

**Вестник Пермского университета.
Серия БИОЛОГИЯ = Bulletin of Perm
University. BIOLOGY
2025. Выпуск 2**

Научный журнал
ISSN 1994-9952
Основан в 1994 году
Выходит 4 раза в год

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 Беларусь, 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. Куокина (главный 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 масс. информации ПИ № ФС 77-66484 от 14 июля 2016 г.

Bulletin of Perm University

BIOLOGY

2025. Issue 2

Scientific journal

ISSN 1994-9952

Founded in 1994

Issued 4 times per year

Founder: Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education "Perm State University"

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, Izrael
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. Mikheev, 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. Chereshnev, 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. Esyunin, 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

<i>Дубовик И. Е., Шарипова М. Ю., Иманова Я. А.</i> Эпифитная альгофлора деревьев и мхов в урбосреде	125
<i>Зверева Г. К.</i> Анатомические особенности строения мезофилла листьев <i>Oryza sativa</i> и <i>Zizania latifolia</i> (<i>Oryzeae, Poaceae</i>)	132
<i>Лёzin M. C., Лёзина В. А.</i> Использование индексов листовой пластинки при изучении изменчивости микровибраторной волны в очагах натурализации	143
<i>Молганова Н. А., Овеснов С. А.</i> Таксономический состав древесных растений скверов городского центра Перми	155
<i>Мустафаева С. Дж., Гасымова Т. А., Алиева З. С., Сафкулиева Т. Д.</i> Анализ рода <i>Inula</i> L. и <i>Pentanema</i> Cass. (<i>Asteraceae</i>) во флоре Азербайджана	165
<i>Пятнина И. С., Крюкова А. В., Рейт A. A.</i> Особенности вегетативного размножения некоторых представителей рода <i>Haemocallis</i> L.	171

Микробиология

<i>Ахова А. В., Ткаченко А. Г.</i> Изменение соотношения адениловых нуклеотидов в клетках <i>Escherichia coli</i> как интегральный показатель стресса	178
<i>Гудуева Е. Н., Агафонова В. В., Гаевская Н. Е., Лычман В. А., Карнаухов Ю. А., Чемисова О. С.</i> Молекулярно-генетическая характеристика факторов патогенности представителей рода <i>Acinetobacter</i> , выделенных из клинического материала и смывов с поверхностей объектов в медицинских организациях г. Ростова-на-Дону	185
<i>Ускова С. С., Мартынова А. В.</i> Влияние меди на образование биопленок у штаммов рода <i>Enterococcus</i> , выделенных из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой	196

Генетика

<i>Чугунова Е. Г., Позовникова М. В.</i> Липидный метаболизм в раннем онтогенезе кур и его генетическая и эпигенетическая регуляция	204
---	-----

Персоналии

<i>Кюкина М. С., Алфимова Л. А., Суханова Е. А., Мальцева П. Ю., Плотницкая Н. А., Криворучко А. В., Елькин А. А., Голышева А. А., Бажутин Г. А., Полыгалов М. А., Тян С. М., Литвиненко Л. В., Филиппова М. С., Каменских Т. Н., Рычкова М. И., Макарова М. В., Комарова Л. П.</i> Строим жизнь в науке по правилам академика Ирины Борисовны Ившиной	224
--	-----

Contents

Botany

<i>Dubovik I. E., Sharipova M. Yu., Imanova Ya. A.</i> Epiphytic algal flora of trees and mosses in the urban environment	125
<i>Zvereva G. K.</i> Anatomical features of the leaf mesophyll structure <i>Oryza sativa</i> and <i>Zizania latifolia</i> (<i>Oryzeae, Poaceae</i>)	132
<i>Lezin M. S., Lezina V. A.</i> The use of leaf blade indices in studying the variability of felt microvilli in naturalization foci	143
<i>Molganova N. A., Ovesnov S. A.</i> Taxonomic composition of woody plants in the squares of the urban center of Perm	155
<i>Mustafayeva S. J., Gasimova T. A., Aliyeva Z. S., Safgulyieva T. J.</i> Analysis of the genera <i>Inula</i> L. and <i>Pentanema</i> Cass. (<i>Asteraceae</i>) in the flora of Azerbaijan	165
<i>Pyatina I. S., Kryukova A. V., Reut A. A.</i> Vegetative reproduction features of some representatives of the genus <i>Hemerocallis</i> L.	171

Microbiology

<i>Akhova A. V., Tkachenko A. G.</i> Changes in the ratio of adenyl nucleotides in <i>Escherichia coli</i> cells as an integral indicator of stress	178
<i>Gudueva E. N., Agafonova V. V., Gayevskaya N. E., Lychman V. A., Karnayxov A. Y., Chemisova O. S.</i> Molecular genetic characteristics of pathogenicity factors of genus <i>Acinetobacter</i> representatives isolated in medical organizations of Rostov-on-Don	185
<i>Uskova S. S., Martynova A. V.</i> Effects of copper on biofilm formation in strains of the genus <i>Enterococcus</i> iso-lated from an aquatic ecosystem under anthropogenic stress	196

Genetics

<i>Chugunova E. G., Pozovnikova M. V.</i> Lipid metabolism in early ontogeny of chickens and its genetic and epigenetic regulation	204
--	-----

Personalities

<i>Kuyukina M. S., Alfimova L. A., Sukhanova E. A., Maltseva P. Yu., Plotnitskaya N. A. , Krivoruchko A. V., Elkin A. A., Golysheva A. A., Bazhutin G. A., Polygalov M. A., Tyan S. M., Litvinenko L. V., Philippova M. S., Kamenskikh T. N., Richkova M. I., Makarova M. V., Komarova L. P.</i> Building a Life in Science According to the Rules of Academician Irina Ivshina	224
---	-----

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.26

EDN: CEXREB

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-125-131



Эпифитная альгофлора деревьев и мхов в урбосреде

**Ирина Евгеньевна Дубовик^{1✉}, Марина Юрьевна Шарипова²,
Яна Алексеевна Иманова³**

^{1–3} Уфимский университет науки и технологий, Уфа, Россия

^{1✉} dubovikie@mail.ru

² sharipovamy@mail.ru

³ emanovaiana@gmail.com

Аннотация. Впервые проведено изучение таксономической и экологической структуры эпифитной альгофлоры древесных растений и мхов в условиях аэробиотехногенного загрязнения. В качестве объектов исследования было выбрано четыре вида деревьев: лиственные (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L.) и хвойные (*Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.); а также четыре вида мхов: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranum montanum* Hedw., *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen & E. Warncke, *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. Составлен таксономический список, включающий 113 видовых и внутривидовых таксонов водорослей (из них на деревьях – 85, на мхах – 48), относящихся к 4 отделам, 9 классам, 44 семействам и 62 родам. Преобладали представители отделов Chlorophyta и Cyanobacteria. Наиболее часто встречались *Desmococcus olivaceus*, *Trentepohlia umbrina*, *Trebouxia arboricola*, *Mychonaster homoshaera*. Древесные растения по мере уменьшения видового разнообразия эпифитной альгофлоры располагаются в следующем ряду: *Tilia cordata* – 42 таксона, *Picea obovata* – 38, *Pinus sylvestris* – 35, *Quercus robur* – 32; мхи *Dicranum montanum* – 3, *Ceratodon purpureus* – 18, *Pylaisia polyantha* – 13. *Nyholmiella obtusifolia* – 10 видов. Общая формула экобиоморф: Ch₂₈ P₁₇ H₁₂ X₁₁ CF₉ Aer₉ C₉ B₉ hydr₄ amph₄ PF₁ M₁. Для коры деревьев – Ch₂₄ P₁₇ H₁₀ CF₉ X₅ C₅ Aer₄ B₄ hydr₄ amph₂ PF₁, для мхов – Ch₉ Aer₆ P₅ B₅ H₅ X₅ CF₄ C₄ hydr₃ amph₁ M₁. Не выявлено специфики эпифитной альгофлоры древесных растений и мхов в зависимости от условий обитания, показано, что полученные результаты не могут быть использованы для биомониторинга.

Ключевые слова: аэробиотехногенное загрязнение, эпифитная альгофлора, биомониторинг

Для цитирования: Дубовик И. Е., Шарипова М. Ю., Иманова Я. А. Эпифитная альгофлора деревьев и мхов в урбосреде // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 125–131. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-125-131>.

Благодарности: выражаем благодарность д-ру биол. наук Эльвире Закирьяновне Баишевой за помощь в идентификации видов мхов.

BOTANY

Original article

Epiphytic algoflora of trees and mosses in the urban environment

Irina E. Dubovik^{1✉}, Marina Yu. Sharipova², Yana A. Imanova³

^{1–3} Ufa University of Science and Technology, Ufa, Russia

^{1✉} dubovikie@mail.ru

² sharipovamy@mail.ru

³ emanovaiana@gmail.com

Abstract. The study of the taxonomic and ecological structure of the epiphytic algoflora of woody plants and mosses under conditions of aerobiotechnogenic pollution has been made for the first time/ Four species of trees were selected as objects for research: deciduous (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L.) and coniferous (*Pisea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.); and four species of mosses *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranum montanum* Hedw., *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen & E. Warncke, *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. A taxonomic list has been compiled, including 113 species and intraspecific taxa of algae belonging to 4 divisions, 9 classes, 44 families, and 62 genera, of which 85 were found on trees and 48 on mosses. Representatives of the

Chlorophyta and Cyanobacteria divisions prevailed. The most common species were *Desmococcus olivaceus*, *Trentepohlia umbrina*, *Trebouxia arboricola* and *Mychonaster homoshaera*. As the species diversity of the epiphytic algoflora decreases, woody plants are arranged in the following order *Tilia cordata* – 42 taxa, *Picea obovata* – 38, *Pinus sylvestris* – 35, *Quercus robur* – 32; mosses *Dicranum montanum* – 23, *Ceratodon purpureus* – 18, *Pylaisia polyantha* – 13. *Nyholmiella obtusifolia* – 10. The general formula of the ecobiomorph is: Ch₂₈ P₁₇ H₁₂ X₁₁ CF₉ Aer₉ C₉ B₉ hydr₄ amph₄ PF₁ M₁. For bark of trees: Ch₂₄ P₁₇ H₁₀ CF₉ X₅ C₅ Aer₄ B₄ hydr₄ amph₂ PF₁, for mosses: Ch₉ Aer₆ P₅ B₅ H₅ X₅ CF₄ C₄ hydr₃ amph₁ M₁. The specificity of the epiphytic algoflora of woody plants and mosses has not been revealed depending on the habitat conditions, it has been shown that the results obtained cannot be used for biomonitoring.

Keywords: aerotechnogenic pollution, epiphytic algoflora, biomonitoring

For citation: Dubovik I. E., Sharipova M. Yu., Imanova Ya. A. [Epiphytic algal flora of trees and mosses in the urban environment]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 2 (2025): pp. 125-131. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-125-131>.

Acknowledgments: we would like to thank Doctor of Biological Sciences E.Z. Baisheva for her assistance in identifying mosses.

Введение

Эпифитные водоросли – весьма интересная группа организмов, обитающая на поверхности растений (коре, листьях и т.д). Видовое разнообразие их, по сравнению с другими экологическими группами, невелико, около 300 видов [Водоросли, 1989]. Сообщества эпифитных водорослей формируются за счет их попадания на растения вместе с массами воздуха из открытых водоемов, поверхностных слоев почвы с ее частицами, пылью [Владавец, 1960; Дубовик, 2002; Кузяхметов, 2007].

Многими исследователями отмечено, что на стволах деревьев и кустарников ведущее положение занимают представители отдела Chlorophyta [Водоросли, 1989; Воронкова, 1998; Дубовик, 2002; Егорова, 2008 и др.], что является отличительной чертой альгофлоры на растительных субстратах в умеренной зоне, однако четкой приуроченности определенных видов водорослей к форофитам [Кузяхметов, 2007; Егорова, 2008; Дубовик, Климина, 2009; Дубовик, Шарипова, 2016] в настоящее время не установлено.

Водоросли, поселившись, могут сохраняться на коре деревьев в течение долгого времени, причем их распределение меняется по высоте ствола, в нижней его части в состав эпифитов начинают внедряться представители типичной почвенной альгофлоры [Кузяхметов, 2007; Дубовик, Шарипова, Смирнова, 2014].

Альгологические исследования, проведенные ранее, в основном, сводились к установлению таксономического состава этих организмов на коре древесных растений. В то же время определенный интерес представляет сравнительное изучение эпифитной альгофлоры на представителях растений различных отделов, произрастающих в различных районах аэротехногенного загрязнения.

Материалы и методы исследования

Изучение эпифитной альгофлоры древесных растений и мхов проводилось во время маршрутных исследований в 2023–2024 гг. в зонах города с различной степенью загрязнения. Первый расположен в зоне слабого загрязнения г. Уфы (парки, контроль), второй – в промышленной зоне города с высоким уровнем загрязнения.

Эпифитную альгофлору изучали на древесных растениях, которые являются лесообразователями Предуралья, и мхах, преимущественно растущих на почве. Состав деревьев: лиственные (*Tilia cordata* Mill., *Quercus robur* L.) и хвойные (*Picea obovata* Ledeb., *Pinus sylvestris* L.). Состав мхов: *Ceratodon purpureus* (Hedw.) Brid., *Dicranum montanum* Hedw., *Nyholmiella obtusifolia* (Brid.) Holmen & E.Warncke, *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Schimp. Авторы выражают благодарность доктору биологических наук Э.З. Байшевой за помощь в идентификации видов мхов.

С деревьев отбирали образцы коры размером приблизительно 5×5 см и толщиной 2–5 мм, для изучения эпифитов мхов – их фрагменты. Использовали классические методы альгологического анализа: прямое микроскопирование и метод чистых культур с использованием среды Громова № 6 [Шарипова, Дубовик, 2012]. Устанавливали таксономический и экологический состав (жизненные формы) альгофлоры [Шарипова, Дубовик, 2012]. Систематическое положение водорослей приведено в соответствии с международной базой AlgaeBase [Guiry, Guiry, 2024].

Результаты и их обсуждение

Эпифитная альгофлора, выявленная нами, включает 113 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 4 отделам, 9 классам, 44 семействам и 62 родам (табл. 1). Необходимо отметить, что отделы Chlorophyta и Cyanobacteria не только лидируют по видовому богатству водорослей, но пред-

ставлены равным числом видов. На третьем месте водоросли отдела Heterokontophyta. Ведущие порядки по мере уменьшения в них числа видов водорослей располагаются следующим образом: Nostocales (16 видов), Chlamydomonadales (14), Sphaeropleales (10), Oscillatoriaceae (10), Mischococcales (9), Chroococcales (8), Trentepohliales (8), Leptolyngbyales (7); они составляют 73% альгофлоры. Ведущие семейства и роды альгофлоры приведены в табл. 2, 3.

Таблица 1

Таксономическая структура эпифитной альгофлоры

[*Taxonomic structure of epiphytic algoflora*]

Отдел	Число					Пропорции флоры		
	классов	порядков	семейств	родов	видов, в/вид. такс.	вид/сем.	род/сем.	вид/род
Cyanobacteria	1	7	13	19	43	3.3	1.5	2.3
Chlorophyta	3	7	16	23	43	2.6	1.4	1.9
Heterokontophyta	2	6	12	17	24	2.0	1.4	1.4
Charophyta	3	3	3	3	3	1.0	1.0	1.0
Всего	9	23	44	62	113	2.5	1.4	1.8

Примечание: далее термин «вид» включает и внутривидовые таксоны.

Таблица 2

Ведущие семейства эпифитной альгофлоры

[*The leading families of epiphytic algoflora*]

Семейство	Число видов	% от общего числа таксонов	Ранги семейств
<i>Oscillatoriaceae</i>	10	9	1
<i>Trentepohliaceae</i>	8	7	2
<i>Chlorococcaceae</i>	7	6	3–5
<i>Leptolyngbyaceae</i>	7	6	3–5
<i>Nostocaceae</i>	7	6	3–5
<i>Tribonemataceae</i>	5	4	6
Всего	44	38	-

Таблица 3

Ведущие роды эпифитной альгофлоры

[*The leading genera of epiphytic algoflora*]

Род	Число таксонов	% от общего числа таксонов	Ранги родов
<i>Trentepohlia</i>	8	7	1
<i>Phormidium</i>	7	6	2–4
<i>Leptolyngbya</i>	7	6	2–4
<i>Nostoc</i>	7	6	2–4
<i>Chlorococcum</i>	4	3	5
Всего	33	29	-

Выявлено шесть ведущих семейств, объединяющих 44 видовых и внутривидовых таксона (38%), оставшиеся содержат менее 5 видов. Преобладающими семействами явились представители отделов Chlorophyta (*Trentepohliaceae*, *Chlorococcaceae*) и Cyanobacteria (*Oscillatoriaceae*, *Leptolyngbyaceae*, *Nostocaceae*). Ведущие пять родов включают 33 вида (29%). Из отдела Heterokontophyta – это одно семейство (*Tribonemataceae*), представленное 8 видами. Невысокая видовая представленность водорослей отдела Charophyta находит отражение и на родовом уровне. В данный отдел входят одновидовые роды.

Ведущими родами явились широко распространенные представители альгоэпифитов, на что неоднократно указывалось исследователями ранее [Малышева, 1986; Водоросли, 1989; Дубовик, 2002; Кузяхметов, 2007; Егорова, 2008].

На первом месте находится род *Trentepohlia*, включающий 8 видов водорослей (*T. umbrina*, *T. rigidula*, *T. annulata*, *T. uncinata*, *T. abietina*, *T. arborum*, *T. aurea*, *T. gobii*), это типичные эпифитные представители, широко распространенные в различных климатических областях. Одновидовой род *Desmococcus* характеризовался постоянным присутствием в пробах, часто именно он доминировал, формируя разрастания.

ния, хорошо заметные невооруженным глазом на коре дерева. Доминирующие виды на коре деревьев, кроме *Desmococcus olivaceus*, – *Trentepohlia umbrina*, *Trebouxia arboricola*, *Mychonastes homoshaera*.

Общая формула экобиоморф эпифитной альгофлоры деревьев и мхов: $\text{Ch}_{28} \text{P}_{17} \text{H}_{12} \text{X}_{11} \text{CF}_9 \text{Aer}_9 \text{C}_9 \text{B}_9 \text{hydr}_4 \text{amph}_4 \text{PF}_1 \text{M}_1$. В головной части спектра представители Ch- и P-форм, водоросли, хорошо переносящие неблагоприятные экологические условия, главным образом недостаток влаги.

Сравнительные исследования альгофлоры древесных растений промышленной и контрольной зон показали большое сходство (коэффициент Серенсена 79%), видовое разнообразие практически не различалось (табл. 4). Общая формула экобиоморф эпифитной альгофлоры коры деревьев выглядит следующим образом: $\text{Ch}_{24} \text{P}_{17} \text{H}_{10} \text{CF}_9 \text{X}_5 \text{C}_5 \text{Aer}_4 \text{B}_4 \text{hydr}_4 \text{amph}_2 \text{PF}_1$; а для зоны контроля: $\text{Ch}_{20} \text{P}_{13} \text{CF}_9 \text{H}_8 \text{C}_5 \text{X}_5 \text{Aer}_4 \text{B}_4 \text{hydr}_2 \text{amph}_2 \text{PF}_1$; для зоны загрязнения: $\text{Ch}_{20} \text{P}_{12} \text{CF}_8 \text{H}_8 \text{C}_5 \text{X}_5 \text{Aer}_4 \text{B}_4 \text{hydr}_2 \text{amph}_2$. То есть соотношение различных экобиоморф почти полностью совпадает.

В контроле идентифицировано 73 вида, в промышленной зоне чуть меньше – 70, структура альгофлоры также сходна (табл. 4). Древесные растения по мере уменьшения видового разнообразия эпифитной альгофлоры на них располагаются в следующий ряд: *Tilia cordata* – 42 таксона, *Picea obovata* – 38, *Pinus sylvestris* – 35, *Quercus robur* – 32.

Таблица 4

Содержание тяжелых металлов в коре древесных растений промышленной (1) и контрольной (2) зон, мг/кг сухой коры

[The content of heavy metals in the bark of woody plants in industrial (1) and control (2) zones, mg/kg of dry bark]

Деревья	Металл							
	Медь		Цинк		Кадмий		Железо	
	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>Tilia cordata</i>	59.4 ±3.9	7.9 ±0.4	90.1 ±5.7	6.9 ±0.5	0.68 ±0.02	0.24 ±0.01	1068.4 ±50.8	185.4 ±9.1
<i>Quercus robur</i>	49.2 ±1.2	6.2 ±0.2	84.8 ±0.2	6.4 ±0.3	0.68 ±0.04	0.51 ±0.02	1055 ±53.0	115.5 ±6.3
<i>Pinus sylvestris</i>	65.4 ±3.1	4.1 ±0.7	95.9 ±5.4	9.1 ±0.5	0.31 ±0.01	0.25 ±0.02	1315.2 ±65.7	98.3 ±4.9
<i>Picea obovata</i>	62.8 ±0.6	3.1 ±0.2	102.9 ±5.2	8.9 ±0.5	0.38 ±0.02	0.27 ±0.01	1159.5 ±56.5	72.6 ±4.2

В промышленных городах в приземном воздухе содержится много поллютантов, которые авторы обозначают пылевой нагрузкой [Неврюев, Макаров, 2022]. В пыли находятся такие тяжелые металлы, как медь, цинк, свинец и др. Растения способны аккумулировать их в различных органах [Романькова, Батлуцкая, 2011; Уразгильдин, Кулагин, 2017].

Хотя табл. 4 наглядно иллюстрирует повышение содержания тяжелых металлов в коре деревьев в зоне загрязнения воздушного бассейна города, это не отразилось на видовом разнообразии эпифитной альгофлоры (табл.5). При просмотре клеток водорослей под микроскопом отмечено, что в зоне загрязнения клетки водорослей сохранили морфологические и цитологические особенности (размер клеток, пульсирующие вакуоли у хламидомонад, определенную форму хлоропластов у эукариот, строение кремнеземного панциря у диатомей), поэтому не считаем возможным использовать их для биомониторинга окружающей среды. Это отличает их от эпифитных микромицетов, которые могут быть использованы для биоиндикации, т. к. показано, что промышленное загрязнение приводит к значительным изменениям в структуре микрофлоры, обитающей на коре древесных растений совместно с водорослями [Дубовик, Шарипова, Климина, 2018].

Таблица 5

Эпифитные водоросли на коре различных деревьев (1- контроль, 2- промышленная зона)

[Epiphytic algae on the bark of various trees (1- control, 2- industrial area)]

Отдел	Дерево							
	<i>Tilia cordata</i>		<i>Quercus robur</i>		<i>Pinus sylvestris</i>		<i>Picea obovata</i>	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Cyanobacteria	11	10	8	8	5	7	8	11
Chlorophyta	13	14	18	16	15	7	13	13
Heterokontophyta	7	3	2	6	6	4	3	1
Charophyta	1	2	0	0	1	0	0	0
Всего	32	29	28	30	27	18	24	25

Сравнение эпифитной альгофлоры деревьев и мхов показало, что меньшее видовое разнообразие водорослей характерно для мхов. На деревьях идентифицировано 85 видов водорослей, на мхах – 48 (табл. 6). Распределение водорослей по отделам носит одинаковый характер. Коэффициент общности Серенсена, полученный при сравнении альгофлоры деревьев и мхов, равен 33%. Общими видами явились типично эпифитные представители рода *Trentepohlia*, *Desmococcus olivaceus*, *Trebouxia arboricola*, которые встречались в пробах наиболее часто.

Таблица 6
Сравнительная характеристика таксономическая структуры эпифитной альгофлоры деревьев и мхов
[Comparative characteristics of the taxonomic structure of the epiphytic algoflora of trees and mosses]

Отдел	Число				
	классов	порядков	семейств	родов	видов, в/вид. такс.
Cyanobacteria	1/1	7/6	13/10	19/16	33/19
Chlorophyta	3/3	7/5	15/10	22/10	35/16
Heterokontophyta	2/2	6/5	9/11	12/12	15/12
Charophyta	2/1	2/1	2/1	2/1	2/1
Всего	8/7	22/17	39/32	55/39	85/48

Наземные эпифитные водоросли обитают в весьма сложных экологических условиях, главным ограничивающим фактором здесь, несомненно, является дефицит влаги. Эти организмы часто испытывают стресс, и их следует отнести к S-стратегиям (патиенты экотопические) [Миркин, 1985]. Мхи являются пойкилогидрическими растениями, не способными к регуляции количества воды в клетках, при недостатке ее высыхают, переходя к анабиозу. Мхи, участвуя в формировании наземно-ярусного слоя растительных сообществ, предпочитают затененные места с низким уровнем освещенности. Поэтому альго-эпифиты здесь вполне могут испытывать и дефицит солнечной энергии. Кора деревьев является более стабильным субстратом для поселения водорослей, которые обычно образуют хорошо заметные разрастания, в которых поселяются микромицеты, микроскопические беспозвоночные животные.

Видовой состав альгофлоры мхов показан в табл. 7. Мхи, по уменьшению видового разнообразия водорослей, располагаются в следующий ряд: *Dicranum montanum* – 23 вида, *Ceratodon purpureus* – 18, *Pylaisia polyantha* – 13, *Nyholmiella obtusifolia* – 10. В промышленной зоне обнаружено большее видовое разнообразие (28 видов) по сравнению с контролем (25). Общая формула экобиоморф эпифитной альгофлоры мхов выглядит следующим образом: Ch₉ P₅ B₅ H₅ X₅ Aer₆ CF₄ C₄ hydr₃ amph₁ M₁, в загрязненной зоне – Ch₄ P₄ B₃ Aer₃ CF₂ C₂ H₂ X₂ hydr₁ amph₁ M₁, в контроле – Ch₅ P₃ H₃ X₃ Aer₃ CF₁ C₁ B₃ hydr₂ amph₁.

Таблица 7
Число видов эпифитных водорослей на мхах (1- контроль, 2- промышленная зона)
[Number of epiphytic algae species on mosses (1- control, 2- industrial area)]

Отдел	Mox							
	<i>Dicranum montanum</i>		<i>Ceratodon purpureus</i>		<i>Pylaisia polyantha</i>		<i>Nyholmiella obtusifolia</i>	
	1	2	1	2	1	2	1	2
Cyanobacteria	2	10	2	7	4	3	4	2
Chlorophyta	0	5	2	1	1	2	1	2
Heterokontophyta	6	1	0	6	2	1	2	0
Charophyta	0	0	0	1	0	0	0	0
Всего	8	16	4	15	7	6	7	4

Попарное сравнение альгофлоры мхов на каждом представителе с помощью коэффициента Серенсена показало весьма низкое значение (не более 25%), что подтверждает случайный характер попадания клеток водорослей на поверхность мха.

Заключение

Таким образом, изучение эпифитной альгофлоры позволило выявить 113 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, относящихся к 4 отделам, 9 классам, 44 семействам и 62 родам, из них на деревьях 85 видов, на мхах – 48. Преобладали представители отделов Chlorophyta и Cyanobacteria. Наиболее часто встречались *Desmococcus olivaceus*, *Trentepohlia umbrina*, *Trebouxia arboricola*, *Mychonastes homoshaera*. Древесные растения по мере уменьшения видового разнообразия эпифитной альгофлоры расположились в следующий ряд: *Tilia cordata* – 42 таксона, *Picea obovata* – 38, *Pinus sylvestris* – 35, *Quercus robur* – 32; мхи *Dicranum montanum* – 3, *Ceratodon purpureus* – 18, *Pylaisia polyantha* – 13, *Nyholmiella obtusifolia* – 10.

Общая формула экобиоморф: $\text{Ch}_{28} \text{P}_{17} \text{H}_{12} \text{X}_{11} \text{CF}_9 \text{Aer}_9 \text{C}_9 \text{B}_9 \text{hydr}_4 \text{amph}_4 \text{PF}_1 \text{M}_1$. Для коры деревьев – $\text{Ch}_{24} \text{P}_{17} \text{H}_{10} \text{CF}_9 \text{X}_5 \text{C}_5 \text{Aer}_4 \text{B}_4 \text{hydr}_4 \text{amph}_2 \text{PF}_1$, для мхов – $\text{Ch}_9 \text{Aer}_6 \text{P}_5 \text{B}_5 \text{H}_5 \text{X}_5 \text{CF}_4 \text{C}_4 \text{hydr}_3 \text{amph}_1 \text{M}_1$.

Сравнительные исследования эпифитной альгофлоры древесной растительности и мхов, произрастающих в разных зонах города (слабой и сильной загрязненности) не выявили ее специфики в зависимости от условий обитания. В связи с этим виды эпифитной альгофлоры не могут быть использованы для биомониторинга.

Список источников

1. Владавец В.В. Водоросли в атмосферном воздухе // Природа. 1960, № 2. С. 85–86.
2. Водоросли: справочник / под ред. С.П. Вассера. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
3. Воронкова Е.А. Эпифитные водоросли на *Betula pendula* и *Tilia cordata* // Ботанический журнал. 1998. Т. 83, № 11. С. 40–42.
4. Дубовик И.Е. Перемещение водорослей аэрофитона и их поселения на различных субстратах // Альгология. 2002. Т. 67, № 1. С. 125–132.
5. Дубовик И.Е., Климина И.П. Эпифитные водоросли древесных растений в городах Предуралья // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 10. С. 1527–1534. EDN: MWRLDH
6. Дубовик И.Е., Шарипова М.Ю. Наземные и водные эпифитные цианопрокарионы и водоросли и возможность их использования в оценке состояния окружающей среды // Теоретическая и прикладная экология. 2016. № 1. С. 51–55. EDN: VXCBUH
7. Дубовик И.Е., Шарипова М.Ю., Климина И.П. Влияние аэробиогенных загрязнений на состав сообществ эпифитных микромицетов г. Уфы // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 2. С. 130–138. EDN: XVQULZ
8. Дубовик И.Е., Шарипова М.Ю., Смирнова Н.Г. Почвенные и эпифитные цианопрокарионы и водоросли широколиственных лесов при различной степени антропогенной нагрузки // Лесоведение. 2014. № 6. С. 25–30. EDN: TEUWUJ
9. Егорова И.Н. Аэрофитные водоросли Байкальской Сибири // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Петрозаводск, 2008. Ч. 2. С. 34–36.
10. Кузякметов Г.Г. Распространение водорослей атмосферным воздухом зимой // Экология. 1978. № 5. С. 91–93.
11. Кузякметов Г.Г. Ярусное распределение водорослей в лесных сообществах лесостепи Предуралья // Ботанический журнал. 2007. Т. 92, № 4. С. 469–477. EDN: HZVUNN
12. Малышева О.А. Сообщества эпифитных водорослей как компонент древесных и кустарниковых консорций. М., 1986. 11 с. Деп. в ВИНИТИ, № 7094-В.
13. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.
14. Неврюев А.М., Макаров В.З. Пылевая нагрузка на приземный воздух и уличные дороги в центральной (исторической) части Саратова // Известия Саратовского университета. Новая серия. Сер. Науки о Земле. 2022. Т. 22, № 2. С. 88–93. DOI: 10.18500/1819-7663-2022-22-2-88-93. EDN: KKYBDN
15. Романькова А.А., Батлуцкая И.В. Содержание кадмия и свинца в высших растениях на территории Красненского района Белгородской области // Научные ведомости Белгородского государственного университета. Сер. Естественные науки. 2011. № 3(98). С. 68–75. EDN: ORHMJZ
16. Шарипова М.Ю., Дубовик И.Е. Современные методы альгологии. Уфа, 2012. 116 с. EDN: TUWIHC
17. Уразгильдин Р.В., Кулагин А.Ю. Развитие классификации адаптивных стратегий растительности применительно к древесным видам и техногенезу и оценка на ее основе лесообразователей Предуралья // Известия Уфимского научного центра РАН. 2017. № 4-1. С. 126–130.
18. Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase: World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 20.09.2024).

References

1. Vlodavets V.V. [Algae in the atmospheric air]. *Priroda*. No. 2 (1960): pp. 85-86. (In Russ.).
2. Vasser S.P., ed. *Vodorosli. Spravochnik* [Algae: a reference book]. Kiev, Nauk. dumka Publ., 1989. 608 p. (In Russ.).
3. Voronkova Ye.A. [Epiphytic algae on *Betula pendula* and *Tilia cordata*]. *Botaničeskij žurnal*. V. 83, No. 11 (1998): pp. 40-42. (In Russ.).
4. Dubovik I.Ye. [Movement of periphyton algae and their settlements on various substrates]. *Al'gologija*. V. 67, No. 1 (2002): pp. 125-132. (In Russ.).
5. Dubovik I.Ye., Klimina I.P. [Epiphytic algae of woody plants in the cities of the Urals]. *Botaničeskij žurnal*. V. 94, No. 10 (2009): pp. 1527-1534. (In Russ.).

6. Dubovik I.Ye., Sharipova M.Yu. [Terrestrial and aquatic epiphytic cyanoprokaryotes and algae and the possibility of their use in environmental assessment]. *Teoreticheskaja i prikladnaja ekologija*. No. 1 (2016): pp. 51-55. (In Russ.).
7. Dubovik I.Ye., Sharipova M.Yu., Klimina I.P. [The impact of aerial technogenic pollution on the epiphytic community composition of the micromycetes of the city of Ufa]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2018): pp. 130-138. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2018-2-130-138.
8. Dubovik I.Ye., Sharipova M.Yu., Smirnova N.G. [Soil and epiphytic cyanoprokaryotes and algae of broadleaf forests under varying degrees of anthropogenic stress]. *Lesovedenie*. No. 6 (2014): pp. 25-30. (In Russ.).
9. Yegorova I.N. [Aerophytic algae of Baikal Siberia]. *Fundamental'nye i prikladnye problemy botaniki v načale XXI veka* [Fundamental and applied problems of botany at the beginning of the 21st century]. Petrozavodsk, 2008, Part 2, pp. 34-36. (In Russ.).
10. Kuzyakhmetov G.G. [The spread of algae by atmospheric air in winter]. *Ekologija*. No. 5 (1978): pp. 91-93. (In Russ.).
11. Kuzyakhmetov G.G. [Longline distribution of algae in forest communities of the forest steppe of the Urals]. *Botaničeskij žurnal*. V. 92, No. 4 (2007): pp. 469-477.
12. Malysheva O.A. *Soobščestva epifitnych vodoroslej kak komponent drevesnych i kustarnikovych konsorcij* [Epiphytic algae communities as a component of tree and shrub consortia]. Moscow, 1986. 11 p. Dep. v VINITI, No. 7094-V. (In Russ.).
13. Mirkin B.M. *Teoretičeskie osnovy sovremennoj fitocenologii* [Theoretical foundations of modern phytocenology]. Moscow, Nauka Publ., 1985. 137 p. (In Russ.).
14. Nevryuyev A.M., Makarov V.Z. [Dust load on surface air and street roads in the central (historical) part of Saratov]. *Izvestija Saratovskogo universiteta. Novaja serija. Serija Nauki o Zemle*. V. 22, No. 2 (2022): pp. 88-93. (In Russ.).
15. Roman'kova A.A., Batlutskaya I.V. [Cadmium and lead content in higher plants in the Krasnensky district of the Belgorod region]. *Naučnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Serija Estestvennye nauki*. No. 3(98) (2011): pp. 68-75. (In Russ.).
16. Sharipova M.Yu., Dubovik I.Ye. *Sovremennye metody al'gologii* [Modern methods of algology]. Ufa, 2012. 116 p. (In Russ.).
17. Urazgil'din R.V., Kulagin A.Yu. [Development of classification of adaptive vegetation strategies in relation to tree species and technogenesis and assessment of forest formations in the Urals based on it]. *Izvestija Ufimskogo naučnogo csentra RAN*. No. 4-1 (2017): pp. 126-130. (In Russ.).
18. Guiry M.D., Guiry G.M. (2024). AlgaeBase: World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Available at: <http://www.algaebase.org> (accessed: 20.09.2024).

Статья поступила в редакцию 20.03.2025; одобрена после рецензирования 15.04.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 20.03.2025; approved after reviewing 15.04.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

И. Е. Дубовик – д-р биол. наук, профессор кафедры биологии и экологии;
М. Ю. Шарипова – д-р биол. наук, профессор кафедры биологии и экологии;
Я. А. Иманова – магистрант кафедры биологии и экологии.

Information about the authors

I. E. Dubovik – Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Biology and Ecology;
M. Yu. Sharipova – Doctor of Biological Sciences, Professor of the Department of Biology and Ecology;
Ya. A. Imanova – Master's student of the Department of Biology and Ecology.

Вклад авторов:

Дубовик И. Е. – концепция исследования; планирование эксперимента; написание исходного текста; итоговые выводы.
Шарипова М. Ю. – концепция исследования; планирование эксперимента; сбор материала; написание исходного текста; итоговые выводы.

Иманова Я.А. – планирование эксперимента; сбор материала; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Dubovik I. E. – research concept; experiment planning; writing the source text; final conclusions.
Sharipova M. Yu. – research concept; experiment planning; collection of material; writing the source text; final conclusions.
Imanova Ya. A. – experiment planning; material collection; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.823:582.52/.59

EDN: DNONUJ

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-132-142



Анатомические особенности строения мезофилла листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae)

Галина Кимовна Зверева^{1, 2}

¹ Новосибирский государственный педагогический университет, Новосибирск, Россия

² Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН, Краснообск, Россия, labspp@yandex.ru

Аннотация. Изучение пространственной организации хлоренхимы листьев растений как структурной основы фотосинтеза позволяет охарактеризовать ее более полно. Рассмотрена морфология ассимиляционных клеток и структура мезофилла листовых пластинок и листовых влагалищ генеративных побегов *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*. Образцы листьев фиксировались в смеси Гаммалунда. Изучение ассимиляционной ткани проводилось с помощью светового микроскопа на макерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах листьев. Анатомическое строение рассматривали в средней части листовой пластинки и верхней трети влагалищной части листа. Показано, что хлоренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* и листовых влагалищ *Oryza sativa* сложена из плоских складчатых клеток с небольшим участием клеток более сложной ячеисто-лопастной, или складчато-ячеистой формы. Более усложненные по форме клетки имеют лопастные конфигурации на поперечных срезах и ячеистые, состоящие из двух-трех секций, в продольном направлении. В мезофилле листовых влагалищ *Oryza sativa* лопастная форма клеток сохраняется, хлоренхима *Zizania latifolia* состоит преимущественно из клеток простой формы. Строение мезофилла листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* характеризуется как упрощенное бамбузoidное. Проведено сопоставление пространственной конфигурации клеток лопастной формы в листьях злаков с бамбузoidным, арундиноидным и фестукоидным типами листовой анатомии. Показано, что эти клетки могут быть как плоскими, так и более сложными, в основном ячеисто-лопастными.

Ключевые слова: типы листовой анатомии злаков, хлоренхима, клетки сложной формы, лопастные клетки

Для цитирования: Зверева Г. К. Анatomические особенности строения мезофилла листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 132–142. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-132-142>.

Благодарности: автор благодарен канд. биол. наук Е.А. Бондаревичу (Читинская государственная медицинская академия) за отбор и фиксацию листьев *Zizania latifolia*.

BOTANY

Original article

Anatomical features of the leaf mesophyll structure *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* (Oryzeae, Poaceae)

Galina K. Zvereva^{1, 2}

¹ Novosibirsk State Pedagogical University, Novosibirsk, Russia

² Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the RAS, Krasnoobsk, Russia, lab-spp@yandex.ru

Abstract. The study of the spatial organisation of plant leaf chlorenchyma, as the structural basis of photosynthesis, allows us to characterize it more fully. The morphology of assimilative cells and the structure of the mesophyll of leaf blades and leaf sheaths of generative shoots of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* are considered. Leaf samples were fixed in Gammalund's mixture. The assimilative tissue was studied using a light microscope on macerated preparations, as well as on transverse and longitudinal sections of leaves. The anatomical structure was considered in the middle part of the leaf blade and the upper third of the sheath part of the leaf. It is shown that the chlorenchyma of the leaf blades of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* and the leaf sheaths of *Oryza sativa* is composed of flat folded cells with a small participation of cells of a more complex cellular-lobed or folded-cellular shape. More complicated in shape, the cells have lobed configurations on the cross sections and

cellular, consisting of two or three sections, in the longitudinal direction. In the mesophyll of the leaf sheaths of *Oryza sativa*, the lobed shape of the cells is preserved, the chlorenchyma of *Zizania latifolia* consists mainly of cells of simple shape. The structure of the mesophyll of the leaf blades of *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* is characterized as simplified bambusoid. The spatial configuration of lobed cells in leaves of grasses with bambusoid, arundinoid and festucoid types of leaf anatomy was compared. It is shown that these cells can be both flat and more complex, mainly cellular-lobed.

Keywords: types of leaf anatomy of grasses, chlorenchyma, cells of complex shape, lobed cells

For citation: Zvereva G. K. [Anatomical features of the leaf mesophyll structure *Oryza sativa* and *Zizania latifolia* (*Oryzeae*, Poaceae)]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 2 (2025): pp. 132-142. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-132-142>.

Acknowledgments: the author is grateful to Cand. Sci. (Biol.) E.A. Bondarevich (Chita State Medical Academy) for collecting and fixation of *Zizania latifolia* leaves.

Введение

Изучение пространственной организации хлоренхимы листьев у разных групп злаков позволяет более полно охарактеризовать их фототрофную ткань как структурную основу фотосинтеза.

Oryza sativa L. и *Zizania latifolia* (Griseb.) Hance ex F.Muell. являются представителями трибы *Oryzeae* Dumort., которая по современным классификациям относится к подсемейству *Oryzoideae* Kunth ex Beilschm. (*Ehrhartoideae* Link) семейства Poaceae Barnhart [Цвелеев, 2006; Soreng et al., 2015; Цвелеев, Пробатова, 2019]. В мезофилле листьев как трибы *Oryzeae*, так и в целом подсемейства *Oryzoideae* широко распространены клетки сложной лопастной формы (arm cells) с выростами и складками по краю [Tateoka, 1963; Renvoize, 1985; Ellis, 1987; Leandro, Scremen-Dias, Arruda, 2016; Watson, Macfarlane, Dallwitz, 2024 и др.], более подробно они исследованы у представителей рода *Oryza* L.

На примере *Oryza sativa* L. показано, что лопастные клетки мелкие, плотно упакованные, число выступов в них изменяется от 3 до 12 и возрастает от нижних листовых пластинок к верхним, это приводит к увеличению отношения клеточной поверхности к ее объему, на тангенциальных сечениях они имеют вид тонких овалов [Chonan, 1967, 1978]. На основании особенностей проекций, числа зеленых пластид и характера их расположения у риса выделяют около 15 основных типов ассимиляционных клеток [Бурундукова и др., 2003]. Считается, что архитектура хлоренхимы листьев риса, связанная с высокой густотой устьиц, а также с разветвленностью и малым размером клеток в сочетании с плотно прижатыми хлоропластами к их периферии и покрытию ими более 95% клеточной поверхности, способствует компенсации высокого фотодыхательного потенциала и усилинию фотосинтетической активности в более теплых условиях [Tsunoda, 1984; Evans, Loreto, 2000; Sage, Sage, 2009].

Для листьев гибридных линий риса отмечали, что усиление плотности лопастных клеток и развитости их долей приводит к увеличению проводимости мезофилла для CO₂ и возрастанию уровня фотосинтеза [Adachi et. al., 2013; He et al., 2017]. На примере листьев 50 сортов *Oryza sativa* также показано, что интенсивность фотосинтеза растений высоко коррелирует с индексом поверхности наружных мембран этих клеток (ИМК) и числом хлоропластов в единице листовой поверхности [Бурундукова, Холупенко, 2017]. Созданные с помощью электронной и световой микроскопии трехмерные модели клеток мезофилла *Oryza sativa* выглядят как эллипсоидные диски с неровными противоположными поверхностями и несколькими лопастями по периферии [Oi et al., 2017, 2020].

Для мезофилла листьев рода *Zizania* L. также характерно присутствие клеток лопастной формы [Metcalfe, 1960; Watson, Macfarlane, Dallwitz, 2024]. При описании анатомического строения листьев *Zizania latifolia* в основном обращают внимание на толстую кутикулу на обеих поверхностях, развитие воздухоносных полостей и фузоидных клеток, а также на особенности строения сосудисто-волокнистых пучков [Yang et al., 2014].

Для подсемейства *Oryzoideae* характерен бамбузOIDНЫЙ тип листовой анатомии, отличающийся, в частности, утолщенной клеточной оболочкой паренхимной обкладки пучков с небольшим числом хлоропластов и не радиально расположенной ассимиляционной тканью, состоящей из продолговатых или равносторонних лопастных клеток [Brown, 1958; Carolin, Jacobs, Vesk, 1973].

Задачей настоящей работы было на основе сравнительного исследования листьев *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* как представителей трибы *Oryzeae* более подробно рассмотреть морфологию ассимиляционных клеток и пространственную организацию мезофилла листьев.

Материалы и методы исследования

Исследована структура хлорофиллоносной паренхимы листовых пластинок и листовых влагалищ *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, расположенных в средней части генеративных побегов, находящихся в состоянии цветения. Основные формы ассимиляционных клеток и их расположение в листовом про-

странстве изучены с помощью светового микроскопа на макерированных препаратах, а также на поперечных и продольных срезах листьев, фиксированных в смеси Гаммалунда [Possingham, Saurer, 1969; Гродзинский, Гродзинский, 1973]. Продольные срезы осуществлялись как параллельно нижней листовой поверхности (парадермальный срез), так и перпендикулярно к ней (продольный боковой срез). Анатомическое строение рассматривали в средней части листовой пластинки и верхней трети влагалищной части листа. Высота и ширина клеток измерялись на поперечных срезах листьев, толщина – на продольных срезах. Образцы *Oryza sativa* отбирались в оранжереи Сибирского ботанического сада Томского государственного университета, *Zizania latifolia* – в пойме р. Аргунь в окрестностях с. Аргунск Нерчинско-Заводского р-на Забайкальского края.

При описании формы ассимиляционных клеток использовали усовершенствованную нами классификацию [Зверева, 2009, 2011], при которой сложные клеточные проекции, характеризующиеся присутствием выраженных складок и выростов, разделялись на ячеистые (состоящие из клеточных ячеек или секций, похожих на палисадные клетки) и лопастные (с удлиненными или округлыми выростами). Ячеистые клетки расположены вдоль листа, лопастные клетки проявляются на поперечных срезах. Клетки сложной формы могут быть как плоскими (наличие выростов и складок в одной плоскости), так и более усложненными (наличие выростов и складок в двух-трех направлениях), при этом чаще встречаются ячеисто-лопастные клетки, у которых лопастные проекции проявляются на поперечных срезах, а ячеистые – на продольных сечениях.

При определении числа клеток в единице площади листа использовали подходы, предложенные Т.К. Горышиной [1989]. Количественно-анатомические признаки обработаны статистически общепринятыми методами с помощью программы Snedecor [Сорокин, 2004], сравнение данных осуществлялось с помощью t-критерия Стьюдента, в таблицах показаны средние значения и стандартные ошибки. Названия видов растений приведены по базе World Flora Online [World Flora Online: эл. ресурс].

Результаты и их обсуждение

Oryza sativa и *Zizania latifolia* относятся к световым гигрофитам, листья *Zizania latifolia* более толстые и отличаются присутствием фузоидных клеток (табл. 1). Листовые пластинки у обоих злаков амфистоматические, с многочисленными устьицами, слабым развитием склеренхимы и крупными моторными клетками на верхней стороне, они близки по толщине эпидермы и ее наружной стенки, утолщение которой составляет 28–35% (рис. 1). Во влагалищной части листьев имеются крупные воздухоносные полости, у *Zizania latifolia* они нередко заполнены бесцветными клетками с вытянутыми отростками. Верхняя треть влагалищ толще листовых пластинок в 3.2–3.8 раза и характеризуется сильно утолщенными наружными стенками абаксиальной эпидермы, особенно у *Zizania latifolia* (рис. 2).

Таблица 1
Количественно-анатомическая характеристика листьев злаков трибы *Oryzeae* на поперечном срезе
[Quantitative-anatomical characterization of the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe on a cross-section]

Вид	Толщина, мкм				
	эпидермы		наружной стенки эпидермы		листа в области проводящих пучков
	адаксиальной	абаксиальной	адаксиальной	абаксиальной	
Листовая пластинка					
<i>Oryza sativa</i>	12.2±0.42	11.5±0.23	4.3±0.20	4.0±0.15	88.1±1.61
<i>Zizania latifolia</i>	11.2±0.25	12.5±0.43	3.8±0.20	3.5±0.18	120.9±1.70
Листовое влагалище					
<i>Oryza sativa</i>	14.0±0.85	13.0±0.40	2.5±0.18	5.1±0.20	284.0±12.8
<i>Zizania latifolia</i>	10.2±0.30	11.0±0.58	2.2±0.10	6.6±0.35	456.2±30.2

Длина замыкающих клеток устьиц у обоих злаков достоверно возрастает от пластинок к влагалищам (табл. 2). Более мелкие устьица у *Oryza sativa*, лишь на верхней поверхности влагалищной части листьев они близки по размерам у обоих видов. Отметим, что в листовых влагалищах устьица встречаются преимущественно на нижней стороне и значительно реже – на адаксиальной эпидерме. Вокруг проводящих пучков расположены клетки паренхимной обкладки, имеющие округлые или овальные очертания на поперечных срезах и вытянутые в виде полосок формы – в продольном направлении. У рассматриваемых злаков они достаточно короткие и отличаются отсутствием или слабым содержанием хлоропластов.

В листовых пластинках обоих видов число слоев мезофилла составляет 6–8 в области сосудисто-волокнистых пучков и 3–4 – в области моторных клеток. На поперечных срезах клетки мезофилла мелкие, плотно сомкнутые и имеют лопастную, или складчатую форму. Ассимиляционные клетки, опирающиеся на верхнюю и нижнюю эпидермы, у *Oryza sativa* близки к изодиаметрическим, а у *Zizania latifolia*

их высота в среднем превышает ширину в 1.2 раза (табл. 3). Глубина рассечения этих клеток со стороны эпидерм более равномерная у *Oryza sativa* и составляет 16–18% от их высоты (табл. 4). У *Zizania latifolia* более сильно рассечены клетки под адаксиальной эпидермой. В глубине листовых пластинок между паренхимными обкладками соседних проводящих пучков у обоих злаков протягиваются в 1.4–1.8 раза более широкие клетки по сравнению с расположеннымими субэпидермально.

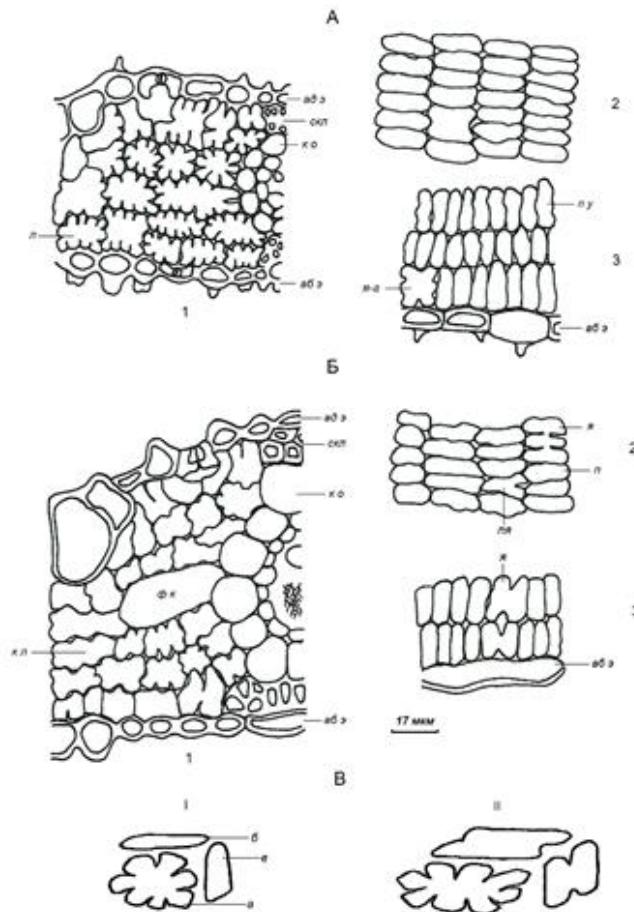


Рис. 1. Анатомическое строение ассимиляционной ткани листовых пластинок *Oryza sativa* (А) и *Zizania latifolia* (Б)

Срез: 1 – поперечный; 2 – парадермальный у абаксиальной эпидермы; 3 – продольный боковой у абаксиальной эпидермы. *ад э* – адаксиальная эпидерма; *аб э* – абаксиальная эпидерма; *скл* – склеренхима; *м к* – моторные клетки, *ко* – клетки паренхимной обкладки, *ф к* – фузоидные клетки. Форма проекций ассимиляционных клеток: *л* – лопастная; *н у* – простая удлиненная; *я* – ячеистая; *ня* – полуячеистая; *я-г* – ячеисто-губчатая. В – пространственная форма клетки: I – плоская лопастная; II – ячеисто-лопастная. Срез: *а* – поперечный; *б* – парадермальный; *в* – продольный боковой

[The anatomical structure of the assimilative of leaf blades of *Oryza sativa* (A) and *Zizania latifolia* (Б)
 Section: 1 - transverse; 2 - paradermal at the abaxial epidermis; 3 - longitudinal lateral at the abaxial epidermis. *ад э* - adaxial epidermis; *аб э* - abaxial epidermis; *скл* - sclerenchyma; *м к* - bulliform cells, *ко* - cells of bundle sheath; *ф к* - fusoid cells. The shape of the projections of assimilatory cells: *л* - lobed; *н у* - simple elongated; *я* - cellular; *ня* - semi-cellular; *я-г* - cellular-spongy. В - spatial shape of the cell: I - flat lobed; II - cellular-lobed. Section: *а* - transverse; *б* - paradermal; *в* - longitudinal lateral]

В влагалищной части листьев хлоренхима сосредоточена у нижней поверхности, в 2–4 слоя у проводящих пучков и в 1–2 слоя между ними, и состоит преимущественно из клеток, ширина которых в 1.2–1.5 раза больше высоты, при этом у *Oryza sativa* сохраняется их лопастная форма, а для клеточных проекций *Zizania latifolia* в подавляющем большинстве характерны простые овальные конфигурации.

На продольных сечениях листовых пластинок обоих злаков и влагалищной части листьев риса ассимиляционные клетки выглядят в виде плотно расположенных удлиненных узких овалов, часто с небольшой волнистостью боковых стенок, особенно это проявляется у *Oryza sativa*. На парадермальных срезах они перпендикулярны к клеткам паренхимной обкладки, на продольных боковых – к эпидермам. Такие

клетки можно описать как плоские лопастные, или плоские складчатые. Но наряду с простыми вытянутыми проекциями в одном ряду встречаются и более усложненные, имеющие выемчатую, полужеистую, слабо ячеистую или реже хорошо выраженную ячеистую форму, состоящую из двух или очень редко трех секций. Эти проекции более толстые, их рассеченность на тангенциальных срезах листьев *Oryza sativa* составила 10–15% от высоты. В листовых пластинках *Zizania latifolia* более часты простые или выемчатые утолщенные проекции. В целом, такие клетки имеют более сложное пространственные формы и их можно охарактеризовать как выемчато-лопастные или ячеисто-лопастные.

Хлорофиллоносная паренхима листовых влагалищ *Zizania latifolia* представлена клетками простой формы, среди которых можно выделить плоские и более утолщенные.

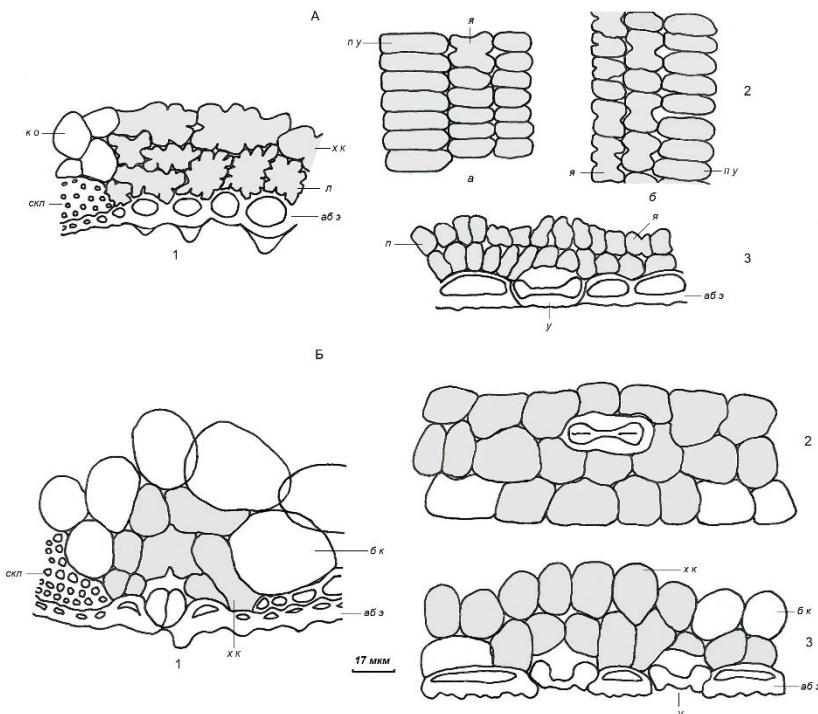


Рис. 2. Расположение ассимиляционных клеток в листовых влагалищах *Oryza sativa* (А) и *Zizania latifolia* (Б)

Срез у абаксиальной эпидермы: 1 – поперечный; 2 – парадермальный (*a* – у абаксиальной эпидермы; *б* – в середине листа); 3 – продольный боковой. Клетки мезофилла: *xк* – хлорофиллоносные, *бк* – бесцветные. *у* – устьице, *п* – простая форма проекций. Остальные обозначения см. рис. 1

[The location of assimilative cells in leaf sheaths *Oryza sativa* (A) и *Zizania latifolia* (B)]

Section at the abaxial epidermis: 1 – transverse; 2 – paradermal; 3 – longitudinal lateral. Paradermal section: *a* – at the abaxial epidermis; *б* – in the middle of the leaf. Mesophyll cells: *xк* – chlorophyll-bearing cells, *бк* – colourless; *у* – the stoma. Other designations see Fig. 1]

Таблица 2

Количественно-анатомическая характеристика листьев злаков трибы *Oryzeae* на продольном срезе, мкм
[Quantitative-anatomical characterization of the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe on a longitudinal section, μm]

Вид	Длина замыкающих клеток устьиц на эпидерме		Размеры клеток паренхимной обкладки	
	адаксиальной	абаксиальной	длина	ширина
Листовая пластинка				
<i>Oryza sativa</i>	21.8±0.30	21.7±0.20	32.4±1.77	11.9±0.33
<i>Zizania latifolia</i>	23.5±0.26	24.5±0.26	45.8±2.63	20.9±0.58
Листовое влагалище				
<i>Oryza sativa</i>	29.6±0.85	24.9±0.28	31.1±1.27	19.5±0.43
<i>Zizania latifolia</i>	28.4±0.47	27.6±0.28	42.0±3.85	13.7±0.46

Уплощенная форма ассимиляционных клеток, упакованных в стопки, приводит к высокой насыщенности ими единицы площади листа. Так, в листовых пластинках *Oryza sativa* содержится 4.04 млн/ cm^2 клеток,

что близко к данным, полученными ранее [Бурундукова, 1993; Бурундукова и др., 1993], в листовых влагалищах их в 4.5 раза меньше. Плотность ассимиляционных клеток в листовых пластинках *Zizania latifolia* – 4.56 млн/см², во влагалищной части листьев ввиду укрупнения клеток она резко снижается и составляет 0.89 млн/см². Считается, что при небольшой толщине листьев подобное расположение ассимиляционных клеток с многочисленными боковыми выростами создает большую ассимиляционную поверхность и систему воздухоносных каналов, необходимую для интенсивного газообмена [Бурундукова, 1993].

Таблица 3

Размеры клеток мезофилла в листьях злаков трибы *Oryzeae*
[The sizes of mesophyll cells in the leaves of grasses of the *Oryzeae* tribe]

Вид	Размеры клеток мезофилла, мкм					
	высота	ширина	толщина			
			плоских	утолщенных		
Листовая пластина						
Первый ряд у адаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	17.4±0.62	15.5±0.58	6.7±0.51	13.4±0.25		
<i>Zizania latifolia</i>	17.4±0.38	14.0±0.51	9.8±0.23	16.7±0.91		
В центре у паренхимной обкладки						
<i>Oryza sativa</i>	16.9±0.60	24.0±0.95	7.7±0.62	14.4±0.91		
<i>Zizania latifolia</i>	18.7±0.92	21.6±0.77	8.8±0.28	15.9±0.93		
Первый ряд у абаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	15.7±0.36	16.2±0.51	7.2±0.25	12.0±0.43		
<i>Zizania latifolia</i>	16.2±0.60	13.8±0.86	8.4±0.32	15.7±0.95		
Листовое влагалище						
В центре у паренхимной обкладки						
<i>Oryza sativa</i>	18.4±0.78	29.6±2.24	13.9±1.38	18.4±1.67		
<i>Zizania latifolia</i>	32.1±0.85	41.3±1.02	20.9±0.61	36.4±2.32		
Первый ряд у абаксиальной эпидермы						
<i>Oryza sativa</i>	15.0±0.36	22.6±0.85	9.8±0.29	17.3±0.28		
<i>Zizania latifolia</i>	21.9±0.60	26.4±1.56	15.9±0.92	30.2±1.75		

Примечание: высота и ширина определены на поперечных срезах, толщина – на продольных срезах.

