного расширения (.ped, .map, .fam, .bed, .bim) было проведено при помощи программного обеспечения PLINK 1.9. с частотой минорных аллелей (MAF) > 0.05. В результате применения данного фильтра количество однонуклеотидных полиморфизмов, участвующих в анализе, сократилось до 43,123 SNP.

Полногеномный поиск ассоциаций генетической информации с продуктивными признаками был проведен при помощи статистического программного обеспечения EMMAX. Для этого в EMMAX была сгенерирована матрица родства «идентичность по штатам» («identity-by-state»). Влияние SNP на признак было рассчитано в соответствии с моделью:

$$Y = Xb + u + e,$$

где Y – вектор фенотипов; b – эффект SNP; X – расчётная матрица генотипов SNP, u – вектор аддитивных генетических эффектов, который считается нормально распределённым со средним значением, равным 0, и (ко)дисперсией $\sigma^2 aG$, где $\sigma^2 a$ – аддитивная генетическая дисперсия, а G – матрица геномных отношений; e – вектор случайных остаточных эффектов.

С целью исключения ложноположительных результатов и установления уровней значимости для эффекта SNP была применена поправка Бонферрони. Достоверно значимый и предположительно значимый уровни были установлены как $1,16E-06$ ($0.05/43,123$) и $2,31E-05$ ($1.00/43,123$) соответственно. Общегеномная значимость оценена при помощи метода simple в R, а расчет эффективного числа независимых тестов – с помощью программы Meff. На основании результатов GWAS с использованием пакета qqman и ggplot2 в среде программирования R построены диаграммы типа Манхэттэн и графики «квантиль-квантиль» (Q-Q plot); при помощи пакета corrplot – корреляционная матрица для изучаемых признаков.

Гены, совпадающие с геномным регионом кандидатного SNP или близкие к нему, были аннотированы в геномном браузере ENSEMBL на основании сборки генома Chicken (Red Jungle Fowl) GRCg6a. Поиск информации по функциональным характеристикам кандидатных генов был осуществлен в базе данных NCBI.

Результаты и обсуждение

В результате проведения полногеномного анализа ассоциаций для прижизненно полученных фенотипических показателей было идентифицировано 6 предположительно значимых SNP (таблица). Из 12-ти анализируемых показателей ассоциации были получены только для 4, что, вероятно, обусловлено наличием высоких корреляционных связей между большинством признаков (рис. 1).

Для показателя ОГ был получен SNP rs312492432 ($1,73E-05$), локализованный в интронной части гена с неустановленной функцией (рис. 2 А).

Предположительно значимые SNP, ассоциированные с показателями экстерьера
[Suggestive SNPs associated with exterior traits]

Признак	SNP	Хромосома: Позиция	P-value	Замена	Локализация	Ген-кандидат	Ген ID
ОГ	rs312492432	18: 3218685	1,73E-05	A/G	intron variant	функция не установлена	ENSGALG00000001433
					Рядом:	<i>FOXK2</i>	ENSGALG00000001577
ДГ	rs14707919	27:3286027	1,56E-05	T/C/G	upstream gene variant	-	-
					Рядом:	<i>IGF2BP1</i>	ENSGALG000000041204
						<i>GIP</i>	ENSGALG00000001299
						<i>PHOSPHO1</i>	ENSGALG000010024451
						<i>PHB1</i>	ENSGALG000010024398
	rs13823757	1: 3864234	1,62E-05	G/A/T	intron variant	функция не установлена	ENSGALG000000055394
						функция не установлена	ENSGALG000000065380
						функция не установлена	ENSGALG000000059060
ДП	rs16204837	26: 5071683	4,01E-06	T/C	intron variant	<i>TAF8</i>	ENSGALG00000003498
					Рядом:	<i>BTG2</i>	ENSGALG000000052763
						<i>FMOD</i>	ENSGALG000000034067
						<i>PREPL</i>	ENSGALG000000034456
	rs15156385	9: 16574949	1,36E-05	T/G	intron variant	<i>DCUN1D1</i>	ENSGALG00000008807
					Рядом:	<i>FETUB</i>	ENSGALG00000008608
УГ	rs316245165	1: 177061343	2,27E-05	T/C	intron variant	функция не установлена	ENSGALG000000055349

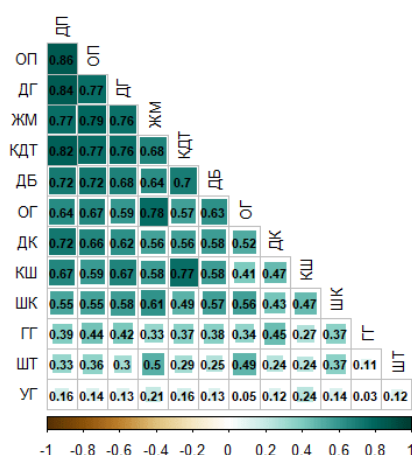


Рис. 1. Корреляционная матрица для показателей экстерьерной оценки царскосельской породы кур:

ДП – длина плюсны, ОП – обхват плюсны, ДГ – длина голени, ЖМ – живая масса, КДТ – косая длина туловища, ДБ – длина бедра, ОГ – обхват груди, ДК – длина кили, КШ – длина корпуса и шеи, ШК – ширина в ключицах, ГГ – глубина груди, ШТ – ширина таза, УГ – угол груди

[Correlation matrix of the exterior assessment traits of the Tsarskoye Selo chicken breed:

ДП is metatarsal length, ОП – metatarsal girth, ДГ – shin length, ЖМ – body weight, КДТ – oblique body length, ДБ – thigh length, ОГ – chest girth, ДК – keel length, КШ – the neck and body length, ШК – clavicle width, ГГ – chest depth, ШТ – pelvis width, УГ – chest angle]

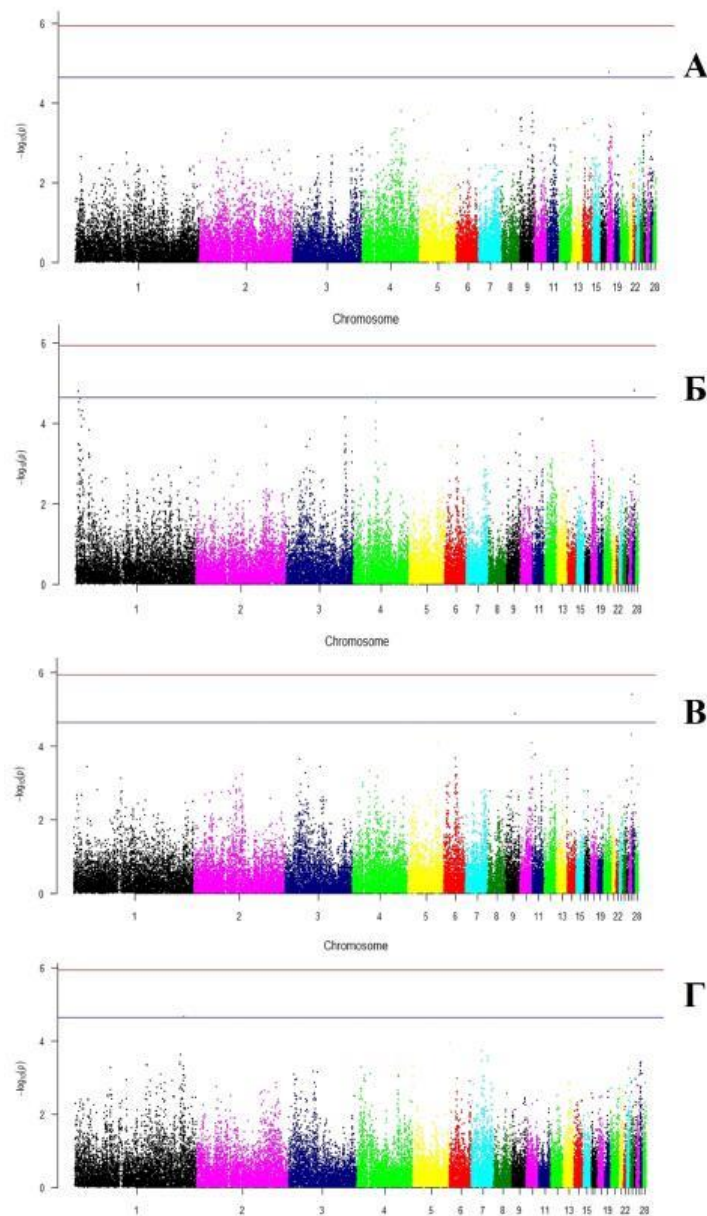


Рис. 2. Графики Manhattan для обхвата груди (А), длины голени (Б), длины плюсны (В), угла груди (Г) царскосельской породы кур

[Manhattan plots for chest girth (A), shin length (Б), metatarsal length (B), chest angle (Г) of the Tsarskoye Selo chicken breed]

В пределах 0,3 Мб от целевого SNP расположен ген *FOXK2* – регулятор транскрипции, который участвует в различных процессах, включая гликолиз, аутофагию и метаболизм глюкозы. В предыдущих исследованиях было отмечено его участие в сигнальном пути Wnt/ β -catenin [Wang W. et al., 2015], который необходим для эмбрионального развития и регенерации гомеостаза костных тканей [Duan, Bonewald, 2016; Liu J. et al., 2022]. Эта информация позволяет объяснить наличие положительных корреляций ОГ с показателями развития костей, такими как ОП, ДП и ДБ (рис. 1). В другом исследовании обнаружено, что ген *FOXK2* модулирует путь Wnt, который, как известно, связан с миогенезом, дифференцировкой типов мышечных волокон и рекрутированием сателлитных клеток после травмы [Petrie et al., 2016]. Все вышеперечисленное позволяет предположить, что сигнальный путь Wnt играет ключевую роль в эмбриональном развитии особи и, соответственно, обуславливает ее генетический потенциал роста, а ассоциация *FOXK2* с ОГ обусловлена зависимостью данного показателя от количества и размеров мышечных волокон груди.

С показателем ДГ ассоциирован SNP rs13823757 ($1,62E-05$), локализованный в интронных частях сразу трёх РНК-кодирующих генов, а также SNP rs14707919 ($1,56E-05$), в пределах 0,1 Мб от которого рас-

положены гены *IGF2BP1*, *GIP*, *PHOSPHO1* и *PHB1* (рис. 2 Б). Ген *IGF2BP1* кодирует член семейства мРНК-связывающих белков инсулиноподобного фактора роста 2. Ранее этот ген был ассоциирован с массой и прочностью большеберцовой кости у уток породы Нонгхуа [Lu et al., 2024]. Ассоциация этого гена одновременно с ДГ и с показателями бедренной кости вполне логичны, т.к. для показателя ДГ обнаружены высокие положительные корреляции со всеми морфометрическими показателями задних конечностей – ДБ, ДП и ОП (рис. 1). В другом исследовании выявлено, что этот ген участвует в сигнальном пути Hedgehog и регулирует стабильность РНК нескольких генов-мишеней, связанных с ростом [Noubissi et al., 2018], и это также согласуется с положительной корреляцией ДГ с ЖМ и КДТ. Более того, в исследовании на козах, indel-мутации в гене *IGF2BP1* также были ассоциированы с ростовыми показателями [Wang Z. et al., 2020]. Ген *GIP* – глюкозозависимый инсулиотропный полипептид – кодирует гормон инкретин и принадлежит к суперсемейству глюкагонов. Ранее установлено, что *GIP* играет роль в регуляции метаболизма костей, а именно подавляет процесс резорбции костей и активно стимулирует костеобразование [Gaudin-Audrain et al., 2013; Skov-Jepesen et al., 2021; Gabe et al., 2022; Liu H. et al., 2024]. Ген *PHOSPHO1* кодирует фосфатазу, которая предположительно участвует в минерализации и созревании костей. Экспрессия *PHOSPHO1* значительно выше в минерализованных тканях и обнаружена у ряда видов, включая людей и мышей [Morcos et al., 2018]. Согласно имеющимся данным, *PHOSPHO1* играет важную роль в восстановлении после переломов, в связи с чем может быть использован в качестве терапевтической мишени при их лечении [Dillon et al., 2019]. Мыши с дефицитом этого гена характеризуются аномальными пластинками эндохондрального роста и аномалиями скелета, включая остеопению, сколиоз, деформацию длинных костей и спонтанные переломы [Yadav et al., 2011; Javaheri et al., 2015]. В исследованиях на птицах также выявлено, что подавление активности *PHOSPHO1* приводит к нарушениям минерализации скелета во время развития конечностей цыпленка [Macrae et al., 2010]. *PHB1* является эволюционно консервативным геном, предположительно участвующим в клеточном старении и подавлении опухолей. В исследовании Tabti с соавт. отмечено, что *PHB1* вовлечен в этиологию диабета, ожирения и остеопороза [Tabti et al., 2021].

В исследовании ростовых показателей кур сразу три гена, *IGF2BP1*, *GIP* и *PHOSPHO1*, были предложены в качестве генов-кандидатов роста костей [Wang Y. et al., 2020], что согласуется с результатами, полученными в нашем исследовании. На основании полученных ассоциаций и корреляций можно выдвинуть предположение, что локус на 27 хромосоме, содержащий вышеперечисленные гены, играет важную роль в формировании размерно-ростовых показателей особей, в особенности конечностей.

Для показателя ДП было аннотировано 2 SNP – rs16204837 (4,01E-06) и rs315156385 (1,36E-05) на 26 и 9 хромосомах соответственно (рис. 2 В). SNP на 26 хромосоме был локализован в интронной части гена *TAF8*, кодирующего один или несколько факторов, связанных с ТАТА-связывающим белком. *TAF8* является белком развития, который вовлечен в процесс транскрипции и её регуляции. В исследовании Wong et al. (2022) для гена *TAF8* описано 7 случаев мутаций, приводящих к нейродегенеративным заболеваниям у людей, которые сопровождаются задержкой роста, микроцефалией, прогрессирующей спастичностью, церебральной атрофией и развитием эпилепсии [Wong et al., 2022]. В пределах 0,5 Мб от целевого SNP на 26 хромосоме также расположены гены *BTG2*, *FMOD* и *PREPL*. Ген *BTG2* кодирует антипролиферативный белок, участвующий в процессе транскрипции и её регуляции. В исследовании Park et al. (2004) на мышах выявлено, что *BTG2* усиливает транскрипционную активность передачи сигналов BMP (костный морфогенетический белок), а обнаруженные динамические паттерны экспрессии *BTG2* в развивающихся сомитах доказывают его участие в формировании паттерна позвонков [Park et al., 2004]. Ген *FMOD* кодирует фибромодулин и предположительно играет основную роль в фибрилlogenезе коллагена. *FMOD* детектируется в эмбриональных склеротомах уже на 10 день после оплодотворения, а также экспрессируется хондроцитами и остеобластами плода во время эндохондрального и внутримембранозного окостенения [Gori, Schipani, Demay, 2001; Tevlin et al., 2023]. Особое значение для формирования и прочности кости *FMOD* имеет благодаря его способности опосредованно облегчать сшивание коллагена [Hudson et al., 2017]. *PREPL* кодирует пропилэндопептидазу и представляет собой матричный белок, экспрессируемый в базальных мембранах, хрящах и костном матриксе [Rucci et al., 2013]. Он обладает мощным антирезорбтивным действием, ингибируя образование остеокластов, в результате чего был рекомендован в качестве нового агента для лечения заболеваний костей, вызванных повышенной активностью остеокластов [Rucci et al., 2013].

SNP на 9 хромосоме был локализован в интронной части гена *DCUN1D1*, который обеспечивает связывающую активность белков семейства куллинов. *DCUN1D1* играет важную роль в убикитинировании и недидилировании белков – процессах посттрансляционной модификации, которые регулируют стабильность и функцию целевых белков [Rascez et al., 2024]. В пределах 0,3 Мб от целевого SNP расположен ген *FETUB* – член семейства фетуинов, которые участвуют в остеогенезе и резорбции кости, регуляции рецепторов инсулина и фактора роста гепатоцитов, а также реакции на системное воспаление. Отмечено, что фетуины включаются в костную ткань через сыворотку крови при кальцификации, при этом пониженные концентрации фетуина в плазме крови характерны для больных болезнью Педжета, а высокие

уровни – у больных с несовершенным остеогенезом [Kubota et al., 2012]. Вся группа генов, ассоциированных с ДП, задействована либо в остеогенезе, либо в костном гомеостазе, и наличие высоких корреляционных связей между показателями ДП, ДГ и ДБ подтверждает влияние выявленных локусов на скелет конечностей.

Для последнего изучаемого показателя – УГ – был идентифицирован SNP rs316245165 (2,27E-05) на 1 хромосоме, локализованный в интроне РНК-кодирующего гена с неустановленной функцией (рис. 2 Г). Для установления функциональной характеристики и влияния данного SNP на показатель УГ необходимы дополнительные исследования.

Заключение

В результате проведения настоящего исследования для царскосельской породы кур было получено 6 предположительно значимых SNP, ассоциированных с показателями экстерьерной оценки – обхватом груди (1 SNP), длиной голени (2 SNP), длиной плюсны (2 SNP) и углом груди (1 SNP). Ген *FOXC2*, ассоциированный обхватом груди, включен в группу высоко консервативных сигнальных путей Wnt. Согласно существующим данным, пути Wnt задействованы в процессах эмбриогенеза и миогенеза, а также развития и регенерации костных тканей, что объясняет как полученную ассоциацию гена *FOXC2* с обхватом груди, так и положительную корреляцию последнего с показателями развития конечностей (обхват плюсны, длины плюсны и голени). Гены *IGF2BP1*, *GIP*, *PHOSPHO1* и *PHB1* были ассоциированы с длиной голени. Известно, что все перечисленные гены вовлечены в процессы костеобразования, а ген *IGF2BP1* ранее был ассоциирован с ростовыми показателями как представителей класса птиц, так и других сельскохозяйственных животных. Эти данные позволяют предположить, что локус на 27 хромосоме, содержащий перечисленные гены, играет важную роль в формировании размерно-ростовых показателей особей, в особенности конечностей. С показателем длина плюсны ассоциированы два региона на 26 и 9 хромосомах. На хромосоме 26 идентифицированы гены *TAF8*, *BTG2*, *FMOD* и *PREPL*. Согласно данным, мутации в *TAF8* вызывают нейродегенеративные заболевания, сопровождающиеся задержкой роста, тогда как *BTG2*, *FMOD* и *PREPL* задействованы в процессах костеобразования и гомеостаза костной ткани. На 9 хромосоме расположены гены *DCUN1D1* и *FETUB*. Влияние гена *DCUN1D1* на длину плюсны может обуславливаться способностью первого участвовать в процессах посттрансляционной модификации белков. Ген *FETUB* же достоверно участвует в процессах остеогенеза и резорбции костей, и, более того, отклонения концентраций фетуинов от нормы наблюдаются у пациентов с костной болезнью Педжета и с несовершенным остеогенезом. Весь кластер генов, ассоциированных с длиной плюсны, задействован либо в остеогенезе, либо в костном гомеостазе, и наличие высоких положительных корреляционных связей между показателями длина плюсны, длина голени и длина бедра подтверждает влияние выявленных локусов на скелет конечностей. Также выявлена ассоциация между углом груди и РНК-кодирующим геном с неизвестной функцией, в связи с чем установление функциональных характеристик данного гена требует дополнительного изучения.

Проведенное исследование позволило выявить ряд локусов, ассоциированных с экстерьерными характеристиками царскосельской породы кур. Большая часть генов в идентифицированных локусах была вовлечена в процессы костеобразования и костного гомеостаза, которые косвенно регулируют биологический потенциал особи к росту. Выявленные гены-кандидаты могут быть рекомендованы к использованию в маркерной селекции для царскосельской породы кур. Для подтверждения фундаментальной роли выявленных генов в формировании генетического потенциала размерно-весовых характеристик необходимы исследования и на других породах птиц.

Список источников

1. Азовцева А.И., Дементьева Н.В. Факторы, влияющие на крепость костяка кур // Генетика и разведение животных. 2023. № 3. С. 74–85. DOI: 10.31043/2410-2733-2023-3-74-85. EDN: FFLJXL.
2. Буяров А.В., Буяров В.С. Животноводство и птицеводство России: состояние, тенденции и перспективы развития в современных экономических условиях // Вестник Воронежского государственного аграрного университета. 2022. Т. 15, № 4. С. 108–123. DOI: 10.53914/issn2071-2243_2022_4_108. EDN: MMYQWZ.
3. Вахрамеев А.Б., Макарова А.В. Экстерьерная оценка кур. Дубровицы, 2021. 227 с.
4. Вахрамеев А.Б., Дементьева Н.В., Федорова З.Л., Позовникова М.В. Оценка продуктивности породы кур царскосельская // Птицеводство. 2024. № 1. С. 5–11.
5. Гришина Д.С. Наследуемость и повторяемость фенотипа гусей генофондного стада // Владимирский земледелец. 2021. Т. 4, № 98. С. 62–68. DOI: 10.24412/2225-2584-2021-4-62-68. EDN: IPYPGT.
6. Ларкина Т.А. и др. Генетическая изменчивость локуса NCAPG-LCORN у кур локальных пород на основе данных SNP-генотипирования // Молекулярно-генетические технологии анализа экспрессии генов продуктивности и устойчивости к заболеваниям животных: материалы 3-й Междунар. науч.-практ. конф. М.: Сельскохозяйственные технологии, 2021. С. 133–146.

7. Федорова Е.С., Станишевская О.И., Дементьева Н.В. Современное состояние и проблемы племенного птицеводства в России (обзор) // *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2020. Т. 21, № 3. С. 217–232. DOI: 10.30766/2072-9081.2020.21.3.217-232. EDN: SRMKSH.
8. Alessandroni L., Sagratini G., Gagaoua M. Proteomics and bioinformatics analyses based on two-dimensional electrophoresis and LC-MS/MS for the primary characterization of protein changes in chicken breast meat from divergent farming systems: Organic versus antibiotic-free // *Food Chemistry (Oxford)*. 2024. Vol. 8. Art. 100194. DOI: 10.1016/j.fochms.2024.100194. EDN: UCQLLG.
9. Cai K. et al. Genome-wide association analysis identify candidate genes for feed efficiency and growth traits in Wenchang chickens // *BMC Genomics*. 2024. Vol. 25, № 1. Art. 645. DOI: 10.1186/s12864-024-10559-w. EDN: MFIZYL.
10. Chen A., Zhao X., Zhao X. et al. Genetic Foundation of Male Spur Length and Its Correlation with Female Egg Production in Chickens // *Animals (Basel)*. 2024. Vol. 14, № 12. Art. 1780. DOI: 10.3390/ani14121780. EDN: JYDBNM.
11. Chen A., Zhao X., Wen J. et al. Genetic parameter estimation and molecular foundation of chicken beak shape // *Poult. Sci.* 2024. Vol. 103, № 6. Art. 103666. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103666. EDN: JVEIZX.
12. Dillon S. et al. How To Build a Bone: PHOSPHO1, Biom mineralization, and Beyond // *JBM R plus*. 2019. Vol. 3, № 7. Art. e10202. DOI: 10.1002/jbm4.10202. EDN: ACFSVY.
13. Duan P., Bonewald L.F. The role of the wnt/ β -catenin signaling pathway in formation and maintenance of bone and teeth // *Int. J. Biochem. Cell Biol.* 2016. Vol. 77 (Pt A). P. 23–29.
14. Gabe M.B.N. et al. GIP and GLP-2 together improve bone turnover in humans supporting GIPR-GLP-2R co-agonists as future osteoporosis treatment // *Pharmacol. Res.* 2022. Vol. 176. Art. 106058. DOI: 10.1016/j.phrs.2022.106058. EDN: FMHKGK.
15. Gaudin-Audrain C. et al. Glucose-dependent insulinotropic polypeptide receptor deficiency leads to modifications of trabecular bone volume and quality in mice // *Bone*. 2013. Vol. 53, № 1. P. 221–230. DOI: 10.1016/j.bone.2012.11.039.
16. Gori F., Schipani E., Demay M.B. Fibromodulin is expressed by both chondrocytes and osteoblasts during fetal bone development // *J. Cell Biochem.* 2001. Vol. 82, № 1. P. 46–57. DOI: 10.1002/jcb.1115.
17. Hua G. et al. Genetic basis of chicken plumage color in artificial population of complex epistasis // *Anim. Genet.* 2021. Vol. 52, № 5. P. 656–666. DOI: 10.1111/age.13094. EDN: IFCGUH.
18. Hudson D.M. et al. P3h3-null and Sc65-null Mice Phenocopy the Collagen Lysine Under-hydroxylation and Cross-linking Abnormality of Ehlers-Danlos Syndrome Type VIA // *J. Biol. Chem.* 2017. Vol. 292, № 9. P. 3877–3887. DOI: 10.1074/jbc.M116.762245.
19. Javaheri B. et al. Phospho1 deficiency transiently modifies bone architecture yet produces consistent modification in osteocyte differentiation and vascular porosity with ageing // *Bone*. 2015. Vol. 81. P. 277–291. DOI: 10.1016/j.bone.2015.07.035.
20. Kang H. et al. Genome-wide association study identifies a novel candidate gene for egg production traits in chickens // *Anim. Genet.* 2024. Vol. 55, № 3. P. 480–483. DOI: 10.1111/age.13427. EDN: FSEDZ.
21. Kubota T. et al. Biological implications of fetuin for bone remodeling system and possible evidence for its use in heterotopic ossification // *J. Oral. Maxillofac. Surg. Med. Pathol.* 2012. Vol. 24, № 1. P. 36–41. DOI: 10.1016/j.ajoms.2011.08.003.
22. Liu H. et al. Effect of gut hormones on bone metabolism and their possible mechanisms in the treatment of osteoporosis // *Front Pharmacol.* 2024. Vol. 15. Art. 1372399. DOI: 10.3389/fphar.2024.1372399. EDN: LWRKNE.
23. Liu J. et al. Wnt/ β -catenin signalling: function, biological mechanisms, and therapeutic opportunities // *Signal Transduct Target Ther.* 2022. Vol. 7, № 1. Art. 3. DOI: 10.1038/s41392-021-00762-6. EDN: EFULDC.
24. Lu Y. et al. Identification of candidate genes affecting the tibia quality in Nonghua duck // *Poult Sci.* 2024. Vol. 103, № 4. Art. 103515. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103515. EDN: RCEAFQ.
25. Luo W. et al. Investigating the genetic determination of duration-of-fertility trait in breeding hens // *Sci. Rep.* 2024. Vol. 14, № 1. Art. 14819. DOI: 10.1038/s41598-024-65675-0. EDN: OCHWOI.
26. Macrae V.E. et al. Inhibition of PHOSPHO1 activity results in impaired skeletal mineralization during limb development of the chick // *Bone*. 2010. Vol. 46, № 4. P. 1146–1155. DOI: 10.1016/j.bone.2009.12.018.
27. Mocros M.W. et al. PHOSPHO1 is essential for normal bone fracture healing: An Animal Study // *Bone Joint Res.* 2018. Vol. 7, № 6. P. 397–405. DOI: 10.1302/2046-3758.76.BJR-2017-0140.R2.
28. Noubissi F.K. et al. Cross-Talk between Wnt and Hh Signaling Pathways in the Pathology of Basal Cell Carcinoma // *Int. J. Environ. Res. Public Health.* 2018. Vol. 15, № 7. Art. 1442. DOI: 10.3390/ijerph15071442.
29. Pacciez J.D. et al. DCUN1D1 and neddylation: Potential targets for cancer therapy // *Biochim. Biophys. Acta Mol. Basis Dis.* 2024. Vol. 1870, № 7. Art. 167308. DOI: 10.1016/j.bbadis.2024.167308. EDN: LQTTFD.
30. Park S. et al. B-cell translocation gene 2 (BTG2) regulates vertebral patterning by modulating bone morphogenetic protein/sm ad signaling // *Mol. Cell Biol.* 2004. Vol. 24, № 23. P. 10256–10262. DOI: 10.1128/MCB.24.23.10256-10262.2004.
31. Petrie M.A. et al. Distinct Skeletal Muscle Gene Regulation from Active Contraction, Passive Vibration, and Whole Body Heat Stress in Humans // *PloS one*. 2016. Vol. 11, № 8. Art. e0160594. DOI: 10.1371/journal.pone.0160594.

