

ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
TIMIRYAZEV BIOLOGICAL JOURNAL

Выпуск

2

Учредитель и издатель:
ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Основан в 2023 году
4 номера в год

ГЛАВНЫЙ НАУЧНЫЙ РЕДАКТОР: д.б.н., доцент **И.А. Савинов**

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

д.с.-х.н., д.э.н., академик РАН, профессор **В.И. Трухачев**;
доктор наук, PhD, профессор **Р. Валентини** (Италия); д.б.н., доцент **А.М. Абдуллаева**;
д.с.-х.н., профессор **С.Л. Белопухов**; д.с.-х.н., профессор **Г.И. Блохин**;
д.б.н., в.н.с. **И.А. Бондорина**; д.б.н., профессор **И.И. Васенев**; д.б.н., доцент **О.Ю. Васильева**;
д.б.н., доцент **В.Г. Вертипрахов**; д.б.н., доцент **Т.В. Денисова**; д.б.н., профессор **Ф.С. Джалилов**;
к.б.н., **М.Г. Дивашук**; д.с.-х.н., академик РАН, профессор **Н.Н. Дубенок**;
д.б.н., доцент **Е.В. Думачева**; **А.Ю. Загарин**; д.б.н., профессор **Е.А. Калашникова**;
д.б.н., в.н.с. **П.А. Каменский**; д.б.н., академик РАН, профессор **Г.И. Карлов**;
д.б.н., профессор **А.Н. Квочко**; к.б.н., доцент **А.А. Кидов**; д.б.н., профессор **А.И. Ким**;
д.б.н., доцент **А.В. Козлов**; д.б.н., в.н.с. **А.А. Кособрюхов**; д.б.н., профессор **Н.М. Костомахин**;
д.б.н., профессор **И.Б. Котова**; д.б.н., доцент **Д.А. Ксенофонтов**; к.в.н. **Е.С. Латынина**;
д.б.н., профессор **М.А. Мазиров**; д.б.н., профессор **Л.В. Маловичко**; к.с.-х.н. **В.В. Малородов**;
д.б.н., профессор **А.Г. Маннапов**; д.б.н., академик МААО и РАЕ, профессор **Р.Т. Маннапова**;
д.б.н., профессор **Н.Н. Новиков**; д.б.н., в.н.с. **К.С. Остренко**; к.б.н., **О.Б. Поливанова**;
д.б.н., профессор **В.В. Пыльнев**; д.б.н., академик РАН, г.н.с. **В.В. Рожнов**;
д.б.н., профессор **А.М. Русанов**; д.б.н., профессор **М.И. Селионова**; к.б.н., доцент **О.В. Селицкая**;
д.б.н., профессор **А.А. Соловьев**; к.б.н., доцент **Е.В. Соломонова**; д.б.н., профессор **И.Г. Тараканов**;
д.с.-х.н., с.н.с. **А.В. Ткачев**; к.б.н., доцент **М.Р. Халилуев**; к.б.н., доцент **М.Ю. Чередниченко**;
д.б.н., в.н.с. **А.В. Щербаков**; д.с.-х.н., академик РАН, профессор **Ю.А. Юлдашбаев**

Редакция

Научный редактор – **М.А. Польшина**
Редактор – **В.И. Марковская**
Перевод на английский язык – **Н.А. Сергеева**
Компьютерная верстка – **А.С. Лаврова**

Журнал включен в Российский индекс научного цитирования (РИНЦ)

ТИМИРЯЗЕВСКИЙ
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
TIMIRYAZEV BIOLOGICAL JOURNAL

Issue

2

Founder and publisher:
Federal State Budget Establishment of Higher Education –
Russian Timiryazev State Agrarian University

Founded in 2023
Four issues per year

EDITOR-IN-CHIEF: Assoc. Prof. **Ivan A. Savinov**, DSc (Bio)

EDITORIAL BOARD:

Prof. **Vladimir I. Trukhachev**, DSc (Ag), DSc (Econ), Member of RAS;
Prof. Riccardo Valentini, DSc, PhD (Italy); Assoc. Prof. **Asiyat M. Abdullaeva**, DSc (Bio);
Prof. **Sergei L. Belopukhov**, DSc (Ag); Prof. **Gennadiy I. Blokhin**, DSc (Ag);
LRA **Irina A. Bondorina**, DSc (Bio); Prof. **Ivan I. Vasenev**, DSc (Bio);
Assoc. Prof. **Olga Yu. Vasilyeva**, DSc (Bio); Assoc. Prof. **Vladimir G. Vertiprakhov**, DSc (Bio);
Assoc. Prof. **Tatyana V. Denisova**, DSc (Bio); Prof. **Fevzi S. Dzhililov**, DSc (Bio);
Mikhail G. Divashuk, CSc (Bio); Prof. **Nikolay N. Dubenok**, DSc (Ag), Member of RAS;
Assoc. Prof. **Elena V. Dumacheva**, DSc (Bio); **Artem Yu. Zagarin**; Prof. **Elena A. Kalashnikova**, DSc (Bio);
LRA **Piotr A. Kamenski**, DSc (Bio); Prof. **Gennady I. Karlov**, DSc (Bio), Member of RAS;
Prof. **Andrey N. Kvochko**, DSc (Bio); Assoc. Prof. **Artem A. Kidov**, CSc (Bio);
Prof. **Alexander I. Kim**, DSc (Bio); Assoc. Prof. **Andrey V. Kozlov**, DSc (Bio);
LRA **Anatoliy A. Kosobryukhov**, DSc (Bio); Prof. **Nikolay M. Kostomakhin**, DSc (Bio);
Prof. **Irina B. Kotova**, DSc (Bio); Assoc. Prof. **Dmitriy A. Ksenofontov**, DSc (Bio);
Evgeniya S. Latynina, CSc (Vet); Prof. **Mikhail A. Mazirov**, DSc (Bio);
Prof. **Lyubov V. Malovichko**, DSc (Bio); **Viktor V. Malorodov**, CSc (Ag);
Prof. **Alfir G. Mannapov**, DSc (Bio); Prof. **Ramziya T. Mannapova**, DSc (Bio), Member of IAAO and RANH;
Prof. **Nicolai N. Novikov**, DSc (Bio); LRA **Konstantin S. Ostrenko**, **Oksana B. Polivanova**, CSc (Bio);
Prof. **Vladimir V. Pylnev**, DSc (Bio); ChRA **Viatcheslav V. Rozhnov**, DSc (Bio), Member of RAS;
Prof. **Aleksandr M. Rusanov**, DSc (Bio); Prof. **Marina I. Selionova**, DSc (Bio);
Assoc. Prof. **Olga V. Selitskaya**, CSc (Bio); Prof. **Alexander A. Soloviev**, DSc (Bio);
Assoc. Prof. **Ekaterina V. Solomonova**, CSc (Bio); Prof. **Ivan G. Tarakanov**, DSc (Bio);
SRA **Aleksandr V. Tkachev**, DSc (Ag); Assoc. Prof. **Marat R. Khaliluev**, CSc (Bio);
Assoc. Prof. **Mikhail Yu. Cherednichenko**, CSc (Bio); LRA. **Andrey V. Shcherbakov**, DSc (Bio);
Prof. **Yusupzhan A. Yuldashbaev**, DSc (Ag), Member of RAS

Editorial staff

Scientific editor – **Marina A. Polshina**
Editor – **Vera I. Markovskaya**
Translation into English – **Natalya A. Sergeeva**
Computer design and making-up – **Anneta S. Lavrova**

The journal is also included in Russian Science Citation Index (RSCI)

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

БОТАНИКА, БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

BOTANY, BIOLOGICAL RESOURCES

- Оригинальная научная статья
Н.А. Карнаухова, С.Я. Сыева
 Кормовая характеристика и состояние ценопопуляций
Medicago falcata L. в Сибири 6
- Оригинальная научная статья
А.А. Пузанков, О.И. Бабoshko
 Изучение хода роста вяза шершавого (*Ulmus glabra*
Huds) в условиях байрачной дубравы Кашарского
 лесничества Ростовской области 19

ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ

GENETICS, BIOTECHNOLOGY

- Оригинальная научная статья
С.А. Муратова, Ю.В. Хорошкова
 Индукция каллуса *in vitro* и регенерация адвентивных
 побегов из листовых эксплантов гейхеры гибридной 28
- Обзорная статья
М.И. Селионова, Л.В. Евстафьева,
Е.Н. Коновалова, Е.В. Белая
 Маркер-ассоциированная и геномная селекция мясного скота 37

ЗООЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

ZOOLOGY, HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

- Оригинальная научная статья
А.М. Барнинова, М.А. Брагин, Н.А. Веселова
 Социальное поведение кустарниковых собак, *Speothos*
venaticus (Lund, 1842) в искусственных условиях 49
- Оригинальная научная статья
Д.А. Ксенофонтов, О.А. Войнова,
А.А. Ксенофонтова, Т.В. Саковцева
 Роль марганца в обмене кальция на уровне энтеральной
 и внутренней среды организма 59
- Оригинальная научная статья
Д.В. Снегирев, Р.Т. Маннапова
 Фагоцитоз у рыб *Oreochromis niloticus* на фоне
 развития кандидамикозов в условиях аквариумного
 содержания 69

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, МИКРОБИОЛОГИЯ

PLANT PHYSIOLOGY, MICROBIOLOGY

- Обзорная статья
Д.А. Хлебникова, О.Б. Поливанова,
М.В. Бойцова, И.И. Чеповой,
Нандин-Оюу Мунхбаатар,
М.Ю. Чередниченко
 Физиологические аспекты воздействия наночастиц
 на клетки растений и микроорганизмов 77
- Оригинальная научная статья
Н.Н. Новиков, А.А. Соколов, П.В. Терешенков
 Диагностика азотного питания и прогнозирование
 биохимических показателей качества зерна овса
 по концентрации аминокислот в соке листьев 94

ЭКОЛОГИЯ, ПОЧВОВЕДЕНИЕ, ЗЕМЛЕУСТРОЙСТВО,
КАДАСТР И МОНИТОРИНГ ЗЕМЕЛЬECOLOGY, SOIL SCIENCE, LAND MANAGEMENT,
LAND CADASTRE AND LAND MONITORING

- Оригинальная научная статья
В.Л. Снежко, Д.М. Бенин, Н.В. Гавриловская
 Засоление почв мелиорируемых сельскохозяйственных
 земель Алтайского края: кластерный анализ 107
- Оригинальная научная статья
Л.В. Мосина, П.Ф. Васильков
 Экологическая характеристика микотоксина Альтернариол
 в зеленой массе яровой пшеницы и горчицы белой
 в условиях Московского региона 118

БОТАНИКА, БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

Оригинальная научная статья
 УДК 633.31:581.14:581.15:581.16(571.1/5)
 doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-6-18

Кормовая характеристика и состояние ценопопуляций *Medicago falcata* L. в Сибири

Нина Андреевна Карнаухова¹, Серафима Яковлевна Сыева²

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия

² Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, г. Барнаул, Россия

Автор, ответственный за переписку: Серафима Яковлевна Сыева; serafima-altai@mail.ru

Аннотация. В статье приведены результаты комплексного исследования Люцерны серповидной (*Medicago falcata* L.) – широко распространенного кормового растения природной флоры Сибири. Цель исследований: выявить кормовую ценность вида, особенности его приспособленности к разнообразным ботанико-географическим зонам Сибири, а также устойчивость вида и способность к самовосстановлению при антропогенном воздействии. Для этого в 13 ценопопуляциях *M. falcata* изучали онтогенетическую структуру, морфометрические показатели и семенную продуктивность у 15-25 средневозрастных генеративных особей, а также химический состав образцов на питательность. Исследование кормовой ценности *M. falcata* в широких эколого-географических пределах показало, что содержание протеина в воздушно-сухом веществе отличается по регионам: в Хакасии – в среднем 22,9%; в Республике Алтай – до 15,9%; в Новосибирской области – до 14,33%. В 1 кг сена из люцерны содержится от 0,47 до 0,67 корм. ед. Установлено, что большой жизненный цикл *M. falcata* в разных ботанико-географических зонах в зависимости от уровня антропогенного воздействия может протекать в различных вариантах. В ненарушенных фитоценозах чаще встречаются стержнекорневые растения, а в фитоценозах, подверженных антропогенному воздействию, – в основном корневищно-стержнекорневые особи. Следовательно, антропогенные факторы влияют на численность, биомассу особей, характер семенного возобновления и онтогенетическую структуру ценопопуляций *M. falcata*.

Ключевые слова: *Medicago falcata* L., люцерна серповидная, кормовая ценность, жизненная форма, семенная продуктивность, содержание протеина, кормовые единицы, влияние антропогенных факторов на ценопопуляции, Сибирь

Финансирование. Работа выполнена в рамках государственных заданий Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту АААА-А21-121011290025-2 и Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий по проекту № НИОКТР 121112600046-2. Сбор материалов проведен при частичной финансовой поддержке РФФИ и Правительства Республики Алтай проекта № 20-44-040002 р_а.

Для цитирования. Карнаухова Н.А., Сыева С.Я. Кормовая характеристика и состояние ценопопуляций *Medicago falcata* L. в Сибири // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 6-18. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-6-18>

© Карнаухова Н.А., Сыева С.Я., 2023

BOTANY, BIOLOGICAL RESOURCES

Original article
 doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-6-18

Feed Characteristics and State of *Medicago Falcata* L. Cenopopulations in Siberia

Nina A. Karnaukhova¹, Serafima Ya. Syeva²

¹ Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russian Federation

² Federal Altai Scientific Centre for Agrobiotechnology, Barnaul, Russian Federation

Corresponding author: Serafima Ya. Syeva, serafima-altai@mail.ru

Abstract. The article presents the results of a comprehensive study of *Medicago falcata* L. – a widespread fodder plant of the natural flora of Siberia. The aim of the research is to find out the fodder value of the species, its adaptability to different botanical and geographical zones of Siberia, as well as its stability and self-restoration ability under anthropogenic influence. To this end, the ontogenetic structure, morphometric parameters, and seed production of 15-25 middle-aged generative individuals, as well as the chemical composition of fodder samples, were studied in 13 cenopopulations of *M. falcata*. The study of the fodder value of *M. falcata* in a wide ecological and geographical range showed that the protein content in air-dry matter

differed from region to region: in Khakassia – on average 22.9%, in the Altai Republic – up to 15.9%, in the Novosibirsk region – up to 14.33%. One kilogram of alfalfahay contains from 0.47 to 0.67 feed units. It was found that the long life cycle of *M. falcata* in different botanical-geographical zones can take place in different variants, depending on the level of anthropogenic influence. Taproot plants are more common in undisturbed phytocenoses, whereas in phytocenoses exposed to anthropogenic impacts, rootstock taproot plants are predominant. Consequently, anthropogenic factors influence the number and biomass of species, the mode of seed regeneration and the ontogenetic structure of *M. falcata* cenopopulations.

Key words: *Medicago falcata* L., fodder value, life form, seed production, protein content, fodder units, influence of anthropic factors on cenopopulations, Siberia.

Acknowledgments. This work was carried out within the framework of the state assignments of the Central Siberian Botanical Gardens of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences under the project AAAA-A21-121011290025-2 and the Federal Altai Scientific Center of Agrobiotechnology under the project No. R&D121112600046-2. The materials were collected with partial financial support from the RFBR and the Altai Republic Government of the project No. 20-44-040002 p_a.

For citation. Karnaukhova N.A., Syeva S. Ya. Feed characteristics and state of *Medicago falcata* L. cenopopulations in Siberia // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 6-18. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-6-18>

Введение

Род *Medicago* насчитывает в мире более 100 видов одно- и многолетних трав или полукустарников, в России – около 50 видов [1], в Сибири, по данным В.И. Курбатского [2], – 5 видов (*M. falcata* L., *M. sativa* L., *M. lupulina* L., *M. minima* (L.) Bartal, *M. trautvetteri* Sumn.). Наиболее распространенным является *Medicago falcata* (люцерна серповидная) – многолетнее поликарпическое растение с безрозеточными моноциклическими вегетативными или генеративными побегами и мощной развитой корневой системой. Встречаются стержнекорневые, корневищные и корнеотпрысковые формы в зависимости от условий обитания вида [3, 4]. Это евразийский вид. Растет люцерна на самых разнообразных лугах, в луговых степях, на полянах, опушках, придорожных полосах. На протяжении своего обширного ареала обладает большим полиморфизмом [2, 4]. *M. falcata* – это морозостойкий, холодостойкий, выдерживающий кратковременные заморозки (до -5°C) весной и осенью, скороспелый, влаголюбивый и в то же время устойчивый к летним засухам вид. Почвы предпочитает плодородные рыхлые, водопроницаемые слабокислые и нейтральные, различные по механическому составу.

Выживанию люцерны в районах с широким спектром климатических условий и на участках с самыми различными грунтами способствует сильно развитая корневая система. Значительной является роль люцерны в повышении почвенного плодородия, так как на ее корнях обильно образуются клубеньки с азотфиксирующими микроорганизмами [5]. Используется для залужения лугов и пастбищ, склоновых земель, подверженных водной и ветровой эрозии. Люцерна заметно улучшает структуру и плодородие почвы и является ценным предшественником многих культур, характеризуется устойчивостью к основным болезням и вредителям [6].

Люцерна серповидная считается хорошим кормовым растением, так как отлично поедается всеми видами животных как в свежем виде, так и в сене. Она часто используется для подсева на природных пастбищах, потому что хорошо противостоит вытаптыванию, неплохо отрастает после стравливания [7]. В культуре используется в чистом посеве или в смеси с многолетними злаковыми травами на зеленую подкормку, сено, силос, травяную муку. Урожайность зеленой массы составляет 75-150 ц/га, сена – 25-75 ц/га, урожайность семян – 0,5-3,0 ц/га [8, 9]. Люцерна используется в селекционных программах в качестве одного из компонентов при скрещивании с культурными видами: люцерной посевной и изменчивой [9]. Также люцерна является хорошим медоносом. Известно, что каждое соцветие образует от 13,6 до 32,34 мг бледно-желтой пыльцы, а все растение – 8,7 г [6].

Значительный процент участия *M. falcata* в структуре травостоя и высокий уровень семенной продуктивности ежегодно обеспечиваются за счет образования массы продуктивных надземных побегов на интенсивно нарастающих корневищах, что сопряжено с особенностями морфогенеза ее корневой системы, представляющей смешанный длиннокорневищно-стержнекорневой тип [6, 10, 11]. Как и у многих других бобовых, наряду с семенами, прорастающими на следующий год после опадения, формируется много (в отдельных случаях до 80%) «твердокаменных» семян, которые пополняют почвенный запас и прорастают через разные промежутки времени после созревания.

Согласно данным литературы [4, 12] *M. falcata* отличается следующими характерными морфологическими признаками:

- многочисленные стебли, восходящие или простертые, от 20 до 80 см высотой;
- тройчатые листья с обратно-яйцевидными листочками, листовой индекс – 2,5-3,0;
- сохранение стержневой корневой системы в пределах ареала;
- многолетняя стеблевая часть представлена каудексом, первоначальной осью которого «... является углубленный в почву гипокотиль с семядольными почками и основания нарастающих и сменяющих друг

друга побегов 2-3-го порядков с почками в их базальной части... каудекс формируется на уровне почвы, а затем постепенно углубляется в нее. У основания многочисленных побегов, возникающих на втянутом в почву каудексе, часто образуются придаточные стеблевые корни. Они, а также придаточные корни у почек в основании развивающегося побега способствуют тому, что базальная часть молодого побега приобретает плагиотропный характер, полегает или углубляется в почву. Благодаря единой камбиальной системе каудекс, как и корень, сильно разрастается в толщину и становится многолетней основой всей надземной части этого травянистого растения...» [12];

– корневища обычно образуются к третьему году жизни, «...возникают осенью из семядольных почек каудекса в виде ...подземных плагиотропных побегов. По способу образования их можно отнести к корневищам гипогейного типа...» [10], нарастают симподиально и превращаются в разветвленный длинный шнуровидный подземный орган, характеризующийся метамерным строением, в отличие от главного и боковых корней. В естественных условиях при ежегодном вегетативном возобновлении у вида может возникать несколько парциальных кустов, связанных друг с другом гипогейными корневищами [12].