Таблица 4

Размеры лопастей клеток мезофилла первого ряда на поперечных срезах листовых пластинок злаков трибы *Oryzeae*, мкм

[Sizes of the lobes of the first row mesophyll cells on cross sections of leaf blades of grasses of the *Oryzeae* tribe, μm]

Вид	Клетки у эпидермы (первый ряд)			
	адаксиальной		абаксиальной	
	глубина рассечения со стороны эпидермы	ширина выступов у эпидермы	глубина рассечения со стороны эпидермы	ширина выступов у эпидермы
<i>Oryza sativa</i>	2.9±0.21	6.3±0.28	2.8±0.27	5.5±0.50
<i>Zizania latifolia</i>	3.7±0.33	7.5±0.25	2.5±0.23	7.2±0.26

Таким образом, хлоренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* и листовых влагалищ *Oryza sativa* состоит из плоских складчатых клеток с небольшим участием клеток более сложной ячеисто-лопастной, или складчато-ячеистой формы. В листовых влагалищах *Zizania latifolia* мезофилл сложен из крупных клеток простой овальной формы.

Наличие двух форм клеток мезофилла в листьях *Oryza sativa* было описано ранее [Chonan, 1970], первая из которых, более многочисленная, имеет лопастные контуры на поперечных срезах и удлиненные овалы – на продольных сечениях, во второй, редко встречающейся, в этих направлениях сочетаются лопастные и слабо ячеистые очертания. Но в дальнейшем при описании хлоренхимы и детальном составлении моделей клеток и мезофилла трехмерно более сложные клетки не отмечались [Oi et al., 2017; Ouk, Oi, Taniguchi, 2020; Ouk et al., 2022]. Клетки хлоренхимы видов *Oryza* в основном описываются как вытянутые или сплюснутые сфероиды с неровными вогнуто-выпуклыми поверхностями [Scarfaro et al., 2011; Oi et al., 2020; Ouk et al., 2022; Yamane, Oi, Taniguchi, 2022]. Расщепление лопастной клетки на два сегмента в продольном направлении показано лишь в одной из многочисленных представленных 3D-моделей для *Oryza sativa* [Oi, 2023]. При изучении анатомии листьев у 24 видов *Oryza* было выделено два типа клеток мезофилла по степени развитости лопастей: без долек на клеточной

стенке и с их наличием, и на этой основе построены модели их ассимиляционной ткани [Chatterjee et al., 2016].

Из клеток лопастной формы (arm cells) сложен также мезофилл листьев злаков подсемейства *Bambusoideae* [Calderon, Soderstrom, 1973; Soderstrom, Ellis, 1988; Vieira et al., 2002 и др.]. На примере листьев *Phyllostachys reticulata* (Rupr.) K.Koch и *Pseudosasa japonica* (Siebold & Zucc. ex Steud.) Makino ex Nakai нами показано, что лопастные клетки, выявляющиеся на поперечных срезах, могут быть как плоскими, так и утолщенными, последние отличаются преимущественно ячеистыми проекциями в продольном направлении [Зверева, 2011]. У *Phragmites australis* (Cav.) Steud., как представителя арундиноидного строения, в клетках хлоренхимы, занимающих внутреннее пространство листа между сосудисто-волокнистыми пучками, сочетаются разнообразные лопастные очертания на поперечных срезах и овальные или реже ячеистые конфигурации из двух-трех секций на тангенциальных сечениях [Зверева, 2023]. Хорошо выраженные или слабо лопастные ассимиляционные клетки нередко встречаются и в листьях фестукоидных злаков, особенно увлажненных местообитаний [Зверева, 2009, 2011], при этом они могут быть как плоскими, так и ячеисто-лопастными в основном с 2–4 секциями на тангенциальных срезах. По сравнению с фестукоидными злаками-гигофитами плоские лопастные клетки *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, расположенные в глубине листа около проводящих пучков, близки по высоте, но меньше по ширине в 1.2–1.6 раза, а по толщине – в 1.8–2.6 раза.

Таким образом, группа клеток лопастной формы, более или менее многочисленная, проявляется в листьях злаков с фестукоидным, арундиноидным и бамбузиондным типами листовой анатомии, при этом выявляются как плоские, так и более усложненные ячеисто-лопастные клетки, что может свидетельствовать об общих чертах построения их хлоренхимы.

Заключение

Ассимиляционная паренхима листовых пластинок *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* состоит из мелких плоских складчатых клеток с небольшим участием утолщенных выемчато-лопастных и ячеисто-лопастных. По сравнению с бамбуками, хлоренхима листьев которых сложена из более разнообразных по трехмерной форме складчатых клеток, строение мезофилла у *Oryza sativa* и *Zizania latifolia* можно рассматривать как упрощенное бамбузиондное, что, вероятно, способствует усилению специализации листа для функционирования в условиях повышенной влажности и часто интенсивной инсолиации.

В листовых влагалищах *Oryza sativa* однообразное и упрощенное строение мезофилла сохраняется, а у *Zizania latifolia* в этой части листа хлоренхима состоит преимущественно из клеток простой формы.

Группа лопастных клеток, проявляющаяся своими складчатыми проекциями на поперечных срезах, в той или иной степени развитости наблюдается в листьях фестукоидных злаков, более выраженные и многочисленные их формы характерны для представителей арундиноидного и бамбузиондного типов листовой анатомии. Как в листьях *Oryza sativa* и *Zizania latifolia*, так и в целом в листьях C₃-злаков наряду с плоскими формами лопастных клеток выявляются и более сложные, в основном, ячеисто-лопастные.

Список источников

1. Бурундукова О.Л. Структурно-функциональные характеристики ассимиляционного аппарата сортов риса разного происхождения и морфотипа в условиях Приморья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1993. 20 с. EDN: ZJYJEX.
2. Бурундукова О.Л. и др. Методика расчета объема и площади поверхности клеток мезофилла риса // Физиология растений. 2003. Т. 50, № 1. С. 144–150. EDN: OOMUXL.
3. Бурундукова О.Л. и др. Структура ассимиляционного аппарата сортов риса экстенсивного и интенсивного типов в условиях Приморья // Физиологические основы продуктивности растений и факторы внешней среды (Сб. тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Т. 149). СПб., 1993. С. 26–32.
4. Бурундукова О.Л., Холупенко И.П. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата сортов риса интенсивного и экстенсивного типа: поиск способов интенсификации фотосинтеза альтернативных C₄ трансгенозу // Экспериментальная биология растений: фундаментальные и прикладные аспекты: Годичное собрание ОФР. М.: Изд-во АНО Центр содействия научной, образовательной и просветительской деятельности «Соцветие», 2017. 25 с. EDN: YSATYK.
5. Горышник Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 204 с.
6. Гродзинский А.М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
7. Зверева Г.К. Пространственная организация мезофилла листовых пластинок фестукоидных злаков (Poaceae) и ее экологическое значение // Ботанический журнал. 2009. Т. 94, № 8. С. 1204–1215. EDN: OIFNIB.
8. Зверева Г.К. Анатомическое строение мезофилла листьев злаков (Poaceae). Новосибирск: Изд-во НГПУ, 2011. 201 с. EDN: QLDHGV.

9. Зверева Г.К. Сравнительное исследование хлоренхимы вегетативных органов у *Phragmites australis* и *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae) // Известия высших учебных заведений. Поволжский регион. Естественные науки. 2023. № 3. С. 3–18. DOI: 10.21685/2307-9150-2023-3-1. EDN: FQQWGH.
10. Сорокин О.Д. Прикладная статистика на компьютере. Красноярск, 2004. 162 с.
11. Цвелев Н.Н. Краткий конспект злаков (Poaceae) Восточной Европы: начало системы (трибы Bamboseae - Bromeae) // Новости систематики высших растений. 2006. Т. 38. С. 66–113. DOI: 10.31111/novitates/2006.38.66. EDN: KWRXLB.
12. Цвелев Н.Н., Пробатова Н.С. Злаки России. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2019. 646 с.
13. Adachi S. et al. The mesophyll anatomy enhancing CO₂ diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis // Journal of Experimental Botany. 2013. Vol. 64, № 4. P. 1061–1072. DOI: 10.1093/jxb/ers382.
14. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics // Botanical Gazette. 1958. Vol. 119, № 3. P. 170–178. DOI: 10.1086/335974.
15. Calderon C.E., Soderstrom T.R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra* // Smithsonian Contributions to Botany. 1973. № 11. 55 p. DOI: 10.5479/si.0081024X.11.
16. Carolin R.C., Jacobs S.W.L., Vesk M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae // Journal of the Linnean Society, Botany. 1973. Vol. 66, № 4. P. 259–275. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1973.tb02174.x.
17. Chatterjee J. et al. The evolutionary basis of naturally diverse rice leaves anatomy // PLoS ONE. 2016. Vol. 11, № 10. Art. e0164532. DOI: 10.1371/journal.pone.0164532. EDN: XUPHUT.
18. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot // Proceedings of the Crop Science Society of Japan. 1967. Vol. 36, № 3. P. 291–296. DOI: 10.1626/jcs.36.3_291.
19. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops // Japanese Journal of Crop Science. 1970. Vol. 39, № 4. P. 418–425. DOI: 10.1626/jcs.39.418.
20. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops // Japan Agricultural Research Quarterly. 1978. Vol. 12, № 3. P. 128–131.
21. Ellis R.P. Leaf anatomy of the genus *Ehrharta* (Poaceae) in southern Africa: the Setacea group // Bothalia. 1987. Vol. 17, № 1. P. 75–89. DOI: 10.4102/abc.v17i1.1017.
22. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves // Photosynthesis: Physiology and Metabolism. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. P. 321–351. DOI: 10.1007/0-306-48137-5_14.
23. He W. et al. Leaf photosynthetic rate and mesophyll cell anatomy changes during ontogenesis in back-crossed indica × japonica rice inbred lines // Photosynthesis Research. 2017. Vol. 134, № 1. P. 27–38. DOI: 10.1007/s11120-017-0403-x. EDN: YGXUCN.
24. Leandro T.D., Scremin-Dias E., Arruda R.C.O. Micromorphology and anatomy of the leaf blade: a contribution to the taxonomy of *Luziola* (Poaceae, Oryzoideae) from the Pantanal, Brazil // Plant Systematics and Evolution. 2016. Vol. 302, № 3. P. 265–273. DOI: 10.1007/s00606-015-1260-8.
25. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. 1. Gramineae. Oxford: Clarendon Press, 1960. 731 p.
26. Oi T. Three-dimensional analysis of internal structures in plant tissues and cells: a case study of rice leaf-blades analyzed by serial section light microscopy // Plant Morphology. 2023. Vol. 35, № 1. P. 59–67. DOI: 10.5685/plmorphol.35.59. EDN: IDKQGF.
27. Oi T. et al. Three-dimensional intracellular structure of a whole rice mesophyll cell observed with FIB-SEM // Annals of Botany. 2017. Vol. 120, № 1. P. 21–28. DOI: 10.1093/aob/mcx036.
28. Oi T. et al. Three-dimensional ultrastructural change of chloroplasts in rice mesophyll cells responding to salt stress // Annals of Botany. 2020. Vol. 125, № 5. P. 833–840. DOI: 10.1093/aob/mcz192.
29. Ouk R. et al. 3-D reconstruction of rice leaf tissue for proper estimation of surface area of mesophyll cells and chloroplasts facing intercellular airspaces from 2-D section images // Annals of Botany. 2022. Vol. 130, № 7. P. 991–998. DOI: 10.1093/aob/mcac133. EDN: WVLMEW.
30. Ouk R., Oi T., Taniguchi M. Three-dimensional anatomy of mesophyll cells in rice leaf tissue by serial section light microscopy // Plant Production Science. 2020. Vol. 23, № 2. P. 149–159. DOI: 10.1080/1343943X.2019.1702470. EDN: TMVDIK.
31. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86, № 2. P. 186–194. DOI: 10.1007/bf00379826. EDN: ZAMRVU.
32. Renvoize S.A. A Survey of leaf-blade anatomy in grasses V. The bamboo allies // Kew Bulletin. 1985. Vol. 40, № 3. P. 509–535. DOI: 10.2307/4109612.
33. Sage T.L., Sage R.F. The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice // Plant and Cell Physiology. 2009. Vol. 50, № 4. P. 756–772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033. EDN: MHUBSV.

34. Scafaro A.P. et al. Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness // Plant, Cell and Environment. 2011. Vol. 34, № 11. P. 1999–2008. DOI:10.1111/j.1365-3040.2011.02398.x.
35. Soderstrom T.R., Ellis R.P. The woody bamboos (Poaceae: *Bambusoideae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study // Smithsonian Contributions to Botany. 1988. № 72. 75 p.
36. Soreng R.J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) // Journal of Systematics and Evolution. 2015. Vol. 53, № 2. P. 117–137. DOI: 10.1111/jse.12150.hdl. EDN: QGPNAS.
37. Tateoka T. Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrhartae, with special reference to leaf anatomy and histology // Botanical Gazette. 1963. Vol. 124, № 4. P. 264–270. DOI: 10.1086/336203.
38. Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution // Biology of Rice. Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1984. P. 89–115. DOI: 10.1016/B978-0-444-99615-2.50009-0.
39. Vieira R.C. et al. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species // Brazilian Journal of Biology. 2002. Vol. 62, № 4b. P. 907–922. DOI: 10.1590/S1519-69842002000500021.
40. Watson L., Macfarlane T.D., Dallwitz M.J. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Version: 25th January 2024. URL: delta-intkey.com.
41. World Flora Online // URL: <http://www.worldfloraonline.org/> (дата обращения: 15.05.2024).
42. Yamane K., Oi T., Taniguchi M. Evaluation of the validity of large-scale serial sectioning TEM for three-dimensional reconstruction of rice mesophyll cells and chloroplasts // Protoplasma. 2022. Vol. 259, № 5. P. 1219–1231. DOI: 10.1007/s00709-021-01728-9. EDN: XJPPP.
43. Yang C. et al. Anatomy and histochemistry of roots and shoots in wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.) // Journal of Botany. 2014. Vol. 2014. Art. 181727. DOI: 10.1155/2014/181727.

References

1. Burundukova O.L. *Strukturno-funkcional'nye charakteristiki assimilacionnogo apparata sortov risa raznogo proischoždenija i morfotipa v uslovijach Primor'ja*. Avtoref. kand. diss. [Structural and functional characteristics of the assimilation apparatus of rice varieties of different origin and morphotype in the conditions of the Primorye. Abstract Cand. Diss.]. Vladivostok, 1993. 20 p. (In Russ.). EDN: ZJYJEX.
2. Burundukova O.L., Zhuravlev Yu.N., Solopov N.V., P'yankov V.I. [A method for calculating the volume and surface area in rice mesophyll cells]. *Fiziologija rastenij*. V. 50, No. 1 (2003): pp. 144-150. (In Russ.).
3. Burundukova O.L., P'yankov V.I., Zhuravlev Yu.N., Kholupenko I.P., Gorbach V.M. [The structure of the assimilation apparatus of rice varieties of extensive and intensive types in the conditions of the Primorye]. *Fiziologičeskie osnovy produktivnosti rastenij i faktory vnešney sredy (Sbornik trudov po prikladnoj botanike, genetike i selekcii. V. 149)* [Physiological bases of plant productivity and environmental factors (Collected Works on Applied Botany, Genetics and Breeding. V. 149)]. Saint Petersburg, 1993. pp. 26-32. (In Russ.).
4. Burundukova O.L., Kholupenko I.P. [Mesostructure and functional activity of the photosynthetic apparatus of rice varieties of intensive and extensive type: the search for ways to intensify photosynthesis alternative to C4 transgenesis]. *Eksperimental'naja biologija rastenij: fundamental'nye i prikladnye aspekty: Godichnoe sobranie OFR* [Experimental plant biology: fundamental and applied aspects: Annual Meeting of the Society of Plant Physiologists]. Moscow, 2017. 25 p. (In Russ.). EDN: YSATYK.
5. Goryshina T.K. *Fotosintetičeskij apparat rastenij i uslovija sredy* [The photosynthetic apparatus of plants and ecologic conditions]. Leningrad, 1989. 204 p. (In Russ.).
6. Grodzinskij A.M., Grodzinskij D.M. *Kratkij spravočnik po fiziologiji rastenij* [Brief guide on plant physiology]. Kiev, Naukova dumka Publ., 1973. 591 p. (In Russ.).
7. Zvereva G.K. [Spatial organization of the leaf blade mesophyll in festucoid grasses (Poaceae) and its ecological significance]. *Botaničeskij žurnal*. V. 94, No. 8 (2009): pp.1204-1215. (In Russ.).
8. Zvereva G.K. *Anatomiceskoe stroenie mezofilla list'ev zlakov (Poaceae)* [Anatomic structure of leaves mesophyll in grasses (Poaceae)]. Novosibirsk, 2011. 201 p. (In Russ.). EDN: QLDHGV.
9. Zvereva G.K. [Comparative study of chlorenchyma of vegetative organs in *Phragmites australis* and *Molinia caerulea* (Poaceae, Arundinoideae)]. *Izvestija vys'sich učebnych zavedenij. Povolžskij region. Estestvennye nauki*. No. 3 (2023): pp. 3-18. (In Russ.). DOI: 10.21685/2307-9150-2023-3-1. EDN: FQQWGH.
10. Sorokin O.D. *Prikladnaja statistika na kompjutere* [Applied statistics on the computer]. Krasnoobsk, 2004. 162 p. (In Russ.).
11. Tsvelev N.N. [A brief summary of grasses (Poaceae) of Eastern Europe: the beginning of the system (tribes Bambuseae - Bromeae)]. *Novosti sistematiki vys'sich rastenij*. V. 38 (2006): pp. 66-113. (In Russ.).
12. Tsvelev N.N., Probatova N.S. *Zlaki Rossii* [Grasses of Russia]. Moscow, 2019. 646 p. (In Russ.).

13. Adachi S., Nakae T., Uchida M., Soda K., Takai T., Oi T., Yamamoto T., Ookawa T., Miyake H., Yano M., Hirasawa T. The mesophyll anatomy enhancing CO₂ diffusion is a key trait for improving rice photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*. V. 64, No. 4 (2013): pp.1061-1072. DOI: 10.1093/jxb/ers382.
14. Brown W.V. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*. V. 119, No. 3 (1958): pp. 170-178.
15. Calderon C.E., Soderstrom T.R. Morphological and anatomical considerations of the grass subfamily *Bambusoideae* based on the new genus *Maclurolyra*. *Smithsonian Contributions to Botany*. No. 11 (1973). 55 p. DOI: 10.5479/si.0081024X.11.
16. Carolin R.C., Jacobs S.W.L., Veske M. The structure of the cells of the mesophyll and parenchymatous bundle sheath of the Gramineae. *Journal of the Linnean Society, Botany*. V. 66, No. 4 (1973): pp. 259-275.
17. Chatterjee J., Dionora J., Elmido-Mabilangan A., Wanchana S., Thakur V., Bandyopadhyay A., Brar D.S., Quick W.P. The evolutionary basis of naturally diverse rice leaves anatomy. *PLoS ONE*. V. 11, No. 10 (2016). Art. e0164532. DOI:10.1371/journal.pone.0164532.
18. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. III. The mesophyll structure of rice leaves inserted at different levels of the shoot. *Proceedings of the Crop Science Society of Japan*. V. 36, No. 3 (1967): pp. 291-296. DOI: 10.1626/jcs.36.3_291.
19. Chonan N. Studies on the photosynthetic tissues in the leaves of cereal crops. V. Comparison of the mesophyll structure among seedling leaves of cereal crops. *Japanese Journal of Crop Science*. V. 39, No. 4 (1970): pp. 418-425. DOI: 10.1626/jcs.39.418.
20. Chonan N. A comparative anatomy of mesophyll among the leaves of gramineous crops. *Japan Agricultural Research Quarterly*. V. 12, No. 3 (1978): pp. 128-131.
21. Ellis R.P. Leaf anatomy of the genus *Ehrharta* (Poaceae) in southern Africa: the Setacea group. *Bothalia*. V. 17, No. 1 (1987): pp. 75-89. DOI: 10.4102/abc.v17i1.1017.
22. Evans J.R., Loreto F. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers, 2000, pp. 321-351. DOI: 10.1007/0-306-48137-5_14.
23. He W., Adachi S., Sage R.F., Ookawa T., Hirasawa T. Leaf photosynthetic rate and mesophyll cell anatomy changes during ontogenesis in backcrossed indica × japonica rice inbred lines. *Photosynthesis Research*. V. 134, No. 1 (2017): pp. 27-38. DOI: 10.1007/s11120-017-0403-x.
24. Leandro T.D., Scrimen-Dias E., Arruda R.C.O. Micromorphology and anatomy of the leaf blade: a contribution to the taxonomy of *Luziola* (Poaceae, Oryzoideae) from the Pantanal, Brazil. *Plant Systematics and Evolution*. V. 302, No. 3 (2016): pp. 265-273. DOI: 10.1007/s00606-015-1260-8.
25. Metcalfe C.R. Anatomy of the Monocotyledons. 1. Gramineae. Oxford, Clarendon Press, 1960. 731 p.
26. Oi T. Three-dimensional analysis of internal structures in plant tissues and cells: a case study of rice leaf-blades analyzed by serial section light microscopy. *Plant Morphology*. V. 35, No. 1 (2023): pp. 59-67. DOI: 10.5685/plmorphol.35.59. EDN: IDKQGF.
27. Oi T., Enomoto S., Nakao T., Arai S., Yamane K., Taniguchi M. Three-dimensional intracellular structure of a whole rice mesophyll cell observed with FIB-SEM. *Annals of Botany*. V. 120, No. 1 (2017): pp. 21-28. DOI:10.1093/aob/mcx036.
28. Oi T., Enomoto S., Nakao T., Arai S., Yamane K., Taniguchi M. Three-dimensional ultrastructural change of chloroplasts in rice mesophyll cells responding to salt stress. *Annals of Botany*. V. 125, No. 5 (2020): pp. 833-840. DOI: 10.1093/aob/mcz192.
29. Ouk R., Oi T., Sugiura D., Taniguchi M. 3-D reconstruction of rice leaf tissue for proper estimation of surface area of mesophyll cells and chloroplasts facing intercellular airspaces from 2-D section images. *Annals of Botany*. V. 130, No. 7 (2022): pp. 991-998. DOI: 10.1093/aob/mcac133.
30. Ouk R., Oi T., Taniguchi M. Three-dimensional anatomy of mesophyll cells in rice leaf tissue by serial section light microscopy. *Plant Production Science*. V. 23, No. 2 (2020): pp. 149-159. DOI:10.1080/1343943X.2019.1702470.
31. Possingham J.V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach. *Planta*. V. 86, No. 2 (1969): pp. 186-194. DOI: 10.1007/bf00379826. EDN: ZAMRVU.
32. Renvoize S.A. A Survey of leaf-blade anatomy in grasses V. The bamboo allies. *Kew Bulletin*. V. 40, No. 3 (1985): pp. 509-535. DOI: 10.2307/4109612.
33. Sage T.L., Sage R.F. The functional anatomy of rice leaves: implications for refixation of photorespiratory CO₂ and efforts to engineer C₄ photosynthesis into rice. *Plant and Cell Physiology*. V. 50, No. 4 (2009): pp. 756-772. DOI: 10.1093/pcp/pcp033.
34. Scafaro A.P., von Caemmerer S., Evans J.R., Atwell B.J. Temperature response of mesophyll conductance in cultivated and wild *Oryza* species with contrasting mesophyll cell wall thickness. *Plant, Cell and Environment*. V. 34, No. 11 (2011): pp.1999-2008. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02398.x.
35. Soderstrom T.R., Ellis R.P. The woody bamboos (Poaceae: *Bambusoideae*) of Sri Lanka: a morphological-anatomical study. *Smithsonian Contributions to Botany*. No. 72 (1988). 75 p.

36. Soreng R.J., Peterson P.M., Romschenko K., Davidse G., Zuloaga F.O., Judziewicz E.J. Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution*. V. 53, No. 2 (2015): pp. 117-137. DOI: 10.1111/jse.12150.hdl:EDN: QGPNAS.
37. Tateoka T. Notes on some grasses. XIII. Relationship between Oryzeae and Ehrhartaeae, with special reference to leaf anatomy and histology. *Botanical Gazette*. V. 124, No. 4 (1963): pp. 264-270.
38. Tsunoda S. Adjustment of photosynthetic structures in three steps of rice evolution. *Biology of Rice*. Tokyo, Japan Scientific Societies Press, 1984, pp. 89-115. DOI: 10.1016/B978-0-444-99615-2.50009-0.
39. Vieira R.C., Gomes D.M.S., Sarathyba L.S., Arruda R.C.O. Leaf anatomy of three herbaceous bamboo species. *Brazilian Journal of Biology*. V. 62, No. 4b (2002): pp. 907-922. DOI: 10.1590/S1519-69842002000500021.
40. Watson L., Macfarlane T.D., Dallwitz M.J. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. Version: 25th January 2024. Available at: delta-intkey.com.
41. World Flora Online. Available at: <http://www.worldfloraonline.org/> (Accessed 15 May 2024).
42. Yamane K., Oi T., Taniguchi M. Evaluation of the validity of large-scale serial sectioning TEM for three-dimensional reconstruction of rice mesophyll cells and chloroplasts. *Protoplasma*. V. 259, No. 5 (2022): pp. 1219-1231. DOI: 10.1007/s00709-021-01728-9.
43. Yang C., Zhang X., Li J., Bao M., Ni D., Seago Jr.J.L. Anatomy and histochemistry of roots and shoots in wild rice (*Zizania latifolia* Griseb.). *Journal of Botany*. V. 2014 (2014): pp. 1-9. Art. 181727. DOI: 10.1155/2014/181727.

Статья поступила в редакцию 31.01.2025; одобрена после рецензирования 17.03.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 31.01.2025; approved after reviewing 17.03.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторе

Г. К. Зверева – д-р биол. наук, старший научный сотрудник, профессор кафедры биологии и экологии (Новосибирский государственный педагогический университет), главный научный сотрудник (Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий РАН).

Information about the author

G. K. Zvereva – Dr. Sci. Biol., Senior Researcher, the professor of Chair of Biology and Ecology (Novosibirsk State Pedagogical University), Main Researcher (Siberian Federal Scientific Center of Agro-Bio Technologies of the Russian Academy of Sciences).

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 634.23:58.009

EDN: DOXGIA

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-143-154



Использование индексов листовой пластинки при изучении изменчивости микровиши войлочной в очагах натурализации

Михаил Сергеевич Лёзин^{1, 2, 3}, Вера Анатольевна Лёзина^{4✉}

¹ Уральский государственный аграрный университет, Екатеринбург, Россия, Lezin-misha@mail.ru

² Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, Новосибирск, Россия

^{3, 4} Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

^{4✉} vera.sevryuckova@yandex.ru

Аннотация. Изменчивость растений в очагах натурализации формируется в основном от первых заносных основателей в новом месте. В зависимости от различий генотипов основателей формирующихся очагов натурализации микровиши войлочной (*Prunus tomentosa* Thunb.) можно ожидать и степень дифференциации общей изменчивости по группировкам растений. Многие хозяйствственно ценные сорта микровиши войлочной представляют собой гибриды с микровишней песчаной (*Prunus pumila* L.) в 3–4 поколениях. Растения микровиши войлочной в Челябинской обл. повсеместно встречаются в лесах, иногда образуя обширные массивы подлеска. Впервые предпринята попытка выявить межпопуляционные различия по морфометрическим признакам листовой пластинки. С помощью дисперсионного анализа удалось установить статистически достоверные различия у признаков L, D, A, P, A/L, A/D. Использование t-критерия при $\alpha=0.05$ выявило достоверные различия контрольной группы растений семенного происхождения от сортов и растений в очагах натурализации по признаку A/L. Наиболее высокий коэффициент детерминации (0.35) получен для индекса A/L, показывающий, что 35% дисперсии связано с межпопуляционными различиями. Индекс A/L смог сгруппировать результаты наблюдений за 2023 и 2024 гг. на одних и тех же растениях и выявить достоверные различия между формой И 3-17 и сортами ‘Даманка’ и ‘Алиса’. При изучении влияния места посадки на изменчивость признаков не удалось выявить эффективной переменной, группирующющей клонами одного генотипа с разных мест и достоверно отличающие генотипы между собой.

Ключевые слова: заносной вид, полиморфизм, гибридизация, инвазионная популяция

Для цитирования: Лёзин М. С., Лёзина В. А. Использование индексов листовой пластинки при изучении изменчивости микровиши войлочной в очагах натурализации // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 143–154. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-143-154>.

Благодарности: работа выполнена по теме «Теоретические и прикладные аспекты изучения генофондов природных популяций растений и сохранения разнообразия растений “вне естественной среды обитания” (ex situ)» в рамках проекта Центрального сибирского ботанического сада СО РАН ААА-А21-121011290027-6.

BOTANY

Original article

The use of leaf blade indices in studying the variability of felt microvilli in naturalization foci

Mikhail S. Lezin^{1, 2, 3}, Vera A. Lezina^{4✉}

¹ Ural State Agrarian University, Yekaterinburg, Russia, Lezin-misha@mail.ru

² Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch RAS, Novosibirsk, Russia

^{3, 4} Botanical Garden of the Ural Branch RAS, Yekaterinburg, Russia

^{4✉} vera.sevryuckova@yandex.ru

Abstract. The variability of plants in the centers of naturalization is formed mainly from the first established founders in a new location. Depending on the differences in the genotypes of the founders of the emerging foci of naturalization of nanking cherry (*Prunus tomentosa* Thunb.), the degree of differentiation of the overall variability in plant groupings can also be expected. Many economically valuable varieties of *P. tomentosa* are hybrids with sand cherry (*P. pumila* L.) in 3-4 generations. Plants of *P. tomentosa* are ubiquitous in forests, sometimes forming

vast tracts of undergrowth. For the first time, an attempt was made to identify interpopulation differences in morphometric characteristics of the leaf blade. Using the analysis of variance, statistically significant differences were found in the signs L, D, A, P, A/L, A/D. The use of the t-criterion Student's at $\alpha=0.05$ revealed significant differences in the control group of plants of seed origin from varieties and plants in the foci of naturalization on the basis of A/L. Also, the highest coefficient of determination (0.35) was obtained for the A/L index, showing that 35% of the variance is due to interpopulation differences. The A/L index was able to group the results of observations for 2023 and 2024 on the same plants and identify significant differences between the form I 3-17 and varieties 'Damanka' and 'Alice'. When studying the effect of the landing site on the variability of traits, it was not possible to identify an effective variable grouping clones of the same genotype from different locations and reliably distinguishing genotypes from each other.

Keywords: alien species, polymorphism, hybridization, invasive population

For citation: Lezin M. S., Lezina V. A. [The use of leaf blade indices in studying the variability of felt microvilli in naturalization foci]. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 143-154. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-143-154>.

Acknowledgments: the work was carried out on the topic "Theoretical and applied aspects of studying the gene pools of natural plant populations and preserving plant diversity 'outside the natural habitat' (ex situ)" within the framework of the project of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS AAAA21-121011290027-6.

Введение

Адвентивные виды вызывают определенную озабоченность в силу их способности к трансформации естественных фитоценозов и вытеснению уязвимых аборигенных видов. На территории Челябинской обл. также отмечается довольно значительная антропогенная трансформация дендрофлоры. Уже с тридцатых годов прошлого столетия на фоне возросшей хозяйственной деятельности человека число интродуцированных видов стало превышать количество дикорастущих в дендрофлоре Челябинской области [Меркер, 2013, 2024]. В настоящее время в отдельных регионах РФ ведется учет распространения заносных видов в виде «черных списков» или «Черных книг» [Абрамова, Голованов, 2023]. В связи с этим расселение адвентивных видов, ранее интродуцированных на определенной территории, требует организации мониторинга инвазионного процесса.

Особый научный интерес могут представлять виды, имеющие хозяйственную ценность и необходимость селекционного улучшения, в том числе в направлении повышения адаптивного потенциала культиваров, с другой стороны активно натурализуются в местную флору. Таким растением в Челябинской области является микровишня войлочная (в соответствии с международной классификацией *Prunus tomentosa* Thunb.[IPNI, 2017]).

Микровишня войлочная естественным образом произрастает на территории Китая и впервые была интродуцирована на Дальнем Востоке, где и начата селекция этого вида. И хотя аналитическая селекция микровишни войлочной начата еще в 30-х гг. прошлого века Н.Н. Тихоновым, многие распространенные сегодня сорта получены от гибридов F₂-F₅ микровишни войлочной с микровишней песчаной (*Prunus rutila* L.). Главным источником широкого полиморфизма в потомстве, от которого в дальнейшем выделены лучшие сорта, был гибрид Песчановойвойлочная №1, высаженный в семенной сад микровишни войлочной для получения косточек следующего поколения Г.Т. Казьминым в 1945 г. [Царенко, Царенко, 2010; Шевченко, Сорокопудов, Навальнева, 2010]. Таким образом, появление микровишни войлочной, в частности сортов гибридного происхождения, на территории Челябинской обл. может немного превышать полувековой период.

За короткий период времени микровишня войлочная распространилась и по приусадебным участкам и вышла за пределы культивирования. Как аналитическая селекция, так и отдаленная гибридизация способствовали широкой изменчивости растений микровишни войлочной. По мнению многих исследователей, микровишне войлочной присуща проблема многих косточковых растений, ограничивающая их успешное выращивание – неустойчивость к подопреванию корневой шейки в условиях глубокого снегового покрова или избыточного увлажнения почв [Ranney, 1994; Паутова, Лызлова, Овчинникова, 2011; Еремин, Еремин, 2015; Матюнин, 2016; Бученков, Рышкель, Рышкель, 2016]. Неустойчивость к подопреванию растений микровишни войлочной послужила препятствием к выращиванию и селекции микровишни войлочной на Свердловской селекционной станции садоводства в условиях Среднего Урала.

Микровишня войлочная в Челябинской обл. имеет множество очагов натурализации в естественных фитоценозах. Популяции неодинаковы по количеству растений. Есть совсем немногочисленные группы, с трудом насчитывающие 15 плодоносящих растений (например, группа растений около с. Малый Куюш), и есть массивы, в которых подлесок в основном представлен растениями микровишни войлочной (например, на территории ООПТ «Челябинский Городской бор»). Вероятно, неравномерная численность инвазионных популяций чужеродного вида может быть связана со временем появления первых заносных растений и интенсивно-

стью их распространения. В связи с отсутствием вегетативной подвижности возобновление растений возможно только семенным способом, что приводит к накоплению адаптивных качеств в очагах натурализации.

Микровишня войлочная как плодовая культура ценится за высокие вкусовые качества плодов и самый ранний срок созревания среди плодовых культур в данном климате. Улучшение по хозяйственno ценным признакам целесообразно проводить по признакам крупноплодности, увеличенной длины плодоножки, плотной консистенции мякоти и др. В очагах натурализации встречаются образцы, по размеру плодов не уступающие самым крупноплодным сортам от существующих сортов [Лёзин, Лёзина, 2024]. Изучение микровишни войлочной в очагах натурализации позволит выделить доноры крупноплодности с повышенным адаптивным потенциалом для дальнейшей селекции и определения происхождения и темпов распространения популяций.

Для оценки изменчивости растений в популяциях может быть взято бесконечно большое число признаков [Банаев, Шемберг, 2000]. Предпочтительным считается брать признаки, отражающие генетическую структуру вида. На дендрологических объектах для выявления межпопуляционных различий часто используют линейные признаки листовой пластиинки [Прошкин, Климов, 2017]. Индексы или отношения тех или иных линейных признаков показали высокую эффективность для выявления межпопуляционных различий и связи с генетической изменчивостью растений в популяциях на близкородственных организмах из рода *Prunus* и непосредственно на микровишне войлочной в естественном ареале [Zhang et al., 2008; Aliyoun Nazari et al., 2012; Chen et al., 2018; Uzun et al., 2021]. При этом остается дискуссионным вопрос, какие признаки детерминированы генотипом растения, а какие – фенотипической реакцией организма на окружающую среду [Баранов, Зыков, Федорова, 2015; Каракулев, Карпова, Васильев, 2018; Кашин, и др., 2023; Anatov et al., 2023].

Цель работы – оценка возможности использования линейных признаков и индексов листовой пластиинки в изучении изменчивости растений микровишни войлочной в очагах натурализации и при селекции.

Материал и методика исследования

На территории Челябинской обл. зафиксировано множество очагов натурализации микровишни войлочной. Одни очаги приурочены к бывшим питомникам или населенным пунктам, другие встречаются на заметном удалении от поселков. В исследование включены известные авторам как по литературным данным [Меркер, 2009], так и по собственным наблюдениям локации распространения микровишни войлочной в естественных растительных группировках (рис. 1). В некоторых популяциях ранее нами проводилась оценка качества плодов [Лёзин, Лёзина, 2024].

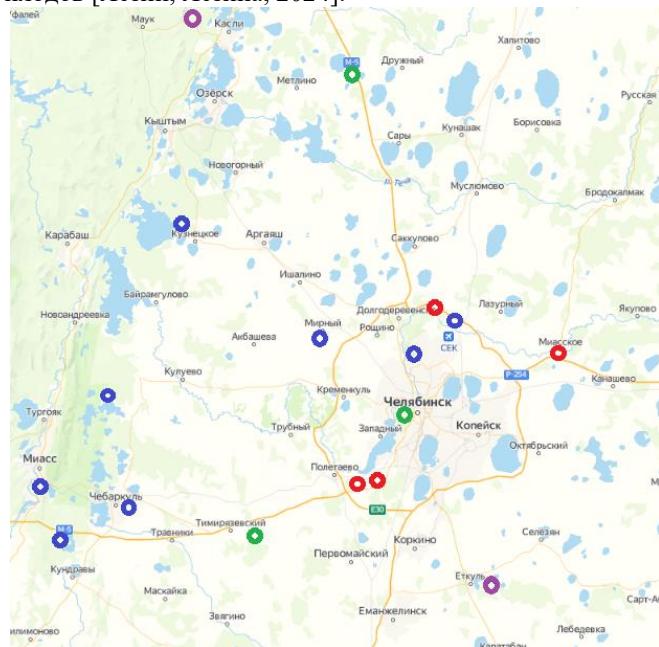


Рис. 1. Распространение и изученность авторами очагов натурализации:

- – исследуемые автором по качеству плодов и морфологии листа;
- – исследуемые автором по морфологии листа;
- – известные по литературным данным;
- – известные со слов садоводов не обследованные автором

[Distribution and study of naturalization centers by the author

- – studied by the author in terms of fruit quality and leaf morphology;
- – studied by the author in terms of leaf morphology;
- – known from literary data;
- – known from the words of gardeners not examined by the author]

Листовая пластинка микровишины войлочной простая, цельная, обычно яйцевидной формы. Иногда наблюдается рассечение листовой пластинки, придающее ей обратнояйцевидную форму (рис. 2). Появление рассечения листовой пластинки может быть обусловлено как генетическими особенностями, так и внешними факторами [Корона, Васильев, 2000]. Листовая пластинка микровишины песчаной простая, цельная, обычно ланцетовидной формы.



Рис. 2. Степень рассеченности листовой пластинки *Prunus tomentosa* Thunb.

[Degree of dissection of the leaf blade of *Prunus tomentosa* Thunb.]

С учетом появления рассечения листовой пластинки, а также возможной удлиненностью листовой пластинки в связи с гибридизацией с микровишиной песчаной, изучение изменчивости растений с разных очагов натурализации проведено по основным и производным морфометрическим признакам листовой пластинки:

– основные (рис. 3): L – длина листовой пластинки (мм); D – максимальная ширина листовой пластинки (мм); P – длина черешка (мм); A – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием (мм);

– производные (индексы): D/L – максимальная ширина листовой пластинки / длина листовой пластинки (листовой коэффициент); A/L – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием / длина листовой пластинки; A/D – расстояние между самой широкой частью листовой пластинки и ее основанием / максимальная ширина листовой пластинки.

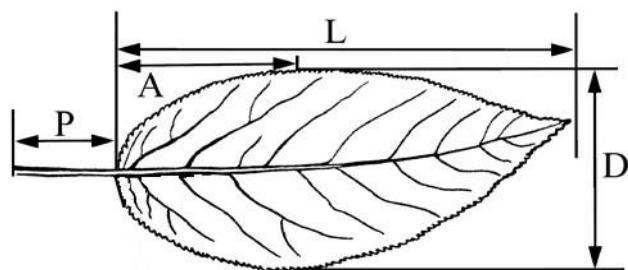


Рис. 3. Количественные признаки листа [Прошкин, Клинов, 2017]

[Quantitative signs of a leaf [Proshkin, Klimov, 2017]]

Единого мнения по объему выборки для изучения изменчивости нет. Для идентификации сортов вишины обыкновенной А.А. Юшев [1974] использовал выборку в 20 листьев с одного растения. На микровишине войлочной в условиях интродукции использовали по 30 листьев с растения [Ладыженская и др., 2023]. Одни зарубежные исследователи на микровишине войлочной и микровишине седой (*P. incana* Pall.) используют выборку по 10 листьев с растения [Zhang et al., 2008; Aliyoun Nazari et al., 2012], другие на микровишине простертой (*P. prostrata* Labill.) – по 30 листьев [Uzun et al., 2021]. Для изучения древесных растений в соответствии с рекомендацией Э.В. Ивантер и А.В. Коросова [2003] используют выборку в 15 листьев, в которой относительная ошибка измерений не превышает 3% [Прошкин, Клинов, 2017]. Нами для определения объема выборки была рассчитана относительная ошибка измерений при объемах выборки 5, 10, 15, 20, 30 и 50 листьев (табл. 1) по формуле

$$\varepsilon = \frac{m}{\bar{x}} \cdot 100 \%,$$

где m – ошибка средней арифметической, \bar{x} – средняя арифметическая. Ошибка средней арифметической рассчитана по формуле

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где σ – стандартное отклонение, n – число степеней свободы.

Таблица 1

Относительная ошибка измерений при разных объемах выборки
[Relative measurement error for different sample sizes]

Очаг натурализации	Количество листьев					
	5	10	15	20	30	50
Парк Миасское						
L	2.33	1.92	1.68	1.58	1.36	0.94
A	3.07	3.26	2.44	2.41	2.43	2.11
Заправка миасское						
L	4.96	2.92	2.93	2.53	1.11	0.98
A	3.41	3.45	3.34	3.06	2.25	1.95
Баландино						
L	6.37	3.95	2.75	2.10	1.61	1.08
A	11.68	6.54	4.59	3.43	2.38	1.78
Прииск березовый						
L	2.62	2.56	1.93	1.61	1.31	1.05
A	4.55	2.67	2.86	2.64	2.12	1.67
ООПТ «Челябинский городской бор»						
L	5.10	2.93	2.24	1.76	1.24	1.01
A	8.98	4.35	3.29	2.46	1.80	1.51

Примечание: L – длина листовой пластинки (мм), A – расстояние от самой широкой части листовой пластинки до ее основания (мм).

Длина листовой пластинки – мало изменчивый признак, что привело к снижению относительной ошибки измерений ниже 3% на отдельных растениях при объеме выборки 10 листьев. При объеме выборки 15 листьев на всех растениях наблюдается снижение ошибки измерений ниже 3%. Расстояние от основания до самой широкой части листовой пластинки заметно более изменчивый признак. И хотя часть растений имела уровень ошибки измерений ниже 3% уже на выборке в 15 листьев, получение этого показателя ниже 3% на всех исследуемых растениях удалось только на выборке 30 растений.

Сбор данных в очагах натурализации проведен в 2023 г. на свежих образцах, собранных со средней части молодых побегов плодоносящих растений в период с начала августа до середины сентября. С одного растения отбиралось по 15 листьев. Из-за небольшого количества плодоносящих насаждений в отдельных популяциях объем выборки составлял по 15 растений за исключением популяции Малый Куяш (13 образцов) и популяции ООПТ «Челябинский городской бор» (30 образцов). Для сравнения собрана выборка 30 образцов с селекционного сада микровишни войлочной в ООО «НПО «Сад и огород», растения которого представляют собой сеянцы свободного опыления от гибридных сортов, полученных от д.б.н. Царенко В. П. и к.б.н. Матюнина М. Н. Исследуемые группы растений представлены в табл. 2.

Таблица 2

Численность выборок и локации изучаемых натурализующихся популяций
[The number of samples and locations of the studied naturalizing populations]

Пор. №	Название популяции	Локация	Число учетных растений
1	Парк Миасское	55.289, 61.884	15
2	Сквер Миасское	55.289, 61.884	15
3	Заправка	55.275, 61.868	15
4	Баландино	55.357, 61.486	15
5	Малый Куяш	55.855, 61.165	13
6	Березовый лес в Саргазах	55.016, 61.209	15
7	ООПТ «Челябинский городской бор»	55.160, 61.355	30
8	Селекционный сад	55.368, 61.954	30
9	Сосновый лес в Саргазах	55.016, 61.223	15
10	Архангельское	54.929, 61.023	15

Для оценки влияния фенотипа на данные признаки проведен сбор материала с сортовых вегетативно размноженных растений. Для установления влияния места выращивания отобраны сорта, которые представлены в нескольких экземплярах в каждом месте выращивания (табл. 3).

Таблица 3

Схема опыта при оценке влияния фактора место на изменчивость линейных признаков
[The scheme of experience in assessing the influence of the place factor on the variability of linear features]

Расположение	Координаты	Количество растений по сорту в опыте			
		‘Натали’	‘Триана’	‘Царевна’	‘Смугланка’
Сортучасток	[55.359, 61.962]	3	3	3	2
Учхоз*	[56.690, 61.250]	4	3	2	4

Примечание: *Учхоз – учебно-опытное хозяйство Уральского государственного аграрного университета.

Оценка влияния разных лет наблюдений на изменчивость признаков проведена на насаждениях в личной коллекции в пос. Саргазы. В анализ взято 6 генотипов: ‘Алиса’, ‘Восточная’, ‘Даманка’, И 3-17, ГД 8-30, 2-56.

Для оценки достоверности межпопуляционных различий использован критерий Фишера в однофакторном дисперсионном анализе, рассчитанный в программе Excel. Для оценки влияния каждой переменной в группировку образцов по популяциям использован коэффициент детерминации, рассчитанный по формуле

$$\eta^2 = \frac{\delta^2}{\sigma^2},$$

где σ^2 – общая дисперсия, δ^2 – межгрупповая дисперсия. Доверительный интервал рассчитан по формуле

$$\lambda = t^* S_{\bar{x}},$$

где t – критерий Стьюдента при $\alpha=0.05$;

$$S_{\bar{x}} = \frac{S}{\sqrt{n}},$$

S – стандартное отклонение, или дисперсия.

Результаты и обсуждение

В результате проведенного однофакторного дисперсионного анализа установлено, что все линейные признаки листовой пластинки, а также почти все индексы имеют различия в популяциях на очень высоком уровне достоверности (табл. 4).

Таблица 4

Оценка достоверности межпопуляционных различий для основных и производных признаков листовой пластинки

[Assessment of the reliability of interpopulation differences for basic and derived characteristics of a leaf blade]

Переменная	F (при $F_{\text{теор}}=1.93$)	P-критерий
L***	4.63	1.74 ⁻⁵
D***	3.34	0.0009
A***	4.01	0.0001
P***	4.32	4.55 ⁻⁵
D/L	1.64	0.10
A/L***	10.14	2.11 ⁻¹²
A/D***	5.16	3.53 ⁻⁶

Примечание: различия статистически значимы для $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (***) и $P < 0.001$ (***).

Наиболее выраженные значением критерия Фишера межгрупповые различия получены для значений A/L и A/D. Для индексов A/L и A/D, использование доверительного интервала, рассчитанного как умножение ошибки средней на t-критерий (при $\alpha = 0.05$), позволило визуально выявить межпопуляционные различия между отдельными группами (рис. 4, 5). Данные показатели позволяют выявить существенные различия группы селекционный сад от многих других растений из очагов натурализации.

Для оценки существенности влияния каждой локации на группировку переменных рассчитан эмпирический коэффициент детерминации (причинности), показывающий долю вариации, объясненную группировочным фактором (табл. 5).

Изменчивость индекса A/L в наибольшей степени обусловлена межпопуляционными различиями, чем изменчивость других признаков. Изменчивость индекса объясняется межпопуляционными различиями на 35%.

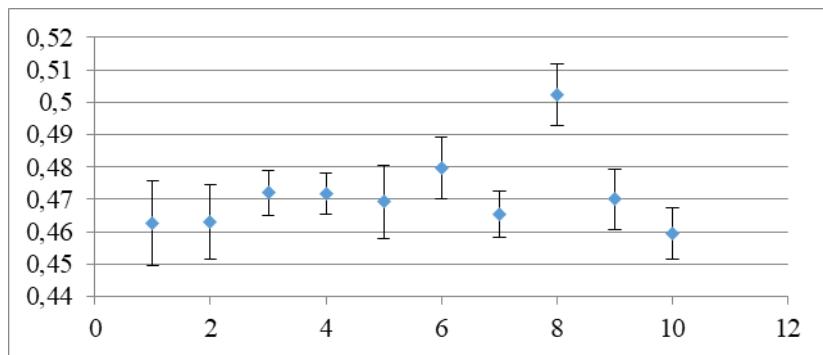


Рис. 4. Межпопуляционные различия в средних и доверительных интервалах индекса А/Д.

Подписи оси абсцисс соответствуют порядковому номеру мест исследования в табл. 2

[Inter-population differences in the mean and confidence intervals of the A/L index.

Note: the signatures of the abscissa axis correspond to the ordinal number of the study sites in Table 2]

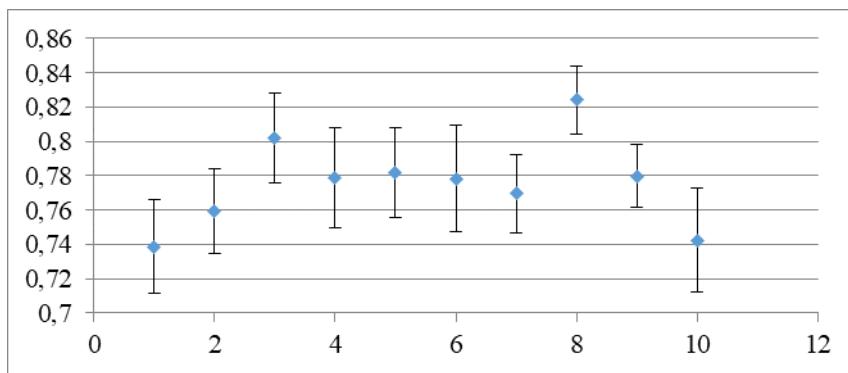


Рис. 5. Межпопуляционные различия в средних и доверительных интервалах индекса А/Л.

Подписи оси абсцисс соответствуют порядковому номеру мест исследования в табл. 2

[Inter-population differences in the mean and confidence intervals of the A/D index.

Note: the signatures of the abscissa axis correspond to the ordinal number of the study sites in Table 2]

Таблица 5

Значимость переменных в группировке растений по популяциям

[The importance of variables in grouping plants by population]

Переменная	Эмпирический коэффициент детерминации	Переменная	Эмпирический коэффициент детерминации	Переменная	Эмпирический коэффициент детерминации
L	0.20	A	0.18	A/L	0.35
D	0.15	P	0.19	A/D	0.22

Оценка вклада генотипической и фенотипической природы на изменчивость признаков проведена на коллекционном участке отборных форм и сортов. Предположительно, если изменчивость признака будет обусловлена в меньшей степени годом наблюдений, а в большей степени индивидуальными особенностями растения, то коэффициент детерминации будет стремиться к нулю по фактору годы, и наибольшим по фактору сорта. Коэффициенты детерминации, рассчитанные по данным двухфакторного дисперсионного анализа для основных и производных признаков на нескольких модельных растениях, представлены в табл. 6.

По коэффициенту детерминации неинформативным в поставленной задаче выделен производный признак Р/Л. Проверка существенности различий по t-критерию (при $\alpha=0.05$) между отдельными выборками выявила также неинформативность основных признаков листовой пластинки, которые показывали существенные различия между разными годами наблюдений в пределах одной формы. Производные признаки не выделяли существенных различий между выборками разных лет измерений в пределах форм. Наибольшей группирующей способностью выборок по генотипу отмечена А/Л, способная достоверно отличить выборки отдельных образцов от других, не выявляя существенные различия по годам у одного растения. Так, удалось найти отличие формы И 3-17 от сортов ‘Даманка’ и ‘Алиса’ (рис. 6).

Таблица 6

Коэффициенты детерминации основных и производных признаков при оценке причины изменчивости признаков

[Coefficients of determination of basic and derived features in assessing the cause of variability of features]

Фактор влияния	Основные и производные признаки листовой пластиинки						
	L	D	A	P	A/L	A/D	D/L
Годы	14	16	6	0	1	2	2
Образцы	39	39	47	14	22	32	24

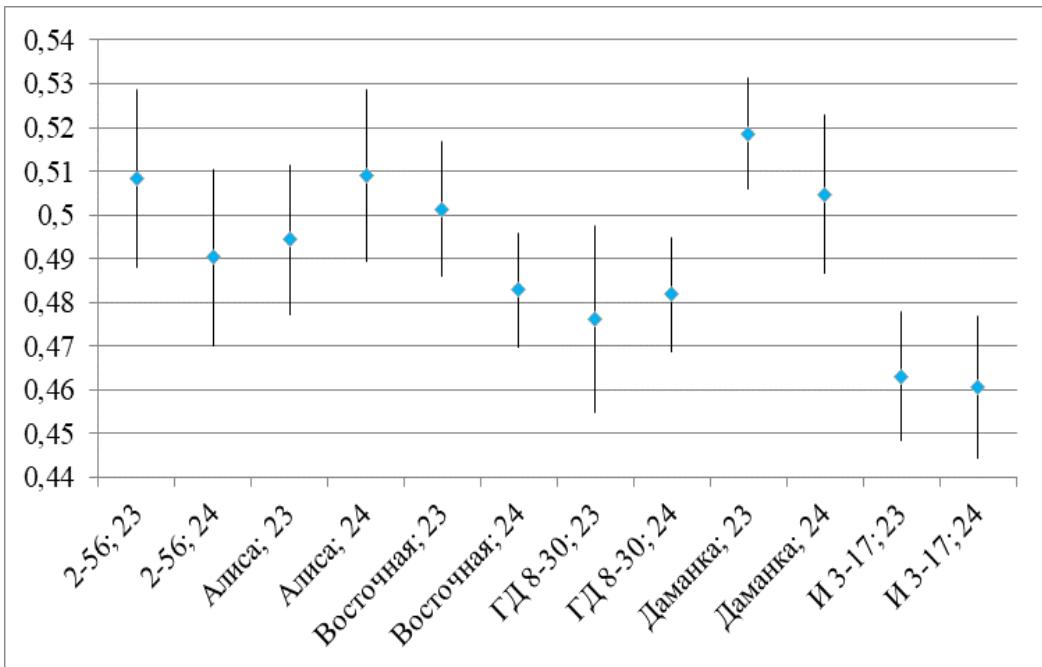


Рис. 6. Изменчивость показателя A/L на нескольких формах за два года наблюдений

[Variability of the A/L indicator on several forms over two years of observations]

Проверка влияния внешних факторов на индивидуальную изменчивость проведена на вегетативно размноженных растениях, высаженных на удаленных друг от друга участках. Дисперсионный анализ выявил достоверные различия ($p = 0.05$) только по индексу A/L (табл. 7).

Таблица 7

Оценка достоверности индивидуальных различий для основных и производных признаков листовой пластиинки

[Assessment of the reliability of individual differences for basic and derived characteristics of a leaf blade]

Переменная	Фактор места		Фактор сорта	
	F		F	
L	0.97		0.07	
D	1.57		0.06	
P	0.32		0.15	
A	1.24		0.57	
A/L	3.32*		5.23*	
A/D	0.52		0.63	
D/L	5.96**		1.72	

Примечание: различия статистически значимы для $P < 0.05$ (*), $P < 0.01$ (**) и $P < 0.001$ (***)

Использование t-критерия Стьюдента не позволило выявить переменную, группирующую выборки по генотипу или месту выращивания. Получаемые достоверные различия между отдельными выборками не удается объяснить. Низкая группирующая способность может быть обусловлена низкой изменчивостью основных (кроме P) и очень низкой – производных переменных (табл. 8).

Таблица 8

Изменчивость основных и производных признаков на растениях в очагах натурализации
[Variability of basic and derived traits in plants in the centers of naturalization]

Признак	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	Min	Max	V, %
L	57.5±0.44	44.3	76.4	10.3
D	35.0±0.28	25.4	47.2	10.5
A	27.2±0.22	19.9	36.0	11.0
P	5.8±0.06	4.1	8.7	14.6
A/L	0.47±0.00	0.41	0.57	4.9
A/D	0.77±0.00	0.63	1.00	7.24
D/L	0.61±0.00	0.49	0.68	5.43

Вероятно, производный признак A/L может наилучшим образом отражать генотипическую изменчивость растений на микровишине войлочной. В связи с низкой индивидуальной и более высокой эндогенной изменчивостью признаков листовой пластинки данного вида с помощью переменной A/L достоверно удалось выявить различия формы И 3-17 от сорта ‘Даманка’ и ‘Алиса’.

Заключение

В результате проведенного исследования выявлены достоверные различия группы растений Селекционный сад от ряда других групп растений в очагах натурализации по переменной A/D. По переменной A/L группа растений с селекционного сада отличается от других групп в очагах натурализации. Наблюдения за два года на сортовых насаждениях позволили выявить переменную A/L, показавшую достоверные различия между формой И 3-17 и сортами ‘Даманка’ и ‘Алиса’. Не удалось выявить переменную, способную группировать клоны одного генотипа с разных мест выращивания и выявлять достоверные различия от других генотипов. Для микровишины войлочной индекс отношения расстояния от основания до самой широкой части листовой пластинки и длины листовой пластинки может в большей степени отражать генетические особенности растений.

Список источников

1. Абрамова Л.М., Голованов Я.М. Материалы к «Черной книге флоры Оренбургской области» // Российский журнал биологических инвазий. 2023. Т. 16, № 4. С. 2–15. DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-02-15. EDN: CCFMDM
2. Банаев Е.В., Шемберг М.А. Ольха в Сибири и на Дальнем Востоке России (изменчивость, таксономия, гибридизация). Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2000. 99 с.
3. Баранов С.Г., Зыков И.Е., Федорова Л.В. Изучение внутривидовой изменчивости липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.) на основе билатеральной асимметрии листовых пластин // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2015. № 2(30). С. 134–145. DOI: 10.17223/19988591/30/9. EDN: TXTKHL.
4. Бученков И.Э., Рышкель И.В., Рышкель О.С. Хозяйственно ценные признаки межсортовых гибридов *Cerasus tomentosa* Thub // Вестник БарГУ. Сер. Биологические науки. Сельскохозяйственные науки. 2016. № 4. С. 85–90. EDN: WTKPFD.
5. Еремин Г.В., Еремин В.Г. Использование генофонда дикорастущих видов рода *Prunus* L. в селекции клоновых подвоев косточковых культур // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2015. Т. 176, № 4. С. 416–428. DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-416-428. EDN: VLKTRL.
6. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск, 2003. 302 с. EDN: QKMPMT.
7. Каракулов А.В. Карпова Е.А., Васильев В.Г. Эколо-географическая изменчивость морфометрических показателей и состава флавоноидов *Rhododendron parvifolium* // Turczaninowia. 2018. Т. 21, № 2. С. 133–144. DOI: 10.14258/turczaninowia.21.2.14. EDN: XVLNDV.
8. Кашин А.С. и др. Геометрическая морфометрия и филогенетический анализ таксонов рода *Delphinium* юга России // Turczaninowia. 2023. Т. 26, № 2. С. 59–81. DOI: 10.14258/turczaninowia.26.2.4. EDN: JECGUB.
9. Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. Екатеринбург: Екатеринбург, 2000. 224 с. EDN: UYVVOT.