32. Rucci N. et al. Proline/arginine-rich end leucine-rich repeat protein N-terminus is a novel osteoclast antagonist that counteracts bone loss // *J. Bone Miner. Res.* 2013. Vol. 28, № 9. P. 1912–1924. DOI: 10.1002/jbmr.1951.
33. Skov-Jeppesen K. et al. Subcutaneous GIP and GLP-2 inhibit nightly bone resorption in postmenopausal women: A preliminary study // *Bone*. 2021. №152. Art. 116065. DOI: 10.1016/j.bone.2021.116065. EDN: PXWKXQ.
34. Tabti R. et al. Development of prohibitin ligands against osteoporosis // *Eur. J. Med. Chem.* 2021. Vol. 210. Art. 112961. DOI: 10.1016/j.ejmech.2020.112961. EDN: PBGNVCV.
35. Tevlin R. et al. Denervation during mandibular distraction osteogenesis results in impaired bone formation // *Sci. Rep.* 2023. Vol. 13, № 1. Art. 2097. DOI: 10.1038/s41598-023-27921-9. EDN: KLXXYL.
36. Wang W. et al. FOXKs promote Wnt/ β -catenin signaling by translocating DVL into the nucleus // *Dev. Cell.* 2015. Vol. 32, № 6. P. 707–718.
37. Wang X.G. et al. Genome-wide association analysis of eggshell color of an F2 generation population reveals candidate genes in chickens // *Animal*. 2024. Vol. 18, № 6. Art. 101167. DOI: 10.1038/s41598-023-27921-9. EDN: KLXXYL.
38. Wang Y. et al. Genetic Dissection of Growth Traits in a Unique Chicken Advanced Intercross Line // *Front Genet.* 2020. Vol. 11. Art. 894. DOI: 10.3389/fgene.2020.00894. EDN: DLBTEM.
39. Wang Z. et al., InDels within caprine IGF2BP1 intron 2 and the 3'-untranslated regions are associated with goat growth traits // *Anim. Genet.* 2020. Vol. 51, № 1. P. 117–121. DOI: 10.1111/age.12871.
40. Wong K.M. et al. Mutations in TAF8 cause a neurodegenerative disorder // *Brain*. 2022. Vol. 145, № 9. P. 3022–3034. DOI: 10.1093/brain/awac154. EDN: HQQWKO.
41. Xiao L. et al. A large-scale comparison of the meat quality characteristics of different chicken breeds in South China // *Poult. Sci.* 2024. Vol. 103, № 6. Art. 103740. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103740. EDN: XYBTOA.
42. Yadav M.C. et al. Loss of skeletal mineralization by the simultaneous ablation of PHOSPHO1 and alkaline phosphatase function: a unified model of the mechanisms of initiation of skeletal calcification // *J. Bone. Miner. Res.* 2011. Vol. 26, № 2. P. 286–297. DOI: 10.1002/jbmr.195.
43. Yang Q. et al, Genetic Analysis of Egg Production Traits in Luhua Chickens: Insights from a Multi-Trait Animal Model and a Genome-Wide Association Study // *Genes (Basel)*. 2024. Vol. 15, № 6. Art. 796. DOI: 10.3390/genes15060796. EDN: JGRLJB.

References

1. Azovtseva A., Dementieva N. [Factors affecting chicken bone strength]. *Genetika i razvedenie zhivotnykh*. No. 3 (2023): pp. 74-85. (In Russ.). DOI: 10.31043/2410-2733-2023-3-74-85. EDN: FFLJXL.
2. Buyarov A.V., Buyarov V.S. [Animal husbandry and poultry farming in Russia: current state and development trends in modern economic conditions]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. V. 15, No. 4 (2022): pp. 108-123. (In Russ). DOI: 10.53914/issn2071-2243_2022_4_108. EDN: MMYQWZ.
3. Vakhrameev A.B., Makarova A.V. *Ėkster'ernaya ocenka kur* [Exterior assessment of chickens]. Dubrovitsy, 2021. 227 p. (In Russ.).
4. Vakhrameev A.B., Dementieva N.V., Fedorova Z.L., Pozovnikova M.V. [Evaluation of the productivity in the dual-purpose chicken breed Tsarskoye Selo]. *Pticevodstvo*. V. 73, No. 1 (2024): pp. 5-11. (In Russ.).
5. Grishina D.S. [Heritability and repeatability of the geese phenotype of the gene pool]. *Vladimirskij zemledec*. V. 4 (2021): pp. 62-68. (In Russ.). DOI: 10.24412/2225-2584-2021-4-62-68. EDN: IPYPGT.
6. Larkina T.A., Romanov M.N., Barkova O.Yu. et al. [Genetic variation of the NCAPG-LCORL locus in chickens of local breeds based on SNP genotyping data]. *Molekuljarno-genetičeskie tehnologii analiza ekspressii genov produktivnosti i ustojčivosti k zabolevanijam životnykh* [Molecular-genetic technologies for analyzing gene expression of productivity and resistance to animal diseases. Materials of the 3rd International Scientific-Practical Conference. Moscow, 2021, pp. 136-146. (In Russ.).
7. Fedorova E.S., Stanishevskaya O.I., Dementyeva N.V. [Current state and problems of poultry breeding in Russia (review)]. *Agrarnaja nauka Evro-Severo-Vostoka*. V. 21, No. 3 (2020): pp. 217-232. (In Russ.). DOI: 10.30766/2072-9081.2020.21.3.217-232. EDN: SRMKSH.
8. Alessandroni L., Sagratini G., Gagaoua M. Proteomics and bioinformatics analyses based on two-dimensional electrophoresis and LC-MS/MS for the primary characterization of protein changes in chicken breast meat from divergent farming systems: Organic versus antibiotic-free. *Food Chem. (Oxf)*. V. 8 (2024). Art. 100194. DOI: 10.1016/j.fochms.2024.100194. EDN: UCQLLG.
9. Cai K., Liu R., Wei L., Wang X., Cui H., Luo N., Wen J., Chang Y., Zhao G. Genome-wide association analysis identify candidate genes for feed efficiency and growth traits in Wenchang chickens. *BMC Genomics*. V. 25, No. 1 (2024). Art. 645. DOI: 10.1186/s12864-024-10559-w. EDN: MFIZYL.
10. Chen A., Zhao X., Zhao X., Wang G., Zhang X., Ren X. et al. Genetic Foundation of Male Spur Length and Its Correlation with Female Egg Production in Chickens. *Animals (Basel)*. V. 14, No. 12 (2024). Art. 1780. DOI: 10.3390/ani14121780. EDN: JYDBNM.

11. Chen A., Zhao X., Wen J., Zhao X., Wang G., Zhang X. et al. Genetic parameter estimation and molecular foundation of chicken beak shape. *Poult. Sci.* V. 103, No. 6 (2024). Art. 103666. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103666. EDN: JVEIZX.
12. Dillon S., Staines K.A., Millán J.L., Farquharson C. How To Build a Bone: PHOSPHO1, Biomineralization, and Beyond. *JBM plus.* V. 3, No. 7 (2019). Art. e10202. DOI: 10.1002/jbm4.10202. EDN: ACFSVY.
13. Duan P., Bonewald L.F. The role of the wnt/ β -catenin signaling pathway in formation and maintenance of bone and teeth. *Int. J. Biochem. Cell Biol.* V. 77, Pt. A (2016): pp. 23-29.
14. Gabe M.B.N., Skov-Jeppesen K., Gasbjerg L.S., Schiellerup S.P., Martinussen C., Gadgaard S. et al. GIP and GLP-2 together improve bone turnover in humans supporting GIPR-GLP-2R co-agonists as future osteoporosis treatment. *Pharmacol. Res.* V. 176 (2022). Art. 106058. DOI: 10.1016/j.phrs.2022.106058. EDN: FMHKGK.
15. Gaudin-Audrain C., Irwin N., Mansur S., Flatt P. R., Thorens B., Baslé M., Chappard D., Mabilieu G. Glucose-dependent insulinotropic polypeptide receptor deficiency leads to modifications of trabecular bone volume and quality in mice. *Bone.* V. 53, No. 1 (2013): pp. 221-230. DOI: 10.1016/j.bone.2012.11.039.
16. Gori F., Schipani E., Demay M.B. Fibromodulin is expressed by both chondrocytes and osteoblasts during fetal bone development. *J. Cell Biochem.* 2001. V. 82, No. 1 (2001): pp. 46-57. DOI: 10.1002/jcb.1115.
17. Hua G., Chen J., Wang J., Li J., Deng X. Genetic basis of chicken plumage color in artificial population of complex epistasis. *Anim. Genet.* V. 52, No. 5 (2021): pp. 656-666. EDN: IFCGUH.
18. Hudson D.M., Weis M., Rai J., Joeng K.S., Dimori M., Lee B.H., Morello R., Eyre D.R. P3h3-null and Sc65-null Mice Phenocopy the Collagen Lysine Under-hydroxylation and Cross-linking Abnormality of Ehlers-Danlos Syndrome Type VIA. *J. Biol. Chem.* V. 292, No. 9 (2017): pp. 3877-3887. DOI: 10.1074/jbc.M116.762245.
19. Javaheri B., Carriero A., Staines K.A., Chang Y.M., Houston D.A., Oldknow K.J. et al. Phospho1 deficiency transiently modifies bone architecture yet produces consistent modification in osteocyte differentiation and vascular porosity with ageing. *Bone.* V. 81 (2015): pp. 277-291. DOI: 10.1016/j.bone.2015.07.035.
20. Kang H., Lu Y., Zhang W., Hua G., Gan J., Deng X., Zhang Z., Li H. Genome-wide association study identifies a novel candidate gene for egg production traits in chickens. *Anim. Genet.* V. 55, No. 3 (2024): pp. 480-483. DOI: 10.1111/age.13427. EDN: FSEDAZ.
21. Kubota T., Yamamoto T., Ichioka H., Yamamoto K., Kanamura N., Kamegai A. et al. Biological implications of fetuin for bone remodeling system and possible evidence for its use in heterotopic ossification. *J. Oral. Maxillofac. Surg. Med. Pathol.* V. 24, No. 1 (2012): pp. 36-41. DOI: 10.1016/j.ajoms.2011.08.003.
22. Liu H., Xiao H., Lin S., Zhou H., Cheng Y., Xie B., Xu D. Effect of gut hormones on bone metabolism and their possible mechanisms in the treatment of osteoporosis. *Front Pharmacol.* V. 15 (2024). Art. 1372399. DOI: 10.3389/fphar.2024.1372399. EDN: LWRKNE.
23. Liu J., Xiao Q., Xiao J., Niu C., Li Y., Zhang X., Zhou Z., Shu G., Yin G. Wnt/ β -catenin signalling: function, biological mechanisms, and therapeutic opportunities. *Signal Transduct Target Ther.* V. 7, No. 1 (2022). Art. 3. DOI: 10.1038/s41392-021-00762-6. EDN: EFULDC.
24. Lu Y., Wei B., Yang Q., Han X., He X., Tao Q. et al. Identification of candidate genes affecting the tibia quality in Nonghua duck. *Poult Sci.* V. 103, No. 4 (2024). Art. 103515. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103515. EDN: RCEAFQ.
25. Luo W., Huang X., Li J., Gu L. Investigating the genetic determination of duration-of-fertility trait in breeding hens. *Sci. Rep.* V. 14, No. 1 (2024). Art. 14819. DOI: 10.1038/s41598-024-65675-0. EDN: OCHWOI.
26. Macrae V.E., Davey M.G., McTeir L., Narisawa S., Yadav M.C., Millan J.L., Farquharson C. Inhibition of PHOSPHO1 activity results in impaired skeletal mineralization during limb development of the chick. *Bone.* V. 46, No. 4 (2010): pp. 1146-1155. DOI: 10.1016/j.bone.2009.12.018.
27. Morcos M.W., Al-Jallad H., Li J., Farquharson C., Millán J.L., Hamdy R.C., Murshed M. PHOSPHO1 is essential for normal bone fracture healing: An Animal Study. *Bone Joint Res.* V. 7, No. 6 (2018): pp. 397-405. DOI: 10.1302/2046-3758.76.BJR-2017-0140.R2.
28. Noubissi F.K., Yedjou C.G., Spiegelman V.S., Tchounwou P. B. Cross-Talk between Wnt and Hh Signaling Pathways in the Pathology of Basal Cell Carcinoma. *Int. J. Environ. Res. Public Health.* V. 15, No. 7 (2018). Art. 1442. DOI: 10.3390/ijerph15071442.
29. Pacciez J.D., Foret C.L.M., de Vasconcellos J.F., Donaldson L., Zerbini L.F. DCUN1D1 and neddylation: Potential targets for cancer therapy. *Biochim. Biophys. Acta Mol. Basis Dis.* V. 1870, No.7 (2024). Art. 167308. DOI: 10.1016/j.bbadis.2024.167308. EDN: LQTTFD.
30. Park S., Lee Y.J., Lee H.J., Seki T., Hong K.H., Park J. et al. B-cell translocation gene 2 (BTG2) regulates vertebral patterning by modulating bone morpho-genetic protein/smad signaling. *Mol. Cell Biol.* V. 24, No. 23 (2004): pp. 10256-10262. DOI: 10.1128/MCB.24.23.10256-10262.2004.
31. Petrie M.A., Kimball A.L., McHenry C.L., Suneja M., Yen C.L., Sharma A., Shields R.K. Distinct Skeletal Muscle Gene Regulation from Active Contraction, Passive Vibration, and Whole Body Heat Stress in Humans. *PloS one.* V. 11, No. 8 (2016). Art. e0160594. DOI: 10.1371/journal.pone.0160594.
32. Rucci N., Capulli M., Ventura L., Angelucci A., Peruzzi B., Tillgren V. et al. Proline/arginine-rich end leucine-rich repeat protein N-terminus is a novel osteoclast antagonist that counteracts bone loss. *J Bone Miner Res.* V. 28, No. 9 (2013): pp. 1912-1924. DOI: 10.1002/jbmr.1951.

33. Skov-Jepesen K., Veedfald S., Madsbad S., Holst J.J., Rosenkilde M.M., Hartmann B. Subcutaneous GIP and GLP-2 inhibit nightly bone resorption in postmenopausal women: A preliminary study. *Bone*. V. 152 (2021). Art. 116065. DOI: 10.1016/j.bone.2021.116065. EDN: PXWKXQ.
34. Tabti R., Lamoureux F., Charrier C., Ory B., Heymann D., Bentouhami E., Désaubry L. Development of prohibitin ligands against osteoporosis. *Eur. J. Med. Chem.* V. 210 (2021). Art. 112961. EDN: PBGNVCV.
35. Tevlin R., Griffin M., Chen K., Januszyk M., Guardino N., Spielman A. et al. Denervation during mandibular distraction osteogenesis results in impaired bone formation. *Sci. Rep.* V. 13, No. 1 (2023). Art. 2097. DOI: 10.1038/s41598-023-27921-9. EDN: KLXXYL.
36. Wang W., Li X., Lee M., Jun S., Aziz K.E., Feng L. et al. FOXKs promote Wnt/ β -catenin signaling by translocating DVL into the nucleus. *Dev. Cell*. V. 32, No. 6 (2015): pp. 707-718.
37. Wang X.G., Shen M.M., Lu J., Dou T.C., Ma M., Guo J. et al. Genome-wide association analysis of egg-shell color of an F2 generation population reveals candidate genes in chickens. *Animal*. V. 18, No. 6 (2024). Art. 101167. DOI: 10.1038/s41598-023-27921-9. EDN: KLXXYL.
38. Wang Y., Bu L., Cao X., Qu H., Zhang C., Ren J. et al. Genetic Dissection of Growth Traits in a Unique Chicken Advanced Intercross Line. *Front Genet.* V. 11 (2020). Art. 894. EDN: DLBTEM.
39. Wang Z., Zhang X., Jiang E., Yan H., Zhu H., Chen H. et al. InDels within caprine IGF2BP1 intron 2 and the 3'-untranslated regions are associated with goat growth traits. *Anim. Genet.* V. 51, No. 1 (2020): pp. 117-121. DOI: 10.1111/age.12871.
40. Wong K.M., Jepsen W.M., Efthymiou S., Salpietro V., Sanchez-Castillo M., Yip J. et al. Mutations in TAF8 cause a neurodegenerative disorder. *Brain*. V. 145, No. 9 (2022): pp. 3022-3034. EDN: HQQWKO.
41. Xiao L., Qi L., Fu R., Nie Q., Zhang X., Luo W. A large-scale comparison of the meat quality characteristics of different chicken breeds in South China. *Poult. Sci.* V. 103, No. 6 (2024). Art. 103740. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103740. EDN: XYBTOA.
42. Yadav M.C., Simão A.M., Narisawa S., Huesa C., McKee M.D. et al. Loss of skeletal mineralization by the simultaneous ablation of PHOSPHO1 and alkaline phosphatase function: a unified model of the mechanisms of initiation of skeletal calcification. *J. Bone Miner. Res.* V. 26, No. 2 (2011): pp. 286-297. DOI: 10.1002/jbmr.195.
43. Yang Q., Lu X., Li G., Zhang H., Zhou C., Yin J. et al. Genetic Analysis of Egg Production Traits in Luhua Chickens: Insights from a Multi-Trait Animal Model and a Genome-Wide Association Study. *Genes (Basel)*. V. 15, No. 6 (2024). Art. 796. DOI: 10.3390/genes15060796. EDN: JGRLJB.

Статья поступила в редакцию 12.09.2024; одобрена после рецензирования 05.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 12.09.2024; approved after reviewing 05.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

А. И. Азовцева – аспирант, младший научный сотрудник;
Н. В. Дементьева – канд. биол. наук, ведущий научный сотрудник, зав. лабораторией молекулярной генетики;
А. Е. Рябова – аспирант, младший научный сотрудник.

Information about the authors

A. I. Azovtseva – PhD student, junior researcher;
N. V. Dementieva – Cand. Biol. Sci., leading researcher, head of the laboratory of molecular biology;
A. E. Ryabova – PhD student, junior researcher.

Вклад авторов:

Азовцева А. И. – развитие методологии; сбор данных; статистическая обработка материала; написание исходного текста; итоговые выводы.
Дементьева Н. В. – научное руководство; концепция исследования; итоговые выводы.
Рябова А. Е. – развитие методологии; сбор данных; написание исходного текста; редактирование исходного текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Azovtseva A. I. – scientific management; data collection; statistical analysis; draft writing; final conclusions.
Dementieva N.V. – scientific management; research concept; final conclusions.
Ryabova A. E. – scientific management; data collection; statistical analysis; draft writing; draft editing; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ГЕНЕТИКА

Научная статья

УДК 575.22

EDN VHYZYW

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-80-88



**Оценка состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L.
на Урале и прилегающих территориях с использованием
двух типов молекулярных маркеров**

Никита Валерьевич Чертов

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия,
nikita.chertov22@gmail.com

Аннотация. Исследовано состояние генофондов 11 популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) на Урале и прилегающих территориях с использованием двух типов высокополиморфных молекулярных маркеров. Анализ полиморфизма межмикросателлитных маркеров показал средний уровень генетического разнообразия вида ($P_{95} = 1.000$; $I = 0.224$; $H_E = 0.130$; $n_e = 1.319$). Анализ полиморфизма нуклеотидных последовательностей трех потенциально адаптивных локусов *P. sylvestris* выявил гаплотипическое разнообразие (H_d), равное 0.662, а нуклеотидное разнообразие (π) составило 0.004. Тест Таджимы показал наличие отклонений от нейтральности для локуса *Pinus-12* ($D_T = -2.615$), что указывает на возможное влияние селективных процессов. Наибольшим генетическим разнообразием обладает популяция из Чердынского (*Ps_Ch*) р-на ($P_{95} = 0.970$; $I = 0.264$; $H_E = 0.167$; $H_d = 0.661$), а наименьшим – популяция из Мечетлинского (*Ps_Mh*) р-на ($P_{95} = 0.853$; $I = 0.144$; $H_E = 0.089$; $H_d = 0.650$). Выявлены популяции с типичными (КГО <1.000) и со специфическими (КГО >1.000) генофондами. Установлено, что у 7 изученных популяций *P. sylvestris* состояние генофондов удовлетворительное, а у 4 популяций наблюдается обеднение генофондов. Представленный подход позволяет выявить ключевые особенности их генофондов, необходимых для разработки мероприятий по сохранению и восстановлению генетических ресурсов сосны обыкновенной.

Ключевые слова: полиморфизм ДНК, маркеры, SNP, оценка состояния генофондов, *Pinus sylvestris*, Урал

Для цитирования: Чертов Н. В. Оценка состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L. на Урале и прилегающих территориях с использованием двух типов молекулярных маркеров // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 80–88. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-80-88>.

GENETICS

Original article

**Evaluation of the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L.
populations in the Urals and adjacent territories using two types
of molecular markers**

Nikita V. Chertov

Perm State University, Perm, Russia, nikita.chertov22@gmail.com

Abstract. The state of gene pools of 11 populations of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in the Urals and adjacent territories was studied using two types of highly polymorphic molecular markers. Analysis of polymorphism of inter simple sequence repeats markers showed an average level of genetic diversity of the species ($P_{95} = 1.000$; $I = 0.224$; $H_E = 0.130$; $n_e = 1.319$). Analysis of polymorphism of nucleotide sequences of three potentially adaptive loci of *P. sylvestris* revealed haplotype diversity (H_d) equal to 0.662, and nucleotide diversity (π) was 0.004. Tajima test showed the presence of deviations from neutrality for the *Pinus-12* locus ($D_T = -2.615$), which indicates the possible influence of selective processes. The population from Cherdynsky (*Ps_Ch*) district has the highest genetic diversity ($P_{95} = 0.970$; $I = 0.264$; $H_E = 0.167$; $H_d = 0.661$), and the population from Mechetlinsky (*Ps_Mh*) district has the lowest ($P_{95} = 0.853$; $I = 0.144$; $H_E = 0.089$; $H_d = 0.650$). Populations with typical (CGO <1.000) and specific (CGO >1.000) gene pools were identified. It was found that the state of the gene pools of 7 studied populations of *P. sylvestris* is satisfactory, and depletion of the gene pools is observed in 4 populations. The presented approach allows us to identify the key features of their gene pools, which are necessary for the development of measures to preserve and restore the genetic resources of Scots pine.

Keywords: DNA polymorphism, markers, SNP, assessment of the gene pools state, *Pinus sylvestris*, Urals

For citation: Chertov N. V. [Assessment of the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L. populations in the Urals and adjacent territories using two types of highly polymorphic molecular markers]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 80-88. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-80-88>.

Введение

Ускоряющиеся изменения климата, сопровождающиеся увеличением частоты и длительности засух, становятся причиной масштабных лесных пожаров, что наносит значительный ущерб лесным экосистемам и лесному хозяйству [Allen et al., 2010; Gauthier et al., 2015; Кузнецова и др., 2021]. Для понимания механизмов адаптации древесных растений к изменяющимся условиям важным направлением исследований становится изучение генетических основ адаптации популяций. Формирование генетической изменчивости и способность к адаптации зависят от взаимодействия эволюционных факторов и структуры популяций, что играет ключевую роль в приспособлении видов к новым экологическим вызовам [Eriksson, 1998; Namkoong, 2001; González-Martínez et al., 2006; Рябухина и др., 2019]. Оценка состояния генофондов лесообразующих видов растений позволяет определить подходы к сохранению генофондов видов на уровне отдельных популяций, а также выделить локальные популяции, наиболее перспективные для сохранения и воспроизводства вида. Однако популяционный подход в сохранении биоразнообразия растений остается слабо разработанным [Путенихин, 2013].

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) – второй по распространенности вид хвойных растений в мире, играет важную экономическую и экологическую роль [Floran et al., 2011]. Леса с ее преобладанием занимают 37% от общей площади мировых лесов и около 70% лесов Северного полушария [Mirov, 1967; Floran et al., 2011]. Этот вид отличается высокой генетической изменчивостью, которая определяет его количественные и качественные характеристики, включая признаки с адаптивным значением [Kavaliauskas et al., 2022; Чертов, 2024].

Для анализа гетерогенных природных популяций растений требуется молекулярно-генетическое исследование их генофондов с использованием как минимум двух типов высокополиморфных молекулярных маркеров, способных выявлять полиморфизм различных структурных элементов генома [Боронникова, 2013].

На Урале, прилегающих к нему территориях и на востоке Русской равнины ранее проводились исследования по оценке состояния генофондов *P. sylvestris*. Изучаемые популяции в целом характеризовались удовлетворительным состоянием генофонда [Сбоева, 2024]. Однако ранние исследования проводились с использованием только одного типа маркеров – ISSR (Inter-Simple Sequence Repeat) -маркеров. Использование двух типов маркеров позволяет повысить точность оценки состояния генофондов и получить более полные данные о генетическом разнообразии популяций.

Таким образом, цель настоящего исследования – оценка состояния генофондов популяций сосны обыкновенной на Урале и прилегающих территориях с использованием двух типов высокополиморфных молекулярных маркеров.

Материал и методы исследования

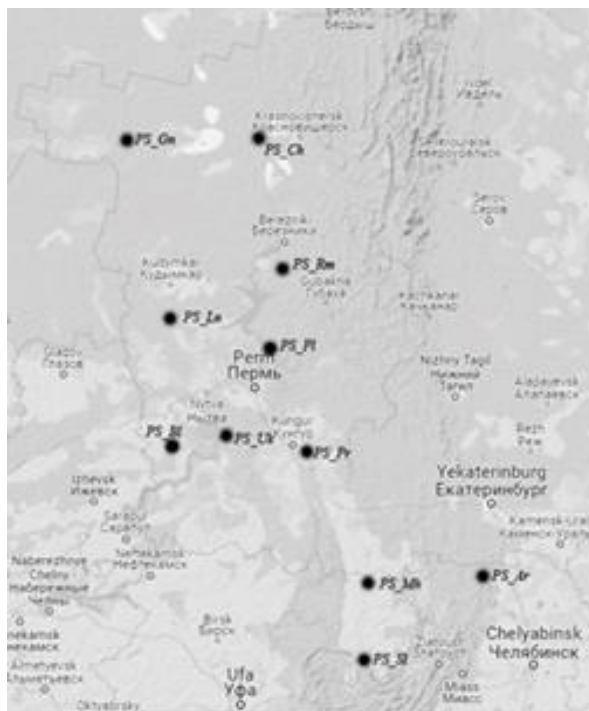
В качестве объектов исследования для оценки состояния генофондов на основании полиморфизма двух типов молекулярных маркеров были избраны 11 популяций (рисунок) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.; *Pinaceae*). Исследуемые популяции *P. sylvestris* расположены: Чердынский р-н (*Ps_Ch*), Гайнский р-н (*Ps_Gn*), Усольский р-н (*Ps_Rm*), Кудымкарский р-н (*Ps_Ln*), Кишертский р-н (*Ps_Pr*), Большесосновский р-н (*Ps_Bl*), Пермский р-н (*Ps_Uk*), Добрянский р-н (*Ps_Pl*) (все – Пермский край); Каслинский р-н Челябинской обл. (*Ps_Ar*), Мечетлинский (*Ps_Mh*) и Салаватский (*Ps_Sl*) р-ны Республики Башкортостан.

Географические расстояния между популяциями варьировали от минимальных 61 км между *PS_Uk* и *PS_Bl* до максимальных 628 км между популяциями *PS_Gn* и *PS_Sl*. Сбор растительного материала проводили с деревьев, расположенных на расстоянии не менее 50–150 м друг от друга.