Во время пастбы скота и при регулярном сенокосении наблюдается в основном вегетативное размножение люцерны. По данным Н.М. Григорьевой [4], в антропогенных фитоценозах были выделены своеобразные особи со слабо развитой придаточной корневой системой, расположенной параллельно поверхности почвы, образование которых связано в основном с механическими повреждениями. Исследователь отмечает, что «...антропогенные факторы также влияют на численность, биомассу, характер семенного возобновления и возрастную структуру ценопопуляций *M. falcata*...» [4]. В разнообразных природно-климатических условиях эти изменения могут различаться. Популяционный анализ растительных сообществ позволяет прогнозировать развитие и трансформацию естественных ценозов, находящихся под антропогенным воздействием, и решать задачи, направленные на оптимизацию биогеоценотического покрова [13].

Цель исследований: выяснить кормовую ценность *Medicago falcata*, особенности адаптации и устойчивости вида в разнообразных условиях произрастания и при различной степени антропогенной нагрузки. В связи с этим проведены биохимические, морфометрические исследования и изучена онтогенетическая структура ценопопуляций *M. falcata* в Новосибирской области, Хакасии и Горном Алтае.

Методика исследований

Изучение *Medicago falcata* проводилось с 2013 по 2022 гг. в различных условиях произрастания Новосибирской области, Республик Алтай и Хакасия. В Республике Алтай исследования проводились в сообществах естественных пастбищ среднегорий с различной стадией пастбищной дигрессии в интервале высот от 900 до 1400 м над уровнем моря. В Новосибирской области и Республике Хакасия чаще всего местообитание *M. falcata* расположено на равнинных степных участках или склонах небольших сопков, на лугах и залежах.

Онтогенетическую структуру ценопопуляций (ЦП) *M. falcata* изучали с применением принятых в популяционной биологии растений методов и подходов, разработанных Т.А. Работновым [14], А.А. Урановым [15] и его учениками [16, 17], с учетом описаний жизненных форм и онтогенезов люцерны М.С. Снаговской [18] и Н.М. Григорьевой [4]. Онтогенетическая структура ценопопуляции определялась как соотношение разных онтогенетических групп в сообществе. За счетную единицу в течение всего онтогенеза *M. falcata* принималась особь.

Сбор материала осуществлялся в пределах одного участка ассоциации внутри ее контура в период цветения *M. falcata*. Морфометрические показатели учитывались у 15-25 средневозрастных генеративных особей. Семенная продуктивность особей изучалась по методике И.В. Вайнагий [19]. Питательность определяли на основе химического состава образцов надземной части *M. falcata* согласно общепринятым методикам анализа кормов [20] на базе лаборатории аналитических исследований ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий». Определены следующие показатели: содержание сухого вещества и гигровлаги; общего азота по методу Кьельдаля; сырой золы методом озольнения в муфельной печи; сырой клетчатки по методу Геннеберга и Штомана; сырого жира по методу обезжиренного остатка в аппарате Сокслета; безазотистых экстрактивных веществ подсчетом разности 100%-ного содержания протеина, жира, клетчатки, золы и воды. Питательность растения определена расчетным методом с использованием коэффициентов переваримости кормов [21].

Исследования по определению стадий дигрессии на пастбищах проведены по методикам А.А. Горшковой [22] и Э.А. Ершовой [23]. Стадии пастбищной дигрессии определяли по шкале: естественное состояние растительности при незначительном выпасе – I стадия; начальные стадии угнетения травостоя при постоянном выпасе – II стадия; угнетение травостоя при усиленном выпасе – III стадия; сбой (толока) – IV стадия.

Статистическая обработка материала по биометрическим показателям и онтогенетической структуре ЦП проводилась при помощи пакета программ Excel. Уровни изменчивости оценивались по шкале С.А. Мамаева [24].

Результаты и их обсуждение

Виды рода *Medicago* часто встречаются на пастбищах, хорошо поедаются домашними животными как при выпасе, так и в сене, и характеризуются богатым биохимическим составом. По данным К.А. Соболевской с соавт. [25], отмечается, что люцерна находится на первом месте по выходу с единицы площади растительного белка, хорошо сбалансированного по аминокислотному составу.

Содержание протеина в сухом веществе и кормовых единиц сильно различается в зависимости от экологических условий произрастания. Так, по данным Р.Я. Пленник с соавт. [26], в экотипах люцерны серповидной в Туве содержание протеина колебалось от 14,7 (лугово-степной экотип) до 18,0 (лугово-солончаковый) и 21,9% (опустыненно-степной). Как указывают К.А. Соболевская и соавт. [25], в условиях Бурятии растения *M. falcata* накапливают протеин в пределах 17,7-18,0%. В Новосибирской области, по данным Т.В. Корниевской и М.М. Силантьевой [27], содержание протеина у *M. falcata* составляет 14,9%.

Изучение люцерны серповидной на содержание микроэлементов в Западном Забайкалье показало, что цинк является наиболее дефицитным элементом, молибден – наиболее избыточным, а в содержании меди отмечены как недостаток, так и избыток; содержание Ti, V, Cr, Mn, Fe, Co, Ni, Sr, Zr, Ba в основном находилось в пределах нормы [28].

Результаты анализа (табл. 1), полученные из образцов растений *M. falcata*, произрастающей в Хакасии, также свидетельствуют о высоком содержании в сухом веществе надземной массы протеина (17,03-29,53%), золы (6,75-10,67%), БЭВ (39,71-46,15%), клетчатки (22,30-25,35%) и о небольшом количестве жира (0,52-1,67%).

Таблица 1

Химический состав *Medicago falcata* L. в фазу цветения в различных условиях произрастания

Место произрастания	В абс. сухом веществе, %					Питательность 1 кг сена	
	сырой протеин	сырой жир	сырая клетчатка	сырая зола	БЭВ	к. ед.	ПП*, г
Республика Хакасия							
Усть-Абаканский р-н, окр. г. Усть-Абакан, крупно-дерновинная степь	29,53	1,22	22,30	7,24	39,71	0,53	42,9
Ширинский р-н, берег оз. Беле, ковыльно-злаковая степь	21,69	1,5	24,75	7,66	44,4	0,52	32,1
Таштыпский р-н, окр. с. Илек, полынно-злаковая степь	23,47	1,67	24,2	6,75	43,91	0,53	34,1
Орджоникидзевский р-н, окр. с. Устинкино, злаково-разнотравный луг	17,03	0,52	25,35	10,67	46,15	0,52	25,2
Новосибирская область							
Тогучинский р-н, окр. пос. Семеновский, подножье сопки Лысая, остепненный разнотравно-злаковый луг	11,47	2,52	30,35	8,72	49,46	0,62	86,0
Там же, середина склона южной экспозиции, ковыльная степь	12,03	2,4	27,98	6,62	53,37	0,67	90,0
Чулымский р-н, окр. д. Зырянка, злаково-разнотравный луг	14,33	2,6	25,43	6,77	35,48	0,47	97,0
Республика Алтай							
Онгудайский р-н, окр. с. Каракол, бобово-злаковый остепненный луг	15,52	2,32	27,66	8,55	32,25	0,43	93,1
Усть-Канский р-н, окр. с. Кырлык, бобово-злаковый остепненный луг	15,90	3,32	21,93	7,79	38,86	0,44	95,4
Улаганский р-н, урочище Мёны, бобово-злаково-разнотравная луговая степь	15,31	3,20	26,21	8,12	38,00	0,43	94,0

Примечание. ПП* – переваримый протеин.

Table 1

Chemical composition of *Medicago falcata* L. during the flowering phase under different growing conditions

Location place of growth B.E.E.PP*, g	Abs. dry matter, %					Nutrient content of 1 kg of hay	
	crude protein	crude fat	crude fibre	crude ash	free-nitrogen extract	fodder unit	DP*, g
Republic of Khakassia							
Ust-Abakan district, vicinity of Ust-Abakan, coarse-grass steppe	29.53	1.22	22.30	7.24	39.71	0.53	42.9
Shirinsky district, shore of Lake Bele, feather-grass steppe	21.69	1.5	24.75	7.66	44.4	0.52	32.1
Tashtypsky district, vicinity of Imek village, wormwood-grass steppe	23.47	1.67	24.2	6.75	43.91	0.53	34.1
Ordzhonikidze district, vicinity of Ustinkino village, cereal-grass meadow	17.03	0.52	25.35	10.67	46.15	0.52	25.2
Novosibirsk Region							
Toguchinsky district, vicinity of Semenovskiy settlement, foot of Lysaya hill, steppe herb-grass meadow	11.47	2.52	30.35	8.72	49.46	0.62	86.0
Same place, mid-slope on the southern slope, feather-grass steppe	12.03	2.4	27.98	6.62	53.37	0.67	90.0
Chulymsky district, vicinity of Zyryanka village, cereal-grass meadow	14.33	2.6	25.43	6.77	35.48	0.47	97.0
Republic of Altai							
Ongudai district, vicinity of Karakol village, bean-grass-steppe meadow	15.52	2.32	27.66	8.55	32.25	0.43	93.1
Ust-Kansky district, vicinity of Kyrlyk village, bean-grass-steppe meadow	15.90	3.32	21.93	7.79	38.86	0.44	95.4
Ulagan district, Meny tract, bean-grass-grass meadow steppe	15.31	3.20	26.21	8.12	38.00	0.43	94.0

Note. DP* – digested protein.

В Новосибирской области в образцах *M. falcata* показатели содержания жира значительно выше (2,4-2,6%), содержание протеина – меньше (11,47-14,33%), но переваримого протеина – от 86 до 97 г на 1 кг сена, что превышает показатели образцов из Хакасии (25,2-42,9%) в 2-3 раза. Питательность 1 кг сена из люцерны во всех образцах при этом колеблется в пределах 0,47-0,67 корм. ед. В Республике Алтай в 1 кг сухого вещества надземной фитомассы у дикорастущей люцерны серповидной содержится сырого протеина до 15,9%, клетчатки – до 27,7%, БЭВ – 38,9%; в 1 кг сена содержится до 0,44 корм. ед. и до 95,4 г переваримого протеина (табл. 1). В 1 кг корма у люцерны серповидной содержится калия – 2,13 г, кальция – 4,1 г, фосфора – 0,6 г.

Таким образом, установлено, что содержание сырого протеина является наиболее высоким (23,5-29,5%) в образцах люцерны из степных районов Хакасии; корм. ед. в 1 кг сена (0,62-0,67) – в образцах из Новосибирской области; переваримого протеина (95,4-97,0) – в образцах из Республики Алтай и Новосибирской области.

Биометрические характеристики особей в течение онтогенеза изменяются по одновершинной кривой: сначала увеличиваясь, достигая максимума в средневозрастном генеративном состоянии, затем снижаясь. Сравнение морфометрических показателей средневозрастных генеративных особей *M. falcata*

в различных эколого-фитоценологических условиях произрастания показало достаточно широкую амплитуду изменчивости (табл. 2).

Заметно различаются такие признаки, как высота растений (от 76,7 до 11,1 см), надземная биомасса особи (от 197,2 до 1,25 г), число побегов (от 69,8 до 3,6), число соцветий (от 949,0 до 5,1 шт. на особь), ПСП (от 73,2 до 132 шт. на особь). Максимальные величины отмечены в ненарушенных местообитаниях Новосибирской области, а минимальные – на пастбищах Республики Алтай.

Под влиянием интенсивного выпаса на степных пастбищах Республики Алтай у *M. falcata* наблюдается уменьшение всех величин морфометрических показателей, а также семенной продуктивности. Так, потенциальная семенная продуктивность (ПСП) при антропогенном воздействии составляет на сенокосном участке более 8000 семян на особь, на пастбищах с III-IV стадиями дигрессии завязываются только 130-450 шт. семян на особь (табл. 2).

Изучение онтогенетической структуры ЦП *M. falcata* в различных условиях произрастания показало, что в ненарушенных фитоценозах или с незначительным антропогенным воздействием чаще всего встречаются стержнекорневые особи.

Онтогенетический спектр в таких ценопопуляциях является одновершинным, максимум принадлежит генеративным особям: старым – на старой залежи в ЦП 1 в Хакасии; средневозрастным – в ЦП 2 Семеновка-1 в луговой степи Новосибирской области (табл. 3).

Таблица 2

Морфометрические показатели *Medicago falcata* L. в различных условиях произрастания

Место произрастания	Биомасса особи сырая, г	Высота особи, см	Длина, см		Число, шт.		ПСП*
			листа	листочка	побегов	соцветий	
Новосибирская область							
Тогучинский район, окр. д. Семеновка (1), подножие склона сопки, луговая разнотравно-злаковая степь	197,2±29,9	76,7±3,1	3,0±0,2	1,8±0,03	69,8±4,7	949,0±81,9	73205,9
Там же, Семеновка (2), юго-восточный склон сопки, ковыльная степь, после пожара	143,5±18,7	55,8±2,4	2,8±0,1	1,7±0,1	36,4±3,5	108,3±9,1	10238,7
Республика Хакасия							
Ширинский район, окр. д. Малый Спирин, долина р. Карыш, залежь	12,3±1,7	42,8±4,0	2,8±0,3	1,2±0,1	12,9±2,5	85,7±14,8	5517,4
Республика Алтай							
Улаганский район, уроч. Мёны, 1419 м над ур. моря, луговая степь, II стадия ПД**	42,7± 6,9	58,6±3,5	4,5±0,4	1,5±0,1	19,4±2,8	59,8±11,5	8478,4
Онгудайский район, окр. с. Каракол (1), 907 м, остепненный луг, II-III стадии ПД	1,7±0,3	20,8±1,6	1,3±0,1	0,9±0,1	3,6±0,6	7,8±1,3	182,4
Окр. с. Каракол (2), 911 м, луговая степь, III-IV стадии ПД	1,25±0,2	11,1±0,9	1,3±0,1	1,0±0,1	3,8±0,4	5,1±0,7	132,0
Усть-Канский район, окр. с. Кырлык, 1095 м, луговая степь, III-IV стадии ПД	2,0±0,4	11,3±1,0	1,5±0,06	0,8±0,04	6,0±0,9	8,3±1,7	489,1

Примечание. ПСП* – потенциальная семенная продуктивность; ПД** – пастбищная дигрессия.

Table 2

Morphometric indices of *Medicago falcata* L. under different growing conditions

Location growth area	Crude biomass of the specimen, g	Height of the specimen, cm	Length, cm		Number, pcs.		PSP*
			лист	leaflet	shoots	inflorescences	
Novosibirsk Region							
Toguchinsky district, vicinity Semenovka village (1), foot of the hillside, meadow herb-grass-grass steppe	197.2±29.9	76.7±3.1	3.0±0.2	1.8±0.03	69.8±4.7	949.0±81.9	73205.9
Same place, Semenovka (2), south-eastern slope of the hill, feather-grass steppe, after a fire	143.5±18.7	55.8±2.4	2.8±0.1	1.7±0.1	36.4±3.5	108.3±9.1	10238.7
Republic of Khakassia							
Shirinsky district, vicinity of Maly Spirin village, Karysh river valley, fallow	12.3±1.7	42.8±4.0	2.8±0.3	1.2±0.1	12.9±2.5	85.7±14.8	5517.4
Republic of Altai							
Ulagan district, Meny tract., 1419 m a.s.l., meadow steppe, AP stage II **	42.7± 6.9	58.6±3.5	4.5±0.4	1.5±0.1	19.4±2.8	59.8±11.5	8478.4
Ongudai district, vicinity of Karakol village (1), 907 m, steppe meadow, stage II-III of PD	1.7±0.3	20.8±1.6	1.3±0.1	0.9±0.1	3.6±0.6	7.8±1.3	182.4
Vicinity of Karakol village (2), 911 m, meadow steppe, stage III-IV of PD	1.25±0.2	11.1±0.9	1.3±0.1	1.0±0.1	3.8±0.4	5.1±0.7	132.0
Ust-Kansky District, vicinity of Kyrlyk village, 1095 m, meadow steppe, stage III-IV of PD	2.0±0.4	11.3±1.0	1.5±0.06	0.8±0.04	6.0±0.9	8.3±1.7	489.1

Note. PSP* – potential seed production; PD** – pasture degradation.

Эти ценопопуляции – нормальные, полночленные (нет субсенильных растений: у стержнекорневой жизненной формы они не выделяются, так как репродуктивная функция в этом случае, как считает Н.М. Григорьева [4], сохраняется вплоть до глубокого разрушения каудекса). В двух других местообитаниях в окрестностях с. Семёновка (в ЦП 3 – после пожара, ЦП 4 – с выпасом крупного рогатого скота) отмечены особи вегетативного происхождения (корневищно-стержнекорневой жизненной формы). Онтогенетический спектр в ЦП 3 после пожара имеет два максимума – на молодых и старых генеративных особях (по 27,5%). На пастбищах максимум принадлежит старым генеративным особям (ЦП 4-55,6%; ЦП 5-44,0%). В Чулымском районе в окрестностях с. Зырянка, несмотря на выпас, особей семенного происхождения значительно больше, чем вегетативного, в онтогенетической структуре ЦП 6 отмечено 13,33% ювенильных и имматурных особей, на деградированном лугу ЦП 7-1,92% имматурных особей. В этих ЦП в результате антропогенной нагрузки накапливается 40-60% старых растений, основной максимум принадлежит старым генеративным (табл. 3).

**Онтогенетическая структура ценопопуляций *Medicago falcata* L.
в различных условиях произрастания**

№ ЦП, местообитание, стадия ПД ¹	Онтогенетическое состояние особей, %							
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
Республика Хакасия								
Ширинский район ЦП 1. Окр. с. Малый Спирин, 485 м, долина р. Карыш, залежь	1,0	3,1	9,2	15,4	20,1	45,1	-	6,0
Новосибирская область								
Тогучинский район ЦП 2. Окр. с. Семёновка (1), подножие сопки Лысяя, 291 м, луговая степь	8,7	4,4	8,7	19,6	30,4	23,9	-	4,4
ЦП 3. Окр. с. Семёновка (2), юго-восточный склон, 381 м, ковыльная степь, после пожара	-	-	7,5	27,5	17,5	27,5	17,5	2,5
ЦП 4. Окр. с. Семёновка (3), подножье склона, 280 м, ковыльная степь, пастбище	-	-	7,4	14,8	18,5	55,6	-	3,7
Краснозерский район ЦП 5. Окр. с. Мохнатый Лог, 149 м, злаково-ковыльная степь, пастбище	-	-	8,0	20,0	24,0	44,0	-	4,0
Чулымский район ЦП 6. Окр. с. Зырянка-Базовое, 171 м, луговая степь, выпас	3,3	10,0	14,4	16,7	12,2	31,1	8,9	3,3
ЦП 7. Окр. с. Зырянка, 167 м, лесной деградированный луг, пастбище	-	1,9	7,7	15,4	13,5	40,4	15,4	5,8
Республика Алтай								
Онгудайский район ЦП 8. Окр. с. Нефтебаза, настоящая степь, 901 м, II стадия ПД	3,9	5,1	5,1	5,1	10,3	38,5	-	32,1
ЦП 9. Окр. с. Каракол (1), 907 м, остепненный луг, II стадия ПД	6,3	12,5	32,8	4,7	7,8	7,8	-	28,1
ЦП 10. Каракол (2), 911 м, луговая степь, III-IV стадии ПД	-	2,7	8,1	-	8,1	56,8*	21,6*	2,7
Улаганский район ЦП 11. Урочище Пазырык, АП ² № 5, окр. с. Балыктуюль, 1486 м, настоящая степь, III стадия ПД	-	-	1,5	4,5	7,5	40,3*	29,9*	16,4
ЦП 12. Урочище Мёны, луговая степь, 1419 м, моря, II стадия ПД	-	-	0,0	61,5	23,1	15,4	-	-
Усть-Канский район ЦП 13. Окр. с. Кырлык, луговая степь, III-IV стадии ПД	-	-	0,0	13,7	11,8	15,7*	39,2*	2,0

Примечание. ПД¹ – пастбищная дигрессия; АП² – археологический памятник (курган); *«отпад» по Н.М. Григорьевой [5].