10. Ладыженская О.В. и др. Изменчивость вишни войлочной (*Prunus tomentosa* Thunb.) в Республике Алтай // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2023. № 2. С. 46–54. DOI: 10.26897/0021-342X-2023-2-46-54. EDN: TWBCFM
11. Лёzin M.C., Лёзина В.А. Натурализация как инструмент повышения адаптивности в будущих сортах войлочной вишни // Сибирский лесной журнал. 2024. № 1. С. 90–96. DOI: 10.15372/SJFS20240110. EDN: HTGHGI
12. Матюнин М.Н. Биологические особенности и селекция косточковых культур в Горном Алтае. Горно-Алтайск, 2016. 344 с. EDN: WHLTPF.
13. Меркер В.В. Дендрофлора Челябинской области: дис. ... канд. биол. наук. Челябинск, 2009. 248 с.
14. Меркер В.В. Инвазивные и потенциально инвазивные виды интродуцированной дендрофлоры Челябинской области // Интеграция ботанических исследований и образования: традиции и перспективы: тр. Междунар. науч.-практ. конф. Томск, 2013. С. 115–117. EDN: SXGZWZ.
15. Меркер В.В. Чужеродные виды растений в сосновых борах Челябинской области // Промышленная ботаника. 2024. Т. 24, № 2. С. 116–120. DOI: 10.5281/zenodo.13323915. EDN: CCRELN.
16. Паутова Н.В., Лызлова Н.Н., Овчинникова И.Н. Адаптационные особенности и ресурсный потенциал видов рода *Cerasus* Juss., интродуцированных в Республике Коми // Плодоводство и ягодоводство России. 2011. Т. 28, № 2. С. 138–144. EDN: NYNFXB.
17. Прошкин Б.В., Климов А.В. Изменчивость признаков листа у форм *Populus laurifolia* Ledeb., отличающихся по окрасу коры, в бассейне реки Томи // Вестник Новосибирского государственного аграрного университета. 2017. № 1(42). С. 93–106. EDN: YJKCXL.
18. Царенко В.П., Царенко Н.А. Вишня войлочная. Челябинск: НПО «Сад и огород»; Челябинский дом печати, 2010. 159 с.
19. Шевченко С.М., Сорокопудов В.Н., Навальнева И.А. Интродукция вишни войлочной в ботаническом саду Белгородского государственного университета // Вестник КрасГАУ. 2010. № 7(46). С. 39–43. EDN: MSSILR.
20. Юшев А.А. К вопросу о классификации сортов вишни // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1974. Т. 52, № 3. С. 151–162. EDN: WODJKB.
21. Aliyoun Nazari S. et al. Morphological characterization of *Prunus incana* Pall. by multivariate analysis // Plant Systematics and Evolution. 2012. Vol. 298. P. 1805–1814. DOI: 10.1007/s00606-012-0681-x.
22. Anatov D.M. et al. Features of the anatomical structure of leaves depending on the high-altitude growth of apricot in Dagestan // Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2023. Vol. 184, № 2. P. 176–189. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189. EDN: SWTIJY.
23. Chen T. et al. Molecular and morphological data reveals new insights into genetic diversity and population structure of Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* Lindl.) landraces. // Genetic Resources and Crop Evolution. 2018. Vol. 65. P. 2169–2187. DOI: 10.1007/s10722-018-0683-9. EDN: YBERDN.
24. International Plant Names Index (IPNI), 2017. URL: <https://www.ipni.org/n/318564-2> (дата обращения: 19.02.2025).
25. Ranney T.G. Differential tolerance of eleven *Prunus* taxa to root zone flooding // Journal of Environmental Horticulture. 1994. Vol. 12, №. 3. P. 138–141. DOI: 10.24266/0738-2898-12.3.138.
26. Uzun A. et al. Leaf and fruit characteristics and genetic diversity of wild fruit *Cerasus prostrata* genotypes collected from the Central Anatolia, Turkey // Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus. 2021. Vol. 20(2). P. 53–62. DOI: 10.24326/aspc.2021.2.6. EDN: NKOSQJ.
27. Zhang Q. et al. Characterization of tomentosa cherry (*Prunus tomentosa* Thunb.) genotypes using SSR markers and morphological traits // Scientia horticulturae. 2008. Vol. 118, Issue 1. P. 39–47. DOI: 10.1016/j.scienta.2008.05.022.

References

1. Abramova L.M., Golovanov Ya.M. [Materials to the “Black book of flora of the Orenburg region”]. *Rosijiskij žurnal biologičeskich invasij*. V. 16, No. 4 (2023): pp. 2-15. DOI: 10.35885/1996-1499-16-4-02-15. (In Russ.).
2. Banaev E.V., Shemberg M.A. *Ol'cha v Sibiri i na Dal'nem Vostoke Rossii (izmenchivost', taksonomiya, gibrildizatsiya)* [Alder in Siberia and the Far East of Russia (variability, taxonomy, hybridization)], Novosibirsk, 2000. 99 p. (In Russ.).
3. Baranov S.G., Zykov I.E., Fedorova L.V. [Studying *Tilia cordata* Mill. intraspecific variation on the basis of leaf bilateral asymmetry]. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologija*. No. 2(30) (2015); pp. 134-145. DOI: 10.17223/19988591/30/9. (In Russ.).
4. Buchenkov I.E., Ryshkel I.V., Ryshkel O.S. [Economically valuable traits of the *Microcerasus tomentosa* Thunb. intervarietal hybrids]. *Vestnik BarGU. Ser. Biologičeskie nauki. Srl'skochozjajstvennye nauki*. No.4 (2016): pp. 85-90. EDN: WTKPFD.

5. Eremin G.V., Eremin V.G. [The use of the gene pool of wild species of the genus *Prunus* L. in the selection of clonal rootstocks of stone fruit crops]. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. V. 176, No. 4 (2015): pp. 416-428. DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-416-428. (In Russ.).
6. Ivanter E.V., Korosov A.V. *Vvedeniye v količestvennuyu biologiju* [An introduction to quantitative biology: A study guide]. Petrozavodsk, 2003. (In Russ.).
7. Karakulov A.V., Karpova E.A., Vasilyev V.G. [Ecological-geographical variability of morphometric parameters and flavonoid composition of *Rhododendron parvifolium*]. *Turczaninowia*. V. 21, No. 2 (2018): pp. 133-144. (In Russ.).
8. Kashin A.S., Bogoslov A.V., Parkhomenko A.S., Shilova I.V., Kristskaia T.A., Murtazaliev R.A. [Geometric morphometry and phylogenetic analysis of the taxa of the genus *Delphinium* in southern Russia]. *Turczaninowia*. V. 26, No. 2 (2023): pp. 59-81. DOI: 10.14258/turczaninowia.26.2.4. (In Russ.).
9. Korona V.V., Vasil'ev A.G. *Stroenie i izmenčivost' list'ev rastenij: osnovy modul'noj teorii* [Structure and variability of plant leaves: fundamentals of modular theory]. Ekaterinburg, 2000. 224 p. (In Russ.).
10. Ladyzhenskaya O.V., Donskih V.G., Aniskina T.S., Simakhin M.V. [Variability of the felted cherry (*Prunus tomentosa* Thunb.) in the Republic of Altai]. *Izvestija Timirjazevskoj sel'skochozjajstvennoj akademii*, No. 2 (2023): pp. 46-54. (In Russ.).
11. Lezin M.S., Lezina V.A. [Naturalization as a tool to increase adaptability in future varieties of felt cherries]. *Sibirskij lesnoj žurnal*. No. 1 (2024): pp. 90-96. (In Russ.).
12. Matyunin M.N. *Biologičeskie osobennosti i selekcija kostočkovych kul'tur v Gornom Altae* [Biological features and breeding of stone fruit crops in the Altai Mountains region]. Gorno-Altaisk, 2016. 344 p. (In Russ.).
13. Merker V.V. *Dendroflora Čeljabinskoy oblasti. Diss. kand. biol. nauk* [Dendroflora of the Chelyabinsk region. Cand. Diss.]. Chelyabinsk, 2009. 248 p. (In Russ.).
14. Merker V.V. [Invasive and potentially invasive species of dendroflora of introduced the Chelyabinsk area]. *Integracija botaničeskich issledovanij i obrazovanija: tradicii i perspektivy* [Integration of botanical research and education: traditions and prospects: Proceedings of the International Scientific Conference]. Tomsk, 2013, pp. 115-117. (In Russ.).
15. Merker V.V. [Alien plant species in Pine forests of the Chelyabinsk region]. *Promyšlennaja botanika*. V. 24, No. 2 (2024): pp. 116-120. DOI: 10.5281/zenodo.13323915. (In Russ.).
16. Pautova N.V., Lyzlova N.N., Ovchinnikova I.N. [Adaptive features and resource potential of *Cerasus* Juss. species introduced in the Komi Republic]. *Plodovodstvo i jagodovodstvo v Rossii*. V. 28, No. 2 (2011): pp. 138-144. (In Russ.).
17. Proshkin B.V., Klimov A.V. [Variations of leaves parameters of *Populus laurifolia* Ledeb. that differ in bark coloration in the basin Tom basin]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta*. No. 1(42) (2017): pp. 93-106. (In Russ.).
18. Tsarenko V.P., Tsarenko N.A. *Višnja vojločnaja* [Nanking cherry]. Chelyabinsk, 2010. 159 p. (In Russ.).
19. Shevchenko S.M., Sorokopudov V.N., Naval'neva I.A. [Introduction of felted cherry in the botanical garden of Belgorod State University]. *Vestnik KrasGAU*. No. 7(46) (2010): pp. 39-43. (In Russ.).
20. Yushev A.A. [To the classification of cherry cultivars]. *Trudy po prikladnoj botanike, genetike i selekcii*. V. 52, No. 3 (1974): pp. 151-162. (In Russ.).
21. Aliyoun Nazari S., Zamani Z., Fatahi M.R., & Shiekh Sofla, H. Morphological characterization of *Prunus incana* Pall. by multivariate analysis. *Plant Systematics and Evolution*. V. 298 (2012): pp. 1805-1814.
22. Anatov D.M., Asadulaev Z.M., Ramazanova Z.R., Osmanov R.M. Features of the anatomical structure of leaves depending on the high-altitude growth of apricot in Dagestan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. V. 184, No. 2 (2023): pp. 176-189. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-2-176-189.
23. Chen T., Hu Y.Y., Chen Q., Wang Y., Zhang J., Tang H.R., & Wang X.R. Molecular and morphological data reveals new insights into genetic diversity and population structure of Chinese cherry (*Prunus pseudocerasus* Lindl.) landraces. *Genetic Resources and Crop Evolution*. V. 65 (2018): pp. 2169-2187.
24. International Plant Names Index (IPNI), 2017. Available at: <https://www.ipni.org/n/318564-2> (accessed 19.02.2025).
25. Ranney T.G. Differential tolerance of eleven *Prunus* taxa to root zone flooding. *Journal of Environmental Horticulture*. V. 12, No. 3 (1994): pp. 138-141.
26. Uzun A., Yaman M., Pinar H., Gok B.D., Gazel I. Leaf and fruit characteristics and genetic diversity of wild fruit *Cerasus prostrata* genotypes collected from the Central Anatolia, Turkey. *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus*. V. 20(2) (2021): pp. 53-62. DOI: 10.24326/asphc.2021.2.6.
27. Zhang Q., Yan G., Dai H., Zhang X., Li C., & Zhang Z. Characterization of tomentosa cherry (*Prunus tomentosa* Thunb.) genotypes using SSR markers and morphological traits. *Scientia horticulturae*. V. 118, Iss. 1 (2008): pp. 39-47.

Статья поступила в редакцию 21.02.2025; одобрена после рецензирования 08.04.2025; принятa к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 21.02.2025; approved after reviewing 08.04.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

М. С. Лёзин – канд. биол. наук, доцент кафедры овощеводства и плодоводства им. проф. Н. Ф. Коняева;
В. А. Лёзина – младший научный сотрудник лаборатории экологии древесных растений.

Information about the authors

M. S. Lezin – candidate of biology, associate professor of the Department of Vegetable and Fruit Growing named after Professor N. F. Konyaev;

V. A. Lezina – Junior Researcher at the Laboratory of Ecology of Woody Plants.

Вклад авторов:

Лёзин М. С. – научное руководство; концепция исследования; развитие методологии; написание исходного текста; итоговые выводы.

Лёзина В. А. – сбор материала, доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Lezin M. S. – scientific management; research concept; methodology development; writing the draft; final conclusions.

Lezina V. A. – material collection, followon revision of the text; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 581.93(470.53)

EDN: DPVPBG

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-155-164



Таксономический состав древесных растений скверов городского центра Перми

Наталья Александровна Молганова¹✉, Сергей Александрович Овеснов²

^{1✉} Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия, molganova@mail.ru

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

Аннотация. Древесные растения объектов озеленения общего пользования городского центра Перми создают благоприятную среду для населения, испытывая при этом повышенную антропогенную нагрузку. Изучение их таксономического состава было проведено в 2014–2017 гг. В данной статье приводятся результаты повторного исследования 2024 г., которые представляют собой конспект видов древесных растений и анализ полученных данных. Действующий ассортимент скверов городского центра насчитывает 127 видов и гибридогенных таксонов, относящихся к 49 родам из 22 семействам, что составляет 46% от дендрофлоры г. Перми. Высоким постоянством обладают: *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Acer negundo*, *Betula* aggr. *aurata*, *Syringa vulgaris* и *Malus* spp. Могут создавать проблему биологического загрязнения 19 видов из 9 родов, среди которых наиболее опасны агриофиты: *Acer negundo*, *Amelanchier × spicata*, *Caragana arborescens*, *Cotoneaster acutifolius*, *Malus baccata*, *M. domestica*, *Prunus maackii*. За 10 лет из видового состава объектов озеленения общего пользования чаще исключались нерекомендованные для озеленения: *Acer negundo*, *Populus* (Sect. *Tacamahaca* Spach) и рекомендованные: *Betula* и *Viburnum opulus*. В ассортименте недостаточно невысоких красivoцветущих и декоративно-лиственных деревьев, кустарников и лиан, подбор которых нужно осуществлять с учетом экологических особенностей. Нужно избегать включения в состав различных скверов однотипного ассортимента.

Ключевые слова: древесные растения, Пермь, городской центр, ассортимент, озелененные территории общего пользования

Для цитирования: Молганова Н. А., Овеснов С. А. Таксономический состав древесных растений скверов городского центра Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 155–164. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-155-164>.

BOTANY

Original article

Taxonomic composition of woody plants in the squares of the urban center of Perm

Natalia A. Molganova¹✉, Sergey A. Ovesnov²

^{1✉} Perm State agricultural and technological University, Perm, Russia, molganova@mail.ru

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

Abstract. Woody plants of public landscaping areas in the urban center of Perm create a favorable environment for the population and experience increased anthropogenic stress. The study of their taxonomic composition was conducted in 2014–2017. The article presents the results of a 2024 replication research, which are a summary of woody plant species and an analysis of the data obtained. The current assortment of public gardens in the city center includes 127 species and hybridogenic taxa belonging to 49 genera from 22 families, which is 46% of the dendroflora of Perm. *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Acer negundo*, *Betula* aggr. *aurata*, *Syringa vulgaris* and *Malus* spp. have a high consistency. 19 species from 9 genera can pose a problem of biological contamination, among which the most dangerous are agriophytes: *Acer negundo*, *Amelanchier × spicata*, *Caragana arborescens*, *Cotoneaster acutifolius*, *Malus baccata*, *M. domestica*, *Prunus maackii*. Over the past 10 years, species not recommended (*Acer negundo*, *Populus* (Sect. *Tacamahaca* Spach)) and recom-

mended (*Betula* и *Viburnum opulus*) for landscaping have been increasingly excluded from the species composition of public green spaces and landscaping sites. The assortment of low, beautifully flowering and deciduous ornamental trees, shrubs, lianas and vines is insufficient; they are to be selected taking into account environmental features. It is necessary to avoid including the same type of assortment in various squares.

Keywords: woody plants, Perm, city center, assortment, urban public gardens

For citation: Molganova N. A., Ovesnov S. A. [Taxonomic composition of woody plants in the squares of the urban center of Perm]. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 155-164. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-155-164>.

Введение

Древесные растения объектов озеленения общего пользования играют важную роль в создании благоприятной и комфортной среды для населения городов. Однако не все таксоны способны одинаково эффективно выполнять возложенные на них задачи, а некоторые могут усиливать биологическое загрязнение урбокосистем и становиться причиной их деградации. В последние десятилетия можно наблюдать, что общество движется к формированию социально-экологической ответственности и к пониманию необходимости регулирования ассортимента растений в г. Перми на законодательном уровне. В 2020 г. утверждены Правила благоустройства территории г. Перми¹, а в 2023 г. законодательно закреплен Ассортимент деревьев и кустарников, рекомендуемых для городского озеленения².

Город Пермь до начала XX в. развивался вдоль р. Камы между реками Егошихой и Данилихой. В этих границах сформировался городской центр – территория с 300-летней историей, развитой инфраструктурой и высокой плотностью точек тяготения. Это накладывает отпечаток на зеленые насаждения центральной части города, которые испытывают наиболее сильное влияние урбанизации и нуждаются в мониторинге. В 2014–2017 гг. проходило первичное исследование видового состава деревьев и кустарников объектов озеленения общего пользования Свердловского, Ленинского и Дзержинского административных районов г. Перми [Молганова, Овснов, 2014, 2015, 2017a]. На новом этапе развития возникла необходимость в повторном обследовании и анализе состава таксонов в условиях городского центра Перми.

Появление и исчезновение видов и гибридогенных таксонов в городских зеленых насаждениях обусловлено двумя группами факторов. Так, возможность культивирования определена экологическими свойствами таксона и их соответствием условиям выращивания. Эти факторы диктуют саму вероятность успеха интродукции. Другая группа предпосылок появления таксонов в общественном озеленении – это потребности современного общества, которые подчиняются сложным, почти не поддающимся анализу, тенденциям моды на растения. Какие-то веяния культуры и политики, которые улавливаются и размножаются «трендхантами отрасли», а затем воспроизводятся производителями посадочного материала и ландшафтными архитекторами. Таким образом, список видов скверов не может быть проанализирован с использованием элементов традиционного флористического анализа, в связи с чем проведены только некоторые его элементы.

Дополнительно проведено сравнение с Ассортиментом деревьев и кустарников, рекомендованных для городского озеленения Перми, разработанным научным сообществом и Администрацией города.

Материалы и методы исследования

В 2024 г. изучен видовой состав культивируемых и спонтанно произрастающих видов древесных растений объектов озеленения общего пользования городского центра Перми. Его границы в соответствии с Правилами благоустройства территории города Перми проходят на севере по береговой линии р. Камы до устья р. Егошихи; на востоке – по р. Егошихе, на юге – по ул. Чкалова, а далее на западе и юго-западе – по р. Данилихе до Экстрем-парка, по железнодорожным путям Главного и Горнозаводского направлений до ул. Решетниковский спуск (рис. 1).

Таксономическая принадлежность древесных растений установлена по источникам [Флора Европейской части СССР, 1974–2004; Беляева, Шабуров, Дьяченко, 1999; Конспект флоры Восточной Европы, 2012 и др.]. В результате инвентаризации составлен конспект видов и гибридогенных таксонов, в котором вначале размещен отдел *Gymnospermae*, затем *Angiospermae*. В отделах семейства, в семействах – роды, а в родах – виды расположены в порядке латинского алфавита. После названия видов приведены

¹ Правила благоустройства территории города Перми решением Пермской городской Думы от 15.12.2020, № 277. URL: <https://docs.cntd.ru/document/571032259> (дата обращения: 10.03.2025).

² Порядок проведения работ по озеленению территорий общего пользования города Перми : утвержден Постановлением Администрации города Перми от 31.03.2023, № 254. URL: <https://docs.cntd.ru/document/406601680> (дата обращения: 06.09.2024).

некоторые наиболее значимые подвиды и гибридогенные таксоны или культивары. Латинские названия приведены в соответствии с [Plants of the World Online, 2024]. Значком * обозначены таксоны из Ассортимента деревьев и кустарников, рекомендуемого для городского озеленения.



Рис. 1. Городской центр Перми

[Perm City Center]

Номер после названия таксона указывает на сквер, в котором он обнаружен (рис. 1): 1. Сквер (Ск.) им. Олега Новоселова; 2. Ск. им. Ф.Э. Дзержинского; 3. Сад им. 250-летия города Перми; 4. Ск. по ул. Екатерининской, 220 с откосами; 5. Ск. по ул. Екатерининской; 6. Театральный сад; 7. Сад им. Н.В. Гоголя; 8. Сад Декабристов; 9. Ск. им. Решетникова; 10. Ск. у гостиницы «Урал»; 11. Сад им. Любимова (Сад им. С.М. Кирова); 12. Ск. Уральских добровольцев; 13. Ск. «Сказки Пушкина»; 14. Ск. у Воинского кладбища; 15. Ск. купцов Грибушиных; 16. Ск. им. Мамина-Сибиряка (сквер на Соборной площади); 17. Ск. в 66 квартале, эспланада; 18. Ск. в 64 квартале; 19. Ск. в 68 квартале; 20. Ск. «Аллея Памяти» по ул. Екатерининской; 21. Ск. им. Татищева (сквер Разгуляйский); 22. Ск. на нижней набережной реки Камы; 23. Ск. у Свято-Троицкого Кафедрального собора; 24. Ск. им. Парижских коммунаров; 25. Ск. на верхней набережной реки Камы; 26. Ск. по ул. Героев Хасана – ул. Чкалова; 27. Бульвар им. Советской Армии; 28. Ск. им. академика Е.А. Вагнера; 29. Ск. имени актера Георгия Буркова; 30. Ск. у МАУК «Пермский городской дворец культуры им. А.Г. Солдатова». Порядок расположения скверов и их название соответствует Перечню объектов озеленения общего пользования города Перми от 29 апреля 2011 года № 188 (с изменениями на 19 июня 2024 года)³.

В число изученных объектов не вошли Бульвар по Комсомольскому проспекту и ООПТ Историко-природный комплекс «Сад им. Максима Горького», работа по исследованию которых еще не окончена, а также Сквер у памятника архитектуры «Дом чекистов», доступ на который в 2024 г. был ограничен из-за реконструкции.

³ Перечень объектов озеленения общего пользования города Перми, утв. постановлением Администрации г. Перми «Об утверждении Перечня объектов озеленения общего пользования города Перми» от 29 апреля 2011 г. № 188 (с изменениями на 19 июня 2024 г.). URL: <https://docs.cntd.ru/document/428681751> (дата обращения: 10.03.2025).

Конспект видов древесных растений объектов общего пользования городского центра Перми

Отдел Gymnospermae (Pinophyta)

Класс Coniferae (Pinopsida). Семейство Cupressaceae. *Juniperus sabina* L. – можжевельник казацкий*: 8, 18, 22, 26, 30; *J. scopulorum* Sarg. – м. скальный*: 26; *J. virginiana* L. – м. виргинский: 2; *Microbiota decussata* Kom. – микробиота перекрестно-парная*: 22; *Thuja occidentalis* L. – тuya западная*: 3, 6, 9, 10, 11, 14, 18, 22, 25, 27, 30. **Семейство Pinaceae.** *Abies sibirica* Ledeb. – пихта сибирская: 8, 11, 14, 25; *Larix decidua* Mill. – лиственница европейская*: 6; *L. gmelinii* (Rupr.) Göpp. – л. Гмелина: 2; *L. kaempferi* (Lamb.) Carrière – л. тонкочешуйная: 9; *L. laricina* (Du Roi) K.Koch (*L. americana* Michx.) – л. американская: 2; *L. sibirica* Ledeb. – л. сибирская*: 2, 3, 6, 7, 9, 11, 12, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 29; *Picea abies* (L.) H.Karst. – ель обыкновенная*: 11; *P. engelmannii* Engelm. – е. Энгельманна: 11; *P. × fennica* (Regel) Kom. – е. финская: 3, 8, 19, 22, 24, 26, 27, 29; *P. laxa* (Münchh.) Sarg. (*P. canadensis* (Mill.) Britton, Sterns & Poggenb., *P. glauca* (Moench) Voss) – е. сизая: 2; *P. obovata* Ledeb. – е. сибирская: 3; *P. pungens* Engelm. – е. колючая*: 2, 6, 7, 9, 10, 17, 18, 19, 20, 27, 29, 30; *Pinus mugo* Turra – сосна горная*: 10, 22; *P. sibirica* Du Tour – с. сибирская*: 6, 17, 18, 21, 27, 29; *P. sylvestris* L. – с. обыкновенная*: 3, 22, 26.

Отдел Angiospermae (Magnoliophyta)

Класс Dicotyledones (Magnoliopsida). Семейство Aceraceae. *Acer ginnala* Maxim. (*A. tataricum* subsp. *ginnala* (Maxim.) Wesm.) – клен Гиннала*: 2, 3, 6, 7, 10, 17, 18, 19, 22, 27; *A. negundo* L. – к. яснелистный: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 21, 23, 24, 26, 27, 28, 29, 30; *A. platanoides* L. – к. остролистный*: 1, 2, 6, 7, 10, 12, 15, 16, 17, 18, 21, 22, 27, 28, 29, 30; *A. saccharinum* L. – к. серебристый: 20; *A. tataricum* L. – к. татарский*: 2, 5, 6, 8, 10, 22. **Семейство Berberidaceae.** *Berberis aquifolium* Pursh (*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.) – магония падуболистная*: 26; *Berberis × ottawensis* C.K.Schneid. ex Rehder – барбарис оттавский: 21; *B. thunbergii* DC. – б. Тунберга*: 16, 17, 18, 21, 29, 30; *B. vulgaris* L. – б. обыкновенный*: 1, 8, 16, 20, 29. **Семейство Betulaceae.** *Alnus incana* (L.) Moench – ольха серая: 3, 11; *Betula* aggr. *aurata* Borkh. – береза золотистая: 3, 4, 5, 6, 8, 9, 11, 12, 13, 14, 16, 17, 18, 19, 21, 22, 26, 27, 28, 29; *B. pendula* Roth – б. повислая*: 3, 6, 9, 11, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 22, 26, 27, 29; *B. pendula* ‘Dalecarlica’ – б. повислая ‘Даликарлийская’: 14; *Corylus avellana* L. – лещина обыкновенная: 3. **Семейство Caprifoliaceae.** *Lonicera caerulea* L. – жимолость сизая: 10; *L. tatarica* L. – ж. татарская: 23, 30; *Sambucus sibirica* Nakai – бузина сибирская: 22; *Symphoricarpos rivularis* Suksd. – снежноядодник приречный: 4, 6, 29; *Viburnum opulus* L. – калина обыкновенная: 5, 12, 18, 26. **Семейство Celastraceae.** *Euonymus europaeus* L. – бересклет европейский*: 6. **Семейство Cornaceae.** *Cornus alba* L. (*Swida alba* (L.) Opiz) – дерев белый*: 1, 3, 7, 10, 11, 17, 18, 19, 21, 22, 28, 29, 30. **Семейство Elaeagnaceae.** *Elaeagnus commutata* Bernh. ex Rydb. (*E. argentea* Pursh) – лох смешиаемый (л. серебристый)*: 27. **Семейство Fabaceae.** *Caragana arborescens* Lam. – карагана древовидная: 1, 4, 6, 15, 27. **Семейство Fagaceae.** *Quercus robur* L. – дуб чешчатый*: 2, 3, 8, 11, 12, 13, 17, 18, 21, 22, 23, 25, 27, 28, 29. **Семейство Hydrangeaceae.** *Hydrangea arborescens* L. – гортензия древовидная*: 7, 21, 22; *H. paniculata* Siebold – г. метельчатая*: 2, 6, 17, 19, 21, 22, 28; *Philadelphus coronarius* L. – чубушник венечный*: 3, 29; *P. pubescens* Loisel. – ч. пушистый: 3, 10, 15, 17, 18. **Семейство Juglandaceae.** *Juglans mandshurica* Maxim. – орех маньчжурский*: 9, 19. **Семейство Oleaceae.** *Fraxinus mandshurica* Rupr. – ясень маньчжурский: 11; *F. pennsylvanica* Marshall – я. пенсильванский*: 6, 22, 24(?), 27; *Syringa emodi* Wall. ex Royle – сирень гималайская: 16; *S. josikaea* J.Jacq. ex Rehb. – с. венгерская*: 16; *Syringa* sp.: 18; *S. villosa* Vahl – с. мохнатая: 4, 9, 18; *S. vulgaris* L. – с. обыкновенная*: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 27, 28; *S. × henryi* C.K. Schneid. – сирень Генри: 4, 6, 8, 11, 14, 22. **Семейство Rosaceae.** *Amelanchier × spicata* (Lam.) K. Koch (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *A. alnifolia* × *A. humilis*) – ирга колосистая: 4, 9, 29; *Cotoneaster acutifolius* Turcz. (*Cotoneaster lucidus* Schlecht.) – кизильник блестящий*: 3, 6, 7, 9, 10, 18, 19, 21, 22, 26, 27, 29; *Crataegus chlorocarpa* Lenné & K. Koch – боярышник золотистоплодный*: 3, 4, 5, 24, 26, 28, 29; *C. korolkowii* L. Henry – б. Королькова: 28; *C. sanguinea* Pall. – б. кроваво-красный*: 5, 6, 8, 14, 16, 17, 21, 22, 23, 24, 25, 28; *C. submollis* Sarg. – б. мягковатый*: 28; *Dasiphora fruticosa* (L.) Rydb. (*Potentilla fruticosa* L.) – курильский чай кустарниковый*: 17, 19, 21, 22, 29; *Hedlundia hybrida* (L.) Sennikov & Kurtto (*Sorbus hybrida* (L.) L.) – рябина гибридная: 11; *Malus baccata* (L.) Borkh. – яблоня ягодная*: 1, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28; *M. domestica* (Suckow) Borkh. – я. домашняя: 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 17, 21, 22, 24, 27; *M. niedzwetzkyana* Dieck (*M. domestica* (Suckow) Borkh. p.p.) – я. Недзведского*: 8, 12, 18; *M. praecox* Borkh. (*M. domestica* (Suckow) Borkh. p.p.) – яблоня ранняя: 8; *M. prunifolia* (Willd.) Borkh. – я. сливолистная: 7; *M. toringo* (Siebold) de Vriese – я. Зибольда: 17; *M. × floribunda* Siebold ex Van Houtte –

я. обильноцветущая: 24, 27; *M. 'Royalty'* – я. 'Royalty': 18; *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. – пузыреплодник калинолистный*: 3, 6, 10, 12, 17, 18, 19, 21, 22, 25, 29; *Prunus cerasus* L. – вишня обыкновенная: 4, 11, 23; *Prunus maackii* Rupr. (*Padus maackii* (Rupr.) Kom.) – черемуха Маака*: 3, 6, 10, 11, 22; *Prunus padus* L. – черемуха обыкновенная*: 4, 11, 14, 22, 28; *P. padus* L. 'Colorata' – ч. о. 'Колората': 2, 22; *P. tenella* Batsch (*Amygdalus nana* L. p.p.) – миндаль степной: 6, 22; *P. virginiana* L. (*Padus virginiana* (L.) Mill.) – ч. виргинская: 4; *Pyrus communis* L. – груша обыкновенная: 3; *P. ussuriensis* Maxim. – г. уссурийская*: 3, 5, 6, 9, 10, 11, 17, 18; *Rosa acicularis* Lindl. – роза иглистая: 11, 23; *R. chinensis* Jacq. – р. китайская: 22; *R. cinnamomea* L. (*Rosa majalis* Herrm.) – р. коричная: 3, 11, 25, 28, 30; *R. cinnamomea* × *acicularis*: 3, 11; *R. davurica* Pall. – р. даурская: 3, 4; *R. dumalis* Bechst. – р. рошевая: 25; *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr. – р. гололистная: 4, 11; *R. rugosa* Thunb. – р. морщинистая*: 1, 4, 10, 12, 15, 17, 18, 19, 22, 23, 25, 28, 29; *R. spinosissima* L. – р. колючайшая*: 6, 25, 28; *Rosa* sp.: 18; *Rubus idaeus* L. – м. обыкновенная: 28; *Sorbaria sorbifolia* (L.) A. Braun – рябинник рябинолистный*: 2, 3, 7, 9, 11, 17, 21, 22, 26; × *Sorbaronia mitschurinii* (A.K. Skvortsov & Maitul.) Sennikov (× *Sorbaronia fallax* (C.K. Schneid.) C.K. Schneid. p.p.) – сорбарния Мичуриня*: 3, 4, 5, 8, 15; *Sorbus aucuparia* L. – рябина обыкновенная*: 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 20, 21, 22, 23, 25, 26, 27, 28, 29; *Spiraea betulifolia* Pall. – спирея бересолистная*: 7, 10, 17, 22; *S. chamaedryfolia* L. – с. дубравколистная*: 2, 6, 23, 25; *S. douglasii* Hook. – с. Дугласа: 3, 26; *S. japonica* L.f. – с. японская*: 2, 6, 10, 17, 18, 20, 21, 22, 26, 27, 29, 30; *S. salicifolia* L. – спирея ивolistная*: 1, 2, 3; *S. × cinerea* Zabel – с. серая: 6, 10, 11, 17, 18, 19, 21, 22, 26, 29. **Семейство Salicaceae.** *Populus alba* L. – тополь белый*: 3, 6, 7, 18, 27; *P. × berolinensis* K. Koch – т. берлинский: 3, 4, 5, 6, 7, 8, 15, 22, 23, 26, 27; *P. × canescens* (Aiton) Sm. – т. сероватый: 6, 7; *P. × moskoviensis* R.I. Schröd. – т. московский: 27, 28; *P. nigra* f. *italica* (Münchh.) A. Andersen – т. черный ф. итальянская: 1, 3, 17, 22; *P. × petrowskiana* (R.I. Schröd. ex Regel) Dippel (*P. deltoides* × *P. laurifolia*) – т. Петровского: 18; *P. × sibirica* G.V. Krylov & G.V. Grig. ex A.K. Skvortsov (*P. balsamifera* × *P. nigra*) – т. сибирский: 7; *P. × sowietica pyramidalis* Jabl. – т. советский пирамидальный*: 6, 10, 17, 22, 27; *P. tremula* L. – осина*: 22; *P. tremula* L. f. *pyramidalis* Soc. – осина ф. пирамидальная: 22; *P. × wobstii* R.I. Schröd ex Dippel (*P. laurifolia* Ledeb. × *P. longifolia* Fisch.) – т. Вобста: 1; *Salix alba* L. – ива белая: 3, 6, 18, 21, 28; *S. caprea* L. – и. козья: 5, 18, 19, 25, 27, 29; *S. euxina* I.V. Belyaeva 'Bullata' – и. понтийская 'Буллата': 2, 3, 4, 6, 7, 12, 17, 18, 21, 22, 28, 29; *S. dasyclados* Wimm. – и. шерстистопобеговая: 4, 5; *S. purpurea* L. – и. пурпурная: 18; *S. schwerinii* E.L. Wolf – и. Шверина*: 6, 14, 18, 22; *S. triandra* L. – и. трехтычинковая: 1, 2, 5; *S. × 'Majak 2'* V. Schaburov et I. Beljaeva – ива 'Маяк 2': 7, 17, 22, 29; *S. × fragilis* L. – и. ломкая: 1, 2, 3, 6, 11, 12, 13, 22, 25, 29; *S. × pendulina* Wender. – и. повислая*: 5, 6, 12, 21, 22; *S. 'Sverdlovskaja Isvilistaja 2'* – и. 'Свердловская извилистая 2': 2, 7, 14, 15, 17, 22. **Семейство Saxifragaceae.** *Ribes nigrum* L. – с. черная: 23. **Семейство Solanaceae.** *Solanum dulcamara* L. – п. сладко-горький: 3, 5. **Семейство Tamaricaceae.** *Myricaria germanica* (L.) Desv. – мирикария германская*: 22. **Семейство Tiliaceae.** *Tilia cordata* Mill. – липа сердцелистная*: 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19, 21, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29; *T. platyphyllos* Scop. – л. крупнолистная*: 21, 28. **Семейство Ulmaceae.** *Ulmus glabra* Huds. – вяз шершавый*: 3, 6; *U. laevis* Pall. – в. гладкий*: 3, 6, 12, 14, 20, 21, 22, 26, 27, 28. **Семейство Vitaceae.** *Parthenocissus inserta* (A. Kern.) Fritsch – девичий виноград прикрепляющийся*: 3, 21, 29.

Обсуждение результатов

Действующий ассортимент скверов городского центра насчитывает 127 видов и гибридогенных таксонов древесных растений, относящихся к 49 родам из 22 семействам. Это составляет около 46% от общего числа видов дендрофлоры г. Перми [Молганова, Овснов, 2017б]. На Gymnospermae приходится 16% от 127 видов, остальные входят в отдел Angiospermae.

К трем наиболее широко представленным относятся семейства Rosaceae (41 вид, относящийся к 15 родам), Salicaceae (21 вид, 2 рода) и Pinaceae (15 видов, 4 рода) – на их долю приходится 61.6%. В 10 наиболее широко представленных семейств еще входят Oleaceae (8 видов, 2 рода), Caprifoliaceae (5 видов, 4 рода), Cupressaceae (5 видов, 3 рода), Aceraceae (5 видов, 1 род), Berberidaceae (4 вида, 1 род), Betulaceae (4 вида, 3 рода), Hydrangeaceae (4 вида, 2 рода). В остальных 12 семействах по 1–2 вида. По сравнению с дендрофлорой города в центральном районе более широко представлено семейство Pinaceae, которое переместилось с 5 места на 3-е [Молганова, Овснов, 2017б;], что обусловлено работой специалистов ландшафтной отрасли по расширению ассортимента хвойных в озеленении.

Родов, содержащих от 1 до 3 видов, насчитывается 37. Всего они составляют 40% от общего числа видов городского центра. Большее число видов в родах *Salix*, *Populus*, *Rosa* – на их долю приходится 23.2%. Родовой коэффициент (среднее число видов в роде) составляет 2,6. Более 5 видов входят в роды *Malus* (7 видов), *Picea* и *Spiraea* (по 6), *Larix*, *Prunus*, *Syringa* и *Acer* (по 5). Остальные 40 родов включают 4 вида и менее.

Распределение видов древесных растений объектов озеленения общего пользования городского центра по биоморфам представлено на рис. 2. Жизненные формы определены по И.Г. Серебрякову [1962].

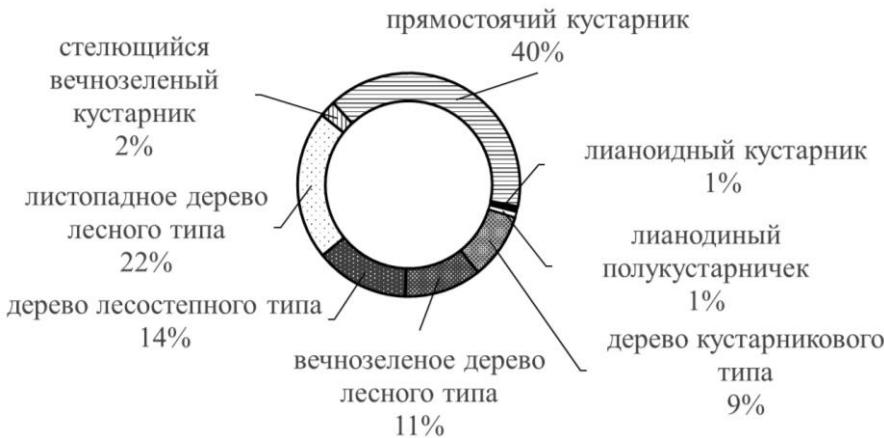


Рис. 2. Биоморфы древесных растений объектов озеленения общего пользования

[Biomorphological analysis of woody plant species in urban public gardens]

В видовой состав скверов городского центра входят в основном деревья (суммарно 56%), что не совпадает с биоморфологическим спектром дендрофлоры г. Перми, в котором на первом месте оказываются кустарники. Среди деревьев центральных скверов, как и в дендрофлоре целиком, доминирует группа листопадных деревьев лесного типа. Среди кустарников в дендрофлоре города и в скверах центрального района с большим отрывом лидируют прямостоячие геоксильные корнеподвижные (т. е. истинные) кустарники.

В качестве общего вывода по результатам биоморфологического анализа можно указать, что в ассортименте наблюдается нехватка низкорослых деревьев и кустарников, которые помогли бы реализовать принцип ярусности и экосистемный подход в озеленении. Так, например, в рекомендованный для г. Перми ассортимент деревьев и кустарников входят роза сизая, спирея аргута (снежная), спирея бумальда, смородина альпийская, смородина золотистая, жимолость каприфоль, клематис мелкоцветковый.

К аборигенной фракции дендрофлоры из ассортимента скверов относятся 32 вида из 21 рода. Классический географический анализ видового состава не является информативным и осмысленным, поэтому не проводился. В интродуцированную фракцию входят 94 вида из 34 родов, что составляет 74.6%. Из интродуцированной фракции 19 видов и гибридогенных таксонов приходится на культурные. Видов, имеющих в основном азиатское природное распространение, 23, североамериканских интродуцентов – 18. При этом 4 вида имеют распространение и в Европе, и в Азии. В скверах представлен один североевропейско-западносибирско-алтайско-саянский вид. У остальных уверенно определить тип ареала сложно.

Натурализуются в Перми и Пермском крае из представленного списка 19 видов из 9 родов. В число наиболее опасных агрофитов входят: *Acer negundo*, *Amelanchier × spicata*, *Caragana arborescens*, *Cotoneaster acutifolius*, *Malus baccata*, *M. domestica*, *Prunus maackii*. Эти виды натурализуются в мало нарушенных местообитаниях в городе. *Acer negundo* и *Amelanchier × spicata* при этом способны конкурировать с видами подроста и подлеска городских лесов и являются биогеоценозтрансформерами, т. е. кардинально преобразуют лесные сообщества.

Corylus avellana распространена в Пермском крае южнее г. Перми более чем на 80 км [Камелин, Овснов, Шилова, 1999]. В Перми она возобновляется в ООПТ «Черняевский лесопарк» в месте посадки. В г. Екатеринбурге А.С. Третьякова с соавторами [Состав и инвазионная..., 2023] связывает распространение данного вида с деятельностью белок, которые способствуют распространению диаспор.

В скверах культивируются также возобновляющиеся на территории города на месте «мичуринских» садов, по нарушенным местообитаниям или в месте спонтанного заноса *Rosa rugosa*, *Spiraea chamaedryfolia*, *Berberis vulgaris*, *Sorbaria sorbifolia*, *×Sorbaronia mitschurinii*, *Euonymus europaeus*, *Lonicera tartarica*, *Philadelphus coronarius*, *Salix × fragilis*, *S. × pendulina* [Молганова, Овснов, 2017б].

Анемофильными, т. е. потенциально аллергенными, является 40 видов и гибридогенных таксонов. У 80 таксонов пыльцевые зерна переносят насекомые, а у 4-х не обнаруживалось цветение в условиях г. Перми. Таким образом, они являются безопасными с точки зрения провокации сезонных поллинозов. На рис. 3 показана продолжительность образования аллергенной пыльцы у потенциально-опасных растений для людей, страдающих поллинозом. Способ распространения пыльцы, ее аллергенность, сроки цветения установлены по данным литературы [Иллюстрированный определитель растений..., 2007; Пыльцевая сенсибилизация..., 2015; Новоселова, Шкляев, Минаева, 2022].

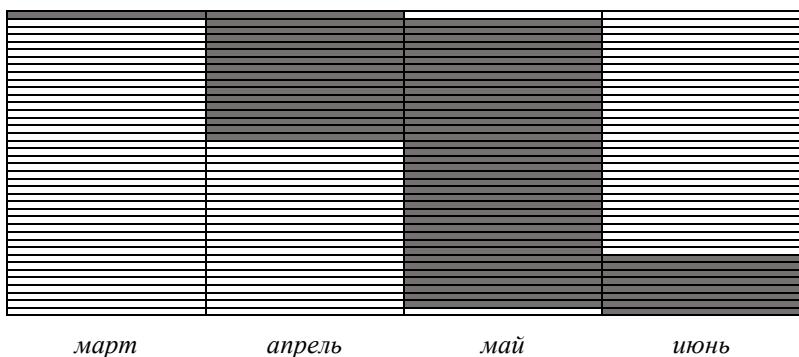


Рис. 3. Графики цветения / пыления ветроопыляемых деревесных растений

[Pollen dispersion schedule wind-pollinated woody plants]

Раньше всех начинает цветти *Populus tremula*. В апреле подключаются к цветению 17 видов. Больше всего потенциально-аллергенных видов цветет в мае (37 видов растений). Исходя из списка видов можно сделать вывод, что в июне опасность сохраняется, а в июле практически отсутствует.

Дольше всех сохраняет цветки на растениях безопасная для аллергиков *Dasiphora fruticosa*, которая может цветти с июня по сентябрь-октябрь. В позднелетнее и осеннее время продолжают цветти *Hydrangea arborescens*, *H. paniculata*. Сохраняют цветение во второй половине лета или ремонтантно цветут виды рода *Rosa*, *Symporicarpos rivularis*.

По постоянству участия в озеленении виды и гибридогенные таксоны условно поделены на 4 группы: с высоким постоянством – культивируемые более чем в $\frac{2}{3}$ скверов; с довольно высоким постоянством – от $\frac{1}{3}$ до $\frac{2}{3}$ скверов; с довольно низким постоянством – менее $\frac{1}{3}$; редкие виды – представленные в 1–2 скверах.

Виды с высоким постоянством, представленные в 20 скверах и более, относятся только к отделу Angiospermae: *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Acer negundo*, *Betula* aggr. *aurata*, *Syringa vulgaris* и *Malus spp.*, которые современная систематика нередко трактует как *Malus domestica* [POWO]. К видам с довольно высоким постоянством, представленным в 10–15 скверах, относятся в том числе Gymnospermae. В эту группу входят крупные и невысокие деревья, декоративно-лиственные и цветущие кустарники, хвойные и лиственные. Это таксоны и культивары: *Acer platanoides*, *Betula pendula*, *Quercus robur*, *Larix sibirica*, *Rosa rugose*, *Cornus alba*, *Cotoneaster acutifolius*, *Crataegus sanguinea*, *Salix euxina* 'Bullata', *Physocarpus opulifolius*, *Picea pungens*, *Populus × berolinensis*, *Spiraea japonica*, *Acer ginnala*, *Salix × fragilis*, *Spiraea × cinerea*, *Thuja occidentalis*, *Ulmus laevis*.

Видов с довольно низким постоянством (культивируемые в 3–9 скверах) 44. Это из Gymnospermae: *Picea × fennica*, *Pinus sibirica*, *Pinus sylvestris*, *Juniperus sabina*, и из Angiospermae: *Parthenocissus inserta*, *Sorbaria sorbifolia*, *Pyrus ussuriensis*, *Crataegus chlorocarpa*, *Hydrangea paniculata*, *Berberis thunbergii*, *B. vulgaris*, *Caragana arborescens*, *Dasiphora fruticosa* и др.

Редких видов, представленных в 1–2 скверах, 62. Это: *Fraxinus mandshurica*, *Acer saccharinum*, *Berberis aquifolium*, *Corylus avellana*, *Crataegus submollis*, *Elaeagnus commutata*, *Euonymus europaeus*, *Hedlundia hybrida* (*Sorbus hybrida*), *Larix gmelinii*, *Larix kaempferi*, *Larix laricina*, *Microbiota decussate*, *Picea abies*, *Picea engelmannii*, *Picea laxa*, *Rosa dumalis*, *Syringa emodi* и др.

Самым уникальным в видовом отношении является исторический сквер Сад им. Любимова. В нем представлены 4 вида, которые не выращиваются на других территориях (*Picea abies*, *Picea engelmannii*, *Fraxinus mandshurica*, *Hedlundia hybrida*). Уникальный видовой состав благодаря последним реконструкциям приобрели недавно реконструированные Сквер на нижней набережной р. Камы, Эспланада и Сквер им. Ф.Э. Дзержинского. Но поскольку в их озеленении были использованы «модные» таксоны, в ближайшее время уникальность этих территорий исчезнет.

По сравнению с 2014–2017 гг. чаще других исключались из видового состава следующие таксоны: *Acer negundo* исключен после реконструкции в 5 скверах, виды рода *Populus* – в 4. В 6 скверах погибли из-за погодных условий и болезней деревья рода *Betula*. Кроме того, по неопределенной причине из видового состава 5 скверов исключена *Viburnum opulus*.

Самые масштабные изменения произведены в скверах у гостиницы «Урал», у Воинского кладбища, им. Татищева и сад им. Н.В. Гоголя. В них были заменены более 70% видов от современного состава. В саду им. Н.В. Гоголя была изменена планировка – открыт вид на р. Каму. В связи с этим убраны *Acer negundo*, *Crataegus spp.*, *Populus spp.* вдоль склона. А в скверах им. Татищева и у гостиницы «Урал» добавлены разнообразные в видовом отношении группы многолетних и древесных растений, а именно виды таких родов, как *Berberis*, *Dasiphora*, *Hydrangea*, *Spiraea*, *Malus*, а также *Cornus alba*, *Parthenocissus inserta*, *Physocarpus opulifolius*, *Salix × pendulina*, *Sorbaria sorbifolia*.

Самые насыщенные в видовом отношении Скверы На нижней набережной реки Камы (50 видов), Сад им. 250-летия города Перми и Театральный сад (по 43 вида), Сквер в 64 квартале, эспланада (35 видов), Сквер в 66 квартале, эспланада (33 вида), Сквер имени актера Георгия Буркова (31 вид), Сад им. Любимова (30 видов).

В нормативно-закрепленный рекомендованный для г. Перми ассортимент деревьев и кустарников входят 84 наиболее успешно культивируемых вида. Сравнить видовой состав скверов и рекомендованный список трудно, т. к. он не содержит латинских названий растений и списка литературы. Это делает трактовку указанных в нем таксонов неопределенной. Однако наиболее вероятно из данного списка на территории скверов центрального района присутствует 75 видов.

Из таксонов, которые не включены в рекомендованный для г. Перми ассортимент, часто представлены в скверах городского центра *Betula* aggr. *aurata* (выращивается на 21 из 30 территорий). Данный таксон чаще всего результат гибридизации мезофита *B. pendula* с гигромезофитом *B. pubescens*. Таким образом, в ксерофильных урбанизированных условиях [Ильминских, 2014] *Betula* aggr. *aurata*, при недостаточно бережных реконструкциях скверов, усыхает. *Populus × berolinensis*, растущий в 11 скверах из 29, усугубляет проблему «тополиного пуха», поэтому тоже не входит в разрешенный ассортимент и требует исключения из состава видов. Из секции *Tacamahaca* (*Populus*, *Salicaceae*) в рекомендованном списке приведен тополь лавролистный, который тоже может вносить вклад в проблему «тополиного пуха». Инвазионный вид североамериканского происхождения *Acer negundo* не включен в рекомендованный ассортимент, но представлен в 79% изученных скверов.

Остальные массовые виды, широко распространенные в скверах городского центра, рекомендованы для выращивания. Однако в нормативно-разрешенном ассортименте есть еще 14 видов, которые могут быть использованы. Среди них особенного внимания заслуживают редкие в озеленении лианы, кустарники и невысокие деревья.

По сравнению с дендрофлорой г. Перми в скверах городского центра меньше видов в родах *Ribes* и *Amelanchier*, т. к. они выращиваются в основном на придомовых территориях многоквартирных и малоэтажных домов. В составе не представлены роды, произрастающие на болотах, в городских лесах, такие как *Linnaea*, *Vaccinium*, *Arctostaphylos*, *Ledum*, *Frangula*, *Empetrum* и др. В составе скверов не представлены роды *Vitis*, *Daphne*, *Schisandra*, *Phellodendron*, *Ligustrum*, *Clematis*, *Aesculus*, *Rhododendron*, которые могли бы увеличить видовое и ландшафтное разнообразие.

Заключение

Действующий ассортимент скверов городского центра насчитывает 127 видов и гибридогенных таксонов древесных растений, относящихся к 49 родам из 22 семействам, что составляет немногим менее половины от дендрофлоры г. Перми. Высоким постоянством обладают виды из отдела Angiospermae: *Malus baccata*, *Sorbus aucuparia*, *Tilia cordata*, *Acer negundo*, *Betula* aggr. *aurata*, *Syringa vulgaris* и *Malus* spp.

Из обнаруженных в скверах могут создавать проблему биологического загрязнения 19 видов из 9 родов, среди которых наиболее опасны агрофиты: *Acer negundo*, *Malus baccata*, *M. domestica*, *Amelanchier* × *spicata*, *Caragana arborescens*, *Cotoneaster acutifolius*, *Prunus maackii*. Два первых вида обладают высоким постоянством.

За почти 10-летний срок из видового состава чаще исключались нерекомендованные виды *Acer negundo*, *Populus* (Sect. *Tacamahaca* Spach), а также рекомендованные *Betula* и *Viburnum opulus*, вероятно, из-за низкой устойчивости в данных экологических условиях.

В ассортименте недостаточно низкорослых деревьев и кустарников, которые необходимы для реализации современных принципов ландшафтной архитектуры. Также ассортимент может быть расширен за счет красивоцветущих, декоративно-лиственных деревьев, кустарников и лиан, подбор которых нужно осуществлять с учетом экологических особенностей. В каждый сквер, бульвар или сад при реконструкции требуется подбирать виды с учетом исторической уникальности места, стараясь избегать применения шаблонных «модных» решений, а напротив, создавать индивидуальный облик каждого ландшафтного объекта.

Список источников

1. Беляева И.В., Шабуров В.И., Дьяченко А.А. Гибридные плакучие ивы в культуре на Среднем Урале // Бюллетень Главного ботанического сада. 1999. № 178. С. 19–26. EDN: YRJZIV
2. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 с.
3. Ильминских Н.Г. Флорогенез в условиях урбанизированной среды. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2014. 470 с.

4. Камелин Р.В., Овеснов С.А., Шилова С.И. Неморальные элементы во флорах Урала и Сибири. – Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1999. 83 с. EDN: TCIBRH
5. Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 / под ред. Н.Н. Цвелева. М.; СПб.: Товарищество науч. изд. КМК, 2012. 630 с.
6. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Деревья и кустарники скверов Ленинского района города Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2014. Вып. 4. С. 5–11. EDN: TCRSX
7. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Деревья и кустарники скверов Дзержинского и Мотовилихинского районов г. Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2015. Вып. 4. С. 305–316. EDN: VBIBUX
8. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Деревья и кустарники скверов Свердловского и Индустриального районов г. Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017а. Вып. 1. С. 10–20. EDN: YINOBT
9. Молганова Н.А., Овеснов С.А. Конспект дендрофлоры г. Перми // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2017б. Вып. 4. С. 390–402. EDN: ZWNWIJ
10. Новоселова Л.В., Шкляев В.А., Минаева Н.В. Анализ результатов аэропалинологического мониторинга с учетом погодных данных // Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Сер. Естественные и технические науки. 2022. № 9. С. 49–55. EDN: VBDLHR
11. Пыльцевая сенсибилизация и аэропалинологический мониторинг в определении значимых аллергенов при раннем весеннем поллинозе / Н.В. Минаева, Л.В. Новоселова, К.В. Плахина, Д.М. Ширяева // Российский аллергологический журнал. 2015. № 2. С. 19–24. EDN: TUGXVP
12. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк. 1962. 378 с.
13. Состав и инвазионная активность древесно-кустарниковых интродуцентов в Ботаническом саду УрО РАН / А.С. Третьякова, Е.В. Письмаркина, Н.Ю. Груданов, Д.Э. Забужко // Сибирский лесной журнал. 2023. № 5. С. 68–74. DOI: 10.15372/SJFS20230509 EDN: ZSRBIJ
14. Флора европейской части СССР: В 11 т. Т. 1–11. Л.: Наука, 1974–2004.
15. POWO – Plants of the World Online. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens. 2024. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (дата обращения: 28 02.2024).

References

1. Belyaeva I.V., Shaburov V.I., D'yachenko A.A. [Hybrid willow trees in decorative horticulture in the Central Urals]. *Bulleten' Glavnogo botaničeskogo sada*. No. 178 (1999): pp. 19-26. (In Russ.).
2. Ovesnov S.A., ed. *Illyustrirovannyj opredelitel' rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyi Mir Publ., 2007. 743 p. (In Russ.).
3. Il'minskich N.G. *Florogenes v uslovijach urbanizirovannoj sredy* [Florogenesis in an urban environment]. Ekaterinburg, 2014. 470 p. (In Russ.).
4. Kamelin R.V., Ovesnov S.A., Shilova S.I. *Nemoral'nye elementy vo florach Urala i Sibiri* [Immoral elements in the flora of the Urals and Siberia]. Perm', PSU Publ., 1999. 83 p.
5. Tzvelev N.N., ed. *Konspekt flory Vostočnoj Evropy*. T. 1 [Synopsis of the flora of Eastern Europe, Vol. 1.]. St-Peterburg, KMK Publ., 630 p. (In Russ.).
6. Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Trees and shrubs of the squares of the Leninsky district of the city of Perm]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2014): pp. 5-11. (In Russ.).
7. Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Trees and shrubs of the squares Dzerzhinsky and Motovilikhinsky districts of Perm]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2015): pp. 305-316. (In Russ.).
8. Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Trees and shrubs of the squares of Sverdlovsk and Industrial districts of Perm]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 1 (2017a): pp. 10-20. (In Russ.).
9. Molganova N.A., Ovesnov S.A. [Checklist of trees and shrubs of Perm]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 4 (2017b): pp. 390-402. (In Russ.).
10. Novoselova L.V., Shklyaev V.A., Minaeva N.V. [Analysis of the results of aerial palynological monitoring based on weather data]. *Sovremennaja nauka: aktual'nye problemy teorii i praktiki. Serija Estestvennye i techničeskie nauki*. No. 9 (2022): pp 49-55. (In Russ.).
11. Minaeva N.V., Novoselova L.V., Plakhina K.V., Shiryaeva D.M. [Pollen sensitization and aero-palynological monitoring for determination of significant allergens in early spring pollinosis]. *Rossijskij allergologičeskiy žurnal*. No. 2 (2015): pp 19-24. (In Russ.).
12. Serebrjakov I.G. *Ekologičeskaja morfologija rastenij* [Ecological morphology of plants]. Moscow, Vysšaja škola Publ., 1962. 378 p. (In Russ.).

13. Tret'yakova A.S., Pis'markina E.V., Grudanov N.Yu., Zabuzhko D.E. [Composition and invasion activity of woody plants in the botanical garden of the Ural branch of the Russian academy of sciences]. *Sibirskij lesnoj žurnal*. No. 5 (2023): pp 68-74. (In Russ.).

14. *Flora evropejskoy časti SSSR* [Flora of the European part of the USSR]. Leningrad, Nauka Publ., 1974-2004. V. 1-11. (In Russ.).

15. POWO [2024]. Plants of the World Online. Kew: Facilitated by the Royal Botanic Gardens. URL: <http://www.plantsoftheworldonline.org> (Accessed 28 February 2024).

Статья поступила в редакцию 28.03.2025; одобрена после рецензирования 03.04.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 28.03.2025; approved after reviewing 03.04.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

Н. А. Молганова – канд. биол. наук, доцент;

С. А. Овеснов – д-р биол. наук, профессор.

Information about the authors

N. A. Molganova – candidate of biology, associate professor;

S. A. Ovesnov – doctor of biology, professor.

Вклад авторов:

Молганова Н. А. – концепция исследования; полевые исследования; обработка материала; написание текста статьи; итоговые выводы.

Овеснов С. А. – концепция исследования; полевые исследования; редактирование текста статьи; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Molganova N. A. – research concept; field research; material processing; writing the text of the article; final conclusions.

Ovesnov S. A. – research concept; field research; editing of the text of the article; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 582.001.4

EDN: EBXLHC

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-165-170



Анализ рода *Inula* L. и *Pentanema* Cass. (Asteraceae) во флоре Азербайджана

Ситара Джалал кызы Мустафаева¹, Тунзала Абасали кызы Гасымова¹,
Зенфира Сейфаддин кызы Алиева¹, Таджа Джалил кызы Сафкулиева¹

¹ Институт Ботаники Министерства Науки и Образования Азербайджанской Республики, Баку, Азербайджан
Автор, ответственный за переписку: Ситара Джалал кызы Мустафаева, msitara@mail.ru

Аннотация. Рассматриваются изменения в таксономическом составе рода *Inula*, относящегося к трибе *Inuleae* семейства Asteraceae, и его современный статус. Род *Inula* во флоре Азербайджана был представлен 13-ю видами (*I. helenium*, *I. grandiflora*, *I. montbretiana*, *I. acaulis*, *I. orientalis*, *I. germanica*, *I. aspera*, *I. mariae*, *I. caspia*, *I. oculus-christi*, *I. britannica*, *I. auriculatum*, *I. vulgaris*). При исследовании использовались классический сравнительно-морфологический и систематический методы. В результате проведенных морфологических исследований, а также со ссылками на литературу и базы данных (“Taxon”; “Ukrainian Botanical Journal”; World Plants: Synonymic Checklists of the Vascular Plants of the World) установлено, что некоторые виды рода *Inula* переведены в новый для флоры Азербайджана род *Pentanema*. Род *Inula* традиционно является сильным полифилетиком, и было предложено включить в его состав тип рода *Inula helenium* и родственные виды. Другие же виды рода *Inula* рассматриваются в рамках рода *Pentanema*. Состав рода *Inula* дополнен видом *I. aucheriana* и в настоящее время во флоре Азербайджана представлен 5-ю видами (*I. helenium*, *I. grandiflora*, *I. montbretiana*, *I. acaulis*, *I. aucheriana*), а род *Pentanema* – 9-ю видами (*P. orientale*, *P. germanicum*, *P. asperum*, *P. mariae*, *P. caspicum*, *P. oculus-christi*, *P. britannica*, *P. auriculatum*, *P. squarrosum*). Приводятся новые ключи для определения родов и видов и их краткий обзор.