Для проведения исследования образцы растительных тканей были индивидуально отобраны с 31 дерева в каждой из исследуемых популяций. ДНК из образцов выделяли с использованием СТАВ-метода [Rogers, Bendich, 1985], при этом масса сухого растительного материала для каждого образца составляла около 20 мг. Концентрацию и качество выделенной ДНК оценивали с помощью спектрофотометра NanoDrop™ 2000 (Thermo Fisher Scientific Inc., Уолтем, Массачусетс, США). Для проведения полимеразной цепной реакции (ПЦР) концентрацию ДНК в каждом образце приводили к уровню 10 нг/мкл.

Для оценки генетического разнообразия и структуры популяций применялся ISSR-анализ полиморфизма ДНК [Zietkiewicz et al., 1994]. Продукты ПЦР разделяли методом электрофореза на 1.7% агарозном геле в буфере 1×TBE при напряжении 120 В в течение 3 час. Для визуализации гели окрашивали

бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете с использованием системы документации Gel Doc XR+ (Bio-Rad Laboratories, Inc., Hercules, Калифорния, США). Длины фрагментов определяли с помощью маркера молекулярной массы (100 п.н. + 1.5 + 3 Кб DNA Ladder, ООО «СибЭнзим-М», Москва, Россия) и программы Quantity One 1-D Analysis (Bio-Rad Laboratories, Inc.). Был проанализирован полиморфизм ISSR-маркеров с использованием в ПЦР 5 праймеров и проб ДНК 333 индивидуальных деревьев *P. sylvestris*. Для обеспечения достоверности результатов каждая ПЦР повторялась не менее трех раз.



Карта-схема расположения изученных популяций *P. sylvestris*:

Ps_Ch – Чердынский р-н, *Ps_Gn* – Гайнский р-н, *Ps_Rm* – Усольский р-н, *Ps_Ln* – Кудымкарский р-н, *Ps_Pr* – Кисертский р-н, *Ps_Bl* – Большесосновский р-н, *Ps_Uk* – Пермский р-н, *Ps_Pl* – Добрянский р-н, *Ps_Ar* – Каслинский р-н, *Ps_Mh* – Мечетлинский р-н, *Ps_Sl* – Салаватский р-н

[Schematic map of the location of the studied populations of *P. sylvestris*:

Ps_Ch – Cherdynsky district, *Ps_Gn* – Gaynsky district, *Ps_Rm* – Usolsky district, *Ps_Ln* – Kudymkarsky district, *Ps_Pr* – Kishertsky district, *Ps_Bl* – Bolshesosnovsky district, *Ps_Uk* – Permsky district, *Ps_Pl* – Dobryansky district, *Ps_Ar* – Kaslinsky district, *Ps_Mh* – Mechetlinsky district, *Ps_Sl* – Salavatsky district]

Для изучения полиморфизма нуклеотидных последовательностей *P. sylvestris* проводилось секвенирование трёх локусов (*Pinus-11*, *Pinus-12*, *Pinus-15*), выбранных ранее [Chertov et al., 2024]. Очистку продуктов ПЦР проводили смесью ферментов ExoI и FAST-AP («Fermentas», Литва) в отношении 0.5:1 из расчета 1.5 мкл ферментативной смеси на 5 мкл продуктов ПЦР. Реакцию проводили в амплификаторе GeneAmp PCRSystem 9700 («Applied Biosystems», США) по программе: 37°C – 30 мин., 80°C – 15 мин., охлаждение до 4°C.

Для секвенирования применяли набор BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit («Applied Biosystems», США). В качестве праймера использованы сначала прямая, а затем обратная последовательности из пары, с которой была поставлена ПЦР. Амплификацию проводили в термоциклере GeneAmp PCRSystem 9700 («Applied Biosystems», США) по программе: 5 мин. – 94°C, следующие 30 циклов (94°C – 30 сек., $T_{отж}$ °C – 45 сек., 72°C – 2 мин.), 72°C – 10 мин. Очистку продуктов реакции секвенирования от невступивших в реакцию меченых нуклеотидов осуществляли с помощью набора BigDye® XTerminator™ Purification Kit («Applied Biosystems», США). В исследовании использовался метод автоматического ферментативного секвенирования. Капиллярный электрофорез синтезированных последовательностей проведен в лаборатории молекулярных и генетических технологий кафедры ботаники и генетики растений ПГНИУ (Россия) на 24-капиллярном генетическом анализаторе Genetic Analyzer 3500xL («Applied Biosystems», США) в двух направлениях. Нуклеотидные последовательности трех локусов ДНК были секвенированы в среднем у восьми деревьев из каждой популяции.

В программе DNASP v5 [Librado, Rozas, 2009] были реконструированы гаплотипы и на основе сравнения их нуклеотидных последовательностей рассчитаны следующие показатели нуклеотидного поли-

морфизма: число переменных сайтов (S), число гаплотипов в популяции (h_n), общее гаплотипическое разнообразие (Hd) по М. Нею [Nei, 1973], нуклеотидное разнообразие (π), оценивающее среднее число парных различий между двумя последовательностями ДНК и являющееся мерой генетической изменчивости вида или популяции, параметр нуклеотидного разнообразия, вычисленный исходя из числа мутаций (θ_w), или оценка Уоттерсона [Nei, 1987].

Компьютерный анализ данных проведен по стандартным для молекулярно-генетического анализа программам [Yeh, Yang, Boyle, 1999; Peakall, Smouse, 2006]. Уровень внутривидового разнообразия оценивался с помощью показателей: среднее число морф (μ) и доля редких морф (h) [Животовский, 1980]. Выявление специфических особенностей генофондов проводилось с использованием метода расчета коэффициента генетической оригинальности (КГО) [Потокина, Александрова, 2008], модифицированного для дикорастущих древесных видов растений [Боронникова, 2013]. Для оценки состояния генофондов популяций сосны обыкновенной была взята за основу методика С.В. Боронниковой [2013].

Результаты и их обсуждение

Для оценки состояний генофондов 11 популяций сосны обыкновенной в регионе исследований были определены параметры генетического разнообразия. Доля полиморфных локусов (P_{95}) в них варьировала от 0.719 до 0.970, а на общую выборку этот показатель составил 1,000. Следующий параметр, ожидаемая гетерозиготность (H_E), находился в пределах от 0.089 до 0.141. Абсолютное число аллелей на локус (n_a), а в данном случае на фрагмент ДНК на общую выборку, составило 2.000; для отдельных популяций этот параметр варьировался от 1.307 до 1.640. Эффективное число аллелей на локус (n_e) на общую выборку равнялся 1.319, для отдельных популяций этот параметр был от 1.135 до 1.271 (табл. 1). В результате внутривидового анализа выявлено, что показатель разнообразия (μ) у изученных популяций находился в диапазоне от 1.632 до 1.761. Также была определена доля редких морф (h), отражающая сбалансированность генетической структуры популяции. Значения доли редких морф более 0.300 свидетельствует о нарушении генетической структуры популяции (табл. 1).

Таблица 1

Генетическое разнообразие изученных одиннадцати популяций *P. sylvestris*
[Genetic diversity of the nine *P. sylvestris* populations studied]

Популяции	P_{95}	H_E	n_a	n_e	I	μ	h
<i>Ps_Gn</i>	0.940	0.141 (0.013)	1.627 (0.485)	1.217 (0.287)	0.228 (0.019)	1.691 (0.005)	0.155 (0.003)
<i>Ps_Pr</i>	0.969	0.169 (0.014)	1.634 (0.483)	1.271 (0.321)	0.266 (0.021)	1.761 (0.005)	0.120 (0.002)
<i>Ps_Ln</i>	0.900	0.140 (0.013)	1.614 (0.483)	1.215 (0.284)	0.227 (0.019)	1.675 (0.006)	0.162 (0.003)
<i>Ps_Ch</i>	0.970	0.167 (0.014)	1.640 (0.481)	1.263 (0.310)	0.264 (0.020)	1.756 (0.005)	0.122 (0.002)
<i>Ps_Rm</i>	0.902	0.148 (0.013)	1.608 (0.490)	1.229 (0.294)	0.236 (0.020)	1.695 (0.005)	0.153 (0.003)
<i>Ps_Ar</i>	0.719	0.106 (0.014)	1.307 (0.463)	1.178 (0.312)	0.159 (0.021)	1.639 (0.007)	0.180 (0.003)
<i>Ps_Bl</i>	0.942	0.148 (0.014)	1.529 (0.501)	1.233 (0.300)	0.231 (0.021)	1.749 (0.005)	0.126 (0.003)
<i>Ps_Mh</i>	0.853	0.089 (0.012)	1.399 (0.491)	1.135 (0.244)	0.144 (0.017)	1.632 (0.007)	0.184 (0.003)
<i>Ps_Sl</i>	0.870	0.120 (0.014)	1.438 (0.498)	1.193 (0.298)	0.188 (0.020)	1.665 (0.006)	0.167 (0.003)
<i>Ps_Uk</i>	0.823	0.083 (0.013)	1.274 (0.448)	1.136 (0.271)	0.128 (0.019)	1.683 (0.007)	0.159 (0.004)
<i>Ps_Pl</i>	0.879	0.120 (0.014)	1.399 (0.491)	1.194 (0.304)	0.184 (0.021)	1.743 (0.006)	0.128 (0.003)
На общую выборку	1.000	0.130 (0.004)	2.000	1.319 (0.254)	0.205 (0.006)	-	-

Примечание: H_E – ожидаемая гетерозиготность; n_a – абсолютное число аллелей на локус; n_e – эффективное число аллелей на локус; I – информационный индекс Шеннона; μ – показатель внутривидового разнообразия; h – доля редких морф; у всех вышеуказанных параметров в скобках даны стандартные отклонения.

Анализ генетического разнообразия в 11 популяциях *P. sylvestris* проведен на основании полиморфизма SNP-маркеров трех локусов. Полученные данные о гаплотипическом разнообразии ($Hd = 0.662$) свидетельствуют о среднем уровне генетического разнообразия, что согласуется с результатами других исследований [Wachowiak et al., 2014; Wachowiak et al., 2024]. Нуклеотидное разнообразие ($\pi = 0.004$) и оценка Уоттерсона ($\theta_w = 0.013$) также подтверждают наличие генетических различий между популяциями. Эти показатели указывают на стабильное генетическое состояние популяций с учетом их адаптации к различным условиям среды. С использованием теста Таджимы выявлено (табл. 2), что наибольшее отклонение от нейтральности наблюдалось для локуса *Pinus-12* ($D_T = -2.615$). Отрицательное значение теста указывает на возможный избыток низкочастотных аллелей, что может быть результатом положительного отбора или демографических событий, таких как сокращение популяции или расширение ареала.

Таблица 2

**Общее гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие и статистика теста на нейтральность
для трех локусов *P. sylvestris***

[Total haplotype and nucleotide diversity and neutrality test statistics for three *P. sylvestris* loci]

Локус	<i>Hd</i>	π	θ_w	<i>D_T</i>
<i>Pinus-11</i>	0.737 (0.028)	0.004 (0.000)	0.006	-0.890
<i>Pinus-12</i>	0.630 (0.040)	0.005 (0.001)	0.032	-2.615
<i>Pinus-15</i>	0.620 (0.025)	0.003 (0.000)	0.002	0.925
Среднее	0.662 (0.010)	0.004 (0.002)	0.013	-

Примечание: *Hd* – общее гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; θ_w – оценка Уоттерсона или нуклеотидное разнообразие, вычисленное из числа мутаций; *D_T* – коэффициент *D*-теста Таджимы; в скобках указаны стандартные отклонения.

В целом, по данным нуклеотидного разнообразия (табл. 3) наиболее генетически гетерогенными являются популяции *Ps_Ar* (*Hd* = 0.697; π = 0.003; θ = 0.003), *Ps_Bl* (*Hd* = 0.692; π = 0.003; θ = 0.003) и *Ps_Ch* (*Hd* = 0.661; π = 0.004; θ = 0.013), а наименее – популяции *Ps_Gn* (*Hd* = 0.472; π = 0.005; θ = 0.005) и *Ps_Pr* (*Hd* = 0.478; π = 0.004; θ = 0.004).

Таблица 3

Общее гаплотипическое и нуклеотидное разнообразие популяций *P. sylvestris*

[Total haplotype and nucleotide diversity of *P. sylvestris* populations]

Популяции	<i>Hd</i>	π	θ
<i>Ps_Gn</i>	0.472	0.005	0.005
<i>Ps_Pr</i>	0.478	0.004	0.004
<i>Ps_Ln</i>	0.614	0.002	0.002
<i>Ps_Ch</i>	0.661	0.004	0.003
<i>Ps_Rm</i>	0.675	0.003	0.003
<i>Ps_Ar</i>	0.697	0.003	0.003
<i>Ps_Bl</i>	0.692	0.003	0.003
<i>Ps_Mh</i>	0.650	0.003	0.004
<i>Ps_Sl</i>	0.592	0.002	0.002
<i>Ps_Uk</i>	0.659	0.003	0.003
<i>Ps_Pl</i>	0.653	0.004	0.006
На общую выборку	0.662	0.004	0.013

Примечание: *Hd* – общее гаплотипическое разнообразие; π – нуклеотидное разнообразие; θ_w – оценка Уоттерсона или нуклеотидное разнообразие, вычисленное из числа мутаций.

Один из подходов к классификации внутрипопуляционного разнообразия по результатам молекулярного маркирования с определением коэффициента генетической оригинальности (КГО) был предложен Е.К. Потокиной и Т.Г. Александровой [2008] на примере изучения типичности и специфичности сортов вики посевной (*Vicia sativa* L.). Для хвойных древесных видов растений этот подход применен С.В. Боронниковой [2013]. Данный подход основан на принципе «взвешивания» признаков в зависимости от частоты их встречаемости.

Для оценки состояния генофондов популяций установленные при молекулярно-генетическом анализе параметры генетического разнообразия *P. sylvestris* разделены на четыре группы [Боронникова, 2013]. К первой (I) группе относятся «Основные показатели генетического разнообразия», т. е. доля полиморфных локусов (P_{95}) и ожидаемая гетерозиготность (H_E). Вторую группу (II) параметров генетического разнообразия составляют показатели внутрипопуляционного разнообразия, которые характеризуются на популяционном уровне информационным индексом Шеннона (I), показателем внутрипопуляционного разнообразия (μ) и на нуклеотидном уровне общим гаплотипическим разнообразием (*Hd*). Генетическую структуру и дифференциацию популяций (группа III) предлагаем характеризовать показателем доля редких морф (h), рассчитанным на основании полиморфизма ISSR (h_{ISSR}) и SNP-маркеров (h_{SNP}). Четвертая группа (IV) показателей отражает «специфику генофондов», которая оценивается коэффициентом генетической оригинальности (КГО), рассчитанным на основании полиморфизма ISSR-маркеров.

Для оценки состояния генофондов популяций каждому из вышеперечисленных параметров присваивались баллы в зависимости от их величины, что позволило ранжировать показатели генетического разнообразия популяций (табл. 4)

Баллы суммировались, и на основе полученной суммы давалась итоговая оценка состояния генофонда: «удовлетворительное состояние» (9–14 баллов), «обеднение генофонда» (5–8 баллов) или «деградация генофонда» (0–4 балла). Такой подход предоставляет всестороннюю оценку состояния генофондов

популяций, что позволяет оперативно выявлять популяции с риском утраты генетического разнообразия и необходимостью проведения мероприятий по их охране и восстановлению.

Таблица 4

Шкала оценки состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L.
[Scale for assessing the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L. populations]

Параметр	Высокое значение	Среднее значение	Низкое значение
P_{95}	> 0.90 (2 балла)	0.70–0.90 (1 балл)	< 0.70 (0 баллов)
H_E	> 0.15 (2 балла)	0.10–0.15 (1 балл)	< 0.10 (0 баллов)
I	> 0.25 (2 балла)	0.15–0.25 (1 балл)	< 0.15 (0 баллов)
μ	> 1.70 (2 балла)	1.60–1.70 (1 балл)	< 1.60 (0 баллов)
H_d	> 0.65 (2 балла)	0.50–0.65 (1 балл)	< 0.50 (0 баллов)
h_{ISSR}	< 0.10 (2 балла)	0.10–0.20 (1 балл)	> 0.20 (0 баллов)
h_{SNP}	< 0.10 (2 балла)	0.10–0.20 (1 балл)	> 0.20 (0 баллов)

Примечание: P_{95} – доля полиморфных локусов; H_E – ожидаемая гетерозиготность; I – информационный индекс Шеннона; μ – показатель внутрипопуляционного разнообразия; H_d – общее гаплотипическое разнообразие; h_{ISSR} – доля редких морф, рассчитанная на основании ISSR маркирования; h_{SNP} – доля редких морф, рассчитанная на основании SNP-маркирования.

Таким образом, большая часть изученных популяций (7 популяций) характеризуется высокими показателями генетического разнообразия и, соответственно, удовлетворительным состоянием генофондов (табл. 5). Четыре изученные популяции (Ps_Ar , Ps_Mh , Ps_Sl , Ps_Uk) характеризуются сниженным генетическим разнообразием и меньшей сбалансированностью генетической структуры, что свидетельствует об обеднении их генофондов.

Таблица 5

Оценка состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L.
[Assessment of the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L. populations]

Популяция	I. Основные показатели генетического разнообразия		II. Внутрипопуляционное разнообразие			III. Генетическая структура и дифференциация		IV. Специфика генофондов		Оценка состояния генофондов	
	P_{95}	H_E	I	μ	H_d	h_{ISSR}	h_{SNP}	KGO	μ_{in}	Балл	Состояние
Ps_Gn	0.940	0.141	0.228	1.691	0.472	0.155	0.165	0.772	T	9	удовлет.
Ps_Pr	0.969	0.169	0.266	1.761	0.478	0.120	0.112	0.874	T	11	удовлет.
Ps_Ln	0.900	0.140	0.227	1.675	0.614	0.162	0.159	0.761	T	10	удовлет.
Ps_Ch	0.970	0.167	0.264	1.756	0.661	0.122	0.126	0.743	T	12	удовлет.
Ps_Rm	0.902	0.148	0.236	1.695	0.675	0.153	0.095	0.783	T	11	удовлет.
Ps_Ar	0.719	0.106	0.159	1.639	0.697	0.180	0.087	1.256	C	7	обеднение
Ps_Bl	0.942	0.148	0.231	1.749	0.692	0.126	0.074	0.995	T	11	удовлет.
Ps_Mh	0.853	0.089	0.144	1.632	0.650	0.184	0.098	1.147	C	6	обеднение
Ps_Sl	0.870	0.120	0.188	1.665	0.592	0.167	0.137	0.994	T	8	обеднение
Ps_Uk	0.823	0.083	0.128	1.683	0.659	0.159	0.124	1.182	C	8	обеднение
Ps_Pl	0.879	0.120	0.184	1.743	0.653	0.128	0.134	1.494	C	10	удовлет.

Примечание: P_{95} – доля полиморфных локусов; H_E – ожидаемая гетерозиготность; I – информационный индекс Шеннона; μ – показатель внутрипопуляционного разнообразия; H_d – общее гаплотипическое разнообразие; h_{ISSR} – доля редких морф, рассчитанная на основании ISSR маркирования; h_{SNP} – доля редких морф, рассчитанная на основании SNP-маркирования; KGO – коэффициент генетической оригинальности; жирным выделены наибольшие значения показателей, наименьшие значения показателей выделены жирным курсивом.

С целью сохранения генофонда ценного лесобразующего вида растений *P. sylvestris* рекомендуется отбирать как популяции с типичными (базовыми) генофондами, так и популяции, обладающие специфическими особенностями генофондов, являющиеся резервом генетической изменчивости. Отбор при этом базируется на количественных характеристиках генетического разнообразия, рассчитанных на основании анализа полиморфизма высокополиморфных молекулярных маркеров [Боронникова, 2013]. Для отбора в качестве объектов сохранения генофондов могут быть рекомендованы популяции, обладающие высоким уровнем генетического разнообразия. Например, популяции PS_Pr и PS_Ch , характеризующиеся высокими значениями КГО, т. е. типичным для местности генофондом и наибольшими показателями генетического разнообразия. Кроме того, популяции PS_Ar и PS_Uk , для которых характерно в целом обедненное состояние генофонда, но имеющие специфичные генофонды, могут быть рекомендованы для отбора в качестве резерва специфичных аллелей. Также, учитывая данные SNP-маркеров для отбора, следует рекомендовать популяции PS_Ar и Ps_Bl , характеризующиеся высоким генетическим разнообразием в локусах потенциально адаптивных генов.

В целом, изученные популяции *P. sylvestris* демонстрируют средний уровень генетического разнообразия ($P_{95} = 1.000$; $I = 0.224$; $H_E = 0.130$; $n_e = 1.319$). Данный уровень генетического разнообразия ниже, чем у популяций Южного Урала ($H_E = 0.239$), Оренбургского Зауралья ($H_E = 0.161$) и некоторых популяций Восточно-Европейской равнины ($H_E = 0.170$) [Рябухина и др., 2019; Khanova et al., 2020; Сбоева, 2023].

Различия в уровнях генетического разнообразия могут быть обусловлены влиянием антропогенных факторов, в частности интенсивностью лесозаготовок и другими формами хозяйственной деятельности. Кроме этого, в данном исследовании изучен полиморфизм нуклеотидных последовательностей трех потенциально адаптивных локусов *P. sylvestris*, проведен анализ полиморфизма SNP-маркеров на популяционном уровне, что существенно дополняет подход к оценке состояния генофондов популяций *P. sylvestris* в регионе исследований.

Заключение

Состояние генофондов популяций сосны обыкновенной на Урале и прилегающих территориях демонстрирует значительное генетическое разнообразие исследованных популяций. Наибольшую генетическую устойчивость показывают популяции *Ps_Pr* и *Ps_Ch*, которые обладают высокой долей полиморфных локусов, ожидаемой гетерозиготностью и информационным индексом Шеннона. Эти популяции представляют собой базовый генофонд, который необходимо сохранять для поддержания адаптивного потенциала вида.

В то же время популяции с обеднением генофонда, такие как *Ps_Uk* и *Ps_Mh*, характеризуются низкими значениями ключевых показателей генетического разнообразия, что свидетельствует о снижении внутривидовой изменчивости и возможной утрате адаптационных способностей. Эти популяции требуют внедрения мероприятий по поддержанию и восстановлению генетического разнообразия. Особое внимание следует уделить популяциям *Ps_Ar* и *Ps_Bl*, которые, несмотря на общий обедненный генофонд, демонстрируют уникальные аллели, способные стать резервом для адаптации вида в условиях изменяющегося климата.

Использование SNP-маркеров позволило более точно охарактеризовать адаптивные особенности популяций, выявив отклонения от нейтральности и указывая на наличие локусов, связанных с адаптацией к специфическим условиям среды. Эти данные подчеркивают необходимость интеграции нескольких типов молекулярных маркеров для комплексного анализа генетического разнообразия на популяционном уровне и оценки состояния генофондов популяций.

Полученные результаты имеют большое значение для разработки стратегий сохранения и управления генофондом сосны обыкновенной. Дифференцированный подход, включающий сохранение как типичных, так и специфичных популяций, позволит эффективно поддерживать генетическое разнообразие вида. В условиях усиливающегося воздействия антропогенных факторов и климатических изменений сохранение генетического ресурса сосны обыкновенной становится важной задачей для обеспечения устойчивости экосистем и сохранения биоразнообразия.

Список источников

1. Боронникова С.В. Молекулярно-генетический анализ и оценка состояния генофондов ресурсных видов растений Пермского края. Пермь, 2013. 223 с
2. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
3. Кузнецова Н.Ф., Клушевская Е.С., Аминева Е.Ю. Высокопродуктивные сосновые леса в условиях изменяющегося климата // Известия вузов. Лесной журнал. 2021. № 6. С. 9–23. DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-9-23. EDN: HSOSAO.
4. Поточкина Е.К., Александрова Т.Г. Методы классификации внутривидового разнообразия по результатам молекулярного маркирования // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы Всерос. конф. Петрозаводск, 2008. Ч. 3. С. 62–65. EDN: VPHMNL.
5. Путенихин В.П. Фенотипическая структура популяций дуба черешчатого в Башкирском Предуралье как основа сохранения генофонда вида в регионе // Известия Самарского научного центра РАН. 2013. Т. 15, № 3 (4). С. 1410–1412. EDN: SAENVX.
6. Рябухина М.В. и др. Генетическое разнообразие популяций сосны обыкновенной *Pinus sylvestris* L. // Теоретическая и прикладная экология. 2019. № 3. С. 66–71.
7. Сбоева Я.В. Оценка состояния генофондов популяций *Pinus sylvestris* L. на востоке и северо-востоке Восточно-Европейской равнины // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2023. Вып. 4. С. 375–384. DOI: 10.17072/1994-9952-2023-4-375-384. EDN: LPTCZY.
8. Чертов Н.В. Анализ генетического разнообразия, структуры и дифференциации популяций *Pinus sylvestris* L. на Урале // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 2. С. 221–230. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-2-221-230. EDN: RYUKIL.

9. Allen C.D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risk for forest // *For. Ecol. Manag.* 2010. Vol. 259. P. 660–684. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.001. EDN: MXNALP.
10. Chertov N. et al. Polymorphic Loci of Adaptively Significant Genes Selection for Determining Nucleotide Polymorphism of *Pinus sylvestris* L. Populations in the Urals // *Genes*. 2024. Vol. 15, № 10. Art. 1343. DOI: 10.3390/genes15101343. EDN: BEZUTD.
11. Eriksson G. Evolutionary forces influencing variation among populations of *Pinus sylvestris* // *Silva Fennica*. 1998. Vol. 32. Art. 694. DOI: 10.14214/sf.694.
12. Floran V. et al. Organelle genetic diversity and phylogeography of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) // *Not. Bot. Horti Agrobot.* 2011. Vol. 39. P. 317–322. DOI: 10.15835/nbha3916103.
13. Gauthier S. et al. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. Vol. 349. P. 819–822. DOI: 10.1126/science.aaa9092. EDN: VEKJNR.
14. González-Martínez S.C., Krutovsky K.V., Neale D.B. Forest-tree population genomics and adaptive evolution // *New Phytologist*. 2006. Vol. 170. P. 227–238. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x. EDN: UWXEPH.
15. Kavaliauskas D., Danusevičius D., Baliuckas V. New insight into genetic structure and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in Lithuania based on nuclear, chloroplast and mitochondrial DNA markers // *Forests*. 2022. Vol. 13. Art. 1179. DOI: 10.3390/f13081179. EDN: BPHWTL.
16. Khanova E. et al. Genetic and selection assessment of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in forest seed orchards // *Wood Res.* 2020. Vol. 65. P. 283–292. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.2.283292. EDN: KKIYMC.
17. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // *Bioinformatics*. 2009. № 25. P. 1451–1452. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp187.
18. Mirov N.T. The genus *Pinus* // The Ronald Press Company. New York: Ronald Press Company, 1967. 602 p.
19. Namkoong G. Forest genetics: pattern and complexity // *Canadian Journal of Forest Research*. 2001. Vol. 31. P. 623–632. DOI: 10.1139/x00-166.
20. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1973. Vol. 70. P. 3321–3323. DOI: 10.1073/pnas.70.12.3321.
21. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York: Columbia University Press, 1987. 615 p.
22. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // *Mol. Ecol. Not.* 2006. Vol. 6. P. 288–295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x.
23. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues // *Plant molecular biology*. 1985. Vol. 5, № 2. P. 69–76. DOI: 10.1007/bf00020088. EDN: TTDGLG.
24. Wachowiak W. et al. High genetic similarity between Polish and North European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations at nuclear gene loci // *Springer Link*. 2014. Vol. 10. P. 1015–1025. DOI: 10.1007/s11295-014-0739-8. EDN: CHNNQF.
25. Wachowiak W. et al. Genetic perspective on forest management of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in protected areas // *Forest Ecology and Management*. 2024. Vol. 568. Art. 122127. DOI: 10.1016/j.foreco.2024.122127. EDN: SOWKQY.
26. Yeh F.C., Yang R.C., Boyle T. POPGENE, the Microsoft Windows-based user-friendly software for population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits // *Department of Renewable Resources, Univ. of Alberta, Edmonton, Alta*, 1999. 238p.
27. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification // *Genomics*. 1994. Vol. 20, № 2. P. 176–183. DOI: 10.1006/geno.1994.1151.