Table 3

Ontogenetic structure of *Medicago falcata* L. cenopopulations under different growing conditions

No. of CP, habitat, stage of PD ¹	Ontogenetic state of individuals, %							
	j	im	v	g ₁	g ₂	g ₃	ss	s
Republic of Khakassia								
Shirinsky district CP 1. Vicinity of Maly Spirin village, 485 m, Karysh river valley, fallow	1.0	3.1	9.2	15.4	20.1	45.1	-	6.0
Novosibirsk Region								
Toguchinsky district CP 2. Vicinity of Semyonovka village (1), foot of Lysaya hill, 291 m, meadow steppe	8.7	4.4	8.7	19.6	30.4	23.9	-	4.4
CP 3. Vicinity of Semyonovka village (2), south-eastern slope, 381 m, feather-grass steppe, after a fire	-	-	7.5	27.5	17.5	27.5	17.5	2.5
CP 4. Vicinity of Semyonovka village (3), foot of slope, 280 m, feather-grass steppe, pasture	-	-	7.4	14.8	18.5	55.6	-	3.7
Krasnozersky district CP 5. Vicinity of Mokhnaty village Log, 149 m, cereals-grass steppe, pasture	-	-	8.0	20.0	24.0	44.0	-	4.0
Chulymsky district CP 6. Vicinity of Zyryanka-Bazovoye village, 171 m, meadow steppe, grazing	3.3	10.0	14.4	16.7	12.2	31.1	8.9	3.3
CP 7. Vicinity of Zyryanka village, 167 m, forest degraded meadow, pasture	-	1.9	7.7	15.4	13.5	40.4	15.4	5.8
Republic of Altai								
Onguday region CP 8. Vicinity of Neftebaza village, true steppe, 901 m, stage II of PD	3.9	5.1	5.1	5.1	10.3	38.5	-	32.1
CP 9. Vicinity of Karakol village (1), 907 m, steppe meadow, stage II of PD	6.3	12.5	32.8	4.7	7.8	7.8	-	28.1
CP 10. Karakol (2), 911 m, meadow steppe, III-IV stage of PD	-	2.7	8.1	-	8.1	56.8*	21.6*	2.7
Ulagan district CP 11. Pazyryk tract, AS ² No. 5, Vicinity of Balyktuyul village, 1486 m, true steppe, stage III of PD	-	-	1.5	4.5	7.5	40.3*	29.9*	16.4
CP 12. Meny tract, meadow steppe, 1419 m, seas, stage II of PD	-	-	0.0	61.5	23.1	15.4	-	-
Ust-Kansky District CP 13. Vicinity of Kyrlyk village, meadow steppe, stage III-IV of PD	-	-	0.0	13.7	11.8	15.7*	39.2*	2.0

Note. PD¹ – pasture degradation; AS² – archaeological site (hill mound); **“fall off” according to N.M. Grigorieva [5].

В Республике Алтай на степных пастбищах среднегорий наблюдаются интенсивный выпас сельскохозяйственных животных и широкое проявление признаков пастбищной дигрессии, со II и вплоть до IV стадий, по шкале, предложенной А.А. Горшковой [22] и Э.А. Ершовой [23] для степных сообществ Сибири. В луговой степи на сенокосном участке при II стадии пастбищной дигрессии корневищно-стержнекорневые особи *M. falcata* имеют высоту растения до 58,6 см (табл. 2) и накапливают надземную биомассу до 42,7 г. В этом сообществе (ЦП 12) обнаружены только генеративные растения (табл. 3) с большим

количеством генеративных парциальных образований и отсутствием семенного размножения по причине скашивания растений во время цветения.

Более интенсивному выпасу подвержены сообщества настоящих степей, часто находящиеся на III и IV стадиях пастбищной дигрессии. На таких пастбищах показатели *M. falcata* приближаются к минимальным: масса надземной части составляет 2,0-1,25 г, высота (длина) распланных побегов – 20,8-11,1 см. Ввиду постоянного стравливания и разбивания каудекса копытами животных растения находятся в угнетенном состоянии и быстро стареют, поэтому в онтогенетической структуре ЦП чаще всего преобладают старые генеративные и постгенеративные особи. Такая картина характерна для всех ценопопуляций *M. falcata* степных сообществ Горного Алтая, подверженных пастбищной нагрузке. Так, при II стадии пастбищной дигрессии в онтогенетической структуре, где особи *M. falcata* имеют стержнекорневую жизненную форму, в ЦП 8 старых – 70,5%, а в ЦП 9-35,9%.

Основной максимум в ЦП 8 принадлежит старым генеративным особям, а в ЦП 9 их два: виргинильные (32,8%); сенильные (28,1%). При участии вегетативного размножения онтогенетическая структура ЦП *M. falcata* на пастбище с III-IV стадиями пастбищной дигрессии (ЦП 10) становится неполночленной (нет j, g₁), правосторонней, с преобладанием старых генеративных растений (56,8%*) и большим количеством субсенильных (21,6%*), похожих на «отпад», описанный Н.М. Григорьевой [5] в антропогенных фитоценозах (табл. 3). Это мелкие распланные особи со слабо развитой придаточной корневой системой. В ЦП 11 старые особи составляют 86,6%, из которых 40,3%* – старые генеративные, 29,9%* – субсенильные, а в ЦП 13 их 56,9%*.

Как считает Н.М. Григорьева [5], «...фитоценотическая роль этой группы особей состоит в том, что они некоторое время удерживают занятую видом территорию и создают органическое вещество. Это состояние – не обязательный этап в индивидуальном развитии растений. Группа объединяет неперспективные или малоперспективные особи. Положение группы двойственное: с одной стороны, создается большая вероятность выпадения их из травостоя, с другой – не исключена возможность образования вторично-стержневых корней и закрепления их в ценозе».

По нашим наблюдениям, при уменьшении пастбищной нагрузки или хотя бы при временном ее прекращении особи успешно отрастают и успевают дать семенное или вегетативное потомство. Следовательно, ценопопуляции *M. falcata* в Горном Алтае выдерживают значительную пастбищную нагрузку и даже на III-IV стадиях пастбищной дигрессии могут частично восстанавливаться после прекращения выпаса и имеют довольно высокую плотность (от 10,7 до 51 особей на 1 м²).

Таким образом, изучение *M. falcata* в условиях естественного произрастания и при различной антропогенной нагрузке в Новосибирской области, Горном Алтае и Хакасии позволило выяснить уровень питательности ценного кормового растения, морфометрические параметры и онтогенетическую структуру его ценопопуляций как в ненарушенных местообитаниях, так и при полном сбое после выпаса, восстанавливающихся после пожара и на залежах. Это дало возможность выявить приспособительные возможности вида и охарактеризовать стратегию ценопопуляций *M. falcata* в разных условиях обитания. При нарастании антропогенных воздействий в онтогенетической структуре ценопопуляций *M. falcata* накапливаются особи с пониженным уровнем жизненности («отпад») и внутривоупуляционная регуляция осуществляется за счет снижения потребления ресурсов среды (уменьшения биомассы, числа побегов, семенной продуктивности и других показателей).

Выводы

1. Исследование кормовой ценности *M. falcata* в широких эколого-географических пределах показало, что содержание протеина отличается по регионам: в Хакасии – 17,03-29,53%; в Горном Алтае – до 15,9%; в Новосибирской области – до 14,33%. В 1 кг сена из люцерны содержится от 0,43 до 0,67 корм. ед., а переваримого протеина на 1 корм. ед. приходится в Новосибирской области – до 97 г, в Горном Алтае – до 95,4 г.

2. Люцерна серповидная существует в двух жизненных формах: стержнекорневой и корневищно-стержнекорневой. Большой жизненный цикл *M. falcata* в разных ботанико-географических зонах может протекать в различных вариантах. В ненарушенных фитоценозах мы встречали в основном стержнекорневые особи, а в фитоценозах, подверженных выпасу, сенокосению и восстанавливающихся после пожара, появлялись корневищно-стержнекорневые особи.

3. Антропогенные факторы влияют не только на жизненную форму, но и на численность, биомассу, характер семенного возобновления и онтогенетическую структуру ценопопуляций. При усилении интенсивности воздействия отмечается сокращение плотности особей на 1 м², уменьшение урожайности и биомассы, а также падение интенсивности семенного возобновления. При этом онтогенетическая структура ЦП *M. falcata* изменяется в сторону старения.

4. Основными приспособительными чертами *M. falcata* являются изменчивость жизненной формы и динамичность онтогенетической структуры ценопопуляций. При нарастании антропогенных воздействий внутривоупуляционная регуляция осуществляется за счет снижения потребления ресурсов

среды (уменьшения биомассы, числа побегов, семенной продуктивности и других показателей). При этом в онтогенетической структуре ценопопуляций *M. falcata* накапливаются особи с пониженным уровнем жизнеспособности («отпад»), которые при снижении пастбищной нагрузки успешно отрастают и успевают дать семенное или вегетативное потомство.

5. Комплексное изучение ценопопуляций *M. falcata* в широком диапазоне эколого-географических условий способствует пониманию процессов, происходящих при антропогенном воздействии, и показывает достаточную их устойчивость и способность к самовосстановлению после прекращения воздействия.

Список источников

1. Романенко Г.А., Тютюнников А.И., Гончаров П.Л. Кормовые растения России. – М.: ЦИНАО, 1999. – 370 с.
2. Флора Сибири. – Новосибирск: Наука, 1994. – Т. 9. – 280 с.
3. Культиасов И.М., Григорьева Н.М. Род Люцерна – *Medicago* L. // Биологическая флора Московской области. – М.: Изд-во Московского университета, 1978. – Вып. 4. – С. 96-112.
4. Григорьева Н.М. Люцерна серповидная (*Medicago falcata* L.) // Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. – Ч. 2. – М., 1983. – С. 55-61.
5. Атласова Л.Г. Азотфиксация, фотосинтез и продуктивность люцерны в условиях долины средней Лены // Вестник Мичуринского государственного аграрного университета. – 2019. – № 2. – С. 77-80. – URL: <https://www.elibrary.ru/item.asp?id=38195353>.
6. Будкевич Т.А., Заболотный А.И., Пикун П.Т., Пикун М.Ф., Коротков М.М. Эколого-физиологическая характеристика некоторых перспективных для введения в культуру корневищных морфотипов дикорастущих бобовых растений // Ботаника (исследования): Сборник научных трудов. – Минск: Право и экономика, 2011. – С. 356-372. – URL: <https://elpub.vir.nw.ru/jour/article/view/41/39>.
7. Сыева С.Я., Карнаухова Н.А., Зверева Г.К., Храмова Е.П., Бугаева М.В., Ледяева Н.В., Сальникова Е.А., Басаргина О.М. Сравнительная оценка состояния бобового компонента на природных и сеяных кормовых угодьях Республики Алтай // Инновации и продовольственная безопасность. – 2021. – № 2 (32). – С. 46-59. doi: 10.31677/2072-6724-2021-32-2-46-59.
8. Пленник Р.Я. Стратегии биоморфологической микроэволюции полиморфного вида *Medicago falcata* L. в Сибири / Отв. ред. Коропачинский И.Ю.; Рос. акад. наук. Сиб. отд. – ние. Центр. сиб. бот. сад. – Новосибирск: Наука, 2002. – 93 с.
9. Осипова В.В., Лазарев Н.Н. Продуктивность люцерны серповидной и люцерны изменчивой в условиях Якутии // Известия ТСХА. – 2010. – Вып. 1 – С. 50-57. – URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_13085961_47921731.pdf.
10. Будкевич Т.А., Анисова М.А., Таршиш Л.Г., Аleshchenkova З.М., Федоренчик А.А., Хрипач В.А., Завадская М.А., Коротков М.М. Физиолого-биохимические аспекты репродукции дикорастущего длиннокорневищного морфотипа *Medicago falcata* L. в культуре // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. СПб.: ВИР. – 2015. – Т. 176. – Вып. 3. – С. 299-324 doi:10.30901/2227-8834-2015-3-299-324.

References

1. Romanenko G.A., Tyutyunnikov A.I., Goncharov P.L. Fodder plants in Russia. M.: TsINAO, 1999: 370. (In Rus.)
2. Flora of Siberia. V.9. Novosibirsk: Nauka, 1994: 280. (In Rus.)
3. Kul'tiasov I.M., Grigor'eva N.M. Genus Lucerne – *Medicago* L. Ed.4. Biologicheskaya flora Moskovskoy oblasti. M.: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 1978: 96-112. (In Rus.)
4. Grigor'eva N.M. Yellow alfalfa (*Medicago falcata* L.). Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lugovykh rasteniy. Ch. 2. Moscow, 1983: 55-61. (In Rus.)
5. Atlasova L.G. Nitrogen fixation, photosynthesis and alfalfa productivity under Middle Lena valley conditions. Vestnik Michurinskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2019; 2: 77-80. (In Rus.)
6. Budkevich T.A., Zabolotny A.I., Pikun P.T., Pikun M.F., Korotkov M.M. Ecological and physiological characteristics of some promising rootstock morphotypes of wild leguminous plants for cultivation. Botanika (issledovaniya): Sbornik nauchnykh trudov. Minsk: Pravo i ekonomika. 2011: 356-372. (In Rus.)
7. Syeva S.Ya., Karnaukhova N.A., Zvereva G.K., Khramova E.P., Bugaeva M.V., Ledyeva N.V., Sal'nikova E.A., Basargina O.M. Comparative assessment of legume component on natural and grassland in the Altai Republic. Innovatsii i prodovol'stvennaya bezopastnost'. 2021; 2 (32): 46-59. DOI: 10.31677/2072-6724-2021-32-2-46-59 (In Rus.)
8. Plennik R.Ya. Strategies of biomorphological microevolution of the polymorphic species *Medicago falcata* L. in Siberia. Novosibirsk: Nauka, 2002: 94. (In Rus.)
9. Osipova V.V., Lazarev N.N. Productivity of alfalfa crescent and alfalfa variegated under Yakutian conditions. Izvestiya TSKhA. 2010; 1: 50-57. (In Rus.)
10. Budkevich T.A., Anisova M.A., Tarshis L.G., Aleshchenkova Z.M., Fedorenchik A.A., Khripach V.A., Zavadskaya M.A., Korotkov M.M. Physiological and biochemical aspects of reproduction of the wild long-rooted morphotype *Medicago falcata* L. in culture. Trudy po prikladnoy botanike, genetike i selektsii. SPb.: VIR. 2015; 176: 3: 299-324. DOI:10.30901/2227-8834-2015-3-299-324 (In Rus.)

11. *Касаткина Н.И., Нелюбина Ж.С., Фатыхов И.Ш.* Длительность использования семенных травостоев многолетних бобовых трав // Известия ТСХА. – 2021. – № 4. – С. 51-62. doi: 10.26897/0021-342X-2021-4-51-62.
12. *Жукова Л.А.* Поливариантность онтогенеза луговых растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М., 1986 – С. 104-112.
13. *Рыбашлыкова Л.П.* Влияние заповедности и выпаса на структуру ценопопуляций в сообществе *Festuca valesiaca* Gaudin // Известия ТСХА. – 2022. – № 1. – С. 52-60. doi:10.26897/0021-342X-2022-1-52-60.
14. *Работнов Т.А.* Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – Вып. 1. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 465-483.
15. *Уранов А.А.* Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. – 1975. – № 2. – С. 7-34.
16. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – 215 с.
17. Ценопопуляции растений: Очерки популяционной биологии. – М.: Наука, 1988. – 184 с.
18. *Снаговская М.С.* Сравнительная характеристика популяций *Medicago falcata* L. в разных экологических условиях // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. – 1966. – С. 51-59.
19. *Вайнагий И.В.* О методике изучения семенной продуктивности растений // Ботанический журнал. – 1974. – Т. 59, № 6. – С. 826-831.
20. *Разумов В.А.* Справочник лаборанта-химика по анализу кормов. – М.: Наука, 1987. – 326 с.
21. Корма Сибири – состав и питательность: Методические рекомендации / ВАСХНИЛ, Сибирское отделение; СибНИПТИЖ. – Новосибирск, 1988. – 680 с.
22. *Горшкова А.А.* Основные черты пастбищной дигрессии в степных сообществах Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. – 1983. – № 4. – С. 51-54.
23. *Ершова Э.А.* Антропогенная динамика растительности юга Средней Сибири: Препринт. – Новосибирск, 1995. – 53 с.
24. *Мамаев С.А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). – М.: Наука, 1973. – 284 с.
25. Полезные растения Западного участка зоны БАМ / Соболевская К.А., Гонтарь Э.М., Горохова Г.И. и др. – Новосибирск: Наука, 1985. – 230 с.
26. *Пленник Р.Я., Полидоров Ю.Н., Дьяконова А.А., Савоськин И.П.* Продуктивность и кормовая ценность люцерны серповидной – *Medicago falcata* в связи с местообитаниями // Ритмы развития и продуктивность полезных растений сибирской флоры. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 56-66.
27. *Корниевская Т.В., Силантьева М.М.* Использование бобовых для экологической рекультивации степных деградированных пастбищ Кулунды // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2020. – № 4 (52). – С. 33-40. Do i:10.18286/1816-4501-2020-4-33-40.
28. *Кашин В.К.* Содержание микроэлементов в люцерне в Западном Забайкалье // Агрехимия. – 2018. – № 8. – С. 46-51. – URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_35443956_98438241.pdf.
11. *Kasatkina N.I., Nelyubina Zh.S., Fatykhov I.Sh.* Duration of use of seed herbaceous perennial legume grasses. Izvestiya TSKhA. 2021; 4: 51-62. DOI: 10.26897/0021-342X-2021-4-51-62 (In Rus.)
12. *Zhukova L.A.* Multivariate ontogenesis of meadow plants. Zhiznennye formy v ekologii i sistematike rasteniy. Moscow, 1986: 104-112. (In Rus.)
13. *Rybashlykova L.P.* Effect of conservation and grazing on the structure of price populations in the *Festuca valesiaca* Gaudin community. Izvestiya TSKhA. 2022; 1: 52-60. DOI: 10.26897/0021-342X-2022-1-52-60 (In Rus.)
14. *Rabotnov T.A.* Issues in studying population composition for phytocenological purposes. Problemy botaniki. M.; L.: Izd-vo AN SSSR, 1950; 1: 465-483. (In Rus.)
15. *Uranov A.A.* Age spectrum of a phytocenopopulation as a function of time and energy wave processes. Biol. nauki. 1975; 2: 7-34. (In Rus.)
16. Plant cenopopulations (basic concepts and structure). M.: Nauka, 1976: 215. (In Rus.)
17. Plant cenopopulations: Essays on population biology. M.: Nauka, 1988: 184. (In Rus.)
18. *Snagovskaya M.S.* Comparative characterisation of *Medicago falcata* L. populations in different ecological conditions. Byulleten' MOIP. Otdel biologicheskiiy. 1966: 51-59. (In Rus.)
19. *Vaynagiy I.V.* On the methodology for studying the seed productivity of plants. Botanicheskiiy zhurnal. 1974; 59; 6: 826-831. (In Rus.)
20. *Razumov V.A.* Handbook for chemical laboratory technicians on feed analysis. M.: Nauka, 1987: 326. (In Rus.)
21. Forage in Siberia – Composition and Nutrition: Guidelines. VASKhNIL, Sibirskoe otdelenie, SibNIP-TIZh. Novosibirsk, 1988: 680. (In Rus.)
22. *Gorshkova A.A.* Main features of pasture digestion in Siberian steppe communities. Sibirskiy vestnik sel'skokhozyaystvennoy nauki. 1983; 4: 51-54. (In Rus.)
23. *Ershova E.A.* Anthropogenic vegetation dynamics in southern Central Siberia: Preprint. Novosibirsk, 1995: 53. (In Rus.)
24. *Mamaev S.A.* Forms of intraspecific variation in woody plants (examples from the *Pinaceae* family in the Urals). M.: Nauka, 1973: 284. (In Rus.)
25. *Sobolevskaya K.A., Gontar' E.M., Gorokhova G.I. et al.* Useful plants of the Western section of the BAM zone. Novosibirsk: Nauka, 1985: 230. (In Rus.)
26. *Plennik R.Ya., Polidorov Yu.N., D'yakonova A.A., Savos'kin I.P.* Productivity and fodder value of *Medicago falcata* in relation to habitats. Ritmy razvitiya i produktivnost' poleznykh rasteniy sibirskoy flory. Novosibirsk: Nauka, 1975: 56-66. (In Rus.)
27. *Kornievskaya T.V., Silant'eva M.M.* Use of legumes for ecological reclamation of degraded steppe pastures in Kulunda. Vestnik Ul'yanovskoy gosudarstvennoy sel'skokhozyaystvennoy akademii. 2020; 4 (52): 33-40. DOI: 10.18286/1816-4501-2020-4-33-40 (In Rus.)
28. *Kashin V.K.* Micronutrient content of alfalfa in western Transbaikalia. Agrokhimiya. 2018; 8: 46-51. (In Rus.)