Ключевые слова: Asteraceae, род, *Inula*, *Pentanema*, ключ, обзор видов

Для цитирования: Анализ рода *Inula* L. и *Pentanema* Cass. (Asteraceae) во флоре Азербайджана / С. Дж. Мустафаева, Т. А. Гасымова, З. С. Алиева, Т. Д. Сафкулиева // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 165–170. (In Engl.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-165-170>.

BOTANY

Original article

Analysis of the genera *Inula* L. and *Pentanema* Cass. (Asteraceae) in the flora of Azerbaijan

Sitara J. Mustafayeva¹, Tunzala A. Gasimova¹, Zenfira S. Aliyeva¹, Taja J. Safguliyeva¹

¹ Republic of Azerbaijan, Institute of Botany, Ministry of Science and Education, Baku, Azerbaijan
Corresponding author: Sitara J. Mustafayeva, msitara@mail.ru

Abstract. The article discusses the changes in the taxonomic structure and the current situation of the genus *Inula*, which belongs to the tribe *Inuleae* of the family Asteraceae. Classical comparative-morphological and systematic methods were used during the research. Taxonomic and nomenclature changes in the *Inula* genus were investigated according to morphological analysis, literature data and databases (“Taxon” and “Ukrainian Botanical Journal”; World Plants: Synonymic Checklists of the Vascular Plants of the World) and it was determined that some species of the genus *Inula* were transferred to the genus *Pentanema* which is new to the flora of Azerbaijan. The genus *Inula* is traditionally a strong polyphyletic in large numbers. It has been suggested to relate them only type species *I. helenium* L. and species close to it. Other species belonging to the genus *Inula* are represented in the composition of the genus *Pentanema*. The genus *Inula* is supplemented by the species *I. aucheriana* and is currently represented in the flora of Azerbaijan by 5 species (*I. helenium*, *I. grandiflora*, *I. montbretiana*, *I. acaulis*, *I. aucheriana*), the genus *Pentanema* by 9 species (*P. orientale*, *P. germanicum*, *P. asperum*, *P. mariae*, *P. caspicum*, *P. oculus-christi*, *P. britannica*, *P. auriculatum*, *P. squarrosum*). A new key of the species and genera was compiled and a brief overview was given.

Keywords: Asteraceae, brief overview, genus, *Inula*, key, *Pentanema*

For citation: Mustafayeva S. J., Gasimova T. A., Aliyeva Z. S., Safguliyeva T. J. Analysis of the genera *Inula* L.

and *Pantanema* Cass. (Asteraceae) in the flora of Azerbaijan. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 165-170. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-165-170>.

Introduction

Genus *Inula* L. (Asteraceae Bercht. et J. Presl family, *Inuleae* Cass. tribe) is represented by 91 [WFOPL] species in the temperate and hot regions of Eurasia, North Africa and 19 species in the Caucasus

Description of 13 species (*Inula helenium* L., *I. grandiflora* Willd., *I. orientalis* Lam., *I. aspera* Poir., *I. germanica* L., *I. vulgaris* (Lam.) Trevisan, *I. mariae* Bordz., *I. caspia* Blum in Ledeb., *I. montbretiana* D.C., *I. auriculata* Boiss. et Bal. in Boiss., *I. oculus-christi* L., *I. britannica* L., *I. acaulis* Schott et Kotschy ex Boiss.) of *Inula* genus in the flora of Azerbaijan were given in the fundamental works “Flora of Azerbaijan” by A.Kh.Khalilov [Flora of Azerbaijan, 1961] and “Flora of the USSR” [Flora of SSSR, 1961] by S.G.Gorshkova. According to the “Abstract of the Caucasus Flora”, 10 species of the genus (*I. helenium*, *I. orientalis*, *I. germanica*, *I. conyzoides*, *I. mariae*, *I. caspia*, *I. montbretiana*, *I. oculus-christi*, *I. britannica*, *I. acaulis*) and 1 subspecies - *I. salicina* subsp. *aspera* (Poir.) Hayek - are distributed in our flora [Synopsis..., 2008]. According to the book “Plant life of Azerbaijan” by A.M. Askerov, 10 species of the genus *Inula* are widespread in Azerbaijan - *I. aspera*, *I. britannica*, *I. caspica*, *I. conyzoides* DC., *I. germanica*, *I. helenium*, *I. mariae*, *I. montbretiana*, *I. oculus-christi*, *I. orientalis* [Askerov, 2016]. In our country, *Inula* species are found from the lowlands to the alpine belt on grassy slopes, gardens, shrubs, forest openings, plantations, dry rocky slopes, mountain meadows [Flora of Azerbaijan, 1961]. They are mainly known as medicinal, essential oil, dye, ornamental plants.

The genus *Inula* is traditionally a strong polyphyletic in large numbers. According to the morphological, karyological and molecular phylogenetic data, it was suggested to relate them only type species *I. helenium* and species close to it. The remaining species were transferred to *Pantanema* Cass. and several other small genera in 2023 [Gutiérrez-Larruscain D. et al., 2018; WFOPL].

Thus, the purpose of the present work is to give a key and a brief overview of species of the genus *Inula* and *Pantanema* that has come to our flora.

Material and methods

The research was carried out in expedition, field routes, stationary, laboratory conditions in 2018-2021. Herbarium specimens in the Herbarium Fund (BAK) of the Institute of Botany of ANAS and herbariums of plants collected during the expedition were examined. Classical comparative-morphological and systematic methods were used during the research. Literature sources on the genus *Inula* of the tribe *Inuleae* of the family Asteraceae were summarized and analyzed. The fundamental works such as the “Flora of Azerbaijan” [1961] and “Flora of the USSR” [1961] were used in compiling the key. The Latin names of genera and species were written by comparing with databases [WFOPL] of recent years. Geographical types of species was given based on the N.N. Portenier’s division [Portenier, 2012].

Results and their discussion

According to our research, literature sources of recent years, morphological, karyological and molecular-phylogenetic research and databases, some species of the genus *Inula* were transferred to the genus *Pantanema* [WFOPL]. The genus *Inula* is supplemented by the species *I. aucheriana* and is currently represented in the flora of Azerbaijan by 5 species [Gasimova, 2024], the genus *Pantanema* by 9 species in our flora (table).

Species composition of the genera *Inula* L. and *Pantanema* Cass.

<i>Inula</i> genus	Class Magnoliopsida Order Asterales Family Asteraceae Bercht. et J. Presl Subfamily Carduoideae Kitam. Tribe <i>Inuleae</i> Cass. Subtribe <i>Inulinae</i> O. Hoffm.
<i>I. helenium</i> L.	<i>P. orientale</i> (Lam.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort.
<i>I. grandiflora</i> Willd.	<i>P. germanicum</i> (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort.
<i>I. montbretiana</i> DC.	<i>P. asperum</i> (Poir.) G.V.Boiko et Korniy.
<i>I. acaulis</i> Schott et Kotschy ex Boiss.	<i>P. mariae</i> (Bordz.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort.
<i>I. aucheriana</i> DC.	<i>P. caspicum</i> (F.K.Blum ex Ledeb.) G.V.Boiko, Korniy. et Mosyakin <i>P. oculus-christi</i> (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. <i>P. britannica</i> (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. <i>P. auriculatum</i> (Boiss. et Balansa) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. <i>P. squarrosum</i> (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort.

Key of the genera *Inula* L. and *Pantanema* Cass.

1. Anthodes are not large, they are single or numerous at the ends of the branches. These are short sub-shrubs reaching a height of 30 cm..... 2. *Pantanema*
 - Anthodes are large, usually numerous and are collected in a complex cymose or capitated inflorescence. They are mainly perennial, sometimes biennial or annual herbaceous plants..... 1. *Inula*

Genus 1. *Inula* L. 1753, Sp. Pl.: 881

Key of species

1. It is a tall plant, 80-150 cm high. The leaves are large, oblong-elliptic, green on top, almost bare, dense on the underside and softly hairy. Anthodes are large..... 1. *I. helenium*
 - They are not tall plants 2
2. Achenes are bare..... 3
 - Achenes are hairy..... 4
3. The leaves are elliptic-oblong, all sessile, the edges are small sparsely dentate. Anthode are large, spathe leaflets are narrow lanceolate, linear or linear- awl-shaped. 2. *I. grandiflora*
 - The leaves are fleshy, full, oblong-lanceolate, amplexicaulous, acuminate-tip. Anthodes are small, spathe leaflets are broadly lanceolate, ovate-lanceolate, oblong-ovate or ovate..... 5. *I. aucheriana*
4. It is perennial dense sericate-pilose plant. All leaves are smooth-edged, dense silky-hairy, basal leaves are lanceolate, pointless, compressed into a long stem, upper leaves are sessile, semi-amplexicaul, linear..... 3. *I. montbretiana*
 - It is a perennial, soddy, dwarf plant. All leaves are basal, oblong-spatulate, pointless, narrowed into a stalk, bare and only the edges are sometimes stiff comb-shaped-ciliated 4. *I. acaulis*

1. *I. helenium* L. 1753, Sp. Pl.: 881; Khalilov, 1961, Fl. Azerb. 8:223; Gorshkova, 1961, Fl. USSR, 25:440; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):187. – Horseheal i.

It is described from Europe. Typus: “in Anglia, Belgio” (LINN).

They are found in the Samur-Davachi lowland, Guba massif, east and west of the Greater Caucasus, Bozgir plateau, north, center and south of the Lesser Caucasus, in Nakhchivan mountains from the lower mountain belt to the subalpine in meadows, bushes, on the banks of rivers and lakes, gardens and fields. It is a mesophyte.

Geographical type – Europe-Siberia.

2. *I. grandiflora* Willd. 1803, Sp. Pl.: 3: 2096; Khalilov, 1961, Fl. Azerb. 8:224; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:444.–*I. orientalis* Lam. subsp. *grandiflora* (Willd.) Zernov, 2004, in Novosti Sist. Vyssh. Rast. 36:227.- Sunflower i.

This is described from the Caucasus.

They are distributed in the eastern and western parts of the Greater Caucasus, in the high mountain meadows of the subalpine and alpine belts of the northern part of the Lesser Caucasus, and on edges of the upper borders of forests. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Caucasus.

3. *I. montbretiana* DC. 1838, in Prodr. 7:284; Khalilov, 1961, Fl. Azerb. 8:229; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:457; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – Monbre i.

It is described from Asia Minor (Cappadocia). Typus: “in Cappadocia ad Euphratem, 3090 Aucher-Elay” (G).

It is found on rocky slopes in the subalpine zone of the mountainous area of Nakhchivan. It is a xerophyte.

Geographical type – Iran-Turan.

4. *I. acaulis* Schott et Kotschy ex Boiss. 1875, in Fl. Orient. 3:195; Khalilov, 1961, Fl. Azerb. 8:230; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:472; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):189. – Stemless i.

This is described from Asia Minor. Typus: “in Lusatia, Bavaria, Scania” (LE).

It is found in rocky places in the upper mountain belt of Nakhchivan mountainous area. It is a xerophyte.

Geographical type – Iran-Turan.

5. *I. aucheriana* DC. 1838, in Prodr. 7:284; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):189. – *I. seidlitzii* Boiss. 1875, Fl. Or. 3:189. – *I. armena* Bordz. 1915, in Zap. Kievsk. Obsc. Estestvoisp. 25: 118.-Osherri.

It was described from Turkey. Typus: “Cappadocia ad Euphratem, №3091, Aucher-Eloy” (G).

It is found on rocky slopes in the southern part of the Lesser Caucasus (Zangilan district). It is a xeromesophyte.

Geographical type – Caucasus.

Genus 2. *Pentanema* Cass. 1818, in Bull. Sci. Soc. Philom, 1818: 74

Key of species

1. Ligulate flowers are short, not longer than a spathe. Anthode is numerous, small.
 - They are perennial thin-pannose plants.....9. *P.squarrosum*
 - Ligulate flowers are longer than the spathe.....2
2. Achenes are bare.....3
 - The entire surface of the achenes is hairy.....5
3. Leaflets of spathe are numerous, linear, with long ciliated. Anthodes are single. Ligulate flowers
 - Are bright yellow.....1. *P.orientale*
 - Leaflets of spathe is wider, longer.....4
4. Anthode is numerous, collected in dense corymb. The leaves are oblong or oblong-lanceolate, sessile. They are soft curled hairy plants.....2. *P. germanicum*
 - Anthodes with 2-4 flowers are collected in non-dense corymb. The leaves are leather-like, heart-shaped-based, the edges are acuminate rough. It is a bare plant.....3. *P.asperum*
5. Anthodes are large. Spathe leaflets are ribbed and long curly hairy, yellowish, outer leaflets are ovoid-lanceolate and lanceolate, inner linear.....4. *P. mariae*
 - Anthodes are a little big.....6
6. Pedicel of anthodes and spathe are dense glandular rough or knobby-ciliate.....5. *P.caspium*
 - There are no glands and knobby trichomes in inflorescence.....7
7. The basal and lower stem leaves dry out during flowering. Anthodes are in sparse corymbs. The plant is less hairy.....7. *P. britannica*
 - The basal and lower stem leaves remain until flowering. Anthodes are in dense corymbs. Silky plant.....8
8. Upper leaves are sessile, amplexicaulous, round wide ear-shaped crested, ligulate flowers are, smooth at the base, on the sides.....8. *P. auriculatum*
 - Upper leaves at the base are heart-shaped and not-eared. Ligulate flowers are ligulated, covered with white hairs on the outside and small golden glands.....6. *P. oculus-christi*

1. *P. orientale* (Lam.) D. Gut. Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon 67(1):159. – *Inula orientalis* Lam. 1789, Encycl. 3:255; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:224; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:447; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):187. – Oriental p.

It is described from Georgia (from the top of Mount Kayshaur). Typus: “Dans de Levant, Tournefort” (P-LA, №16056).

They are found in Guba massif, east and west of the Greater Caucasus, in north and center of the Lesser Caucasus, in subalpine and alpine meadows from the upper boundaries of forests to the alpine belt, in forest openings and edges. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Caucasus.

2. *P. germanicum* (L.) D.Gut. Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon 67(1): 159. – *Inula germanica* L. 1753, Sp. Pl. 3:189; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:227; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:451; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):187. – Germany p.

This is described from Germany. Typus: “in Misnia, Pannonia, Sibiria” (LINN).

They are found in bushes, fields and gardens in the Samur-Davachi lowland, Guba massif, east and west of the Greater Caucasus, Kura plain, center and south of the Lesser Caucasus, Nakhchivan mountains (Shahbuz district) and up to the middle mountain belt of the Lankaran plain. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Euro-Mediterranean.

3. *P. asperum* (Poir.) G.V.Boiko et Korniy. 2018, in Ukrayinsk. Bot. Zhurn. 75(5): 437. – *Inula aspera* Poir. 1813, in Lam. Encycl. Suppl. 3:154; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:226; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:452. - *I. salicina* L. subsp. *aspera* (Poir.) Hayek, 1931, Prodr. Fl. Penins. Balkan. 2:602; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – *Pentanema salicinum* subsp. *asperum* (Poir.) Mosyakin, 2018, in Ukrayinsk. Bot. Zhurn. 75(5): 438. – Rough p.

It is described from plants planted in the Paris Botanical Garden, where the homeland is not mentioned.

It is found in the Samur-Davachi lowland, Guba massif of the Greater Caucasus, Gobustan, Kura plain, north, south and center of the Lesser Caucasus, in the Nakhchivan and Lankaran mountains from the lowland to the middle belt in forest fields, roadsides, bushes, grassy slopes and gardens. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Pontic South - Siberia.

4. *P. mariae* (Bordz.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon, 617(1): 159. – *Inula mariae* Bordz. 1915, in Zap. Kievsk. Obshch. Estestvoisp. 25:115; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:228;

Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:45; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – Maria p.

This is described from Georgia. Typus: “Georgia, distr. Akhalkalaki” (KW).

It is distributed in the mountain meadows of the subalpine zone of the Nakhchivan mountains. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Caucasus.

5. *P. caspicum* (F.K.Blum ex Ledeb.) G.V.Boiko, Korniy. et Mosyakin, 2018, in Ukrayins'k. Bot. Zhurn., 75(5): 437. - *Inula caspia* F.K.Blum ex Ledeb. 1822, Index Sem. Horti Dorpat. 1822:10; Khalilov, 1961, Fl. Azerb. 8:228; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:466; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – Caspian p.

It is described from the shores of the Caspian Sea. Typus: “ad mare Caspium” (LE).

It is found in the sea sands of the Lankaran lowland (Sara Island). It is a xeromesophyte.

Geographical type – Europe-Siberia.

6. *P. oculus-christi* (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon, 67(1): 159 - *Inula oculus-christi* L. 1753, Sp.Pl.:881; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:229; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:461; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – Christ's-eye p.

This is described from Austria. Typus: “in Austria” (LÎNN).

It is found on dry rocky slopes, bushes, plantations, forest edges and fields in the Guba massif of the Greater Caucasus, the Bozgir plateau, the central and southern part of the Lesser Caucasus, the Kur-Araz lowland, the lower and middle mountain belts of the Nakhchivan and Lankaran mountains. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Europe-Siberia.

7. *P. britannica* (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon, 67(1): 159.- *Inula britannica* L. 1753, Sp.Pl. 2:882; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:230; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:465; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):188. – British p.

This is described from Europe. Typus: “in Lutetia, Bavaria, Scania” (LÎNN).

It occurs singly, often in small groups, in bushes, gardens, forests, roads, river banks, meadows throughout Azerbaijan, from lowland to mid-mountain range. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Europe-Siberia.

8. *P. auriculatum* (Boiss. & Balansa) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon, 67(1): 159. - *Inula auriculata* Boiss. et Balansa, 1856, in Boissier , Diagn. Pl. Orient., ser. 2,3:13; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:229; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:462. – *I. oculus-christi* subsp. *auriculata* (Boiss. et Balansa) Yildirim et Senol, 2011, in Ot Sist. Bot. Dergisi, 18 (1):17. – Auricula p.

It is described from Bozdag. Typus: “In pascuis montis tmoli lidiae ad Bozdagh, cl. Balansa” (G).

It is found in the mountain meadows of the middle and subalpine mountain belts of Nakhchivan mountains. This is described from Asia Minor. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Iran-Turan.

9. *P. squarrosum* (L.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2019, in Phytotaxa, 395: 18. – *Inula squarrosa* (L.) Bernh. ex DC. 1836, in Prodr. 5:464. - *Conyza squarrosa* L. 1753, Sp. Pl.:861. - *Inula vulgaris* (Lam.) Trevisan, 1842, in Prosp. Fl. Egan.: 29; Khalilov, 1961, Fl.Azerb. 8:227; Gorshkova, 1959, Fl. USSR, 25:473. – *I. conyzae* (Griess.) DC. 1836, in Prodr. 5: 464; Nikolayev, 2008, Conspect Fl. Cauc. 3(1):189. – *Pentanema conyzae* (Griess.) D.Gut.Larr. Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort. 2018, in Taxon, 67(1): 159. – *Aster conyzae* Griess. 1836, in Kleine Bot. Schr.: 122.–Ordinary p.

This is described from Europe. Typus: “in Germaniae, Belgii, Angliae” (G).

It is found in forests and bushes of Guba massif, east and west of the Greater Caucasus, in the north and center of the Lesser Caucasus, in the lower and middle mountain ranges of the Lankaran Mountains. It is a xeromesophyte.

Geographical type – Pluri regional.

Conclusions

1. For the first time in the flora of Azerbaijan, species composition of the genera *Inula* L. and *Pantanema* Cass. is analyzed and presented.

2. Presently, the genus *Inula* is supplemented by the species *I. aucheriana* and is currently represented in the flora of Azerbaijan by 5 species (*I. helenium* L., *I. grandiflora* Willd., *I. montbretiana* D.C., *I. acaulis* Schott et Kotschy ex Boiss., *I. aucheriana* DC.) and the genus *Pantanema* by 9 species (*P. orientale* (Lam.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. squarrosum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. germanicum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P.*

asperum (Poir.) G.V.Boiko et Korniy., *P. mariae* (Bordz.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. squarrosum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. caspicum* (F.K.Blum ex Ledeb.) G.V.Boiko, Korniy. et Mosyakin, *P. oculus-christi* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. britannica* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. auriculatum* (Boiss. & Balansa) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort., *P. squarrosum* (L.) D.Gut.Larr., Santos-Vicente, Anderb., E.Rico et M.M.Mart.Ort.) in our flora.

3. New key of the genera *Inula* and *Pentanema* and their species is given for the first time.

References

1. Askerov A.M. The plant world of Azerbaijan, Baku, Pub. house TEAS Press, 2016. 444 p. [In Azerbaijan].
2. Boiko G.V., Korniyenko O., Mosyakin S. New nomenclatural combinations for taxa of *Pentanema* (Asteraceae) occurring in Ukraine // Ukr. Bot. J., V. 75, No. 5 (2018): pp. 436-440. [in Ukraine].
3. Gutiérrez-Larruscain D., Santos-Vicente M., Anderberg A.A., Rico E., Martínez-Ortega M.M. Phylogeny of the *Inula* group (Asteraceae: Ínuleae): evidence from nuclear and plastid genomes and a recircumscription of *Pentanema* // Taxon. V. 67, No. 1 (2018): pp. 149-164. DOI: 10.12705/671.9. [In Spain].
4. Hassler M. World Plants: Synonymic Checklists of the Vascular Plants of the World (version Nov 2018). In: Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist. (Roskov Y., Ower G., Orrell T., Nicolson D., Bailly N., Kirk P.M., Bourgoin T., DeWalt R.E., Decock W., Nieukenen E. van, Zarucchi J., Penev L., eds.). Digital resource at www.catalogueoflife.org/annual-checklist/2019. Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands. ISSN 2405-884X. [In Germany].
5. Gasimova T. A., Aliyeva Z. S., Mustafayeva S. J. *Inula aucheriana* (Asteraceae) - a new species to the flora of Azerbaijan // Bot. Zhurn., V. 109, No. 6 (2024): pp. 618-620. [In Russ.].
6. Portenier N.N. The flora and botanical geography of Northern Caucasus. Moscow, 2012. 294 p. [In Russ.].
7. Flora of Azerbaijan. Baku, Ed. Academy of Sciences of the Az. SSR, V. 8. 1961. 479 p. [In Azerbaijan].
8. Flora of SSSR. M.-L. Ed. Academy of Sciences of the USSR, V. 26. 1961. 938 p. [In Russ.].
9. Synopsis of Caucasus flora. St-Petersburg; Moscow, V. 3, No.1. 2008. 469 p. [In Russ.].
10. WFOPL – World Flora Online Plant List. 2023.

Статья поступила в редакцию 22.10.2024; одобрена после рецензирования 25.02.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 22.10.2024; approved after reviewing 25.02.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

- С. Дж. Мустафаева – канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник;
Т. А. Гасымова – канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник;
З. С. Алиева – научный сотрудник;
Т. Д. Сафкулиева – научный сотрудник.

Information about the authors

- S. J. Mustafayeva – candidate of biological sciences, associate professor, leading researcher;
T. A. Gasimova – candidate of biological sciences, associate professor, leading researcher;
Z. S. Aliyeva – research assistant;
T. J. Safgulyieva – research assistant.

Вклад авторов:

Мустафаева С. Дж. – концепция исследования, сбор материала, критический пересмотр гербарного материала, написание исходного текста, итоговые выводы.

Гасымова Т. А. – критический пересмотр гербарного материала, составление ключей для определения родов и видов, итоговые выводы.

Алиева З. С. – концепция исследования, сбор материала, критический пересмотр гербарного материала, написание исходного текста, итоговые выводы.

Сафкулиева Т. Дж. – концепция исследования, критический пересмотр гербарного материала, написание исходного текста, итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Mustafayeva S. J. – research concept, collection of material, critical review of herbarium material, writing the source text, final conclusions.

Gasimova T. A. – critical review of herbarium material, compilation of keys for defining genera and species, final conclusions.

Aliyeva Z. S. – research concept, collection of material, critical review of herbarium material, writing the source text, final conclusions.

Safgulyieva T. J. – research concept, critical review of herbarium material, writing the source text, final conclusions.

БОТАНИКА

Научная статья

УДК 635.9:582.573.76:581.16

EDN: HOPNVU

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-171-177



Особенности вегетативного размножения некоторых представителей рода *Hemerocallis* L.

Ирина Сергеевна Пятин^{1✉}, Анастасия Владимировна Крюкова²,

Антонина Анатольевна Рейт³

^{1–3} Южно-Уральский ботанический сад-институт – обособленное структурное подразделение ФГБУН

Уфимского ФИЦ РАН, Уфа, Россия

^{1✉}katakena@mail.ru

Аннотация. Приведены результаты исследования особенностей вегетативного размножения 6 видов и 43 сортов лилейника коллекции Южно-Уральского ботанического сада-института УФИЦ РАН в условиях лесостепной зоны Башкирского Предуралья. Установлены количественные и качественные различия побегов возобновления у изученных таксонов. Выявлены 3 группы культиваров по величине коэффициента вегетативного размножения: низкопродуктивные ('Cherry Eyed Pumpkin', 'Golden Scroll', 'Mauna Loa' и др.), среднепродуктивные ('Clothed in Glory', 'Emerald Joy', 'Summer Wine' и др.), высокопродуктивные ('Frans Hals', 'Sammy Russell', 'Stella de Oro' и др.). Также определены 3 группы таксонов по количеству вегетативных побегов на единицу площади: вегетативно подвижные ('Hellbraun mit Gelb', 'Kwanso', 'Verbesserte' и др.), рыхлокустовые ('Black Prince', 'On and On', 'Tropical Summer' и др.), плотнокустовые ('Bali Hai', 'Bonanza', 'Childrens Festival' и др.). Кроме того, выделены 3 группы таксонов, отличающихся морфологическими характеристиками побегов возобновления: с мощными ('Amadeus', 'Bela Lugosi', 'Cameroon Night' и др.), средними ('Always Liberty', 'Bourbon Kings', 'Campfire Embers' и др.) и тонкими ('Clothed in Glory', 'Double River Wye', 'Mini Stella' и др.) вегетативными побегами. Отмечена видо- и сортоспецифичность изученных параметров. Выявлено 13 таксонов с высоким коэффициентом вегетативного размножения, которые могут быть рекомендованы для промышленного выращивания.

Ключевые слова: род *Hemerocallis* L., вегетативное размножение, побеги возобновления, посадочная единица, коэффициент вегетативного размножения

Для цитирования: Пятин И. С., Крюкова А. В., Рейт А. А. Особенности вегетативного размножения некоторых представителей рода *Hemerocallis* L. // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 171–177. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-171-177>.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания ЮУБСИ УФИЦ РАН «Биоразнообразие природных систем и растительные ресурсы России: оценка состояния и мониторинг динамики, проблемы сохранения, воспроизводства, увеличения и рационального использования» № 122033100041–9.

BOTANY

Original article

Vegetative reproduction features of some representatives of the genus *Hemerocallis* L.

Irina S. Pyatina^{1✉}, Anastasia V. Kryukova², Antonina A. Reut³

^{1–3} South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Center of RAS, Ufa, Russia

^{1✉}katakena@mail.ru

Abstract. The article presents the results of a study of the vegetative propagation features of 6 species and 43 varieties of daylilies from the collection of the South-Ural Botanical Garden-Institute of Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences in the forest-steppe zone of the Bashkir Cis-Urals. Quantitative and qualitative differences in the renewal shoots of the studied species and varieties were established. Three groups of cultivars were identified according to the vegetative propagation coefficient: low-yielding ('Cherry Eyed Pumpkin', 'Golden Scroll', 'Mauna Loa', etc.), medium-productive ('Clothed in Glory', 'Emerald Joy', 'Sum-

mer Wine', etc.), and highly productive ('Frans Hals', 'Sammy Russell', 'Stella de Oro', etc.). Three groups of taxa were also defined by the number of vegetative shoots per unit area: vegetatively mobile ('Hellbraun mit Gelb', 'Kwango', 'Verbesserte', etc.), loosely bushy ('Black Prince', 'On and On', 'Tropical Summer', etc.), densely bushy ('Bali Hai', 'Bonanza', 'Childrens Festival', etc.). In addition, we identified three groups of taxa that differ in the morphological characteristics of renewal shoots: with powerful ('Amadeus', 'Bela Lugosi', 'Cameroon Night', etc.), medium ('Always Liberty', 'Bourbon Kings', 'Campfire Embers', etc.) and thin ('Clothed in Glory', 'Double River Wye', 'Mini Stella', etc.) vegetative shoots. Species and variety specificity of the studied parameters was noted. 13 taxa with a high coefficient of vegetative reproduction were identified – they can be recommended for industrial cultivation.

Keywords: genus *Hemerocallis* L., vegetative propagation, innovation shoots, planting unit, coefficient of vegetative propagation

For citation: Pyatina I. S., Kryukova A. V., Reut A. A. [Vegetative reproduction features of some representatives of the genus *Hemerocallis* L.]. *Bulletin of Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 171-177. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-171-177>.

Acknowledgments: the work has been carried out under the Program of Basic Research of the Presidium of the Russian Academy of Sciences "Biodiversity of Natural Systems and Plant Resources of Russia: Assessment of the State and Monitoring of Dynamics, Problems of Conservation, Reproduction, Increase and Rational Use" and within the framework of the State Assignment of the SUBGI UFRC RAS on the topic № 122033100041-9.

Введение

Лилейник, красоднев, гемерокаллис (*Hemerocallis* L.) – красивоцветущий травянистый многолетник весенне-летне-осеннего срока цветения. Отличается неприхотливостью, пластичностью, долговечностью, устойчивостью к болезням и вредителям [Бородич 2014; Улановская, 2016], что представляет несомненный интерес для озеленения лесостепной зоны Башкирского Предуралья. Несмотря на это, в озеленении данного региона лилейники практически не используются. Главной причиной этого является недостаток информации о биологических особенностях данных растений и рекомендаций по их размножению.

Исследование вопросов размножения растений является обязательным условием их успешной интродукции и последующего культивирования. Лилейники размножают семенным и вегетативным способами. При выращивании растений из семян сортовые характеристики не сохраняются. Поэтому семенное размножение используется при селекционной работе и для размножения природных видов. Наиболее эффективным способом размножения является вегетативный, который включает в себя деление куста и укоренение стеблевых розеток. При таком способе полностью сохраняются все признаки исходного материнского растения [Рубинина, 2009; Улановская, 2017].

Основной метод вегетативного размножения лилейников – деление куста. Желательно проводить деление и пересадку каждые 5–7 лет, т. к. почва и растения истощаются и цветки мельчают. Лучшее время для деления растений – пора весеннего отрастания листьев, в средней полосе России это конец апреля – начало мая [Химина, 2002; Русинова, 2005]. В Южно-Уральском ботаническом саду-институте (ЮУБСИ) лилейники размножают с помощью семян в целях селекции и с помощью деления куста для выращивания в условиях открытого грунта.

Цель исследования – изучить особенности вегетативного размножения некоторых видов и сортов рода *Hemerocallis* L. из коллекции ЮУБСИ УФИЦ РАН.

Материалы и методы исследования

Объектом изучения служили 6 видов и 43 сорта отечественной и зарубежной селекции рода *Hemerocallis* L. Исследование проводили в вегетационные периоды 2019–2024 гг. на опытном участке на базе лаборатории цветоводства и селекции ЮУБСИ УФИЦ РАН.

Климат района исследований континентальный, с продолжительной холодной зимой и умеренно теплым летом, большой изменчивостью температуры воздуха, особенно весной и осенью. Среднемноголетняя температура воздуха +3.4 °C, средняя температура января –13.5 °C, абсолютный минимум –48.5 °C, безморозный период 144 дня, средняя температура июля +19.5 °C, абсолютный максимум +40 °C, среднегодовое количество осадков 500–590 мм, из них 350 мм выпадает в теплый период года. Почвообразующими породами служат элювий и делювиальные желто-бурые суглинки. Почва отличается большой уплотненностью [Реут, 2019; Абрамова и др., 2021].

Способность к вегетативному размножению лилейников определяли с помощью коэффициента вегетативного размножения (КВР) согласно общепринятой методике [Улановская, 2017]. Коэффициент вегетативного размножения устанавливали путем подсчета числа посадочных единиц (деленок), образовавшихся из одной деленки через 4 года вегетации после ее посадки у изучаемых таксонов, интродуциро-

ванных на территории ЮУБСИ УФИЦ РАН. Деленка – единичная розетка листьев с частью корневища и мочкой придаточных корней, без усилий отделяемая от материнского растения.

На основании полученных показателей КВР все изученные виды и сорта лилейника были разделены по продуктивности на 3 группы: 1) низкопродуктивные (КВР < 10); 2) среднепродуктивные (КВР 10–15); 3) высокопродуктивные (КВР > 15).

По количеству вегетативных побегов на единицу площади все исследованные виды и сорта лилейника были распределены на 3 группы: 1) вегетативно подвижные (число побегов < 100 шт./м²); 2) рыхлокустовые (число побегов 100–200 шт./м²); 3) плотнокустовые (число побегов > 200 шт./м²).

Уровень индивидуальной изменчивости определяли по эмпирической шкале С.А. Мамаева [Богослов и др., 2021]. Статистическую обработку экспериментальных данных проводили общепринятыми методами вариационной статистики с использованием программ Microsoft Excel 2007 и IBM SPSS Statistica v. 21.

Результаты исследования

Анализ результатов исследования особенностей вегетативного размножения видов и сортов лилейников (табл.) выявил, что по продуктивности вегетативного размножения наиболее многочисленна группа низкопродуктивных лилейников (КВР 6.52±0.43), содержащая 44.9 % изученных таксонов ('Big Smile', 'Mildred Mitchell', 'Your Angel' и др.). Группа лилейников со средней продуктивностью (КВР 12.26±0.43) охватывает 28.6 % таксонов ('Black Prince', 'On and On', 'Pandora's Box' и др.), а наименее малочисленная группа лилейников с высокой продуктивностью (КВР 22.65±1.72) включает 26.5 % таксонов ('Bonanza', 'Frans Hals', 'Sammy Russell' и др.). Средний показатель КВР по всем изученным таксонам составил 12.44±1.07, значения варьируют в широком диапазоне от 3.3 ('Always Liberty') до 32.5 (*H. middendorfii*), изменчивость вариационного ряда очень высокая (Cv=60.31 %).

Некоторые показатели вегетативного размножения представителей рода *Hemerocallis* L.

[Some indicators of vegetative reproduction of representatives of the genus *Hemerocallis* L.]

Таксон	Диаметр куста, см	Высота куста, см	Высота цветоносов, см	Число побегов, шт./м ²	КВР	Габитус куста	Побеги возобновления	Плотность вегетативных побегов на единицу площади	Продуктивность вегетативного размножения
<i>H. citrina</i>	106.2±2.58	60.9±0.48	95.0±1.80	70.5±1.36	15.6±0.22	Р	СП	ВП	ВП
Cv	12.25	12.41	5.69	10.26	9.20				
<i>H. dumortieri</i>	57.5±1.48	38.0±0.68	42.0±0.76	377.5±3.48	24.5±0.22	К	СП	ПК	ВП
Cv	14.64	5.54	1.82	15.25	2.89				
<i>H. fulva</i>	90.3±1.43	46.9±0.95	87.0±1.29	82.5±1.17	13.2±0.47	К	МП	ВП	СП
Cv	13.89	11.76	18.56	20.41	13.18				
<i>H. lilioasphodelus</i>	75.1±1.33	46.5±0.55	47.0±1.04	196.0±1.73	21.7±0.65	К	СП	РК	ВП
Cv	14.00	3.40	13.75	23.31	27.34				
<i>H. middendorfii</i>	81.3±1.33	46.2±0.61	33.2±0.59	250.6±2.42	32.5±0.67	К	ТП	ПК	ВП
Cv	9.11	4.58	6.14	18.51	13.36				
<i>H. minor</i>	99.1±2.44	55.9±0.90	64.0±1.32	81.0±1.23	15.6±0.22	Р	ТП	ВП	СП
Cv	15.08	11.40	6.20	13.52	2.96				
'Always Liberty'	53.4±1.33	38.1±0.99	54.4±1.07	58.9±0.68	3.3±0.15	К	СП	ВП	НП
Cv	7.82	12.90	10.95	30.45	37.16				
'Amadeus'	91.5±2.78	52.5±0.24	44.0±1.34	22.5±0.55	3.70±0.15	Р	МП	ВП	НП
Cv	10.94	10.60	9.58	21.19	17.89				
'Autumn Red'	64.4±1.58	38.7±0.72	38.3±1.44	94.6±1.72	7.7±0.15	К	СП	ВП	НП
Cv	9.26	12.29	11.08	18.47	7.21				
'Bali Hai'	50.0±1.45	28.1±0.44	34.5±0.50	256.6±2.69	12.6±0.31	К	СП	ПК	СП
Cv	11.82	8.91	4.58	12.35	8.33				
'Bela Lugosi'	90.8±2.03	45.5±0.62	73.3±1.45	39.6±0.56	6.7±0.15	Р	МП	ВП	НП
Cv	10.06	9.73	5.94	7.75	8.47				
'Big Smile'	78.4±1.01	35.9±0.77	68.1±1.14	71.3±1.18	8.6±0.22	К	МП	ВП	НП
Cv	7.92	10.84	9.33	11.91	9.20				
'Black Prince'	62.1±1.82	44.0±0.83	64.3±1.74	154.6±1.88	11.7±0.15	Р	МП	РК	СП
Cv	10.16	13.15	8.11	12.54	4.51				
'Blizzard Bay'	44.1±0.35	30.8±0.79	70.2±1.98	123.0±1.45	4.7±0.15	К	МП	РК	НП
Cv	9.28	10.89	9.46	15.62	13.06				
'Bonanza'	74.5±1.86	35.6±0.32	61.0±1.29	269.1±2.75	29.3±0.33	К	ТП	ПК	ВП
Cv	12.24	11.44	11.27	9.29	3.62				
'Bourbon Kings'	98.2±2.17	40.5±1.08	67.0±0.76	81.9±1.33	15.5±0.22	К	СП	ВП	ВП
Cv	12.24	12.71	3.42	10.61	4.88				

Продолжение таблицы

Таксон	Диаметр куста, см	Высота куста, см	Высота цветоносов, см	Число побегов, шт./м ²	КВР	Габитус куста	Побеги возобновления	Плотность вегетативных побегов на единицу площади	Продуктивность вегетативного размножения
‘Cameroon Night’	65.4±0.67	38.0±0.67	55.2±1.90	96.5±1.48	8.1±0.09	Р	МП	ВП	НП
Cv	3.29	5.54	16.62	29.37	35.79				
‘Campfire Embers’	75.2±1.84	30.9±0.63	52.3±0.73	103.6±1.24	11.5±0.27	Р	СП	РК	СП
Cv	8.07	11.80	4.16	12.31	8.09				
‘Cherry Eyed Pumpkin’	60.9±1.24	30.9±0.54	33.9±0.86	59.1±0.63	4.3±0.13	Р	МП	ВП	НП
Cv	10.22	8.71	8.14	6.65	13.18				
‘Childrens Festival’	65.0±1.04	30.2±0.42	37.0±0.27	216.0±2.37	17.9±0.21	К	ТП	ПК	ВП
Cv	8.89	14.11	16.09	15.71	29.56				
‘Clothed in Glory’	75.1±1.22	40.1±0.52	44.7±0.60	105.7±1.54	11.7±0.15	К	ТП	РК	СП
Cv	9.14	7.11	4.03	10.16	4.51				
‘Double River Wye’	80.9±2.59	42.3±0.90	55.7±1.12	141.7±1.60	18.2±0.63	К	ТП	РК	ВП
Cv	9.07	19.38	9.62	20.35	42.29				
‘Elegant Candy’	99.3±2.18	50.4±0.95	64.7±0.73	45.0±0.67	8.7±0.15	Р	МП	ВП	НП
Cv	10.11	14.22	3.37	9.77	6.27				
‘Emerald Joy’	106.5±1.50	63.1±1.08	72.0±0.55	50.3±0.70	11.2±0.29	Р	СП	ВП	СП
Cv	8.99	5.02	2.65	7.38	9.01				
‘Frans Hals’	107.1±2.39	56.9±0.81	76.4±1.40	83.5±1.13	18.8±1.00	Р	СП	ВП	ВП
Cv	6.32	13.99	45.00	38.50	22.86				
‘Golden Scroll’	57.2±0.38	42.1±1.35	47.5±0.99	57.6±0.78	3.7±0.15	К	МП	ВП	НП
Cv	3.88	10.04	7.21	10.42	17.89				
‘Hellbraun mit Gelb’	112.9±3.69	70.3±1.28	102.3±0.73	85.2±1.24	21.3±0.26	Р	МП	ВП	ВП
Cv	10.20	12.16	2.13	8.53	4.27				
‘Holiday Delight’	64.4±1.12	46.8±0.94	52.0±0.34	46.7±0.35	3.8±0.13	Р	МП	ВП	НП
Cv	8.14	4.90	14.19	17.16	23.42				
‘Kwanso’	117.5±4.17	62.5±1.50	126.3±1.54	38.4±0.71	10.4±0.27	Р	МП	ВП	СП
Cv	11.21	12.65	4.23	13.21	8.97				
‘Longfields Pearl’	57.7±1.11	40.8±0.24	37.0±0.58	280.2±2.23	18.3±0.26	К	СП	ПК	ВП
Cv	9.07	12.28	4.68	6.07	4.76				
‘Mauna Loa’	73.5±1.17	38.2±0.68	56.5±0.52	52.8±0.75	5.6±0.16	К	МП	ВП	НП
Cv	5.02	5.55	9.29	11.34	9.22				
‘Mildred Mitchell’	97.1±2.22	50.7±0.49	58.3±1.20	41.1±0.28	7.6±0.16	Р	СП	ВП	НП
Cv	7.94	10.85	6.18	6.23	7.82				
‘Mini Stella’	48.0±1.14	26.0±0.14	18.5±0.34	732.3±6.74	33.1±0.91	К	ТП	ПК	ВП
Cv	13.18	9.33	6.31	18.91	21.60				
‘On and On’	55.2±1.67	35.7±0.93	25.5±0.50	178.9±1.18	10.7±0.15	К	СП	РК	СП
Cv	11.43	10.08	6.20	10.54	4.98				
‘Pandora’s Box’	84.4±2.56	37.2±0.84	42.5±0.83	100.0±1.27	13.7±0.21	К	СП	РК	СП
Cv	9.87	12.99	6.20	17.26	4.93				
‘Pat Garrity’	81.4±0.39	38.0±0.69	52.8±0.98	60.0±0.59	7.8±0.36	К	МП	ВП	НП
Cv	4.30	5.52	19.57	10.33	19.57				
‘Red Rum’	61.8±1.34	44.1±1.09	52.8±0.98	142.7±1.53	10.7±0.63	К	МП	РК	СП
Cv	2.76	14.37	19.57	8.62	23.02				
‘Red Shans’	77.3±1.18	55.4±1.28	57.0±0.99	65.6±0.70	7.7±0.21	К	МП	ВП	НП
Cv	11.39	8.07	5.55	13.61	10.07				
‘Roswitha’	50.9±1.46	20.3±0.16	38.0±1.02	72.8±1.42	3.7±0.15	К	СП	ВП	НП
Cv	12.73	8.54	16.64	13.44	28.41				
‘Ruby Stella’	59.5±0.50	36.5±0.17	49.3±1.30	103.6±1.28	7.2±0.33	К	СП	РК	НП
Cv	7.97	1.44	9.17	20.00	16.66				
‘Sammy Russell’	35.6±0.39	21.5±0.17	45.1±1.57	1112.4±9.34	27.7±0.65	К	ТП	ПК	ВП
Cv	3.01	17.16	10.04	24.15	7.71				
‘Scentual Sundance’	68.0±1.28	25.5±0.71	49.2±1.35	148.8±1.21	13.5±0.70	К	СП	РК	СП
Cv	9.31	23.26	9.78	15.32	19.34				

Окончание таблицы

Таксон	Диаметр куста, см	Высота куста, см	Высота цветоносов, см	Число побегов, шт./м ²	КВР	Габитус куста	Побеги возобновления	Плотность вегетативных побегов на единицу площади	Продуктивность вегетативного размножения
‘Siloom Jim Cooper’	57.5±0.54	20.2±0.15	23.7±0.44	118.6±1.14	7.7±0.15	К	СП	РК	НП
Cv	8.91	11.86	5.59	7.28	8.47				
‘Solar Moon Glow’	90.5±2.50	42.5±0.83	39.5±1.44	49.2±0.32	7.9±0.35	К	МП	ВП	НП
Cv	8.74	6.20	12.66	15.50	22.46				
‘Stella de Oro’	46.1±0.93	24.8±0.97	16.0±0.31	256.6±2.18	10.7±0.15	К	ТП	ПК	СП
Cv	5.89	13.44	6.59	10.32	4.98				
‘Summer Wine’	61.7±1.67	37.5±0.85	33.5±0.89	123.2±1.16	9.2±0.33	К	СП	РК	НП
Cv	13.82	7.03	9.22	14.52	12.60				
‘Tropical Summer’	59.3±1.14	35.9±0.79	41.0±1.28	104.3±1.55	7.2±0.13	К	МП	РК	НП
Cv	8.95	10.08	7.71	13.21	5.86				
‘Verbesserte’	86.5±2.17	50.1±0.66	104.2±3.01	98.1±1.37	14.4±0.21	Р	МП	ВП	СП
Cv	7.92	10.54	10.32	9.75	7.26				
‘Your Angel’	58.4±1.51	26.3±0.17	36.6±0.84	128.6±1.81	8.6±0.15	Р	ТП	РК	НП
Cv	11.88	14.12	2.95	9.38	8.47				

Примечание: КВР – коэффициент вегетативного размножения. Габитус куста: К – компактный; Р – раскидистый. Побеги возобновления: МП – мощные побеги; СП – средние побеги; ТП – тонкие побеги. Плотность вегетативных побегов на единицу площади: ВП – вегетативно подвижные; РК – рыхлокустовые; ПК – плотнокустовые. Продуктивность вегетативного размножения: НП – низкопродуктивные; СП – среднепродуктивные; ВП – высокопродуктивные.

Размеры деленок у разных видов и сортов значительно различаются, что определяет не только высоту, ширину, но и плотность и общий габитус куста (см. табл.). Диаметр куста лилейников варьирует от 35.6 см (‘Sammy Russell’) до 117.5 см (‘Kwanso’); высота куста – от 20.2 см (‘Siloom Jim Cooper’) до 70.3 см (‘Hellbraun mit Gelb’); высота цветоносов – от 18.5 см (‘Mini Stella’) до 126.3 см (‘Kwanso’). Габитус куста у 34.7 % растений определен как раскидистый (‘Bela Lugosi’, ‘Cameroon Night’, ‘Holiday Delight’ и др.), а у 65.3 % как компактный (‘Autumn Red’, ‘Pat Garrity’, ‘Red Shans’ и др.).

Лилейники образуют различные по морфологическим характеристикам побеги возобновления: с мощными, средними и тонкими вегетативными побегами [Русинова, 2005; Улановская, 2017]. Первые формируют разреженные кусты с мощными побегами возобновления, которые легко отделяются от материнского растения и являются вполне сформировавшимся отдельными растениями. Вторые формируют компактные кусты с тонкими плотно растущими побегами возобновления, что затрудняет их разделение, потому что некоторые побеги надламываются или остаются без корней. Третьи занимают переходное положение, т. к. их побеги не такие мощные, как у первой группы и не такие тонкие, как у второй.

В ходе проведенного исследования (см. табл.) было выявлено, что превалирует группа лилейников с мощными побегами возобновления, включающая 40.8 % изученных растений (‘Amadeus’, ‘Black Prince’, ‘Cameroon Night’ и др.). КВР в данной выборке изменялся в пределах от 3.7 (‘Golden Scroll’) до 21.3 (‘Hellbraun mit Gelb’). Группа со средними побегами возобновления охватывает 38.8 % растений (‘Always Liberty’, ‘Bourbon Kings’, ‘Frans Hals’ и др.). КВР в данной выборке варьировал в пределах от 3.3 (‘Always Liberty’) до 24.5 (*H. dumortieri*). Наименее малочисленная группа включает 20.4 % растений с тонкими побегами возобновления (‘Childrens Festival’, ‘Double River Wye’, ‘Your Angel’ и др.). КВР в данной выборке изменялся в пределах от 8.6 (‘Your Angel’) до 31.1 (‘Mini Stella’).

Выявлено, что по количеству вегетативных побегов на единицу площади к первой группе вегетативно подвижных растений относятся 51 % лилейников (число побегов 63.75 ± 4.66 шт./м²) (*H. fulva*, ‘Kwanso’, ‘Verbesserte’ и др.). Ко второй группе рыхлокустовых растений – 30.6 % изученных таксонов (число побегов 131.55 ± 4.48 шт./м²) (‘Blizzard Bay’, ‘Campfire Embers’, ‘Red Rum’ и др.). К третьей группе плотнокустовых растений (число побегов 416.81 ± 50.35 шт./м²) – 18.4 % лилейников (‘Bali Hai’, ‘Longfields Pearl’, ‘Stella de Oro’ и др.). Средний показатель по всем изученным таксонам составил 149.58 ± 26.05 шт./м², значения варьируют в пределах от 22.5 (‘Amadeus’) до 112.4 (‘Sammy Russell’) шт./м². Анализ коэффициента вариации показал, что уровень индивидуальной изменчивости по данному признаку очень высокий (Cv=121.92 %).

Чем меньше побегов на единицу площади, тем больше вегетативная подвижность у растения. Если этот показатель менее 200 шт./м², то растение обладает высокой скоростью задернения, и его можно рекомендовать для применения против эрозии почвы [Крестова, 2010]. Исходя из этого, *H. fulva*, ‘Hellbraun

mit Gelb', 'Kwanso', 'Verbesserte' и др. могут быть рекомендованы для использования в рекультивационных работах.

На основании корреляционного анализа выявлено, что между параметрами КВР и количеством вегетативных побегов на единицу площади установлена прямая и очень тесная корреляционная зависимость ($r = 0.67$), причем корреляция значима с вероятностью 95 % ($p < 0.05$). Установлена видо- и сортоспецифичность значений КВР, особенностей строения и количества вегетативных побегов, что подтверждает результаты других исследований [Sriubeniene, Balitmiene, 2002; Крестова, 2010; Улановская, 2017].

Заключение

В ходе проведенного исследования особенностей вегетативного размножения 6 видов и 43 сортов лилейника установлено, что по показателю продуктивности вегетативного размножения наиболее многочисленна группа низкопродуктивных лилейников (КВР 6.52 ± 0.43), содержащая 22 таксона; по количеству вегетативных побегов на единицу площади – группа вегетативно подвижных растений (число побегов 63.75 ± 4.66 шт./ m^2), включающая 25 таксонов; по морфологическим характеристикам вегетативных побегов – группа лилейников с мощными побегами возобновления, содержащая 20 таксонов. Отмечена видо- и сортоспецифичность изученных параметров. Выявлены 4 вида и 9 сортов лилейника, имеющие высокие показатели коэффициента вегетативного размножения (15.5–32.5), которые рекомендуются для внедрения в массовое производство: *H. citrina*, *H. dumortieri*, *H. lilioasphodelus*, *H. middendorffii*, 'Bonanza', 'Bourbon Kings', 'Childrens Festival', 'Double River Wye', 'Frans Hals', 'Hellbraun mit Gelb', 'Longfields Pearl', 'Mini Stella', 'Sammy Russell'. Результаты данной работы могут быть применены в составлении промышленного ассортимента для цветоводческих предприятий.

Список источников

1. Абрамова Л.М. и др. Влияние метеоусловий и видовых особенностей на прохождение фенодат клематисов в Башкирском Предуралье // Теоретическая и прикладная экология. 2021. № 3. С. 153–159. DOI: 10.25750/1995-4301-2021-3-153-159. EDN: YKEQYI.
2. Богослов А.В. и др. Виталитетная структура популяций *Colchicum bulbocodium* subsp. *versicolor* (*Colchicaceae*, *Liliopsida*) в условиях Нижнего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2021. № 2. С. 127–145. DOI: 10.35885/1684-7318-2021-2-127-145. EDN: OBNRCG.
3. Бородич Г.С. Интродукция лилейников в Центральном ботаническом саду НАН Беларуси // Известия НАН Беларуси. Сер. биол. наук. 2014. № 2. С. 17–21.
4. Крестова И.Н. Род *Hemerocallis* L. (*Hemerocallidaceae*) в условиях культуры в Приморском крае: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2010. 21 с. EDN: QGUJPD.
5. Рeut А.А. Итоги изучения вегетативного размножения представителей рода *Iris* L. при интродукции в Южно-Уральском ботаническом саду // Субтропическое и декоративное садоводство. 2019. № 69. С. 64–69. DOI: 10.31360/2225-3068-2019-69-64-69. EDN: AVEQYT.
6. Рубинина А.Е. Лилейники. Все лучшие сорта к сезону. М.: Эксмо, 2009. 48 с.
7. Русинова Т.С. Лилейники. М.: ACT, 2005. 175 с.
8. Улановская И.В. О результатах вегетативного размножения некоторых сортов *Hemerocallis* × *hybrida* hort. // Материалы VI Международной научной конференции. Спб., 2016. С. 274–275. EDN: XVZXHP.
9. Улановская И. В. Особенности размножения *Hemerocallis* × *hybrida* hort. в условиях Южного Берега Крыма // Сб. науч. тр. Государственного Никитского ботанического сада. 2017. Т. 145. С. 305–311.
10. Химина Н.И. Лилейники. М.: Издательский дом МПС, 2002. 242 с.
11. Sriubeniene J., Balitmiene A. Investigations on vegetative reproduction of daylilies (*Hemerocallis* L.) // Botanica Lithuanica. 2002. Vol. 8. P. 77–90.

References

1. Abramova L.M., Bilalova R.A., Vafin R.V., Shigapov Z.H. [Influence of meteorological conditions and species characteristics on the passage of clematis fenodata in the Bashkirian Urals]. *Teoreticheskaja i prikladnaja ekologija*. No. 3 (2021): pp. 53-159. (In Russ.).
2. Bogoslov A.V., Kashin A.S., Parkhomenko A.S., Kulikova L.V., Shilova I.V., Knyazeva A.K. [Vitalite structure of populations of *Colchicum bulbocodium* subsp. *Versicolor* (*Colchicaceae*, *Liliopsida*) in the conditions of the Lower Volga region]. *Povolžskij ekologičeskij žurnal*. No. 2 (2021): pp. 127-145. (In Russ.).
3. Borodich G.S. [Introduction of daylilies (*Hemerocallis*) in the Central Botanical Garden of NAS of Belarus]. *Izvestia NAN Belarusi, Seria biol. nauk.* No. 2 (2014): pp. 17-21. (In Russ.).

4. Krestova I.N. *Rod Hemerocallis L. (Hemerocallidaceae) v usloviyakh kul'tury v Primorskem krae: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk* [Genus *Hemerocallis* L. (*Hemerocallidaceae*) under culture in the Primorsky Krai. Abstract Cand. Diss.]. Vladivostok, 2010. 21 p. (In Russ.).
5. Reut A.A. [The results of studying *Iris* L. vegetative propagation within introduction in the South-Ural botanical garden]. *Subtropičeskoe i dekorativnoe sadovodstvo*. No. 69 (2019), pp. 64-69. (In Russ.).
6. Rubinina A.E. *Lilejniki. Vse lučšie sorta k sezonomu* [Daylilies. All the best varieties for the season]. Moscow, Eksmo Publ., 2009. 48 p. (In Russ.).
7. Rusinova T.S. *Lilejniki* [Daylilies]. Moscow, AST Publ., 2005. 175 p. (In Russ.).
8. Ulanovskaya I.V. [On the results of vegetative propagation of some varieties of *Hemerocallis × hybrida* hort.]. *Materialy VI Meždunarodnoj naučnoj konferencii*. St. Petersburg, 2016, pp. 274-275. (In Russ.).
9. Ulanovskaya I.V. [Propagation peculiarities of *Hemerocallis × hybrida* hort. growing under conditions of South Coast of the Crimea]. *Sbornik naučnykh trudov gosudarstvennogo Nikitskogo botaničeskogo sada*. V. 145 (2017): pp. 305-311. (In Russ.).
10. Himina N.I. *Lilejniki* [Daylilies]. Moscow, Publishing House MPS, 2002. 242 p. (In Russ.).
11. Sriubeniene J., Balitmiene A. Investigations on vegetative reproduction of daylilies (*Hemerocallis* L.). *Botanica Lithuanica*. V. 8 (2002): pp. 77-90.

Статья поступила в редакцию 27.12.2024; одобрена после рецензирования 21.02.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 27.12.2024; approved after reviewing 21.02.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

И. С. Пятинина – инженер лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений;
 А. В. Крюкова – мл. науч. сотр. лаборатории дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений;
 А. А. Реут – канд. биол. наук, ст. науч. сотр., зав. лабораторией дикорастущей флоры и интродукции травянистых растений.

Information about the authors

I. S. Pyatina – engineer of the Laboratory of Wild Flora and Herbaceous Plant Introduction;
 A. V. Kryukova – junior research assistant of the Laboratory of Wild Flora and Herbaceous Plant Introduction;
 A. A. Reut – candidate of biological sciences, senior researcher, Head of the Laboratory of Wild Flora and Herbaceous Plant Introduction

Вклад авторов:

Пятинина И. С. – концепция исследования; планирование эксперимента; сбор материала; написание исходного текста; итоговые выводы; статистическая обработка материала.

Крюкова А. В. – концепция исследования; написание исходного текста; итоговые выводы; статистическая обработка материала.

Реут А. А. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Pyatina I. S. – research concept; experiment planning; material collection; writing the source text; final conclusions; statistical processing of the material.

Kryukova A. V. – research concept; writing the source text; final conclusions; statistical processing of the material.

Reut A. A. – research supervision; research concept; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.22

EDN: HVUEOQ

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-178-184



Изменение соотношения адениловых нуклеотидов в клетках *Escherichia coli* как интегральный показатель стресса

Анна Викторовна Ахова¹✉, Александр Георгиевич Ткаченко²

^{1,2} Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН – филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, Россия

¹✉akhovan@mail.ru

² agtkachenko@iegm.ru

Аннотация. Исследовано изменение концентрации АТФ и АДФ в клетках *Escherichia coli*, подвергнутых сублетальному стрессу. Сублетальный стресс – воздействие стрессоров, не приводящее к снижению количества колониеобразующих единиц относительно момента их внесения в культуру, но ингибирующее рост. Бактерии культивировали в минимальной среде М9 с добавкой 0.4% глюкозы при 37°C и перемешивании со скоростью 120 об/мин. Стрессоры (50 г/л хлорида натрия, 1 г/л уксусной кислоты, 7% этиanol) вносили в экспоненциальной фазе роста ($OD_{600}=0.3$). Нуклеотиды экстрагировали 0.4 N $HClO_4$ на ледяной бане из предварительно отмытых от среды бактериальных клеток с последующей нейтрализацией 2M K_2CO_3 . Количественный анализ нуклеотидов проводили методом обращенно-фазной высокоэффективной жидкостной хроматографии с тетрабутиламмония гидрогенсульфатом в качестве ион-парного реагента. Воздействие хлорида натрия вызывало повышение [АТФ] и [АДФ], воздействие этианола – повышение [АТФ] и повышение с последующим снижением [АДФ], уксусной кислоты – снижение с последующим повышением [АТФ] и снижение [АДФ] относительно уровня не斯特рессированной культуры. Несмотря на разнонаправленное изменение концентрации АТФ и АДФ в клетках, подвергнутых разным типам стресса, все они характеризовались повышенным уровнем показателя [АТФ]/[АДФ] по сравнению с контрольной культурой.

Ключевые слова: АТФ/АДФ, адениловые нуклеотиды, энергетический заряд, осмотический стресс, этиanol, кислотный стресс

Для цитирования: Ахова А. В., Ткаченко А. Г. Изменение соотношения адениловых нуклеотидов в клетках *Escherichia coli* как интегральный показатель стресса // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 178–184. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-178-184>.

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания № 124020500028-4; авторы выражают благодарность профессору Р. Хенгге за предоставленный штамм.

MICROBIOLOGY

Original article

Changes in the ratio of adenyl nucleotides in *Escherichia coli* cells as an integral indicator of stress

Anna V. Akhova¹✉, Alexander G. Tkachenko²

^{1,2} Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms UB RAS, Perm, Russia

¹✉akhovan@mail.ru

² agtkachenko@iegm.ru

Abstract. The paper describes changes in the concentration of ATP and ADP in *Escherichia coli* cells subjected to sublethal stress. Sublethal stress did not lead to a decrease in the number of colony-forming units relative to the moment of the onset of stress exposure, but inhibited growth. Bacteria were cultured in minimal M9 medium supplemented with 0.4% glucose at 37°C and stirring at 120 rpm. Stressors (50 g/L sodium chloride, 1 g/L acetic acid, 7% ethanol) were added at the exponential growth phase ($OD_{600}=0.3$). Nucleotides were extracted with 0.4 N $HClO_4$ on ice bath from bacterial cells previously washed from the medium, followed by neutralization with 2 M K_2CO_3 . Quantitative analysis of nucleotides was performed by reversed-phase high-performance liquid chromatography with tetrabutylammonium hydrogen sulfate as an ion-pair reagent. Sodium chloride caused an increase in [ATP] and [ADP], ethanol caused an increase in [ATP] and an increase followed by a de-

crease in [ADP], and acetic acid caused a decrease followed by an increase in [ATP] and a decrease in [ADP] relative to the unstressed culture. Despite the dissimilar changes in the concentration of ATP and ADP in cells subjected to different types of stress, all of them were characterized by an increased level of the [ATP]/[ADP] compared to the control culture.