References

1. Boronnikova S.V. *Molekuljarno-genetičeskij analiz i ocenka sostojanija genofondov resursnyh vidov rastenij Permskogo kraja* [Molecular genetic analysis and assessment of the state of gene pools of resource plant species in Perm Krai]. Perm, 2013. 223 p. (In Russ.).
2. Zhivotovskiy L.A. [Indicator of intrapopulation diversity]. *Žurnal obščej biologii*. V. 41, No. 6 (1980): pp. 828–836. (In Russ.).
3. Kuznetsova N.F., Klushevskaya E.S., Amineva E.Yu. [Highly productive pine forests in a changing climate]. *Izvestija vuzov. Lesnoj žurnal*. No. 6 (2021): pp. 9–23. (In Russ.). DOI: 10.37482/0536-1036-2021-6-9-23. EDN: HSOSAO.
4. Potokina E.K., Aleksandrova T.G. [Methods of classification of intraspecific diversity based on the results of molecular labeling]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v načale XXI veka* [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the 21st century: proceedings of the All-Russian Conference]. Petrozavodsk, 2008, P. 3, pp. 62–65. (In Russ.). EDN: VPHMNL.
5. Putenikhin V.P. [Phenotypic structure of black oak populations in the Bashkir Urals as a basis for preserving the species' gene pool in the region]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*. V. 15, No. 3 (4) (2013): pp. 1410–1412. (In Russ.). EDN: SAENVX.

6. Ryabukhina M.V. et al. [Genetic diversity of populations of the common pine *Pinus sylvestris* L.]. *Teoreticheskaja i prikladnaja ekologija*. No. 3 (2019): pp. 66-71. (In Russ.). DOI: 10.25750/1995-4301-2019-3-066-071. EDN: MCJFDQ.
7. Sboeva Ya.V. [Assessment of the state of gene pools of *Pinus sylvestris* L. populations in the east and northeast of the East European Plain]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2023): pp. 375-384. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2023-4-375-384. EDN: LPTCZY.
8. Chertov N.V. [Analysis of genetic diversity, structure and differentiation of *Pinus sylvestris* L. populations in the Urals]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 2 (2024): pp. 221-230. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2024-2-221-230. EDN: RYUKIL.
9. Allen C.D. et al. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risk for forest. *For. Ecol. Manag.* V. 259 (2010): pp. 660-684. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.09.001. EDN: MXNALP.
10. Chertov N. et al. Polymorphic Loci of Adaptively Significant Genes Selection for Determining Nucleotide Polymorphism of *Pinus sylvestris* L. Populations in the Urals. *Genes*. V. 15, No. 10 (2024). Art. 1343. DOI: 10.3390/genes15101343. EDN: BEZUTD.
11. Eriksson G. Evolutionary forces influencing variation among populations of *Pinus sylvestris*. *Silva Fennica*. V. 32 (1998). Art. 694. DOI: 10.14214/sf.694.
12. Floran V. et al. Organelle genetic diversity and phylogeography of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.). *Not. Bot. Horti Agrobot.* V. 39 (2011): pp. 317-322. DOI: 10.15835/nbha3916103.
13. Gauthier S. et al. Boreal forest health and global change. *Science*. V. 349 (2015): pp. 819-822. DOI: 10.1126/science.aaa9092. EDN: VEKJNR.
14. González-Martínez S.C., Krutovsky K.V., Neale D.B. Forest-tree population genomics and adaptive evolution. *New Phytologist*. V. 170 (2006): pp. 227-238. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01686.x. EDN: UWXEPH.
15. Kavaliauskas D., Danusevičius D., Baliuckas V. New insight into genetic structure and diversity of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations in Lithuania based on nuclear, chloroplast and mitochondrial DNA markers. *Forests*. V. 13 (2022). Art. 1179. DOI: 10.3390/f13081179. EDN: BPHWTL.
16. Khanova E. et al. Genetic and selection assessment of the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in forest seed orchards. *Wood Res.* V. 65 (2020): pp. 283-292. DOI: 10.37763/wr.1336-4561/65.2.283292. EDN: KKIYMC.
17. Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*. No. 25 (2009): pp. 1451-1452. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp187.
18. Mirov N.T. The genus *Pinus*. The Ronald Press Company. New York, Ronald Press Company, 1967. 602 p.
19. Namkoong G. Forest genetics: pattern and complexity. *Canadian Journal of Forest Research*. V. 31 (2001): pp. 623-632. DOI: 10.1139/x00-166.
20. Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 70 (1973): pp. 3321-3323. DOI: 10.1073/pnas.70.12.3321.
21. Nei M. *Molecular Evolutionary Genetics*. New York, Columbia University Press, 1987. 615p.
22. Peakall R., Smouse P.E. GenAlEx6: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Mol. Ecol. Not.* V. 6 (2006): pp. 288-295. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x.
23. Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant molecular biology*. V. 5, No. 2 (1985): pp. 69-76. DOI: 10.1007/bf00020088. EDN: TTDGLG.
24. Wachowiak W. et al. High genetic similarity between Polish and North European Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations at nuclear gene loci. *Springer Link*. V. 10 (2014): pp. 1015-1025. DOI: 10.1007/s11295-014-0739-8. EDN: CHNNQF.
25. Wachowiak W. et al. Genetic perspective on forest management of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in protected areas. *Forest Ecology and Management*. V. 568 (2024). Art. 122127. DOI: 10.1016/j.foreco.2024.122127. EDN: SOWKQY.
26. Yeh F.C., Yang R.C., Boyle T. POPGENE, the Microsoft Windows-based user-friendly software for population genetic analysis of co-dominant and dominant markers and quantitative traits. Department of Renewable Resources, Univ. of Alberta, Edmonton. Alta, 1999. 238 p.
27. Zietkiewicz E., Rafalski A., Labuda D. Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics*. V. 20, No. 2 (1994): pp. 176-183. DOI: 10.1006/geno.1994.1151.

Статья поступила в редакцию 18.12.2024; одобрена после рецензирования 30.12.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 81.12.2024; approved after reviewing 30.12.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторе

Н. В. Чертов – ассистент кафедры ботаники и генетики растений.

Information about the author

N. V. Chertov – Assistant at the Department of Botany and Plant Genetics.



Мониторинг эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов (подзона южной тайги, Пермский край, Россия)

Александр Сергеевич Шишигин^{1✉}, Виталий Сергеевич Боталов²

^{1✉} Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, Пермь, Россия, shishigin1992@mail.ru

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, vitalywc@yandex.ru

Аннотация. Подведены итоги многолетнего мониторинга биоты эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов Пермского края. Исследования проводились стационарным методом на учетных площадях размером 50 × 20 м, заложенных по одной в исследуемых типах леса – ельнике приручевой и ельнике кисличном. Работа осуществлялась в три периода: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг. В каждый год наблюдений по 4 раза с интервалом в 10 дней собирались все плодовые тела грибов, учитывалось их число и воздушно-сухая биомасса. К настоящему времени выявлено от 80 (ельник кисличный) до 124 (ельник приручевой) видов и внутривидовых таксонов эктомикоризных грибов. Большинство выявленных видов относится к семействам *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Tricholomataceae*, что характерно для бореальной зоны. Наибольшее число выявленных видов (72.6–75.0%) обнаруживалось от 2 до 9 раз, а 2–3% из них были постоянными, встречались ежегодно. Отмечена относительная стабильность видового состава сосудистых растений (коэффициенты Жаккара ($J \times 100$): $J = 69–88$) во времени и зафиксированы более значительные изменения видового состава микоризообразователей ($J = 32–52$). Продуктивность эктомикоризных грибов в исследуемых ценозах различается по годам и периодам наблюдений. Наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного, а их наибольшая биомасса – для ельника приручевого. Для биоты микоризообразователей как по числу (индекс Шеннона: $H = 1.27$), так и по биомассе ($H = 1.54$) базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник приручевой. Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» микоризообразователей в августе в ельнике кисличном ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Ключевые слова: эктомикоризные агарикоидные базидиомицеты, мониторинг, ельник приручевой, ельник кисличный, экология грибов

Для цитирования: Шишигин А. С., Боталов В. С. Мониторинг эктомикоризных грибов в некоторых типах еловых лесов (подзона южной тайги, Пермский край, Россия) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 89–102. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-89-102>.

MYCOLOGY

Original article

Monitoring of ectomycorrhizal fungi in some types of spruce forests (Subzone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia)

Alexander S. Shishigin^{1✉}, Vitaly S. Batalov²

^{1✉} Perm State Humanitarian Pedagogical University, Perm, Russia, shishigin1992@mail.ru

² Perm State University, Perm, Russia, vitalywc@yandex.ru

Abstract. The results of long-term monitoring of ectomycorrhizal fungi biota in some types of spruce forests of Perm Krai are summarized. The studies were conducted using a stationary method on 50 × 20 m accounting plots, one in each of the studied forest types: spruce forest at the brook, sorrel spruce forest. The work was carried out in three periods: I – 1975–1977, II – 1994–1996, III – 2010–2012. In each year of observations, all fruiting bodies of fungi were collected 4 times with an interval of 10 days, their number and air-dry biomass were taken into account. To date, from 80 (sorrel spruce forest) to 124 (spruce forest at the brook) species and intra-specific taxa of ectomycorrhizal fungi have been identified in the studied biogeocenoses. Most of the identified

species belong to the families *Cortinariaceae*, *Russulaceae* and *Tricholomataceae*, which is typical of the boreal zone. The greatest number of identified species (72.6–75.0%) were found from 2 to 9 times, and 2–3% of them were constant and occurred annually. Relative stability of the species composition of higher vascular plants (Jaccard index $\times 100$: $J = 69$ – 88) over time was noted, and more significant changes in the species composition of mycorrhiza-forming fungi ($J = 32$ – 52) were recorded. The productivity of ectomycorrhizal fungi in the studied cenoses varies by years and observation periods. The largest number of basidiomes was recorded for wood sorrel spruce forest, and their largest biomass was recorded for spruce forest at the brook. The spruce forest at the brook was the most favorable for the biota of ectomycorrhizal fungi, both in number (Shannon index: $H = 1.27$) and in biomass ($H = 1.54$), during all the research, since the biota of ectomycorrhizal fungi of the specified cenosis was more diverse and its components were most aligned. It was found that an increase in the average monthly air temperature in June favors the "fruiting" of mycorrhiza-forming fungi in August in the wood sorrel spruce forest ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Keywords: ectomycorrhizal agaricoid basidiomycetes, monitoring, spruce forest at the brook, sorrel spruce forest, ecology of fungi

For citation: Shishigin A. S., Botalov V. S. [Monitoring of ectomycorrhizal fungi in some types of spruce forests (Sub-zone of the Southern Taiga, Perm Territory, Russia)]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 89–102. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-89-102>.

Введение

Агарикоидные базидиомицеты играют огромную роль в функционировании природных экосистем. Особую значимость из них представляют эктомикоризные грибы, вступающие с высшими растениями в консортивные отношения в форме микосимбиотрофизма. Микоризообразователи распространены в лесных экосистемах и составляют значительную часть от общего числа обитающих в них агарикоидных базидиомицетов [Переведенцева, 1999; Фомина, 2000, 2001; Straatsma, Ayer, Egli, 2001; Straatsma, Krisai-Greilhuber, 2003; Воронина, 2004; Шубин, 2009; Botalov, Perevedentseva, Shishigin, 2018, 2020; Шишигин, 2021]. «Плодоношение» эктомикоризных грибов является показателем дополнительного получения углеводов и повышения интенсивности фотосинтеза у древесных растений [Шубин, 2009]. Все микоризообразующие грибы оказывают существенное влияние на минеральное питание и водный баланс древесных растений, а также играют огромную роль в биохимических циклах важнейших химических элементов в лесных биогеоценозах. Они задействованы в круговороте азота, фосфора и калия [Селиванов, 1981; Шубин, 2010; Смит, Рид, 2012; Иванов, 2014, 2016].

Большой интерес представляют исследования эктомикоризных грибов в климаксных сообществах, которые имеют довольно стабильный видовой состав высших растений, в особенности древесных пород. В подзоне южной тайги Пермского края климаксными сообществами являются еловые леса. В связи с этим целью нашей работы является мониторинг эктомикоризных грибов в ельнике приручьевом и ельнике кисличном. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) выявление видового состава эктомикоризных грибов в еловых лесах; 2) проведение анализа таксономической структуры микоризообразователей; 3) определение доминирующих видов грибов по числу базидиом и их биомассе; 4) выявление зависимости «плодоношения» эктомикоризных грибов от количества осадков и температуры воздуха.

Материал и методы исследования

В Пермском крае (Добрянский городской округ, ООПТ «Верхняя Кважва») в лесных ценозах с 1975 г. проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов стационарным методом, позволяющим количественно оценить и выявить структуру грибного компонента, что необходимо для понимания развития природных экосистем. Микозоэкологические наблюдения нами проводились в 2010–2012 гг. в ельнике приручьевом и ельнике кисличном подзоны южной тайги Пермского края. Для выявления изменений, происходящих в структуре биоты эктомикоризных грибов за продолжительный период времени, полученные нами данные (III – период: 2010–2012 гг.) сравнивались с результатами предыдущих наблюдений, проведенных Л.Г. Переведенцевой [1999] (I – период: 1975–1977; II – период: 1994–1996 гг.). Геоботаническое описание было выполнено согласно В.Н. Сукачёву, Е.Н. Зонну [1961]. Латинские названия сосудистых растений приводятся по Иллюстрированному определителю растений Пермского края [2007].

Эколого-ценотическая характеристика исследуемых биогеоценозов

Ельник приручьевой (58°23'6" с.ш.; 56°21'55" в.д.) – коренное сообщество, возраст древостоя которого составляет 120–135 лет. Биогеоценоз расположен в долине лесной р. Кважевки. Состав леса 9Е1П+Б. Сомкнутость крон 0.5. Подрост образован *Picea obovata* Ledeb и *Abies sibirica* Ledeb. Кустарниковый ярус представлен такими видами, как *Lonicera xylosteum* L., *Sorbus aucuparia* L., *Ribes nigrum* L. и *R. spicatum* Robson. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 80–90%, где преобла-

дают *Dryopteris carthusiana* Vill., *Oxalis acetosella* L. и *Stellaria nemorum* L. Моховой покров представлен зелёными мхами, растущими на стволах и около стволов деревьев, реже они встречаются на почве. Валежника много. Почва пойменная, аллювиально-слоистая, легкосуглинистая.

Ельник кисличный (58°23'47" с.ш.; 56°22'9" в.д.) – коренное сообщество, расположенное на равнинной местности, возраст деревьев которого составляет 135 лет. Состав древостоя 5Е2П2Лп1Б. Сомкнутость крон 0.6. Подрост состоит из *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образован такими видами как *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и *Padus avium* Mill. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80%, где доминируют *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana*, *Stellaria nemorum* и *Gymnocarpium dryopteris* L. Моховой покров состоит из зеленых мхов, растущих около стволов и на стволах деревьев, реже они встречаются на почве. Лишайники обнаружены на стволах деревьев, а также на валежнике, которого очень много. Почва песчаная, дерново-сильнопodzolistая.

По периодам исследований в изучаемых биогеоценозах выявлялось от 39 (ельник кисличный) до 64 (ельник приручевой) видов сосудистых растений. Их видовой состав со временем оставался относительно стабильным (ельник приручевой: $J_{I-II} = 88$, $J_{II-III} = 69$, $J_{I-III} = 69$; ельник кисличный: $J_{I-II} = 79$, $J_{II-III} = 73$, $J_{I-III} = 75$). Видовой состав древесного яруса в исследуемых биогеоценозах с 1975 по 2012 гг. оставался неизменным.

Методы исследований

1) *Учёт видовой разнообразия, биомассы и числа плодовых тел грибов.* В исследуемых биогеоценозах на пробных площадях размерами 50×20 м (1000 м²), заложенных ещё в 1975 г. Л.Г. Переведенцевой, в августе, один раз в декаду (три посещения с интервалом в 10 дней) проводился учёт видовой разнообразия, а также числа и биомассы плодовых тел агарикоидных грибов. Дополнительно, однократно, в сентябре изучался их видовой состав. Для учёта числа и биомассы базидиом грибов проводился сбор всех плодовых тел на каждой учётной площади. Затем базидиомы каждого вида взвешивались и проводился пересчет на воздушно-сухую массу, учитывая, что воздушно-сухая масса составляет 10% от свежих базидиом грибов.

2) *Изучение микропризнаков и идентификация грибов.* Идентификация грибов осуществлялась на световых микроскопах: ZEISS Axio Imager A2 и Olympus BX51M. В работе были использованы современные определители, монографии, атласы и справочные пособия зарубежных и отечественных авторов.

3) *Мониторинг биоты эктомикоризных грибов.* Для оценки сходства видовой состава грибов по периодам наблюдений использовался коэффициент Жаккара ($J \times 100$) [Грейг-Смит, 1967; Леонтьев, 2008]:

$$J = \frac{c}{a+b-c} \times 100,$$

где J – индекс общности; c – число общих видов в двух сравниваемых биогеоценозах; a , b – число видов грибов в каждом из ценозов.

В качестве меры разнообразия сравниваемых биот исследуемых биогеоценозов использовался индекс Шеннона, описывающий два ее основных аспекта – богатство и сложность [Леонтьев, 2008]:

$$H = - \sum p_i \lg p_i,$$

где H – индекс Шеннона; p_i – относительное обилие каждого вида:

$$p_i = n_i / N,$$

где n_i – число базидиом (или биомасса базидиом) одного вида; N – общее число базидиом (или биомасса базидиом) в биогеоценозе.

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом (шт./га) и по их воздушно-сухой биомассе (кг/га). Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования [Bochus, Babos, 1960]:

$$D = a / b \times 100,$$

где D – индекс доминирования; a – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида; b – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учётной площади. К доминантам отнесены лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный 5 или более, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Принадлежность грибов к эколого-трофическим группам устанавливалась по шкале, предложенной А.Е. Коваленко [1980] с дополнениями некоторых авторов [Столярская, Коваленко, 1996; Морозова, 2001].

Влияние некоторых метеорологических показателей (по данным метеостанции г. Добрянки) на биоту эктомикоризных грибов изучалось с помощью корреляционного анализа. В качестве климатических показателей взяты: средняя месячная температура воздуха с мая по сентябрь (°C); сумма осадков (мм) по месяцам с мая по сентябрь; сумма осадков (мм) за май–сентябрь; сумма осадков (мм) и средняя температура воздуха (°C) по декадам августа. В качестве характеристик биоты эктомикоризных грибов взяты: 1) число видов за август–сентябрь; 2) число и биомасса базидиом грибов (за август в целом, а также по декадам августа). Математическая обработка осуществлялась при помощи программ Microsoft Office

Excel 2016 и StatSoft Statistica 10. Корреляционный анализ проводился с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s) [Трухачева, 2013].

Результаты и их обсуждение

Биота эктомикоризных грибов исследуемых еловых лесов довольно разнообразна. Далее приведен список видов, составленный по системе, принятой М. Moser [1983] с некоторыми дополнениями [Переведенцева, 1999]. Для каждого вида приводится латинское название. В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации [Mycobank Databases]. Римскими цифрами обозначены месяцы вегетационного периода. Хозяйственная значимость: съед. – съедобный, несъед. – несъедобный, яд. – ядовитый. Арабскими цифрами обозначен период выявления вида: 1 – в 1975–1977 гг., 2 – в 1994–1996 гг., 3 – в 2010–2012 гг. Место нахождения: ЕПР – ельник приручевой, ЕК – ельник кисличный. Новые виды для Пермского края: ▲.

Аннотированный список видов эктомикоризных грибов

AGARICALES Clements

Amanitaceae R. Heim ex Pousar: *Amanita battarrae* (Boud.) Bon – VII–IX, съед., ЕПР (2, 3), ЕК (2); *A. crocea* (Quél.) Singer – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *A. fulva* Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *A. muscaria* (L.) Lam. – VII–IX, яд., ЕПР (1), ЕК (1, 3); *A. porphyria* Alb. & Schwein. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *A. regalis* (Fr.) Michael. – VIII–IX, яд., ЕПР (1, 3); *A. rubescens* Pers. – VIII–IX, съед., ЕПР (1), ЕК (3); *A. rubescens f. annulosulfurea* (Gillet) J.E. Lange – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *A. vaginata* (Bull.) Lam. – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 2).

Cortinariaceae R. Heim ex Pouzar: *Cortinarius acutus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (2, 3); *C. albidus* Peck – VIII–IX, несъед., ЕК (3); *C. alboviolaceus* (Pers.) Fr. – VII–IX, съед., ЕК (3); *C. anomalus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (2, 3), ЕК (1); *C. argentatus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (3); *C. argutus* Fr. (= *Phlegmacium argutum* (Fr.) Niskanen & Liimat.) – VIII, несъед., ЕПР (2); *C. armeniacus* (Schaeff.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *C. armillatus* (Fr.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1, 3); *C. atropisillus* Favre – VIII–IX, несъед., ЕПР (2, 3) ▲; *C. betuletorum* M.M. Moser ex M.M. Moser – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *C. bolaris* (Pers.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3); *C. brunneus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (3); *C. candelaris* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *C. castaneus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. cinnamomeoluteus* P.D. Orton – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *C. cinnamomeus* (L.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 2); *C. collinitus* (Sowerby) Gray – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *C. decipiens* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (3); *C. decoloratus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (3); *C. duracinus* Fr. – VIII, несъед., ЕПР (1); *C. gentilis* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (3); *C. glandicolor* (Fr.) Fr. (= *C. brunneus* var. *glandicolor* (Fr.) H. Lindstr. & Melot) – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. hemitrichus* (Pers.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *C. hoefii* (Weinm.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *C. impennis* Fr. – VIII, несъед., ЕК (2); *C. incisus* (Pers.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1); *C. jubarinus* Fr. – VIII, несъед., ЕК (3); *C. leucopus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕК (3), ▲; *C. megasporus* Singer – VIII–IX, несъед., ЕПР (3), ЕК (2, 3); *C. nemorensis* (Fr.) J.E. Lange – VIII, несъед., ЕПР (1, 2); *C. obtusus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2); *C. paragaudis* Fr. – VIII, несъед., ЕПР (1); *C. pholideus* (Lilj.) Fr. – VIII, съед., ЕПР (1); *C. privignoides* Rob. Henry – VIII, несъед., ЕК (3); *C. rigidus* (Scop.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3), ЕК (2, 3); *C. sanguineus* (Wulfen) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. scandens* Fr. – IX, несъед., ЕПР (3); *C. semisanguineus* (Fr.) Gillet – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *C. torvus* (Fr.) Fr. – VIII, несъед., ЕПР (3), ▲; *C. trivialis* J.E. Lange – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3); *C. tubulipes* J. Favre – VIII, несъед., ЕК (3), ▲; *C. uraceus* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (2, 3); *C. violaceus* (L.) Gray – VII–VIII, несъед., ЕК (1, 3); **Hebeloma** *claviceps* (Fr.) Quél. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2); *H. crustuliniforme* (Bull.) Quél. – VII–IX, несъед., ЕПР (1, 2), ЕК (2, 3); *H. hiemale* Bres. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2, 3), ЕК (3); *H. pusillum* J.E. Lange – VIII, несъед., ЕПР (3), ЕК (2); *H. sacchariolens* Quél. – VIII, несъед., ЕПР (2); *H. sinapizans* (Paulet) Gillet – VII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (1); **Inocybe** *assimilata* Britzelm. – VII–IX, яд., ЕПР (1–3); *I. bongardii* (Weinm.) Quél. (= *Inosperma bongardii* (Weinm.) Matheny & Esteve-Rav.) – VII–VIII, несъед., ЕПР (1, 3); *I. flocculosa* Sacc. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1), ЕК (1–3); *I. geophylla* (Sowerby) P. Kumm. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *I. glabripes* Ricken – VIII, несъед., ЕПР (3); *I. hirtella* Bres. – VIII, несъед., ЕК (3), ЕПР (3); *I. jacobi* Kühner (= *Inocybe rufoalba* Sacc.) – VIII, несъед., ЕПР (3); *I. lanuginosa* (Bull.) P. Kumm. – VIII, яд., ЕК (1–3); *I. muricellata* Bres. – IX, несъед., ЕПР (3); *I. paludinella* (Peck) Sacc. – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *I. pseudodestructa* Stangl & J. Veselský – VIII–IX, несъед., ЕПР (3); *I. rimosa* (Bull.) P. Kumm. (= *Pseudosperma rimosum* (Bull.) Matheny & Esteve-Rav.) – VII–IX, яд., ЕПР (1, 2), ЕК (1–3); *I. whitei* (Berk. & Broome) Sacc. W.G. Sm. – VII–IX, яд., ЕПР (1); **Rozites** *caperatus* (Pers.) P. Karst. (= *Cortinarius caperatus* (Pers.) Fr.) – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 2).

Entolomataceae Kotlaba & Pouzar: *Clitopilus prunulus* (Scop.) P. Kumm. VIII–IX, съед., ЕПР (3), ЕК (3); **Entoloma** *rhodopolium* (Fr.) P. Kumm. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 2).

Hygrophoraceae Lotsy: *Hygrophorus olivaceoalbus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *H. piceae* Kühner – VIII–IX, несъед., ЕПР (2).

Tricholomataceae R. Heim ex Pousar: *Clitocybe odora* (Bull.) P. Kumm. – VII–IX, несъед., ЕПР (1, 2), ЕК (1–3); *Collybia butyracea* var. *asema* (Fr.) Cetto – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *C. butyracea* var. *butyracea* (Bull.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *Laccaria bicolor* (Maire) P.D. Orton – VI–VIII, съед., ЕПР (2, 3); *L. laccata* (Scop.) Cooke – VI–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *L. proxima* (Boud.) Pat. – VIII, съед., ЕПР (3); *Lepista nebularis* (Batsch) Harmaja (= *Clitocybe nebularis* (Batsch) P. Kumm.) – VIII–IX, съед., ЕПР (3); *Tricholoma album* (Schaeff.) P. Kumm. – VIII, несъед., ЕПР (3); *T. fulvum* (Fr.) Bigeard & H. Guill. – VIII, несъед., ЕК (3); *T. inamoenum* (Fr.) Gillet – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 2); *T. lascivum* (Fr.) Gillet – VIII, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3).

BOLETALES J.-E. Gilbert

Boletaceae Chevall.: *Boletus edulis* Bull. – VII–IX, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *Chalciporus piperatus* (Bull.) Bataille – VIII–IX, несъед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *Leccinum aurantiacum* (Bull.) Gray – VII–VIII, съед., ЕК (1); *L. scabrum* (Bull.) Gray – VI–IX, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *L. variicolor* Watling – VII–IX, съед., ЕПР (1); *L. versipelle* (Fr. & Hök) Snell – VIII–IX, съед., ЕПР (3), ЕК (1, 2); *Suillus bovinus* (L.) Roussel – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *S. luteus* (L.) Roussel – VI–VIII, съед., ЕПР (1); *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst. – VIII, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél. (= *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara) – VII–IX, съед., ЕК (3); *X. rubellus* (Krombh.) Quél. (= *Hortiboletus rubellus* (Krombh.) Simonini, Vizzini & Gelardi) – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1, 3); *X. subtomentosus* (L.) Quél. – VI–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3).

Gomphidiaceae Maire ex Jülich: *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.) O.K. Mill. – VI–IX, съед., ЕПР (1).

Paxillaceae Lotsy: *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. – VIII–IX, яд., ЕПР (1–3), ЕК (1, 2).

RUSSULALES Kreisel ex Kirk et al.