Информация об авторах

Нина Андреевна Карнаухова, канд. биол. наук, доцент, старший научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук»; 630090, Российская Федерация, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101; e-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru; orcid: 0000-0001-8769-3142.

Серафима Яковлевна Сыева, канд. биол. наук, доцент, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный Алтайский научный центр агробιοтехнологий» (ФГБНУ ФАНЦА), руководитель Горно-Алтайского НИИСХ – филиала ФГБНУ ФАНЦА; 656910, Российская Федерация, Алтайский край, г. Барнаул, Научный городок, 35; адрес подразделения: 649100, Республика Алтай, с. Майма, ул. Катунская, 2; e-mail: serafima-altai@mail.ru; orcid: 0000-0001-5723-536X.

Статья поступила в редакцию 24.03.2023
Одобрена после рецензирования 28.05.2023
Принята к публикации 28.08.2023

About authors

Nina A. Karnaukhova, CSc (Bio), Associate Professor, Senior Research Associate, Central Siberian Botanical Garden SB RAS; 10, Zolotodolinskaya Str., Novosibirsk, 630090, Russian Federation; E-mail: karnaukhova-nina@rambler.ru, orcid: 0000-0001-8769-3142.

Serafima Ya. Syeva, CSc (Bio), Associate Professor, Leading Research Associate, Federal Altai Scientific Centre for Agrobiotechnology, Head of the Gorno-Altai Research Institute of Farming – Branch of Federal Altai Scientific Centre for Agrobiotechnology; 35, Nauchniy gorodok, Barnaul, the Altai Territory, 656910, Russian Federation; 2, Katunskaya Str., village settlement Mayma, the Republic of Altai, 649100, Russian Federation; E-mail: serafima-altai@mail.ru, orcid: 0000-0001-5723-536X.

The article was submitted to the editorial office 24 Mar 2023
Approved after reviewing 28 May 2023
Accepted for publication 28 Aug 2023

БОТАНИКА, БИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ

Оригинальная научная статья
УДК 630-51:630-53:30-56(470.61)
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-19-27



Изучение хода роста вяза шершавого (*Ulmus glabra Huds*) в условиях байрачной дубравы Кашарского лесничества Ростовской области

Алексей Анатольевич Пузанков, Оксана Ивановна Бабошко

Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт имени А.К. Кортунова, ФГБОУ ВО Донской ГАУ, г. Новочеркасск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алексей Анатольевич Пузанков, puzankov-01@mail.ru

Аннотация. Вяз шершавый является одной из основных лесообразующих пород Кашарского лесничества Ростовской области. Целью исследований является изучение изменений основных таксационных показателей (высота, диаметр, объем, приросты и др.) по периодам возраста вяза шершавого. Изучение хода роста вяза шершавого в условиях сухой байрачной дубравы имеет научно-практическое значение, так как данная древесная порода используется для нужд народного хозяйства не только Ростовской области, но и других регионов РФ. Во время проведения исследований по изучению хода роста ствола вяза шершавого использовались общепринятые в лесной таксации методики. На заложенной пробной площади проведена перечислительная таксация и определены расчетные таксационные показатели (высота и диаметр) модельного дерева (возраст дерева 34 года). После рубки модельного дерева измерены его высота, протяженность кроны и бессучковой зоны ствола, размечены места взятия спилов на серединах 2-метровых секций, у основания ствола, на высоте 1,3 м и у основания вершинки. В ходе камеральной обработки составлены таблицы хода роста по диаметру, высоте, объему и приросту, а также представлены графики изменений основных таксационных показателей в абсолютных величинах. Анализ полученных данных показал, что вяз шершавый на протяжении 34 лет устойчиво увеличивался по основным таксационным показателям (высота, диаметр, объем), значения прироста варьируют. Достоверность и правильность полученных регрессионных уравнений хода роста вяза шершавого (по высоте, диаметру, объему) в условиях сухой байрачной дубравы подтверждается высоким значением коэффициента аппроксимации ($R^2 = 0.99$).

Ключевые слова: вяз шершавый, байрачная дубрава, ход роста ствола, пробная площадь, древесный спил, таксационные показатели, таблицы хода роста

Для цитирования. Пузанков А.А., Бабошко О.И. Изучение хода роста вяза шершавого (*Ulmus glabra Huds*) в условиях байрачной дубравы Кашарского лесничества Ростовской области // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 19-27. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-19-27>

© Пузанков А.А., Бабошко О.И., 2023

BOTANY, BIOLOGICAL RESOURCES

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-19-27



Studying the Growth Course of Rough Elm (*Ulmus Glabra Huds*) in the Bayrachny Oak Grove of the Kashar Forestry of the Rostov Region

Aleksei A. Puzankov, Oksana I. Baboshko

Novocherkassk Engineering and Reclamation Institute named after A.K. Kortunova, Don State Agrarian University, Novocherkassk, Russia

Corresponding author: Aleksey A. Puzankov, puzankov-01@mail.ru

Abstract. Rough elm is one of the main forest-forming species of Kashar forestry of the Rostov region. The aim of the research is to study the changes in the main inventory indicators (height, diameter, volume, increments, etc.) of the rough elm at different age periods. The study of the growth course of the rough elm in the dry bayrachny oak grove is of scientific and practical significance, since this tree species is used for the needs of the national economy not only in the Rostov region, but also in other regions of the Russian Federation. During the study of the growth course of the trunk of the rough elm, the methods generally accepted in forest inventory were applied. Enumerative inventory was carried out on the established trial area

and the estimated inventory indicators (height and diameter) of the model tree were determined. After cutting down the model tree, its height, the length of the crown and the branchless trunk were measured, the places of taking cuts were marked in the middle of 2 m sections, at the base of the trunk, at a height of 1.3 m, and at the base of the vertex. In the course of the office processing, the tables of the growth course in diameter, height, volume and increment were compiled, as well as the graphs of the changes of the main inventory indicators in absolute values. The analysis of the data obtained showed that the rough elm has grown steadily over 34 years according to the main inventory indicators (height, diameter, volume), the values of increments vary. The reliability and correctness of the obtained regression equations of the growth course of rough elm (in height, diameter, volume) in the dry bayrachny oak grove is confirmed by the high value of the approximation coefficient ($R^2 = 0.99$).

Keywords: rough elm, bayrachny oak grove, the growth course of the trunk, trial area, wood cut, inventory indicators, tables of growth course

For citation. Puzankov A.A., Baboshko O.I. Studying the growth course of rough elm (*Ulmus Glabra Huds*) in the bayrachny oak grove of the Kshar forestry of the Rostov Region // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 19-27. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-19-27>

Введение

Вяз шершавый (*Ulmus glabra Huds*) – одна из лесообразующих древесных пород на территории Кашарского лесничества, которое расположено в северной части Ростовской области на территории Кашарского муниципального района. Общая площадь лесничества составляет 8017 га [6]. Древесные породы семейства ильмовых (вяз гладкий (*Ulmus laevis Pass*), вяз шершавый (*Ulmus glabra Huds*), вяз малый (*Ulmus minor Mill*)) занимают 2,2% территории всех насаждений Ростовской области. По таксационным показателям ильмовые уступают всем другим лесообразующим породам. Обычно они угнетены, имеют низкую высоту (6-8 м), IV-V бонитета, производительность составляет не более 60 м³/га [15]. На долю вяза шершавого приходится 284,0 га (5,5%) площади всех насаждений Кашарского лесничества [10]. Эта порода имеет и другие названия – такие, как ильм, вяз горный [3]. Крона вяза густая, почти не пропускающая солнечный свет, имеющая цилиндрическую полуовальную форму. Листья немного продолговатые, эллиптической формы. Кора на стволе грубо-трещиноватая. Плотность древесины составляет 609 кг/м³ [5, 8]. Вяз шершавый относится к быстрорастущей лиственной породе, отличается теневыносливостью и морозостойкостью. Он чутко реагирует на засуху и засоление почвы, поэтому предпочитает увлажненные плодородные почвы, вследствие чего является породой-гигромезофитом. Благодаря глубокой корневой системе эта порода является ветроустойчивой [12, 16].

В условиях лесничества вяз шершавый произрастает в дубравах байрачных сухих и имеет среднюю высоту до 15,0 м [10]. Байрачные леса выполняют важные противоэрозионные и водорегулирующие функции. При низкой лесистости степной зоны байрачные леса служат базой для получения мелкой поделочной древесины и дров, являются ценным местным генофондом для заготовки семян древесно-кустарниковых пород, используемых в защитном лесоразведении [15]. Порода используется для нужд народного хозяйства не только Ростовской области, но и других регионов РФ [17].

Цель исследований: изучение изменений основных таксационных показателей вяза шершавого на территории Кашарского лесничества. В настоящее время лесное хозяйство Ростовской области не располагает нормативно-справочными материалами по изучению хода роста вяза шершавого в естественных лесах степной зоны. Устаревшие данные инвентаризации лесничества (2005 г.) не отражают современного состояния лесов, что и определило новизну и значимость проведенных исследований. Однако ход роста основных лесообразующих пород защитных лесных полос на территории Ростовской области в условиях степи был освещен в работах В.В. Танюкевич [13] и О.И. Бабошко [2].

Методика исследований

Объектом исследований являлся вяз шершавый (*Ulmus glabra Huds*) естественного происхождения в смешанном насаждении состава 3ДБН2ОС2В3КЛП+КЛП на территории Кашарского участкового лесничества на пробной площади в квартале № 5, выделе № 16.

Во время анализа хода роста вяза использовались общепринятые в данном случае методы таксации [1]. По результатам перечислительной таксации, проведенной на заложенной пробной площади [9], были рассчитаны средние таксационные показатели (высота и диаметр) модельного дерева. По расчетным показателям в насаждении выбрали и спилили фактическую модель вяза шершавого, высота которого составила (h) 11,0 м, диаметр на высоте груди ($d_{1,3}$) в коре составил 15,3 см в 34-летнем возрасте [7, 11].

После рубки дерева измерены длина ствола (L), протяженность кроны и бессучковой зоны ствола (рис. 1), размечены места взятия спилов на серединах 2-метровых секций (получилось 5 секций), у основания ствола, на высоте 1,3 м и у основания вершинки на высоте 10 м [7] (рис. 2)



Рис. 1. Измерение длины ствола вяза шершавого (*Ulmus glabra Huds*)

Fig. 1. Measuring the trunk length of rough elm (*Ulmus glabra Huds*)



Рис. 2. Древесные спилы вяза шершавого (*Ulmus glabra Huds*)

Fig. 2. Wood cuts of rough elm (*Ulmus glabra Huds*)

Результаты и их обсуждение

В процессе камеральной обработки спилов составлены таблицы анализа хода роста дерева по его диаметру и высоте (табл. 1), а также по площади сечения ствола дерева и его объему [4, 14] (табл. 2).

Таблица 1

Анализ хода роста вяза шершавого по диаметру и высоте

№ среза	Высота среза, м	Диаметр сечения, см								Возраст, в котором дерево достигло высоты среза, м
		34		30	25	20	15	10	5	
		в коре	без коры							
I	0 34	17,9	16,6	15,1	14,4	10,1	7,1	4,4	2,5	0
II	1,0 33	16,2	15,5	14,1	11,2	8,7	5,6	2,9	1,5	1
III	1,3 31	15,3	14,5	13,2	10,4	7,4	4,9	2,4	1,2	3
IV	3,0 26	11,9	11,3	9,6	7,1	4,3	2,0	-	-	8
V	5,0 20	11,1	10,3	9,0	6,9	4,5	1,7	-	-	14
VI	7,0 19	10,2	8,8	8,1	6,3	3,5	-	-	-	15
VII	9,0 11	6,7	6,1	5,1	2,5	-	-	-	-	23
Высота дерева по периодам возраста, м		11,0		10,4	9,5	8,3	6,8	4,9	2,6	

Table 1

Analysis of the growth course of rough elm in diameter and height

No of the cut	Cut height, m	Section diameter, cm								Age at which the tree reached cut height, m
		Age, years								
	Number of layers	34		30	25	20	15	10	5	
In bark		Without bark								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
I	0 34	17.9	16.6	15.1	14.4	10.1	7.1	4.4	2.5	0
II	1.0 33	16.2	15.5	14.1	11.2	8.7	5.6	2.9	1.5	1
III	1.3 31	15.3	14.5	13.2	10.4	7.4	4.9	2.4	1.2	3
IV	3.0 26	11.9	11.3	9.6	7.1	4.3	2.0	-	-	8
V	5.0 20	11.1	10.3	9.0	6.9	4.5	1.7	-	-	14
VI	7.0 19	10.2	8.8	8.1	6.3	3.5	-	-	-	15
VII	9.0 11	6.7	6.1	5.1	2.5	-	-	-	-	23
Tree height by age period, m		11.0		10.4	9.5	8.3	6.8	4.9	2.6	

Таблица 2

Анализ хода роста ствола вяза шершавого по площади сечения и объему

Номер секции	Длина секции	Площадь сечения, м ² ×10 ⁻³							
		Возраст, лет							
		34		30	25	20	15	10	5
в коре	без коры								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	2,0	20,6	15,9	15,6	9,9	5,9	2,5	0,7	0,2
III	2,0	11,1	10,2	7,2	4,0	1,5	0,3	0,1	-
V	2,0	9,7	8,3	6,4	3,7	1,6	0,2	-	-
VI	2,0	8,2	6,1	5,2	3,1	1,0	-	-	-
IX	2,0	3,5	3,0	2,0	-	-	-	-	-
Площадь сечения вершинки, м ² ×10 ⁻³		1,0	0,6	0,1	1,5	0,4	0,05	0,03	0,2
Длина вершинки, м		1,0	1,0	0,4	1,5	0,3	0,8	0,9	0,6
Диаметр основания вершинки, см		3,4	3,0	1,3	4,5	0,8	0,8	0,5	0,6
Сумма площадей сечений и объемы									
Сумма площадей сечений, м ² ×10 ⁻³		53,1	46,3	36,4	20,7	10,0	3,0	0,8	0,2
Объем секций, м ³ ×10 ⁻³		106,2	92,6	72,8	41,4	20,0	6,0	1,6	0,4
Объем вершинки, м ³ ×10 ⁻³		0,3	0,2	0,0013	0,75	0,004	0,13	0,09	0,004
Общий объем дерева, м ³ ×10 ⁻³		106,5	92,8	72,8	42,3	20,0	6,1	1,6	0,4

Table 2

Analysis of the growth course of the rough elm trunk in terms of cross-sectional area and volume

No of the section	Section length	Cross-sectional area $m^2 \times 10^{-3}$							
		Age, years							
		34		30	25	20	15	10	5
		In bark	Without bark						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I	2.0	20.6	15.9	15.6	9.9	5.9	2.5	0.7	0.2
III	2.0	11.1	10.2	7.2	4.0	1.5	0.3	0.1	-
V	2.0	9.7	8.3	6.4	3.7	1.6	0.2	-	-
VI	2.0	8.2	6.1	5.2	3.1	1.0	-	-	-
IX	2.0	3.5	3.0	2.0	-	-	-	-	-
Cross-sectional area of the vertex, $m^2 \times 10^{-3}$		1.0	0.6	0.1	1.5	0.4	0.05	0.03	0.2
Length of the vertex, м		1.0	1.0	0.4	1.5	0.3	0.8	0.9	0.6
Diameter of the vertex base, см		3.4	3.0	1.3	4.5	0.8	0.8	0.5	0.6
Sum of the cross-sectional areas and volumes									
Sum of the cross-sectional areas, $m^2 \times 10^{-3}$		53.1	46.3	36.4	20.7	10.0	3.0	0.8	0.2
Volume of the sections, $m^3 \times 10^{-3}$		106.2	92.6	72.8	41.4	20.0	6.0	1.6	0.4
Volume of the vertex, $m^3 \times 10^{-3}$		0.3	0.2	0.0013	0.75	0.004	0.13	0.09	0.004
Total volume of the tree, $m^3 \times 10^{-3}$		106.5	92.8	72.8	42.3	20.0	6.1	1.6	0.4

Изменение диаметра на высоте груди, высоты, объема, прироста дерева в абсолютных и относительных величинах в различные периоды жизни и развития вяза шершавого представлено в таблице 3.

Таблица 3

Ход роста древесного ствола по диаметру, высоте и объему

Возраст, лет	$d_{1,3}$, см	Z_d , см	P_d , %	h , м	Z_h , м	P_h , %	V , m^3	Z_{cp} , m^3	Z_v , m^3	P_v , %
5	1,2	0,24	40,0	2,6	0,52	40,0	0,0004	0,00008	0,0008	40,0
10	2,4	0,24	13,0	4,9	0,46	12,2	0,0016	0,00016	0,00024	24,0
15	4,9	0,5	13,7	6,8	0,38	6,5	0,0060	0,0004	0,00088	23,0
20	7,4	0,5	8,1	8,3	1,5	4,0	0,0200	0,001	0,0028	22,0
25	10,4	0,6	6,7	9,5	1,14	2,7	0,0414	0,00828	0,00428	36,0
30	13,2	0,56	4,7	10,4	0,9	1,8	0,0728	0,0024	0,0063	11,0
34	14,5	0,56	1,9	11,0	0,12	1,1	0,0926	0,0027	0,00396	4,8

Примечание. $d_{1,3}$ – диаметр на высоте 1,3 м; h – высота дерева; V – объем ствола; Z_d , Z_h , Z_v – текущий сред-непериодический прирост диаметра, высоты и объема; Z_{cp} – средний прирост объема ствола; P_d , P_h , P_v – процент текущего прироста диаметра, высоты и объема.