Keywords: ATP/ADP, adenyl nucleotides, energy charge, osmotic shock, ethanol, acid stress

For citation: Akhova A. V., Tkachenko A. G. [Changes in the ratio of adenyl nucleotides in *Escherichia coli* cells as an integral indicator of stress]. *Bulletin of the Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 178-184. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-178-184>.

Acknowledgments: the work was carried out under the state assignments 124020500028-4; the authors are grateful to professor Regine Hengge for providing the strain.

Введение

Направленная регуляция внутриклеточной концентрации важных кофакторов, например адениловых нуклеотидов, рассматривается как один из способов повышения эффективности синтеза целевых соединений в биотехнологических процессах [Sun et al., 2023]. Однако для успешного воплощения такого подхода должны быть подробно изучены регуляторные механизмы и физиологическая роль данных соединений.

Более 50 лет назад Аткинсон с коллегами предложили концепцию аденилатного энергетического заряда (ЕС) как меры энергии, доступной для метаболических процессов, которая может быть использована в метаболических реакциях [Chapman, Fall, Atkinson, 1971]. Энергетический заряд клетки определяется концентрацией в ней АТФ, АДФ и АМФ и рассчитывается по следующей формуле:

$$EC = ([ATF] + 1/2[ADF])/([ATF] + [ADF] + [AMF]).$$

У бактерий концентрация АМФ – величина относительно постоянная и находится на низком уровне, поэтому их энергетический заряд в значительной мере определяется соотношением [АТФ]/[АДФ]. Энергетический заряд растущих клеток находится в интервале 0.8–0.95, у бактерий, рост которых замедляется, например, вследствие голодания по источнику углерода, ЕС снижается до 0.1–0.6 [Jiang, Nifna, 2007].

Многие ферменты и регуляторные белки имеют сайты связывания АТФ/АДФ, и если активность такого белка зависит от характера лиганда, то возможность протекания процесса, осуществляемого таким белком, будет зависеть от уровня энергетического заряда (или [АТФ]/[АДФ]). Изменение соотношения адениловых нуклеотидов является также сигналом, регулирующим топологическое состояние ДНК и посредством этого экспрессию генов [Maldonado, Lemasters, 2014; Dorman, 2023]. Поэтому набор метаболических процессов, протекающих в клетке в определенный момент времени, во многом определяется ее энергетическим статусом.

Отклонение ЕС и [АТФ]/[АДФ] от нормального значения наблюдается в бактериальных клетках, подвергнутых воздействию различных стрессовых условий, в частности гиперосмотического стресса, повышения температуры, голодания, исчерпания кислорода, воздействия антибиотиков [Ткаченко, 1990; Hsieh, Burger, Drlica, 1991; Hsieh, Rouviore-Yaniv, Drlica, 1991; Camacho-Carranza et al., 1995; Ткаченко и др., 1998, 1999; Akhova, Tkachenko, 2014]. Таким образом, изменения энергетических показателей клетки могут рассматриваться в качестве признаков развития стресса и сигнала к запуску адаптивных механизмов. Кроме того, они могут быть использованы для тестирования оптимальности условий культивирования на разных этапах биотехнологических процессов [Demling et al., 2021].

Состав свободных нуклеотидов клетки (как вторичных мессенджеров, так и энергетических резервов – [АТФ]/[АДФ]/[АМФ]) играет решающую роль в выборе пути развития отдельной клетки с целью максимального приспособления к конкретным условиям. От энергетического статуса клетки зависит будет ли продолжено размножение с последующим ростом численности популяции, или ресурсы будут перенаправлены на защиту и сохранение жизнеспособности, или найден оптимальный баланс между этими процессами [Abram et al., 2021].

Цель настоящей работы – исследовать изменение внутриклеточной концентрации АТФ и АДФ в клетках *Escherichia coli*, подвергнутых одинаковому по интенсивности стрессу, вызванному воздействием факторов разной физико-химической природы (этанола, хлорида натрия и уксусной кислоты). Это позволит оценить универсальность изменения энергетических параметров бактериальных клеток в ответ на стресс.

Материалы и методы исследования

Объекты и условия культивирования

Объектом исследования является штамм *Escherichia coli* RO91, любезно предоставленный профессором R. Hengge [Lange, Hengge-Aronis, 1994]. Бактериальные клетки со скошенного агара LB переносили

в 5 мл бульона LB с добавкой 25 мкг/мл стрептомицина и культивировали в течение 5–6 ч. при температуре 37°C без перемешивания. Полученную культуру в соотношении 1:500 переносили в 50 мл среды M9 с добавкой 0.4% глюкозы и 25 мкг/мл стрептомицина и выращивали при температуре 37°C и перемешивании со скоростью 120 об/мин в течение 16–18 ч. Ночную культуру разводили в 50 мл среды M9 с добавкой 0.4% глюкозы до оптической плотности ОП₆₀₀=0.1 и выращивали при температуре 37°C и перемешивании со скоростью 120 об/мин. По достижении ОП₆₀₀=0.3 вносили стрессирующие факторы.

Определение оптической плотности культуры и концентрации абсолютно сухой биомассы

Оптическую плотность измеряли на длине волнны $\lambda=600$ нм (ОП₆₀₀) в кювете с длиной оптического пути, равной 1 см, с использованием спектрофотометра UV1280 (Shimadzu, Япония). Абсолютно сухую биомассу рассчитывали на основе измерений оптической плотности культуры по предварительно построенной калибровочной кривой.

Определение количества колониеобразующих единиц (КОЕ)

Готовили последовательные десятикратные разведения культуры в физиологическом растворе и 10 мкл каждой суспензии наносили на поверхность агара LB в чашках Петри. Чашки инкубировали при температуре 37°C и через 18–20 ч. производили подсчет сформировавшихся колоний.

Измерение внутриклеточной концентрации адениловых нуклеотидов

2 мл бактериальной культуры центрифугировали (16 000 g, 0°C, 1 мин.) с применением центрифуги 5415R (Eppendorf, Германия), надосадочную жидкость удаляли, а осадок ресуспендировали в 200 мкл охлажденной 0.4 N HClO₄. Микропробирки с суспензией клеток помещали на ледянную баню на 25 мин. для экстракции. Затем пробы центрифугировали (16 000 g, 0°C, 2 мин.), и надосадок переносили в микропробирки, содержащие 2M K₂CO₃. Соотношение надосадка и карбоната калия подбиралось таким образом, чтобы pH смеси был нейтральным. На этом этапе пробы могли быть заморожены. Количественный анализ адениловых нуклеотидов проводили методом обращенно-фазной высокоэффективной жидкостной хроматографии с тетрабутиламмония гидрогенсульфатом в качестве ион-парного реагента [Akhova, Tkachenko, 2014].

Результаты и их обсуждение

Гиперосмотический стресс моделировали добавкой в среду культивирования 50 г/л хлорида натрия, кислотный шок – внесением 1 г/л уксусной кислоты. Также бактериальные клетки подвергали воздействию 7% этианола, что моделировало условия теплового шока и стресса повреждения клеточной оболочки (envelope stress) [Mitchell, Silhavy, 2019]. Изменение внутриклеточной концентрации адениловых нуклеотидов изучали в клетках периодической культуры, а стрессирующие факторы вносили на стадии экспоненциального роста бактерий. Концентрации стрессоров подобраны таким образом, что их воздействие в течение четырех часов не приводило к снижению количества КОЕ по сравнению с моментом их внесения в культуру (таблица), но ингибировало рост (рис., d).

Количество колониеобразующих единиц в культуре *E. coli* через четыре часа после начала стрессового воздействия

[The number of colony-forming units in *E. coli* culture four hours after the onset of stress exposure]

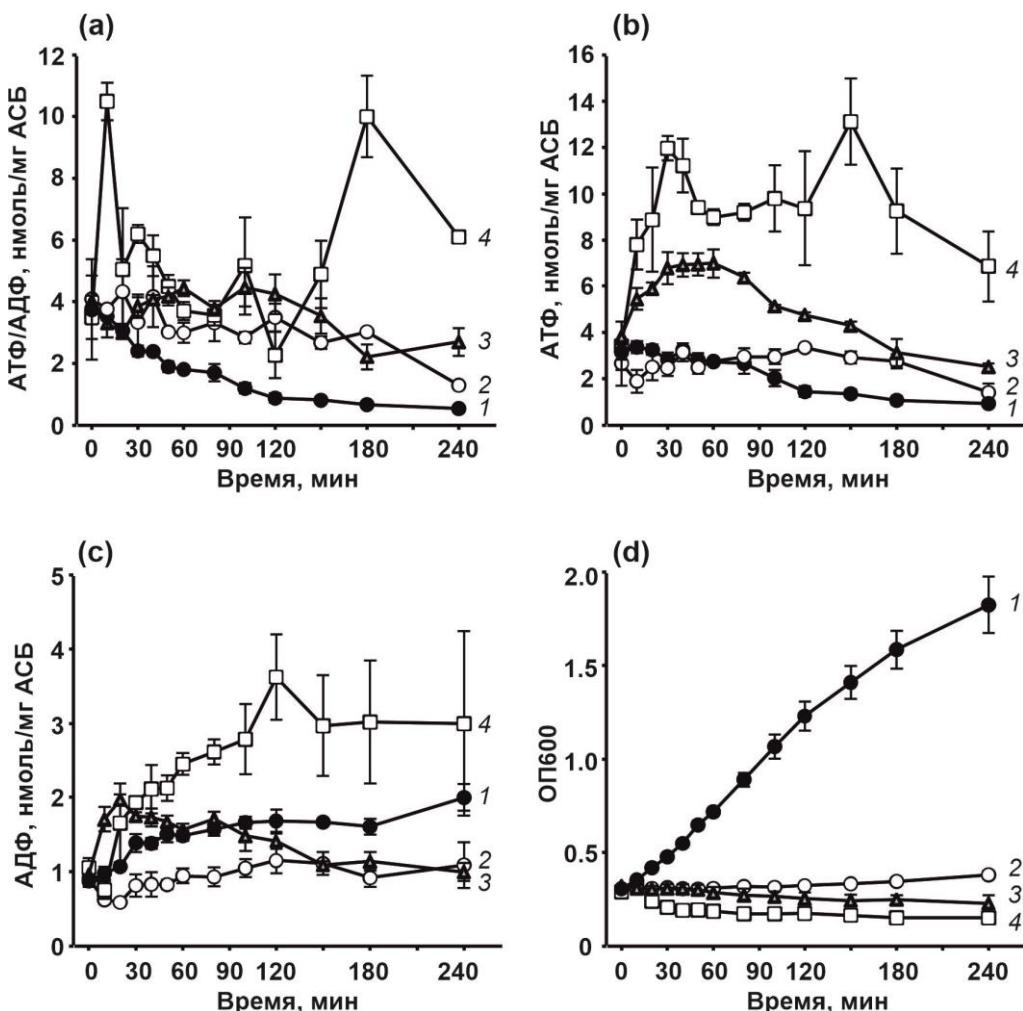
Условия	КОЕ/мл
Контроль, без воздействия	14.2±0.3
7% этиanol	9.0±0.3
1 г/л уксусная кислота	8.8±0.2
50 г/л NaCl	9.1±0.2

Примечание: в момент начала стрессового воздействия КОЕ/мл равнялось 8.7±0.3. Данные представлены как среднее±стандартное отклонение, рассчитанные на основе результатов не менее трех отдельных экспериментов.

Изменение количества КОЕ и скорости роста культуры были выбраны в качестве меры интенсивности стресса. Стресс, формирующийся в бактериальных клетках в выбранных условиях, был обозначен как сублетальный. Подбор условий, вызывающих одинаковый по силе стресс, позволил сравнить стрессирующие факторы разной природы между собой.

В условиях кислотного стресса, вызванного добавкой уксусной кислоты, на начальном этапе происходило снижение внутриклеточной концентрации АТФ, которое сменялось небольшим повышением

уровня трифосфата в сравнении с контрольной культурой. Концентрация АДФ в стрессированных клетках была ниже по сравнению с клетками, не подвергнутыми воздействию кислоты (рис., б, с).



Влияние стрессовых условий на соотношение АТФ/АДФ (а), концентрацию АТФ (б), концентрацию АДФ (с) в клетках *E. coli*, а также оптическую плотность бактериальной культуры (д):

1 – культура, не подвергнутая воздействию (темные круги); 2 – воздействие 1 г/л уксусной кислоты (светлые круги); 3 – воздействие 7% этианола (серые треугольники); 4 – воздействие 50 г/л хлорида натрия (светлые квадраты). АСБ – абсолютно сухая биомасса. Символы отображают средние значения, отрезки (вискеры) – стандартную ошибку среднего, рассчитанные на основе результатов не менее трех отдельных экспериментов

[The effect of stress conditions on the ATP/ADP (a), ATP (b), and ADP (c) in *E. coli* cells (in nmol/mg dry weight), and the optical density of bacterial culture (OD₆₀₀) (d):

1 – control, untreated culture (dark circules); 2 – 1 g/L acetic acid (light circules); 3 – 7% ethanol (grey triangles); 4 – 50 g/L sodium chloride (light squares). ACB – absolutely dry biomass in mg. Symbols represent mean values and whiskers represent standard errors of the mean (SE), calculated based on the results of at least three independent experiments]

Добавка в среду этианола вызывала повышение концентрации АТФ на протяжении первого часа наблюдения, после чего следовало снижение концентрации трифосфата, уровень которого при этом оставался выше контрольного. Параллельно сразу после начала стрессового воздействия резко повышалась концентрация АДФ, после чего она снижалась ниже уровня контрольной культуры (рис., б, с).

В клетках, подвергнутых гиперосмотическому стрессу, уровень АТФ был повышен по сравнению с контрольной культурой практически в течение всего периода наблюдения. На кривой изменения концентрации АТФ в стрессированных клетках можно выделить два пика, первый из которых наблюдался через 30 мин после начала стрессового воздействия, а второй – спустя два часа. Концентрация АДФ в этих условиях плавно возрастала на протяжении первых двух часов наблюдения и далее стабилизировалась на уровне более высоком, чем в контрольной культуре (рис., б, с).

Одним из важных показателей, характеризующих энергетический статус клетки, является соотношение [АТФ]/[АДФ]. В контрольных условиях наблюдалось плавное снижение значения данного показате-

ля по мере развития периодической культуры. С приближением к стационарной фазе роста показатель [АТФ]/[АДФ] стабилизировался на минимальном уровне (рис., а). В стрессированных клетках значения [АТФ]/[АДФ] было выше по сравнению с клетками, не подвергнутыми воздействию. Профиль изменения показателя [АТФ]/[АДФ] зависел от природы стрессора. Например, изменение [АТФ]/[АДФ] в условиях осмотического стресса, как и концентрация АТФ, характеризовалось наличием двух пиков. В клетках, подвергнутых действию этанола, повышение показателя [АТФ]/[АДФ] происходило позже, чем в условиях кислотного и осмотического стрессов. Тем не менее, микроорганизмы в состоянии сублетального стресса, вне зависимости от его природы, характеризовались повышенным уровнем показателя [АТФ]/[АДФ] по сравнению с микроорганизмами в контрольных условиях.

Полученные нами данные совпадают с описанными ранее результатами, демонстрирующими резкое повышение соотношения [АТФ]/[АДФ] сразу после внесения в культуру хлорида натрия (29 г/л) и быстрое падение этого показателя через 10 мин после начала стресса [Hsieh, Rouviore-Yaniv, Drlica, 1991]. Сходная картина наблюдалась в условиях голодания по источнику азота (аммонию): снижение содержания в клетках АДФ и АМФ на фоне стабильной концентрации АТФ, что в итоге приводило к повышению соотношения [АТФ]/[АДФ] [Ткаченко, 1990]. Голодание по источнику углерода и энергии (глюкозы) приводило к резкому снижению АТФ и повышению АДФ и АМФ в первые минуты, после чего следовало плавное снижение концентрации дифосфата и моноfosфата и увеличение концентрации АТФ, а вместе с этим и возрастание [АТФ]/[АДФ] [Ткаченко, 1990]. Повышение температуры с 37°C до 47–52°C (тепловой шок) вызывало возрастание ЕС и [АТФ]/[АДФ], главным образом за счет возрастания пула АТФ [Camacho-Carranza et al., 1995; Ткаченко и др., 1998]. Подъем уровня [АТФ]/[АДФ] наблюдался при переносе бактериальной культуры из аэробных в анаэробные условия [Hsieh, Burger, Drlica, 1991]. Непродолжительное резкое повышение [АТФ]/[АДФ] наблюдалось в клетках, подвергнутых действию фторхинолоновых, бета-лактамных и аминогликозидных антибиотиков [Akhova, Tkachenko, 2014]. Однако подобные закономерности не обнаружены в условиях окислительного стресса, вызванного воздействием пероксида водорода, приводящего к снижению энергетических показателей [Ткаченко и др., 1999].

Однонаправленное изменение интегрального показателя [АТФ]/[АДФ] в условиях разнообразных стрессов тем более интересно, что разные стрессоры вызывали различные, иногда прямо противоположные по характеру изменения внутриклеточной концентрации АТФ и АДФ.

Заключение

Таким образом, профиль изменения внутриклеточной концентрации отдельных адениловых нуклеотидов зависит от типа физико-химического стресса, в то время как повышение интегрального показателя [АТФ]/[АДФ] характерно для бактериальных клеток, подвергнутых всем исследованным в данной работе типам стрессирующих воздействий (гиперосмотический стресс, кислотный стресс, воздействие этанола).

Список источников

1. Ткаченко А.Г. Изменение энергетических параметров *Escherichia coli* в процессе исчерпания и возобновления подачи глюкозы и аммония как фактор, характеризующий сопряженность энергетического и конструктивного типов метаболизма // Микробиология. 1990. Т 59, вып. 2. С. 197–204.
2. Ткаченко А.Г. и др. Роль транспорта пуресцина и калия в регуляции топологического состояния ДНК в процессе адаптации *Escherichia coli* к температурному стрессу // Микробиология. 1998. Т. 67, № 5. С. 601–606. EDN: MPBWJZ.
3. Ткаченко А.Г. и др. Роль пуресцина и энергетического состояния *Escherichia coli* в регуляции топологии ДНК при адаптации к окислительному стрессу // Микробиология. 1999. Т. 68, № 1. С. 27–32. EDN: MPEAKX.
4. Abram F. et al. Evolutionary trade-offs between growth and survival: The delicate balance between reproductive success and longevity in bacteria // Adv. Microb. Physiol. 2021. Vol. 79. P. 133–162. DOI: 10.1016/bs.ampbs.2021.07.002. EDN: JNJVSR.
5. Akhova A.V., Tkachenko A.G. ATP/ADP alteration as a sign of the oxidative stress development in *Escherichia coli* cells under antibiotic treatment // FEMS Microbiol. Lett. 2014. Vol. 353, № 1. P. 69–76. DOI: 10.1111/1574-6968.12405. EDN: SKQEFL.
6. Camacho-Carranza R. et al. Topoisomerase activity during the heat shock response in *Escherichia coli* K-12 // J. Bacteriol. 1995. Vol. 177, № 12. P. 3619–3622. DOI: 10.1128/jb.177.12.3619-3622.1995.
7. Chapman A.G., Fall L., Atkinson D.E. Adenylate energy charge in *Escherichia coli* during growth and starvation // J. Bacteriol. 1971. Vol. 108, № 3. P. 1072–1086. DOI: 10.1128/jb.108.3.1072-1086.1971.
8. Demling P. et al. *Pseudomonas putida* KT2440 endures temporary oxygen limitations // Biotechnol. Bioeng. 2021. Vol. 118, № 12. P. 4735–4750. DOI: 10.1002/bit.27938. EDN: PJGLCN.

9. Dorman C.J. Variable DNA topology is an epigenetic generator of physiological heterogeneity in bacterial populations // Mol. Microbiol. 2023. Vol. 119, № 1. P. 19–28. DOI: 10.1111/mmi.15014. EDN: EENMXY.
10. Hsieh L.S., Burger R.M., Drlica K. Bacterial DNA supercoiling and [ATP]/[ADP]. Changes associated with a transition to anaerobic growth // J. Mol. Biol. 1991. Vol. 219, № 3. P. 443–450. DOI: 10.1016/0022-2836(91)90185-9.
11. Hsieh L.S., Rouviere-Yaniv J., Drlica K. Bacterial DNA supercoiling and [ATP]/[ADP] ratio: changes associated with salt shock // J. Bacteriol. 1991. Vol. 173, № 12. P. 3914–3917. DOI: 10.1128/jb.173.12.3914-3917.1991.
12. Jiang P., Ninfa A.J. *Escherichia coli* PII signal transduction protein controlling nitrogen assimilation acts as a sensor of adenylate energy charge *in vitro* // Biochemistry. 2007. Vol. 46, № 45. P. 12979–12996. DOI: 10.1021/bi701062t.
13. Lange R., Hengge-Aronis R. The cellular concentration of the sigma S subunit of RNA polymerase in *Escherichia coli* is controlled at the levels of transcription, translation, and protein stability // Genes Dev. 1994. Vol. 8. P. 1600–1612. DOI: 10.1101/gad.8.13.1600.
14. Maldonado E.N., Lemasters J.J. ATP/ADP ratio, the missed connection between mitochondria and the Warburg effect // Mitochondrion. 2014. Vol. 19. Pt A. P. 78–84. DOI: 10.1016/j.mito.2014.09.002. EDN: UFIMYZ.
15. Mitchell A.M., Silhavy T.J. Envelope stress responses: balancing damage repair and toxicity // Nat. Rev. Microbiol. 2019. Vol. 17, № 7. P. 417–428. DOI: 10.1038/s41579-019-0199-0.
16. Sun Y. et al. Application of cofactors in the regulation of microbial metabolism: A state of the art review // Front. Microbiol. 2023. Vol. 14. Art. 1145784. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1145784. EDN: CWSUGW.

References

1. Tkachenko A.G. [Changes in the energy parameters of *Escherichia coli* in the course of glucose and ammonium shifts down and up as a factor characterizing the coupling of energetic and constructive metabolic types]. *Mikrobiologija*. V. 59, No. 2 (1990): pp. 197-204. (In Russ.).
2. Tkachenko A.G., Pshenichnov M.R., Salakheddinova O. Ya., Nesterova L. Yu. [The role of putrescine and potassium transport in the regulation of DNA topology during *Escherichia coli* adaptation to heat stress]. *Mikrobiologija*. V. 67, No. 5 (1998): pp. 601-606. (In Russ.).
3. Tkachenko A.G., Pshenichnov M.R., Salakheddinova O. Ya., Nesterova L. Yu. [The role of putrescine and the cellular energy state of *Escherichia coli* in regulation of DNA topology during adaptation to oxidative stress]. *Mikrobiologija*. V. 68, No. 1 (1999): pp. 27-32. (In Russ.).
4. Abram F., Arcari T., Guerreiro D., O'Byrne C.P. Evolutionary trade-offs between growth and survival: The delicate balance between reproductive success and longevity in bacteria. *Adv. Microb. Physiol.* V. 79 (2021): pp. 133-162. DOI: 10.1016/bs.ampbs.2021.07.002.
5. Akhova A.V., Tkachenko A.G. ATP/ADP alteration as a sign of the oxidative stress development in *Escherichia coli* cells under antibiotic treatment. *FEMS Microbiol. Lett.* V. 353 (2014): pp. 69-76. DOI: 10.1111/1574-6968.12405.
6. Camacho-Carranza R., Membrillo-Hernández J., Ramírez-Santos J., Castro-Dorantes J., Chagoya de Sánchez V., Gómez-Eichelmann M.C. Topoisomerase activity during the heat shock response in *Escherichia coli* K-12. *J. Bacteriol.* V. 177 (1995): pp. 3619-3622. DOI: 10.1128/jb.177.12.3619-3622.1995.
7. Chapman A.G., Fall L., Atkinson D.E. Adenylate energy charge in *Escherichia coli* during growth and starvation. *J. Bacteriol.* V. 108 (1971): pp. 1072-1086. DOI: 10.1128/jb.108.3.1072-1086.1971.
8. Demling P., Ankenbauer A., Klein B., Noack S., Tiso T., Takors R., Blank L.M. *Pseudomonas putida* KT2440 endures temporary oxygen limitations. *Biotechnol. Bioeng.* V. 118 (2021): pp. 4735-4750. DOI: 10.1002/bit.27938.
9. Dorman C.J. Variable DNA topology is an epigenetic generator of physiological heterogeneity in bacterial populations. *Mol. Microbiol.* V. 119 (2023): pp. 19-28. DOI: 10.1111/mmi.15014.
10. Hsieh L.S., Burger R.M., Drlica K. Bacterial DNA supercoiling and [ATP]/[ADP]. Changes associated with a transition to anaerobic growth. *J. Mol. Biol.* V. 219 (1991): pp. 443-450. DOI: 10.1016/0022-2836(91)90185-9.
11. Hsieh L.S., Rouviere-Yaniv J., Drlica K. Bacterial DNA supercoiling and [ATP]/[ADP] ratio: changes associated with salt shock. *J. Bacteriol.* V. 173 (1991): pp. 3914-3917. DOI: 10.1128/jb.173.12.3914-3917.1991.
12. Jiang P., Ninfa A.J. *Escherichia coli* PII signal transduction protein controlling nitrogen assimilation acts as a sensor of adenylate energy charge *in vitro*. *Biochemistry*. V. 46 (2007): pp. 12979-12996. DOI: 10.1021/bi701062t.

13. Lange R., Hengge-Aronis R. The cellular concentration of the sigma S subunit of RNA polymerase in *Escherichia coli* is controlled at the levels of transcription, translation, and protein stability. *Genes Dev.* V. 8 (1994): pp. 1600-1612. DOI: 10.1101/gad.8.13.1600.
14. Maldonado E.N., Lemasters J.J. ATP/ADP ratio, the missed connection between mitochondria and the Warburg effect. *Mitochondrion*. V. 19 (2014): pp. 78-84. DOI: 10.1016/j.mito.2014.09.002.
15. Mitchell A.M., Silhavy T.J. Envelope stress responses: balancing damage repair and toxicity. *Nat. Rev. Microbiol.* V. 17 (2019): pp. 417-428. DOI: 10.1038/s41579-019-0199-0.
16. Sun Y., Zhang T., Lu B., Li X., Jiang L. Application of cofactors in the regulation of microbial metabolism: A state of the art review. *Front. Microbiol.* V. 14 (2023): Art. 1145784. DOI: 10.3389/fmicb.2023.1145784.

Статья поступила в редакцию 18.03.2025; одобрена после рецензирования 11.04.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 18.03.2025; approved after reviewing 11.04.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

А. В. Ахова – канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории адаптации микроорганизмов;
А. Г. Ткаченко – д-р мед. наук, зав. лабораторией адаптации микроорганизмов.

Information about the authors

A. V. Akhova – Cand. Sci. (Biol), senior researcher of the Laboratory of Microbial Adaptation;
A. G. Tkachenko – Doc. Sci. (Med), head of the Laboratory of Microbial Adaptation.

Вклад авторов:

Ахова А. В. – концепция и дизайн исследования; сбор и анализ данных; написание текста статьи.
Ткаченко А. Г. – концепция исследования; доработка рукописи.

Contribution of the authors:

Akhova A. V. – research design; methodology development; data collection and analysis; writing of the manuscript.
Tkachenko A. G. – research concept; revision of the manuscript.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.61

EDN: IDSBEH

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-185-195



Молекулярно-генетическая характеристика факторов патогенности представителей рода *Acinetobacter*, выделенных из клинического материала и смызов с поверхностей объектов в медицинских организациях г. Ростова-на-Дону

Е. Н. Гудуева¹, В. В. Агафонова^{1, 2}, Н. Е. Гаевская¹, В. А. Лычман¹,
А. Ю. Карнаухов¹, О. С. Чемисова²

¹ Ростовский-на-Дону противочумный институт Роспотребнадзора, Ростов-на-Дону, Россия

² Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Nikolaevna Gudueva, gudueva_en@antiplague.ru

Аннотация. Наиболее частым возбудителем нозокомиальных инфекций являются ацинетобактеры, принадлежащие к виду *Acinetobacter baumannii*. Уровень смертности при внутрибольничных пневмониях достигает 35%. Важную роль в патогенности играют факторы, активно действующие на всех этапах инфекционного процесса, определяющие повреждение тканей макроорганизма и выживание микроорганизма. Несмотря на то, что *A. baumannii* обладает большей патогенностью для человека в отличие от других представителей рода, из образцов мокроты больных внебольничной пневмонией (ВП) выделяются также представители других видов – *A. calcoaceticus* и *A. junii*. Целью настоящего исследования являлось выявление генов, кодирующих факторы патогенности штаммов ацинетобактеров, выделенных из образцов мокроты пациентов с ВП, находящихся в медицинских организациях (МО) г. Ростова-на-Дону, а также из смызов с объектов внешней среды отделений медицинских организаций. Видовую принадлежность изолированных штаммов подтверждали масс-спектрометрическим методом (MALDI-TOF). Полногеномное секвенирование штаммов *Acinetobacter* spp. проводили на платформе «Illumina MiSeq» с использованием набора «Nextera DNA Library Preparation Kit». Поиск генов факторов патогенности исследуемых штаммов проводили при помощи программы «Fragment Extractor». В качестве базы данных нуклеотидных последовательностей использовали базу данных NCBI. Среди выделенных штаммов *Acinetobacter* 91.8% составили представители вида *A. baumannii*, в единичных случаях были изолированы *A. calcoaceticus* и *A. junii*. Исследованные штаммы обладали широким набором генов факторов патогенности, которые родственны как у клинических штаммов, так и у штаммов, изолированных из смызов с объектов внешней среды медицинских организаций, что, по-видимому, свидетельствует об их родстве.

Ключевые слова: *A. baumannii*, *A. calcoaceticus*, *A. junii*, полногеномное секвенирование, факторы патогенности

Для цитирования: Молекулярно-генетическая характеристика факторов патогенности представителей рода *Acinetobacter*, выделенных из клинического материала и смызов с поверхностей объектов в медицинских организациях г. Ростова-на-Дону / Е. Н. Гудуева, В. В. Агафонова, Н. Е. Гаевская, В. А. Лычман, Ю. А. Карнаухов, О. С. Чемисова // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 185–195. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-185-195>.

Благодарности: авторы выражают благодарность медицинским организациям г. Ростова-на-Дону за предоставление материала для исследования.

MICROBIOLOGY

Original article

Molecular genetic characteristics of pathogenicity factors of genus *Acinetobacter* representatives isolated in medical organizations of Rostov-on-Don

Е. Н. Гудуева¹, В. В. Агафонова^{1, 2}, Н. Е. Гаевская¹, В. А. Лычман¹,
А. Ю. Карнаухов¹, О. С. Чемисова²

¹ Rostov-on-Don Antiplague Scientific Research Institute of Rosпотребнадзор, Rostov-on-Don, Russia

² Don State Technical University, Rostov-on-Don, Russia

Corresponding author: Elena N. Gudueva, gudueva_en@antiplague.ru

Abstract. The most common causative agent of nosocomial infections is a representative of genus *Acinetobacter*, *A. baumannii*. The mortality rate for nosocomial pneumonia reaches 35%. An important role in pathogenicity is played by factors that are active at all stages of the infectious process, determining tissue damage macroorganism and the survival of the microorganism. Despite the fact that *A. baumannii* has a higher pathogenicity for humans than other representatives of the genus, representatives of other species (*A. calcoaceticus* and *A. junii*) are also isolated from sputum samples of patients with community-acquired pneumonia (CAP). The aim of the study was to identify genes encoding pathogenicity factors of strains isolated from sputum samples of patients with CAP in medical organizations (MO) in Rostov-on-Don, as well as from swabs from objects of the external environment in the departments of medical organizations. The species identity of the strains was confirmed by the mass spectrometric method (MALDI-TOF). Genome-wide sequencing of genus *Acinetobacter* strains was performed on the Illumina MiSeq platform using the Nextera DNA Library Preparation Kit. The search for genes of pathogenicity factors of the studied strains was carried out using the Fragment Extractor program. The NCBI database was used as a database of nucleotide sequences. Among the isolated strains of genus *Acinetobacter*, 91.8% were *A. baumannii*, in solitary cases, *A. calcoaceticus* and *A. junii* were isolated. It was determined that the studied strains possessed a wide range of genes for pathogenicity factors, which is similar both in clinical strains and in strains isolated from swabs from objects of the external environment in medical facilities, which apparently indicates their relationship.

Keywords: *A. baumannii*, *A. calcoaceticus*, *A. junii*, genome-wide sequencing, pathogenicity factors

For citation: Gudueva E. N., Agafonova V. V., Gayevskaya N. E., Lychman V. A., Karnayxov A. Y., Chemisova O. S. [Molecular genetic characteristics of pathogenicity factors of genus *Acinetobacter* representatives isolated in medical organizations of Rostov-on-Don]. *Bulletin of Perm University. Biology*. Iss. 2 (2025): pp. 185-195. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-185-195>.

Acknowledgments: the authors express their gratitude to the medical organizations of Rostov-on-Don for providing the material for the study.

Введение

В последнее время представители рода *Acinetobacter*, а именно *A. baumannii*, являются одними из нозокомиальных патогенов, распространенных в медицинских организациях по всему миру [Wong et al., 2017; Лавриненко, 2019].

Патогенные виды ацинетобактеров обычно являются этиологическим агентом инфекций, связанных с оказанием медицинской помощи (ИСМП), и могут вызывать аспирационную пневмонию, катетер-ассоциированную бактериемию, а также инфекции мягких тканей и мочевыводящих путей. Согласно данным литературы, летальность среди пациентов с внутрибольничной пневмонией составляет 35% [Шмакова, 2019]. Представители рода *Acinetobacter* относятся к шести опасным бактериям, входящим в группу ESKAPE, связанных с ИСМП и включающих *Enterococcus faecium*, *Staphylococcus aureus*, *Klebsiella pneumoniae*, *Acinetobacter baumannii*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Enterobacter* spp. [Чеботарь и др., 2014].

Известно, что бактерии *A. baumannii* по своей природе обладают более высокой степенью патогенности для человека по сравнению с другими видами *Acinetobacter*, включая *A. calcoaceticus*, *A. lwoffii*, *A. junii*, *A. baylyi* и *A. haemolyticus* [Wong et al., 2017]. Сведения о факторах патогенности *A. baumannii* постоянно пополняются благодаря совершенствованию молекулярно-генетических исследований, в частности высокопроизводительного секвенирования [Лавриненко, 2019].

Факторы патогенности, вызывающие повреждение тканей и способствующие выживанию представителей *Acinetobacter* в организме человека, играют активную роль на всех стадиях инфекционного процесса, включая адгезию, инвазию (направленную на разрушение тканевых барьеров – клеток и межклеточного вещества), диссеминацию и персистенцию. Они также вызывают интоксикацию и способствуют уклонению от иммунного ответа [Чеботарь и др., 2014]. Факторы патогенности *Acinetobacter* контролируются генами, позволяющими адаптироваться возбудителю в особо сложных условиях (например, при воздействии антибиотических и дезинфицирующих средств). В таблице 1 представлена информация об основных генах, обеспечивающих патогенность и персистенцию ацинетобактеров.

Известно множество факторов патогенности *A. baumannii*, к которым относят механизмы адгезии, усвоение железа, активность полисахаридных мембранных и белковых фосфолипаз внешней мембраны, модификацию в пенициллинсвязывающих белках и везикулах внешней мембраны (OMV) [Лавриненко, 2019; Wong et al., 2017]. Известно, что белки, ассоциированные с поверхностью мембраной, вносят вклад в адгезивный процесс в тканевых структурах человека. По крайней мере три из них (OmpA, TonB-зависимый рецептор и Omp с молекулярной массой 34 КДа) обеспечивают закрепление возбудителя на фибронектине [Чеботарь и др., 2014]. Белок внешней мембраны А (OmpA), консервативный белковый домен, обнаруживаемый у многих грамотрицательных бактерий, как предполагается, обеспечивает адгезию к эпителиальным клеткам хозяина и необходим для формирования биопленки и устойчивости к

комплементу [Лавриненко, 2019; Krishnan et al., 2012; Wong et al., 2017]. К важным факторам патогенности представителей *Acinetobacter* относят белок, кодируемый геном tonB-зависимого рецептора, входящего в состав наружной мембранны бактериальной клетки, который отвечает за усвоение железа и необходим для выживания бактерий в крови и легких [Скурихина и др., 2016].

Таблица 1

Гены, кодирующие факторы патогенности и персистенции, и их роль в патогенезе
[Genes encoding pathogenicity and persistence factors and their role in pathogenesis]

Гены, кодирующие факторы патогенности	Роль в патогенезе	Продукт гена
Патогенность		
<i>ompA</i>	Адгезия к эпителиальным клеткам хозяина, биопленкообразование, устойчивость к комплементу [Лавриненко, 2019; Wong et al., 2017]	Белок OmpA опосредует образование бактериальной биопленки, заражение эукариотических клеток, устойчивость к антибиотикам и иммуномодуляцию [Nie et al., 2020]
<i>omp33-36</i>	Способствует адгезии, инвазии и цитотоксичности, обеспечивая выживание в различных органах и прогрессирование инфекции внутри хозяина [Novović et al., 2018]	Белок Omp33-36 участвует в развитии цитотоксичности (вызывает апоптоз и процессы аутофагии) в клетках, включая клетки иммунной системы и соединительной ткани [Rumbo et al., 2014]
<i>fhaB</i>	Участвует в адгезии, уничтожении клеток хозяина [Lee et al., 2017]	Белок FhaB – прикрепление бактерий к альвеолярным эпителиальным клеткам [Pérez et al., 2017]
<i>rtx</i>	Ген гемолизина – токсина [Зуева и др., 2013]. Участвует на начальной стадии адсорбции на поверхности клетки-хозяина [Wiles et al., 2013]	Ко-регулируемый гемолизином белок Hcp является структурным и эффекторным компонентом T6SS и маркером активированной T6SS [Зуева и др., 2013]
<i>ata</i>	Регулирует механизм транспорта факторов патогенности в клетку-хозяина [Лавриненко, 2019]	Адгезин Ата, важный фактор патогенности у многих грамотрицательных видов [Weidensdorfer et al., 2019]
<i>tonB</i>	Отвечает за усвоение железа [Скурихина и др., 2016]	Белок – TonB-зависимый рецептор, связан с захватом и транспортом крупных субстратов, таких как комплексы сидерофоров железа и витамина B12 [Чеботарь и др., 2014]
<i>type II secretion system</i>	Участвует в экспорте эффекторных белков, определяет колонизацию легких и распространение в другие органы [Лавриненко, 2019]	Секреторные белки (GSP); белки могут транспортироваться через мембрану для сборки в придатках на поверхности клетки или для высвобождения во внеклеточную среду [Filloux, 2004]
<i>type VI secretion system (редкий)</i>	Необходим при бактериальной конкуренции при полимикробной этиологии инфекционного процесса [Лавриненко, 2019]	13 основных белков необходимых для биогенеза и функционирования T6SS (Hcp, VipA и др.) [Filloux, 2004]
<i>tuf</i>	Способствует распространению и уклонению от системы комплемента [Koenigs et al., 2015]	Tuf действует как многофункциональный белок, который может способствовать патогенности, распространению и уклонению от системы комплемента [Koenigs et al., 2015]
Персистенция		
<i>per</i> (редкий)	Участвует в образовании биопленки и адгезии [Zeighami et al., 2019]	Наличие белка PER улучшает способность клеток к адгезии, но это не всегда способствует образованию биопленок [Mohamed et al., 2023]
<i>pilli</i>	Участвует в процессе адгезии и образования биопленки [Lee et al., 2017]	Белок пилин используется для обмена генетическим материалом или в качестве механизма клеточной адгезии [Wörmann et al., 2014]
<i>znuB</i>	Участвует в повышении выживаемости и персистенции [Lee et al., 2017]	ZnuB – интегральный мембранный белок, который транспортирует цинк через цитоплазматическую мембрану [Li, Jogl, 2007]
<i>zigA</i>	Участвует в повышении выживаемости и персистенции [Lee et al., 2017]	HutN функционирует преимущественно как во время цинкового голода, так и в условиях избытка цинка для мобилизации лабильного пула His-Zn [Nairn et al., 2016]

Окончание табл. 1

Гены, кодирующие факторы патогенности	Роль в патогенезе	Продукт гена
<i>csuA</i>	Отвечает за процесс биопленкообразования [Садеева и др., 2023]	CsuA рекомбинантный белок, необходимый для формирования биопленки на абиотических поверхностях, но не требуется для прикрепления к эпителиальным клеткам [Ramezanalizadeh et al., 2020]
<i>bfmS/bfmR</i>	Участвует в формировании биопленок на абиотических поверхностях, устойчивость к антибиотикам, выживаемость в стрессовых условиях [Лавриненко, 2019]	BFMRS – сенсорная киназа регулирует структуры клеточной оболочки, важные для вирулентности и устойчивости к противомикробным препаратам [Kim et al., 2019]
<i>recA</i>	Модулирует развитие биопленки [Ching et al., 2023]	Белок RecA, осуществляет рекомбинационный процесс в ходе нормального клеточного роста [Wipperman, 2018]
<i>surA1</i>	Играет роль в выживаемости в организме человека, в поддержании целостности мембранны и сывороточной резистентности [Lee et al., 2017]	Пептидилпролилизомераза (PPIase) SurA является основным фактором в биогенезе белков внешней мембранны OMP и как таковые играют важную роль в гомеостазе клеточной оболочки [Behrens-Kneip, 2010]
<i>uspA</i>	Участвует в поддержании выживаемости и уничтожении клеток хозяина [Lee et al., 2017]	Белок UspA, участвует в реакции на окислительный стресс, вызванной H ₂ O ₂ , и низким уровнем pH [Elhosseiny et al., 2015]
<i>adeR/adeS</i>	Регулирует экспрессию генов эффлюксной помпы в ответ на раздражители окружающей среды [El Edel et al., 2017]. Отвечает за устойчивость к антибиотическим препаратам [Wen et al., 2017]	AdeR является регулятором системы оттока AdeABC. Инактивация AdeR приводит к чувствительности к аминогликозидным антибиотикам [Wen et al., 2017]
<i>baeS</i>	Участвует в реакции на стресс, усиливении экспрессии эффлюксного насоса в ответ на специфические агенты, повреждающие оболочку [Lee et al., 2017]	BaeS – сенсорная киназа в системе регуляции BaeSR. Участвует в регуляции адаптации к окружающей среде и передаче сигналов, включая стрессовые условия [Lin et al., 2014]

Не менее важным фактором является способность бактерий колонизировать и образовывать биопленку на биотических и абиотических поверхностях. К таким факторам, способствующим биопленкообразованию, относят белок, ассоциированный с биопленкой (Var), систему шаперон-ашерной сборки пилей (Csu), внеклеточный экзополисахарид (EPS), двухкомпонентную систему (BFMs/BfmR). Показано [Мартюшева и др., 2023], что образование биопленки и прикрепление бактерий *A. baumannii* к эпителиальным клеткам респираторного тракта усиливается в присутствии и экспрессии гена *per* [Zeighami et al., 2019]. Формирование биопленок в очаге воспаления ведет к хроническому инфекционному процессу и сопровождается неудовлетворительными результатами проведенной антибиотикотерапии [Гостев и др., 2010]. Микроорганизмы, формирующие биопленки, приобретают устойчивость к дезинфицирующим средствам. Считается, что 60–65% инфекций, ассоциированных с ИСМП, связаны со способностью возбудителей существовать в форме биопленок.

Известно, что представители *Acinetobacter* могут сохранять жизнеспособность в течение длительного периода времени и обладают множеством механизмов выживания, что повышает способность ацинетобактеров к распространению [Лавриненко, 2019].

Немаловажным фактором адгезии патогенов на абиотическом материале является наличие у бактериальных клеток пилей, которые также способствуют формированию биопленки [Чеботарь и др., 2014; Tomaras et al., 2003]. При этом данная система не играет роли при биопленкообразовании на поверхности эпителиальных клеток человека [de Breij et al., 2009]. Патогенность ацинетобактеров является сложным феноменом, который может быть связан с различными вариациями обнаруженных генов.

Цель настоящего исследования – выявление генов, кодирующих факторы патогенности у штаммов *A. baumannii*, *A. calcoaceticus* и *A. junii*, выделенных из клинического материала и смывов с поверхностей объектов в медицинских организациях (МО) г. Ростова-на-Дону.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования являлись штаммы ацинетобактеров – *A. baumannii* (34 штамма), *A. calcoaceticus* (2 штамма) и *A. junii* (1 штамм), выделенные из образцов мокроты, полученных от пациентов с ВП, находившихся на лечении в МО г. Ростова-на-Дону, а также смывов с объектов окружающей среды МО. Культивирование бактерий проводили в соответствии с МУК 3.1.2/4.2.3373-23 «Эпидемиоло-

тический надзор за внебольничными пневмониями». Для определения видовой принадлежности представителей рода *Acinetobacter* использовали метод времяпролетной масс-спектрометрии (MALDI-TOF) с программным обеспечением MALDI Biolyper v.3.0. (Bruker Daltonics, Германия). В качестве критерия видовой идентификации были использованы рекомендуемые значения «Score» ≥2,3.

Полногеномное секвенирование штаммов проводили на платформе «Illumina MiSeq» с использованием набора «Nextera DNA Library Preparation Kit». Поиск факторов патогенности *A. baumannii*, *A. calcoaceticus* и *A. junii* осуществляли при помощи программы «Fragment Extractor» (<http://antiplague.ru/fragment-extractor/>). В качестве базы данных нуклеотидных последовательностей использовали базу данных NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>).

Результаты и их обсуждение

В результате исследования образцов мокроты, проведенного за период с 2020 по 2023 г., было изолировано 37 штаммов представителей рода *Acinetobacter* [Попова и др., 2021; Павлович и др., 2023]. В ходе исследования из клинического материала (мокрота) выделены и идентифицированы *A. baumannii* – 29 штаммов, *A. calcoaceticus* – 2 штамма, *A. junii* – 1 штамм, а также из смывов с объектов МО – 5 штаммов *A. baumannii*. В результате анализа данных полногеномного секвенирования был обнаружен набор генов, кодирующих факторы патогенности и персистенции (табл. 2).

Таблица 2
Гены, кодирующие факторы патогенности и персистенции, обнаруженные у представителей рода *Acinetobacter*

Гены, кодирующие факторы патогенности	Штаммы, изолированные из смывов (абс.)		Штаммы, изолированные из клинического материала (абс.)		
	<i>A. baumannii</i> (n=5)	<i>A. baumannii</i> (n=29)	<i>A. calcoaceticus</i> (n=2)	<i>A. junii</i> (n=1)	
Патогенность					
<i>ompA</i>	5	26 (89.6%)	2	0	
<i>omp33-36</i>	5	18 (62.1%)	2	0	
<i>fhab</i>	1	6 (20.6%)	1	0	
<i>rtx</i>	2	16 (55.1%)	2	0	
<i>ata</i>	5	17 (58.6%)	1	0	
<i>tonB</i>	5	26 (89.6%)	2	0	
<i>type II secretion system</i>	3	21 (72.4%)	2	0	
<i>type VI secretion system</i> (редкий)	0	9 (31.0%)	1	0	
<i>tuf</i>	5	26 (89.6%)	2	1	
Персистенция					
<i>per</i> (редкий)	0	13 (44.8%)	0	0	
<i>pilli</i>	5	27 (93.1%)	2	0	
<i>znuB</i>	5	20 (68.9%)	2	0	
<i>zigA</i>	5	26 (89.6%)	2	0	
<i>csuA</i>	2	13 (44.8%)	2	0	
<i>bfnS/bfmR</i>	2	18 (62.1%)	2	0	
<i>recA</i>	5	26 (89.6%)	2	0	
<i>surA1</i>	4	22 (75.8%)	2	0	
<i>uspA</i>	5	20 (68.9%)	2	0	
<i>adeR/adeS</i>	5	19 (65.5%)	1	0	
<i>baeS</i>	5	22 (75.8%)	2	...	

Гены патогенности *ompA*, *omp33-36*, *pilli*, *tonB*, *type II secretion system*, *type VI secretion system*, *rtx* были выявлены у подавляющего большинства штаммов, полученных из клинических изолятов. Аналогиченные гены с высокой частотой были обнаружены в штаммах, полученных из смывов с объектов МО. Гены *fhab* и *type VI secretion system* являются редкими и выделяются среди 20–30% клинических штаммов. У всех штаммов обнаружена группа генов, которые отвечают как за факторы патогенности, так и факторы персистенции – *ompA*, *omp33-36*, *pilli*, *tuf*, *uspA*, *znuB*, *zigA*, *recA*, *adeR/adeS*, *ata*, *baeS* и *tonB*. Другая часть генов была представлена в меньшей степени – *csuA/B*, *bfnS/bfmR*, *surA1*, *fhab*. Немаловажным является наличие генов, ассоциированных с возможностью колонизировать легкие и распространяться в другие органы, выявленные у трех штаммов, изолированных из смывов (*type II secretion system*). Как и другие грамотрицательные патогены, *A. baumannii* также имеет в своем составе гены, ответственные за секрецию белков, необходимые для более легкой адапта-

ции – *type II secretion system* у большинства штаммов. Наличие генов (*type VI secretion system*), необходимых для выживания и бактериальной конкуренции, обнаружено у некоторых штаммов, относящихся только к клиническим. Данные гены являются редко встречающимися.

Помимо генов факторов патогенности выявлен обширный спектр детерминант, обеспечивающих персистенцию и выживаемость микроорганизмов. Наибольшая часть представлена генами – *pili*, *znuB*, *zigA*, *bfnS/bfmR*, *recA*, *surA1*, *uspA*, *adeR/adeS*, *baeS*.

Способность образовывать биопленки важна для жизнедеятельности и обеспечивает микроорганизмам защиту от внешнего мира, создавая барьер от проникновения антимикробных средств и других веществ, что позволяет сопротивляться иммунному ответу хозяина. Данные процессы возможны благодаря наличию определенных генов, выявленных у большинства штаммов. К таким генам относятся *ompA*, *csuA/B*, *surA1*, *bfnS/bfmR*, *pilli*, *recA*. Однако в одной из МО среди изученных штаммов гены, ассоциированные с повышенной выживаемостью и персистенцией (*znuB*) и адгезией (*fhaB* и *omp33-36*), обнаружены не были.

Приспособление к постоянно меняющимся условиям среды обитания – одно из важнейших свойств микроорганизмов, и обусловлено наличием гена *surA1*, обнаруженного у множества изученных штаммов. Более половины штаммов, изолированных из клинического материала, обладали генами *baeS*, *adeR/adeS*, способствующими выживанию в условиях стресса и возможном повреждении оболочки клетки.

Немаловажным в ходе инфекционного процесса является способность микроорганизмов «ускользать» от иммунитета хозяина (системы комплемента), что может быть связано с наличием гена *tuf*, обнаруженного у большей части изученных штаммов. Также были выявлены гены *uspA* и *zigA*, способствующие повышению степени выживаемости микроорганизма в организме хозяина. Около половины клинических штаммов *A. baumannii* обладали генами *ata*, регулирующими механизмы транспорта факторов патогенности в клетку хозяина. Почти у всех секвенированных штаммов *A. baumannii* были определены гены *tonB*, функциональная роль которых заключается в способности выживать в условиях дефицита железа.

Между тем, ген *per*, отвечающий за образование и адгезию, отсутствовал у штаммов, изолированных из смыков в одной МО, тогда как в других организациях он обнаруживался у большей части штаммов. В образцах, полученных из МО, был изолирован один штамм *A. junii*. При исследовании генов факторов патогенности в данном штамме был выявлен ген *tuf*, способствующий распространению микроорганизма и уклонению от системы комплемента. Кроме того, было выделено два штамма *A. calcoaceticus*, обладающих множеством генов факторов патогенности. Оба штамма обладали генами, кодирующими факторы адгезии, биопленкообразования, обеспечивающие выживание – *ompA*, *omp33-36*, *csuA*, *bfnS/bfmR*, *surA1*, *pili*, *uspA*, *znuB*, *zigA*, *recA*, *baeS*, способствующими распространению и уклонению от системы комплемента *tuf*. Также выявлен ген *tonB*, который отвечает за усвоение железа, необходимого для выживания микроорганизмов. Кроме того, данные штаммы содержали гены, кодирующие *type II secretion system*, определяющие колонизацию легких и распространение в другие органы. У одного штамма *A. calcoaceticus* выявлены гены, кодирующие *type VI secretion system*, необходимые для функционирования системы секреции шестого типа. Кроме того, у одного штамма обнаружены гены, регулирующие механизмы транспорта факторов патогенности *adeR/adeS*, *ata*, ген, способствующий адгезии, и гены, участвующие в уничтожении клеток хозяина *fhaB*.

Экспрессия подобных генов может регулироваться как внешними условиями микроорганизма и плотностью популяции, так и особенностями функций макроорганизма.

Заключение

Наибольшая частота и широкий спектр генов, кодирующих факторы адгезии, биопленкообразования, отвечающие за приспособление и выживание к факторам окружающей среды, отмечены у штаммов, изолированных из клинического материала пациентов. Все штаммы, выделенные из смыков с объектов окружающей среды МО, обладали широким спектром генов, кодирующих факторы патогенности. Наличие данных генов может предопределять выраженные адгезивные и персистентные свойства, устойчивость к воздействию внешних факторов, антибактериальных препаратов и дезинфицирующих средств. Не менее важным является этап инвазии, за возможность которого ответственны гены, обнаруженные у исследованных штаммов. Детерминанты патогенности обнаружены у штаммов, изолированных из смыков с поверхности объектов МО стационара, что свидетельствует о циркуляции внутри отделения МО патогенных штаммов *Acinetobacter*. Штаммы, выделенные из образцов, полученных из различных медицинских учреждений, обладали широким спектром генов патогенности и персистенции. Необходимо их дальнейшее изучение для определения генетических линий, а также выявления причин выживаемости микроорганизмов на поверхностях объектов в МО. С учетом выявленных генов биопленкообразования необходимо также изучение штаммов, устойчивых к дезинфицирующим средствам, и определение спектра их антибиотикорезистентности. Данные свойства микроорганизмов способствуют распространению возбудителя в стационаре МО и определяют возможности для развития ИСМП.

Список источников

1. Гостев В.В., Сидоренко С.В. Бактериальные биопленки и инфекции // Журнал инфектологии. 2010. Т. 2, № 3. С. 14–15. DOI: 10.22625/2072-6732-2010-2-3-4-15. EDN: MVXTDV.
2. Зуева Л.П., Гончаров А.Е. Молекулярная эпидемиология возбудителей инфекционных заболеваний: контуры будущего // Медицина в Кузбассе. 2013. Т. 12, № 2. С. 9–13. EDN: RDULTJ.
3. Лавриненко А.В. Вирулентный *Acinetobacter baumannii* // Медицина и экология. 2019. № 3. С. 21–25.
4. Мартюшева И.Б. и др. Масс-спектрометрическое определение паттернов плёнкообразования у культур – возбудителей инфекций, связанных с оказанием медицинской помощи // Контроль и профилактика инфекций, связанных с оказанием медицинской помощи (ИСМП-2023): сб. тез. М., 2023. С. 58–59. EDN: SAVXEL.
5. Павлович Н.В. и др. Сравнительный анализ структуры возбудителей внебольничных и внутрибольничных пневмоний у пациентов в медицинских организациях Ростовской, Тюменской областей и Хабаровского края в современный период пандемии новой коронавирусной инфекции // Проблемы особо опасных инфекций. 2023. № 3. С. 108–117. DOI: 10.21055/0370-1069-2023-3-108-117. EDN: WLRDUY.
6. Попова А.Ю. и др. Этиология внебольничных пневмоний в период эпидемического распространения Covid-19 и оценка риска возникновения пневмоний, связанных с оказанием медицинской помощи // Здоровье населения и среда обитания. 2021. Т. 29, № 7. С. 67–75. DOI: 10.35627/2219-5238/2021-29-7-67-75. EDN: AOPKKW.
7. Садеева З.З. и др. *Acinetobacter baumannii* при инфекциях кровотока и центральной нервной системы у детей в отделениях реанимации и интенсивной терапии: молекулярно-генетическая характеристика и клиническая значимость // Инфекция и иммунитет. 2023. Т. 13, № 2. С. 289–301. DOI: 10.15789/2220-7619-ABI-209. EDN: RJKJKI.
8. Скурихина Ю.Е. и др. Молекулярно-эпидемиологический анализ штаммов *Acinetobacter baumannii*, выделенных у пациентов с ожоговой травмой // Современные технологии в медицине. 2016. Т. 8, № 1. С. 134–139. DOI: 10.17691/stm2016.8.1.18. EDN: VRDFHL.
9. Чеботарь И.В. и др. *Acinetobacter*: микробиологические, патогенетические и резистентные свойства // Вестник РАМН. 2014. № 9–10. С. 39–50. DOI: 10.15690/vramn.v69i9-10.1130. EDN: TBQIZZ.
10. Шмакова М.А. Бактерии рода *Acinetobacter* как внутрибольничные патогены: эпидемиологические особенности // Фундаментальная и клиническая медицина. 2019. Т. 4, № 1. С. 66–72. DOI: 10.23946/2500-0764-2019-4-1-66-72. EDN: IIZPHG.
11. Behrens-Kneip S. The role of SurA factor in outer membrane protein transport and virulence // International Journal of Medical Microbiology. 2010. Vol. 300(7). P. 421–428. PMID: 20447864. DOI: 10.1016/j.ijmm.2010.04.012.
12. Ching C. et al. RecA levels modulate biofilm development in *Acinetobacter baumannii* // Molecular Microbiology. 2023. Vol. 121(2). P. 196–212. DOI: 10.1111/mmi.15188. EDN: LXZXGT.
13. de Breij A. et al. CsuA/BABCDE-dependent pili are not involved in the adherence of *Acinetobacter baumannii* ATCC 19606(T) to human airway epithelial cells and their inflammatory response // Res. Microbiol. 2009. Vol. 160 (3). P. 213–218. DOI: 10.1016/j.resmic.2009.01.002.
14. El Edel R.H. et al. Genetic expression of AdeR and AdeS genes in multidrug resistant *Acinetobacter* spp., isolated from patients in Menoufia University Hospitals // Micr. Inf. Dis. 2021. Article In Press. P. 10. DOI: 10.21608/mid.2021.61457.1116.
15. Elhosseiny N.M. et al. *Acinetobacter baumannii* universal stress protein A plays a pivotal role in stress response and is essential for pneumonia and sepsis pathogenesis // Int. J. Med. Microbiol. 2015. Vol. 305 (1). P. 114–123. DOI: 10.1016/j.ijmm.2014.11.008.
16. Filloux A. The underlying mechanisms of type II protein secretion // Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Mol. Cell Res. 2004. Vol. 1694(1–3). P. 163–179. DOI: 10.1016/j.bbamcr.2004.05.003.
17. Kim S.Y. et al. The sensor kinase BfmS controls production of outer membrane vesicles in *Acinetobacter baumannii* // BMC Microbiol. 2019. Vol. 19(1). Art. 301. DOI: 10.1186/s12866-019-1679-0. EDN: NLIYBA.
18. Koenigs A., Zipfel P.F., Kraiczy P. Translation elongation factor Tuf of *Acinetobacter baumannii* is a plasminogen-binding protein // PLoS ONE. 2015. Vol. 10(9). Art. 22. DOI: 10.1371/journal.pone.0134418.
19. Krishnan S., Prasadrao N.V. Outer membrane protein A and OprF: versatile roles in Gram-negative bacterial infections // FEBS Journal. 2012. Vol. 279(6). P. 919–931. DOI: 10.1111/j.1742-4658.2012.08482.x.
20. Lee C-R. et al. Biology of *Acinetobacter baumannii*: Pathogenesis, antibiotic resistance mechanisms, and prospective treatment options // Front. Cell. Infect. Microbiol. 2017. Vol. 7. Art. 55. DOI: 10.3389/fcimb.2017.00055. EDN: YGTDBQ.
21. Li H., Jogl G. Crystal structure of the zinc-binding transport protein ZnuA from *Escherichia coli* reveals an unexpected variation in metal coordination // J. Mol. Biol. 2007. Vol. 368(5). P. 1358–1366. DOI: 10.1016/j.jmb.2007.02.107. EDN: KFUMKR.