Russulaceae Lotsy: *Lactarius aurantiacus* (Pers.) Gray – VIII, съед., ЕПР (3); *L. camphoratus* (Bull.) Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (2, 3), ЕК (3); *L. deterrimus* Gröger – VIII, съед., ЕПР (1, 3), ЕК (1); *L. flexuosus* (Pers.) Gray (= *L. zonarius* (Bull.) Fr.) – VII–VIII, съед., ЕПР (1, 2), ЕК (1, 3); *L. fuliginosus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПР (3); *L. glyciosmus* (Fr.) Fr. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (2); *L. lignyotus* Fr. – VII–VIII, несъед., ЕПР (1–3); *L. necator* (Bull.) Pers. – VIII–IX, съед., ЕПР (1, 2), ЕК (1, 3); *L. rufus* (Scop.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1); *L. theiogalus* (Bull.) Gray (= *L. tabidus* Fr.) – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *L. torminosus* (Schaeff.) Pers. – VIII–IX, съед., ЕПР (1), ЕК (1); *L. trivialis* (Fr.) Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3); *L. vietus* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *Russula acrifolia* Romagn. – VIII–IX, съед., ЕПР (2, 3); *R. aeruginea* Lindbl. ex Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1); *R. atropurpurea* (Krombh.) Britzelm. – VII–IX, несъед., ЕПР (1–3); *R. betularum* Hora – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *R. chamaeleontina* (Lasch) Fr. (= *Russula risigallina* (Batsch) Sacc.) – VII–IX, съед., ЕПР (1), ЕК (1–3); *R. claroflava* Grove – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *R. consobrina* (Fr.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПР (1); *R. decolorans* (Fr.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 2); *R. delica* Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1); *R. elaeodes* (Bres.) Bon (= *R. clavipes* Velen.) – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3); *R. emeticolor* (Jul. Schäff.) Singer – VII–VIII, съед., ЕПР (2, 3), ЕК (1, 2); *R. foetens* Pers. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (3); *R. fragilis* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *R. grisea* Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1, 3); *R. integra* (L.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПР (1–3); *R. laurocerasi* Melzer – VIII, съед., ЕПР (2); *R. mustelina* Fr. – VIII, съед., ЕПР (1, 2), ЕК (1); *R. lutea* (Huds.: Fr.) Gray – VII–VIII, съед., ЕПР (1); *R. nauseosa* (Pers.) Fr. – VIII–IX, съед., ЕПР (2, 3), ЕК (1, 2); *R. ochroleuca* Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (3), ЕК (1, 2); *R. puellaris* Fr. – VII–IX, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1–3); *R. queletii* Fr. – VIII–IX, несъед., ЕПР (1); *R. vesca* Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1); *R. vinosa* Lindblad – VIII, съед., ЕПР (1–3); *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr. – VII–VIII, съед., ЕПР (1–3), ЕК (1, 3).

Анализ таксономической структуры эктомикоризных грибов

В исследуемых еловых лесах за все время наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) выявлено 336 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, 139 из которых являются микоризообразователями, входящими в состав 23 родов и 9 семейств (табл. 1).

Эктомикоризные грибы в исследуемых биогеоценозах являются преобладающей экологотрофической группой, к которой относится 37.4 (ельник кисличный) – 43.5% (ельник приручевой) всех выявленных видов агарикоидных грибов. Преобладание микоризообразователей в составе микобиоты характерно для всей лесной зоны Голарктики. Видовой состав микоризообразователей в целом за все периоды наблюдений (1975–2012 гг.) ельника приручевого достиг 124 видов (24 рода, 9 семейств), а ельника кисличного – 80 видов (18 родов, 7 семейств). По периодам число видов микоризообразователей варьируется, что вероятно связано с цикличностью образования плодовых тел эктомикоризных грибов. В третий период наблюдений впервые в еловых лесах обнаружено 30 видов микоризообразователей, из числа которых 4 вида оказались новыми для Пермского края: *Cortinarius atropusillus*, *C. leucopus*, *C. torvus*, *C. tubulipes*.

Таблица 1

Таксономический состав эктомикоризных грибов еловых лесов
[Taxonomic composition of ectomycorrhizal fungi of spruce forests]

Семейство (число родов/видов)	Роды (число видов)	Ельник приручьевой	Ельник кисличный
<i>Amanitaceae</i> (1/9)	<i>Amanita</i> (9)	9	7
<i>Cortinariaceae</i> (4/63)	<i>Cortinarius</i> (43), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Inocybe</i> (13), <i>Rozites</i> (1)	52	30
<i>Entolomataceae</i> (2/2)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (1)	2	2
<i>Tricholomataceae</i> (5/11)	<i>Clitocybe</i> (1), <i>Collybia</i> (2), <i>Laccaria</i> (3), <i>Lepista</i> (1), <i>Tricholoma</i> (4)	10	6
<i>Hygrophoraceae</i> (1/2)	<i>Hygrophorus</i> (2)	2	–
<i>Boletaceae</i> (6/12)	<i>Boletus</i> (1), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (4), <i>Suillus</i> (2), <i>Tylopilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (3)	9	9
<i>Gomphidiaceae</i> (1/1)	<i>Chroogomphus</i> (1)	1	–
<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)	1	1
<i>Russulaceae</i> (2/38)	<i>Lactarius</i> (13), <i>Russula</i> (25)	38	25
9 семейств	23 рода (139 видов)	124	80

Ведущими по числу видов в исследуемых биогеоценозах оказались сем.: *Cortinariaceae* (37.5–41.9%), *Russulaceae* (30.6–31.3%), *Tricholomataceae* (7.5–8.1%), *Amanitaceae* (7.3–8.8%) и *Boletaceae* (7.3–11.3%) к которым относится 95.2–96.4% всех выявленных микоризообразователей (рис. 1). Остальные семейства включали менее одного процента видов микоризных грибов. Наиболее крупными родами по числу видов эктомикоризных грибов являются: *Cortinarius* (9.8–11.6% видов), *Russula* (7.0–8.8%), *Lactarius* (4.6–4.7%) и *Inocybe* (2.3–4.2%), что характерно для лесных ценозов подзоны южной тайги.

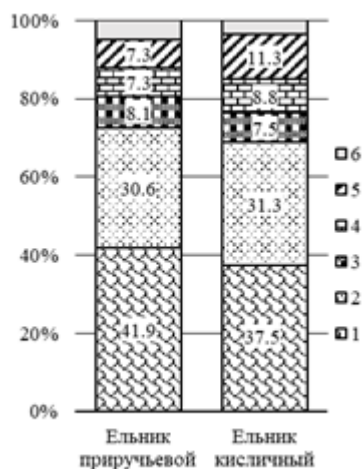


Рис. 1. Соотношение ведущих семейств эктомикоризных грибов в исследуемых биогеоценозах за все время наблюдений (в процентах от общего числа видов микоризообразователей за 1975–2012 гг. для каждого из ценозов):

1 – *Cortinariaceae*; 2 – *Russulaceae*; 3 – *Tricholomataceae*; 4 – *Amanitaceae*; 5 – *Boletaceae*; 6 – остальные семейства

[The ratio of the leading families of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocenoses for the entire time of observations (as a percentage of the total number of mycorrhizal species for 1975–2012 for each of the cenoses):

1 – *Cortinariaceae*; 2 – *Russulaceae*; 3 – *Tricholomataceae*; 4 – *Amanitaceae*; 5 – *Boletaceae*; 6 – other families]

Наличие или отсутствие базидиом эктомикоризных грибов может зависеть от различных факторов, поэтому в ходе ежегодных наблюдений выявляется только часть реально существующих в экосистеме видов грибов [Новожилов и др., 2016]. В связи с этим, все обнаруженные виды микоризообразователей в еловых лесах включались в общий список. В результате отмечено увеличение скрытого видового разнообразия микоризных грибов по годам наблюдений, хотя ежегодно выявляемое число видов сократилось во втором периоде наблюдений, а к концу третьего периода вновь увеличилось (рис. 2).

Под скрытым разнообразием понимается, что в зависимости от различных факторов грибы периодически формируют свои базидиомы, поэтому некоторые виды грибов не встречаются на учетной площади, хотя мицелий, вероятно, существует и при благоприятных условиях вновь формирует плодовые тела. Например, в 2010 г. в ельнике приручьевом базидиомы формировали всего лишь 24 вида микоризообразователей, а в целом к этому году в нем было обнаружено 107 видов. Кривые накопления выявляемого разнообразия эктомикоризных грибов в еловых лесах линейные, сохраняют восходящий тренд. В ельнике приручьевом по годам наблюдений наименьшее число эктомикоризных грибов зафиксировано в 2010 г. (24 вида), а наибольшее – в 2012 г. (75). В ельнике кисличном наименьшее число микоризообразователей зафиксировано в 2010 г. (10 видов), а наибольшее – в 1977 и 2012 гг. (46). Следовательно, появление базидиом эктомикоризных грибов в исследуемых биогеоценозах имеет волнообразный характер.

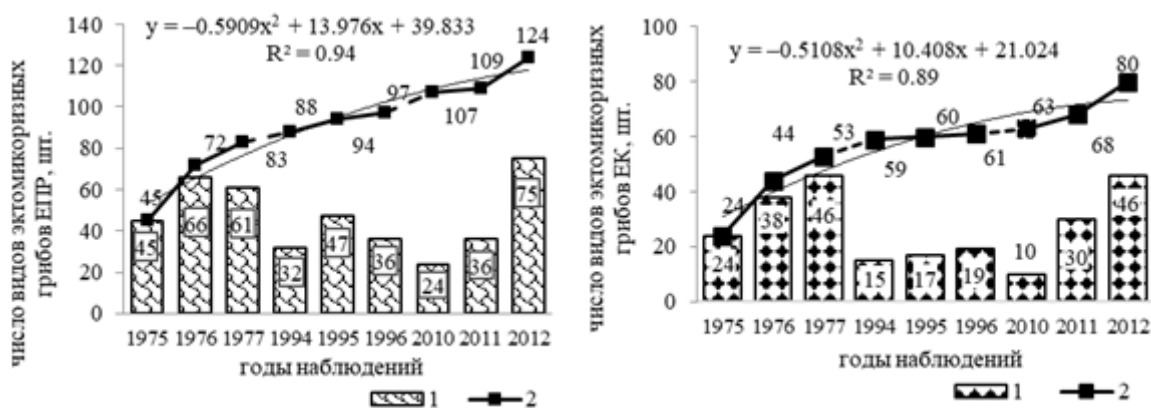


Рис. 2. Изменение видового разнообразия эктомикоризных грибов в исследуемых биogeоценозах по годам наблюдений:

ЕПР – ельник приручевый; ЕК – ельник кисличный; 1 – число видов эктомикоризных грибов за год наблюдений; 2 – общее выявленное разнообразие эктомикоризных грибов

[Changes in the species diversity of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocoenoses by years of observation:
ЕПР – spruce forest at the brook; ЕК – sorrel spruce forest; 1 – the number of ectomycorrhizal fungi species per year of observations; 2 – the total revealed diversity of ectomycorrhizal fungi]

В исследованных еловых лесах за 9 лет наблюдений большинство видов (72.6–75.0%) обнаруживалось от 2 до 9 раз, с разными интервалами, что подтверждает гипотезу о наличии мицелиального континуума во времени. Некоторые виды эктомикоризных грибов (2–3%) были постоянными и встречались ежегодно. Как в ельнике приручевом так и в кисличном, к ним относились *Laccaria laccata* и *Lactarius theiogalus*. Часть видов (25.0–27.4%) выявлена только один раз, в какой-либо сезон (рис. 3).

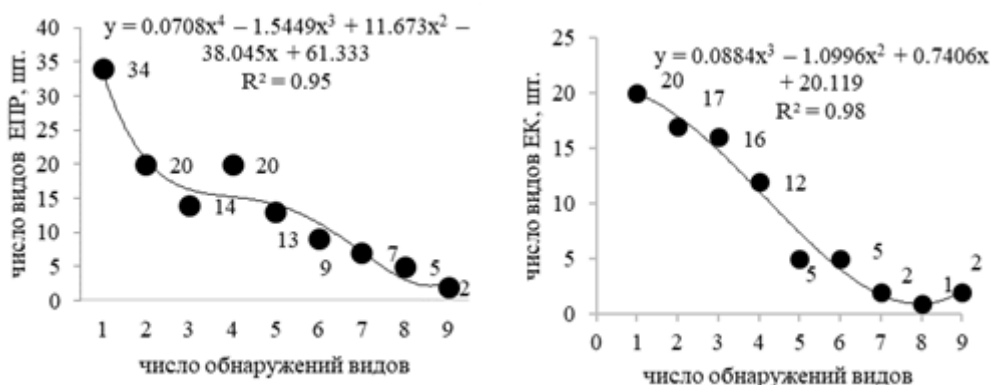


Рис. 3. Частота выявления видов эктомикоризных грибов в исследуемых биogeоценозах:

ЕПР – ельник приручевый; ЕК – ельник кисличный

[Frequency of detection of ectomycorrhizal fungi species in the investigate biogeocoenoses:

ЕПР – spruce forest at the brook; ЕК – sorrel spruce forest]

Вычислив индексы общности по видовому разнообразию эктомикоризных грибов в разные периоды, мы установили, насколько интенсивно произошло изменение биоты эктомикоризных грибов. В отличие от растений-хозяев, видовой состав которых практически остался прежним (за 1975–2012 гг.), биота эктомикоризных грибов подвергалась значительным изменениям по периодам исследования (табл. 2).

Индексы общности (по Жаккару: $J \times 100$) по грибам между периодами колебались от 32 до 52. Наиболее стабильным во времени оказался видовой состав микоризообразователей ельника приручевого ($J_{I-II} = 52$, $J_{I-III} = 46$, $J_{I-III} = 47$), а менее стабильным – видовой состав грибов ельника кисличного ($J_{I-II} = 39$, $J_{I-III} = 32$, $J_{I-III} = 46$). Появление базидиом эктомикоризных грибов в климаксных сообществах не отличается стабильностью и зависит в большей степени не от растения-хозяина, а от внешних факторов. С течением времени общее (скрытое) биоразнообразие увеличивается. При сравнении эктомикоризных грибов между исследуемыми биogeоценозами выявлено сходство их видового состава. Коэффициенты Жаккара по микоризообразователям между ценозами по периодам наблюдений варьировали от 28 до 45 ($J_I = 45$, $J_{II} = 28$, $J_{III} = 34$).

Таблица 2

Число видов микоризообразователей и коэффициенты сходства по видовому составу по периодам наблюдений в исследуемых биогеоценозах
[Number of mycorrhizal fungi species and similarity coefficients by species composition by observation periods in the investigate biogeocenoses]

Ельник приручьевой				Ельник кисличный			
периоды			за все периоды	периоды			за все периоды
I	II	III		I	II	III	
число видов грибов							
83	64	91	124	53	32	39	80
коэффициенты сходства по видовому составу грибов по Жаккару ($J \times 100$)							
I–II	II–III	I–III		I–II	II–III	I–III	
52	46	47		39	32	46	

Примечание: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг.

В целом, за все периоды наблюдений коэффициент сходства между исследуемыми ценозами был довольно высокий ($J = 47$). Следовательно, по мере выявления новых видов эктомикоризных грибов увеличивается число их общих видов, т. е. происходит сближение биогеоценозов по скрытому видовому разнообразию грибов. Таким образом, видовое сходство микоризообразователей между исследуемыми сообществами составляло почти 50%, несмотря на разное число видов и разные экологические условия.

Доминирующие виды эктомикоризных грибов

Доминирующие виды грибов характеризуются наибольшими показателями по числу и биомассе базидиом в биогеоценозе, поэтому данные характеристики биоты могут рассматриваться в качестве индикаторов экосистемной роли различных видов. Образование базидиом у грибов может быть связано с различными факторами: температурой, влажностью воздуха и почвы, метеорологическими условиями, и др. В благоприятных условиях грибы массово формируют базидиомы. Виды доминирующих грибов как по числу, так и по биомассе базидиом определялись по результатам сбора грибов, собранных в течение августа, в период массового «плодоношения» практически всех видов грибов. В каждом исследуемом биогеоценозе доминирующие виды грибов, как по числу, так и по биомассе базидиом, создают свой «микологический облик».

В еловых лесах число доминирующих видов эктомикоризных грибов как по числу базидиом, так и по биомассе базидиом значительно варьировало (табл. 3). Их доля в составе биоты всех микоризообразователей составляла более 50%.

В ельнике приручьевом за три периода наблюдений доминантами по числу базидиом являлись 9 видов грибов, а по биомассе базидиом – 10 видов. В ельнике кисличном за все время исследований выявлено 9 видов эктомикоризных грибов, доминирующих по числу базидиом и 12 видов – по биомассе базидиом. В разные периоды доминировали: *Boletus edulis*, *Collybia asema*, *Cortinarius brunneus*, *Laccaria laccata*, *Lactarius theiogalus*, *Leccinum scabrum*, *Paxillus involutus*, *Russula claroflava*, *R. ochroleuca*, *R. xerampelina* и некоторые другие. Видовой состав доминантов к III периоду наблюдений существенно изменяется. В большей степени это касается доминантов по биомассе. Индексы общности, вычисленные для доминантов разных периодов исследования по числу базидиом, варьировали от 0 до 50, а по биомассе базидиом колебались от 0 до 33. Сравнивая индексы общности по доминантам с индексами, вычисленными по всему биоразнообразию эктомикоризных грибов, отметим, что индексы по доминантам чаще всего ниже, чем по общему видовому разнообразию микоризообразователей.

«Плодоношение» эктомикоризных грибов

Большое значение при изучении агарикоидных грибов имеют данные об их «урожайности», которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценоза. По сезонам наблюдений, по данным метеостанции г. Добрянки, погодные условия отличались от средних многолетних данных повышенным фоном температур воздуха (относительно нормы) и довольно значительными колебаниями количества осадков. Самыми неблагоприятными для развития грибов следует считать засушливые 1975 г. (среднемесячная температура воздуха ниже нормы на 0.56–0.65 °C, а количество осадков за июль–август ниже нормы на 26–31 мм) и 2010 г. (среднемесячная температура воздуха в июле–августе выше нормы на 2.0–3.2 °C, а количество осадков в июле ниже нормы на 64 мм, в августе все их количество выпало в конце третьей декады), а также 1994 г., отличающийся большим количеством осадков и пониженными температурами воздуха в июле–августе (среднемесячная температура воздуха ниже нормы на 1.0–2.6 °C, а количество осадков за июль–август выше нормы на 27–83 мм).

По годам наблюдений также отмечаются значительные вариации «урожая» грибов, что связано с погодными условиями не только текущего года, но предыдущих лет. Например, резкое увеличение «урожайности» грибов по биомассе и количеству базидиом наблюдалось в 1976 г. после засушливого 1975 г. (рис. 4).

Таблица 3

Число доминантов, их процентные доли в составе биоты эктомикоризных грибов в исследуемых биогеоценозах и коэффициенты сходства по Жаккару ($J \times 100$)

[The number of dominants, their percentage shares in the composition of the biota of ectomycorrhizal fungi in the investigate biogeocenoses and the Jaccard similarity coefficients ($J \times 100$)]

Период	Годы	Ельник приручевой		Ельник кисличный	
		по числу базидиом	по биомассе	по числу базидиом	по биомассе
число доминирующих видов эктомикоризных грибов по периодам наблюдений					
I	1975–1977	7	4	2	7
II	1994–1996	3	3	4	5
III	2010–2012	2	5	6	4
за все периоды		9	10	9	12
число и биомасса базидиом доминирующих видов эктомикоризных грибов, в процентах от общего числа и биомассы эктомикоризных грибов за период					
I	1975–1977	49.1	46.5	70.0	70.8
II	1994–1996	69.4	49.5	87.1	86.0
III	2010–2012	55.4	66.6	52.4	59.9
за все периоды		63.5	52.4	78.6	73.6
коэффициенты сходства по Жаккару ($J \times 100$)					
сравниваемые периоды	I–II	25	17	50	33
	II–III	25	14	17	0
	I–III	13	0	0	8

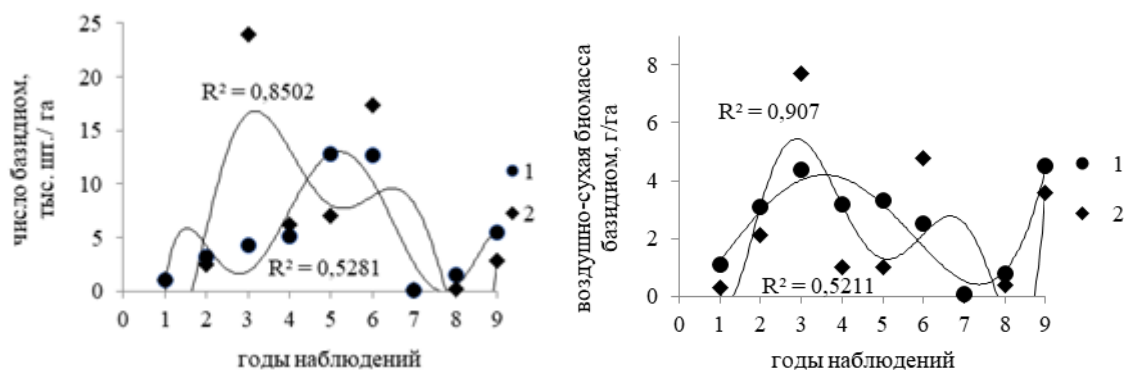


Рис. 4. Динамика числа и биомассы базидиом эктомикоризных грибов в исследуемых ценозах по годам наблюдений:

1 – ельник приручевый, 2 – ельник кисличный

[Dynamics of the number and biomass of basidiomes of ectomycorrhizal fungi in the studied cenoses by years of observations:

1 – spruce forest at the brook; 2 – sorrel spruce forest]

Максимальные показатели «урожайности» микоризообразователей по числу базидиом в ельнике приручевом выявлены в 1977, а в ельнике кисличном – в 1996 г. Наибольшая биомасса базидиом эктомикоризных грибов в исследуемых еловых лесах зафиксирована в 1977 г. Самыми «низкоурожайными» были засушливые 1975, 2010, и 2011 гг. Таким образом, по сезонам наблюдений в исследуемых биогеоценозах число и биомасса базидиом эктомикоризных грибов значительно варьируются, что связано с погодными условиями текущего года.

По периодам (сравнение во времени) в исследуемых биогеоценозах число и биомасса базидиом эктомикоризных грибов также варьируются. Во всех биогеоценозах по периодам наблюдений, по числу базидиом максимальные «урожаи» выявлены во II период исследований (31 тыс. шт./га в каждом из елн-

ков). В этот период зафиксировано массовое развитие грибов как с крупными плодовыми телами (*Amanita muscaria*, *Boletus edulis*, *Leccinum scabrum*, *Tylopilus felleus* и др.), так и с мелкими (*Laccaria laccata* и др.). По биомассе базидиом максимальные показатели «урожайности» зафиксированы в I (ельник кисличный – 10.1 кг/га) и II периоды (ельник приручьевой – 9.0 кг/га) наблюдений. В целом за все периоды наблюдений наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного (62 тыс. шт./га), а наибольшая биомасса базидиом – для ельника приручьевого (22.8 кг/га). Наименьшие показатели числа и биомассы базидиом в исследуемых биогеоценозах отмечены в III период, что, вероятно, связано с высокими температурами воздуха и низким уровнем осадков в течение периода наблюдений (табл. 4).

Таблица 4

Число и воздушно-сухая биомасса базидиом грибов, значения индексов Шеннона по периодам наблюдений в каждом из биогеоценозов

[Number and air-dry biomass of fungal basidiomes, Shannon indexes values on observations periods in each of the biogeocenoses]

Ельник приручевой				Ельник кисличный			
периоды			за все периоды	периоды			за все периоды
I	II	III		I	II	III	
число базидиом, шт./га							
9	30	7	46	28	31	3	62
воздушно-сухая биомасса, кг/га							
8.5	9.0	5.3	22.8	10.1	6.7	3.9	20.7
значения индексов Шеннона (H) по числу базидиом							
1.52	0.96	1.17	1.27	0.79	0.77	1.35	0.92
значения индексов Шеннона (H) по биомассе базидиом							
1.34	1.29	1.18	1.54	1.23	0.91	1.16	1.36

Примечание: I – 1975–1977 гг., II – 1994–1996 гг., III – 2010–2012 гг.

Значения индексов Шеннона по числу и биомассе базидиом микоризообразователей (за август) по периодам наблюдений варьировались. Наибольшие их значения как по числу, так и по биомассе базидиом грибов в ельнике приручьевом отмечены в I период. Однако в ельнике кисличном по числу базидиом максимальные их значения отмечены в III период, а по биомассе базидиом – в I период наблюдений. В целом за три периода наблюдений наибольшие значения индексов Шеннона как по числу, так и по биомассе базидиом отмечены в ельнике приручьевом. Следовательно, за все периоды наблюдений биота эктомикоризных грибов ельника приручьевого являлась более разнообразной и ее составляющие наиболее выровнены.

Таким образом, в ельнике приручьевом, по сравнению с ельником кисличным, для большего числа видов эктомикоризных грибов были более благоприятные и разнообразные условия для развития их базидиом, а в ельнике кисличном – лишь для некоторых видов, которые массово появлялись в каждый из периодов исследований.

В изучаемом биогеоценозе по годам наблюдений выявлено немного статистически значимых корреляций характеристик микобиоты эктомикоризных грибов с погодными условиями текущего года. Так, с ростом средней месячной температуры воздуха в июне прослеживается увеличение суммарной биомассы базидиом микоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$) (рис. 5). Средняя температура воздуха и сумма осадков за август не влияет на количество и биомассу базидиом эктомикоризных грибов в разные годы наблюдений.

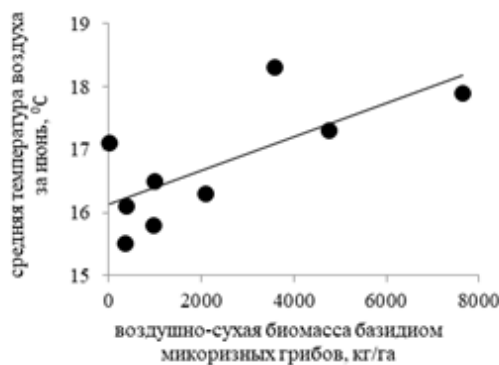


Рис. 5. Диаграмма рассеяния средней температуры воздуха за июнь и воздушно-сухой биомассы базидиом эктомикоризных грибов, кг/га ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$)

[Scatter diagram of average air temperature for June and air-dry biomass of basidiomes of ectomycorrhizal fungi, kg/ha ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$)]

В результате анализа данных по декадам наблюдений (август), т. е. во время учета базидиом, установлено, что метеорологические показатели по декадам августа оказывали слабое влияние на биоту эктомикоризных грибов во всех исследуемых еловых лесах. По декадам исследований были отмечены корреляции только средней силы (r_s от 0.30 до 0.70; или r_s от -0.30 до -0.70 ; при $p < 0.05$), а сильных статистически значимых корреляций по декадам наблюдений не было выявлено во всех исследуемых ценозах (табл. 5).

Таблица 5

Коэффициенты корреляции Спирмена по декадам августа в исследуемых ценозах
[Spearman correlation coefficients on the decades of August in the investigate cenoses]

Характеристики биоты эктомикоризных грибов по декадам августа	Средняя температура воздуха в I декаде августа	Средняя температура воздуха во II декаде августа	Средняя температура воздуха в III декаде августа	Сумма осадков в I декаде августа	Сумма осадков во II декаде августа	Сумма осадков в III декаде августа
ельник приручьевой						
Число базидиом, шт./га	-0.34	-0.41	0.07	0.55	0.26	-0.58
Биомасса базидиом, г/га	0.03	-0.33	-0.07	0.33	0.43	-0.20
ельник кисличный						
Число базидиом, шт./га	-0.29	-0.60	-0.23	0.58	0.10	-0.38
Биомасса базидиом, г/га	-0.07	-0.44	-0.25	0.21	0.09	-0.39

Примечание: жирным цветом отмечены коэффициенты с уровнем статистической значимости $p < 0.05$.