Table 3

Tree trunk growth course in diameter, height and volume

Age, years	$d_{1,3}$, cm	Z_d , cm	P_d , %	h , m	Z_h , m	P_h , %	V , m ³	Z_{av} , m ³	Z_v , m ³	P_v , %
5	1.2	0.24	40.0	2.6	0.52	40.0	0.0004	0.00008	0.0008	40.0
10	2.4	0.24	13.0	4.9	0.46	12.2	0.0016	0.00016	0.00024	24.0
15	4.9	0.5	13.7	6.8	0.38	6.5	0.0060	0.0004	0.00088	23.0
20	7.4	0.5	8.1	8.3	1.5	4.0	0.0200	0.001	0.0028	22.0
25	10.4	0.6	6.7	9.5	1.14	2.7	0.0414	0.00828	0.00428	36.0
30	13.2	0.56	4.7	10.4	0.9	1.8	0.0728	0.0024	0.0063	11.0
34	14.5	0.56	1.9	11.0	0.12	1.1	0.0926	0.0027	0.00396	4.8

Note: $d_{1,3}$ – diameter at a height of 1.3 m; h – tree height; V – trunk volume; Z_d , Z_h , Z_v – the current average periodic increase in diameter, height and volume; Z_{av} – average growth in trunk volume; P_d , P_h , P_v – percentage of the current increase in diameter, height and volume.

По данным таблицы 1 построены графики зависимости высоты и диаметра по периодам возраста (рис. 3) и получены следующие регрессионные зависимости, показывающие связь высоты и диаметра ствола в зависимости от возраста дерева. Точность полученных уравнений подтверждается высокими коэффициентами аппроксимации.

На рисунке 4 представлено изменение текущего среднепериодического прироста по диаметру и высоте с изменением возраста вяза шершавого. На рисунке 5 показано изменение объема ствола и текущего среднепериодического прироста по объему с увеличением возраста дерева. Изменение хода роста ствола по объему представлено уравнением полиномиальной функции и подтверждается высоким коэффициентом аппроксимации.

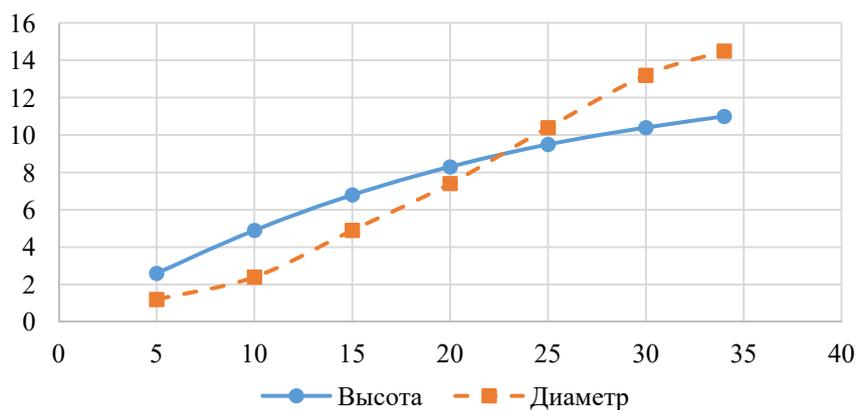


Рис. 3. Изменение диаметра и высоты ствола дерева с возрастом:

Fig. 3. Changes in tree diameter and trunk height with age

$$h = 4,4901 \ln(n) - 5,0336;$$

$$R^2 = 0,9907;$$

$$d = 0,0031n^2 + 0,3687n - 1,1143;$$

$$R^2 = 0,9936$$

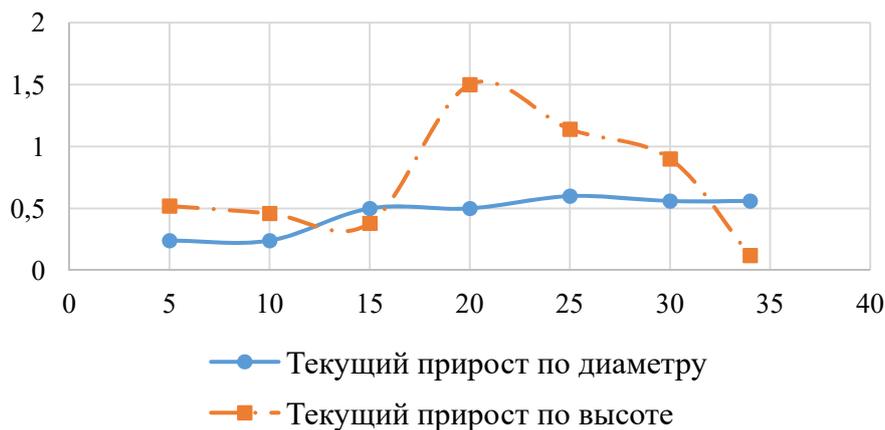


Рис. 4. Изменение текущего прироста по диаметру и высоте ствола дерева с возрастом

Fig. 4. Changes in current growth in tree diameter and trunk height with age

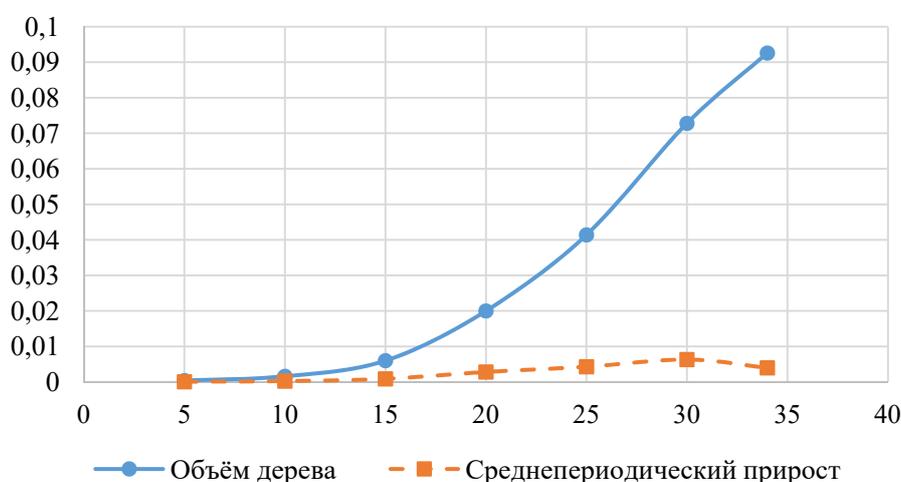


Рис. 5. Изменение объема ствола дерева и его текущего среднепериодического прироста с возрастом:

Fig. 5. Changes in tree trunk volume and current average growth with age

$$V = 0,0001n^2 - 0,002n + 0,0068;$$

$$R^2 = 0,9965,$$

где h – высота дерева, м; d – диаметр ствола, см; V – объем дерева, м³;
 n – возраст дерева, лет; R^2 – коэффициент аппроксимации

Выводы

Вяз шершавый (*Ulmus glabra Huds*) – одна из лесообразующих древесных пород байрачных лесов на территории Кашарского лесничества. Байрачные леса выполняют важные противозерозийные и водорегулирующие функции. На долю вяза шершавого приходится 284,0 га (5,5%) площади всех насаждений Кашарского лесничества. Древесина вяза применяется для производства мебели, строганного шпона, в машиностроении и др. Дубильные вещества коры вяза шершавого применяются в кожевенном производстве, из древесины этой породы делают краситель.

В результате анализа хода роста древесного ствола вяза шершавого можно сделать вывод о том, что на протяжении 34 лет таксационные показатели (высота, диаметр и объем) увеличивались. В возрасте 10 лет высота вяза шершавого составила 4,9 м, диаметр ствола – 2,4 см, объем – 0,002 м³. В 20 лет высота составила соответственно 8,3 м, диаметр – 7,4 см, объем – 0,02 м³. В 30-летнем возрасте высота составляла 10,4 м, диаметр – 13,2 см, объем – 0,073 м³. Рост дерева у вяза шершавого по диаметру является более интенсивным, чем по высоте (рис. 3). Усиленный рост в толщину у вяза шершавого наблюдается с 15 лет, что наглядно показывает кривая по текущему приросту рисунка 4. На протяжении роста и своего развития вяз шершавый плавно увеличивался по объему.

Кривая текущего прироста по объему (рис. 5) показывает, что на протяжении всех 34 лет рост дерева был равномерным, резкие колебания экологических факторов (климата) не наблюдались, иначе кривая имела бы зигзагообразный вид. Достоверность полученных регрессионных уравнений по высоте,

диаметру и объему вяза шершавого в условиях сухой байрачной дубравы подтверждается высоким значением коэффициента аппроксимации ($R^2 = 0,99$). В степных лесных массивах возраст наибольшей продуктивности у вяза шершавого составляет 70 лет. Согласно решению полученных регрессионных уравнений в 70 лет высота вяза шершавого составит 13,8 м, диаметр ствола – 39,9 см, объём – 0,357 м³.

Полученные данные могут быть использованы при составлении таблиц хода роста вяза шершавого (*Ulmus glabra* Huds) в условиях сухой байрачной дубравы Ростовской области. В настоящее время площадь произрастания ильмовых пород в байрачных насаждениях заметно возрастает за счет вытеснения из состава древостоя мягколиственных пород [15].

Список источников

1. Анучин Н.П. Лесная таксация. – 4-е изд., перераб. и доп. – М.: Лесная промышленность, 1977. – 512 с.
2. Бабошко О.И., В.В. Танюкевич. Продуктивность и мелиоративная роль лесных полос с участием *Robinia pseudoacacia* L. в степной зоне: Монография. – НИМИ ДГАУ. – Новочеркасск: Лик, 2015. – 108 с.
3. Булыгин Н.Е., Ярмишко В.Т. Дендрология. – СПб., 2000. – 527 с.
4. Загреев В.В., Сухих В.И. и др. Общесоюзные нормативы для таксации лесов: Справочник. – М.: Колос, 1992. – 495 с.
5. Иванов А.Ф. и др. Биология древесных растений / Под ред. А.Ф. Иванова. – Минск: Наука и техника, 1985-264 с.
6. Лесохозяйственный регламент Кашарского лесничества Департамента лесного хозяйства Ростовской области: Приказ Министерства природных ресурсов и экологии Ростовской области от 25 сентября 2018 № ПР-176. – [Электронный ресурс]. – URL: <https://минприродыро.рф/activity/408/>.
7. Нагимов З.Я., Zubova С.С., Сычугова О.В. и др. Таксация отдельного дерева: Учебное пособие. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. – 160 с.
8. Наука, технологии, искусство: теоретико-эмпирические и прикладные исследования // Сборник научных трудов по материалам XIII Международного междисциплинарного форума молодых ученых / НОО «Профессиональная наука», г. Санкт-Петербург, 2017 г. – СПб., 2017. – С. 203-212 с.
9. ОСТ 56-69-83. Площади пробные лесоустроительные. Метод закладки. – М.: Отраслевой стандарт, 1983. – 63 с.
10. Охрана окружающей среды – основа безопасности страны: Сборник статей по материалам Международной научной экологической конференции / Отв. за вып. А.Г. Кощаев. – Краснодар: КубГАУ, 2022. – С. 559-561.
11. Сальникова Т.С., Воробьева Т.С., Нагимов З.Я. и др. Таксация леса. Ход роста насаждений: Учебное пособие. – Екатеринбург: УГЛТУ, 2020. – 130 с.
12. Сеннов С.Н. Лесоведение и лесоводство: Учебник. – 3-е изд., перераб. и доп. – (Учебники для вузов. Специальная литература). – СПб.: Лань, 2011. – 336 с.
13. Танюкевич В.В., Ивоцин В.М. Особенности хода роста основных пород лесных полос в Ростовской области // Лесной вестник. – 2012. – № 2. – С. 27-31.
14. Третьяков Н.В., Горский П.В., Самойлович Г.Г. Справочник таксатора. – М.; Л.: Гослесбумиздат, 1952. – 853 с.

References

1. Anuchin N.P. Forest inventory. 4th ed. revised and supplemented. M.: Lesnaya promyshlennost', 1977: 512. (In Rus.)
2. Baboshko O.I., Tanyukevich V.V. Productivity and ameliorative role of forest belts with *Robinia pseudoacacia* L. in the steppe zone: Monograph. NIMI DGAU. Novocherkassk: Lik, 2015: 108. (In Rus.)
3. Bulygin N.E., Yarmishko V.T. Dendrology. SPb, 2000: 527. (In Rus.)
4. Zagreev V.V., Sukhikh V.I. et al. Union-wide standards for forest inventory: Handbook. M.: Kolos, 1992: 495. (In Rus.)
5. Ivanov A.F. et al. Biology of woody plants. Minsk: Nauka i tekhnika, 1985; 264. (In Rus.)
6. Forest management regulations of the Kasha Forest Department of the Rostov Region: Order of the Ministry of Natural Resources and Environment of the Rostov Region No. PR-176 dated September 25, 2018. [Electronic source]. URL: <https://минприродыро.рф/activity/408/> (In Rus.)
7. Nagimov Z.Ya. Zubova S.S., Sychugova O.V. et al. Individual tree inventory: Textbook. Ekaterinburg: UGLTU, 2020: 160. (In Rus.)
8. Science, technology, art: theoretical-empirical and applied research. Sbornik nauchnykh trudov po materialam XIII Mezhdunarodnogo mezhdistsiplinarnogo foruma molodykh uchenykh. Sankt-Petersburg: NOO professional'naya nauka. 2017: 203-212. (In Rus.)
9. OST 56-69-83. Test areas for forest survey. Method of laying. M.: Otrasleyvoy standart, 1983: 63. (In Rus.)
10. Okhrana okruzhayushchey sredy – osnova bezopasnosti strany: Sbornik statey po materialam Mezhdunarodnoy nauchnoy ekologicheskoy konferentsii. Krasnodar: KubGAU. 2022: 559-561. (In Rus.)
11. Sal'nikova T.S., Vorob'eva T.S., Nagimov Z.Ya. et al. Forest inventory. The course of plantation growth: Textbook. Ekaterinburg: UGLTU, 2020: 130. (In Rus.)
12. Sennov S.N. Silviculture and Forest Science: Textbook. 3rd ed. revised and supplemented. SPb.: Izdatel'stvo "Lan", 2011: 336. (In Rus.)
13. Tanyukevich V.V., Ivonin V.M. Peculiarities of the growth course of the main forest belt species in the Rostov region. Lesnoy vestnik. 2012; 2: 27-31. (In Rus.)
14. Tret'yakov N.V., Gorskiy P.V., Samoylovich G.G. Handbook for inventory. M.; L.: Goslesbumizdat, 1952: 853. (In Rus.)

15. *Турчин Т.Я., Турчина Т.А.* Леса степного Придонья. – Ростов н/Д: Изд-во Ростовского университета, 2005. – 240 с.

16. *Чураков Б.П., Чураков Д.Б.* Лесоведение: Учебник для вузов. – 4-е изд., стер. – СПб.: Лань, 2022. – 220 с.

17. Энциклопедия лесного хозяйства: В 2 т. / Под ред. Т.А. Антипенко. – М.: ВНИИЛМ, 2006.

Информация об авторах

Алексей Анатольевич Пузанков, магистрант по направлению подготовки «Лесное дело», Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А.К. Кортунова ФГБУ ВО Донской ГАУ; 346428, Россия, Ростовская обл., Новочеркасск, Пушкинская ул., 111; e-mail: puzankov-01@mail.ru.

Оксана Ивановна Бабошко, доцент кафедры, канд. с.-х. наук, Новочеркасский инженерно-мелиоративный институт им. А.К. Кортунова ФГБУ ВО Донской ГАУ; 346428, Россия, Ростовская обл., Новочеркасск, Пушкинская ул., 111; e-mail: oksana-baboschko@mail.ru.

Статья поступила в редакцию 12.02.2023
Одобрена после рецензирования 04.05.2023
Принята к публикации 03.10.2023

15. *Turchin T.Ya., Turchina T.A.* Forests of the steppe Predon region. Rostov n/D: Izd-vo Rostovskogo universiteta, 2005: 240. (In Rus.)

16. *Churakov B.P., Churakov D.B.* Forest Science: Textbook for Higher Education Institutions. 4th ed. Sankt-Peterburg: Izdatel'stvo "Lan", 2022: 220. (In Rus.)

17. *Antipenko T.A.* Encyclopaedia of Forestry: In two volumes. M.: VNIILM, 2006. (In Rus.)

About authors

Aleksey A. Puzankov, Master's Degree Student in "Forestry", Novoчеркасск Engineering and Reclamation Institute named after A.K. Kortunova, Don State Agrarian University; 111, Pushkinskaya Str., Novoчеркасск, Rostov Region, 346428, Russian Federation; E-mail: puzankov-01@mail.ru.

Oksana A. Baboschko, CSc (Ag), Associate Professor of the Department, Novoчеркасск Engineering and Reclamation Institute named after A.K. Kortunova, Don State Agrarian University; 111, Pushkinskaya Str., Novoчеркасск, Rostov Region, 346428, Russian Federation; E-mail: oksana-baboschko@mail.ru.

The article was submitted to the editorial office 12 Feb 2023
Approved after reviewing 04 May 2023
Accepted for publication 03 Oct 2023

ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Оригинальная научная статья

УДК 635.92: 58.085

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-28-36



Индукция каллуса *in vitro* и регенерация адвентивных побегов из листовых эксплантов гейхеры гибридной

Светлана Александровна Муратова, Юлия Викторовна Хорошкова

Мичуринский государственный аграрный университет; Россия, г. Мичуринск

Автор, ответственный за переписку: Светлана Александровна Муратова; e-mail: smuratova@yandex.ru

Аннотация. Впервые изучены вопросы индукции морфогенеза из изолированных листовых эксплантов гейхеры гибридной сорта Джорджия Плам. Индукцию каллуса и адвентивных побегов из листовых эксплантов проводили на модифицированной среде МС с 30 г/л глюкозы в присутствии 6-бензиламинопурина в сочетании с одним из ауксинов ИУК, ИМК, НУК или 2,4-Д. Соотношение цитокинин: ауксин в среде составляло 10:1 или 20:1. Наилучшая регенерация гейхеры гибридной (до 92% регенерирующих листовых дисков) получена на средах, содержащих 6-бензиламинопурина в концентрации 4,0 мг/л в сочетании с НУК в концентрации 0,2 мг/л или 0,4 мг/л. В этом случае число адвентивных побегов на регенерирующий диск могло достигать до 7-9 и более. Максимальная частота прямой регенерации наблюдалась на средах, содержащих ИМК. На средах, содержащих 2,4-Д, образовывался обильный каллус.