22. Lin M.F. et al. Role of the BaeSR two-component system in the regulation of *Acinetobacter baumannii* *adeAB* genes and its correlation with tigecycline susceptibility // BMC Microbiol. 2014. Vol. 14(119). Art. 12. DOI: 10.1186/1471-2180-14-119. EDN: MFJFRV.
23. Mohamed E.A. et al. *Acinetobacter baumannii* biofilm and its potential therapeutic targets // Future J. Pharm. Sci. 2023. Vol. 9. Art. 82. DOI: 10.1186/s43094-023-00525-w. EDN: FSMZDT.
24. Nairn B.L. et al. The response of *Acinetobacter baumannii* to zinc starvation // Cell Host and Microbe. 2016. Vol. 19(6). P. 826–836. DOI: 10.1016/j.chom.2016.05.007. EDN: WUFBJR.
25. Nie D. et al. Outer membrane protein A (OmpA) as a potential therapeutic target for *Acinetobacter baumannii* infection // J. Biomed. Sci. 2020. Vol. 27. Art. 26. DOI: 10.1186/s12929-020-0617-7. EDN: EECLGB.
26. Novović K. et al. *Acinetobacter* spp. porin Omp33-36: Classification and transcriptional response to carbapenems and host cells // PLoS ONE. 2018. Vol. 13(8). Art. e0201608. DOI: 10.1371/journal.pone.0201608.
27. Pérez A. et al. The FhaB/FhaC two-partner secretion system is involved in adhesion of *Acinetobacter baumannii* AbH12O-A2 strain // Virulence. 2017. Vol. 8(6). P. 959–974. DOI: 10.1080/21505594.2016.1262313.
28. Ramezanalizadeh F., Owlia P., Rasooli I. Type I pili, CsuA/B and FimA induce a protective immune response against *Acinetobacter baumannii* // Vaccine. 2020. Vol. 38(34). P. 5436–5446. DOI: 10.1016/j.vaccine.2020.06.052. EDN: JGXJFS.
29. Rumbo C. et al. The *Acinetobacter baumannii* Omp33-36 porin is a virulence factor that induces apoptosis and modulates autophagy in human cells // Inf. Immun. 2014. Vol. 82(11). P. 4666–4680. DOI: 10.1128/iai.02034-14.
30. Tomaras A.P. et al. Attachment to and biofilm formation on abiotic surfaces by *Acinetobacter baumannii*: involvement of a novel chaperone-usher pilus assembly system // Microbiol. (Reading). 2003. Vol. 149(12). P. 3473–3484. DOI: 10.1099/mic.0.26541-0.
31. Weidensdorfer M. et al. The *Acinetobacter* trimeric autotransporter adhesin Ata controls key virulence traits of *Acinetobacter baumannii* // Virulence. 2019. Vol. 10(1). P. 68–81. DOI: 10.1080/21505594.2018.1558693.
32. Wen Y. et al. Mechanistic insight into how multidrug resistant *Acinetobacter baumannii* response regulator AdeR recognizes an intercistronic region // Nuc. Acids Res. 2017. Vol. 45(16). P. 9773–9787. DOI: 10.1093/nar/gkx624.
33. Wiles T.J., Mulvey M.A. The RTX pore-forming toxin α-hemolysin of uropathogenic *Escherichia coli*: progress and perspectives // Future Microbiol. 2013. Vol. 8(1). P. 73–84. DOI: 10.2217/fmb.12.131.
34. Wipperman M.F. et al. Mycobacterial mutagenesis and drug resistance are controlled by phosphorylation- and cardiolipin-mediated inhibition of the RecA coprotease // Mol. Cell. 2018. Vol. 72(1). P. 152–161. DOI: 10.1016/j.molcel.2018.07.037.
35. Wong D. et al. Clinical and pathophysiological overview of *Acinetobacter* infections: a Century of challenges // Clin. Microbiol. Rev. 2017. Vol. 30(1). P. 409–447. DOI: 10.1128/CMR.00058-16. EDN: XZOUUR.
36. Wörmann M.E. et al. Sequence, distribution and chromosomal context of class I and class II pilin genes of *Neisseria meningitidis* identified in whole genome sequences // BMC Genomics. 2014. Vol. 15. Art. 253. DOI: 10.1186/1471-2164-15-253.
37. Zeighami H. et al. Virulence characteristics of multidrug resistant biofilm forming *Acinetobacter baumannii* isolated from intensive care unit patients // BMC Inf. Dis. 2019. Vol. 19(629). Art. 629. DOI: 10.1186/s12879-019-4272-0. EDN: HZRSAP.

References

1. Gostev V.V., Sidorenko S.V. [Bacterial biofilms and infections]. *Žurnal infektologii*. V. 2, No. 3 (2010): pp. 4-15. (In Russ.). DOI: 10.22625/2072-6732-2010-2-3-4-15.
2. Zueva L.P., Goncharov A.E. [Molecular epidemiology of infectious disease pathogens: contours of the future]. *Medicina v Kuzbasse*. V. 12, No. 2 (2013): pp. 9-13. (In Russ.).
3. Lavrinenco A.V. [Virulent *Acinetobacter baumannii*]. *Medicina i ekologija*. No. 3 (2019): pp. 21-25. (In Russ.).
4. Martyusheva I.B., Berezinskaya I.S., Golosha E.V., Markova K.G., Aleshukina A.V. [Mass spectrometric determination of film formation patterns in cultures causing infections associated with healthcare]. *Kontrol i profilaktika infekcij, sviazannykh s okazaniem medicinskoj pomoschi (ISMP-2023). Sbornik tezisov* [Control and prevention of infections related to medical care (ISMP-2023): collection of abstracts]. Moscow, 2023. P. 58-59. (In Russ.). EDN: SAVXEL.
5. Pavlovich N.V., Chemisova O.S., Aronova N.V., Tsymbalistova M.V., Anisimova A.S., Gudueva E.N., Kolotova O.N., Kataeva L.V., Stepanova K.B., Bondarenko A.P., Teplyakova E.D., Trotsenko O.E., Stepanova T.F., Noskov A.K. [Comparative analysis of the structure of causative agents of community-acquired and nosocomial pneumonia in patients in medical organizations of the Rostov, Tyumen regions and Khabarovsk Krai during the current period of the novel coronavirus infection pandemic]. *Problemy osobo opasnykh infekcij*. No. 3 (2023): pp. 108-117. (In Russ.). DOI: 10.21055/0370-1069-2023-3-108-117.
6. Popova A.Yu., Ezhlova E.B., Demina Yu.V., Noskov A.K., Kovalev E.V., Karpushchenko G.V., Chemisova O.S., Pichurina N.L., Pavlovich N.V., Vodopyanov S.O., Gudueva E.N., Slis S.S., Pshenichnaya N.Yu., Litovko

- A.R., Asmolova N.Yu. [Etiology of community-acquired pneumonia during the epidemic spread of Covid-19 and assessment of the risk of pneumonia associated with the provision of medical care]. *Zdorov'e naseleniya i sreda obitaniya*. V. 29, No. 7 (2021): pp. 67-75. (In Russ.). DOI: 10.35627/2219-5238/2021-29-7-67-75.
7. Sadeeva Z.Z., Novikova I.E., Alyabeva N.M., Lazareva A.V., Komyagina T.M., Karaseva O.V., Vershinina M.G., Fisenko A.P. [Acinetobacter baumannii in bloodstream and central nervous system infections in children in intensive care units: molecular genetic characteristics and clinical significance]. *Infekcija i immunitet*. V. 13, No. 2 (2023): pp. 289-301. (In Russ.). DOI: 10.15789/2220-7619-ABI-209.
 8. Skurikhina Yu.E., Ibragimova T.D., Skurikhina L.A., Turkutukov V.B. [Molecular epidemiological analysis of Acinetobacter baumannii strains isolated from patients with burn injury]. *Sovremennye technologii v medicine*. V. 8, No. 1 (2016): pp. 134-139. (In Russ.). DOI: 10.17691/stm2016.8.1.18.
 9. Chebotar I.V., Lazareva A.V., Masalov Ya.K., Mikhailovich V.M., Mayansky N.A. [Acinetobacter: microbiological, pathogenetic and resistant properties]. *Vestnik RAMN*. No. 9-10 (2014): pp. 39-50. (In Russ.).
 10. Shmakova M.A. [Bacteria of the genus Acinetobacter as nosocomial pathogens: epidemiological features]. *Fundamental'naja i kliničeskaja medicina*. V. 4, No. 1 (2019): pp. 66-72. (In Russ.). DOI: 10.23946/2500-0764-2019-4-1-66-72.
 11. Behrens-Kneip S. The role of SurA factor in outer membrane protein transport and virulence. *Int. J. Med. Microbiol.* V. 300(7) (2010): pp. 421-428. DOI: 10.1016/j.ijmm.2010.04.012.
 12. Ching C., Brychcy M., Nguyen B., Muller P., Pearson A.R., Downs M., Regan S., Isley B., Fowle W., Chai Y., Godoy V.G. RecA levels modulate biofilm development in *Acinetobacter baumannii*. *Mol. Microbiol.* V. 121(2) (2023): pp. 196-212. DOI: 10.1111/mmi.15188.
 13. de Breij A., Gaddy J., van der Meer J., Koning R., Koster A., van den Broek P., Actis L., Nibbering P., Dijkshoorn L. CsxA/BABCDE-dependent pili are not involved in the adherence of *Acinetobacter baumannii* ATCC 19606(T) to human airway epithelial cells and their inflammatory response. *Res. Microbiol.* V. 160(3) (2009): pp. 213-218. DOI: 10.1016/j.resmic.2009.01.002.
 14. El Edel R.H., Abd El-Halim E.F., Diab S.M., El Kholy R.M. Genetic Expression of AdeR and AdeS Genes in Multidrug Resistant *Acinetobacter* spp., Isolated from Patients in Menoufia University Hospitals. *Microb. Inf. Dis.* 2021. Article In Pressp. 10. DOI: 10.21608/mid.2021.61457.1116.
 15. Elhosseiny N.M., Amin M.A., Yassin A.S., Attia A.S. *Acinetobacter baumannii* universal stress protein A plays a pivotal role in stress response and is essential for pneumonia and sepsis pathogenesis. *Int. J. Med. Microbiol.* V. 305 (1) (2015): pp. 114-123. DOI: 10.1016/j.ijmm.2014.11.008.
 16. Filloux A. The underlying mechanisms of type II protein secretion. *Biochim. Biophys. Acta (BBA) – Mol. Cell Res.* V. 1694(1-3) (2004): pp. 163-179. DOI: 10.1016/j.bbamcr.2004.05.003.
 17. Kim S.Y., Kim M.H., Kim S.I., Son J.H., Kim S., Lee Y.C., Shin M., Oh M.H., Lee J.C. The sensor kinase BfmS controls production of outer membrane vesicles in *Acinetobacter baumannii*. *BMC Microbiol.* V. 19 (2019). Art. 301. DOI: 10.1186/s12866-019-1679-0.
 18. Koenigs A., Zipfel P.F., Kraiczy P. Translation elongation factor Tuf of *Acinetobacter baumannii* is a plasminogen-binding protein. *PLoS ONE*. V. 10(9) (2015). Art. 22. DOI: 10.1371/journal.pone.0134418.
 19. Krishnan S., Prasadaraao N.V. Outer membrane protein A and OprF: versatile roles in Gram-negative bacterial infections. *FEBS Journal*. V. 279(6) (2012): pp. 919-931. DOI: 10.1111/j.1742-4658.2012.08482.x.
 20. Lee C-R., Lee J.H., Park M., Park K.S., Bae I.K., Kim Y.B., Cha C-J., Jeong B.C., Lee S.H. Biology of *Acinetobacter baumannii*: Pathogenesis, antibiotic resistance mechanisms, and prospective treatment options. *Front. Cell. Infect. Microbiol.* V. 7 (2017). Art. 55. DOI: 10.3389/fcimb.2017.00055.
 21. Li H., Jogl G. Crystal structure of the zinc-binding transport protein ZnuA from *Escherichia coli* reveals an unexpected variation in metal coordination. *J. Mol. Biol.* V. 368(5) (2007): pp. 1358-1366. DOI: 10.1016/j.jmb.2007.02.107.
 22. Lin M.F., Lin Y.Y., Yeh H.W., Lan C.Y. Role of the BaeSR two-component system in the regulation of *Acinetobacter baumannii adeAB* genes and its correlation with tigecycline susceptibility. *BMC Microbiol.* V. 14(119) (2014). Art. 12. DOI: 10.1186/1471-2180-14-119.
 23. Mohamed E. A., Raafat M. M., Samir Mohamed R., Amal Emad E. A. *Acinetobacter baumannii* biofilm and its potential therapeutic targets. *Future J. Pharm. Sci.* V. 9 (2023). Art. 82. DOI: 10.1186/s43094-023-00525-w.
 24. Nairn B.L., Lonergan Z.R., Wang J., Braymer J.J., Zhang Y., Calcutt M.W., Lisher J.P., Gilston B.A., Chazin W.J., de Crécy-Lagard V., Giedroc D.P., Skaar E.P. The response of *Acinetobacter baumannii* to zinc starvation. *Cell Host and Microbe*. V. 19(6) (2016): pp. 826-836. DOI: 10.1016/j.chom.2016.05.007.
 25. Nie D., Hu Y., Chen Z., Li M., Hou Z., Luo X., Mao X., Xue X. Outer membrane protein A (OmpA) as a potential therapeutic target for *Acinetobacter baumannii* infection. *J. Biomed. Sci.* V. 27 (2020). Art. 26. DOI: 10.1186/s12929-020-0617-7.
 26. Novović K., Mihajlović S., Dinić M., Malešević M., Miljković M., Kojić M., Jovčić B. *Acinetobacter* spp. porin Omp33-36: Classification and transcriptional response to carbapenems and host cells. *PLoS ONE*. V. 13(8) (2018). Art. e0201608. DOI: 10.1371/journal.pone.0201608.

27. Pérez A., Merino M., Rumbo-Feal S., Álvarez-Fraga L., Vallejo J.A., Beceiro A., Ohneck E.J., Mateos J., Fernández-Puente P., Actis L.A., Poza M., Bou G. The FhaB/FhaC two-partner secretion system is involved in adhesion of *Acinetobacter baumannii* AbH12O-A2 strain. *Virulence*. V. 8(6) (2017): pp. 959-974. DOI: 10.1080/21505594.2016.1262313.
28. Ramezanalizadeh F., Owlia P., Rasooli I. Type I pili, CsuA/B and FimA induce a protective immune response against *Acinetobacter baumannii*. *Vaccine*. V. 38(34) (2020): pp. 5436-5446. DOI: 10.1016/j.vaccine.2020.06.052.
29. Rumbo C., Tomás M., Fernández Moreira E., Soares N.C., Carvajal M., Santillana E., Beceiro A., Romero A., Bou G. The *Acinetobacter baumannii* Omp33-36 porin is a virulence factor that induces apoptosis and modulates autophagy in human cells. *Inf. Immun.* V. 82(11) (2014): pp. 4666-4680. DOI: 10.1128/iai.02034-14.
30. Tomaras A.P., Dorsey C.W., Edelmann R.E., Actis L.A. Attachment to and biofilm formation on abiotic surfaces by *Acinetobacter baumannii*: involvement of a novel chaperone-usher pili assembly system. *Microbiol. (Reading)*. V. 149(12) (2003): pp. 3473-3484. DOI: 10.1099/mic.0.26541-0.
31. Weidensdorfer M., Ishikawa M., Hori K., Linke D., Djahanschiri B., Iruegas R., Ebersberger I., Riedel-Christ S., Enders G., Leukert L., Kraiczy P., Rothweiler F., Cinatl J., Berger J., Hipp K., Kempf V.A.J., Göttig S. The *Acinetobacter* trimeric autotransporter adhesin Ata controls key virulence traits of *Acinetobacter baumannii*. *Virulence*. V. 10(1) (2019): pp. 68-81. DOI: 10.1080/21505594.2018.1558693.
32. Wen Y., Ouyang Z., Yu Y., Zhou X., Pei Y., Devreese B., Higgins P.G., Zheng F. Mechanistic insight into how multidrug resistant *Acinetobacter baumannii* response regulator AdeR recognizes an intercistronic region. *Nuc. Acids Res.* V. 45(16) (2017): pp. 9773-9787. DOI: 10.1093/nar/gkx624.
33. Wiles T. J., Mulvey M. A. The RTX pore-forming toxin α-hemolysin of uropathogenic *Escherichia coli*: progress and perspectives. *Future Microbiol.* V. 8(1) (2013): pp. 73-84. DOI: 10.2217/fmb.12.131.
34. Wipperman M.F., Heaton B.E., Nautiyal A., Adefisayo O., Evans H., Gupta R., van Ditmarsch D., Soni R., Hendrickson R., Johnson J., Krogan N., Glickman M.S. Mycobacterial mutagenesis and drug resistance are controlled by phosphorylation- and cardiolipin-mediated inhibition of the RecA coprotease. *Mol. Cell.* V. 72(1) (2018): pp. 152-161. DOI: 10.1016/j.molcel.2018.07.037.
35. Wong D., Nielsen T.B., Bonomo R.A., Pantapalangkoor P., Luna B., Spellberg B. Clinical and pathophysiological overview of *Acinetobacter* infections: a Century of challenges. *Clin. Microbiol. Rev.* V. 30(1) (2017): pp. 409-447. DOI: 10.1128/CMR.00058-16.
36. Wörmann M.E., Horien C.L., Bennett J.S., Jolley K.A., Maiden M.C., Tang C.M., Aho E.L., Exley R.M. Sequence, distribution and chromosomal context of class I and class II pilin genes of *Neisseria meningitidis* identified in whole genome sequences. *BMC Genomics*. V. 15 (2014). Art. 253. DOI: 10.1186/1471-2164-15-253.
37. Zeigham H., Valadkhani F., Shapouri R., Samadi E., Haghi F. Virulence characteristics of multidrug resistant biofilm forming *Acinetobacter baumannii* isolated from intensive care unit patients. *BMC Inf. Dis.* V. 19(629) (2019). Art. 629. DOI: 10.1186/s12879-019-4272-0.

Статья поступила в редакцию 24.12.2024; одобрена после рецензирования 10.04.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 24.12.2024; approved after reviewing 10.04.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

Елена Николаевна Гудуева – gudueva_en@antiplague.ru, младший научный сотрудник лаборатории Коллекция патогенных микроорганизмов;
 Виктория Владиславовна Агафонова – agafonova_vv@antiplague.ru, канд. биол. наук, и. о. заведующей лаборатории Коллекция патогенных микроорганизмов; доцент кафедры Техники и технологии пищевых производств;
 Наталья Евгеньевна Гаевская – gaevskaya_ne@antiplague.ru, канд. мед. наук, врио директора института;
 Валентина Анатольевна Лычман – valya.kargozha@icloud.com, лаборант лаборатории Коллекция патогенных микроорганизмов;
 Александр Юрьевич Карнаухов – karnauhov_au@antiplague.ru, лаборант лаборатории Коллекция патогенных микроорганизмов;
 Ольга Сергеевна Чемисова – chemisova@inbox.ru, канд. биол. наук, доцент кафедры Биоинженерия.

Information about the authors

Elena N. Gudueva – gudueva_en@antiplague.ru, junior researcher at the laboratory Collection of pathogenic microorganisms;
 Victoria V. Agafonova – agafonova_vv@antiplague.ru, candidate of biology, Acting Head of the laboratory Collection of pathogenic microorganisms; Associate Professor of the Department of Food Production Engineering and Technology;
 Natalia E. Gaevskaya – gaevskaya_ne@antiplague.ru, candidate of medicine, Acting Director Institute;

Valentina A. Lychman – valya.kargozha@icloud.com, laboratory assistant of the laboratory Collection of pathogenic Microorganisms;
Alexandr Y. Karnayxov – karnauhov_au@antiplague.ru, laboratory assistant of the laboratory Collection of pathogenic Microorganisms;
Olga S. Chemisova – chemisova@inbox.ru, candidate of biology, Associate Professor of the Department of Bioengineering.

Вклад авторов:

Гудуева Е. Н. – планирование; разработка дизайна исследования; сбор и обработка материала; написание текста рукописи.

Агафонова В. В. – редактирование; утверждение окончательного варианта.

Гаевская Н. Е. – редактирование; утверждение окончательного варианта.

Лычман В. А. – получение данных для анализа и обработка материала.

Карнаухов А. Ю. – редактирование списка литературы.

Чемисова О. С. – планирование; разработка дизайна исследования; написание текста рукописи; редактирование.

Contribution of the authors:

Gudueva E. N. – planning; development of research design; collection and processing of material; writing the text of the manuscript.

Agafonova V. V. – editing; approval of the final version.

Gayevskaya N. E. – editing; approval of the final version.

Lychman V. A. – obtaining data for analysis and processing the material.

Karnayxov A. Y. – editing the list of references.

Chemisova O. S. – planning; developing the design of the study; writing the text of the manuscript; editing.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

МИКРОБИОЛОГИЯ

Научная статья

УДК 579.86

EDN: JGWQUX

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-196-203



Влияние меди на образование биопленок у штаммов рода *Enterococcus*, выделенных из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой

Светлана Сергеевна Ускова¹✉, Алина Викторовна Мартынова^{1, 2}

¹✉ Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия, Uskova.SS@yandex.ru

² Тихоокеанский государственный медицинский университет Минздрава России, Владивосток, Россия, clinmicro@yandex.ru

Аннотация. Для выживания в неблагоприятных условиях внешней среды бактерии рода *Enterococcus* инициируют различные оборонительные стратегии. Например, они способны переходить в некультивируемое, но жизнеспособное состояние (VBNC – viable but noncultivable) или образовывать биопленки. Биопленка представляет собой пористую и сложную структуру, образованную микроорганизмами одного или нескольких видов, организованную в несколько слоев клеток, необратимо прикрепленных к биотической или абиотической поверхности и заключенную в матрицу, состоящую из внеклеточных полимерных веществ. Цель настоящего исследования – изучить влияние меди на образование биопленок представителями рода *Enterococcus*, выделенных в период с 10 марта 2018 г. по 24 сентября 2020 г. из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой. В результате исследования процесса формирования биопленок установлено изменение морфологии биопленок в зависимости от присутствия меди, концентрации и конкретного вида энтерококков.

Ключевые слова: медь, биопленки, *Enterococcus*, *E. faecalis*, *E. faecium*

Для цитирования: Ускова С. С., Мартынова А. В. Влияние меди на образование биопленок у штаммов рода *Enterococcus*, выделенных из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 196–203. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-196-203>.

Благодарности: авторы выражают благодарность А. В. Ким за помощь в проведении исследования.

MICROBIOLOGY

Original article

Effects of copper on biofilm formation in strains of the genus *Enterococcus* isolated from an aquatic ecosystem under anthropogenic stress

Svetlana S. Uskova¹✉, Alina V. Martynova^{1, 2}

¹✉ Far Eastern Federal University, Vladivostok, Russia, Uskova.SS@yandex.ru

² Pacific State Medical University of the Ministry of Health of Russia, Vladivostok, Russia, clinmicro@yandex.ru

Abstract. Bacteria of the genus *Enterococcus* can enter an uncultivated but viable state or form biofilms in order to survive in adverse conditions. A biofilm is a porous and complex structure formed by one or more species of microorganisms, organized into several layers irreversibly attached to a biotic or abiotic surface and enclosed in a matrix consisting of extracellular polymeric substances. The aim of this study is to investigate the effects of copper on biofilm formation in strains of the genus *Enterococcus* isolated from an aquatic ecosystem under anthropogenic stress. A study of biofilm formation in 30 strains of the genus *Enterococcus* isolated from anthropogenic aquatic ecosystems from March 10, 2018 to September 24, 2020 revealed that the morphology of biofilms varies depending on the presence of copper, their concentration and the type of enterococci (*E. faecalis* and *E. faecium*).

Keywords: Copper, biofilms, genus *Enterococcus*, *E. faecalis* and *E. faecium*

For citation: Uskova S. S., Martynova A.V. [Effects of copper on biofilm formation in strains of the genus Enterococcus isolated from an aquatic ecosystem under anthropogenic stress]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 2 (2025): pp. 196-203. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-196-203>.

Acknowledgments: the authors would like to thank A. V. Kim for his help in conducting the study.

Введение

В настоящее время существует серьезная проблема, связанная с устойчивостью энтерококков к клинически важным антибиотикам, в частности к аминогликозидам, гликопептидам, включая ванкомицин, и хинолонам [Taccconelli, Cataldo, 2008]. Энтерококки склонны к генетическому обмену через транспозоны и плазмиды, что привело к распространению генов устойчивости к антибиотикам [Witte, 2004]. Кроме того, в недавнем отчете [Warnes et al., 2010] подчеркивается разрыв между разработкой новых антибиотиков и растущим числом инфекций, вызываемых множественными устойчивыми к антибиотикам микроорганизмами.

Энтерококки являются кишечными комменсалами и могут выдерживать высокие концентрации соли и значения pH, типичные для кишечника человека. Известно, что они могут выживать в окружающей среде в течение длительного времени. Они также могут выживать на мягких поверхностях, включая больничные постельные принадлежности и пластмассы [Neely, Maley, 2000], обивку мебели, напольные и настенные покрытия, и могут быть устойчивыми к воздействию широко применяемых чистящих средств, включая гипохлорит натрия [Warnes et al., 2010].

Присутствие неподвижных микроорганизмов на абиотических поверхностях может вызвать серьезные проблемы, приводящие к значительным затратам и негативным последствиям в различных областях, таких как здравоохранение и лечебные учреждения, системы водного транспорта, судоходство и морская промышленность, а также теплообменники и системы охлаждения [Gomes, Simoes, Simoes, 2020].

Биопленка представляет собой многоклеточную структуру, образованную микроорганизмами. Помимо микробных клеток, в ее состав входят вода и внеклеточное полимерное вещество, известное как экзополисахаридный матрикс. Это вещество состоит из полисахаридов, белков, нукleinовых кислот и поверхностно-активных веществ [Liu et al., 2019]. Биопленка служит защитой от повреждений, особенно при воздействии неблагоприятных факторов окружающей среды. Она позволяет микроорганизмам прочно прикрепляться как к биотическим, так и к абиотическим поверхностям [Lange et al., 2021]. Экзополисахаридный матрикс может быть непроницаемым для противомикробных препаратов, что затрудняет проникновение последних в биопленку [Mah, O'Toole, 2001].

«Чувство кворума» является основным средством коммуникации в бактериальных скоплениях. Каждая клетка вырабатывает химические соединения, такие как бактериоцины, и экспрессирует определенные гены. Это явление считается механизмом устойчивости. Чем выше плотность популяции микроорганизмов, тем больше выделяется самоиндуцирующих соединений. Происходят изменения в экспрессии генов, и в итоге меняется вся популяция [Liu et al., 2019]. Преобладание устойчивых к лекарствам бактерий в биопленках является одной из причин, по которой бактериальные инфекции трудно поддаются лечению. Лекарства также могут быть неэффективны против бактерий, находящихся в биопленке [Lange et al., 2021].

Для борьбы с образованием биопленки могут быть использованы различные подходы, зависящие от условий окружающей среды и области применения [Gomes, Simoes, Simoes, 2020]. Наиболее распространенные методы борьбы с биопленками включают использование противомикробных средств, таких как дезинфицирующие средства и биоциды для обработки поверхности, или антибиотиков для борьбы с биопленками, связанными со здоровьем человека. Однако использование химических веществ часто неэффективно и способствует развитию резистентности бактерий. Для удаления биопленок с различных поверхностей могут использоваться механические методы, которые основаны на воздействии механической нагрузки, способной преодолеть силы, удерживающие биопленку на поверхности тела. Это приводит к ее отсоединению [Boudarel et al., 2018].

Механические методы используются в различных областях медицины. Например, для контроля зубных биопленок используют зубную щетку или нагнетают жидкость высокоскоростными струями воды. В медицинских приборах используется водяная щетка под давлением, а в системах распределения питьевой воды используется промывка труб. Для контроля биопленок на поверхностях, контактирующих с пищевыми продуктами, в основном используется ультразвук в сочетании с химическими методами [Yu et al., 2020]. Ультразвук способствует физическому разрушению биопленок, создавая лучшие условия для антимикробного действия химических веществ. Использование поверхностных материалов с антимикробными и антиадгезивными свойствами является важной стратегией развития. Они широко изучаются в качестве профилактической меры и альтернативы традиционным протоколам дезинфекции или антибактериальной терапии. Антимикробные поверхности можно разделить на те, которые используются для предотвращения адгезии и не влияют на жизнедеятельность микроорганизмов, и те, которые препятствуют их адгезии [Boudarel et al., 2018].

Медь – это микроэлемент, необходимый для нормального функционирования метаболизма большинства прокариотических и эукариотических организмов. В природе медь может находиться в окисленном (Cu^{+2}) или восстановленном (Cu^{+1}) состоянии. Она может действовать как донор или акцептор электронов при восстановлении или окислении различных субстратов [Latorre et al., 2011]. Благодаря таким свойствам этот переходный элемент оказывается необходимым для нормального протекания ряда биохимических процессов. С другой стороны, избыток меди может вызывать образование свободных радикалов в результате реакций Габера — Вейса и Фентона, которые способны повреждать клеточные мембранны, белки и ДНК. Такая двойственная природа меди объясняет необходимость в специальных системах регуляции, которые поддерживают клеточный гомеостаз этого металла [Gomes, Simoes, Simoes, 2020].

Поступление, перемещение внутри клетки, хранение и выведение — вот четыре основных этапа, необходимых для работы с этим металлом в клеточной среде. У бактерий одна из наиболее изученных систем, контролирующих содержание меди, кодируется опероном *cop*. Этот оперон кодирует белки, которые могут контролировать внутриклеточное перемещение меди, регулировать поглощение и выведение металла, а также экспрессию самого оперона [Li et al., 2010]. Другой группой белков, которая также играет важную роль в поддержании уровня меди в клетке, является семейство *cut*. Одним из наиболее изученных представителей этого семейства является белок *CutC*. Хотя его роль в гомеостазе меди до конца не изучена, появляется все больше свидетельств того, что этот ген может экспрессироваться по-разному в ответ на воздействие меди, поскольку он может быть прямо или косвенно вовлечен в защиту от избытка этого металла [Latorre et al., 2011].

Существует несколько механизмов, приводящих к гибели бактерий при контакте с медью, они могут различаться в зависимости от вида микроорганизма и условий окружающей среды. Например, планктонные клетки, прикрепленные к поверхности или образующие биопленки, могут по-разному реагировать на взаимодействие с медью. При взаимодействии меди с микроорганизмами могут происходить различные процессы, такие как повреждение клеточной стенки, окислительное повреждение, вызванное образованием активных форм кислорода, ингибирование ферментов и деградация нукleinовых кислот. Эти процессы могут привести к повреждению клеток и снижению клеточной активности [Hans et al., 2016]. Цель: изучить влияния меди на образование биопленок у штаммов рода *Enterococcus*, выделенных из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой.

Материалы и методы исследования

Для исследования чувствительности штаммов рода *Enterococcus* к тяжелым металлам было изучено 18 образцов воды из устья р. Вторая Речка ($43^{\circ}16'045''$ с. ш., $131^{\circ}54'05''$ в. д.), т. к. река находится в черте города и подвержена загрязнению тяжелыми металлами [Шулькин, Богданова, Киселев, 2007].

Было выделено 30 штаммов бактерий рода *Enterococcus*, идентификация которых проводилась методом полимеразной цепной реакции. Штаммы идентифицировали с помощью ПЦР с использованием известных праймеров гена 16S РНК: 5'-AACCGGAAGAACCTTAC-3' и 5'-CGGTGTGTACAAGACCC-3'. Размер амплифицированного фрагмента составил 440 п. о. [Skowron et al., 2016]. Синтез праймеров был осуществлен компанией «Синтол» (Москва, Россия).

Изучение устойчивости бактерий рода *Enterococcus* к меди проводилось на питательной среде для морских микроорганизмов (СММ), содержащей: CaCO_3 – 1.0 г/л, MgSO_4 – 1.0 г/л, пептон – 5.0 г/л, дрожжевой экстракт – 5.0 г/л, K_2HPO_4 – 0.2 г/л, глюкозу – 0.2 г/л, агар – 15.0 г/л и дистилированную воду – 1 000 мл. В качестве селективной добавки добавляли соли меди CuSO_4 в возрастающих концентрациях. Автоклавирование проводили при 121°C в течение 15 мин. Суточную культуру бактерий засевали на чашки Петри с питательной средой СММ. Посев проводили в трех повторах. Культтуру выращивали при комнатной температуре в течение 2–3 суток. Результаты учитывали по наличию или отсутствию роста на чашках с металлами [Бузолева, 2011].

Исследование устойчивости биопленок к меди проводился на жидкой питательной среде ГРМ (ФБУН ГНИЦ ПМБ, Оболенск, Россия) с добавлением возрастающей концентрации соли меди CuSO_4 . Из суточной культуры бактерий делали суспензию мутностью 0.5 по стандарту МакФарланда и засевали по 50 мкл в одноразовую чашку Петри с жидкой питательной средой ГРМ. Посев проводили в трех повторах. Культтуру выращивали при температуре 37°C в течение 2–3 суток. Результаты учитывали по наличию или отсутствию роста на чашках с металлами после окрашивания 1% раствором генциан фиолетовым [Марданова и др., 2016].

Морфологию бактериальных клеток оценивали методом окраски по Граму [Прунтова, 2005]. Биопленки окрашивали 1% раствором генциан фиолетовым [Марданова и др., 2016]. Исследование проводили с помощью микроскопа марки Primo Start производства Zeiss. Отмечали окраску мазка, а также размер, форму и способ расположения бактерий на предметном стекле.

Статистическая обработка данных проводилась в программе STATISTICA 10. Графики и таблицы формировались в программе Excel.

Результаты и обсуждение

При исследовании чувствительности бактерий рода *Enterococcus*, выделенных из р. Вторая Речка, было выявлено, что все изученные штаммы способны к росту при концентрациях меди, превышающих предельно допустимые значения (ПДК). ПДК для меди в морской воде составляет 0.05 мг/л, а в пресной — 0.01 мг/л [Коршенко, 2020].

При концентрации меди в среде 1 450 мг/л рост 43% (13) штаммов *Enterococcus* spp. значительно снижался, что позволяет классифицировать эти штаммы как чувствительные. Однако 17% (5) штаммов демонстрировали рост при концентрации 1 500 мг/л. Концентрация 1 550 мг/л являлась минимально ингибирующей концентрацией (рис. 1). Также были зафиксированы изменения в культуральных свойствах бактерий. При увеличении концентрации меди в среде культивирования бактерий до 1 400 мг/л формировались непрозрачные колонии оранжевого цвета с металлическим блеском. В то же время другие колонии становились прозрачными. Кроме того, наблюдались изменения в морфологии бактериальных клеток. При концентрации 800 мг/л клетки располагались парами. При концентрации 1 400 мг/л клетки также располагались парами, при этом размер клеток незначительно увеличивался. При концентрации 1 500 мг/л клетки располагались парами и короткими цепочками, а также становились более круглыми по сравнению с клетками, выращенными в присутствии более низких концентраций меди в среде [Ускова, Мартынова, 2024].

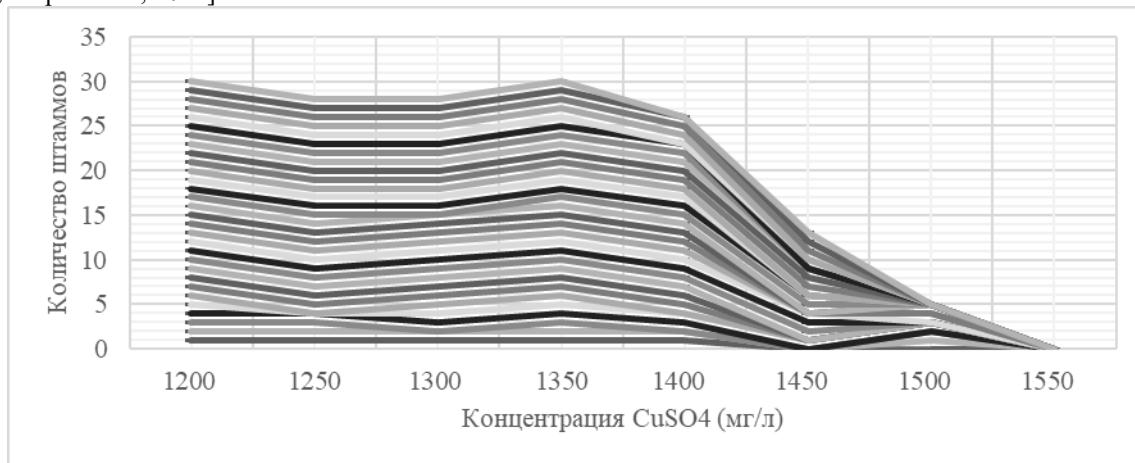


Рис. 1. . Влияние различных концентраций меди на рост бактерий *Enterococcus* [Ускова, Мартынова, 2024]

[Effect of different copper concentrations on the growth of *Enterococcus* bacteria [Ускова, Мартынова, 2024]]

Биопленки, образованные представителями *E. faecalis*, состоят из плотных скоплений овальных кокков, объединенных внеклеточным матриксом. С увеличением концентрации меди до 800 мг/л клетки образуют менее плотные скопления, размер бактериальных клеток уменьшается. При концентрации 1 500 мг/л клетки также образуют менее плотные скопления, но появляются клетки разных размеров (рис. 2).

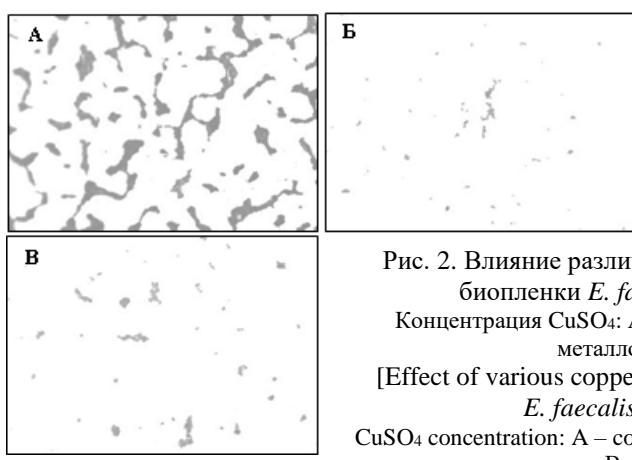


Рис. 2. Влияние различных концентраций меди на формирование биопленки *E. faecalis* (микроскоп Primo Start, 100x).

Концентрация CuSO₄: А – контроль (среда ГРМ без добавления солей металлов), Б – 800 мг/л, В – 1 500 мг/л

[Effect of various copper concentrations on the formation of biofilm of *E. faecalis* (Primo Start microscope, 100x). CuSO₄ concentration: A – control (timing medium without addition of metal salts), B – 800 mg/l, C – 1 500 mg/L]

Биопленки штаммов *E. faecium* 1 состоят из плотных скоплений овальных кокков, объединенных внеклеточным матриксом. С увеличением концентрации меди до 800 мг/л значительные изменения не

наблюдаются. При концентрации 1 500 мг/л клетки образуют менее плотные скопления, размер клеток увеличивается (рис. 3).

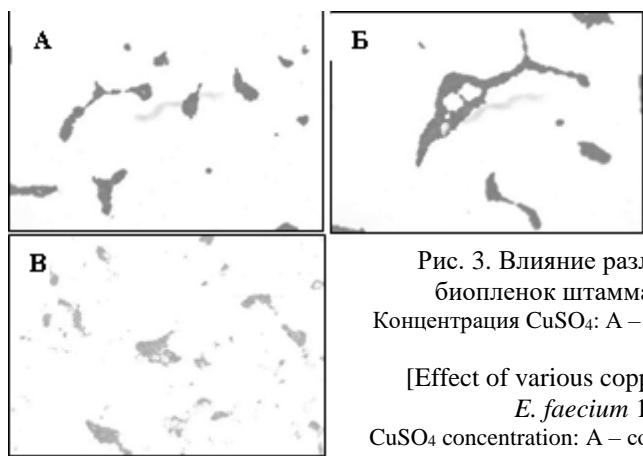


Рис. 3. Влияние различных концентраций меди на формирование биопленок штамма *E. faecium* 1 (микроскоп Primo Start, 100x). Концентрация CuSO₄: А – контроль (среда ГРМ без добавления солей металлов), Б – 800 мг/л, В – 1 500 мг/л

[Effect of various copper concentrations on the formation of biofilms of *E. faecium* 1 strain (Primo Start microscope, 100x).

CuSO₄ concentration: A – control (timing medium without addition of metal salts), B – 800 mg/l, C – 1 500 mg/L]

Биопленки штаммов *E. faecium* 2 состоят из плотных скоплений овальных кокков, объединенных внеклеточным матриксом. С увеличением концентрации меди до 800 мг/л образуются ромбовидные образования, в которых клетки расположены от одного края до противоположного. При концентрации 1 500 мг/л ромбовидные образования уменьшаются, а вокруг них образуется рыхлая биопленка, состоящая из небольших круглых кокков (рис. 4).

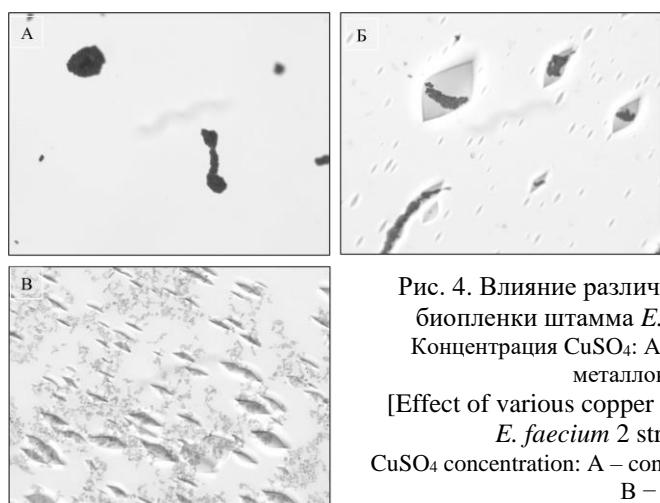


Рис. 4. Влияние различных концентраций меди на формирование биопленки штамма *E. faecium* 2 (микроскоп Primo Start, 100x). Концентрация CuSO₄: А – контроль (среда ГРМ без добавления солей металлов), Б – 800 мг/л, В – 1 500 мг/л

[Effect of various copper concentrations on the formation of biofilms of *E. faecium* 2 strain (Primo Start microscope, 100x).

CuSO₄ concentration: A – control (timing medium without addition of metal salts), B – 800 mg/l, C – 1 500 mg/L]

Образование таких структур может быть связано с тем, что соли меди оказывают сильное окислительное воздействие на микроорганизмы. Это воздействие часто приводит к повреждению клеточных мембран, белков и ДНК. В ответ на это бактерии пытаются адаптироваться, что приводит к образованию биопленок. Внеклеточный матрикс биопленки может связывать ионы меди, снижая их концентрацию в окружающей среде. Внутри биопленки могут образовываться локальные области с разной концентрацией меди. Некоторые микроорганизмы способны выделять вещества, которые нейтрализуют токсичное действие меди.

Взаимодействие меди с биопленками отличается от взаимодействия с планктонными клетками. Процесс формирования биопленки включает в себя несколько этапов: первоначальное обратимое и необратимое прикрепление, созревание и дисперсию. Последний этап имеет решающее значение для закрепления биопленки в новых местах за счет отделения планктонных форм, которые инициируют формирование новых биопленок в других местах [Rabin et al., 2015].

Структура биопленки всегда одинакова, независимо от ее формы. Внутри бактериального сообщества находятся мелкие клетки с ограниченным потенциалом размножения, в то время как внешние области заняты метаболически активными клетками. Это связано с недостатком кислорода и питательных веществ в центре структуры биопленки [Lange et al., 2021]. Бактериальная неоднородность может способствовать развитию различных устойчивых свойств, которые могут распространяться на все бактериальное сообщество [Mah, O'Toole, 2001]. Бактерии, не обладающие устойчивостью, становятся менее чувствительными к противомикробным препаратам при выращивании в структуре биопленки [Stewart, 2002].

В биопленках микроорганизмы защищены матрицей из экзополисахаридов. Следовательно, действие меди направлено не только на взаимодействие с микроорганизмами, но и нарушение структуры экзополисахаридов. Однако влияние меди на образование экзополисахаридов изучено недостаточно [Lin et al., 2020]. Показано, что ионы меди в биопленках *Pseudomonas aeruginosa* в основном находятся в матрице экзополисахаридов, и лишь небольшая часть обнаруживается внутри клеток или в клеточной мембране и/или клеточной стенке [Gomes, Simoes, Simoes, 2020].

Однако механизмы действия меди могут варьироваться в зависимости от условий окружающей среды, таких как присутствие воды, температура, pH, присутствие других металлов или ионов, степень окисления, шероховатость поверхности и присутствие микроорганизмов на поверхности металла. Анти-mикробные свойства меди обычно связаны с высвобождением ионов меди, которые могут повреждать микробные клетки из-за изменения структуры и активности белков и ферментов.

Образование биопленки является эффективной стратегией для выживания и сохранения микробов в условиях стресса, например, в присутствии противомикробных препаратов и тяжелых металлов. Структура биопленки может быть связана с защитным механизмом, который позволяет бактериям выживать и сохраняться в средах с высокой концентрацией металлов [Muller, Medigue, Koechler, 2007]. Исследования показали, что субингибиторные концентрации тяжелых металлов могут вызывать образование биопленки [Kaplan et al., 2012], что изучалось на примере кадмия [Wu, Santos, Fink-Gremmels, 2015] и других металлов.

Заключение

Изучение влияния солей меди (CuSO_4) на штаммы бактерий рода *Enterococcus*, выделенные из водной экосистемы с антропогенной нагрузкой, показало, что концентрация меди 1 550 мг/л являлась минимально ингибирующей. С увеличением концентрации CuSO_4 изменялись морфология бактериальных клеток, культуральные свойства и форма биопленок. При концентрации CuSO_4 1 400 мг/л колонии приобретали оранжевый цвет и становились непрозрачными, а при 800 мг/л CuSO_4 клетки располагались попарно. При концентрациях CuSO_4 1 400 и 1 500 мг/л размер клеток увеличивался, клетки формировали пары и цепочки. Биопленки *E. faecalis* при 800 мг/л становились менее плотными, а при 1 500 мг/л в них появлялись клетки различных размеров. Биопленки *E. faecium* 1 в присутствии 1 500 мг/л CuSO_4 увеличивались в размере. У *E. faecium* 2 при 800 мг/л образовывались ромбовидные структуры, которые при концентрации CuSO_4 1 500 мг/л уменьшались, а вокруг формировалась рыхлая биопленка.

Список источников

1. Бузолева Л.С. Микробиологическая оценка качества природных вод. Владивосток, 2011. 85 с.
2. Коршенко А.Н. Качество морских вод по гидрохимическим показателям. Ежегодник 2019. М.: Наука, 2020. 281 с. EDN: DGTWWQ.
3. Марданова А.М. и др. Биопленки: Основные принципы организации и методы исследования. Казань, 2016. 42 с.
4. Прунотова О.В. Лабораторный практикум по общей микробиологии. М.: Владимир, 2005. 77 с.
5. Шулькин В.М., Богданова Н.Н., Киселев В.И. Металлы в речных водах Приморского края // Геохимия. 2007. Т. 1. С. 79–88. EDN: HYRPHJ.
6. Ускова С.С., Мартынова А.В. Влияние тяжелых металлов на штаммы рода *Enterococcus* // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2024. Вып. 4. С. 390–400. DOI: 10.17072/1994-9952-2024-4-390-400. EDN: MXMDPF.
7. Boudarel H. et al. Towards standardized mechanical characterization of microbial biofilms: Analysis and critical review // NPJ Biofilms Microbiomes. 2018. Vol. 4. P. 1–15. DOI: 1038/s41522-018-0062-5.
8. Gomes I.B., Simoes M., Simoes L.C. Copper surfaces in biofilm control // Nanomaterials. 2020. Vol. 10, № 12. Art. 2491. DOI: 10.3390/nano10122491. EDN: NWKKDA.
9. Hans M. et al. Physicochemical properties of copper important for its antibacterial activity and development of a unified model // Biointerphases. 2016. Vol. 11. Art. 018902. DOI: 10.1116/1.4935853. EDN: WTRDVR.
10. Kaplan J.B. et al. Low levels of β -lactam antibiotics induce extracellular DNA release and biofilm formation in *Staphylococcus aureus* // MBio. 2012. Vol. 3, № 4. P. 1–14. DOI: 10.1128/mbio.00198-12.
11. Lange A. et al. Silver and copper nanoparticles inhibit biofilm formation by mastitis pathogens // Animals. 2021. Vol. 11, № 7. Art. 1884. DOI: 10.3390/ani11071884. EDN: FRRDXD.
12. Latorre M. et al. CutC is induced late during copper exposure and can modify intracellular copper content in *Enterococcus faecalis* // Biochem. Biophys. Res. Commun. 2011. Vol. 406, № 4. P. 633–637. DOI: 10.1016/j.bbrc.2011.02.109.
13. Li Y. et al. Crystal structure of human copper homeostasis protein CutC reveals a potential copper-binding site // J. Struct. Biol. 2010. Vol. 169, № 3. P. 399–405. DOI: 10.1016/j.jsb.2009.10.012. EDN: NZQIMZ.

14. Lin H. et al. A subcellular level study of copper speciation reveals the synergistic mechanism of microbial cells and EPS involved in copper binding in bacterial biofilms // Environ. Pollut. 2020. Vol. 263. Art. 114485. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114485. EDN: NDCIMB.
15. Liu Y. et al. Nanotechnology-based antimicrobials and delivery systems for biofilm-infection control // Chem. Soc. Rev. 2019. Vol. 48. P. 428–446. DOI: 10.1039/c7cs00807d.
16. Mah T.F.C., O'Toole G.A. Mechanisms of biofilm resistance to antimicrobial agents // Trends Microbiol. 2001. Vol. 9. P. 34–39. DOI: 10.1016/s0966-842x(00)01913-2. EDN: AMCZBT.
17. Muller D., Medigue C., Koechler S.A. A tale of two oxidation states: Bacterial colonization of arsenic-rich environments // PLoS Genetics. 2007. Vol. 3. Art. 53. DOI: 10.1371/journal.pgen.0030053.
18. Neely A., Maley M.P. Survival of enterococci and staphylococci on hospital fabrics and plastic // J. Clin. Microbiol. 2000. Vol. 38, № 2. P. 724–726. DOI: 10.1128/JCM.38.2.724-726.2000.
19. Rabin N. et al. Biofilm formation mechanisms and targets for developing antibiofilm agents // Future Med. Chem. 2015. Vol. 7. P. 493–512. DOI: 10.4155/fmc.15.6.
20. Skowron K. et al. Prevalence and distribution of VRE (vancomycin resistant enterococci) and VSE (vancomycin susceptible enterococci) strains in the breeding environment // Ann. Agric. Environ. Med. 2016. Vol. 23, № 2. P. 231–236. DOI: 10.5604/12321966.1203882.
21. Stewart P.S. Mechanisms of antibiotic resistance in bacterial biofilms // Int. J. Med. Microbiol. 2002. Vol. 292. P. 107–113. DOI: 10.1078/1438-4221-00196.
22. Tacconelli E., Cataldo M.A. Vancomycin-resistant enterococci (VRE): transmission and control // Int. J. Antimicrob. 2008. Vol. 31, № 2. P. 99–106. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2007.08.026. EDN: YAEZVF.
23. Warnes S.L. et al. Biocidal efficacy of copper alloys against pathogenic enterococci involves degradation of genomic and plasmid DNA // Appl. Environ. Microbiol. 2010. Vol. 76, № 16. P. 5390–5401. DOI: 10.1128/AEM.03050-09. EDN: NYOHXN.
24. Witte W. Glycopeptide resistant *Staphylococcus* // J. Vet. Med. B Infect. Dis. Vet. Public Health. 2004. Vol. 51. P. 370–373. DOI: 10.1111/j.1439-0450.2004.00774.x.
25. Wu X., Santos R.S., Fink-Gremmels J. Cadmium modulates biofilm formation by *Staphylococcus epidermidis* // Int. J. Environ. Res. Pub. Health. 2015. Vol. 12. P. 2878–2894. DOI: 10.3390/ijerph120302878.
26. Yu H. et al. Ultrasound-involved emerging strategies for controlling foodborne microbial biofilms // Trends Food Sci. Technol. 2020. Vol. 96. P. 91–101. DOI: 10.1016/j.tifs.2019.12.010. EDN: LRZPYK.

References

1. Buzoleva L.S. *Mikrobiologičeskaja ocenka kačestva prirodných vod* [Microbiological assessment of the quality of natural waters]. Vladivostok, 2011. 85 p. (In Russ.).
2. Korshenko A.N. *Kačestvo morskikh vod po gidrochimičeskim pokazateljam. Ežegodnik 2019* [The quality of marine waters according to hydrochemical indicators. Yearbook 2019]. Moscow, Nauka Publ., 2020. 281 p. (In Russ.).
3. Mardanova A.M., Kabanov D.A., Rudakova N.L., Sharipova M.R. *Bioplenki: Osnovnye principy organizacii i metody issledovanija* [Biofilms: Basic principles of organization and research methods]. Kazan', 2016. 42 p. (In Russ.).
4. Pruntyova O.V. *Laboratornyj praktikum po obščej mikrobiologii* [Laboratory practice in general microbiology]. Moscow, Vladimir Publ., 2005. 77 p. (In Russ.).
5. Shulkin V.M., Bogdanova N.N., Kiselev V.I. [Metals in the river waters of Primorsky Krai]. *Geochimija*. V. 1 (2007): pp. 79-88. (In Russ.).
6. Uskova S.S., Martynova A.V. [The effect of heavy metals on strains of the genus Enterococcus]. *Bulletin of the Perm University. Biology*. Iss. 4 (2024): pp. 390-400. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2024-4-390-400
7. Boudarel H., Mathias J.D., Blaysat B., Grédiac M. Towards standardized mechanical characterization of microbial biofilms: Analysis and critical review. *NPJ Biofilms Microbiomes*. V. 4 (2018): pp. 1-15. DOI: 10.1038/s41522-018-0062-5
8. Gomes I.B., Simoes M., Simoes L.C. Copper surfaces in biofilm control. *Nanomaterials*. V. 10, No. 12 (2020). Art. 2491. DOI: 10.3390/nano10122491
9. Hans M., Mathews S., Mucklich F., Solioz M. Physicochemical properties of copper important for its antibacterial activity and development of a unified model. *Biointerphases*. V. 11 (2016). Art. 018902. DOI: 10.1116/1.4935853
10. Kaplan J.B., Izano E.A., Gopal P. et al. Low levels of β-lactam antibiotics induce extracellular DNA release and biofilm formation in *Staphylococcus aureus*. *MBio*. V. 3, No. 4 (2012): P. 1-14. DOI: 10.1128/mbio.00198-12
11. Lange A., Grzenia A., Wierzbicki M., Strojny-Cieslak B., Kalinska A., Gołębiewski M., Radzikowski D., Sawosz E., Jaworski S. Silver and copper nanoparticles inhibit biofilm formation by mastitis Pathogens. *Animals*. V. 11, No. 7 (2021). Art. 1884. DOI: 10.3390/ani11071884
12. Latorre M., Olivares F., Reyes-Jara A., Lopez G., Gonzalez M. CutC is induced late during copper exposure and can modify intracellular copper content in *Enterococcus faecalis*. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* V. 406, No. 4 (2011): pp. 633-637. DOI: 10.1016/j.bbrc.2011.02.109

13. Li Y., Du J., Zhang P., Ding J. Crystal structure of human copper homeostasis protein CutC reveals a potential copper-binding site. *J. Struct. Biol.* V. 169, No. 3 (2010): pp. 399-405. DOI: 10.1016/j.jsb.2009.10.012
14. Lin H., Wang C., Zhao H., Chen G., Chen X. A subcellular level study of copper speciation reveals the synergistic mechanism of microbial cells and EPS involved in copper binding in bacterial biofilms. *Environ. Pollut.* V. 263 (2020). Art. 114485. DOI: 10.1016/j.envpol.2020.114485
15. Liu Y., Shi L., Su L., Mei H.C., Jutte P.C., Ren Y., Busscher H.J. Nanotechnology-based antimicrobials and delivery systems for biofilm-infection control. *Chem. Soc. Rev.* V. 48 (2019): pp. 428-446. DOI: 10.1039/c7cs00807d
16. Mah T.F.C., O'Toole G.A. Mechanisms of biofilm resistance to antimicrobial agents. *Trends Microbiol.* V. 9 (2001). pp. 34-39. DOI: 10.1016/s0966-842x(00)01913-2
17. Muller D., Medigue C., Koechler S.A. A tale of two oxidation states: Bacterial colonization of arsenic-rich environments. *PLoS Genetics.* V. 3 (2007). Art. 53. DOI: 10.1371/journal.pgen.0030053
18. Neely A., Maley M.P. Survival of enterococci and staphylococci on hospital fabrics and plastic. *J. Clin. Microbiol.* V. 38, No. 2 (2000): pp. 724-726. DOI: 10.1128/JCM.38.2.724-726.2000
19. Rabin N., Zheng Y., Opoku-Temeng C., Du Y., Bonsu E., Sintim H.O. Biofilm formation mechanisms and targets for developing antibiofilm agents. *Future Med. Chem.* V. 7 (2015): pp. 493-512. DOI: 10.4155/fmc.15.6
20. Skowron K., Jeleńska A., Paluszak Z., Szala B. Prevalence and distribution of VRE (vancomycin resistant enterococci) and VSE (vancomycin susceptible enterococci) strains in the breeding environment. *Ann. Agric. Environ. Med.* V. 23, No. 2 (2016): pp. 231-236. DOI: 10.5604/12321966.1203882
21. Stewart P.S. Mechanisms of antibiotic resistance in bacterial biofilms. *Int. J. Med. Microbiol.* V. 292 (2002): pp. 107-113. DOI: 10.1078/1438-4221-00196
22. Tacconelli E., Cataldo M. A. Vancomycin-resistant enterococci (VRE): transmission and control. *Int. J. Antimicrob.* V. 31, No. 2 (2008): pp. 99-106. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2007.08.026
23. Warnes S.L., Green S.M., Michels H.T., Keevil C.W. Biocidal efficacy of copper alloys against pathogenic enterococci involves degradation of genomic and plasmid DNA. *Appl. Environ. Microbiol.* V. 76, No. 16 (2010): pp. 5390-5401. DOI: 10.1128/AEM.03050-09
24. Witte W. Glycopeptide resistant *Staphylococcus*. *J. Vet. Med. B Infect. Dis. Vet. Public Health.* V. 51 (2004): pp. 370-373. DOI: 10.1111/j.1439-0450.2004.00774.x
25. Wu X., Santos R.S., Fink-Gremmels J. Cadmium modulates biofilm formation by *Staphylococcus epidermidis*. *Int. J. Environ. Res. Publ. Health.* V. 12 (2015): pp. 2878-2894. DOI: 10.3390/ijerph120302878
26. Yu H., Liu Y., Li L., Guo Y., Xie Y., Cheng Y., Yao W. Ultrasound-involved emerging strategies for controlling foodborne microbial biofilms. *Trends Food Sci. Technol.* V. 96 (2020): pp. 91-101. DOI: 10.1016/j.tifs.2019.12.010

Статья поступила в редакцию 10.04.2025; одобрена после рецензирования 05.05.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 10.04.2025; approved after reviewing 05.05.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

С. С. Ускова – аспирант кафедры биоразнообразие и морских биоресурсов;

А. В. Мартынова – д-р мед. наук, профессор кафедры биоразнообразия и морских биоресурсов Института мирового океана ДВФУ.

Information about the authors

S. S. Uskova – postgraduate student of the department of biodiversity and marine bioresources;

A. V. Martynova – doctor of medical sciences, professor of the department of biodiversity and marine bioresources.

Вклад авторов:

Ускова С. С. – написание исходного текста; итоговые выводы; статистическая обработка материала.

Мартынова А. В. – научное руководство; концепция исследования; развитие методологии; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Uskova S. S. – writing the draft; final conclusions; statistical processing of the material.