Анализируя пищевую ценность эктомикоризных грибов в еловых лесах, мы выявили, что 69 видов являлись съедобными, они обычно имели крупные плодовые тела. Несъедобными были 60 видов, имеющих небольшие размеры базидиом, либо обладающих неприятным запахом и вкусом. Ядовитых грибов обнаружено 10 видов.

Заключение

В еловых лесах за все время исследований (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) выявлено 139 видов микоризообразователей. Видовой состав эктомикоризных грибов ельника приручьевого достиг 124 видов (24 рода, 9 семейств), а ельника кисличного – 80 видов (18 родов, 7 семейств). Лидирующими по числу видов эктомикоризных грибов за все время исследований были сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae*, *Amanitaceae* и *Boletaceae*, что характерно для бореальной зоны. Наиболее крупными родами по числу видов грибов являются: *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius* и *Inocybe*, что характерно для лесных ценозов подзоны южной тайги. Новыми для еловых лесов в третий период наблюдений являлись 30 видов эктомикоризных грибов, из них 4 вида оказались новыми для Пермского края.

Видовой состав эктомикоризных грибов с течением времени меняется в большей степени ($J = 32$ –52), чем видовой состав сосудистых растений ($J = 69$ –88). Во всех исследуемых сообществах в течение трех периодов наблюдений большинство видов (от 72.6 до 75.0%) встречалось от 2 до 9 раз с разными интервалами, что подтверждает гипотезу о наличии мицелиального континуума во времени. Некоторые виды эктомикоризных грибов (2–3%) были постоянными и встречались ежегодно. Следовательно, для выявления всех видов грибов необходимы длительные и стационарные наблюдения. По мере обнаружения новых видов эктомикоризных грибов между биогеоценозами происходит сближение их видового состава ($J = 47$), что свидетельствует о наличии мицелиального континуума в пространстве.

В еловых лесах по периодам наблюдений число доминирующих видов эктомикоризных грибов варьировало как по числу базидиом (от 2 до 7 видов), так и по биомассе базидиом (от 3 до 7 видов). Их доля в составе биоты всех микоризообразователей за все время наблюдений всегда составляла более 50% как по числу, так и по биомассе базидиом. Видовой состав доминантов по периодам наблюдений как по числу ($J = 0$ –50), так и по биомассе базидиом ($J = 0$ –33) подвергался большей трансформации, в отличие от всей биоты эктомикоризных грибов.

Продуктивность эктомикоризных агарикоидных грибов в исследуемых ценозах различается по годам наблюдений и зависит от изменения погодных условий текущего года. В целом за все периоды наблюдений наибольшее число базидиом зафиксировано для ельника кисличного, а наибольшая биомасса базидиом – для ельника приручьевого. Для биоты эктомикоризных грибов как по числу, так и по биомассе базидиом за все периоды наблюдений более благоприятным являлся ельник приручьевого, т. к. биота микоризообразователей ельника приручьевого была более разнообразна и ее составляющие наиболее вы-

ровнены ($H = 1.27; 1.54$). Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» эктомикоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$). Средняя месячная температура воздуха и сумма осадков за август по годам наблюдений в рамках нашего исследования не влияет на «продуктивность» микоризообразователей данных ценозов.

Среди 139 видов эктомикоризных грибов, выявленных в еловых лесах 69 являются съедобными, 60 – несъедобны, и 10 – ядовиты.

Список источников

1. Воронина Е.Ю. Симбиотрофные макромицеты и эктомикоризы основных пород в сложных ельниках на территории лесного массива Звенигородской биологической станции Московского государственного университета // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 3. С. 10–18. EDN: MPTUFX.
2. Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
3. Иванов А.И. Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок Boletales. Пенза, 2014. 178 с. ISBN: 978-5-94338-660-2. EDN: VYHVNХ.
4. Иванов А.И. Плодоношение агарикомицетов (Agaricomycetes) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, вып. 4. С. 219–229. EDN: WHJOFH.
5. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминых и др.; под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с. ISBN: 5-93824-074-3. EDN: VYCNOF.
6. Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314. EDN: TZNLZV.
7. Леонтьев Д.В. Флористический анализ в микологии. Харьков: ПП РанокНТ, 2008. 110 с.
8. Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с. EDN: QDXDZT.
9. Новожилов Ю.К. и др. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т. 8, № 2. С. 202–215. EDN: WKNRHP.
10. Переведенцева Л.Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с. EDN: NLOSAD.
11. Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981. 231 с.
12. Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз. М.: КМК, 2012. 776 с. ISBN: 978-5-87317-861-2. EDN: QKVAWZ.
13. Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты: аннотированные списки видов. СПб, 1996. 59 с.
14. Сукачев В.Н., Зонн Е.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
15. Трухачева Н.В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 384 с. ISBN: 978-5-9704-2133-8. EDN: THVXOF.
16. Фомина Е.А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Карельского перешейка (Ленинградская область). Видовое разнообразие // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 43–51.
17. Фомина Е.А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2000. 22 с. EDN: QDBOYL.
18. Шишигин А.С. Мониторинг агарикоидных базидиомицетов в некоторых типах коренных и производных лесов подзоны южной тайги (Пермский край): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2021. 20 с.
19. Шубин В.И. Значение симбиоза и содержания в почве азота для плодоношения эктомикоризных грибов. I. Значение симбиоза // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, вып. 2. С. 130–136. EDN: OJARAJ.
20. Шубин В.И. О плодоношении эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, № 1. С. 29–32. EDN: KJVPLX.
21. Bochs G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. Bd. 80, № 1. S. 1–100.
22. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change in the Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of Perm Oblast (Southern Taiga Subzone) // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, Iss. 5. P. 600–609. DOI: 10.1134/S1995425518050050. EDN: YHYMHO.

23. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Krai // *Contemporary Problems of Ecology*. 2020. Vol. 13, iss. 6. P. 484–493. DOI: 10.1134/S1995425520060050. EDN: AZSCNY.
24. Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales) // *Kleine Kryptogamenflora*. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York, 1983. 533 s.
25. MycoBank Database [Электронный ресурс]. URL: <http://www.mycobank.org> (дата обращения: 04.01.2025).
26. Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot // *Mycological Research*. 2001. Vol. 105, № 5. P. 515–523. DOI: 10.1017/S0953756201004154. EDN: FOKYVZ.
27. Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna // *Mycological Research*. 2003. Vol. 107, № 5. P. 632–640. DOI: 10.1017/S0953756203007767. EDN: FOLFNL.

References

1. Voronina E.Yu. [Symbiotrophic macromycetes and ectomycorrhiza of the main species located in the forest area of the Zvenigorod biological station of Moscow State University]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 38, Iss. 3 (2004): pp. 10-18. (In Russ.).
2. Graig-Smith P. *Količestvennaja ekologija rastenij* [Quantitative ecology of plants]. Moscow, Mir Publ., 1967. 359 p. (In Russ.).
3. Ivanov A.I. *Agarikomicety Privolžskoj vozvyšennosti. Porjadok Boletales* [Agarics of the Volga upland. Order Boletales]. Penza, PPD PSAA Publ., 2014. 178 p. (In Russ.).
4. Ivanov A.I. [The impact of solar magnetic activity cycles and weather conditions on the abundance and diversity of agaricomycetes in natural communities in Penza Region]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 50, Iss. 4 (2016): pp. 219-229. (In Russ.).
5. Ovesnov S.A. (ed.) *Illjustrirovannyj opredelitel rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyy mir Publ., 2007. 743 p. (In Russ.).
6. Kovalenko A. E. [An ecological review of fungi from the orders Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales in the mountain forests of the Central part of the Northwest Caucasus]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 14, Iss. 2 (1980): pp. 300-314. (In Russ.).
7. Leontyev D.V. *Florističeskij analiz v mikologii* [Floristic analysis in mycology]. Kharkiv, PP Ranok-NT Publ., 2008. 110 p. (In Russ.).
8. Morozova O.V. *Agarikoidnye bazidiomicety podzony južnoj tajgi Leningradskoj oblasti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Agaricoid basidiomycetes of the southern taiga subzone of the Leningrad Region. Abstract PhD]. St-Peterburg, 2001. 27 p. (In Russ.).
9. Novozhilov Yu.K. et al. [Hidden diversity of fungi and funguslike protists in natural ecosystems: problems and prospects]. *Biosfera*. V. 8, No. 2 (2016): pp. 202-212. (In Russ.).
10. Perevedentseva L.G. *Biota i ekologija agarikoidnych bazidiomicetov Permskoj oblasti. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Biota and ecology of agaricoid basidiomycetes of Perm region. Abstract Doct. Diss.]. Moscow, 1999. 48 p. (In Russ.).
11. Selivanov I.A. *Mikosimbioz kak forma konsortivnyh svyazej v rastitel'nom pokrove Sovetskogo Sojuza* [Mycosymbiotrophism as a form of consortial relationships in the vegetation cover of the Soviet Union]. Moscow, Nauka Publ., 1981. 231 p. (In Russ.).
12. Smith S.E., Read D.J. *Mikoriznyj simbioz* [Mycorrhizal Symbiosis]. Moscow, KMK Publ., 2012. 776 p. (In Russ.).
13. Stolyarskaya M.V., Kovalenko A.E. *Griby Nižnesvirskogo zapovednika. Vyp. 1. Makromicety: annotirovannye spiski vidov* [Mushrooms of Nizhnesvirsky reserve. V. 1. Macromycetes: annotated checklist]. St-Peterburg, 1996. 59 p. (In Russ.).
14. Sukachev V.N., Zonn E.V. *Metodičeskije ukazanija k izučeniju tipov lesa* [Methodical manual to the study of forest types]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).
15. Trukhacheva N.V. *Matematičeskaja statistika v medicobiologičeskich issledovanijach s primeneniem paketa Statistica* [Mathematical statistics in biomedical research using the Statistica package]. Moscow, GEOTAR-Media Publ., 2013. 384 p. (In Russ.).
16. Fomina E.A. [Ectomycorrhizal fungi of spruce forests of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Species diversity] *Mikologija i fitopatologija*. V. 35, Iss. 1 (2001): pp. 43-51. (In Russ.).
17. Fomina E.A. *Ektomikoriznye griby elovych lesov Leningradskoj oblasti: avtoref. diss. cand. biol. nauk* [Ectomycorrhizal fungi of spruce forests of the Leningrad region. Abstract PhD]. St-Peterburg, 2000. 22 p. (In Russ.).

18. Shishigin A.S. *Monitoring agarikoidnykh bazidiomicetov v nekotorykh tipakh korennykh i proizvodnykh lesov podzony južnoj tajgi (Permskij kraj): avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Monitoring of agaricoid basidiomycetes in some types of primary and secondary forests of the southern taiga subzone (Perm Krai). Abstract PhD]. Moscow, 2021. 20 p. (In Russ.).
19. Shubin V.I. [The Importance of Symbiosis and Nitrogen Content in Soil for Fruiting of Ectomycorrhizal Fungi. I. The Importance of Symbiosis]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 44, Iss. 2 (2010): pp. 130-136. (In Russ.).
20. Shubin V.I. [On fruiting of ectomycorrhizal fungi]. *Chvojnye boreal'noj zony*. V. 26, No. 1 (2009): pp. 29-32. (In Russ.).
21. Bochs G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary. *Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. Bd. 80, No. 1 (1960): pp. 1-100.
22. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change in the Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of Perm Oblast (Southern Taiga Subzone). *Contemporary Problems of Ecology*. V. 11, Iss. 5 (2018): pp. 600-609.
23. Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Krai. *Contemporary Problems of Ecology*. V. 13, Iss. 6 (2020): pp. 484-493.
24. Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). *Kleine Kryptogamenflora*. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York, 1983. 533 S.
25. MycoBank Database. Available at: <http://www.mycobank.org> (accessed 04.01.2025).
26. Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research*. V. 105, No. 5 (2001): pp. 515-523.
27. Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna. *Mycological Research*. V. 107, No. 5 (2003): pp. 632-640.

Статья поступила в редакцию 13.01.2025; одобрена после рецензирования 30.01.2025; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 13.01.2025; approved after reviewing 30.01.2025; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

А. С. Шишигин – канд. биол. наук, доцент кафедры анатомии, физиологии, химии и безопасности жизнедеятельности;

В. С. Боталов – канд. биол. наук, доцент кафедры ботаники и генетики растений.

Information about the authors

A. S. Shishigin – candidate of biological sciences, associate professor of the Department of anatomy, physiology, chemistry and life safety;

V. S. Botalov – candidate of biological sciences, associate professor of the Department of botany and genetics of plants.

Вклад авторов:

Шишигин А. С. – сбор и обработка материала; определение грибов; написание исходного текста.

Боталов В. С. – сбор материала; доработка текста.

Contribution of the authors:

Shishigin A. S. – collection and processing of material; identification of mushrooms; writing of the original text.

Botalov V. S. – collection of material; revision of the text.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

Научная статья

УДК 615.9/579.222/571.27/612.35

UDN YBRDWZ

doi: 10.17072/1994-9952-2025-1-103-115



Анализ влияния бифенила, хлор/хлоргидроксифенилов и продуктов их биотрансформации на иммунный ответ и морфофункциональное состояние печени

С. В. Гейн¹, Д. О. Егорова¹, Н. А. Королев¹, Н. П. Логинова²,
Т. И. Горбунова³, Е. С. Наговицина⁴

¹ Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

² Пермский государственный медицинский университет им. Е.А. Вагнера, Пермь, Россия

³ Институт органического синтеза им. И.Я. Постовского УрО РАН, Екатеринбург, Россия

⁴ Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

Автор, ответственный за переписку: Дарья Олеговна Егорова, daryao@rambler.ru

Аннотация. Установлено, что бифенил и ПХБ 12 (3,4-дихлорбифенил) угнетали гуморальный иммунитет, снижая количество антителообразующих клеток в селезенке. После микробной деградации исследуемых соединений штаммом *Rhodococcus ruber* 25 в течение 7 и 14 сут метаболиты ПХБ 12 и бифенила продолжали оказывать угнетающее влияние на количество антителообразующих клеток. Смесь Р, представляющая собой смесь хлорированных и гидроксированных производных бифенила, не влияла на гуморальный ответ, но стимулировала клеточноопосредованный ответ, этот эффект нивелировался после микробной деградации. Гистологические исследования показали, что бифенил, ПХБ 12 и смесь Р в печени приводили к развитию хронического гепатита с признаками жировой и очаговой гидропической (центрлобулярной) дистрофии гепатоцитов. Имелась реакция со стороны сосудов в виде полнокровия с признаками гемолиза эритроцитов. Наблюдались явления периваскулярной лимфогистиоцитарной инфильтрации. Под воздействием метаболитов, образованных в процессе деградации исследуемых соединений штаммом *R. ruber* Р25 в течении 7–14 дней, в печени сохранялись дистрофические изменения в гепатоцитах (без некровоспалительной реакции), и развивались признаки репаративной регенерации.

Ключевые слова: бифенил, ПХБ, гуморальный иммунитет, клеточноопосредованный иммунитет, *Rhodococcus*

Для цитирования: Анализ влияния бифенила, хлор/хлоргидроксифенилов и продуктов их биотрансформации на иммунный ответ и морфофункциональное состояние печени / С. В. Гейн, Д. О. Егорова, Н. А. Королев, Н. П. Логинова, Т. И. Горбунова, Е. С. Наговицина // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 1. С. 103–115. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-103-115>.

Благодарности: исследование выполнено в рамках гос. задания 12402050027-7 «Изучение механизмов регуляции клеток иммунной системы и разработка методов их оценки в норме и патологии»; синтетическая часть выполнена в рамках госзадания 124020500047-5 при поддержке ЦКП «САОС».

IMMUNOLOGY

Original article

Analysis of the influence of biphenyl, chlorinated/chlorohydroxybiphenyls, and their biotransformation products on the immune response and morphofunctional state of the liver

S. V. Gein¹, D. O. Egorova¹, N. A. Korolev¹, N. P. Loginova², T. I. Gorbunova³,
E. S. Nagovitsyna⁴

¹ Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch of RAS, Perm, Russia

² Wagner Perm State Medical University, Perm, Russia

³ I.Ya. Postovsky Institute of Organic Synthesis Ural Branch of RAS, Yekaterinburg, Russia

⁴ Perm State University, Perm, Russia

Corresponding author: Darya O. Egorova, daryao@rambler.ru

Abstract. It has been established that biphenyl and PCB 12 (3,4-dichlorobiphenyl) suppressed humoral immunity by reducing the number of antibody-producing cells in the spleen. After microbial degradation of the investigated compounds by the *Rhodococcus ruber* 25 strain over 7 and 14 days, the metabolites of PCB 12 and biphenyl continued to exert an inhibitory effect on the number of antibody-producing cells. Mixture R, consisting of chlorinated and hydroxylated derivatives of biphenyl, did not influence the humoral response but stimulated the cell-mediated response; this effect was negated following microbial degradation. Histological studies indicated that biphenyl, PCB 12, and mixture R led to the development of chronic hepatitis in the liver, characterized by signs of fatty and focal hydropic (centrolobular) dystrophy of hepatocytes. Vascular responses were observed, including congestion with signs of hemolysis of erythrocytes. Perivascular lymphohistiocytic infiltration was noted. Under the influence of metabolites formed during the degradation of the investigated compounds by the *R. ruber* P25 strain over 7 to 14 days, dystrophic changes in hepatocytes persisted (without necro-inflammatory reaction), and signs of reparative regeneration developed.

Keywords: biphenyl, PCB, humoral immunity, cell-mediated immunity, *Rhodococcus*

For citation: Gein S. V., Egorova D. O., Korolev N. A., Loginova N. P., Gorbunova T. I., Nagovitsyna E. S. [Analysis of the influence of biphenyl, chlorinated/chlorohydroxybiphenyls, and their biotransformation products on the immune response and morphofunctional state of the liver]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2025): pp. 103-115. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-1-103-115>.

Acknowledgments: the study was carried out within the framework of the government task 12402050027-7 "Study of the mechanisms regulating immune system cells and the development of methods for their assessment in normal and pathological conditions."; the synthetic part was completed within the framework of state assignment 124020500047-5 with the support of the Center for Collective Use "SAOS".

Введение

Проблема токсического воздействия на организм человека и животных соединений органического синтеза является одной из наиболее актуальных в настоящее время. Особое внимание уделяется веществам, включенным, согласно Стокгольмской конвенции, в группу стойких органических загрязнителей (СОЗ), а также их производным, образующимся под действием природных экосистем [Final act ..., 2001]. Анализ научных библиотек, в том числе PubMed и Web of Science, за период с 2015 по 2021 гг. по ключевым словам «полихлорированные бифенилы» (входят в группу СОЗ), «ПХБ», «Aroclor» выявил более 60 тысяч научных сообщений, среди них 1586 статей, посвященных изучению влияния ПХБ и их производных на организм человека и животных [Carlson et al., 2023].

ПХБ – группа веществ 2 класса опасности, состоящая из 209 соединений, отличающихся количеством хлорных заместителей в молекуле и их расположением. ПХБ выпускались в промышленных масштабах в виде коммерческих смесей, содержащих 40–70 конгенов [Erickson, Kaley, 2011]. Область применения ПХБ была чрезвычайно широкой, что привело к загрязнению данными веществами обширных территорий. Характерными особенностями ПХБ являются устойчивость к воздействию внешних факторов среды, растворимость в органических растворителях (в том числе в жирах), способность к биоаккумуляции и сорбции на различных поверхностях [Murinová, Dergová, 2014; Reddy et al., 2019; Devi, 2020].

Рядом исследований установлено, что ПХБ поступают в организм животных и человека, поднимаясь по пищевым цепям, а также в ингаляционной форме при проникновении в организм с мелкими частицами пыли [Frossard et al., 2023; Simpson et al., 2024; Ling et al., 2024]. Кроме того, дети, проживающие на территориях с высоким уровнем загрязнения, в первые годы жизни получают ПХБ с молоком матери [Guo et al., 2023]. ПХБ негативно влияют практически на все органы и системы человека и животных. Известно, что хроническое отравление ПХБ приводит к нарушениям нервной, репродуктивной и иммунной систем, генетическим поражениям, канцерогенезу [Spector et al., 2014; Ermler et al., 2022; Carlson et al., 2023; Guo et al., 2023; Tam et al., 2023; Miletić et al., 2023; Wu et al., 2024].

В последнее время появились данные о возможной природной трансформации ПХБ до гидроксипроизводных, которые являются вторичными поллютантами [Camara et al., 2004; Passatore et al., 2014; Tehrani, Van Aken, 2014; Sun et al., 2016, 2018; Li et al., 2019]. Находясь длительное время в почве, ПХБ выступают селективным фактором для отбора микроорганизмов, обладающих ферментативными системами окисления данных веществ. Под воздействием специфичных моно- и диоксигеназ, выявленных у штаммов родов *Pseudomonas*, *Rhodococcus*, *Burkholderia* и ряда других, происходит образование моно- или дигидроксилированных производных ПХБ [Parales, Resnick, 2006; Fukuda, 2014; Goto et al., 2018; Sun et al., 2018; Agulló et al., 2019]. Показано, что в организме человека также возможно образование моногидроксипроизводных ПХБ [Ludewig 2013; Yabu et al., 2022]. Период полувыведения гидроксильных производных сопоставим с таковым для исходных ПХБ (от 1 до 20 лет) [Rengelshausen et al., 2023]. При этом данные вещества не менее опасны для человека и животных, чем негидроксилированные ПХБ [Ludewig 2013; Rengelshausen et al., 2023].

В большинстве работ показано, что негативный эффект оказывают либо смеси ПХБ, либо высокохлорированные бифенилы. Так, на примере популяции, длительно проживающей на ПХБ-загрязненной территории, показано, что иммуносупрессия развивается в результате снижения пролиферации Т-лимфоцитов под воздействием смеси ПХБ [Hall et al., 2018]. Присутствие в организме ПХБ 126 (пентахлорированный бифенил) вызывало снижение функций гуморального и клеточноопосредованного иммунитета [Duffy et al., 2002]. Однако остается открытым вопрос о влиянии низкохлорированных бифенилов и их производных на отдельные органы и системы млекопитающих.

Цель работы – оценить влияние бифенила и его производных, содержащих 1-2 хлор- и/или гидроксигруппы, на показатели гуморального и клеточноопосредованного иммунитета, а также на гистологическую картину печени до и после микробной трансформации штаммом *Rhodococcus ruber* P25.

Материалы и методы исследования

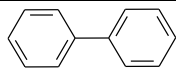
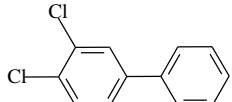
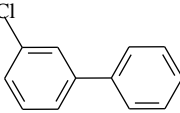
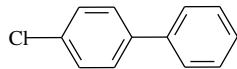
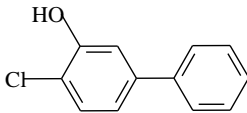
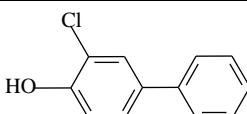
В качестве объекта исследования служили мыши породы Swiss, массой приблизительно 18–23 г обоих полов. Животные содержались в условиях лабораторного вивария с 12-часовым циклом освещения, двухразовым питанием натуральным кормом в количестве, соответствующем суточным нормам, при неограниченном доступе к воде. Эксперименты были проведены в соответствии с рекомендациями и этическими нормами, указанными в «Европейской конвенции по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей» [Страсбург, 1986].

Штамм-деструктор *Rhodococcus ruber* P25 (ВКМ Ас-3025, ИЭГМ896) – представитель аэробных, грамположительных, неспорообразующих, неподвижных бактерий, характеризующийся высокой биodeградативной активностью в отношении хлорированных и гидроксильированных бифенилов [Плотникова и др., 2012; Egorova et al., 2020, Gorbunova et al., 2021].

В работе использованы аналитически чистые (>98%) бифенил («ACROS-Organics», США), 3,4-дихлорбифенил (ПХБ 12) (ИОС УрО РАН, Россия), смесь Р (в составе 3-хлорбифенил, 4-хлорбифенил, 3-гидрокси-4-хлорбифенил, 4-гидрокси-3-хлорбифенил) (ИОС УрО РАН, Россия) (табл. 1) [Егорова и др., 2021].

Таблица 1

Химическая характеристика исследуемых соединений
[Chemical characterization of the studied compounds]

Наименование		Молекулярная формула	Структурная формула	Молярная масса, г/моль	Растворимость	
					H ₂ O	жиры
Бифенил		C ₁₂ H ₁₀		154.21	—	+
ПХБ 12		C ₁₂ H ₈ O ₂		223.10	—	+
Смесь Р						
1.68%	ПХБ 2	C ₁₂ H ₉ Cl		188.66	—	+
	ПХБ 3	C ₁₂ H ₉ Cl		188.66	—	+
98.42%	3-гидро- кси- 4-хлор- бифенил	C ₁₂ H ₉ ClO		204.66	±	+
	3-хлор- 4-гидро- кси- бифе- нил	C ₁₂ H ₉ ClO		204.66	±	+

Бактериальную деструкцию бифенила, ПХБ 12 и смеси Р проводили согласно [Egorova et al., 2020]. Культуральную среду с продуктами деградации очищали от бактериальных клеток центрифугированием (центрифуга miniSpin, «Eppendorf», Германия) при 10 000 об/мин в течение 3 мин. Метаболиты деструк-

ции бифенила и его хлор(гидрокси)производных определяли в культуральной жидкости методами спектрофотометрии и высокоэффективной жидкостной хроматографии согласно [Egorova et al., 2020; Егорова и др., 2021]. Присутствие исходных соединений контролировали методом газовой хроматографии с масс-селективным детектором согласно [Egorova et al., 2020; Егорова и др., 2021]. Отбор культуральной среды производили на 7 и 14 сутки культивирования.

Моделирование метаболических путей трансформации бифенила, ПХБ 12 и соединений, входящих в состав смеси Р, осуществляли на основании полученных экспериментальных результатов и международных баз данных: Brenda (<http://www.brenda-enzymes.info>), KEGG (<http://www.genome.jp>), ExplorEnz (<http://www.enzyme-database.org>), GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>). Для визуализации метаболических путей использован пакет программ ACDLabs Freeware.

В ходе работы оценивали воздействие бифенила, ПХБ 12, смеси Р, а также продуктов их бактериальной деструкции, присутствующих в культуральной среде на 7 и 14 сутки, на показатели адаптивного и врожденного иммунитета.

Исследуемые вещества вводили мышам перорально, в кукурузном масле, последовательно, через день, в дозировке 100 мг/кг, в течение 24 дней. Выбор дозировки основан на материалах литературных источников [Руководство ..., 2012].

Мыши были разделены на следующие группы:

- 1-я группа – контрольная, мышам из этой группы перорально вводили чистое кукурузное масло;
- 2-я группа – вводили перорально бифенил (подгруппа А), в кукурузном масле, и продукты его микробной деструкции (подгруппа Б – 7 суток деструкции, подгруппа В – 14 суток деструкции);
- 3-я группа – вводили перорально ПХБ 12 (подгруппа А), в кукурузном масле, и продукты его микробной деструкции (подгруппа Б – 7 суток деструкции, подгруппа В – 14 суток деструкции);
- 4-я группа – вводили перорально смесь Р (подгруппа А), в кукурузном масле, и продукты ее микробной деструкции (подгруппа Б – 7 суток деструкции, подгруппа В – 14 суток деструкции).

На 19-ый день эксперимента животных иммунизировали эритроцитами барана в брюшную полость в концентрации 10^8 клеток в 200 мкл физиологического раствора для индукции гуморального иммунитета в селезенке. На 24-ый день мышам вводили разрешающую дозу эритроцитов барана под кожу левой стопы и аналогичный объем физиологического раствора (0,9%-ный раствор NaCl), под кожу правой стопы, для индукции реакции гиперчувствительности замедленного типа (ГЗТ). На 25-ый день животных выводили из эксперимента методом декапитации под эфирным наркозом. Гуморальный иммунный ответ оценивали по количеству антителообразующих клеток (АОК) методом локального гемолиза в геле агарозы по методу Эрне [Jerne, Nordin, 1963]. Выраженность реакции ГЗТ оценивали путем измерения отека лапы по индексу массы.