Ключевые слова: Гейхера гибридная, фитогормоны, каллусогенез, морфогенез, адвентивные побеги

Для цитирования. Муратова С.А., Хорошкова Ю.В. Индукция каллуса *in vitro* и регенерация адвентивных побегов из листовых эксплантов гейхеры гибридной // Тимирязевский биологический журнал. 2023. № 2. С. 28-36. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-28-36>

© Муратова С.А., Хорошкова Ю.В., 2023

GENETICS, BIOTECHNOLOGY

Original article

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-28-36



***In Vitro* Callus Induction and Adventitious Shoot Regeneration from Leaf Explants of Heuchera Hybrid**

Svetlana A. Muratova, Yulia V. Khoroshkova

Michurinsk State Agrarian University, Michurinsk, Tambov region, Russian Federation

Corresponding author: Svetlana A. Muratova, smuratova@yandex.ru

Abstract. The problems of morphogenesis' induction from isolated leaf explants of the variety Georgia Plum of Heuchera hybrid were studied for the first time. The induction of callus and of adventitious shoots from leaf explants on the modified MS medium containing 30g/l glucose was carried out in the presence of 6-BAP in combination with one of the auxins IAA, IBA, NAA or 2,4-D. The cytokinin: auxin ratio in the medium was 10:1 or 20:1. The best regeneration of Heuchera hybrid (up to 92% of regenerating leaf discs) was obtained on media containing 6-BAP at a concentration of 4.0 mg/l in combination with NAA at a concentration of 0.2 mg/l or 0.4 mg/l. In this case, the number of adventitious shoots per regenerating disc could reach 7-9 and more. The maximum frequency of direct regeneration was observed on media containing IBA. Abundant callus formation was observed on media containing 2,4-D.

Key words: Heuchera hybrid, plant hormones, callusogenesis, morphogenesis, adventitious shoots

For citation. Muratova S.A., Khoroshkova Yu.V. *In vitro* callus induction and adventitious shoot regeneration from leaf explants of Heuchera hybrid // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 28-36. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-28-36>

Введение

Гейхера широко используется в качестве декоративного теневыносливого многолетника с декоративными листьями, отличающимися весьма разнообразной цветовой гаммой. В связи с высокой популярностью культуры и появлением новых высокодекоративных сортов осуществлено достаточно большое количество работ по ее культивированию в условиях *in vitro* с целью быстрого массового размножения. Для получения качественного посадочного материала гейхеры используется, как правило, метод деления микророзеток, культивируемых на питательной среде Мурасиге-Скуга (Murashige, Skoog, 1962), с добавлением в качестве цитокинина 6-бензиламинопурина (6-БАП) в концентрации от 0,1 до 1,0 мг/л, одного или в сочетании с одним из ауксинов, чаще всего α -нафтилуксусной кислотой (от 0,01 до 0,2 мг/л) или индолил-3-масляной кислотой (от 0,05 до 0,8 мг/л) [1-4]. Есть данные об успешном применении для размножения этой культуры минеральной основы питательной среды Кворина-Лепуавра (Quoirin, Lepoivre, 1977) и DKW (Driver, Kuniyuki, 1984), дополненной 6-бензиламинопурином или метатополином (mT) в концентрации от 0,1 до 2,0 мг/л [5].

Зарубежными авторами представлены к публикации результаты исследований по разработке успешного протокола регенерации побегов гейхеры из тканей черешков и каллуса. В качестве регуляторов роста в среду в этом случае добавляли 6-БАП в концентрации от 0,5 до 4,0 мг/л в сочетании с 0,5 мг/л НУК [6]. Лучшей определена комбинация гормонов 2,0 мг/л 6-БАП и 0,5 мг/л НУК.

Изучению возможности формирования организованных структур из каллусных культур в биотехнологических исследованиях уделяется особое внимание. Клетки каллуса являются наиболее популярным биотехнологическим объектом для осуществления генетических изменений и получения растений с новыми признаками. Каллус представляет собой недифференцированную массу делящихся клеток, образующихся на изолированных эксплантах. Каллусные клетки в условиях *in vitro* активно делятся и при определенных условиях могут перейти к организованному росту и формированию меристематических очагов и микророзеток [7]. При этом основным условием перехода от пролиферации каллуса к органогенезу является соотношение регуляторов роста в питательной среде.

Используя систему *in vitro*, можно эмпирически добиться индукции в каллусе или культивируемых тканях цепи событий, связанных с образованием меристематических очагов, развитием на их основе зачатков стеблевых апексов и образованием побегов, которые после укоренения разовьются в целые растения, либо формирования зародышеподобных структур, образующих проросток и растение [8, 9].

Морфогенез является сложнейшим процессом, зависящим от множества факторов, каждый из которых может стать лимитирующим. В значительной степени способность к морфогенезу изолированных тканей растений зависит от генотипических особенностей растения, типа, возраста, состояния изолированного экспланта и условий его культивирования [6, 10-20].

Для многолетних культур работы по усовершенствованию хозяйственно ценных генотипов методами биотехнологии сравнительно немногочисленны, что связано главным образом с трудностями индукции морфогенеза из клеток и тканей, прошедших длительное культивирование *in vitro*. Этим обусловлена актуальность работы по разработке эффективных методов культивирования и регенерации адвентивных побегов из изолированных соматических тканей перспективных декоративных культур.

Цель исследований: разработать эффективные способы индукции морфогенеза в условиях культуры *in vitro* листовых дисков гейхеры гибридной для дальнейших исследований по расширению генетического разнообразия декоративных культур.

Методика исследований

Работа проведена в учебно-исследовательской лаборатории биотехнологии Мичуринского ГАУ.

В качестве растительного материала выбран популярный сорт гейхеры гибридной Джорджия Плам (Georgia Plum).

Для культивирования растений гейхеры *in vitro* использовали минеральную основу питательной среды Мурасиге-Скуга [21], дополненную мезоинозитолом (100 мг/л), агаром (8 г/л) и комплексом витаминов по прописи Мурасиге-Скуга. В качестве источника углерода в среду вносили глюкозу в концентрации 30 г/л. рН питательной среды в процессе приготовления устанавливали в пределах 5,6-5,8 с помощью децинормального раствора NaOH. Среды стерилизовали автоклавированием (1 атм., 20 мин). Витаминами и регуляторы роста растений стерилизовали фильтрованием и добавляли после автоклавирования («Mil-lipore» 0,22 μ m, France). На этапе микроразмножения растений в среду добавляли 6-бензиламинопурин в концентрации 0,25 мг/л и β -индолилуксусную кислоту (ИУК) – 0,05 мг/л.

Культивирование растений осуществляли в культуральной комнате при 16-часовом световом дне с освещенностью 2000-2500 люкс (люминесцентные лампы Osram L36W/765 Cool Daylight) и температурой воздуха 24 \pm 2 °С.

В опытах по индукции морфогенеза из изолированных тканей эксплантами служили высечки листьев с хорошо развитых растений, культивируемых *in vitro*. Крупные листья нарезали поперечно центральной жилке на 2-3 фрагмента площадью 0,5-1,0 см². Культивировали высечки листовых пластинок с черешками и средние части листовых пластинок.

Листовые диски помещали на питательные среды регенерации на основе среды Мурасиге-Скуга с добавлением витаминов, 30 г/л глюкозы, 4,0 мг/л 6-БАП и одного из ауксинов (ИУК, НУК, ИМК или 2,4-Д) в концентрации 0,2 или 0,4 мг/л.

Схема опыта

Вариант 1: 6-БАП 4 мг/л + ИМК 0,4 мг/л

Вариант 2: 6-БАП 4 мг/л + ИУК 0,4 мг/л

Вариант 3: 6-БАП 4 мг/л + 2,4 Д 0,4 мг/л

Вариант 4: 6-БАП 4 мг/л + НУК 0,4 мг/л

Вариант 5: 6-БАП 4 мг/л + ИМК 0,2 мг/л

Вариант 6: 6-БАП 4 мг/л + ИУК 0,2 мг/л

Вариант 7: 6-БАП 4 мг/л + 2,4 Д 0,2 мг/л

Вариант 8: 6-БАП 4 мг/л + НУК 0,2 мг/л

В опытах по регенерации листовые диски культивировали в темноте при температуре 24°C. Эксперименты продолжались в течение 3-3,5 мес. (3 пассажа по 4-5 недель каждый). Регенерировавшие побеги срезали с листовых пластинок и доращивали по стандартной схеме клонального микроразмножения растений.

Результаты и их обсуждение

Проведенный предварительный скрининг морфогенетического потенциала нескольких видов декоративных культур показал, что они существенно отличаются по способности к регенерации адвентивных побегов из изолированных листовых тканей и каллуса. За 3 мес. культивирования на питательных средах регенерации была достигнута высокая частота каллусогенеза (до 90-100%) и морфогенеза (60-90%) у гейхеры, в то время как на листьях хосты и вейгелы регенеранты не образовались ни на одной из питательных сред. Наблюдали частичный некроз тканей листьев этих культур. Для дальнейших исследований с целью подбора оптимального соотношения регуляторов роста в среде был выбран сорт гейхеры Джорджия Плам (*Georgia Plum*), отличающийся высоким морфогенетическим потенциалом.

Известно, что правильный выбор первичного экспланта, минерального и углеводного состава питательной среды, экзогенных регуляторов роста, условий культивирования позволяет регулировать морфогенетические процессы в культуре органов и тканей растений и получать желаемый результат [6, 10-20]. В качестве первичных эксплантов в протоколах регенерации адвентивных побегов часто используются высечки листьев [11, 13, 14, 16, 18-20, 22, 23]. Известно также, что лист является самодифференцирующимся органом с многочисленными клетками, обладающими меристематической активностью. Особенно активны меристемы влагалища и дистальной части листа. Листовые экспланты у большинства видов растений в условиях *in vitro* способны к образованию каллуса и дифференциации адвентивных почек, побегов и корней [8]. Ткани, окружающие проводящие пучки в листовых пластинках, имеют повышенные органогенные свойства. Как правило, из них образуется морфогенный каллус, в котором происходят различные процессы морфогенеза [22]. Показана эффективность применения этого типа эксплантов на плодовых, ягодных культурах и на ряде декоративных культур [11, 13, 14, 16, 22, 23].

В экспериментах нами использовались листовые пластинки хорошо развитых молодых растений. Поскольку для растения *in vivo* каллус – это группа клеток, возникающая при травмах и защищающая место поранения (ранева паренхима), в которой накапливаются питательные вещества для регенерации анатомических структур или утраченного органа, интенсивность каллусообразования *in vitro* можно повысить, увеличивая раневую поверхность изолированного органа. Регенерация также часто происходит в месте среза экспланта. Некоторые экспланты нечувствительны к обработке регуляторами роста, если они не разделены на части или не повреждены. Поэтому большинство исследователей рекомендуют делать надрезы на листовых пластинках или брать высечки листьев. По данным литературы, фрагментация молодых развернутых листьев *Malus* на 14 секций повышала способность листовых тканей к образованию адвентивных побегов и эмбриоподобных структур [24]. Поперечные надрезы эксплантов *Torenia fournieri* значительно увеличили образование почек в пределах площади радиусом 0,5 см от места поранения [25].

Исследования показали, что при культивировании целых листовых пластинок каллус образуется только на срезах черешков. Нанесение дополнительных поранений скальпелем существенно повышало частоту каллусообразования. Каллус формировался вдоль надрезов и постепенно покрывал значительную часть поверхности эксплантов. Он образовался при применении всех четырех ауксинов.

Наиболее интенсивное каллусообразование на 91,5-100% листовых эксплантов получили при использовании в качестве ауксина НУК и 2,4-Д. Отмечали характерные особенности образовавшегося каллуса на средах с разными ауксинами. Применение 2,4-Д приводило к образованию и активному росту светло-кремового полупрозрачного каллуса с зачатками морфогенных структур. На средах с НУК на всех эксплантах образовывался морфогенный каллус как при концентрации ауксина как 0,2 мг/л, так и 0,4 мг/л (рис. 1).

На средах с ИМК и ИУК частота каллусообразования была ниже. При этом повышение концентрации ИМК и ИУК с 0,2 до 0,4 мг/л существенно повышало частоту каллусообразования на высечках листьев гейхеры (рис. 1).

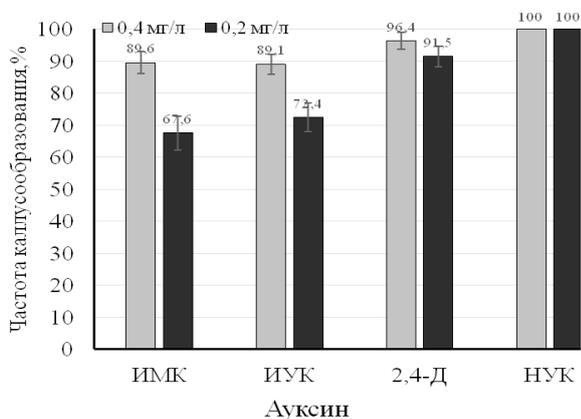


Рис. 1. Образование каллуса из листовых эксплантов гейхеры на средах с разными ауксинами

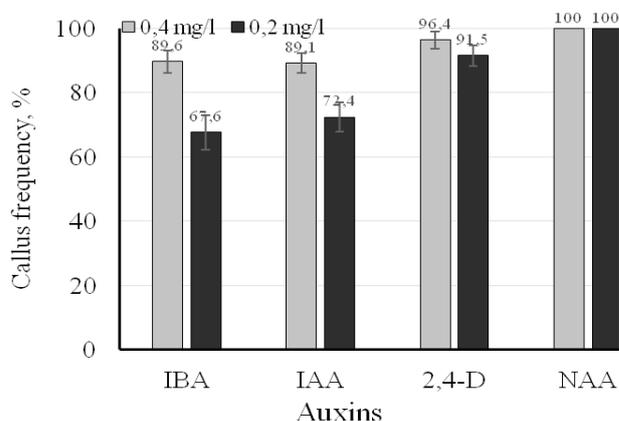


Fig. 1. Callus formation from leaf explants of *Heuchera* hybrid on media with different auxins

Одним из обязательных условий, необходимых для индукции морфогенетических процессов, является грамотное использование экзогенных гормонов роста растений. Анализ данных литературы дает основание утверждать, что несмотря на имеющиеся место особенности разных генотипов, существуют общие подходы к подбору фитогормонов в средах регенерации. При регулировании морфогенеза с помощью экзогенных фитогормонов обычно опираются на закономерность, впервые установленную Скутом и Миллером на каллусе паренхимы стебля табака [26]. Согласно их концепции индукция образования каллуса имеет место при сбалансированном отношении ауксинов к цитокининам, образование побегов можно индуцировать, повышая уровень цитокининов по отношению к ауксинам, а формирование корней требует преобладания ауксинов по отношению к цитокининам.

Наиболее широко используемым и эффективным препаратом с цитокининовой активностью проявил себя 6-БАП. В исследованиях нами использован этот цитокинин в концентрации 4,0 мг/л сочетании с одним из ауксинов. Использовали соотношение: цитокинин: ауксин в среде 10:1 и 20:1. В проведенных нами ранее исследованиях на разных видах плодовых и ягодных культур это соотношение регуляторов роста было определено как наиболее эффективное [11, 14]. Поэтому было решено использовать его при работе и с декоративными культурами.

При одном количестве цитокинина в питательной среде в опытах с листьями гейхеры тип используемого ауксина определил как эффективность регенерации адвентивных побегов, так и путь прохождения морфогенетических процессов.

Максимальная частота регенерации гейхеры получена на средах с НУК. Уже в первом пассаже при культивировании листовых высечек с образовавшимся на них каллусом на средах с этим ауксином частота регенерации достигла 91,9% (рис. 2) и была практически одинаковой при соотношении цитокинин: ауксин в среде как 10:1, так и 20:1. При использовании этого ауксина получено и максимальное число побегов-регенератов на один регенерирующий диск (рис. 3). Эффективность этого ауксина была показана ранее и при работе с черешками листьев 13 сортов гейхеры. Максимальная частота регенерации адвентивных побегов (до 83%) получена у сортов *Blonde* и *Rio* [6].

В проведенных нами исследованиях минимальное число регенерирующих эксплантов получено на средах с 2,4-Д. Несмотря на то, что на средах с этим регулятором роста более чем на 90% эксплантов происходило образование каллуса и морфогенных образований, лишь некоторые из них в итоге развились в почки и побеги. Полученные нами результаты согласуются с данными, представленными Чан Ху с коллегами [6].

Тип используемого экзогенного ауксина был основным фактором, определяющим ход регенерации. Как следует из полученных нами результатов, у гейхеры могут иметь место как регенерация через стадию каллусообразования, так и прямая регенерация адвентивных побегов из соматических тканей

лишь с незначительным образованием каллуса. Прямая регенерация непосредственно из тканей листовой пластинки имела место при использовании в качестве ауксина ИМК (рис. 4, 5). На средах с ИУК имела место регенерация как непосредственно из тканей листа, так и через стадию каллусообразования (рис. 6, 7).

Каллусы с высоким морфогенетическим потенциалом были полупрозрачные, светло-кремовые, бежевые или желтоватые, компактные, структурированные (рис. 7, 8). Наиболее массово побеги регенерировали на средах с НУК (рис. 9). В этом случае практически на каждом листовом экспланте формировался один или несколько очагов регенерации, и общее число побегов-регенерантов на регенерирующий диск могло доходить до 7-9.

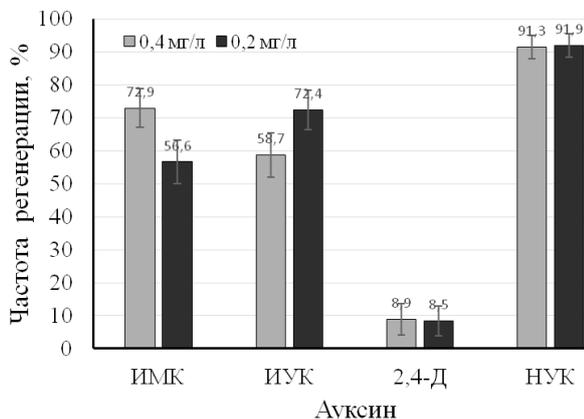


Рис. 2. Эффективность регенерации адвентивных побегов из листовых эксплантов гейхеры на средах с разными ауксинами

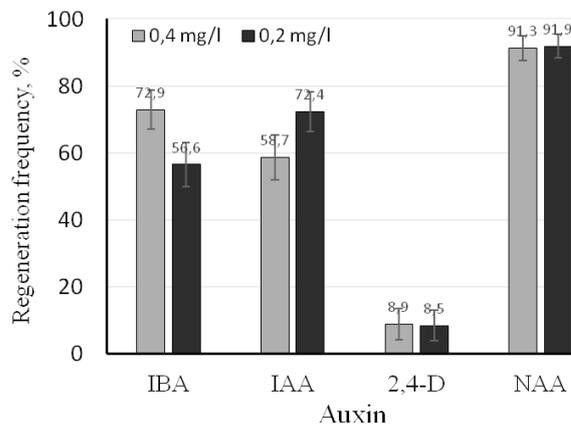


Fig. 2. Adventitious shoot regeneration from leaf explants of *Heuchera* hybrid on media with different auxins

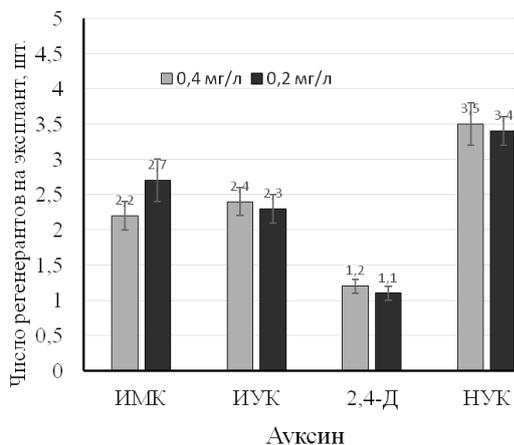


Рис. 3. Число адвентивных побегов на листовых эксплантах гейхеры на средах с разными ауксинами

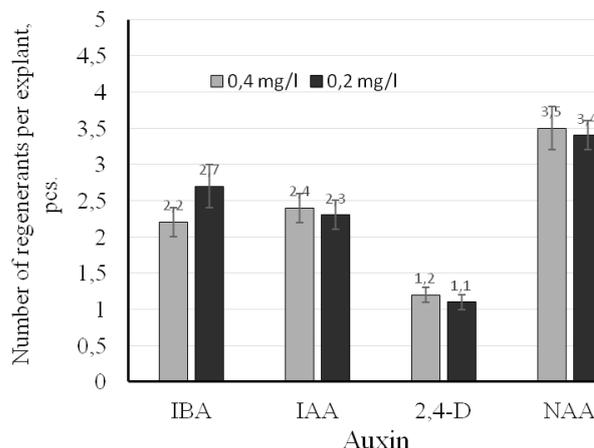


Fig. 3. Number of adventitious shoots on leaf explants of *Heuchera* hybrid on media with different auxins



Рис. 4. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,2 мг/л ИМК
Fig. 4. Regeneration of adventitious shoots of *Heuchera* hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BA and 0.2 mg/l IBA



Рис. 5. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,4 мг/л ИМК
Fig. 5. Regeneration of adventitious shoots of Heuchera hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BAP and 0.4 mg/l IBA



Рис. 6. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,2 мг/л ИУК
Fig. 6. Regeneration of adventitious shoots of Heuchera hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BAP and 0.2 mg/l IAA



Рис. 7. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,4 мг/л ИУК
Fig. 7. Regeneration of adventitious shoots of Heuchera hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BAP and 0.4 mg/l IAA



Рис. 8. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,4 мг/л 2,4-Д
Fig. 8. Regeneration of adventitious shoots of Heuchera hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BAP and 0.4 mg/l 2,4-D



Рис. 9. Регенерация адвентивных побегов гейхеры на среде Мурасиге-Скуга с 4,0 мг/л 6-БАП и 0,4 мг/л НУК
Fig. 9. Regeneration of adventitious shoots of *Heuchera* hybrid on the medium Murashige–Skoog with 4.0 mg/l 6-BAP and 0.4 mg/l NAA

Выводы

При культивировании высечек листьев гейхеры гибридной сорта Джорджия Плам (*Georgia Plum*) на среде Мурасиге-Скуга с добавлением 30 г/л глюкозы, 4,0 мг/л 6-БАП и 0,2 мг/л или 0,4 мг/л НУК 100% листовых эксплантов образовали каллус, и более 90% из них регенерировали адвентивные побеги. Прямая регенерация непосредственно из тканей листовой пластинки имела место при использовании в качестве ауксина ИМК.