Martynova A. V. – research supervision; research concept; methodology development; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ГЕНЕТИКА

Обзорная статья

УДК 575.174.015.3; 636.52

EDN: MZQHLU

doi: 10.17072/1994-9952-2025-2-204-223



Липидный метаболизм в раннем онтогенезе кур и его генетическая и эпигенетическая регуляция

Елена Геннадьевна Чугунова¹, Марина Владимировна Позовникова^{2✉}

^{1,2} ВНИИ генетики и разведения сельскохозяйственных животных – филиал ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр животноводства — ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста», пос. Тярлево, Россия

¹ chugunova_elena@outlook.com

^{2✉} pozovnikova@gmail.com

Аннотация. Липидный метаболизм – сложный процесс, критически важный для развития организма. В раннем онтогенезе кур, начиная с инкубационного периода и продолжаясь в неонатальный период, происходит интенсивное накопление и перераспределение липидов, обеспечивающих энергией и строительным материалом растущий организм. Этот процесс находится под влиянием параптических факторов и строгим контролем генетических и эпигенетических механизмов. Генетическая регуляция липидного обмена в этот период осуществляется целым каскадом генов. Ключевую роль играют гены, кодирующие ферменты, участвующие в липолизе, липогенезе, транспорте и метаболизме жирных кислот. Транскриптомные исследования, анализирующие экспрессию генов на уровне мРНК, позволяют изучить эти изменения в динамике развития. Однако генетическая информация не является единственным фактором, определяющим липидный метаболизм. Эпигенетические механизмы, такие как миРНК, играют значительную роль в тонкой настройке экспрессии генов, вовлеченных в жировой обмен. МиРНК – это короткие некодирующие РНК, которые регулируют экспрессию целевых генов, влияя на стабильность их мРНК и эффективность трансляции. Они могут взаимодействовать с мРНК генов, кодирующих ключевые ферменты липидного обмена, изменяя их активность и, следовательно, влияя на уровень липидов в крови и тканях. В данном обзоре рассмотрены некоторые аспекты липидного обмена, вклад генетических и эпигенетических компонент, вовлеченных в регуляцию липогенеза и адипогенеза в период раннего онтогенеза кур.

Ключевые слова: эмбрион, куры, жировой обмен, ген, миРНК

Для цитирования: Чугунова Е. Г., Позовникова М. В. Липидный метаболизм в раннем онтогенезе кур и его генетическая и эпигенетическая регуляция // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2025. Вып. 2. С. 204–223. <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-204-223>.

Благодарности: работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации по теме Г3 124020200114-7.

GENETICS

Review article

Lipid metabolism in early ontogeny of chickens and its genetic and epigenetic regulation

Elena G. Chugunova¹, Marina V. Pozovnikova^{2✉}

^{1,2} Russian Research Institute of Farm Animal Genetics and Breeding – Branch of the L.K. Ernst Federal Research Center for Animal Husbandry (RRIFAGB), Tyarlevo, Russia

¹ chugunova_elena@outlook.com

^{2✉} pozovnikova@gmail.com

Abstract. Lipid metabolism is a complex process critical for the development of the organism. In the early ontogenesis of chickens, starting from the incubation period and continuing into the neonatal period, there is an intensive accumulation and redistribution of lipids that provide energy and building material for the growing organism. This process is under the influence of paratypical factors and strict control of genetic and epigenetic mechanisms. Genetic regulation of lipid metabolism during this period is realized by a whole cascade of genes. The key role is played by genes encoding enzymes involved in lipolysis, lipogenesis, transport and metabolism

of fatty acids. Transcriptomic studies analyzing gene expression at the mRNA level allow us to study these changes in developmental dynamics. However, genetic information is not the only factor determining lipid metabolism. Epigenetic mechanisms such microRNAs play a significant role in fine-tuning the expression of genes involved in fat metabolism. MicroRNAs are short noncoding RNAs that regulate the expression of target genes by affecting their mRNA stability and translation efficiency. They can interact with mRNAs of genes encoding key enzymes of lipid metabolism, altering their activity and, consequently, affecting lipid levels in blood and tissues. This review considers some aspects of lipid metabolism, the contribution of genetic and epigenetic components involved in the regulation of lipogenesis and adipogenesis during early ontogenesis of chickens.

Keywords: Embryo, chickens, fat metabolism, gene, microRNA

For citation: Chugunova E. G., Pozovnikova M. V. [Lipid metabolism in early ontogeny of chickens and its genetic and epigenetic regulation]. *Bulletin of the Perm University. Biology.* Iss. 2 (2025): pp. 204-223. (In Russ.). <http://dx.doi.org/10.17072/1994-9952-2025-2-204-223>.

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

Введение

Вопросы регуляции липидного метаболизма кур давно являются областью пристального интереса с производственной и научной точки зрения. Это связано с тем, что жировая ткань в организме, несомненно, важна и играет центральную роль в регуляции энергетического метаболизма тела как на органном, так и на системном уровне. Это не только депо энергии для организма, но и источник различных биологически активных факторов (адипокинов), участвующих в многочисленных метаболических путях и поддержании гомеостаза клеток [Luo, Liu, 2016]. Помимо этого, накопление абдоминального жира рассматривают как негативный фактор, а увеличение содержания внутримышечного жира является предпочтительным, т. к. значительно увеличивает органолептические свойства мяса [Cui et al., 2022]. Депонирование жира – это сложный динамический процесс, регулируемый гормональными и клеточными факторами, включает ряд этапов, таких как дифференцировка адипоцитов, синтез, транспортировку и разложение липидов [Nematbakhsh et al., 2021].

Развитие куриного эмбриона происходит в уникальной полузакрытой системе – яйце, которое служит резервуаром питательных веществ, предварительно синтезированных организмом курицы. Важнейшую роль в этом процессе играют липиды, синтезирующиеся *de novo* в печени курицы и запасающиеся исключительно в желтке. Липиды играют ключевую роль в развитии эмбриона птицы, являясь основным источником энергии и структурным компонентом клеточных мембран. Изучение особенностей липидного метаболизма в эмбриональный период у кур позволяет лучше понять процессы роста и развития, а также разрабатывать стратегии оптимизации инкубации для повышения выводимости и качества цыплят. Известно, что изменение режима инкубации (температура, влажность) могут приводить к физиологическим изменениям у эмбриона как в положительную (повышение выводимости цыплят), так и в отрицательную сторону (пороки развития и гибель) [Бессарабов и др., 2021]. В общей сложности моделирование систем инкубации приводит к «переключению» генетического программирования у эмбриона. Идентификация и комплексное изучение различных факторов, в том числе генетических и эпигенетических, которые вовлечены в регуляцию липидного метаболизма в эмбриогенезе кур, может улучшить наше понимание обменных процессов, что позволит разрабатывать новые подходы в селекции птицы.

Множество полигеномных ассоциативных исследований (GWAS – Genome-Wide Association) с использованием данных чипов SNP с высокой плотностью ранее было проведено для сужения областей и выявления казуальных генов, которые влияют на признаки отложения жира у кур [Zhang et al., 2020; Pan et al., 2024; Munyaneza et al., 2022]. Однако в последние десятилетия вопросы регуляции генов становятся куда более приковывающими внимание исследователей, чем центральная догма молекулярной биологии. Так, например, эукариотический геном содержит менее 2% белковых кодирующих областей, а значительная часть генома транскрибируется некодирующими РНК (нкРНК), размер, которых варьирует от 20 нуклеотидов до 100 т.п.н. НкРНК вовлечены в регуляцию многих биологических процессов в организме, в том числе в регуляцию липидного метаболизма. Среди этих нкРНК особое внимание исследователей привлекли микроРНК [Li et al., 2017]. Это обширный класс коротких некодирующих РНК длиной около 22 п.н., впервые обнаруженных у *Caenorhabditis elegans* в 1993 г. [Lee et al., 1993]. С момента открытия этих молекул прошло много лет, в течение которых происходило активное изучение их биогенеза и функции у многих видов животных и птиц, что значительно повлияло практически на все области биологии и изменило наш взгляд на регуляцию генов. МикроРНК эволюционно консервативны, идентифицируются у широкого круга видов животных [Pasquinelli et al., 2000]. Как правило, микроРНК регулируют экспрессию специфических генов на посттранскрипционном уровне путем связывания с комплементарными молекулами РНК, что приводит к репрессии трансляции или деградации мРНК и изменению уровня клеточного белка в клетках различных типов тканей [Bartel et al., 2004]. Благодаря своим уникальным

свойствам микроРНК были признаны важными регуляторами гомеостаза холестерина и жирных кислот, метаболизма липидов [Shao et al., 2019], адипогенеза [Huang et al., 2015] и отложения жира [Cui et al., 2018].

В данном обзоре рассмотрены некоторые вопросы особенностей липидного метаболизма у кур в эмбриональный период, описаны факторы, оказывающие влияние на интенсивность липидного обмена во время инкубации, и приведен ряд аспектов по вкладу генетических и эпигенетических (микроРНК) составляющих, непосредственно связанных с липогенезом и адипогенезом у кур.

Липидный метаболизм в эмбриональный период развития кур

Уникальной особенностью птиц, сформировавшейся эволюционно и радикально отличающихся их от млекопитающих, является развитие эмбриона вне тела матери. В течение 21 дня развития единственным источником питания для эмбриона являются только питательные вещества яйца – белок и желток. Желток, значимый источник питательных веществ для развивающегося эмбриона, содержит макромолекулярные комплексы, включающие липиды, белки, витамины, минералы и другие важные микроэлементы. Энергия, необходимая цыплятам для роста и развития, обеспечивается в три этапа (рис. 1).

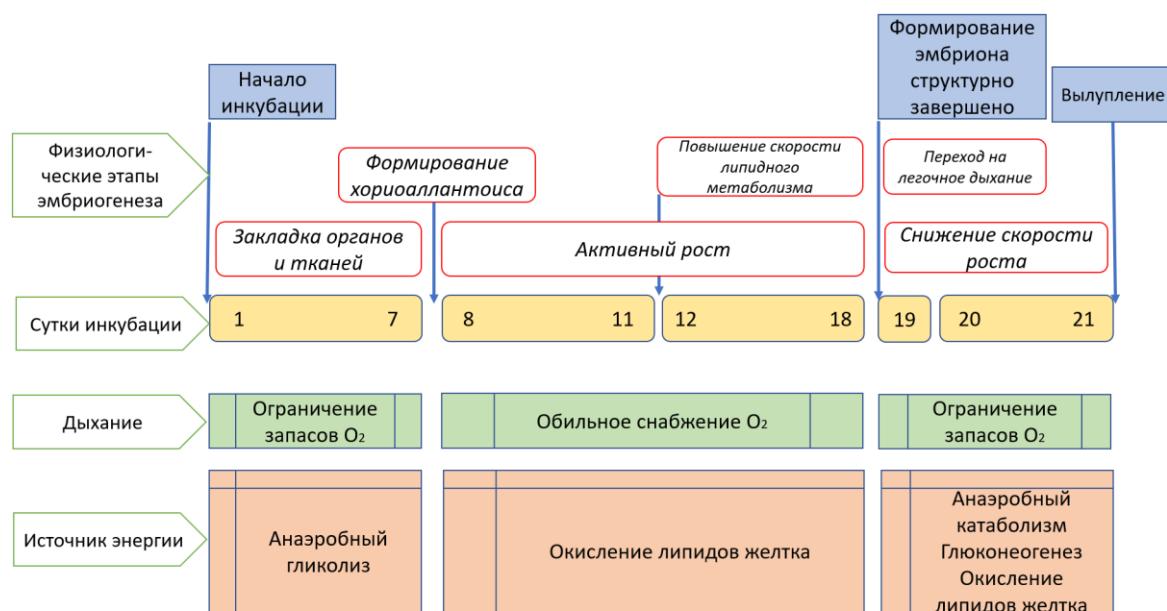


Рис. 1. Периоды эмбрионального развития эмбрионов кур и их основные физиологические и метаболические изменения (адаптировано из [De Oliveira et al., 2008])

[Periods of embryonic development of chicken embryos and their main physiological and metabolic changes (adapted from [De Oliveira et al., 2008])]

В начале эмбрионального развития питательные вещества яичного желтка доставляются через расширяющуюся сосудистую систему [Burley et al., 1993]. Энергия, затрачиваемая в это время, в основном вырабатывается за счет анаэробного гликолиза из доступной глюкозы. [Speake et al., 1998]. К восьмому дню развития у эмбриона полностью сформирован хориоаллантоис, который способен обеспечить адекватный обмен O₂-CO₂ и поддерживать активный эмбриональный рост. Вплоть до 19 дня инкубации (начало легочного дыхания) основным источником энергии являются липиды яичного желтка. В момент, когда цыпленок начинает дышать самостоятельно, активируются механизмы анаэробного катаболизма и глюконеогенеза, однако именно процесс окисления липидов яичного желтка является основным источником общей энергии эмбриона, что в целом определяет интенсивность роста и развития цыпленка [van der Wagt et al., 2020]. Последняя треть инкубации характеризуется повышением активности липидного метаболизма и около 80% всех содержащихся в желтке жиров мобилизуется и всасывается эмбрионом. Избыток липидов депонируется в печени. После вылупления относительное количество сложных эфиров стерола в ткани печени значительно уменьшается, в то время как содержание ТАГ повышается. Такое увеличение содержания ТАГ сопровождается быстрым изменением состава жирных кислот, которое не связано с эмбриональным развитием. Содержание жирных кислот в образующемся ТАГ заметно отличается от ТАГ, абсорбированного из желтка. Эти изменения в липидном и жирнокислотном составе печени свидетельствует о быстром изменении роли печени в липидном обмене только что вылупившихся цып-

лят [Wang et al., 2017]. Таким образом, в этот период вплоть до вылупления происходят значительные метаболические изменения с переключением в сторону липолиза. В период вылупления и в неонатальный период жировая ткань является основным местом хранения триацилглицерина, при этом происходит перенос эфира холестерина из яичного желтка в печень, что, в свою очередь, служит источником энергии. Также у цыплят наблюдается высокий уровень гликемии (2 г/л) и низкая чувствительность к экзогенному инсулину [Braun, Sweazea, 2008], при этом высокий уровень глюкозы в крови регистрируется и у взрослых особей, что считается уникальной особенностью птиц [Sweazea, 2022]. Также именно во вторую половину инкубации начинает формироваться внутримышечная жировая ткань. По данным Liu et al. [2017], у куриных эмбрионов с 17-го дня эмбрионального (E17) до 1-го дня постнатального развития внутримышечный жир быстро депонируется, но его количество в мышцах резко снижается в ходе более позднего развития.

Особенностью развития жировой ткани у эмбрионов кур является доминирование гиперплазии преадипоцитов с последующей гипертрофией и образованием незрелых адипоцитов, чувствительных к отложению липидов [Gavrilova et al., 2009]. Адипоциты быстро созревают и уже к 14-му дню инкубации у эмбрионов большая их часть являются однокамерными, при этом многокамерные клетки на этой стадии почти не обнаруживаются [Chen et al., 2014].

По данным ряда авторов, уровень метаболизма липидов в печени ассоциирован с накоплением абдоминального жира у кур. При этом развитие жировой ткани в эмбриональном и раннем постнатальном периодах определяет процесс ее роста на всю жизнь у цыплят [Ailhaud et al., 1992; Guo et al., 2011].

Таким образом, понимание механизмов динамических изменений метаболизма липидов во время эмбрионального периода и периода после вылупления цыпленка расширяет понимание физиологических особенностей развития жировой ткани у кур.

Факторы, влияющие на липидный обмен эмбриона

Одним из ключевых факторов, обеспечивающих сохранность и здоровье цыплят, является режим инкубации, а именно температура и относительная влажность. Исследования показывают, что даже незначительные изменения температуры (в пределах 1°C) и/или влажности могут в значительной степени определять выживаемость цыплят [Tona et al., 2022]. Так, повышение температуры инкубации увеличивает теплопродукцию эмбриона, а пониженная – снижает. Особенно критически важными являются первые 18 суток. Высокие или низкие температуры инкубации с 1-го эмбрионального дня до периода вылупления напрямую влияют на степень использования и всасывания веществ яичного желтка путем изменения экспрессии генов ткани желточного мешка, которые, в свою очередь, отвечают за всасывание и переваривание желтка. Изменение липидного обмена эмбриона под воздействием абиогенных стресс-факторов, в свою очередь, влияет на выживаемость и качество цыплят [Dayan et al., 2020].

Во время инкубации большая часть питательных веществ желтка используется через ткань желточного мешка — внеэмбриональную ткань, которая обволакивает желток. Ткань желточного мешка является основным местом переваривания, всасывания и переноса питательных веществ из желтка к эмбриону. Кроме того, она продуцирует пищеварительные ферменты, экспрессирует переносчики питательных веществ и синтезирует желчные кислоты, которые имеют решающее значение для переваривания липидов желтка [Yadgary et al., 2010]. Инкубирование яиц при низких (36.3°C) и высоких (39.3°C) температурах приводит к снижению потребления желтка. Однако в этом исследовании эмбрионы были подвергнуты температурному стрессу со дня закладки в инкубатор до E18, а с E18 и до дня вылупления температура инкубации для всех групп была 37.8°C [Dayan et al., 2020]. Стоит отметить, что изменение уровня метаболизма эмбриона под воздействием температурного фактора напрямую зависит от того, на каком этапе эмбриогенеза происходит воздействие стресс-фактора. Так, инкубирование яиц при температуре 37.5°C до 11-го дня инкубации с последующим воздействием более высокой температуры – 39.5°C – в течение 4 часов ежедневно с 12-го по 18-й день инкубации оказалось положительное влияние на эмбриональное развитие за счет изменения роста эмбриона, тканевого метаболизма и частоты дыхания. У этих цыплят была значительно более низкая масса желточного мешка и более высокая масса печени, что косвенно свидетельствовало о повышенном потреблении желтка. Также у них наблюдалось повышение содержания общего белка, альбумина, IgM, глюкозы, кальция, общего антиоксиданта и T3 и снижение уровня АСТ, АЛТ, холестерина, T4 и кортикостерона в сравнении с цыплятами, не подвергшимся тепловому стрессу [Iraqi et al., 2024].

Инкубация при переменных температурах на протяжении всего периода инкубации в сочетании круглогодичным красным освещением приводила к изменению массы тела и внутренних органов эмбрионов и цыплят кросса Ломанн Браун после вылупления на фоне измененных показателей интенсивности дыхания. Совместное действие температурного и светового фактора, по мнению авторов, способствовало изменению нейроэндохринных механизмов регуляции роста, метаболизма, иммунных реакций, терморегуляции и реакций на стресс у эмбрионов и цыплят [Челнокова и др., 2022]. Понижение влажности в ин-

кубаторе до 43% вызывало уменьшение сырого жира (смесь триглицеридов жирных кислот и сопутствующих веществ) в эмбрионах, что указывает на снижение потребления желтка эмбрионом. Также вылупившиеся цыплята из этой группы имели низкие значения живой массы по сравнению с цыплятами из контрольной группы [Peebles et al., 2001a/b].

Возраст матери также влияет на липидный метаболизм эмбрионов. Так, например, относительная масса желточного мешка на 12-й и 18-й день инкубации была выше в яйцах, полученных от кур на 36-й неделе, по сравнению с яйцами, полученными на 27-й неделе. Можно предположить, что скорость усвоения желтка эмбрионами от 36-недельных кур снижена по сравнению эмбрионами, полученными от 27-недельных кур. Также можно предположить замедление роста эмбрионов от 36-недельных кур, т. к. в среднем относительная масса эмбрионов была снижена, в то время как относительная масса желточного мешка, наоборот, увеличена. Концентрация холестерина, липопротеинов высокой плотности, липопротеинов низкой плотности в плазме крови ниже у цыплят от 36-недельных кур, что может говорить о низкой скорости усвоения и использования желтка [Peebles et al., 2001a/b].

Можно заключить, что метаболизм эмбрионов, в том числе липидный, обладает высокой пластичностью в ответ на изменяющиеся режимы инкубации, а также зависит от возраста матери. Это позволяет уже на эмбриональном уровне регулировать интенсивность обмена веществ эмбриона и получать птицу с заданными свойствами. Однако изучение вопросов генетический и эпигенетической регуляции необходимы, т. к. позволяют понять биологическую составляющую этих изменений.

Транскриптомные изменения и функции генов, участвующих в регуляции липидного метаболизма в ранний неонатальный период развития кур

Куры, в отличие от млекопитающих, обладают некоторыми уникальными свойствами жирового обмена. Они имеют врожденную нечувствительность к инсулину, что выражается в естественной гипергликемии (>200 мг/дл во время голодания), при этом они не чувствительны к высоким дозам экзогенного инсулина [Simon et al., 1989]. Но отсутствие у них бурой жировой ткани делает их более чувствительными к тепловому стрессу. Другой уникальной особенностью является потеря геномных локусов пяти основных адипокинов млекопитающих: лептин (*LEP*) [Pitel et al., 2010], ингибитор активатора плазминогена-1 (*PAI-1*), фактор некроза тканей альфа (*TNFA*), резистин и оментин [Đaković et al., 2014]. Все это указывает на наличие альтернативных генетических составляющих регуляции тех механизмов, за которые отвечают вышеуказанные гены у млекопитающих, а именно потребление корма, аппетит, энергетический баланс. Тем не менее, кур рассматривают как оптимальный биологический объект в вопросах изучения генетических основ регулирования липидного метаболизма [Burt, 2007].

Отдельный интерес представляют гены, вовлеченные в регуляцию липидного метаболизма во время эмбрионального развития и в ранний неонатальный период. Именно в эти критические периоды закладываются основы метаболической активности организма птицы.

Рядом исследователей показано, что количество экспрессируемых генов и их транскрипционная активность различна в зависимости от типа ткани, стадии развития (эмбрион и ранние неонатальные цыплята) и от породы. Основное внимание исследователей сосредоточено на анализе генов, экспрессируемых в грудных мышцах и тканях печени. Это связано с тем, что печень является центральным органом липидного метаболизма, а липиды, запасаемые адипоцитами в эмбриональном периоде, транспортируются в мышечные волокна и используются для роста и обеспечения энергетических потребностей на ранних стадиях развития [Liu et al., 2016]. Впоследствии, уже на более поздних этапах жизни, липиды вновь депонируются в мышцах, формируя внутримышечный жир, который, помимо прочего, является важным селекционным признаком.

Анализ транскриптома тканей грудных мышц кур породы Shouguang с помощью РНК-секвенирования позволил выявить кластер генов липидного метаболизма, преимущественно вовлеченных в такие пути, как β -окисление жирных кислот, гомеостаз липидов, деградация жирных кислот. Экспрессия генов данного кластера увеличивалась от E17 до D1 и затем уменьшалась от D1 до D14, а наиболее значимыми и активно экспрессирующимиися в эмбриональный период были гены *ACADL*, *ACAT1*, *HADHA*, *ACADS*, *ECHS1* и *AUH* [Liu et al., 2020]. В исследовании, проведенном на бройлерах Arbor Acres и китайской местной курице Lushi, гены *IGF2BP3* и *HMGCR*, были определены как потенциальные биомаркеры развития грудных мышц и отложения внутримышечного жира. Уровень экспрессии на E10, E14, E18 и D1 был выше у бройлеров, однако общим для обеих пород было достоверное снижение активности генов от E10 до D1 [Tian et al., 2021]. Данные транскриптома, полученные из грудных мышц и печени инбредной линии с повышенным содержанием абдоминального жира в китайской породе карликовых кур Jingxing-Huang, позволили идентифицировать гены, ассоциированные с отложением жира и экспрессируемые в период с 12 дня инкубации по 180 день жизни цыплят. В тканях грудных мышц было выявлено 8545 генов. При этом изменения транскриптома было более значительным на E12 (708 генов), достигая минимума к D1 (57 генов). Анализ сети взвешенной коэкспрессии генов (WGCNA, Weighted Gene Co-

expression Network Analysis) позволил выявить гены-концентраторы фазы гиперплазии (E12 по D21) и фазы гипертрофии жировых клеток (D07 по D180). Авторы предположили, что неаннотированный ген *ENSGALG00000041996* может играть ключевую роль в отложении жира на ранних стадиях развития грудных мышц цыплят путем регуляции генов сигнального пути PPAR – *CD36* и *ACADL* [Xing et al., 2020]. Транскриптомный профиль тканей печени также показал различия в зависимости от стадии развития эмбрионов и цыплят. Так, количество дифференциально экспрессируемых генов было высоким на E12 (343 гена), снижалось к E17 (311 генов) и на D1 было минимальным (108 генов). При этом гистологически отложение липидов фиксировали с E17, а наличие адипоцитов – с D21. Гены *MFGE8*, *HHLA1*, *CKAP2* и *ACSBG2* положительно коррелировали с массой абдоминального жира у цыплят и были идентифицированы как гены-концентраторы [Xing et al., 2021]. Развитие липидных капель в печени куриного эмбриона связано с изменением содержания печеночных белков. Исследование протеомного профиля печени эмбрионов кур в период с 12 по 20 день инкубации выявило, что белки APOA4, FABP2 и CYP51A1 играют важную роль в регуляции липогенеза и активности антиоксидантных ферментов на стадии эмбрионального развития цыплят [Shen et al., 2023].

Транскриптомный анализ печени цыплят белого леггорна определил группы генов, дифференциально экспрессируемых в переходные периоды E18-E20, E20-D0 и D0-D1. Анализ IPA показал их участие во многих различных процессах развития и метаболизма (табл. 1). При этом основной молекулярно-клеточной функцией являлся метаболизм липидов [Hicks et al., 2017].

Таблица 1
Основные клеточные пути и функции, связанные с развитием печени у кур [Hicks et al., 2017]
[Primary cellular pathways and functions associated with liver development in chickens [Hicks et al., 2017]]

Сравнение временных точек	Основные канонические пути	Ведущие активирующие регуляторы	Молекулярные и клеточные функции	Развитие и функционирование физиологической системы
E18-E20	путь убиквитинирования белка; ответ развернутого белка; пуриновые нуклеотиды de Novo Biosynthesis II; активация FXR/RXR; сигнализация рецептора арильного углеводорода	TP53; бета-эстрадиол; XBP1; PPARA; HNF4A	гибель и выживание клеток; клеточный рост и пролиферация; метаболизм аминокислот; биохимия малых молекул; липидный метаболизм	выживание организма; развитие и функционирование пищеварительной системы; морфология органов; развитие и функционирование соединительной ткани
E20-D0	активация FXR/RXR; активация LXR/RXR; ингибирование функции RXR, опосредованное LPS/IL-1; сигнализация острой фазы ответа; система коагуляции	TP53; PPARA; бета-эстрадиол; метилпреднизолон; MYC	липидный метаболизм; биохимия малых молекул; молекулярный транспорт; гибель и выживание клеток; метаболизм аминокислот	выживание организма; развитие и функционирование пищеварительной системы; развитие и функционирование печеночной системы; морфология органов; развитие организма
D0-D1	сигнализация EIF2; опосредованное LPS/IL-1 ингибирование функции RXR; митохондриальная дисфункция; сигнализация острой фазы ответа; активация FXR/RXR	PPARA; HNF4A; метилпреднизолон; пириниковая кислота; MYC	метаболизм аминокислот; биохимия малых молекул; метаболизм липидов; молекулярный транспорт; метаболизм углеводов	развитие и функционирование пищеварительной системы; развитие и функционирование печеночной системы; морфология органов; развитие организма; морфология тканей
D1-D3	биосинтез холестерина; биосинтез холестерина I; биосинтез холестерина II (через 24,25-дигидроланостерол); биосинтез холестерина III (через десмостерол); митохондриальная дисфункция	PPARA; SREBF1; SCAP; POR; SREBF2	липидный обмен веществ; молекулярный транспорт; биохимия малых молекул; метаболизм витаминов и минералов; выработка энергии	развитие и функционирование пищеварительной системы; развитие и функционирование печеночной системы; морфология органов; развитие организма; развитие и функционирование соединительной ткани

Крупномасштабное исследование по анализу транскриптома печени эмбрионов (E16, E18 и E20) и цыплят-бройлеров Росс×Росс (D1, D3 и D9) показало, что синтез липидов был ингибирован в печени вылупившихся цыплят по сравнению с эмбрионами. В период позднего эмбриогенеза (E16-E20) преобладало β-окисление липидов желтка, гликозид и глюконеогенез, которые точно контролируются факторами транскрипции (PPARA, PPARGC1A, NR1H4 и SIRT1, SERTAD2, KLF11, KLF13 и KLF15) [Cogburn et al., 2018]. Другими исследователями было установлено, что гены печеночного липогенеза, такие как ACC,

ChREBP, *CPT1*, *ELOVL6*, *FAS*, *PPAR*, *SCD1* и *SRRBP*, имели разные модели экспрессии в течение эмбрионального периода и в первую неделю после вылупления, которые могут быть активированы ChREBP [Liu et al., 2020a/b].

Таблица 2 содержит информацию о ряде аннотированных ключевых генах, играющих важную роль в регуляции обмена липидов в раннем онтогенезе кур.

Таблица 2

Аннотированные гены, участвующие в регуляции липидного метаболизма в раннем онтогенезе кур

[Annotated genes involved in the regulation of lipid metabolism during early ontogeny of chickens]

Ген	Идентификационный номер	Функциональная роль в липидном метаболизме	Пути KEGG (липидный метаболизм)
<i>CD36</i> (молекула CD36)	LOC417730	Связывает длинноцепочечные жирные кислоты и может функционировать в транспорте и/или как регулятор транспорта жирных кислот	gga03320 – Сигнальный путь PPAR; gga04920 – Адипоцитокиновый сигнальный путь
<i>ACADL</i> (длинноцепочечная ацил-КоА-дегидрогеназа)	LOC424005	Участвует в метаболизме жирных кислот	gga00071 – Распад жирных кислот gga01212 – Метаболизм жирных кислот gga03320 – Сигнальный путь PPAR gga01040 – Биосинтез ненасыщенных жирных кислот gga00062 – Удлинение жирных кислот
<i>ACADS</i> (ацил-КоА-дегидрогеназа с короткой цепью от C-2 до C-3)	LOC416969	Участвует в бета-окислении жирных кислот с использованием ацил-КоА-дегидрогеназы	gga00071 – Распад жирных кислот gga01212 – Метаболизм жирных кислот
<i>ACAT1</i> (ацетил-КоА ацетилтрансфераза 1)	LOC418968	Участвует в развитии жировой ткани	gga00071 – Распад жирных кислот gga01212 – Метаболизм жирных кислот
<i>ACSBG2</i> (член семейства пузырьковых ацил-КоА-синтетаз 2)	LOC420090	Опосредует активацию длинноцепочечных жирных кислот как для синтеза клеточных липидов, так и для деградации посредством бета-окисления	gga00071 – Распад жирных кислот gga01212 – Метаболизм жирных кислот gga03320 – Сигнальный путь PPAR; gga00061 – Биосинтез жирных кислот
<i>MFGE8</i> (молочный жировой глобул EGF и домен фактора V/VIII)	LOC415494	Участвует в регуляции усвоения пищевых триглицеридов и клеточному поглощению жирных кислот	-
<i>HMGCR</i> (3-гидрокси-3-метилглутарил-КоА-редуктаза)	LOC395145	Участвует в биосинтезе холестерина	gga01100 – Метаболические пути
<i>HADHA</i> (гидроксиацил-КоА-дегидрогеназа/3-кетоацил-КоА-тиолаза/еноил-КоА-гидратаза (трифункциональный белок), альфа-субъединица)	LOC395929	Участвует в бета-окислении жирных кислот, процессе метаболизма жирных кислот, реакции на инсулин	gga00071 – Распад жирных кислот gga01212 – Метаболизм жирных кислот gga00062 – Удлинение жирных кислот gga01100 – Метаболические пути
<i>AUH</i> (AU РНК связывающая метилглутаконил-КоА гидратаза)	LOC427269	Участвует в бета-окислении жирных кислот	gga01100 – Метаболические пути

Примечание: при создании таблицы использовали онлайн-ресурс STRING (https://string-db.org/cgi/input?sessionId=bWSmazNt8cAL&input_page_show_search=off).

Характеристики некоторых наиболее важных генов были обобщены.

Ген *ACC* (ацетил-КоА карбоксилаза) – фермент, ограничивающий скорость синтеза жирных кислот, катализирует карбоксилирование ацетил-КоА до малонил-КоА. Малонил-КоА, синтезируемый *ACC*, является важнейшим регулятором липидного обмена, т. е. окисления и синтеза жирных кислот [Tian et al., 2009]. Согласно исследованию Liu et al. [2020a/b], экспрессия *ACC* в печени увеличивалась с E17 и достигла пика на E19, но снизилась на D1, что свидетельствует о том, что эмбриональная печень обладает способностью к синтезу жирных кислот *de novo* на поздних этапах эмбрионального роста. Об этом говорят и более ранние исследования, которые показали, что экспрессия белка *ACC* в печени увеличивалась с E12 до вылупления, при этом в головном мозге его экспрессия оставалась постоянной, в мышцах груди только на E12 и в малых количествах, а в сердце не была обнаружена [Proszkowiec-Weglarcz et al., 2009].

Ген *FASN* (синтаза жирных кислот) является ключевым ферментом в синтезе жирных кислот, который катализирует синтез длинноцепочечных жирных кислот путем конденсации ацетил-КоА и малонил-КоА в сложной семистадийной реакции. Количество мРНК *FAS* достигает максимума непосредственно перед вылуплением, за которым следует постепенное снижение. На культурах первичных гепатоцитов эмбрионов кур было установлено, что обработка клеток инсулином приводила к активации экспрессии *FASN* [Zhang et al., 2022].

Ген *ChREBP* кодирует одноименный белок (взаимодействующий белок-подобный фактор). Идентифицирован как транскрипционный репрессор и играет решающую роль в связи углеводного метаболизма с липогенезом *de novo*. Сверхэкспрессия *ChREBP* увеличивала накопление липидов как в мышечных клетках *in vitro*, так и в ТА-мышцах мышей и кур *in vivo* ($p < 0.05$) за счет активации пути липогенеза *de novo*. Добавление в рацион кур фруктозы сопровождалось активацией *ChREBP*, увеличением содержания и изменением липидного профиля внутримышечного жира у цыплят ($p < 0.05$), что в целом повышало вкусовые качества мяса [Wang et al., 2024]. Выращивание цыплят-бройлеров, начиная с 28 дня при тепловом стрессе в течение 7 дней, значительно повышало уровень экспрессии мРНК *ChREBP* в тканях печени, что, по мнению авторов, указывало на значимую роль гена *ChREBP* в процессе усиления синтеза жира, вызванного хроническим тепловым стрессом [Lu et al., 2019].

Ген *CPT1* кодирует фермент карнитин-пальмитоилтрансферазы-1, который катализирует перенос ацильной группы конъюгатов длинноцепочечных жирных кислот с КоA на карнитин. Дефицит фермента приводит к снижению скорости бета-окисления жирных кислот. Добавление конъюгированной линолевой кислоты в рацион кур-производителей приводило к некоторым изменениям липидного метаболизма в печени 5-тисуточных цыплят (потомков) на фоне повышенной экспрессии гена *CPT1* [Fu et al., 2022]. Другими авторами было высказано предположение, что снижение катаболизма липидов, а не увеличение липидного анаболизма способствует отложению внутримышечного жира у кур. Так, у цыплят в возрасте 120–180 дней в мышечной ткани груди наблюдалось подавление экспрессии генов, вовлеченных в сигнальный путь *PPAR* (*CPT1A*, *SLC27A1*, *LPL*, *ABCA1*) [Qiu et al., 2017].

Ген *LRP2* (мегалин) – крупный представитель семейства генов *LDLR*, содержащий 4 кластера LA-повторов. Хотя многие белки, которые связываются с *LRP1*, также являются лигандам и для мегалина, характер его экспрессии и специфичность к определенным лигандам объясняют физиологическую роль, отличную от роли *LRP1*. Мегалин необходим для развития переднего мозга посредством поглощения липопротеинов, содержащих аполипопротеин В, нейроэпителием эмбриона. Другой его важной функцией является участие в метаболизме некоторых липофильных витаминов [Schneider et al., 2007]. Ранее у кур мегалин не был идентифицирован, однако позднее *LRP2* был указан как ген, участвующий в поглощении липидов и их метаболизме. Отклонение от оптимальной температуры инкубации (например, на 1.5°C ниже или выше 37.8°C) приводило к изменению экспрессии данного гена в тканях желточного мешка. Повышение температуры инкубации вызывало снижение экспрессии *LRP2*, начиная с E11, что можно объяснить снижением использования желтка эмбрионом [Dayan et al., 2020].

Ген *ACAA2* (ацетил-КоА-ацилтрансфераза 2) в основном катализирует последнюю стадию β-окисления жирных кислот в митохондриях. Согласно исследованиям, содержание *ACAA2* было значительно выше в E19 по сравнению с E14 в куриных эмбрионах, что указывает на усиление липолиза, обеспечивающего энергию для роста с E14 до E19 [Peng et al., 2018]. Однако данные других авторов свидетельствуют, наоборот, о высокой экспрессии в E12 и E14, т. к. именно в это время активен печеночный метаболизм, что согласуется с острой потребностью эмбриона в период, когда темпы роста и метаболизма максимальны, а энергия в основном обеспечивается β-окислением жирных кислот, полученных из липидов желтка [Petit et al., 2024].

Ген *ApoB* кодирует аполипопротеин В (апоВ). АпоB представляет собой один из ключевых элементов группы липопротеинов, отвечающих за перемещение разнообразных липидов, включая триглицериды и холестерин. Этот белок является незаменимым компонентом в составе липопротеинов низкой плотности,

что подчеркивает его значимость в процессе липидного обмена. Исследования указывают на то, что процесс синтеза и выделения ароВ100 осуществляется непосредственно куриным желточным мешком *de novo*. При исследовании кур-несушек было обнаружено, что липопротеины низкой плотности в их плазме подвергаются частичному протеолитическому изменению в результате рецепторно-опосредованного эндоцитоза внутри яйцеклетки, где они преобразуются и сохраняются как липопротеины желтка. Липопротеины, содержащие ароВ100, синтезируются печенью цыпленка, в то время как ароВ48 не вырабатывается ни одним из органов. Печень также аккумулирует значительные запасы липидов, тогда как тонкий кишечник не располагает такими запасами. Однако он обладает уникальной способностью к производству и выделению, непосредственно до или сразу после процесса вылупления, липопротеинов, так называемых портомикронов, которые содержат ароВ100 [Nimpf et al., 1989; Tarugi et al., 1990; Eresheim et al., 2014].

Ген *SCD1* кодирует ключевой фермент синтеза жирных кислот стеароил-КоА десатуразу, который, в свою очередь, катализирует биосинтез мононенасыщенных жирных кислот. У кур данный ген экспрессируется повсеместно, но наиболее высокая экспрессия наблюдается в гипоталамусе, почках, печени и жировой ткани [Dridi et al., 2007]. Наивысший уровень экспрессии *SCD1* в печени эмбрионов кур Arbor Acre был зафиксирован на E19, после чего, с E19 до D3, происходило его снижение, а с D3 до D7 уровень оставался без изменений [Liu et al., 2020a/b]. Исследование, проведенное на гепатоцитах цыплят, показало, что инсулин регулирует экспрессию гена *SCD1*, стимулируя его транскрипцию [Mauvoisin et al., 2007].

В целом, изучение генетических основ липидного метаболизма у кур на протяжении нескольких десятилетий позволило накопить значительный объем данных. В геноме кур были определены локусы количественных признаков (QTL), однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), методом GWAS и полногеномного секвенирования определены гены кандидаты признаков отложения подкожного и абдоминального жира у различных пород и популяций кур [Abdalla et al., 2018; Li et al., 2023]. Уже на сегодняшний день идентифицируются и изучаются все новые гены и семейства генов, вовлеченные в регуляцию липидного метаболизма кур [Wei et al., 2024; Zhu et al., 2024], что еще раз подчеркивает актуальность этого вопроса в современной науке.

Молекулы микроРНК как эпигенетические регуляторы липидного метаболизма у кур в ранний неонatalный период развития

Метаболизм можно рассматривать как динамичную систему, которая способна быстро реагировать на изменяющиеся условия внешней среды (питание, условия содержания, стресс-факторы и др.) для поддержания гомеостаза. Дисбаланс этих процессов может часто иметь негативные последствия, приводящие к различным заболеваниям. Критическим периодом для цыплят является переход от эмбрионального периода к периоду вылупления, что связано с необходимостью быстрой адаптации организма к новому источнику питательных веществ – корму. Переход от питания с высоким содержанием жиров (желтка) на высокоуглеводное питание (корм) сопровождается «переключением» метаболизма с липолиза (окисления жирных кислот) и глюконеогенеза на гликолиз и липогенез (превращение углеводов в жиры) в течение первых нескольких дней после вылупления [Speake et al., 1998]. Физиология метаболических перестроек в целом изучена хорошо, однако регуляторные механизмы, лежащие в основе этих процессов, изучены все еще недостаточно. Значительную роль в поддержании гомеостаза организма играют регуляторные РНК, в том числе микроРНК.

МикроРНК представляют собой класс посттранскрипционных регуляторов экспрессии генов, повсеместно встречающихся у животных. Их функции связаны с контролем экспрессии генов в разнообразных биологических процессах, включая практически все аспекты системной регуляции метаболизма. Ключевой ролью микроРНК является регулирование динамики метаболических реакций и поддержание гомеостатического баланса организма [Agbu et al., 2021]. В аспекте регуляции метаболизма липидов микроРНК участвуют в контроле синтеза, транспорта и деградации холестерина и жирных кислот, а также образовании липопротеинов низкой и высокой плотности (ЛПНП и ЛПВП). Существующие данные указывают на то, что микроРНК могут функционировать как значимые “посттранскрипционные регуляторы” липидного обмена. Это означает, что одна молекула микроРНК, как правило, взаимодействует с 3'-нетранслируемыми областями нескольких различных мРНК, участвующих в различных стадиях одного конкретного метаболического или сигнального пути. Например, одна микроРНК может быть нацелена на несколько мРНК ферментов, играющих ключевую роль в печеночном липогенезе. В результате изменения уровня одной такой микроРНК может оказывать влияние на различные этапы данного пути, активируя или ингибируя его. В тоже время несколько микроРНК могут быть нацелены на один ген (рис. 2) [Novák et al., 2015; Nematbakhsh et al., 2021].

Регуляция микроРНК осуществляется на протяжении всего их жизненного цикла: от биогенеза до деградации. При этом уровень экспрессии отдельных микроРНК подвержен динамическим изменениям в ходе онтогенеза. Точная и скоординированная регуляция этих молекул является критическим фактором для обеспечения нормального развития организма [Kotagama et al., 2024] На сегодняшний день база дан-

ных микроPHK miRBase (www.mirbase.org) содержит информацию о 882 предшественниках микроPHK, которые генерируют 1232 зрелые микроPHK для *Gallus Gallus*. Учитывая тот факт, что многие из них консервативны у других видов, можно предположить их схожие функции. Ввиду динамической природы экспрессии микроPHK необходимо исследовать их в различные временные периоды для того, чтобы четко понять, как каждая из микроPHK демонстрирует свою активность во время развития эмбриона и определить, какова может быть каждая из их функций [Darnell et al., 2006].

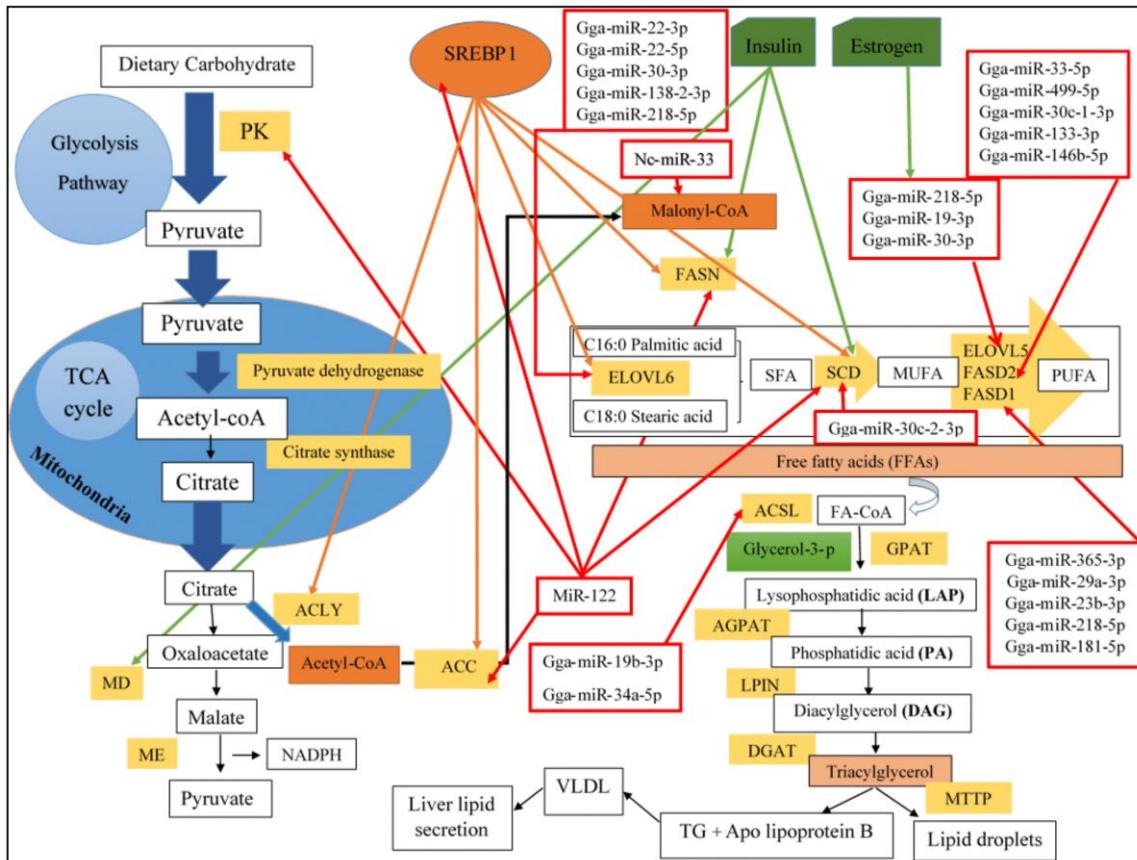


Рис. 2. Схематическое изображение липогенеза *de novo* в гепатоцитах кур и его регуляции на транскрипционном и посттранскрипционном уровнях. Красные, оранжевые и зеленые линии обозначают мишени различных микроPHK, белок-связывающий элемент ответа на стерол (SREBP1) как фактор транскрипции и гормоны в гепатоцитах кур соответственно [Nematbakhsh et al., 2021]

[Schematic representation of de novo lipogenesis in chicken hepatocytes and its regulation at transcriptional and posttranscriptional levels. Red, orange, and green lines indicate targets of different microRNAs, sterol response element binding protein (SREBP1) as a transcription factor, and hormones in chicken hepatocytes, respectively [Nematbakhsh, et al., 2021]]

В первые 5 суток эмбриогенеза высокоэкспрессируются микроPHK, участвующие в регуляции таких процессов, как деление клеток, миграция клеток, межклеточная коммуникация, дифференцировка и апоптоз. При этом профиль экспрессии микроPHK эмбриональных тканей менялся в зависимости от суток инкубации [Liao et al., 2023].

По данным других авторов, у эмбрионов кур белого леггорна на 11, 15 и 20 день инкубации методом секвенирования с использованием технологии пиросеквенирования 454 Life Sciences было идентифицировано 110 известных, 14 новых куриных микроPHK и 36 гомологичных куриных микроPHK. Также методом нозерн-блот-анализа были продемонстрированы пространственная и временная экспрессии некоторых микроPHK, из которых miR-133a и miR125b показали различные паттерны экспрессии в зависимости от дня развития эмбриона (E11, E15 и E20) и ткани (печень, селезенка и бурса) [Hicks et al., 2008].

Важную роль жировой ткани в метаболическом переключении подтверждают исследования транскриптома и микроPHKома жировой ткани эмбрионов (E18, E20) и цыплят (D0, D1, D3). Методом секвенирования нового поколения (NGS) было выявлено 111 микроPHK, показывающих различные паттерны экспрессии в эмбриональный и постэмбриональный периоды, при этом только miR-10b демонстрировала высокий уровень экспрессии во всех временных точках наблюдения. Анализ взаимодействия генов и

микроРНК IPA (Ingenuity Pathway Analysis) данных транскриптома жировой ткани выявил ряд канонических путей, которые показали четкое разграничение между переходом от эмбрионального периода к вылуплению. Так, например, miR-107 и miR-454 и целевой ген *BHLHE40* и miR-103, miR-145 и miR-26a и ген *KLF4* демонстрировали реципрокную адипоцитарную экспрессию в жировой ткани эмбрионов на 18-й день инкубации и 3-х суточных цыплят. Ген *BHLHE40* – ингибитор циркадных ритмов, регулирует транскрипцию *SREBF1* – одного из ключевых регуляторов метаболизма жирных кислот. Ген *KLF4* – фактор транскрипции – участвует в процессах дифференцировки и пролиферации, выступает как регулятор адипогенеза на ранних этапах эмбриогенеза у млекопитающих [Birsoy et al., 2008]. Обратную картину показали miR-15a и *GHR*. Так, на фоне стабильно повышающейся экспрессии *GHR* от E18 до D3 экспрессия miR-15a неуклонно снижалась [Hicks, Liu, 2021].

Как упоминалось выше, у эмбрионов центральным метаболическим органом является печень. У птиц печень, а не жировая ткань, является основным местом утилизации эмбриональных липидов и синтеза липидов после вылупления. В последнюю неделю эмбрионального развития происходит резкое депонирование липидов и холестерина в печени, а после вылупления увеличивается липогенная способность печени [Noble, Cocchi, 1990; Feast et al., 1998; Moran, 2007].

С использованием метода высокоточного секвенирования было установлено, что в период между E18 и 3-ми сутками после вылупления у цыплят леггорнов в тканях печени изменялся профиль экспрессии 31 микроРНК, связанных с процессами синтеза липидов и холестерина. Так, двукратное изменение экспрессии 14-ти микроРНК наблюдалось между E18 и E20, а между E20 и D0 количество дифференциально экспрессируемых микроРНК сократилось до пяти. Прогнозирование целей *in silico* в сочетании с анализом путей IPA позволило выявить потенциальные метаболические мишени мРНК для let-7c, miR-20b и miR-183 которые предположительно регулируют ряд генов, связанных с метаболизмом липидов и углеводов. Для всех трех микроРНК подтвержденной мишенью был ген *FADS1*, а, например, для miR-20b, экспрессия которой подавлялась при вылуплении, в качестве целевых генов были определены *ADIPOR2*, *FADS1* и *MSMO1*. Ген *FADS2* был также целевым геном для let-7c, а ген и *SQL* – для let-7c и miR-183. *FADS1* и *FADS2* участвуют в биосинтезе ненасыщенных жирных кислот. *SQL* кодирует фермент, который катализирует первый этап оксигенации в биосинтезе стеринов [Hicks et al., 2017].

Искусственная задержка процессов метаболического переключения посредством голодной выдержки в течение 48 часов у цыплят-бройлеров (Ross 708) опосредовала повышение уровня относительной экспрессии miR-454, miR-20b и miR-34a и снижение экспрессии miR-33 в тканях печени на 2 и 3 день после вылупления. Экспрессия целевых генов *MSMO1* и *GPT2* для miR-454, участвующих в биосинтезе холестерина и глюконеогенезе, соответственно снижалась, что, по мнению авторов, было связано с низким уровнем ферментов, необходимых для реализации процессов глюконеогенеза у суточных цыплят до момента первого приема корма, как источника для выработки глюкозы в организме [Hicks et al., 2019].

В других исследованиях по изучению профиля экспрессии miR-33 у 4-х недельных цыплят-бройлеров (Arbor Acres) была показана ее значимая роль в регуляции липидного обмена и энергетического гомеостаза путем негативного регулирования экспрессии генов *CROT* и *HADHB* в печени [Shao et al., 2019]. *CROT* и *HADHB* – ферменты, связывающие жирные кислоты с карнитином, а снижение активность этого ферментного комплекса приводит к накоплению липидов в печени [Dagher et al., 2021; Lin et al., 2021].

Информация о ряде наиболее значимых микроРНК, идентифицированных на разных стадиях эмбриогенеза и в разных тканях кур (белый леггорн), была обобщена и представлена в табл. 3.

Таблица 3

Сведения о некоторых значимых микроРНК, высоко экспрессируемых на разных стадиях эмбриогенеза кур (белый леггорн)

[Information on some significant microRNAs highly expressed at different stages of chicken (White Leghorn) embryogenesis]

Сутки инкубации	Метод определения	Всего микроРНК	Ткань	микроРНК	Число целевых генов*	Ссылка
E1	Illumina HiSeq Xten от Gene Denovo Biotechnology Co.	2459	эмбрион	miR-363-3p	854	[Liao et al., 2023]
E2				miR-26a-5p	941	
E3				miR-10a-5p	228	
E4				miR-199-5p	473	
E5						
E11	пиросеквенирование 454 Life Sciences	160	ткани тела эмбриона (без конечностей и внутренних органов)	mir-125b miR-133a miR-21 miR-140	389 351 1223 491	[Hicks et al., 2008]

Окончание табл. 3

Сутки инкубации	Метод определения	Всего микроРНК	Ткань	микроРНК	Число целевых генов*	Ссылка	
E18	секвенирование нового поколения (NGS)	111	абдоминальная жировая ткань	miR-451a	-	[Hicks, Liu, 2021]	
				miR-34a	296		
				miR-146b	165		
				miR-15a	1687		
E18 E20	Illumina HiSeq 2500.	134	печень	miR-18a	-	[Hicks et al., 2017]	
				miR-454	1057		
				miR-10b	11		
				miR-107	1105		
		134		miR-182	166		
				miR-183	500		
				let-7c	1145		
				miR-29a	688		

Примечание: *данные получены с использованием онлайн ресурса mirDB (<https://mirtab.org/index.html>).

Таким образом, микроРНК, вовлеченные в регуляцию метаболически важных генов и путей, связанных с липолизом, окислением липидов, липогенезом и метаболизмом глюкозы, динамически экспрессируются в различных органах и тканях на разных стадиях эмбриогенеза и в первые дни после вылупления цыплят, что указывает на их значимую роль во время метаболического переключения.

Заключение

Исследование процессов липогенеза и адипогенеза кур имеет важное значение как с экономической, так и с научной точки зрения. Эти процессы играют важную роль в накоплении и распределении жира в тканях тела курицы, тем самым повышая общее качество продуктов из птицы. Более того, изучение этих процессов дает ценную информацию о механизмах, лежащих в основе ожирения человека. Крайне важно изучать регуляторные механизмы, контролирующие липидный обмен во время эмбриогенеза кур, поскольку этот этап имеет решающее значение для определения количества жировых клеток, присутствующих в организме животного. Последующие фазы роста включают увеличение отложения жира исключительно за счет увеличения объема уже существующих жировых клеток, а не создания новых. На липидный обмен эмбриона влияют различные факторы, в том числе порода, пол, возраст и условия окружающей среды. Кроме того, куры обладают уникальными характеристиками, такими как наследственная гипергликемия и утрата геномных локусов пяти основных адипокинов млекопитающих. Поэтому изучение вопросов регуляции липидного обмена в период эмбриогенеза кур, охватывающих роль транскриptionных факторов, микроРНК и генов, а также их взаимодействие, имеет большое значение и предоставит ценные знания в этой области.

Список источников

- Бессарабов Б.Ф., Крыканов А.А., Киселев А.Л. Инкубация яиц сельскохозяйственной птицы: учеб. пособие для СПО. СПб.: Лань, 2021. 160 с.
- Челнокова М., Сулейманов Ф., Челноков А. Синергетическое воздействие переменной температуры и красного светодиодного освещения во время инкубации на рост, метаболизм куриных эмбрионов и качество суточных цыплят яичного кросса // Развитие агропромышленного комплекса на основе современных научных достижений и цифровых технологий: материалы Всерос.науч.-практ. конф. Великие Луки, 2022. С. 149–152.
- Abdalla B.A. et al. Genomic insights into the multiple factors controlling abdominal fat deposition in a chicken model // Front Genet. 2018. Vol. 9. P. 262. DOI: 10.3389/fgene.2018.00262. EDN: SGUUEP.
- Agbu P., Carthew R.W. MicroRNA-mediated regulation of glucose and lipid metabolism // Nature reviews Molecular cell biology. 2021. Vol. 22, № 6. P. 425–438. DOI: 10.1038/s41580-021-00354-w. EDN: UJSSMA.

5. Ailhaud G., Grimaldi P., Negrel R. Cellular and molecular aspects of adipose tissue development // Annual review of nutrition. 1992. Vol. 12, № 1. P. 207–233. DOI: 10.1146/annurev.nu.12.070192.001231.
6. Bartel D.P. microRNAs: Genomics, Biogenesis, Mechanism, and Function // Cell. 2004. Vol. 116. P. 281–297. DOI: 10.1016/S0092-8674(04)00045-5. EDN: MFRRCB.
7. Birsoy K., Chen Z., Friedman J. Transcriptional regulation of adipogenesis by KLF4 // Cell metabolism. 2008. Vol. 7, № 4. P. 339–347. DOI: 10.1016/j.cmet.2008.02.001.
8. Braun E.J., Sweazea K.L. Glucose regulation in birds // Comparative Biochemistry and Physiology. Part B: Biochemistry and Molecular Biology. 2008. Vol. 151, № 1. P. 1–9. DOI: 10.1016/j.cbpb.2008.05.007.
9. Burley R.W., Evans A.J., Pearson J.A. Molecular aspects of the synthesis and deposition of hens' egg yolk with special reference to low density lipoprotein // Poultry science. 1993. Vol. 72, № 5. P. 850–855. DOI: 10.3382/ps.0720850.
10. Burt D.W. Emergence of the chicken as a model organism: implications for agriculture and biology // Poultry science. 2007. Vol. 86, № 7. P. 1460–1471. DOI: 10.1093/ps/86.7.1460. EDN: ESKKDE.
11. Chen P. et al. Developmental regulation of adipose tissue growth through hyperplasia and hypertrophy in the embryonic Leghorn and broiler // Poultry science. 2014. Vol. 93, № 7. P. 1809–1817. DOI: 10.3382/ps.2013-03816.
12. Eresheim C. et al. Expression of microsomal triglyceride transfer protein in lipoprotein-synthesizing tissues of the developing chicken embryo // Biochimie. 2014. Vol. 101. P. 67–74. DOI: 10.1016/j.biuchi.2013.12.020.
13. Cogburn L.A. et al. Transcriptional profiling of liver during the critical embryo-to-hatching transition period in the chicken (*Gallus gallus*) // BMC genomics. 2018. Vol. 19. P. 1–37. DOI: 10.1186/s12864-018-5080-4.
14. Cui H. et al. Identification of differentially expressed genes and pathways for intramuscular fat metabolism between breast and thigh tissues of chickens // BMC genomics. 2018. Vol. 19. P. 1–9. DOI: 10.1186/s12864-017-4292-3.
15. Cui H. et al. A selected population study reveals the biochemical mechanism of intramuscular fat deposition in chicken meat // Journal of Animal Science and Biotechnology. 2022. Vol. 13, № 1. P. 54. DOI: 10.1186/s40104-022-00705-3.
16. Dagher R., Massie R., Gentil B.J. MTP deficiency caused by HADHB mutations: Pathophysiology and clinical manifestations // Molecular Genetics and Metabolism. 2021. Vol. 133, № 1. P. 1–7. DOI: 10.1016/j.ymgme.2021.03.010. EDN: GVBWNF.
17. Đaković N. et al. The loss of adipokine genes in the chicken genome and implications for insulin metabolism // Molecular biology and evolution. 2014. Vol. 31, № 10. P. 2637–2646. DOI: 10.1093/molbev/msu208. EDN: URQELL.
18. Darnell D.K. et al. MicroRNA expression during chick embryo development // Developmental Dynamics. 2006. Vol. 235, № 11. P. 3156–3165. DOI: 10.1002/dvdy.20956.
19. Dayan J. et al. Incubation Temperature Affects Yolk Utilization through Changes in Expression of Yolk Sac Tissue Functional Genes // Poultry science. 2020. Vol. 99. P. 6128–6138. DOI: 10.1016/j.psj.2020.07.037. EDN: VHRIZP.
20. De Oliveira J.E., Uni Z., Ferket P.R. Important metabolic pathways in poultry embryos prior to hatch // World's Poultry Science Journal. 2008. Vol. 64, № 4. P. 488–499. DOI: 10.1017/S0043933908000160.
21. Dridi S. et al. The regulation of stearoyl-CoA desaturase gene expression is tissue specific in chickens // Journal of Endocrinology. 2007. Vol. 192, № 1. P. 229–236. DOI: 10.1677/JOE-06-0070.
22. Feast M. et al. The effect of temporary reductions in incubation temperature on growth characteristics and lipid utilisation in the chick embryo // The Journal of Anatomy. 1998. Vol. 193, № 3. P. 383–390. DOI: 10.1046/j.1469-7580.1998.19330383.x.
23. Fu C.Y. et al. Supplementing conjugated linoleic acid in breeder hens diet increased conjugated linoleic acid incorporation in liver and alters hepatic lipid metabolism in chick offspring // British Journal of Nutrition. 2022. Vol. 127, № 10. P. 1443–1454. DOI: 10.1017/S0007114521000763. EDN: ZCRXNO.
24. Guo L. et al. Comparison of adipose tissue cellularity in chicken lines divergently selected for fatness // Poultry Science. 2011. Vol. 90, № 9. P. 2024–2034. DOI: 10.3382/ps.2010-00863.
25. Hicks J.A., Tembhurne P., Liu H.C. MicroRNA expression in chicken embryos // Poultry science. 2008. Vol. 87, № 11. P. 2335–2343. DOI: 10.3382/ps.2008-00114.
26. Hicks J.A., Porter T.E., Liu H.C. Identification of microRNAs controlling hepatic mRNA levels for metabolic genes during the metabolic transition from embryonic to posthatch development in the chicken // BMC genomics. 2017. Vol. 18. P. 1–15. DOI: 10.1186/s12864-017-4096-5. EDN: VSRSIK.
27. Hicks J.A. et al. Delayed feeding alters transcriptional and post-transcriptional regulation of hepatic metabolic pathways in peri-hatch broiler chicks // Genes. 2019. Vol. 10, № 4. Art. 272. DOI: 10.3390/genes10040272.
28. Hicks J.A., Liu H.C. Expression Signatures of microRNAs and Their Targeted Pathways in the Adipose Tissue of Chickens during the Transition from Embryonic to Post-Hatch Development // Genes. 2021. Vol. 12, № 2. Art. 196. DOI: 10.3390/genes12020196. EDN: BDYWBB.