Для оценки гистологического состояния печени орган фиксировали в 10%-ном нейтральном формалине на фосфатном буфере (рН 7.2) и заливали в парафин «Гистомикс». Гистологические препараты готовили по стандартным гистологическим методикам. Для оценки общей морфологической картины срезы (толщина 4–5 мкм) окрашивали гематоксилином и эозином.

Статистический анализ полученных результатов проводили с использованием непарного t-критерия Стьюдента. Данные представляли в виде средней и стандартной ошибки ($M \pm m$).

Результаты и их обсуждение

В результате проведенного исследования установлено, что незамещенный бифенил снижает количество АОК в селезенке по относительным показателям ($\text{Log}_{10}\text{АОК/млн}$) (табл. 2). Появление двух атомов хлора у 3 и 4 углеродных атомов одного из колец молекулы бифенила (ПХБ 12) приводит к увеличению токсичности соединения, что выражается в угнетении антителообразования по всем исследуемым показателям, в том числе в снижении количества ядросодержащих клеток (ЯСК/орган) (табл. 2). Отметим, что смесь Р, в составе которой присутствуют моноклорированные и моноклор-моногидроксипроизводные бифенила, не оказывает влияния на количество антителообразующих клеток, однако достоверно снижает количество ядросодержащих клеток (табл. 2).

Как видно из табл. 2, деградация бифенила и ПХБ 12 в течение 7 суток штаммом *Rhodococcus ruber* P25 (*R. ruber* P25) (табл. 2) не приводила к изменению направленности эффекта в отношении количества АОК в селезенке, оно оставалось сниженным по сравнению с контролем как по абсолютным, так и по относительным показателям, однако нивелировала индуцированное ПХБ 12 и смесью Р угнетение в селезенке количества ядросодержащих клеток.

После 14 суток деградации исследуемых соединений штаммом *R. ruber* P25 метаболиты ПХБ 12 и бифенила продолжали оказывать угнетающее влияние на количество антителообразующих клеток, а также ПХБ 12 снижал клеточность селезенки. Помимо этого, метаболиты после 14 суток деградации смеси Р штаммом *R. ruber* P25 достоверно снижали в селезенке количество ядросодержащих клеток.

Таблица 2

Влияние бифенила, ПХБ 12, смеси Р и продуктов их микробной деградации на количество АОК в селезенке

[The effect of biphenyl, PCB 12, mixture of P and products of their microbial degradation on the amount of PFC (plaque forming cells) in the spleen]

Воздействие	Log ₁₀ АОК/млн	Log ₁₀ АОК/орг	ЯСК/орган
До биодеструкции			
Контроль (n=8)	2.40±0.05	4.90±0.07	348.00±31.99
Бифенил (n=8)	2.05±0.19*	4.40±0.17	277.60±33.85
ПХБ 12 (n=6)	1.90±0.16*	4.30±0.13*	229.44±35.67*
Смесь Р (n=8)	2.40±0.05	4.80±0.05	228.15±11.23*
7 сут деструкции			
Контроль (n=15)	2.43±0.04	4.71±0.08	235.41±36.94
Бифенил (n=8)	1.54±0.32*	3.73±0.23*	176.20±37.67
ПХБ 12 (n=10)	1.50±0.34*	3.75±0.32*	190.40±36.74
Смесь Р (n=8)	2.02±0.20	4.33±0.20	205.87±23.23
14 сут деструкции			
Контроль (n=8)	2.29±0.12	4.62±0.14	235.40±36.45
Бифенил (n=8)	1.77±0.34	3.98±0.19*	196.16±87.83
ПХБ 12 (n=8)	1.62±0.40	3.53±0.42*	81.92±4.84*
Смесь Р (n=8)	2.18±0.27	4.19±0.28	105.92±9.70*

Примечание: АОК — антителообразующие клетки. *p < 0.05 по сравнению с контролем по непарному t-критерию Стьюдента.

При анализе влияния бифенила, ПХБ 12, смеси Р и продуктов их микробной деградации на клеточно-опосредованный иммунитет (табл. 3) были получены следующие результаты. Бифенил, ПХБ 12 и продукты их биодegradации не влияли на выраженность реакции ГЗТ, в то же время введение мышам смеси Р приводило к стимуляции данного показателя по сравнению с контрольными животными. Разложение смеси Р штаммом *R. ruber* P25 в течении как 7, так и 14 суток приводило к нивелированию стимулирующего действия соединений смеси.

Таблица 3

Влияние бифенила, ПХБ 12, смеси Р и продуктов их микробной деградации на выраженность реакции ГЗТ в селезенке

[The effect of biphenyl, PCB 12, mixture of P and products of their microbial degradation on the severity of the DTH reaction in the spleen]

Индекс реакции (%)	Контроль	Бифенил	ПХБ12	Смесь Р
Без деградации	23.63±1.85	28.55±3.14	22.69±2.01	32.84±3.94*
7 сут	24.52±2.67	29.35±3.27	32.58±3.77	24.18±3.30
14 сут	23.61±5.65	11.96±4.81	13.327±2.81	17.76±3.02

Примечание: *p < 0.05 по сравнению с контролем по непарному t-критерию Стьюдента.

В результате анализа культуральной среды установлено, что при биодеструкции бифенила детектируется только бензойная кислота (БК) (табл. 4). Однако при разложении ПХБ 12 и смеси Р в среде обнаруживаются гидрокси-оксо-фенил-гексадиеновые кислоты (ГОФДК) с заместителями в положениях, соответствующих начальному субстрату, хлорбензойные (ХБК), хлор-гидрокси-бензойные (ХГБК) и пентадиеновые (ПДК) кислоты. Полученные данные согласуются с опубликованными ранее [Егорова и др., 2021].

Полученные в настоящем исследовании и опубликованные ранее данные позволяют утверждать, что штамм *R. ruber* P25 осуществляет разложение исследуемых соединений по классическому «верхнему» бифенильному пути (рис. 1, 2) [Егорова и др., 2021].

Несмотря на то, что к 7 суткам деструкции количество бифенила и ПХБ 12 существенно снизилось (табл. 4), токсический эффект сохранялся (табл. 2). Можно предположить, что появление дигидрокси-производных бифенила/хлорбифенила и (хлор)бензойных кислот (ХБК/БК) вносит свой вклад в подавление процессов антителогенеза. При воздействии на организм мышей продуктами 14-ти дневной деструкции бифенила и ПХБ 12 токсический эффект сохраняется только для метаболитов ПХБ 12 (табл. 2). Исходное соединение в смеси отсутствует, однако зафиксировано значительное количество промежуточных продуктов, в том числе гидроксильированных метаболитов (табл. 4, рис. 2), что подтверждает высказан-

ное ранее предположение о токсичности образующихся при биотрансформации бифенила/ПХБ промежуточных соединений [Camara et al., 2004; Passatore et al., 2014; Tehrani, Van Aken, 2014; Sun et al., 2016, 2018; Li et al., 2019].

Таблица 4

Эффективность деструкции и формирование метаболитов при биотрансформации бифенила и его производных

[The efficiency of destruction and formation of metabolites during biotransformation of biphenyl and its derivatives]

Субстрат	Время, сут	Деструкция, %	Основные метаболиты	
			ГОФДК, о.е.	БК/ХБК/ХГБК
бифенил	7	97	0	0.1 мг/л
	14	100	0	0.3 мг/л
ПХБ 12	7	95	$\lambda_{438} = 0.120$	0.2 мг/л
	14	100	$\lambda_{438} = 0.285$	0.4 мг/л
Смесь Р	7	88	$\lambda_{436} = 0.112$ $\lambda_{438} = 0.268$	5.2×10^7 мВ·с
	14	100	$\lambda_{418} = 0.134$ $\lambda_{438} = 0.382$	4.4×10^7 мВ·с

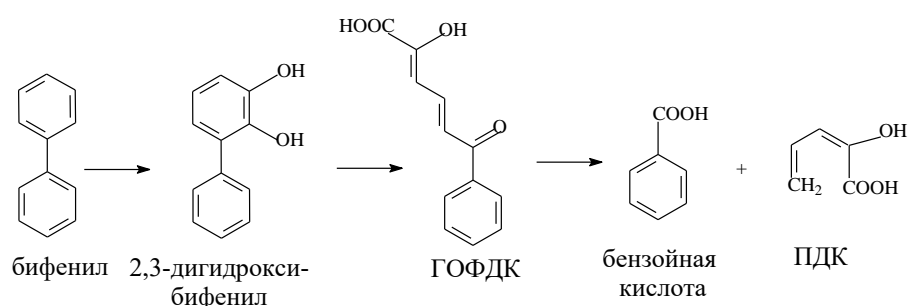


Рис. 1. Схема метаболического пути деструкции бифенила штаммом *R. ruber* P25

[Scheme of the metabolic pathway of biphenyl destruction by the *R. ruber* strain P25]

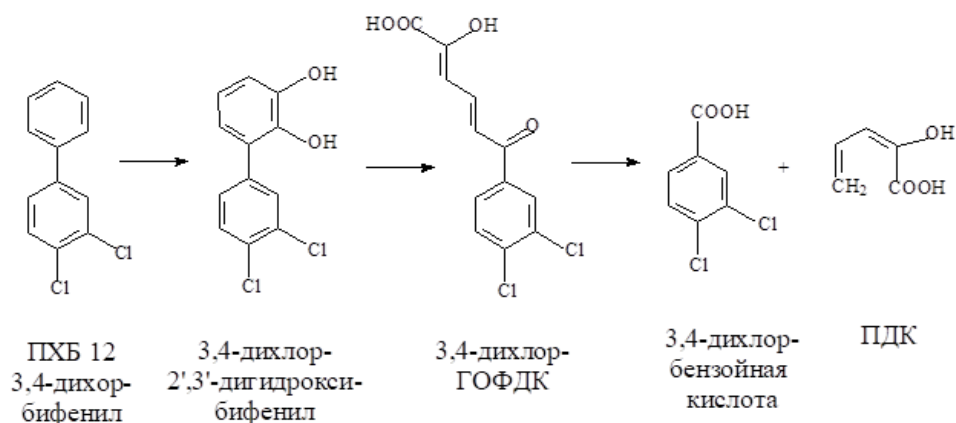


Рис. 2. Схема метаболического пути деструкции ПХБ 12 штаммом *R. ruber* P25 [Егорова и др., 2021]

[Scheme of the metabolic pathway of PCB 12 destruction by the *R. ruber* strain P25 [Егорова и др., 2021]]

Трансформация компонентов смеси Р происходит через стадии образования ди- и тригидроксилированных продуктов (рис. 3). Интересно отметить, что смесь Р, содержащая монохлорированные и монохлор-моногидрокси-бифенилы, угнетала образование ядросодержащих клеток в селезенке, не влияя на АОК, и стимулировала реакцию клеточноопосредованного иммунитета (табл. 2). Через 7 суток деструкции количество смеси Р снижается до 12% от исходного содержания, что приводит к нивелированию ранее отмеченных эффектов. Однако через 14 суток, когда в среде присутствуют только метаболиты бактериальной деструкции смеси Р, вновь отмечается угнетение в селезенке количества ядросодержащих клеток (табл. 2, 4). Данное явление может быть следствием накопления метаболитов, в том числе хлор-гидрокси-бензойных кислот, гидрокси-пентадиеновых кислот, гидроксилированных ГОФДК и тригидрокси-хлорбифенилов (рис. 3, табл. 4). Известно, что гидроксилирование продуктов биотрансформации ПХБ приводит к увеличению их водорастворимости и чувствительности к ряду детоксицирующих ферментных систем [Naraguchi et

al., 1997; Yabu et al., 2022]. Однако ферменты окисления производных ПХБ у разных видов млекопитающих отличаются по активности к одному и тому же конгенеру ПХБ и его метаболитам [Yabu et al., 2022]. Данный факт вносит дополнительные трудности при интерпретации данных о токсичности тех или иных продуктов биодеструкции ПХБ для отдельных видов млекопитающих.

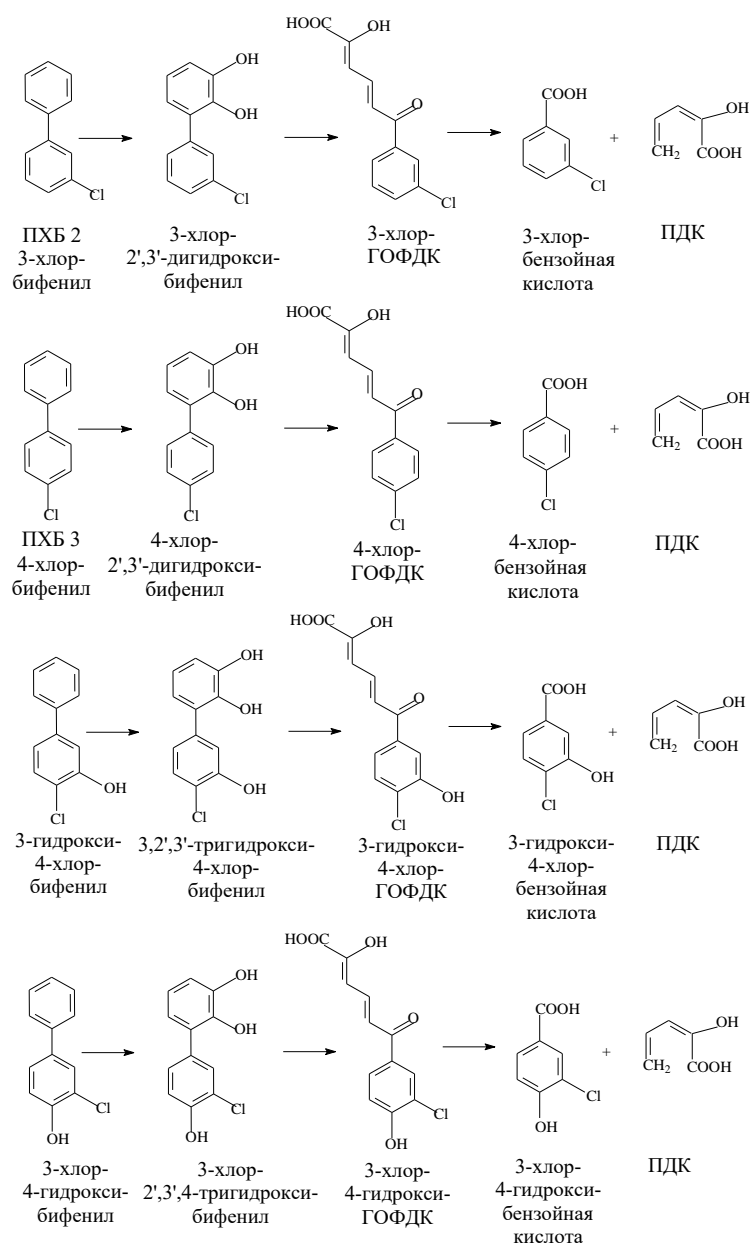


Рис. 3. Схема путей биодеструкции компонентов смеси Р штаммом *R. ruber* P25

[Scheme of the biodegradation pathways of the components of the P mixture by the *R. ruber* strain P25]

В работе [Rengelshausen et al., 2023] отмечено, что низкохлорированные бифенилы и их метаболиты могут циркулировать в клетках печени. Кроме того, низкохлорированные конгенеры ПХБ способны инициировать гепатокарциногенез у млекопитающих [Ludewig et al., 2013].

В настоящем исследовании установлено, что на фоне перорального введения бифенила, ПХБ 12 и смеси Р в печени имела место гистоморфологическая картина хронического гепатита (рис. 4), фиксировалась распространенная «пылевидная» и мелкокапельная жировая дистрофия гепатоцитов, очаговая гидропическая (центролобулярная) дистрофия гепатоцитов. В сосудах портальной системы имелись признаки застоя клеток крови. В части центральных вен долек печени наблюдались признаки выраженного переполнения кровью, явления гемолиза эритроцитов. Эндотелий был несколько увеличен в объеме, что свидетельствует о его гипертрофии. Целостность сосудистых стенок сохранена. Явлений диапедеза, геморрагий нет. Верифицируются участки периваскулярной лимфогистиоцитарной инфильтрации.

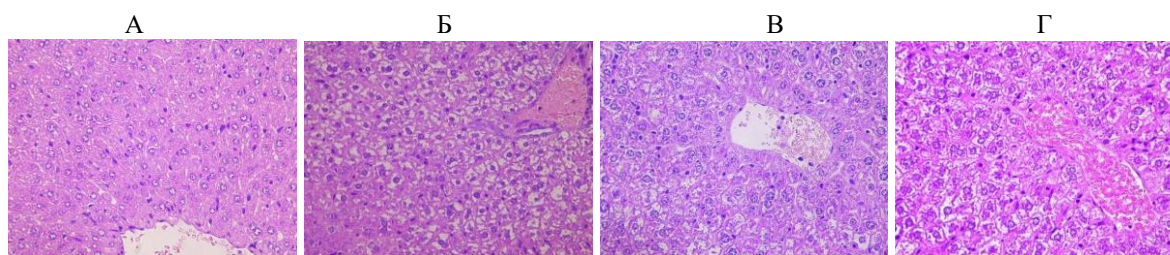


Рис. 4. Структура печени в контрольной группе (А), под воздействием бифенила (Б), ПХБ 12 (В) и смеси Р (Г). Ув. 400

[The structure of the liver in the control group (A), under the influence of biphenyl (B), PCB 12 (C) and the P mixture (D). Magnification 400]

После 7 суток деградации штаммом *R. ruber* P25 под воздействием образовавшихся метаболитов всех исследуемых соединений в печени сохранялась распространенная белковая дистрофия гепатоцитов с гидратацией цитоплазмы; мелкоочаговые дегенеративные изменения ядер гепатоцитов; повышенная пролиферативная активность гепатоцитов (рис. 5).

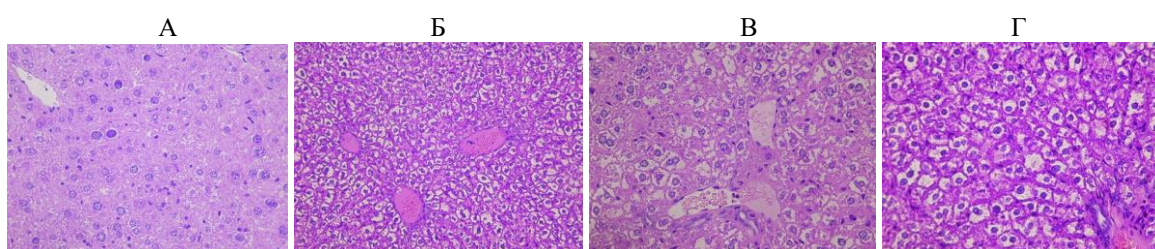


Рис. 5. Структура печени в контрольной группе (А), под воздействием бифенила (Б), ПХБ 12 (В) и смеси Р (Г) после 7 суток деградации штаммом *R. ruber* P25. Ув. 400

[The structure of the liver in the control group (A), under the influence of biphenyl (B), PCB 12 (B) and the P mixture (G) after 7 days of degradation by the *R. ruber* strain P25. Magnification 400]

После 14 суток деградации штаммом *R. ruber* P25 под воздействием образовавшихся метаболитов всех исследуемых соединений мы продолжаем наблюдать в печени распространенную белковую дистрофию гепатоцитов, мелкие фокусы некроза отдельных гепатоцитов и групп гепатоцитов без некрвоспалительной реакции, выраженный анисокариоз и увеличение количества двуядерных гепатоцитов в центральных областях печеночных долек (рис. 6).

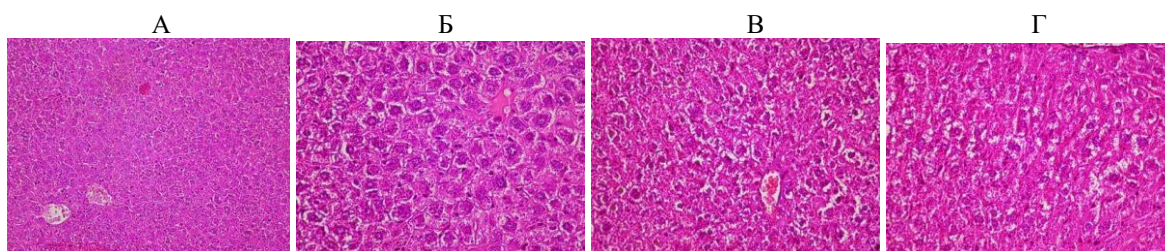


Рис. 6. Структура печени в контрольной группе (А), под воздействием бифенила (Б), ПХБ 12 (В) и смеси Р (Г) после 14 суток деградации штаммом *R. ruber* P25. Ув. 400

[The structure of the liver in the control group (A), under the influence of biphenyl (B), PCB 12 (B) and the P mixture (G) after 14 days of degradation by the *R. ruber* strain P25. Magnification 400]

Заключение

В результате проведенных исследований установлено, что бифенил, ПХБ 12 и продукты их биодеструкции, образованные под воздействием ферментативных систем штамма *Rhodococcus ruber* P25, оказывают угнетающее действие на гуморальный иммунитет млекопитающих. Напротив, смесь Р, представленная смесью монохлорированных и монохлор-моногидроксированных бифенилов, не оказывала влияния на гуморальный иммунитет, однако стимулировала клеточноопосредованный ответ. Стоит отметить, что трансформация компонентов смеси Р штаммом *R. ruber* P25 приводила к нивелированию выявленных эффектов в отношении иммунных реакций млекопитающих. Установлено, что бифенил, ПХБ 12 и смесь Р вызывают развитие хронического гепатита с признаками дистрофии гепатоцитов. Под

воздействием метаболитов, образованных при трансформации бифенила, ПХБ 12 и смеси Р штаммом *R. ruber* P25, в печени образуются дистрофические изменения в гепатоцитах (без некрвоспалительной реакции), при этом развивались признаки репаративной регенерации.

Список источников

1. Европейская конвенция по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и других научных целей // Страсбург, 1986. URL: <https://rm.coe.int/168007аба8>.
2. Егорова Д.О. и др. Моделирование структуры α -субъединицы бифенил диоксигеназы штаммов рода *Rhodococcus* и особенности деструкции хлорированных- и гидроксированных бифенилов при различных температурах // Прикладная биохимия и микробиология. 2021. Т. 57, № 6. С. 571–582. DOI: 10.31857/S0555109921060027. EDN: EDJKMB.
3. Плотникова Е.Г. др. Особенности разложения 4-хлорбифенила и 4-хлорбензойной кислоты штаммом *Rhodococcus ruber* P25 // Микробиология. 2012. Т. 81, № 2. С. 159–170. DOI: 10.1134/S0026261712020117. EDN: OWWZQP.
4. Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. Ч. 1. М.: Гриф и К, 2012. 944 с.
5. Руководство по проведению доклинических исследований лекарственных средств. Ч. 2. М.: Гриф и К, 2012. 536 с.
6. Agulló L. et al. Genetics and Biochemistry of Biphenyl and PCB Biodegradation // Rojo F. (eds) Aerobic Utilization of Hydrocarbons, Oils, and Lipids. Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology. Springer, Cham. 2019. P. 595–622. DOI: 10.1007/978-3-319-50418-6_30.
7. Camara B. et al. From PCBs to highly toxic metabolites by the biphenyl pathway // Environmental Microbiology. 2004. Vol. 6, № 8. P. 842–850. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2004.00630.x. EDN: FPHCRN.
8. Carlson L.M. et al. A systematic evidence map for the evaluation of noncancer health effects and exposures to polychlorinated biphenyl mixtures// Environmental Research. 2023. Vol. 220. Art. 115148. DOI: 10.1016/j.envres.2022.115148. EDN: AJUSEE.
9. Devi N.L. Persistent Organic Pollutants (POPs): Environmental risks, toxicological effects, and bioremediation for Environmental Safety and Challenges for Future Research. // Saxena G., Bhargava R. (eds). Bio-remediation of Industrial Waste for Environmental Safety. Singapore: Springer, 2020. P. 53–76. DOI: 10.1007/978-981-13-1891-7_4.
10. Duffy J.E. et al. Impact of polychlorinated biphenyls (PCBs) on the immune function of fish: age as a variable in determining adverse outcome // Marine Environmental Research. 2002. Vol. 54, № 3–5. P. 559–563. DOI: 10.1016/S0141-1136(02)00176-9.
11. Egorova D.O. et al. Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus*-strains // Journal of Hazardous Materials. 2020. Vol. 400. Art. 123328. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2020.123328>.
12. Erickson B.D., Kaley II R.G. Application of polychlorinated biphenyls // Environmental Science and Pollution Research. 2011. Vol. 18. P. 135–151. DOI: 10.1007/s11356-010-0392-1.
13. Ermler S., Kortenkamp A. Systematic review of associations of polychlorinated biphenyl (PCB) exposure with declining semen quality in support of the derivation of reference doses for mixture risk assessments // Environmental Health. 2022. Vol. 21, № 1. Art. 94. DOI: 1186/s12940-022-00904-5. EDN: LMFYZI.
14. Final act of the Conference of Plenipotentiaries on the Stockholm, 22-23 May // UNEP / POPs/CONF/4. United Nations Environment Programme. Geneva, 2001. 44 p.
15. Frossard V. et al. The biological invasion of an apex predator (*Silurus glanis*) amplifies PCB transfer in a large lake food web // Science Total Environmental. 2023. Vol. 902. Art. 166037. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166037. EDN: ZNDLUB.
16. Fukuda M. *Rhodococcus* Multiple-Enzyme and Parallel-Degradation System for Aromatic Compounds // Nojiri H., Tsuda M., Fukuda M., Kamagata Y. (eds). Biodegradative Bacteria. Tokyo: Springer, 2014. P. 3–18. DOI: 10.1007/978-4-431-54520-0_1.
17. Gorbunova T.I. et al. Biodegradation of trichlorobiphenyls and their hydroxylated derivatives by *Rhodococcus*-strains // Journal of Hazardous Materials. 2021. Vol. 409. Art. 124471. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.124471. EDN: QHUIIH.
18. Goto E. et al. Metabolic enhancement of 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl (PCB118) using cytochrome P450 monooxygenase isolated from soil bacterium under the presence of perfluorocarboxylic acids (PFCAs) and the structural basis of its metabolism // Chemosphere. 2018. Vol. 210. P. 376–383. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.07.026.
19. Guo C. et al. Research on knowledge construction and analysis of pesticide exposure to children based on bibliometrics // Environmental Science Pollution Research International. 2023. Vol. 30, № 45. P. 100325–100339. DOI: 10.1007/s11356-023-29457-x. EDN: AWKWQD.