Разработанный протокол регенерации может быть использован в биотехнологических исследованиях, направленных на получение новых генотипов декоративных культур.

Список источников

1. Гуцин А.В., Калашникова Е.А., Киракосян Р.Н. Оптимизация технологии клонального микроразмножения современных сортов декоративных культур // *Sciences of Europe*. – 2019. – № 38. – С. 28-31.
2. Пугачева Г.М., Субботина Н.С., Николашина О.Н., Вдовина В.С. Особенности клонального микроразмножения гейхеры гибридной // *Приоритетные направления развития садоводства (I Потаповские чтения)*. – 2019. – С. 93-96.
3. Гусева М.В., Крахмалева И.Л. Особенности регенерации разных сортов *Heuchera* и × *Heucherella* в культуре *in vitro* // *Integral: Международный журнал прикладных наук и технологий*. – 2021. – № 4.
4. Zhao H.Q., He Qing H., Song Li L., Hou Mei F., Zhang Zhi G. In vitro culture of *Heuchera villosa* «Caramel» // *HortScience*. – 2017. – V. 52, № 4. – Pp. 622-624. doi: 10.21273/HORTSCI11340-16.
5. Nowakowska K., Bodych A., Latkowska M.J. and Pacholczak A. The use of tissue cultures in the mass production of *Heuchera* «Silver Scrolls» // *Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW. Horticulture and Landscape Architecture*. – 2020. – № 41. – Pp. 5-16. doi: 10.22630/AHLA.2020.41.1.
6. Chan Xu, Hang Guo, Zhijing Wang, Yuan Chen. In vitro and cutting propagation of *Heuchera*: rapid mass production protocol and correlation between initiating ability the two methods // *Preprint, Research Square*. – 2022. doi: 10.21203/rs.3.rs-2168017/v1
7. Бутенко Р.Г., Яковлева З.М. Контролируемый органогенез и регенерация целого растения в культуре недифференцированной ткани // *Известия АН СССР*. – Серия Б. – 1962. – № 2. – С. 230-241.
8. Катаева Н.В., Бутенко Р.Г. Клональное микроразмножение растений. – М.: Наука, 1983. – 96 с.

References

1. Gushchin A.V., Kalashnikova E.A., Kirakosyan R.N. Optimization of the technology of clonal micropropagation of modern varieties of ornamental crops. *Sciences of Europe*. 2019; 38: 28-31. (In Rus.)
2. Pugacheva G.M., Subbotina N.S., Nikolashina O.N., Vdovina V.S. Peculiarities of clonal micropropagation of *Heuchera* hybrid. *Prioritetnye napravleniya razvitiya sadovodstva (I Potapovskie chteniya)*. 2019: 93-96. (In Rus.)
3. Guseva M.V., Krakhmaleva I.L. Peculiarities of regeneration of different varieties of *Heuchera* and × *Heucherella* in *in vitro* culture. *Integral: Mezhdunarodniy zhurnal prikladnykh nauk i tekhnologiy*. 2021; 4. (In Rus.)
4. Zhao H.Q., He Qing H., Song Li L., Hou Mei F., Zhang Zhi G. In vitro culture of *Heuchera villosa* «Caramel». *HortScience*. 2017; 52; 4: 622-624. DOI: 10.21273/HORTSCI11340-16
5. Nowakowska K., Bodych A., Latkowska M.J. and Pacholczak A. The use of tissue cultures in the mass production of *Heuchera* «Silver Scrolls». *Annals of Warsaw University of Life Sciences-SGGW. Horticulture and Landscape Architecture*. 2020; 41: 5-16. DOI: 10.22630/AHLA.2020.41.1
6. Chan Xu, Hang Guo, Zhijing Wang, Yuan Chen. In vitro and cutting propagation of *Heuchera*: rapid mass production protocol and correlation between initiating ability the two methods. *Preprint, Research Square*. 2022. DOI: 10.21203/rs.3.rs-2168017/v1
7. Butenko R.G., Yakovleva Z.M. Controlled organogenesis and regeneration of the whole plant in undifferentiated tissue culture. *Izvestiya AN SSSR. Seriya B*. 1962; 2: 230-241. (In Rus.)
8. Kataeva N.V., Butenko R.G. Clonal micropropagation of plants. M.: Nauka, 1983: 96. (In Rus.)

9. *Бутенко Р.Г.* Индукция морфогенеза в культуре тканей растений // Гормональная регуляция онтогенеза растений. – М.: Наука, 1984. – С. 42-54.
10. *Носырева М.В., Вечернина Н.А., Таварткиладзе О.К.* Регенерация и размножение растений бегонии *in vitro* // Известия Алтайского государственного университета. – 2004. – № 3. – С. 094-097.
11. *Соловых Н.В., Муратова С.А.* Индукция морфогенеза из соматических тканей растений рода *Rubus* // Вестник МичГАУ. – 2010. – № 2. – С. 104-110.
12. *Митрофанова И.В.* Соматический эмбриогенез и органогенез как основа биотехнологических систем получения и сохранения декоративных и плодовых культур // Труды Никитского ботанического сада. – 2009. – Т. 131. – С. 9-22.
13. *Митрофанова И.В.* Соматический эмбриогенез и органогенез как основа биотехнологических систем получения и сохранения декоративных и плодовых культур // Биология растений и садоводство: теория, инновации. – 2009. – № 131.
14. *Муратова С.А., Соловых Н.В., Терехова В.И.* Индукция морфогенеза из изолированных соматических тканей растений: Монография. – Мичуринск: Изд-во Мичуринского госагроуниверситета, 2011. – 107 с.
15. *Сковородников Д.Н., Леонова Н.В., Озеровский А.В., Варавка А.А.* Влияние регуляторов роста растений на адвентивный органогенез земляники садовой *in vitro* // Вестник Брянского государственного университета. – 2012. – № 4 (2). – С. 222-224.
16. *Плаксина Т.В., Солохина А.А., Артамонова О.Н., Бородулина И.Д.* Пути регенерации растений вишни степной (*Prunus Fruticosa* Pall) в условиях *in vitro* // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. – 2018. – Т. 17. – С. 234-238.
17. *Хорошкова Ю.В., Муратова С.А.* Индукция морфогенеза в культуре тканей растений // Наука и образование. – 2021. – № 4 (3).
18. *Baker B.C., Bhatia S.K.* Factors effecting adventitious shoot regeneration from leaf explants of quince (*Cydonia oblonga*) // Plant Cell Tiss. Org. Cult. – 1993. – V. 35. – Pp. 273-277.
19. *Ahmad N., Faisal M., Anis M., Aref I.M.* In vitro callus induction and plant regeneration from leaf explants of *Ruta graveolens* L. // South African Journal of Botany. – 2010. – № 76 (3). – Pp. 597-600. doi: 10.1016/j.sajb.2010.03.008.
20. *Lee J.H., Pijut P.M.* Adventitious shoot regeneration from in vitro leaf explants of *Fraxinus nigra* // Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). – 2017. – V. 130. – Pp. 335-343. doi.: 10.1007/s11240-017-1228-1.
21. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures // Physiol. Plant. – 1962. – V. 15, № 13. – Pp. 473-497.
22. *Иванова Н.Н., Митрофанова И.В., Митрофанова О.В.* Методические основы клонального микро размножения некоторых декоративных культур // Сборник научных трудов ГНБС. – 2014. – Т. 138. – С. 57-101.
23. *Строева Н.С., Дарханова В.Г.* Получение растений-регенерантов *Medicago varia* индукцией каллусообразования листовых эксплантов в культуре *in vitro* // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2017. – № 1 (85). – С. 110-113.
9. *Butenko R.G.* Induction of morphogenesis in plant tissue culture. Gormonal'naya regulyatsiya ontogeneza rasteniy. M.: Nauka, 1984: 42-54. (In Rus.)
10. *Nosyreva M.V., Vechernina N.A., Tavartkiladze O.K.* Regeneration and propagation of begonia plants *in vitro*. Izvestiya Altayskogo gosudarstvennogo universiteta. 2004; 3: 094-097. (In Rus.)
11. *Solovykh N.V., Muratova S.A.* Induction of morphogenesis from somatic tissues of plants of the genus *Rubus*. Vestnik MichGAU. 2010; 2: 104-110. (In Rus.)
12. *Mitrofanova I.V.* Somatic embryogenesis and organogenesis as the basis of biotechnological systems for obtaining and preserving ornamental and fruit crops. Trudy Nikitskogo botanicheskogo sada. 2009; 131: 9-22. (In Rus.)
13. *Mitrofanova I.V.* Somatic embryogenesis and organogenesis as a basis for biotechnological systems for obtaining and preserving ornamental and fruit crops. Biologiya rasteniy i sadovodstvo: teoriya, innovatsii. 2009; 131. (In Rus.)
14. *Muratova S.A., Solovykh N.V., Terekhova V.I.* Induction of morphogenesis from isolated plant somatic tissues: Monograph. Michurinsk: Izd-vo Michurinskogo gosagrouniversiteta, 2011: 107. (In Rus.)
15. *Skovorodnikov D.N., Leonova N.V., Ozerovskiy A.V., Varavka A.A.* Influence of plant growth regulators on adventitious organogenesis of garden strawberry *in vitro*. Vestnik Bryanskogo gosudarstvennogo universiteta. 2012; 4 (2): 222-224. (In Rus.)
16. *Plaksina T.V., Solokhina A.A., Artamonova O.N., Borodulina I.D.* Ways of regeneration of steppe cherry plants (*Prunus Fruticosa* Pall) *in vitro*. Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii. 2018; 17: 234-238. (In Rus.)
17. *Khoroshkova Yu.V., Muratova S.A.* Induction of morphogenesis in plant tissue culture. Nauka i obrazovanie. 2021; 4 (3). (In Rus.)
18. *Baker B.C., Bhatia S.K.* Factors effecting adventitious shoot regeneration from leaf explants of quince (*Cydonia oblonga*). Plant Cell Tiss. Org. Cult. 1993; 35: 273-277.
19. *Ahmad N., Faisal M., Anis M., Aref I.M.* In vitro callus induction and plant regeneration from leaf explants of *Ruta graveolens* L. South African Journal of Botany. 2010; 76 (3): 597-600. DOI: 10.1016/j.sajb.2010.03.008
20. *Lee J.H., Pijut P.M.* Adventitious shoot regeneration from in vitro leaf explants of *Fraxinus nigra*. Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC). 2017; 130: 335-343. DOI.: 10.1007/s11240-017-1228-1
21. *Murashige T., Skoog F.* A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. Physiol. Plant. 1962; 15; 13: 473-497.
22. *Ivanova N.N., Mitrofanova I.V., Mitrofanova O.V.* Methodical bases of clonal micropropagation of some ornamental crops. Sbornik nauchnykh trudov GNBS. 2014; 138: 57-101. (In Rus.)
23. *Stroeva N.S., Darkhanova V.G.* Obtaining *Medicago varia* regenerated plants by inducing callus formation of leaf explants in *in vitro* culture. Prirodnye resursy Arktiki i Subarkтики. 2017; 1 (85):110-113. (In Rus.)

24. *Welander M.* Plant regeneration from leaf and stem segments of shoots raised *in vitro* from mature apple trees // *J. Plant Physiol.* – 1988. – V. 132. – P. 738-744.

25. *Norizaku T., Tanimoto S., Harada H.* Effects of wounding on adventitious bud formation in *Torenia fournieri* stem segments cultured *in vitro* // *J. Exp. Bot.* – 1985. – V. 36. – Pp. 841-847.

26. *Skoog F., Miller C.O.* Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro* // *Symp Soc Exp Biol.* – 1957. – V. 11. – Pp. 118-131.

Информация об авторах

Светлана Александровна Муратова, заведующий учебно-исследовательской лабораторией и биотехнологии, профессор кафедры садоводства, биотехнологий и селекции сельскохозяйственных культур, канд. биол. наук, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение «Мичуринский государственный аграрный университет»; 393760, Россия, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. Интернациональная, 101; e-mail: smuratova@yandex.ru; orcid: 0000-0003-0783-5927.

Юлия Викторовна Хорошкова, аспирант кафедры садоводства, биотехнологий и селекции сельскохозяйственных культур, Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Мичуринский государственный аграрный университет»; 393760, Россия, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. Интернациональная, 101; e-mail: yuhoroshkova@yandex.ru; orcid: 0009-0008-6010-1264.

Статья поступила в редакцию 27.02.2023
Одобрена после рецензирования 04.05.2023
Принята к публикации 31.08.2023

24. *Welander M.* Plant regeneration from leaf and stem segments of shoots raised *in vitro* from mature apple trees. *J. Plant Physiol.* 1988; 132: 738-744.

25. *Norizaku T., Tanimoto S., Harada H.* Effects of wounding on adventitious bud formation in *Torenia fournieri* stem segments cultured *in vitro*. *J. Exp. Bot.* 1985; 36: 841-847.

26. *Skoog F., Miller C.O.* Chemical regulation of growth and organ formation in plant tissues cultured *in vitro*. *Symp Soc Exp Biol.* 1957; 11: 118-131.

About authors

Svetlana A. Muratova, CSc (Bio), Head of the Biotechnology Teaching and Research Laboratory, Professor of the Department of Horticulture, Biotechnology and Crop Breeding, Michurinsk State Agrarian University; 101, Internatsional'naya Str., Michurinsk, Tambov region, 393760, Russian Federation; E-mail: smuratova@yandex.ru, orcid: 0000-0003-0783-5927.

Yulia V. Khoroshkova, post-graduate student, Department of Horticulture, Biotechnology and Crop Breeding, Michurinsk State Agrarian University; 101, Internatsional'naya Str., Michurinsk, Tambov region, 393760, Russian Federation; E-mail: yuhoroshkova@yandex.ru; orcid: 0009-0008-6010-1264.

The article was submitted to the editorial office 27 Feb 2023
Approved after reviewing 04 May 2023
Accepted for publication 31 Aug 2023

ГЕНЕТИКА, БИОТЕХНОЛОГИЯ

Обзорная статья
УДК 636.2:636.082:636.082.2
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-37-48



Маркер-ассоциированная и геномная селекция мясного скота

Марина Ивановна Селионова¹, Лилия Валерьевна Евстафьева¹,
Елена Николаевна Коновалова², Елена Валентиновна Белая³

¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

² Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ имени академика Л.К. Эрнста, г. Москва, Россия

³ Белорусский государственный педагогический университет имени М. Танка, г. Минск, Беларусь

Автор, ответственный за переписку: Марина Ивановна Селионова, selionova@rgau-msha.ru

Аннотация. В статье представлен обзор современных генетических технологий для совершенствования продуктивных качеств и прогнозирования племенной ценности мясного скота. В частности, в маркере ассоциированной селекции наиболее перспективным является отбор по желательным генотипам в генах миостатина (*MSTN*), кальпаина (*CAPN*), кальпастина (*CAST*), гормона роста (*GH*), лептина (*LEP*), тироглобулина (*TG*), белка, связывающего жирные кислоты (*FABP*), С-рецептора ретиновой кислоты (*RORC*), диацил-глицерол-ацилтрансферазы (*DGATI*), стерол-С₆ десатуразы (*SCD*). Современным и значительно более прогрессивным подходом является метод одношагового геномного наилучшего линейного несмещенного прогноза (Single Step Genomic Best Linear Unbiased Predictions, ssGBLUP), с помощью которого рассчитывается геномная оценка племенной ценности (Genomic Estimated Breeding Value, GEBV) с использованием данных генотипирования ДНК-чипом, фенотипа и родословной. Для поиска новых генов продуктивности мясного скота в настоящее время более информативным признан полногеномный анализ ассоциаций (genome-wide association study, GWAS), основанный на использовании генетических маркеров, распределенных по всему геному и находящимся в неравновесном сцеплении, по меньшей мере – с одним из количественных признаков. Выявлены новые гены, ассоциированные с живой массой в разные периоды онтогенеза, среднесуточным приростом живой массы, остаточным потреблением корма, весом туши и содержания в ней мякоти. Большинство идентифицированных генов контролирует процессы клеточного деления, липидного и углеводного обмена. Накопление данных по полногеномным ассоциативным исследованиям и экзомному секвенированию способствовало развитию новых методов генетического анализа – геномной онтологии и геномных сетей. Использование геномных сетей привело к первому детальному пониманию генетической основы формирования сложных фенотипических признаков на основе сложного взаимодействия регуляторных сетей «главных» и «периферических» генов, контролирующих развитие определенного признака.

Ключевые слова: мясной скот, маркер-ассоциированная селекция, геномная селекция, полногеномный анализ ассоциаций, гены-кандидаты признаков продуктивности, геномные сети.