29. Huang H.Y. et al. Integrated analysis of microRNA and mRNA expression profiles in abdominal adipose tissues in chickens // *Scientific reports*. 2015. Vol. 5, № 1. Art. 16132. DOI: 10.1038/srep16132.
30. Iraqi E. et al. Effect of thermal manipulation on embryonic development, hatching process, and chick quality under heat-stress conditions // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103, № 1. Art. 103257. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103257. EDN: BCKCQE.
31. Jo J. et al. Hypertrophy and/or hyperplasia: dynamics of adipose tissue growth // *PLoS computational biology*. 2009. Vol. 5, № 3. Art. e1000324. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1000324.
32. Kotagama K., McJunkin K. Recent advances in understanding microRNA function and regulation in *C. elegans* // *Seminars in Cell & Developmental Biology*. Academic Press. 2024. Vol. 154. P. 4–13. DOI: 10.1016/j.semcdb.2023.03.011. EDN: GBNWFJ.
33. Lee R.C., Feinbaum R.L., Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene lin-4 encodes small RNAs with antisense complementarity to lin-14 // *Cell*. 1993. Vol. 75. P. 843–854.
34. Li H., Li Z., Liu X. An overall view of the regulation of hepatic lipid metabolism in chicken revealed by new-generation sequencing // *Poultry Science*. IntechOpen, London, UK. 2017. P. 133–147. DOI: 10.5772/64970.
35. Li X. et al. A novel candidate gene CLN8 regulates fat deposition in avian // *Journal of Animal Science and Biotechnology*. 2023. Vol. 14, № 1. Art. 70. DOI: 10.1186/s40104-023-00864-x. EDN: MXIHYQ.
36. Liao L. et al. Exploring the role of miRNAs in early chicken embryonic development and their significance // *Poultry Science*. 2023. Vol. 102, № 12. Art. 103105. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103105. EDN: TPKPDP.
37. Lin X. et al. MicroRNA 33 Potentially Participates in the Development of Goose Fatty Liver via Its Target Gene CROT // *Research Square*. 2021. 19 February. Preprint (Version 1). DOI: 10.21203/rs.3.rs-210181/v1.
38. Liu J. et al. Protein profiles for muscle development and intramuscular fat accumulation at different post-hatching ages in chickens // *PLoS One*. 2016. Vol. 11, № 8. Art. e0159722. DOI: 10.1371/journal.pone.0159722.
39. Liu J. et al. Dynamic transcriptomic analysis of breast muscle development from the embryonic to post-hatching periods in chickens // *Frontiers in Genetics*. 2020a/b. Vol. 10. Art. 1308. DOI: 10.3389/fgene.2019.01308. EDN: UDSOLP.
40. Liu R. et al. Uncovering the embryonic development-related proteome and metabolome signatures in breast muscle and intramuscular fat of fast-and slow-growing chickens // *BMC genomics*. 2017. Vol. 18. P. 1–15. DOI: 10.1186/s12864-017-4150-3. EDN: LLIXBO.
41. Liu Y. et al. Developmental changes in hepatic lipid metabolism of chicks during the embryonic periods and the first week of posthatch // *Poultry Science*. 2020a/b. Vol. 99, № 3. P. 1655–1662. DOI: 10.1016/j.psj.2019.11.004. EDN: FYGLFY.
42. Lu Z. et al. Increased fat synthesis and limited apolipoprotein B cause lipid accumulation in the liver of broiler chickens exposed to chronic heat stress // *Poultry Science*. 2019. Vol. 98, № 9. P. 3695–3704. DOI: 10.3382/ps/pez056.
43. Luo L., Liu M. Adipose tissue in control of metabolism // *Journal of endocrinology*. 2016. Vol. 231, № 3. P. R77–R99. DOI: 10.1530/JOE-16-0211.
44. Mauvoisin D. et al. Role of the PI3-kinase/mTor path way in the regulation of the stearoyl CoA desaturase (SCD1) gene expression by insulin in liver. // *Journal of cell communication and signaling*. 2007. Vol 1. P. 113–125. DOI: 10.1007/s12079-007-0011-1. EDN: LENMIK.
45. Moran E.T.Jr. Nutrition of the developing embryo and hatchling // *Poultry science*. 2007. Vol. 86, № 5. P. 1043–1049. DOI: 10.1093/ps/86.5.1043.
46. Munyaneza J.P. et al. Genome-wide association studies of meat quality traits in chickens: a review // *Korean Journal of Agricultural Science*. 2022. Vol. 49, № 3. P. 407–420. DOI: 10.7744/kjoas.20220029. EDN: NLLTIU.
47. Nematbakhsh S. et al. Molecular regulation of lipogenesis, adipogenesis and fat deposition in chicken // *Genes*. 2021. Vol. 12, № 3. Art. 414. DOI: 10.3390/genes12030414. EDN: NOOUTB.
48. Nimpf J., Radosavljevic M., Schneider W.J. Specific postendocytic proteolysis of apolipoprotein B in oocytes does not abolish receptor recognition // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1989. Vol. 86, № 3. P. 906–910. DOI: 10.1073/pnas.86.3.906.
49. Noble R.C., Cocchi M. Lipid metabolism and the neonatal chicken // *Progress in lipid research*. 1990. Vol. 29, № 2. P. 107–140.
50. Novák J. et al. Mechanistic role of microRNAs in coupling lipid metabolism and atherosclerosis // *microRNA: Basic Science: From Molecular Biology to Clinical Practice*. 2015. P. 79–100. DOI: 10.1007/978-3-319-22380-3_5. EDN: WRRTTP.
51. Pan R. et al. Weighted single-step GWAS identified candidate genes associated with carcass traits in a Chinese yellow-feathered chicken population // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103, № 2. Art. 103341. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103341. EDN: XMNCNX.
52. Pasquinelli A.E. et al. Conservation of the sequence and temporal expression of let-7 heterochronic regulatory RNA // *Nature*. 2000. Vol. 408. P. 86–89. DOI: 10.1038/35040556.

53. Peebles E.D. et al. Effects of incubational humidity and hen age on embryo composition in broiler hatching eggs from young breeders // *Poultry Science*. 2001a/b. Vol. 80, № 9. P. 1299–1304. DOI: 10.1093/ps/80.9.1299.
54. Peebles E.D. et al. Breeder age influences embryogenesis in broiler hatching eggs // *Poultry Science*. 2001a/b. Vol. 80, № 3. P. 272–277. DOI: 10.1093/ps/80.3.272.
55. Peng M. et al. Proteomics reveals changes in hepatic proteins during chicken embryonic development: an alternative model to study human obesity // *BMC genomics*. 2018. Vol. 19. P. 1–15. DOI: 10.1186/s12864-017-4427-6. EDN: PAOKEZ.
56. Petit A. et al. Ontogeny of hepatic metabolism in two broiler lines divergently selected for the ultimate pH of the Pectoralis major muscle // *BMC genomics*. 2024. Vol. 25, № 1. Art. 438. DOI: 10.1186/s12864-024-10323-0. EDN: TXTBHY.
57. Pitel F. et al. Is there a leptin gene in the chicken genome? Lessons from phylogenetics, bioinformatics and genomics // *General and comparative endocrinology*. 2010. Vol. 167, № 1. P. 1–5. DOI: 10.1016/j.ygcen.2009.10.006.
58. Proszkowiec-Weglarcz M., Richards M.P. Expression and activity of the 5'-adenosine monophosphate-activated protein kinase pathway in selected tissues during chicken embryonic development // *Poultry science*. 2009. Vol. 88, № 1. P. 159–178. DOI: 10.3382/ps.2008-00262.
59. Qiu F. et al. Lower expression of SLC27A1 enhances intramuscular fat deposition in chicken via down-regulated fatty acid oxidation mediated by CPT1A // *Frontiers in physiology*. 2017. Vol. 8. Art. 449. DOI: 10.3389/fphys.2017.00449.
60. Schneider W.J. Low density lipoprotein receptor relatives in chicken ovarian follicle and oocyte development // *Cytogenetic and Genome Research*. 2007. Vol. 117, № 1–4. P. 248–255. DOI: 10.1159/000103186.
61. Shao F. et al. Expression of miR-33 from an SREBP2 intron inhibits the expression of the fatty acid oxidation-regulatory genes CROT and HADHB in chicken liver // *British poultry science*. 2019. Vol. 60, № 2. P. 115–124. DOI: 10.1080/00071668.2018.1564242.
62. Shen N. et al. Liver proteomics analysis reveals the differentiation of lipid mechanism and antioxidant enzyme activity during chicken embryonic development // *International Journal of Biological Macromolecules*. 2023. № 253. Art. 127417. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2023.127417. EDN: PTIMVY.
63. Simon J. Chicken as a useful species for the comprehension of insulin action // *Critical Reviews in Poultry Biology*. 1989. Vol. 2. P. 121–148.
64. Speake B.K., Murray A.M., Noble R.C. Transport and transformations of yolk lipids during development of the avian embryo // *Progress in lipid research*. 1998. Vol. 37, № 1. P. 1–32. DOI: 10.1016/S0163-7827(97)00012-X. EDN: XLLYFF.
65. Strittmatter P. Purification and properties of rat liver microsomal stearyl coenzyme A desaturase // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 1974. Vol. 71, № 11. P. 4565–4569. DOI: 10.1073/pnas.71.11.4565.
66. Sweazea K.L. Revisiting glucose regulation in birds—a negative model of diabetes complications // *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. 2022. Vol. 262. Art. 110778. DOI: 10.1016/j.cpb.2022.110778. EDN: FYJGJM.
67. Tarugi P. et al. Absence of apolipoprotein B-48 in the chick, *Gallus domesticus* // *Journal of Lipid Research*. 1990. Vol. 31, № 3. P. 417–427. DOI: 10.1016/S0022-2275(20)43164-5.
68. Tian J. et al. A single nucleotide polymorphism of chicken acetyl-CoA carboxylase A gene associated with fatness traits // *Animal Biotechnology*. 2009. Vol. 21, № 1. P. 42–50. DOI: 10.1080/10495390903347009.
69. Tian W. et al. Chromatin interaction responds to breast muscle development and intramuscular fat deposition between Chinese indigenous chicken and fast-growing broiler // *Frontiers in cell and developmental biology*. 2021. Vol. 9. Art. 782268. DOI: 10.3389/fcell.2021.782268. EDN: YPEGXN.
70. Tona K. et al. Chicken incubation conditions: role in embryo development, physiology and adaptation to the post-hatch environment // *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 13. Art. 895854. DOI: 10.3389/fphys.2022.895854.
71. van der Wagt I. et al. A review on yolk sac utilization in poultry // *Poultry Science*. 2020. Vol. 99, № 4. P. 2162–2175. DOI: 10.1016/j.psj.2019.11.041. EDN: YQXRUE.
72. Wang G. et al. Factors affecting adipose tissue development in chickens: A review // *Poultry science*. 2017. Vol. 96, № 10. P. 3687–3699. DOI: 10.3382/ps/pex184.
73. Wang P. et al. Activation of skeletal ChREBP-mediated de novo lipogenesis increases intramuscular fat content in chickens // *Animal Nutrition*. 2024. Vol. 18. P. 107–118. DOI: 10.1016/j.aninu.2024.04.006. EDN: BMLWNS.
74. Wei W. et al. Identification of central regulators related to abdominal fat deposition in chickens based on weighted gene co-expression network analysis // *Poultry Science*. 2024. Vol. 103, № 3. Art. 103436. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103436.

75. Xing S. et al. RNA-seq analysis reveals hub genes involved in chicken intramuscular fat and abdominal fat deposition during development // *Frontiers in Genetics*. 2020. Vol. 11. Art. 1009. DOI: 10.3389/fgene.2020.01009. EDN: USUWEE.
76. Xing S. et al. Time course transcriptomic study reveals the gene regulation during liver development and the correlation with abdominal fat weight in chicken // *Frontiers in Genetics*. 2021. Vol. 12. Art. 723519. DOI: 10.3389/fgene.2021.723519. EDN: HSFTGH.
77. Yadgary L. et al. Yolk sac nutrient composition and fat uptake in late-term embryos in eggs from young and old broiler breeder hens // *Poultry Science*. 2010. Vol. 89, № 11. P. 2441–2452. DOI: 10.3382/ps.2010-00681.
78. Zhang H. et al. Haplotype-based genome-wide association studies for carcass and growth traits in chicken // *Poultry science*. 2020. Vol. 99, № 5. P. 2349–2361. DOI: 10.1016/j.psj.2020.01.009. EDN: MTLHYM.
79. Zhang X. et al. Characterization of the chicken melanocortin 5 receptor and its potential role in regulating hepatic glucolipid metabolism // *Frontiers in Physiology*. 2022. Vol. 13. Art. 917712. DOI: 10.3389/fphys.2022.917712. EDN: CRJQVM.
80. Zhu J. et al. RNA sequencing identifies key genes involved in intramuscular fat deposition in chickens at different developmental stages // *BMC genomics*. 2024. Vol. 25, № 1. Art. 219. DOI: 10.1186/s12864-023-09819-y. EDN: IOHCIA.

References

1. Bessarabov B.F., Krykanov A.A., Kiselev A.L. *Inkubacija jaic sel'skochozjajstvennoj pticy* [Incubation of poultry eggs: a training manual for vocational training]. St-Peterburg, Lan' Publ., 2021. 160 p. (In Russ.).
2. Chelnokova M.I., Sulejmanov F.I., Chelnokov A.A. [The synergistic effect of variable temperature and red LED lighting during incubation on the growth, metabolism of chicken embryos and the quality of day-old egg-cross chick]. *Rossijskaja sel'skochozjajstvennaja nauka*. No. 6 (2022): pp. 51-56. (In Russ.).
3. Abdalla B.A., Chen J., Nie Q.H., Zhang X.Q. Genomic insights into the multiple factors controlling abdominal fat deposition in a chicken model. *Front Genet*. V. 9 (2018): p. 262. DOI: 10.3389/fgene.2018.00262
4. Agbu P., Carthew R.W. MicroRNA-mediated regulation of glucose and lipid metabolism. *Nature reviews Molecular cell biology*. V. 22, No. 6. (2021); pp. 425-438. DOI: 10.1038/s41580-021-00354-w
5. Ailhaud G., Grimaldi P., Negrel R. Cellular and molecular aspects of adipose tissue development. *Annual review of nutrition*. V. 12, No. 1 (1992): pp. 207-233. DOI: 10.1146/annurev.nu.12.070192.001231
6. Bartel D.P. microRNAs: Genomics, Biogenesis, Mechanism, and Function. *Cell*. V. 116 (2004): pp. 281-297. DOI: 10.1016/S0092-8674(04)00045-5
7. Birsoy K., Chen Z., Friedman J. Transcriptional regulation of adipogenesis by KLF4. *Cell metabolism*. V. 7, No. 4 (2008): pp. 339-347. DOI: 10.1016/j.cmet.2008.02.001
8. Braun E.J., Sweazea, K.L. Glucose regulation in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*. V. 151. No. 1 (2008): pp. 1-9. DOI: 10.1016/j.cbpb.2008.05.007
9. Burley R.W., Evans A.J., Pearson J.A. Molecular aspects of the synthesis and deposition of hens' egg yolk with special reference to low density lipoprotein. *Poultry science*. V. 72, No. 5 (1993): pp. 850-855. DOI: 10.3382/ps.0720850
10. Burt D.W. Emergence of the chicken as a model organism: implications for agriculture and biology. *Poultry science*. V. 86, No. 7 (2007): pp. 1460-1471. DOI: 10.1093/ps/86.7.1460
11. Chen P., Suh Y., Choi Y.M., Shin S., Lee K. Developmental regulation of adipose tissue growth through hyperplasia and hypertrophy in the embryonic Leghorn and broiler. *Poultry science*. V. 93, No. 7 (2014): pp. 1809-1817. DOI: 10.3382/ps.2013-03816
12. Eresheim C., Plieschnig J., Ivessa N.E., Schneider W.J., Hermann M. Expression of microsomal triglyceride transfer protein in lipoprotein-synthesizing tissues of the developing chicken embryo. *Biochimie*. V. 101 (2014): pp. 67-74. DOI: 10.1016/j.biochi.2013.12.020
13. Cogburn L.A., Trakooljul N., Chen C., Huang H., Wu C.H., Carré W., Wang X., White, H.B. Transcriptional profiling of liver during the critical embryo-to-hatchling transition period in the chicken (*Gallus gallus*). *BMC genomics*. V. 19 (2018): pp. 1-37. DOI: 10.1186/s12864-018-5080-4
14. Cui H., Zheng M., Zhao G., Liu R., Wen J. Identification of differentially expressed genes and pathways for intramuscular fat metabolism between breast and thigh tissues of chickens. *BMC genomics*. V. 19 (2018): pp. 1-9. DOI: 10.1186/s12864-017-4292-3
15. Cui H., Liu L., Liu X., Wang Y., Luo N., Tan X., Zhu Y., Liu R., Zhao G., Wen J. A selected population study reveals the biochemical mechanism of intramuscular fat deposition in chicken meat. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. V. 13, No. 1 (2022): p. 54. DOI: 10.1186/s40104-022-00705-3
16. Dagher R., Massie R., Gentil B.J. MTP deficiency caused by HADHB mutations: Pathophysiology and clinical manifestations. *Molecular Genetics and Metabolism*. V. 133, No. 1 (2021): pp. 1-7. DOI: 10.1016/j.ymgme.2021.03.010

17. Đaković N., Térézol M., Pitel F., Maillard V., Elis S., Leroux S., Lagarrigue S., Gondret F., Klopp Ch., Baeza E., Duclos M.J., Crollius H.R., Monget P. The loss of adipokine genes in the chicken genome and implications for insulin metabolism. *Molecular biology and evolution*. V. 31, No. 10 (2014): pp. 2637-2646. DOI: 10.1093/molbev/msu208
18. Darnell D.K., Kaur S., Stanislaw S., Konieczka J.K., Yatskievych T.A., Antin P.B. MicroRNA expression during chick embryo development. *Developmental Dynamics*. V. 235, No. 11 (2006): pp. 3156-3165. DOI: 10.1002/dvdy.20956
19. Dayan J., Reicher N., Melkman-Zehavi T., Uni Z. Incubation Temperature Affects Yolk Utilization through Changes in Expression of Yolk Sac Tissue Functional Genes. *Poultry Science*. V. 99, No. 11 (2020): pp. 6128-6138. DOI: 10.1016/j.psj.2020.07.037
20. De Oliveira J.E., Uni Z., Ferker P.R. Important metabolic pathways in poultry embryos prior to hatch. *World's Poultry Science Journal*. V. 64, No. 4. (2008); pp. 488-499. DOI: 10.1017/S0043933908000160
21. Dridi S., Taouis M., Gertler A., Decuypere E., Buyse J. The regulation of stearoyl-CoA desaturase gene expression is tissue specific in chickens. *Journal of Endocrinology*. V. 192, No. 1 (2007): pp. 229-236. DOI: 10.1677/JOE-06-0070
22. Feast M., Noble R. C., Speake B. K., Ferguson M. W. J. The effect of temporary reductions in incubation temperature on growth characteristics and lipid utilisation in the chick embryo. *The Journal of Anatomy*. V. 193, No. 3 (1998): pp. 383-390. DOI: 10.1046/j.1469-7580.1998.19330383.x
23. Fu C. Y., Zhang Y., Wang W.B., Shi T.H., Liu X.L., Wei X.F., Yan P.P. Supplementing conjugated linoleic acid in breeder hens diet increased conjugated linoleic acid incorporation in liver and alters hepatic lipid metabolism in chick offspring. *British Journal of Nutrition*. V. 127, No. 10 (2022): pp. 1443-1454. DOI: 10.1017/S0007114521000763
24. Guo L., Sun B., Shang Z., Leng L., Wang Y., Wang N., Li H. Comparison of adipose tissue cellularity in chicken lines divergently selected for fatness. *Poultry Science*. V. 90, No. 9 (2011): pp. 2024-2034. DOI: 10.3382/ps.2010-00863
25. Hicks J.A., Tembhurne P., Liu H.C. MicroRNA expression in chicken embryos. *Poultry science*. V. 87, No. 11 (2008): pp. 2335-2343. DOI: 10.3382/ps.2008-00114
26. Hicks J.A., Porter T.E., Liu H.C. Identification of microRNAs controlling hepatic mRNA levels for metabolic genes during the metabolic transition from embryonic to posthatch development in the chicken. *BMC genomics*. V. 18 (2017): pp. 1-15. DOI: 10.1186/s12864-017-4096-5
27. Hicks J.A., Porter T.E., Sunny N.E., Liu H.C. Delayed feeding alters transcriptional and post-transcriptional regulation of hepatic metabolic pathways in peri-hatch broiler chicks. *Genes*. V. 10, No. 4 (2019). Art. 272. DOI: 10.3390/genes10040272
28. Hicks J.A., Liu H.C. Expression Signatures of microRNAs and Their Targeted Pathways in the Adipose Tissue of Chickens during the Transition from Embryonic to Post-Hatch Development. *Genes*. V. 12, No. 2 (2021). Art. 196. DOI: 10.3390/genes12020196
29. Huang H.Y., Liu R.R., Zhao G.P., Li Q.H., Zheng M.Q., Zhang J.J., Li S.F., Liang Z., Wen J. Integrated analysis of microRNA and mRNA expression profiles in abdominal adipose tissues in chickens. *Scientific reports*. V. 5, No. 1 (2015). Art. 16132. DOI: 10.1038/srep16132
30. Iraqi E., Hady A.A., Elsayed N., Khalil H., El-Saadany A., El-Sabrout K. Effect of thermal manipulation on embryonic development, hatching process, and chick quality under heat-stress conditions. *Poultry Science*. V. 103, No. 1 (2024). Art. 103257. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103257
31. Jo J., Gavrilova O., Pack S., Jou W., Mullen S., Sumner A.E., Cushman S.W., Periwal V. Hypertrophy and/or hyperplasia: dynamics of adipose tissue growth. *PLoS computational biology*. V. 5, No. 3 (2009). Art. e1000324. DOI: 10.1371/journal.pcbi.1000324
32. Kotagama K., McJunkin K. Recent advances in understanding microRNA function and regulation in *C. elegans*. *Seminars in Cell & Developmental Biology*. V. 154. (2024): pp. 4-13. DOI: 10.1016/j.semcdb.2023.03.011
33. Lee R.C., Feinbaum R.L., Ambros V. The *C. elegans* heterochronic gene lin-4 encodes small RNAs with antisense complementarity to lin-14. *Cell*. V. 75 (1993): pp. 843-854. DOI: 10.1016/0092-8674(93)90529-y
34. Li H., Li Z., Liu X. An overall view of the regulation of hepatic lipid metabolism in chicken revealed by new-generation sequencing. *Poultry Science. IntechOpen. London, UK*, 2017. pp. 133-147. DOI: 10.5772/64970
35. Li X., Zhang F., Sun Y., Sun D., Yang F., Liu Y., Hou Z. A novel candidate gene CLN8 regulates fat deposition in avian. *Journal of Animal Science and Biotechnology*. V. 14, No. 1 (2023). Art. 70. DOI: 10.1186/s40104-023-00864-x
36. Liao L., Yao Z., Kong J., Zhang X., Li H., Chen W., Xie Q. Exploring the role of miRNAs in early chicken embryonic development and their significance. *Poultry Science*. V. 102, No. 12 (2023). Art. 103105. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103105

37. Lin X., Xing Y., Zhang Y., Dong B., Wang J., Geng T., Zhao M., Gong D., Zheng Y., Liu L. MicroRNA 33 Potentially Participates in the Development of Goose Fatty Liver via Its Target Gene CROT. *Research Square*. PREPRINT (Version 1) (19.02.2021). DOI: 10.21203/rs.3.rs-210181/v1
38. Liu J., Fu R., Liu R., Zhao G., Zheng M., Cui H., Song J., Wang J., Wen J. Protein profiles for muscle development and intramuscular fat accumulation at different post-hatching ages in chickens. *PLoS One*. V. 11, No. 8 (2016). Art. e0159722. DOI: 10.1371/journal.pone.0159722
39. Liu J., Lei Q., Li F., Zhou Y., Gao J., Liu W., Han H., Cao D. Dynamic transcriptomic analysis of breast muscle development from the embryonic to post-hatching periods in chickens. *Frontiers in Genetics*. V. 10 (2020a/b). Art. 1308. DOI: 10.3389/fgene.2019.01308
40. Liu R., Wang H., Liu J., Wang J., Zheng M., Tan X., Xing S., Cui H., Li Q., Zhao G., Wen J. Uncovering the embryonic development-related proteome and metabolome signatures in breast muscle and intramuscular fat of fast-and slow-growing chickens. *BMC genomics*. V. 18 (2017): pp. 1-15. DOI: 10.1186/s12864-017-4150-3
41. Liu Y., Zhou J., Musa B. B., Khawar H., Yang X., Cao Y., Yang X. Developmental changes in hepatic lipid metabolism of chicks during the embryonic periods and the first week of posthatch. *Poultry Science*. V. 99, No. 3 (2020a/b): pp. 1655-1662. DOI: 10.1016/j.psj.2019.11.004
42. Lu Z., He X.F., Ma B.B., Zhang L., Li J.L., Jiang Y., Zhou G.H., Gao F. Increased fat synthesis and limited apolipoprotein B cause lipid accumulation in the liver of broiler chickens exposed to chronic heat stress. *Poultry Science*. V. 98, No. 9 (2019): pp. 3695-3704. DOI: 10.3382/ps/pez056
43. Luo L., Liu M. Adipose tissue in control of metabolism. *Journal of endocrinology*. V. 231, No. 3 (2016): pp. R77-R99. DOI: 10.1530/JOE-16-0211
44. Mauvoisin D., Rocque G., Arfa O., Radenne A., Boissier P., Mounier C. Role of the PI3-kinase/mTor pathway in the regulation of the stearoyl CoA desaturase (SCD1) gene expression by insulin in liver. *Journal of cell communication and signaling*. V. 1 (2007): pp. 113-125. DOI: 10.1007/s12079-007-0011-1
45. Moran Jr. E. T. Nutrition of the developing embryo and hatchling. *Poultry science*. V. 86, No. 5 (2007): pp. 1043-1049. DOI: 10.1093/ps/86.5.1043
46. Munyaneza J.P., Ediriweera T.K., Kim M., Cho E., Jang A., Choo H.J., Lee J.H. Genome-wide association studies of meat quality traits in chickens: a review. *Korean Journal of Agricultural Science*. V. 49, No. 3 (2022): pp. 407-420. DOI: 10.7744/kjoas.20220029
47. Nematbakhsh S., Pei C., Selamat J., Nordin N., Idris L.H., Abdull Razis A.F. Molecular regulation of lipogenesis, adipogenesis and fat deposition in chicken. *Genes*. V. 12, No. 3 (2021). Art. 414. DOI: 10.3390/genes12030414
48. Nimpf J., Radosavljevic M., Schneider W.J. Specific postendocytic proteolysis of apolipoprotein B in oocytes does not abolish receptor recognition. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 86, No. 3 (1989): pp. 906-910. DOI: 10.1073/pnas.86.3.906
49. Noble R.C., Cocchi M. Lipid metabolism and the neonatal chicken. *Progress in lipid research*. V. 29, No. 2 (1990): pp. 107-140.
50. Novák J., Olejníčková V., Tkáčová N., Santulli G. Mechanistic role of microRNAs in coupling lipid metabolism and atherosclerosis. *microRNA: Basic Science: From Molecular Biology to Clinical Practice*. (2015): pp. 79-100. DOI: 10.1007/978-3-319-22380-3_5
51. Pan R., Qi L., Xu Z., Zhang D., Nie Q., Zhang X., Luo W. Weighted single-step GWAS identified candidate genes associated with carcass traits in a Chinese yellow-feathered chicken population. *Poultry Science*. V. 103, No. 2 (2024). Art. 103341. DOI: 10.1016/j.psj.2023.103341
52. Pasquinelli A.E., Reinhart B.J., Slack F., Martindale M.Q., Kuroda M.I., Maller B., Hayward D.C., Ball E.E., Degnan B., Muller P., Spring J., Srinivasan A., Fishman M., Finnerty J., Corbo J., Levine M., Leahy P., Davidson E., Ruvkun G. Conservation of the sequence and temporal expression of let-7 heterochronic regulatory RNA. *Nature*. V. 408 (2000): pp. 86-89. DOI: 10.1038/35040556
53. Peebles E.D., Burnham M.R., Gardner C.W., Brake J., Bruzual J.J., Gerard P.D. Effects of incubational humidity and hen age on embryo composition in broiler hatching eggs from young breeders. *Poultry Science*. V. 80, No. 9 (2021a/b): pp. 1299-1304. DOI: 10.1093/ps/80.9.1299
54. Peebles E.D., Doyle S.M., Zumwalt C.D., Gerard P.D., Latour M.A., Boyle C.R., Smith T.W. Breeder age influences embryogenesis in broiler hatching eggs. *Poultry Science*. V. 80, No. 3 (2001 a/b): pp. 272-277. DOI: 10.1093/ps/80.3.272
55. Peng M., Li S., He Q., Zhao J., Li L., Ma H. Proteomics reveals changes in hepatic proteins during chicken embryonic development: an alternative model to study human obesity. *BMC genomics*. V. 19 (2018): pp. 1-15. DOI: 10.1186/s12864-017-4427-6
56. Petit A., Tesseraud S., Collin A., Couroussé N., Berri C., Bihan-Duval E. L., Métayer-Coustard S. Ontogeny of hepatic metabolism in two broiler lines divergently selected for the ultimate pH of the Pectoralis major muscle. *BMC genomics*. V. 25, No. 1 (2024). Art. 438. DOI: 10.1186/s12864-024-10323-0

57. Pitel F., Faraut T., Bruneau G., Monget P. Is there a leptin gene in the chicken genome? Lessons from phylogenetics, bioinformatics and genomics. *General and comparative endocrinology*. V. 167, No. 1 (2010): pp. 1-5. DOI: 10.1016/j.ygenc.2009.10.006
58. Proszkowiec-Weglarcz M., Richards M.P. Expression and activity of the 5'-adenosine monophosphate-activated protein kinase pathway in selected tissues during chicken embryonic development. *Poultry science*. V. 88, No. 1 (2009): pp. 159-178. DOI: 10.3382/ps.2008-00262
59. Qiu F., Xie L., Ma J.E., Luo W., Zhang L., Chao Z., Chen S., Nie Q., Lin Z., Zhang X. Lower expression of SLC27A1 enhances intramuscular fat deposition in chicken via down-regulated fatty acid oxidation mediated by CPT1A. *Frontiers in physiology*. V. 8 (2017). Art. 449. DOI: 10.3389/fphys.2017.00449
60. Schneider W.J. Low density lipoprotein receptor relatives in chicken ovarian follicle and oocyte development. *Cytogenetic and Genome Research*. V. 117, No. 1-4 (2007): pp. 248-255. DOI: 10.1159/000103186
61. Shao F., Wang X., Yu J., Shen K., Qi C., Gu Z. Expression of miR-33 from an SREBP2 intron inhibits the expression of the fatty acid oxidation-regulatory genes CROT and HADHB in chicken liver. *British poultry science*. V. 60, No. 2 (2019): pp. 115-124. DOI: 10.1080/00071668.2018.1564242
62. Shen N., Li C., Yang S., Ma Y., Wang H.L. Liver proteomics analysis reveals the differentiation of lipid mechanism and antioxidant enzyme activity during chicken embryonic development. *International Journal of Biological Macromolecules*. V. 253 (2023). Art. 127417. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2023.127417
63. Simon J. Chicken as a useful species for the comprehension of insulin action. *Critical Reviews in Poultry Biology*. V. 2 (1989): pp. 121-148.
64. Speake B.K., Murray A.M., Noble R.C. Transport and transformations of yolk lipids during development of the avian embryo. *Progress in lipid research*. V. 37, No. 1 (1998): pp. 1-32. DOI: 10.1016/S0163-7827(97)00012-X
65. Strittmatter P., Spatz L., Corcoran D., Rogers M.J., Setlow B., Redline R. Purification and properties of rat liver microsomal stearyl coenzyme A desaturase. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 71, No. 11 (1974): pp. 4565-4569. DOI: 10.1073/pnas.71.11.4565
66. Sweazea K. L. Revisiting glucose regulation in birds—a negative model of diabetes complications. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology*, V. 262 (2022): pp. 110778. DOI: 10.1016/j.cbpb.2022.110778
67. Tarugi P., Albertazzi L., Nicolini S., Calandra S. Absence of apolipoprotein B-48 in the chick, Gallus domesticus. *Journal of Lipid Research*. V. 31, No. 3 (1990): pp. 417-427. DOI: 10.1016/S0022-2275(20)43164-5
68. Tian J., Wang S., Wang Q., Leng L., Hu X., Li H. A single nucleotide polymorphism of chicken acetyl-CoA carboxylase A gene associated with fatness traits. *Animal Biotechnology*. V. 21, No. 1 (2009): pp. 42-50. DOI: 10.1080/10495390903347009
69. Tian W., Wang Z., Wang D., Zhi Y., Dong J., Jiang R., Han R., Li Z., Kang X., Li H., Liu X. Chromatin interaction responds to breast muscle development and intramuscular fat deposition between Chinese indigenous chicken and fast-growing broiler. *Frontiers in cell and developmental biology*. V. 9 (2021). Art. 782268. DOI: 10.3389/fcell.2021.782268
70. Tona K., Voemesse K., N'nanlé O., Oke O.E., Kouame Y.A. E., Bilalissi A., Meteyake H., Oso O.M. Chicken incubation conditions: role in embryo development, physiology and adaptation to the post-hatch environment. *Frontiers in Physiology*. V. 13 (2022). Art. 895854. DOI: 10.3389/fphys.2022.895854
71. van der Wagt I., de Jong I.C., Mitchell M.A., Molenaar R., van Den Brand H. A review on yolk sac utilization in poultry. *Poultry Science*. V. 99, No. 4 (2020): pp. 2162-2175. DOI: 10.1016/j.psj.2019.11.041
72. Wang G., Kim W.K., Cline M.A., Gilbert E.R. Factors affecting adipose tissue development in chickens: A review. *Poultry science*. V. 96, No. 10 (2017): pp. 3687-3699. DOI: 10.3382/ps/pex184
73. Wang P., Xiao H., Wu T., Fu Q., Song X., Zhao Y., Li Y., Huang J., Song, Z. Activation of skeletal ChREBP-mediated de novo lipogenesis increases intramuscular fat content in chickens. *Animal Nutrition*. V. 18 (2024): pp. 107-118. DOI: 10.1016/j.aninu.2024.04.006
74. Wei W., Xiao J., Huang N., Xing C., Wang J., He X., Xu J., Wang H., Guo X., Jiang R. Identification of central regulators related to abdominal fat deposition in chickens based on weighted gene co-expression network analysis. *Poultry Science*. V. 103, No. 3 (2024). Art. 103436. DOI: 10.1016/j.psj.2024.103436
75. Xing S., Liu R., Zhao G., Liu L., Groenen M.A., Madsen O., Zheng M., Wen J. RNA-seq analysis reveals hub genes involved in chicken intramuscular fat and abdominal fat deposition during development. *Frontiers in Genetics*. V. 11 (2020). Art. 1009. DOI: 10.3389/fgene.2020.01009
76. Xing S., Liu R., Zhao G., Groenen M.A., Madsen O., Liu L., Zheng M., Wang Q., Wu Z., Crooijmans R., Wen J. Time course transcriptomic study reveals the gene regulation during liver development and the correlation with abdominal fat weight in chicken. *Frontiers in Genetics*. V. 12 (2021). Art. 723519. DOI: 10.3389/fgene.2021.723519
77. Yadgary L., Cahaner A., Kedar O., Uni Z. Yolk sac nutrient composition and fat uptake in late-term embryos in eggs from young and old broiler breeder hens. *Poultry Science*. V. 89, No. 11 (2010): pp. 2441-2452. DOI: 10.3382/ps.2010-00681

78. Zhang H., Shen L.Y., Xu Z.C., Kramer L.M., Yu J.Q., Zhang X.Y., Na W., Yang L.L., Cao Z.P., Luan P., Reecy J.M., Li H. Haplotype-based genome-wide association studies for carcass and growth traits in chicken. *Poultry science*. V. 99, No. 5 (2020): pp. 2349-2361. DOI: 10.1016/j.psj.2020.01.009
79. Zhang X., Su J., Huang T., Wang X., Wu C., Li J., Li J., Zhang J., Wang Y. Characterization of the chicken melanocortin 5 receptor and its potential role in regulating hepatic glucolipid metabolism. *Frontiers in Physiology*. V. 13 (2022). Art. 917712. DOI: 10.3389/fphys.2022.917712
80. Zhu J., Wang Y., Su Y., Zheng M., Cui H., Chen Z. RNA sequencing identifies key genes involved in intramuscular fat deposition in chickens at different developmental stages. *BMC genomics*. V. 25, No. 1 (2024). Art. 219. DOI: 10.1186/s12864-023-09819-y

Статья поступила в редакцию 12.09.2024; одобрена после рецензирования 22.11.2024; принятая к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 12.09.2024; approved after reviewing 22.11.2024; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

Е. Г. Чугунова – аспирант;

М. В. Позовникова – канд. биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярной генетики.

Information about the authors

E. G. Chugunova – post graduate student;

M. V. Pozovnikova – candidate of biology, Senior Researcher, Laboratory of Molecular Genetics.

Вклад авторов:

Чугунова Е. Г. – развитие методологии; написание исходного текста; итоговые выводы.

Позовникова М. В. – научное руководство; концепция исследования; доработка текста; итоговые выводы.

Contribution of the authors:

Chugunova E. G. – methodology development; writing the draft; final conclusions.

Pozovnikova M. V. – research supervision; research concept; text revision; final conclusions.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The authors declare no conflicts of interests.

ПЕРСОНАЛИИ

EDN: RWFDAT



**Строим жизнь в науке по правилам академика
Ирины Борисовны Ившиной**

**М. С. Куюкина^{1, 2}, Л. А. Алфимова¹, Е. А. Суханова¹, П. Ю. Мальцева^{1, 2},
Н. А. Плотницкая^{1, 2}, А. В. Криворучко^{1, 2}, А. А. Елькин^{1, 2}, А. А. Голышева^{1, 2},
Г. А. Бажутин¹, М. А. Полягалов², С. М. Тян^{1, 2}, Л. В. Литвиненко¹,
М. С. Филиппова¹, Т. Н. Каменских¹, М. И. Рычкова¹, М. В. Макарова^{1, 2},
Л. П. Комарова^{1, 2}**

¹Пермский федеральный исследовательский центр Уральского отделения РАН, Пермь, Россия

²Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

Автор, ответственный за переписку: Андрей Анатольевич Елькин, an220@mail.ru

PERSONALITIES

**Building a Life in Science According to the Rules of Academician
Irina Ivshina**

**M. S. Kuyukina^{1, 2}, L. A. Alfimova¹, E. A. Sukhanova¹, P. Yu. Maltseva^{1, 2},
N. A. Plotnitskaya^{1, 2}, A. V. Krivoruchko^{1, 2}, A. A. Elkin^{1, 2}, A. A. Golysheva^{1, 2},
G. A. Bazhutin¹, M. A. Polygalov², S. M. Tyan^{1, 2}, L. V. Litvinenko¹, M. S. Philippova¹,
T. N. Kamenskikh¹, M. I. Richkova¹, M. V. Makarova^{1, 2}, L. P. Komarova^{1, 2}**

¹Perm Federal Research Centre, Perm, Russia

²Perm State University, Perm, Russia

Corresponding author: Andrey A. Elkin, an220@mail.ru



В журнале «Университет» № 15 за 2021 г. были опубликованы Правила жизни нашего Учителя – Ирины Борисовны Ившиной, академика РАН, доктора биологических наук, заведующего лабораторией алканотрофных микроорганизмов Института экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН, профессора кафедры микробиологии и имmunологии.

Сегодня, в дни ее 75-летнего Юбилея мы, благодарные ученики и коллеги, пытаемся осмыслить эти правила как руководство к действию, как маяки, помогающие находить верный путь в науке и жизни, преодолевать трудности, добиться успеха.

Правило № 1. «Исключительная ценность бытия – заниматься желанным делом, обращая на него все силы, интерес и энергию...».

Человеку свойственно задаваться вопросом о сущности и ценности бытия – для чего он живет, зачем пришел в этот мир. Вряд ли существует однозначный ответ на этот вопрос. Чем больше человек познает, тем больше вопросов у него

возникает. Видимо, отчасти можно сказать, что сущность бытия заключается в познании окружающего мира, в самопознании. Сущность в том, чтобы оставить после себя след.

Ирина Борисовна сформулировала для себя правило исключительной ценности бытия и неукоснительно следует ему, сделав микробиологию делом всей своей жизни. Она преданно и азартно занимается любимым делом на протяжении многих десятилетий, вкладывая в свою работу, вернее сказать, призвание, всю недюжинную энергию своей души, все силы и неизбытный интерес к познанию чего-то нового. Ее любимая фраза: «Так хочется поработать всласть!»

Уникальный, самобытный и талантливый человек, который способен увлечь любимиами «родококками» своих коллег и учеников, коих у нее великое множество. Она щедро делится своими знаниями и опытом с коллективом единомышленников, оставаясь при этом бесконечно благодарной своим учителям и наставникам.

Особое значение для нее имеет общение с близкими по духу, «вдохновенными и вдохновляющими людьми». Она ценит в людях преданность профессии, благодарность за оказанную помощь и готовность прийти на помощь нуждающимся в ней.

«Немало тех, и я не исключение, кто благодарен судьбе за то, что в их жизни случилась встреча с Ириной Борисовной. Для меня это знакомство стало поворотным моментом в моей профессиональной деятельности и осуществлением давней мечты – стать переводчиком. Я в полной мере ощутила на себе действенность ее Правила: заниматься желанным делом, ощущая поддержку руководителя и созданного ею коллектива, объединенного неподдельным интересом к профессии, готовым поделиться знаниями и прийти на помощь в нужный момент», – говорит Людмила Андреевна Алфимова.

«Какое это счастье, что в моей жизни приняла участие Ирина Борисовна», – говорит Елена Анатольевна Суханова. – «Я благодарна за все добро, которое получила за годы нашего знакомства. И стараюсь быть щедрой и независимой в повседневной жизни».

С глубоким уважением и благодарностью, Людмила Алфимова и Елена Суханова.

Правило № 2. «Величайшая честь иметь талантливых учеников..., а среди коллег – верных единомышленников-соавторов в профессии».

Много лет назад впервые, с понятной робостью студентки, переступив порог только что образовавшейся лаборатории алканотрофных микроорганизмов в стенах академического института, я сразу же была очарована атмосферой интенсивного научного поиска и творческого коллективного труда, направляемых молодой заведующей лабораторией – яркой женщиной и харизматичным лидером. Строя коллектив лаборатории как семью, Ирина Борисовна воспитывала и растила нас, своих учеников, как родных детей, не жалея сил, вкладывая душу, отдавая всю себя. Ее помощь на всех этапах – от эксперимента до поиска литературы, идейное вдохновение, всемерное поощрение инициативы в сочетании с высокой требовательностью формировали в нас ответственность и верность родной лаборатории, общему делу. Как и многие коллеги, я безмерно счастлива тем, что непрерывно ощущаю тепло и поддержку Ирины Борисовны, моего Учителя по жизни, любимого шефа.

Будучи среди первых учеников и впоследствии коллег-единомышленников Ирины Борисовны, не перестаю восхищаться ее удивительной способности поднимать на беспредельную высоту планку своим студентам и одновременно оказывать им такое сердечное и деятельное участие, окрылять и вдохновлять на взятие новой высоты. Уже в качестве преподавателя, невзирая на часто упоминаемый ею тезис о том, что «невозможно научить, а можно только научиться», в работе со своими студентами стараюсь следовать ее Правилу: никогда не опускать руки в попытке научить, улучшить, помочь добиться успеха.

С глубокой благодарностью и восхищением, д.б.н. Мария Куюкина.

Правило № 3. «Строгая дисциплина в работе и уважение к делу. Сомнение и недовольство собой. Самоконтроль и самокритика. “Ты сам свой высший суд” (Пушкин)».

В нашей лаборатории это правило стало нравственным ориентиром и профессиональным стандартом. Настоящее исследование требует не только вдохновения, но и строгой организованности. Поэтому дисциплина – не формальность, а внутренняя ответственность каждого за качество общей работы. Микробиология требует не только знаний, но и бережного, внимательного отношения к деталям.

Ученый, который всем доволен, перестает развиваться. Здоровое недовольство собой – не слабость, а признак высоких стандартов и источник роста. Мы не боимся задавать себе сложные вопросы, пересматривать подходы и признавать ошибки. Самоконтроль и самокритика – часть нашей ежедневной практики, мы стремимся быть честными прежде всего с собой.

Ирина Борисовна своим примером показывает: научная строгость и требовательность к себе – не просто сухое правило, это философия исследователя. Только так рождаются открытия, которые выдерживают испытание временем.

С уважением и признательностью, аспирант Полина Мальцева.

Правило № 4. «В жизни важно испытать успех. Опыт показывает: если отдавать себя целиком делу, самозабвенно и одержимо работать, тогда ждет непременный успех, и каждая даже небольшая удача будет огромным вознаграждением».

Настоящее понимание этих слов моего Учителя начало приходить лишь с опытом, с первыми серьезными трудностями и первыми, пусть скромными, достижениями. Успех в науке не всегда измеряется внешним признанием или количеством публикаций. Часто он скрыт в тихом удовлетворении от выполненной задачи. Научная работа – это не только вдохновение и интерес, но и рутина, ожидание, а иногда и разочарования. Бывает, неделями не получается «сдвинуться с места». В такие моменты даже маленький результат, почти незаметный для других, приносит настоящую радость, если ты знаешь, сколько усилий и честности в него вложено. Чувство, что ты сделал что-то хорошо, действительно придает смысла. Наверное, именно оно и помогает двигаться вперед, не терять мотивации и в конечном итоге добиваться настоящего успеха.

Сегодня я понимаю, насколько важна эта внутренняя установка: стремление делать свое дело честно, глубоко и до конца. Именно она формирует не только профессиональный путь, но и отношение к жизни в целом. Успех в науке – это не случайность, а результат долгой, иногда незаметной работы. И если в конце дня остается чувство, что ты сделал все, что мог, – это и есть подлинное удовлетворение, ради которого стоит идти дальше.

С уважением и благодарностью, к.б.н. Наталья Плотницкая (Лучникова).

Правило № 5. «В современной науке (тем более в биологической) ничего нельзя сделать в одиночку..., создать действительно нечто ценное возможно только в условиях активации “чувства кворума” (quorum sensing, коммуникации внутри популяции)».

Наука не имеет границ. Научное знание не может принадлежать одному человеку или одной стране, это знание всего человечества, цивилизации. Отдельные факты, установленные научными коллективами, нанизываются друг на друга, как бусины на нитку, и складываются в гипотезы, теории, парадигмы, научные консенсусы. Они существуют подобно отдельным организмам, образующим в совокупности популяции, сообщества, экосистемы, биосферу в конечном итоге. Механизмы, обеспечивающие обмен научными знаниями, включают в себя публикации в рецензируемых научных журналах на языке, принятом в современном глобальном научном сообществе (и да – это английский), участие в научных мероприятиях, стажировки, совместные проекты, участие в международных и локальных научных инициативах, популяризацию научных знаний, актуализацию курсов, преподаваемых в вузах. Все это в полной мере и даже больше реализуется и поощряется в лаборатории Ирины Борисовны. Она воспитывает нас как ученых международного уровня, придерживающихся самых высоких стандартов в получении знаний, их интерпретации, презентации научному сообществу. Более того, Ирина Борисовна учит нас еще и личной ответственности за существование открытой науки. Ириной Борисовной проделана огромная работа по включению созданной ею уникальной в мире Региональной профицированной Коллекции алканотрофных микроорганизмов в российские и международные коллекционные инициативы (WFCC, WDCM, MIRRI, и др.). Это не только повышает статус Коллекции, но и требует следования высоким стандартам качества, прозрачности методик и открытости для мирового научного сообщества. Это обязывает поддерживать исследовательскую работу на уровне современных требований и постоянно совершенствовать методологию. Я бесконечно благодарна судьбе, что, оставаясь у себя дома, в своем родном городе, я имею возможность работать с Ириной Борисовной Ившиной – ученым мирового уровня.

С уважением и благодарностью, д.б.н. Анастасия Криворучко.

Правило № 6. «Современная научно-исследовательская деятельность и работа преподавателя вуза немыслима без научных публикаций результатов труда в профессиональных изданиях в России и за рубежом, без представления материалов на международных и всероссийских конференциях, сопряжена с защитой прав интеллектуальной собственности в виде патентов на полезные модели и новые разработки».

Опыт работы в науке, а затем руководства факультетом позволяет в полной мере оценить глубину сформулированного Ириной Борисовной правила. В современных реалиях академического мира публикационная активность стала не просто важным, а жизненно необходимым компонентом научной и преподавательской карьеры. Работая деканом, особенно остро ощущаешь, что наука – это не только поиск истины, но и непрерывная коммуникация. В настоящее время работа преподавателя высшей школы немыслима без постоянной актуализации научных знаний в своей области, т. к. информация обновляется и устаревает с гипервысокой скоростью. Публикации в высокорейтинговых журналах, выступления на конференциях, патентование разработок – ключевые индикаторы эффективности ученого, которые помогают Ирине Борисовне постоянно находиться на «острие» науки, заражая

«вирусом» любознательности новые поколения студентов, существенно влиять на рейтинг вуза, возможности получения финансирования, привлекать талантливых абитуриентов в университет. Драгоценный опыт, полученный в лаборатории Ирины Борисовны, научил меня, что качественная публикация – это не просто формальность, а возможность донести свои открытия до мирового научного сообщества, получить признание коллег, защитить приоритет идей. Сегодня, руководя факультетом, я стремлюсь поддерживать и развивать ту культуру научного труда, которой учит нас Ирина Борисовна – культуру, основанную на принципах доказательности, открытости, уважении к своему и чужому труду.

С любовью и благодарностью, к.б.н. Андрей Елькин.

Правило № 7. «Сегодня наука становится междисциплинарной, синтез приоритетен во всем. Чтобы вписываться в современный научный процесс, требуется особая культура кооперативного взаимодействия специалистов разных научных дисциплин, успешному партнерству необходимо учиться. При надлежность к междисциплинарному научному сообществу придает ощущение нужного единства, консолидации и является абсолютным условием противостояния любым опасностям современного мира. Говоря языком биологии, выживает консорциум, формирующийся как защитный механизм (иммунитет), а не множество единичных нередко конкурирующих индивидов».

В лабораторной практике междисциплинарность проявляется через совместные проекты биологов, химиков, физиков, математиков, где каждый специалист вносит уникальный вклад. Особую роль в этом процессе играет научный руководитель-координатор, который обеспечивает эффективное взаимодействие и синхронизацию усилий команды. Такой синтез знаний становится источником инноваций, ускоряет научный прогресс и значительно повышает качество исследований.

Жизненный урок этого правила для нас, молодых исследователей, – научиться кооперации, партнерству, выработать культуру взаимного уважения и доверия. Я искренне благодарна нашему научному руководителю, Ирине Борисовне, за ее знания, опыт и труд, благодаря которым междисциплинарные исследования постоянно совершенствуются. Ее связи с исследователями из разных областей помогают нам налаживать эффективное сотрудничество и обмен знаниями. Под ее руководством мы учимся работать в команде и достигать общих целей, что особенно важно в современном научном процессе.

С уважением и благодарностью, аспирант Анастасия Голышева.

Правило № 8. «Надо бояться глупости. К сожалению, она часто встречается и нередко сильнее ума. Если умный человек зачастую бывает одинок, то глупость всегда найдет “однокашников”».

Это правило для нас звучит как глубокое жизненное наставление, как вечная истина, словно завет, переданный сквозь время. В этих словах скрыта не просто предосторожность, а целая философия человеческой судьбы: ум – это не просто дар, а ответственность и порой бремя. Быть умным – значит идти своим путем, не всегда понятным и легким, но истинным и честным. А глупость, увы, часто маскируется под уверенность, объединяет и создает иллюзию силы и единства, затмевающих свет разума.

Для нас Ирина Борисовна – пример именно такого подлинного ума, который не боится преград, поскольку он ищет истину и не поддается соблазну легких ответов и массовых заблуждений. Ее наставничество – не только передача знаний, но и урок мужества, стойкости и честности перед самим собой и наукой. Спасибо Вам за то, что помогаете нам не бояться становиться умнее, не бояться идти своим путем и видеть за словами и фактами глубину и смысл. Ваш пример вдохновляет нас стремиться к настоящему пониманию и не останавливаться перед трудностями.

С уважением и благодарностью, аспиранты Григорий Бажутин, Максим Полягалов и Семен Тян.

Правило № 9. «Не забывать, что у жизни короткая программа, поэтому надо научиться реально оценивать свое время, уметь переключаться и чем дальше, тем глубже соблюдать приемлемый баланс между личной жизнью и работой».

Жизнь действительно устроена таким образом, что ее ритм стремительно течет вперед, словно река, торопливо несущая воду мимо берегов. Время неумолимо, и лишь мудрый человек способен грамотно распределять свои ресурсы, осознавая ценность каждого мгновения.

Дорогая Ирина Борисовна! Мы глубоко признательны Вам за напутствие, которое искренне восприняли как руководство к действию. Ваш жизненный опыт и профессиональные достижения вдохновляют нас стремиться к гармонии между профессиональной деятельностью и личным счастьем. Ваше понимание важности умения управлять временем и находить равновесие – бесценный урок, который помогает нам становиться лучше как специалистам и личностям.

Ваш пример учит нас осознавать ценность каждого момента, рационально распределять усилия и цениТЬ каждый миг своей жизни. Мы будем стараться следовать этому правилу, достигать успеха на работе, сохраняя любовь и радость дома. Спасибо Вам огромное за заботу, внимание и поддержку!

С благодарностью и искренней нежностью, к.б.н. Людмила Литвиненко и Мария Филиппова.

Правило № 10.

Формулируя свои «Правила жизни», Ирина Борисовна особо выделила одно из главных – желание любого человека быть счастливым. Разделяя мнение великого русского полководца М.И. Кутузова, что вопрос счастья – это «... коллекционировать хорошее, что есть в мире, в душе своей, в других людях», академик Ившина раскрывает его, как никакое другое. Но почему этот рецепт счастья, эта истина, спасающая во все времена, постигается людьми столь мучительно и имеет, по мнению Ирины Борисовны, множество преград на пути к ней? Как выдержать испытание временем, не сломаться, не струсить и быть счастливым, занимаясь наукой? Отвечая на эти основополагающие вопросы, мы берем на вооружение совет Учителя: «...Накапливая в своей душе все хорошее, что есть в мире, адаптироваться и, в конце концов, сопротивляясь предлагаемым обстоятельствам, добиваться истинных результатов в науке».

Оглядываясь назад, мы вспоминаем долгий и непростой путь (без малого 40 лет), что прошли вместе с коллективом и всей страной в стенах Лаборатории алканотрофных микроорганизмов ИЭГМ УрО РАН под руководством профессора И.Б. Ившиной. Прошли именно так, через адаптацию и сопротивление, черпая силы и знания от Ирины Борисовны, испытывая радость и восторг открытий, изучая и накапливая то, что стало в настоящее время Коллекцией мирового уровня. Спасибо, Учитель, за все!

С благодарностью и уважением, к.б.н. Татьяна Каменских и к.б.н. Марина Рычкова.

Правило № 11. «Времена меняются, но всегда актуально: “Понимать, что справедливо; чувствовать, что прекрасно; желать, что хорошо, – вот цель разумной жизни” (Платон)».

Это правило мы воспринимаем как ориентир для работы и жизни в науке. Для нас быть учеными – значит не только стремиться к новым открытиям, но и сохранять внутренний компас справедливости, красоты и добра даже в условиях перемен и вызовов времени.

Понимать, что справедливо, – значит честно оценивать свои поступки, поддерживать коллег и быть требовательными к себе. Чувствовать, что прекрасно, – уметь видеть вдохновение в научных идеях, радоваться успехам команды, ценить красоту природы и гармонию в микромире, который мы изучаем. Желать, что хорошо, – стремиться приносить пользу науке и обществу, поддерживать друг друга, создавать атмосферу доверия и взаимопомощи.

Следуя этому правилу жизни, мы не только развиваемся как профессионалы, но и становимся более чуткими к окружающему миру. Времена действительно меняются, но наши ценности остаются неизменными: справедливость, красота и добро – это те ориентиры, которые ведут нас вперед в нашем научном пути.

С уважением и благодарностью, аспиранты Марина Макарова и Лилия Комарова.

Дорогой наш Учитель! От всей души поздравляем Вас с Юбилеем, выражаем искреннюю благодарность за помощь и заботу, ценные советы и основополагающие уроки, внимание и вдохновение, которые Вы дарите нам каждый день. Ваша мудрость служит ориентиром каждому из нас на пути познания себя и мира вокруг. От всей души желаем Вам здоровья, благополучия и дальнейших успехов в науке и педагогике.

С глубоким уважением, коллектив лаборатории и аспиранты.

Статья поступила в редакцию 20.05.2025; одобрена после рецензирования 28.05.2025; принята к публикации 10.06.2025.

The article was submitted 20.05.2025; approved after reviewing 28.05.2025; accepted for publication 10.06.2025.

Информация об авторах

Мария Станиславовна Куюкина – д-р биол. наук, ведущий научный сотрудник *Rhodococcus*-центра ПГНИУ, профессор кафедры микробиологии и иммунологии ПГНИУ, ведущий научный сотрудник лаборатории алканотрофных микроорганизмов;

Людмила Андреевна Алфимова – переводчик;

Елена Анатольевна Суханова – лаборант;

Полина Юрьевна Мальцева – аспирант, младший научный сотрудник;

Наталья Алексеевна Плотницкая – канд. биол. наук, старший преподаватель, научный сотрудник;

Анастасия Владимировна Криворучко – д-р биол. наук, профессор кафедры микробиологии и иммунологии, научный сотрудник;

Андрей Анатольевич Елькин – канд. биол. наук, декан биологического факультета ПГНИУ, старший научный сотрудник;

Анастасия Анатольевна Голышева – аспирант, инженер;

Григорий Андреевич Бажутин – младший научный сотрудник;

Максим Александрович Полягалов – аспирант;

Семен Михайлович Тян – аспирант, инженер;

Людмила Викторовна Литвиненко – канд. биол. наук, научный сотрудник;
Мария Сергеевна Филиппова – инженер;
Татьяна Никодимовна Каменских – канд. биол. наук;
Марина Ивановна Рычкова – канд. биол. наук;
Марина Витальевна Макарова – аспирант, младший научный сотрудник;
Лилия Павловна Комарова – аспирант, младший научный сотрудник.

Information about the authors

Maria S. Kuyukina – Doctor of Biology, leading scientist of the *Rhodococcus*-center of the Perm State National Research University, professor of the Microbiology and Immunology Department, leading scientist of the laboratory of alkanotrophic microorganisms;
Ludmila A. Alfimova – professional translator/interpreter;
Elena A. Sukhanova – technician;
Polina Yu. Maltseva – PhD student, associate scientist;
Natalia A. Plotnitskaya – PhD, senior lecturer researcher;
Anastasiia V. Krivoruchko – Doctor of Biology, professor of the Microbiology and Immunology Department, researcher;
Andrey A. Elkin – PhD, dean of the Biology Faculty of the Perm State National Research University, senior researcher;
Anastasiia A. Golysheva – PhD student, technician;
Grigoriy A. Bazhutin – associate scientist;
Maksim A. Polygalov – PhD student;
Semen M. Tyan – PhD student, technician;
Ludmila V. Litvinenko – PhD, researcher;
Maria S. Philippova – technician;
Tatiana N. Kamenskikh – PhD;
Marina I. Richkova – PhD;
Marina V. Makarova – PhD student, associate scientist;
Lilya P. Komarova – PhD student, associate scientist.

**Вестник Пермского университета.
Серия БИОЛОГИЯ =
2025. Выпуск 2**

**Bulletin of Perm University.
BIOLOGY
2025. Issue 2**

Научное издание

Редактор *A. С. Беляева*
Корректор *E. Г. Ефимик*
Компьютерная верстка *C. А. Овеснова*

Подписано в печать 10.06.2025. Выход в свет 04.07.2025.
Формат 60×84/8. Усл. печ. л. 12,8. Тираж 28 экз. Заказ № 1203.
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