20. Hall A.J. et al. Predicting the effects of polychlorinated biphenyls on cetacean populations through impacts on immunity and calf survival // *Environmental Pollution*. 2018. Vol. 233. P. 407–418, DOI: 10.1016/j.envpol.2017.10.074.
21. Haraguchi K. et al. Metabolism of 3,3',4,4'-tetrachlorobiphenyl via sulphur-containing pathway in rat: liver-specific retention of methylsulphonyl metabolite // *Xenobiotica*. 1997. Vol. 27, № 8. P. 831–842. DOI: 10.1080/004982597240190.
22. Jerne N.K., Nordin A.A. Plaque Formation in Agar by Single Antibody-Producing Cells // *Science*. 1963. Vol. 140, № 3565. Art. 405. DOI: 10.1126/science.140.3565.405. EDN: ICXOCZ.
23. Li C. et al. Photochemical formation of hydroxylated polychlorinated biphenyls (OH-PCBs) from deca-chlorobiphenyl (PCB-209) on solids/air interface // *Journal of Hazardous Materials*. 2019. Vol. 378. Art. 120758. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2019.120758.
24. Ling J. et al. Health risk assessment and development of human health ambient water quality criteria for PCBs in Taihu Basin, China // *Science of the Total Environment*. 2024. Vol. 920. Art. 170669. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170669. EDN: TVREVD.
25. Ludewig G., Robertson L.W. Polychlorinated biphenyls (PCBs) as initiating agents in hepatocellular carcinoma // *Cancer Letters*. 2013. Vol. 334, № 1. P. 46–55. DOI: 10.1016/j.canlet.2012.11.041.
26. Miletić M. et al. Resveratrol ameliorates *ortho*- polychlorinated biphenyls' induced toxicity in ovary cells // *Environmental Science Pollution Research International*. 2023. Vol. 30, № 31. P. 77318–77327. DOI: 10.1007/s11356-023-27812-6. EDN: DIFMFD.
27. Murinová S., Dercová K. Potential Use of newly isolated bacterial strain *Ochrobactrum anthropi* in bio-remediation of polychlorinated biphenyls // *Water, Air, and Soil Pollution*. 2014. Vol. 225. Art. 1980. DOI: 10.1007/s11270-014-1980-3. EDN: UPQYMR.
28. Parales R.E., Resnic S.M. Aromatic ring hydroxylating dioxygenases // Ramos J.L., Levesque R.C. (eds). *Pseudomonas*. Boston, MA: Springer, 2006. P. 287–340.
29. Passatore L. et al. Phytoremediation and bioremediation of polychlorinated biphenyls (PCBs): state of knowledge and research perspectives // *Journal of Hazardous Materials*. 2014. Vol. 278. P. 189–202. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2014.05.051. EDN: UPQYNV.
30. Reddy A.V.B. et al. Polychlorinated biphenyls (PCBs) in the environment: recent updates on sampling, pretreatment, cleanup technologies and their analysis. // *Chemical Engineering Journal*. 2019. Vol. 358. P. 1186–1207. DOI: 10.1016/j.cej.2018.09.205. EDN: WWVSZO.
31. Rengelshausen J. et al. Ten years after: findings from the medical surveillance program on Health Effects in High-Level Exposure to PCB (HELPCB) // *Archives of Toxicology*. 2023. Vol. 97, № 10. P. 2609–2623. DOI: 10.1007/s00204-023-03578-1. EDN: GOEBBG.
32. Simpson A.K. et al. Human biomonitoring of dioxins, furans, and non-*ortho* dioxin-like polychlorinated biphenyls (PCBs) in blood plasma from Old Crow, Yukon, Canada (2019) // *Science Total Environment*. 2024. Vol. 923. Art. 171222. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.171222. EDN: HKFYWM.
33. Spector J.T. et al. Plasma polychlorinated biphenyl concentrations and immune function in postmenopausal women // *Environmental Reserch*. 2014. Vol. 131. P. 174–180. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2014.03.011>.
34. Sun J. et al. Detection of methoxylated and hydroxylated polychlorinated biphenyls in sewage sludge in China with evidence for their microbial transformation // *Science Report*. 2016. Vol. 6. Art. 29782. DOI: 10.1038/srep29782. EDN: UKNJNI.
35. Sun J. et al. Formation of hydroxylated and methoxylated polychlorinated biphenyls by *Bacillus subtilis*: new insights into microbial metabolism // *Science of the Total Environment*. 2018. Vol. 613–614. P. 54–61. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.063.
36. Tam N. et al. Reproductive toxicity in marine medaka (*Oryzias melastigma*) due to embryonic exposure to PCB 28 or 4'-OH-PCB 65 // *Science of the Total Environment*. 2023. Vol. 874. Art. 162401. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.162401. EDN: EHLZNV.
37. Tehrani R., Van Aken B. Hydroxylated polychlorinated biphenyls in the environment: source, fate, and toxicities // *Environmental Science of Pollution Research*. 2014. Vol. 21. P. 6334–6345. DOI: 10.1007/s11356-013-1742-6. EDN: IMOHDY.
38. Wu C. et al. Advances in polychlorinated biphenyls-induced female reproductive toxicity // *Science of the Total Environment*. 2024. Vol. 918. Art. 170543. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170543. EDN: IEEGDL.
39. Yabu M. et al. Hydroxylation and dechlorination of 3,3',4,4'-tetrachlorobiphenyl (CB77) by rat and human CYP1A1s and critical roles of amino acids composing their substrate-binding cavity // *Science of the Total Environment*. 2022. Vol. 837. Art. 155848. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.155848. EDN: XFCHXG.

References

1. *Evroejskaja konvencija po zaštite pozvonočnych životnyh* [European Convention for the Protection of Vertebrate Animals used for Experimental and other Scientific Purposes]. Strasbourg, 1986. (In Russ.). Available at: <https://rm.coe.int/168007a6a8>.

2. Egorova D.O. et al. [Modeling of the structure of the α -subunit of biphenyl dioxygenase of strains of the genus *Rhodococcus* and the features of the destruction of chlorinated and hydroxylated biphenyls at different temperatures]. *Prikladnaja biochimija i mikrobiologija*. 2021. V. 57, No. 6 (2021):pp. 571-582. (In Russ.). DOI: 10.31857/S0555109921060027.
3. Plotnikova E.G. et al. [Features of the decomposition of 4-chlorobiphenyl and 4-chlorobenzoic acid by *Rhodococcus ruber* P25 strain]. *Mikrobiologija*. V. 81, No. 2 (2012): pp. 159-170. (In Russ.). DOI: 10.1134/S0026261712020117.
4. *Rukovodstvo po provedeniju dokliničeskich issledovanij lekarstvennyh sredstv* [Guidelines for the conduct of preclinical studies of drugs. Part 1]. Moscow, Grif i K Publ., 2012. 944 p. (In Russ.).
5. *Rukovodstvo po provedeniju dokliničeskich issledovanij lekarstvennyh sredstv* [Guidelines for conducting preclinical studies of medicinal products. Part 2]. Moscow: Grif i K Publ., 2012. 536 p. (In Russ.).
6. Agulló L. et al. Genetics and Biochemistry of Biphenyl and PCB Biodegradation. In: Rojo F. (eds) *Aerobic Utilization of Hydrocarbons, Oils, and Lipids. Handbook of Hydrocarbon and Lipid Microbiology*. Springer, Cham. 2019. P. 595-622.
7. Camara B. et al. From PCBs to highly toxic metabolites by the biphenyl pathway. *Environmental Microbiology*. V. 6, No. 8 (2004): pp. 842-850. DOI: 10.1111/j.1462-2920.2004.00630.x.
8. Carlson L.M. et al. A systematic evidence map for the evaluation of noncancer health effects and exposures to polychlorinated biphenyl mixtures. *Environmental Research*. V. 220 (2023): Art. 115148. DOI: 10.1016/j.envres.2022.115148.
9. Devi N.L. Persistent Organic Pollutants (POPs): Environmental risks, toxicological effects, and bioremediation for Environmental Safety and Challenges for Future Research. In: Saxena G., Bharagava R. (eds) *Bio-remediation of Industrial Waste for Environmental Safety*. Springer, Singapore, 2020, pp. 53-76. DOI: 10.1007/978-981-13-1891-7_4.
10. Duffy J.E. et al. Impact of polychlorinated biphenyls (PCBs) on the immune function of fish: age as a variable in determining adverse outcome. *Marine Environmental Research*. V. 54, No. 3-5 (2002): pp. 559-563. DOI: 10.1016/s0141-1136(02)00176-9.
11. Egorova D.O. et al. Biodegradability of hydroxylated derivatives of commercial polychlorobiphenyls mixtures by *Rhodococcus*-strains. *Journal of Hazardous Materials*. V. 400 (2020). Art. 123328. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.123328.
12. Erickson B.D., Kaley II R.G. Application of polychlorinated biphenyls. *Environmental Science and Pollution Research*. V. 18 (2011): pp. 135-151.
13. Ermler S., Kortenkamp A. Systematic review of associations of polychlorinated biphenyl (PCB) exposure with declining semen quality in support of the derivation of reference doses for mixture risk assessments. *Environmental Health*. V. 21, No. 1 (2022). Art. 94. DOI: 1186/s12940-022-00904-5.
14. Final act of the Conference of Plenipotentiaries on the Stockholm, 22-23 May. UNEP / POPS/CONF/4. United Nations Environment Programme. Geneva, 2001. 44 p.
15. Frossard V. et al. The biological invasion of an apex predator (*Silurus glanis*) amplifies PCB transfer in a large lake food web. *Science Total Environmental*. V. 902 (2023): Art. 166037. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.166037.
16. Fukuda M. *Rhodococcus* Multiple-Enzyme and Parallel-Degradation System for Aromatic Compounds. In: Nojiri H., Tsuda M., Fukuda M., Kamagata Y. (eds) *Biodegradative Bacteria*. Springer, Tokyo, 2014, pp. 3-18. DOI: 10.1007/978-4-431-54520-0_1.
17. Gorbunova T.I. et al. Biodegradation of trichlorobiphenyls and their hydroxylated derivatives by *Rhodococcus*-strains. *Journal of Hazardous Materials*. V. 409 (2021). Art. 124471. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2020.124471.
18. Goto E. et al. Metabolic enhancement of 2,3',4,4',5-pentachlorobiphenyl (PCB118) using cytochrome P450 monooxygenase isolated from soil bacterium under the presence of perfluorocarboxylic acids (PFCAs) and the structural basis of its metabolism. *Chemosphere*. V. 210 (2018): pp. 376-383. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2018.07.026.
19. Guo C. et al. Research on knowledge construction and analysis of pesticide exposure to children based on bibliometrics. *Environmental Science Pollution Research International*. V. 30, No. 45 (2023): pp. 100325-100339. DOI: 10.1007/s11356-023-29457-x.
20. Hall A.J. et al. Predicting the effects of polychlorinated biphenyls on cetacean populations through impacts on immunity and calf survival. *Environmental Pollution*. V. 233 (2018): pp. 407-418, DOI: 10.1016/j.envpol.2017.10.074.
21. Haraguchi K. et al. Metabolism of 3,3',4,4'-tetrachlorobiphenyl via sulphur-containing pathway in rat: liver-specific retention of methylsulphonyl metabolite. *Xenobiotica*. V. 27, No. 8 (1997): pp. 831-842. DOI: 10.1080/004982597240190.
22. Jerne N.K., Nordin A.A. Plaque Formation in Agar by Single Antibody-Producing Cells. *Science*. V. 140, No. 3565 (1963). Art. 405. DOI: 10.1126/science.140.3565.405.

23. Li C. et al. Photochemical formation of hydroxylated polychlorinated biphenyls (OH-PCBs) from deca-chlorobiphenyl (PCB-209) on solids/air interface. *Journal of Hazardous Materials*. V. 378 (2019). Art. 120758. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2019.120758.
24. Ling J. et al. Health risk assessment and development of human health ambient water quality criteria for PCBs in Taihu Basin, China. *Science of the Total Environment*. V. 920 (2024). Art. 170669. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170669.
25. Ludewig G., Robertson L.W. Polychlorinated biphenyls (PCBs) as initiating agents in hepatocellular carcinoma. *Cancer Letters*. V. 334, No. 1 (2013): pp. 46-55. DOI: 10.1016/j.canlet.2012.11.041.
26. Miletić M. et al. Resveratrol ameliorates *ortho*- polychlorinated biphenyls' induced toxicity in ovary cells. *Environmental Science Pollution Research International*. V. 30, No. 31 (2023): pp. 77318-77327. DOI: 10.1007/s11356-023-27812-6.
27. Murinová S., Dercová K. Potential Use of newly isolated bacterial strain *Ochrobactrum anthropi* in bio-remediation of polychlorinated biphenyls. *Water, Air, and Soil Pollution*. V. 225 (2014). Art. 1980. DOI: 10.1007/s11270-014-1980-3.
28. Parales R.E., Resnic S.M. Aromatic ring hydroxylating dioxygenases. In: Ramos J.L., Levesque R.C. (eds) *Pseudomonas*. Boston, MA, Springer, 2006, pp. 287-340.
29. Passatore L. et al. Phytoremediation and bioremediation of polychlorinated biphenyls (PCBs): state of knowledge and research perspectives. *Journal of Hazardous Materials*. V. 278 (2014): pp. 189-202. DOI: 10.1016/j.jhazmat.2014.05.051.
30. Reddy A.V.B. et al. Polychlorinated biphenyls (PCBs) in the environment: recent updates on sam-pling, pretreatment, cleanup technologies and their analysis. *Chemical Engineering Journal*. V. 358 (2019): pp. 1186-1207. DOI: 10.1016/j.cej.2018.09.205.
31. Rengelshausen J. et al. Ten years after: findings from the medical surveillance program on Health Effects in High-Level Exposure to PCB (HELPCB). *Archives of Toxicology*. V. 97, No. 10 (2023): pp. 2609-2623. DOI: 10.1007/s00204-023-03578-1.
32. Simpson A.K. et al. Human biomonitoring of dioxins, furans, and non-*ortho* dioxin-like polychlorinated biphenyls (PCBs) in blood plasma from Old Crow, Yukon, Canada (2019). *Science Total Environment*. V. 923 (2024). Art. 171222. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.171222.
33. Spector J.T. et al. Plasma polychlorinated biphenyl concentrations and immune function in postmenopau-sal women. *Environmental Research*. V. 131 (2014): pp. 174-180. DOI: 10.1016/j.envres.2014.03.011.
34. Sun J. et al. Detection of methoxylated and hydroxylated polychlorinated biphenyls in sewage sludge in China with evidence for their microbial transformation. *Science Report*. V. 6 (2016): Art. 29782. DOI: 10.1038/srep29782.
35. Sun J. et al. Formation of hydroxylated and methoxylated polychlorinated biphenyls by *Bacillus subtilis*: new insights into microbial metabolism. *Science of the Total Environment*. V. 613-614 (2018): pp. 54-61. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.063.
36. Tam N. et al. Reproductive toxicity in marine medaka (*Oryzias melastigma*) due to embryonic exposure to PCB 28 or 4'-OH-PCB 65. *Science of the Total Environment*. V. 874 (2023). Art. 162401. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.162401.
37. Tehrani R., Van Aken B. Hydroxylated polychlorinated biphenyls in the environment: source, fate, and toxicities. *Environmental Science of Pollution Research*. V. 21 (2014): pp. 6334-6345. DOI: 10.1007/s11356-013-1742-6.
38. Wu C. et al. Advances in polychlorinated biphenyls-induced female reproductive toxicity. *Science of the Total Environment*. V. 918 (2024). Art. 170543. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2024.170543.
39. Yabu M. et al. Hydroxylation and dechlorination of 3,3',4,4'-tetrachlorobiphenyl (CB77) by rat and hu-man CYP1A1s and critical roles of amino acids composing their substrate-binding cavity. *Science of the Total Environment*. V. 837 (2022). Art. 155848. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2022.155848.

Статья поступила в редакцию 08.11.2024; одобрена после рецензирования 25.11.2024; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 08.11.2024; approved after reviewing 25.11.2024; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

Сергей Владимирович Гейн – gein@iegm.ru, д-р мед. наук, профессор;
 Дарья Олеговна Егорова – daryao@rambler.ru, д-р биол. наук, доцент, с.н.с.;
 Николай Александрович Королев – nicolay.korolyov@outlook.com, аспирант;
 Наталья Павловна Логинава – natalitsa@yandex.ru, д-р мед. наук;
 Татьяна Ивановна Горбунова – gorbunova@ios.uran.ru, д-р хим. наук;
 Елизавета Сергеевна Наговицина – lizziegreenleaf6@gmail.com, магистрант.

Information about the authors

Sergey V. Gein – gein@iegm.ru, Doctor of Medical Sciences, Professor;
Darya O. Egorova – daryao@rambler.ru, Doctor of Biological Sciences, Associate Professor, Senior Researcher;
Nikolay A. Korolev – nicolay.korolyov@outlook.com, Postgraduate Student;
Natalia P. Loginova – natalitsa@yandex.ru, Doctor of Medical Sciences;
Tatyana I. Gorbunova – gorbunova@ios.uran.ru, Doctor of Chemical Sciences;
Elisaveta S. Nagovitsina – lizziegreenleaf6@gmail.com, Master's student.

Вклад авторов:

Гейн С. В. - научное руководство; концепция и дизайн исследования по оценке влияния веществ на иммунитет; анализ полученных результатов; подготовка рукописи.
Егорова Д. О. – научное руководство; концепция и дизайн исследования по биодеструкции хлорбифенилов; анализ полученных результатов; подготовка рукописи.
Королев Н. А. – экспериментальное исследование.
Логина Н. П. – анализ гистологических образцов.
Горбунова Т. И. – синтез ПХБ 12 и смеси Р.
Наговицина Е. С. – экспериментальное исследование.

Contribution of the authors:

Gein S. V. – scientific supervision; concept and design of the study on assessing the effect of substances on immunity; analysis of the obtained results; preparation of the manuscript.
Egorova D. O. – scientific supervision; concept and design of the study on the biodegradation of chlorinated biphenyls; analysis of the obtained results; preparation of the manuscript.
Korolev N. A. – experimental study.
Loginova N. P. – analysis of histological samples.
Gorbunova T. I. – synthesis of PCB 12 and mixture P.
Nagovitsyna E. S. – experimental study.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
The authors declare no conflicts of interests.



**Памяти Лидии Григорьевны Переведенцевой
(1948–2024)**

**Александр Сергеевич Шишигин^{1✉}, Виталий Сергеевич Боталов²,
Олег Искандарович Мухутдинов³, Татьяна Аркадьевна Шафранова⁴**

^{1✉} Пермский государственный гуманитарно-педагогический университет, Пермь, Россия, shishigin1992@mail.ru

² Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия, vityaywc@yandex.ru

³ АО "ЭР-Телеком Холдинг", Пермь, Россия

⁴ Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

PERSONALITIES

**In memory of Lidia Grigorievna Perevedentseva
(1948–2024)**

**Alexander S. Shishigin^{1✉}, Vitaly S. Botalov², Oleg I. Mukhuydinov³,
Tatiana A. Shafranova⁴**

^{1✉} Perm State Humanitarian Pedagogical University, Perm, Russia, shishigin1992@mail.ru

² Perm State University, Perm, Russia, vityaywc@yandex.ru

³ JSC ER-Telecom Holding, Perm, Russia

⁴ Perm State agricultural and technological University, Perm, Russia



В ноябре 2024 г. скончалась профессор Пермского университета, доктор биологических наук Лидия Григорьевна Переведенцева. Ее жизнь была ярким примером преданности науке и педагогике.

Лидия Григорьевна родилась в пос. Новоильинский Нытвенского р-на Пермской обл. 27 декабря 1948 г. Там же в 1966 г. закончила среднюю школу № 7 с золотой медалью, поступила в Пермский государственный педагогический институт (факультет биологии и химии), в 1971 г. окончила его, получив диплом с отличием. Обучалась в очной аспирантуре в Институте экологии растений и животных УрО АН СССР (г. Свердловск, 1975–1978 гг.). В 1999 г. она получила степень доктора биологических наук по специальности 03.02.12 – микология в Московском государственном университете им. М.В. Ломоносова. Тема ее докторской диссертации – «Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области». С 1971 г. Лидия Григорьевна работала (с перерывом на период обучения в аспирантуре) ассистентом, старшим преподавателем, доцентом, профессором на кафедре ботаники Пермского государственного педагогического института, а в 2003 г. она стала профессором кафедры ботаники и генетики растений

Пермского государственного университета.

Свои научные исследования Лидия Григорьевна начала в 1975 г. В этом же году впервые на территории Пермского края началось планомерное изучение разнообразия шляпочных грибов. Лидия Григорьевна проводила многолетний мониторинг агарикоидных базидиомицетов в 10 типах леса в подзоне южной тайги Пермского края (Добрянский городской округ, ООПТ «Верхняя Кважда»). Пробные площади в исследуемых типах леса ей были заложены лично еще в далеком 1975 г. Она также изучала процессы,

сопровожаемые антропогенной нагрузкой на микобиоту агарикоидных базидиомицетов. Благодаря Лидии Григорьевне в настоящее время на территории Пермского края известно более 900 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов.

Лидия Григорьевна – известный ученый, яркий представитель Уральской микологической школы, автор более 180 научных трудов, посвященных изучению, использованию и охране грибов. Благодаря её исследованиям, Урал стал одним из наиболее изученных регионов России. Неоценим ее вклад в подготовку научных кадров. Она являлась научным руководителем магистерской программы и аспирантуры по специальности «Микология».

Являлась автором и соавтором таких известных научных и научно-популярных книг, как «Грибы России» (1995), «Кадастр агариковых грибов Пермской области» (1996), «Стоит Антошка на одной ножке» (2000), «Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края» (2008), «Лекарственные грибы Пермского края» (2011), «Жемчужины Прикамья (по страницам Красной Книги Пермской области)» (2003), «Сокровища Пермского края: по страницам Красной книги Пермской области» (2005), «Красная книга Пермского края» (2008), «Конспект агарикоидных базидиомицетов Кировской области» (2011), «Грибные сообщества лесных экосистем» (2012), «Атлас Пермского края» (2012), а также учебника «Микология: грибы и грибоподобные организмы» (2012) (гриф УМО по классическому университетскому образованию РФ).

Научные работы профессора Л.Г. Переведенцевой, одного из ведущих микологов России, не теряют актуальности и высоко ценятся как в нашей стране, так и за рубежом.

Лидия Григорьевна являлась членом Комиссии при Русском ботаническом обществе по изучению, использованию и охране агарикоидных базидиомицетов России; членом Координационного совета по изучению биоты и экологии грибов в Институте леса РАН; членом Диссертационного совета ПГНИУ по присуждению ученой степени доктора и кандидата наук по специальностям ботаника и экология; членом редколлегий журналов «Новости систематики низших растений» (г. Санкт-Петербург), «Микология и фитопатология» (г. Санкт-Петербург) и «Agriculture & Forestry» (Республика Черногория). На протяжении многих лет она возглавляла учебно-методическую комиссию биологического факультета Пермского университета. В 2006 г. Лидии Григорьевне было присвоено звание «Почетный работник высшего профессионального образования Российской Федерации». В 2012 г. она стала лауреатом конкурса ПГНИУ на лучшую научно-исследовательскую работу, а в 2021 – лауреатом I степени премии Пермского края в области науки по направлению «Биологические и сельскохозяйственные науки» за серию работ «Биота и экология грибов Пермского края».

Лидия Григорьевна вдохновляла на научные исследования студентов, аспирантов, передавая им свои знания и любовь к изучению грибов, ее лекции отличались глубиной мысли и увлекательностью, она умела сделать сложные темы доступными и интересными, что привлекало внимание многих слушателей к удивительному миру грибов. Она оставила после себя не только научные труды, но и теплые воспоминания у всех, кто с ней общался. Её наследие будет жить в научных трудах, в сердцах студентов и коллег. Все будут помнить ее великолепные интервью и комментарии о грибах в средствах массовой информации.

Лидия Григорьевна с достоинством и честью прошла большой трудовой путь и всегда пользовалась уважением в коллективе и любовью своих учеников. Ее имя навсегда войдет в историю науки микология, которой она посвятила всю свою светлую жизнь. Память о Л.Г. Переведенцевой, талантливым человеком, сохранится в сердцах ее друзей, коллег и учеников.

Избранные труды Л. Г. Переведенцевой **1989**

Perevedentseva L.G. Agarics as components of biogeocoenoses of the Perm region // Tenth Congress of European mycologists. Abstracts. Tallinn, 1989. P. 95.

1995

Переведенцева Л.Г., Переведенцев В.М. Грибы России. Пермь, 1995. Кн. 1. 190 с.

1999

Переведенцева Л.Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с.

2003

Жемчужины Прикамья: (По страницам Красной книги Пермской области) / сост. Е.А. Зиновьев, С.А. Овеснов, Л.Г. Переведенцева, А.И. Шепель. Пермь, 2003. 128 с.

2005

Сокровища Пермского края: По страницам Красной книги Пермской области / ред. и сост. Е. А. Зиновьев, С.А. Овеснов, Л.Г. Переведенцева, А.И. Шепель. Пермь, 2005. 160 с.

2007

Биоразнообразие и экология низших растений. Методика сбора, описания и определения агарикоидных базидиомицетов: метод. указания для летней полевой практики / сост. Л.Г. Переведенцева. Пермь, 2007. 28 с.

Perevedentseva L.G., Shkaraba E.M., Perevedentsev V.M. Fungi of the Perm territory // Abstracts XV Congress of European Mycologists. St-Peterburg, 2007. P. 139–140.

2008

Переведенцева Л.Г., Переведенцев В.М. Использование категорий и критериев МСОП при создании Красной книги Пермского края (агарикоидные базидиомицеты) // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков^ материалы XII съезда РБО. Ч. 2: Альгология. Микология. Лихенология. Бриология. Петрозаводск, 2008. С. 141–143.

Переведенцева Л.Г. Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края: монография. Пермь, 2008. 86 с.

2011

Переведенцева Л.Г. Экология грибов: лекарственные грибы Пермского края: учеб. пособие. Пермь, 2011. 86 с.

2012

Переведенцева Л.Г. Микология: грибы и грибоподобные организмы: учебник. СПб.: Лань, 2012. 272 с.

Perevedentseva L.G. Edible mushrooms in the Perm Territory forests (Russia) // Role of research in Sustainable development of Agriculture and Rural areas. Podgorica, Montenegro, May 23–26, 2012. Montenegro, 2012. P. 122.

2013

Perevedentseva L.G. Use of Wild-Growing Mushrooms for Therapeutic Purposes in the Perm Territory, Russia // Journal of Environmental Science and Engineering. 2013. Vol. 2, № 4. P. 236–242.

2015

Переведенцева Л.Г. Определитель грибов (агарикоидные базидиомицеты): учеб. пособие. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2015. 119 с.

2016

Переведенцева Л.Г., Шишигин А.С., Челакова Ю.А. Агарикоидные базидиомицеты заповедника «Басеги» // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2016. Вып. 2. С. 109–115.

2018

Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Change in the Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of Perm Oblast (Southern Taiga Subzone) // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, Iss. 5. P. 600–609.

Is intensity of plant root mycorrhizal colonization a good proxy for plant growth rate, dominance and decomposition in nutrient poor conditions? / L.G. Perevedentseva [with others] // Journal of Vegetation Science. 2018. Vol. 29, Iss. 4. P. 715–725.

2020

Botalov V.S., Perevedentseva L.G., Shishigin A.S. Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Krai // Contemporary Problems of Ecology. 2020. Vol. 13, Iss. 6. P. 484–493.

2021

Переведенцева Л.Г. Грибы лесов и зелёных насаждений города Перми: монография. Пермь: Астер, 2021. 264 с.

Статья поступила в редакцию 30.01.2025; одобрена после рецензирования 12.02.2025; принята к публикации 04.03.2025.

The article was submitted 30.01.2025; approved after reviewing 12.02.2025; accepted for publication 04.03.2025.

Информация об авторах

А. С. Шишигин – канд. биол. наук, доцент;

В. С. Боталов – канд. биол. наук, доцент;

О. И. Мухутдинов – ведущий специалист;

Т. А. Шафранова – канд. биол. наук, доцент.

Information about the authors

A. S. Shishigin – candidate of biological sciences, associate professor;

V. S. Botalov – candidate of biological sciences, associate professor;

O. I. Mukhuydinov – leading specialist;

T. A. Shafranov – candidate of biological sciences, associate professor.

**Вестник Пермского университета.
Серия БИОЛОГИЯ =
2025. Выпуск 1**

**Bulletin of Perm University.
BIOLOGY
2025. Issue 1**

Научное издание

Редактор *А. С. Беляева*

Корректор *Е. Г. Ефимик*

Компьютерная верстка *С. А. Овеснова*

Подписано в печать 04.03.2025. Выход в свет 03.04.2025.

Формат 60×84/8. Усл. печ. л. 13,7. Тираж 28 экз. Заказ № 832.

Распространяется бесплатно.

Издательский центр Пермского государственного
национального исследовательского университета
614068, г. Пермь, ул. Букирева, 15

Отпечатано с готового оригинал-макета в типографии издательства
Пермского национального исследовательского политехнического университета
614990, г. Пермь, Комсомольский пр., 29, к. 113.

Подписка на журнал осуществляется онлайн на сайте агентства «Урал-Пресс»

<https://www.ural-press.ru/catalog/97266/8940022/>

Подписной индекс 41000