Для цитирования. Селионова М.И., Евстафьева Л.В., Коновалова Е.Н., Белая Е.Н. Маркер-ассоциированная и геномная селекция мясного скота // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 37-48. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-37-48>

© Селионова М.И., Евстафьева Л.В., Коновалова Е.Н., Белая Е.Н., 2023

GENETICS, BIOTECHNOLOGY

Review article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-37-48



Marker-assisted and Genomic Selection of Beef Cattle

Marina I. Selionova¹, Liliya V. Evstaf'eva¹, Elena N. Konovalova², Elena V. Belaya³

¹ Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

² Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst, Moscow, Russia

³ Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank, Minsk, Belarus

Corresponding author: Marina I. Selionova, selionova@rgau-msha.ru

Abstract. This article provides an overview of modern genetic technologies for improving production traits and predicting breeding value in beef cattle. In particular, in marker-assisted selection the most promising is the selection

by desirable genotypes in the genes of myostatin (*MSTN*), calpain (*CAPN*), calpastatin (*CAST*), growth hormone (*GH*), leptin (*LEP*), thyroglobulin (*TG*), fatty acid binding protein (*FABP*), retinoic acid C-receptor (*RORC*), diacyl-glycerol acyltransferase (*DGATI*), sterol-Co desaturase (*SCD*). A modern and much more advanced approach is the Single Step Genomic Best Linear Unbiased Predictions (ssGBLUP) method, which calculates a Genomic Estimated Breeding Value (GEBV) using DNA chip genotyping, phenotype and pedigree data. Genome-wide association studies (GWAS), based on the use of genetic markers distributed throughout the genome and in non-equilibrium linkage with at least one of the quantitative traits, are currently recognised as more informative for finding new genes for beef cattle productivity. New genes associated with live weight at different stages of ontogenesis, average daily live weight gain, residual feed intake, carcass weight and flesh content have been identified. Most of the identified genes control cell division, lipid and carbohydrate metabolism. The accumulated data on full-genome association studies and exome sequencing led to new methods of genetic analysis – gene ontology and gene networks. The use of gene networks provided the first detailed understanding of the genetic basis for the formation of complex phenotypic traits based on the complex interaction of regulatory networks of “major” and “peripheral” genes controlling the development of a particular trait.

Key words: beef cattle, marker-assisted selection, genomic selection, genome-wide association study, candidate genes for productivity traits, gene networks

For citation. Selionova M.I., Evstaf'eva L.V., Konovalova E.N., Belaya E.N. Marker-assisted and Genomic Selection of Beef Cattle. Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 37-48. (In Rus.) <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-37-48>

Введение

В настоящее время одним из перспективных приемов ускорения темпов совершенствования продуктивных качеств и прогнозирования племенной ценности сельскохозяйственных животных вообще, и мясного скота в частности, является маркер-ассоциированная (marker-assisted selection, MAS) и геномная селекция (genomic selection, GS). Она основана на знании о взаимосвязи между генотипом и фенотипом, позволяет практически сразу после рождения прогнозировать племенную ценность животных и отбирать для разведения наиболее перспективных особей.

Известно, что большинство хозяйственно ценных селекционных признаков носит полиморфный и полигенный характер, то есть контролируется многими генами и их аллельными вариациями. Поэтому локус количественного признака (Quantitative Trait Loci, QTL) является участком ДНК, либо содержащим гены, либо сцепленным с генами, которые отвечают за тот или иной количественный признак. Для поиска ассоциаций с признаками продуктивности мясного скота доказаны высокая информативность однонуклеотидных полиморфизмов (Single Nucleotide Polymorphisms, SNP) и их сканирование по всему геному [1-3]. Несмотря на значимые успехи в разработке подходов к полногеномному прогнозированию QTL, все еще остаются нерешенными вопросы, связанные с пониманием эффектов воздействия нуклеотидных замен на системы организма и регуляцию клеточных процессов, а также вопросы о том, как эти процессы связаны между собой [4, 5].

Маркер-ассоциированная селекция

В маркер-ассоциированной селекции мясного скота наиболее перспективными маркерами признаны гены миостатина (*MSTN*), кальпаина (*CAPN*), кальпастатина (*CAST*), гормона роста (*GH*), лептина (*LEP*), тироглобулина (*TG*), белка, связывающего жирные кислоты (*FABP*), С-рецептора ретиновой кислоты (*RORC*), диацил-глицерол-ацилтрансферазы (*DGATI*), стерол-Со десатуразы (*SCD*) [6-10]. Генотипирование по указанным генам включено в селекционные программы в странах Америки, Европы и Австралии [11, 12].

Одним из самых изученных для прогнозирования мясной продуктивности и наиболее используемым в селекции мясного скота является *MSTN*, ингибирующий рост мышечных волокон. Доказано, что феномен «двойного мускульного фенотипа», выявленный у бельгийской голубой породы скота, контролируется *MSTN* [13]. Исследования, проведенные на других породах мясного скота, показали целесообразность генотипирования SNP в гене миостатина для отбора животных с лучшими показателями мясной продуктивности без снижения качества говядины [14-17].

Другим важным генетическим маркером для использования в селекционных программах мясного скота являются гены *CAPN* и *CAST*. Установлено, что они контролируют процесс автолиза в мышечных волокнах, который обеспечивает проявление эффекта нежности мяса. Это стало обоснованием целесообразности генотипирования по данным генам для наиболее распространенных коммерческих пород мясного скота как во многих странах мира, так и в России [18-20].

Выявлены ассоциации генов *LEP*, *FABP*, *RORC*, *DGATI* и *SCD* с различной интенсивностью отложения жира между мышечными волокнами, что определяет разную выраженность мраморности

говядины [21-23]. Тестирование по данным генам, а также на отсутствие генетических дефектов стало рекомендуемым для отбора и целенаправленного подбора животных, в генотипе которых присутствуют желательные для селекции аллели [24-26].

Геномная селекция

ДНК-чипы. Полногеномный анализ ассоциаций

В последнее десятилетие более перспективным и информативным признан полногеномный анализ ассоциаций (genome-wide association study, GWAS). При этом стоит отметить, что GWAS как метод начал использоваться уже после применения таких биоинформатических технологий, как генная онтология и генные сети (Gene Ontology, GeneNetwork), о которых сказано ниже. GWAS представляет собой дальнейшее развитие метода маркер-ассоциированной селекции и основывается на использовании генетических маркеров, распределенных по всему геному и находящихся в неравновесном сцеплении (linkage disequilibrium, LD), по меньшей мере – с одним из количественных признаков (QTL) [27-29].

Крупномасштабное генотипирование с покрытием всего генома стало возможным после разработки чипа BovineSNP50 BeadChip. Этому предшествовала огромная работа по секвенированию генома крупного рогатого скота (герефордская порода), который был завершен в 2009 г. Международным консорциумом (Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium (BGSAC), объединившим более 300 ученых из 25 стран мира во главе с Национальными институтами здравоохранения (National Institutes of Health) и Министерством сельского хозяйства США (U.S. Department of Agriculture). Размер генома составляет около 3 млрд пар оснований, включает в себя около 22000 генов, из которых 14000 являются общими для всех видов млекопитающих, и это один из самых крупных из когда-либо секвенированных геномов [30].

Для создания SNP-чипа был проведен широкий ресиквенс генома 392 животных 14 молочных и мясных пород крупного рогатого скота, 166 животных африканских пород и двух гибридных пород: *Bos Taurus* × *Bos Indicus* [31]. В результате было обнаружено 444792 SNP, из которых отобрано 54000 SNP с высокой степенью детектирования и частотой минорного аллеля (Minor Allele Frequency, MAF) более 5%. Данные SNP были использованы для разработки чипа, ставшего «золотым стандартом» в области генотипирования и получившего название BovineSNP50 BeadChip компании Иллюмина (Illumina Corporation, San Diego, CA).

Следует отметить, что полногеномное секвенирование геномов крупного рогатого скота продолжается до настоящего времени. Наиболее известным является проект «1000 Bulls Genome Project», цель которого – всесторонне охарактеризовать внутри- и межпородное генетическое разнообразие [32]. Идентифицировано несколько миллионов SNP, на основе которых компания Illumina анонсировала чипы малой (Bovine 3K и 6K, 2900 и 6909 SNP) и высокой плотности Bovine HD (777962 SNP). Позже были разработаны кастомные версии чипов: GGP (GeneSeek Inc.) и IDB (ICBF), которые включают в себя мажорные гены, мутации и рецессивные аллели.

Стоит отметить, что компания Illumina не является монополистом на рынке ДНК-чипов. Так, компания Affymetrix (Santa Clara, CA) предложила чипы высокой плотности для некоторых видов животных включая крупный рогатый скот: Axiom Genome – WideBos 1 ArrayPlate (648855 SNP). В настоящее время разрабатывается отечественный чип для генотипирования крупного рогатого скота [33].

Развитие генетических технологий, совершенствование методов обработки больших данных стали основой для начала внедрения геномной селекции в животноводстве. В 2004 г. в США был запущен первый проект, который получил финансовую поддержку на государственном уровне. Он оказался самым успешным биотехнологическим проектом за последние десятилетия XX в. благодаря организаторским способностям Курта Ван Тассела. Совместная работа Департамента государственного развития Министерства сельского хозяйства США (USDA-ARS), университетов и корпорации Illumina (Illumina Corporation, San Diego, CA) позволила создать платформу для доступного полногеномного генотипирования животных [34].

Сегодня геномный отбор рассматривается как отбор по генетическим маркерам, покрывающим весь геном, которые находятся в неравновесной связи хотя бы с одним из всех количественных признаков. Научное обоснование возможности геномного отбора представили Т.Н.Е. Meuwissen и соавторы, которые использовали смоделированные данные для анализа с большим количеством равномерно расположенных маркеров, пытаясь идентифицировать не QTL, а некоторые маркеры, которые случайно оказались тесно связанными с QTL. Расчеты включали в себя гаплотипы, анализ проводился методами BayesA и BayesB, которые предполагали различное распределение эффектов гаплотипов. После генотипирования 2200 животных исследователями была получена точность прогнозирования племенной ценности на уровне 0,85, что продемонстрировало перспективность использования данного подхода в животноводстве [35].

Методы, использующие либо эффекты SNP, либо геномные отношения, первоначально включали в себя анализ данных с использованием многоступенчатой модели, где генетическая оценка методом BLUP с использованием родословной сопровождалась извлечением фенотипов генотипированных животных, их геномным анализом и созданием индекса племенной ценности, который объединял результаты BLUP и геномного анализа [36]. Затем, параллельно с развитием технологий генотипирования, совершенствовались и прогнозные модели, использующие результаты генотипирования и BLUP. Накопление большого количества генотипов ведущими странами интенсивного молочного животноводства: США – более 2 млн генотипов (<https://www.uscdcb.com/>), Ирландия – более 1 млн генотипов (<https://www.icbf.com/wp/>), EuroGenomics (Германия, Франция, Голландия, Бельгия, Дания, Швеция, Финляндия, Польша, Испания) – более 1,6 млн (<http://www.eurogenomics.com/>), – потребовало разработки более эффективных методов обработки данных и построения прогнозных моделей.

Поскольку геномная информация может быть выражена в виде геномных взаимоотношений, было предложено заменить многоступенчатую модель оценки одноступенчатой моделью, которая дополнила BLUP матрицей отношений, объединяющей родословные и геномные данные [37]. Комбинированная матрица была впервые представлена в 2009 г. А.А. Legarra с соавт. [38], а полный анализ с использованием так называемого одношагового геномного BLUP (ssGBLUP), который используется до настоящего времени [39, 40], был продемонстрирован в 2010 г. I. Aguilar с соавт.

Разработанные перспективные модели позволили построить матрицу генотипов в соответствии с количеством маркеров, а не с количеством животных (SNP BLUP), использовать родословную и геномную структуру родства в едином расчетном пространстве (ssGBLUP), оптимизировать работу крупномасштабных баз данных за счет разделения потомства (APY) [41, 42].

При разработке моделей геномного отбора основное внимание уделяли тестированию моделей для повышения точности – в частности, повышению точности прогнозирования путем отбора отдельных SNP (или дифференциального взвешивания), предполагая, что большинство QTL-ассоциированных SNP могут быть идентифицированы по данным SNP.

Стандартным инструментом для традиционных GWAS является модель, в которой один маркер анализируется однократно как фиксированный эффект [40, 43]. Например, часто используемой эффективной смешанной моделью для GWAS является EMMAX. С тем, чтобы уменьшить ложные сигналы ввиду структуры популяции, в модель добавляется эффект животного с использованием родословной или данных полногеномного генотипирования [44, 45].

В качестве альтернативы во многих исследованиях используются байесовские методы – такие, как BayesB или BayesR, когда все SNP рассматриваются вместе, интерпретируя большие сигналы как маркеры для близлежащих QTL, в то время как в предыдущих исследованиях определяли значимость SNP с помощью Р-значения.

В последние годы в полногеномных ассоциативных исследованиях, как правило, оцениваются соотношения объясненной дисперсии (объясненной вариации) на участок генома, например, размером 1 Мб. При этом анализ влияния каждого маркера при прогнозировании племенной ценности или при определении ассоциаций происходит одновременно с другими маркерами. Безусловно, каждый SNP несет определенную долю компоненты генетической изменчивости, однако предполагается, что при влиянии множества SNP сумма всех эффектов незначительна. Поэтому данное обстоятельство не является ограничением для проведения полногеномного анализа ассоциаций по изучаемым показателям продуктивности животных [46].

Поиск генов-кандидатов признаков продуктивности мясного скота

Применение GWAS позволяет получить достаточно широкий спектр данных о SNP, ассоциированных с различными признаками, в том числе с признаками продуктивности крупного рогатого скота мясного направления. Так, при использовании чипа высокой плотности (Illumina 778K HD) выявлено 18 значимых SNP и 5 новых генов-кандидатов мясной продуктивности в породе шароле [47].

При изучении эффективности трансформации корма для мясного скота на основе полногеномного подхода было установлено, что точность поиска QTL и выявление SNP, ассоциированных с потреблением корма и сухого вещества рациона, среднесуточным приростом, были выше при использовании чипа высокой плотности (Illumina 778K HD), чем при средней плотности (Illumina Bovine SNP50) [48]. В то же время использование чипов средней плотности также позволяет выявить SNP, демонстрирующие высокодостоверную связь со среднесуточными приростами и потреблением корма у ангусского, пьемонтского и шаролезского скота и их помесей в различном сочетании [49, 50].

В работе R.G. Mateescu с соавт. для проведения GWAS животные абердин-ангусской породы были генотипированы с использованием Bovine SNP50 Infinium II BeadChip и проанализированы на признаки туши, качества и состава мяса. Всего для анализа было использовано 40 875 SNP. Установлена ассоциация

rs110527224 с интрамукулярным жиром, rs43319236, локализованного в пределах гена *PAX7*, с содержанием калия в мышцах, rs41996463, локализованного во внегенном пространстве, с содержанием карнозина в мышечной ткани [51]. Установлена ассоциация rs41595968 с признаками роста, туши и качества мяса у молодняка пород ангус, шароле, герефорд, симментальской, лимузин и гибридов ангус-герефорд, ангус-симментальской, шароле-ангус [52, 53].

В исследовании, проведенном на животных мясной породы скота канчим (Canchim) и их помесях с породой шароле ($n = 285$), были выявлены геномные регионы, ассоциированные с живой массой при рождении, в возрасте 210 (при отъеме) и 420 дней, соответственно 4, 12 и 10 SNP. Идентификация участков на расстоянии 250 кб от выявленных SNP показала наличие генов *DPP6* (dipeptidyl-peptidase 6) и *CLEC3B* (C-type lectin domain family 3 member B). Генная аннотация позволила определить участие данных генов в функциях развития мозга и скелета. Авторы делают заключение о том, что дальнейшие исследования позволят получить новые знания для раскрытия генетической архитектуры, лежащей в основе признаков роста у крупного рогатого скота мясных пород [54].

Однонуклеотидный полиморфизм rs29013292, локализованный во внегенном пространстве, идентифицирован Saatchi с соавт. как ассоциированный с живой массой в возрасте 12 мес. у 10 пород крупного рогатого скота в США (выборка составила 18274 животных, в том числе 3570 черных ангусов, 1761 красный ангус, 1328 брангусов, 200 шароле, 1374 гельбви, 2779 герефордов, 2239 лимузинов, 328 шортгорнов, 574 мейн-анжуйских и 4124 симментальских) [55].

Выполненные исследования с использованием чипа средней плотности (GeneSeek GGP Bovine 150 K), включающего в себя 150000 SNP, позволили выявить в породах казахская белоголовая и аулиекольская соответственно 119 и 49 QTL-ассоциированных SNP с живой массой при рождении, 6 и 12 мес. Из них 58 и 9 SNP – полногеномных, 61 и 40 SNP – суггестивных. Их аннотация, показала, что генная архитектура живой массы в 6 мес. у казахской белоголовой породы определяется генами *ABLIM1*, *RORA*, *INPP1*, *TCF20*, *NSBTAG00000051006*, *COL13A*, *KCNIP4*, *GABRR3*, *PAX7*, *TG*, у аулиекольской породы – *ENSBTAG00000032603*, *ATP13A1*, *DLGAP1*, *TRHDE*, *EIF5B*, *MCTP2*, *AFF3*, и *CLEC16A*, которые контролируют клеточные процессы, процессы биологической регуляции и общего метаболизма. Среди молекулярных функций белков этих генов большая доля приходится на функцию связывания, катализа и транспорта [56, 57].

Исследования геномной ассоциации для таких признаков, как остаточное потребление корма, суточное потребление сухого вещества, среднесуточный прирост и масса тела, были проведены в популяции 7573 животных из нескольких пород мясного скота, разводимых в Канаде, на основе 7853211 последовательностей всего генома. Результаты GWAS были использованы для выяснения генетической архитектуры признаков, связанных с эффективностью кормления у мясного скота. Установлено, что 20 генов-кандидатов, в том числе *PLA2G2A*, *PAR3*, *PTHLH*, *CMAS*, *GRPR*, *LGALS1*, *KDM8*, *NGFR*, *PLEKHA3*, *PIGP*, *ST8SIA1*, *PIK3CB*, *PPARGC1B*, *PPARGC1A*, *UGT2B17*, *PDK2*, *MRAS*, *BMP7*, *BID* и *MAPK1*, были общими для таких признаков, как суточное потребление сухого вещества и среднесуточный прирост. Функциональная аннотация выявленных генов показала, что они ассоциированы с углеводным обменом, а именно: с процессами поглощения моносахарида, окисления D-глюкозы, синтезом сиаловой кислоты, синтезом и поглощением углеводов. Для всех четырех признаков установлено 24 гена-кандидата, связанных с липидным обменом, включая *TFCP2L1*, *CLEC11A*, *P2RY13*, *DHRS4*, *BID*, *PIK3CB*, *NGFR*, *PLEKHA3*, *ST8SIA1*, *PAR3*, *PPARGC1B*, *CNTFR*, *ACSL6*, *MAPK1*, *MOGAT2*, *PIGP*, *BMP7*, *CFTR*, *ERLIN1*, *PLA2G2A*, *LGALS1*, *NR5A1*, *PPARGC1A* и *UGT2B17* [58].

С использованием нескольких методов геномного анализа: General Linear Model (GLM), Mixed Linear Model (MLM), Fixed and Random Model Circulating Probability Unification (FarmCPU), Bayesian-Information and Linkage-Disequilibrium Iteratively Nested Keyway (BLINK), генотипирования с помощью GGP Bovine 100 K BeadChip, – был проведен GWAS для признака «Вес туши» у мясного скота, разводимого в тропиках. Значимые SNP были выявлены в генах-кандидатах *EIF5*, *RGS20*, *TCEA1*, *LYPLA1* и *MRPL15*, для которых в ранее выполненных исследованиях также были определены ассоциации с признаками, связанными с энергией роста, массой туши и потреблением корма у нескольких пород крупного рогатого скота. При этом было показано, что две мультилокусные модели: FarmCPU и BLINK – превосходили однолокусные модели GLM и MLM [59].

Примененный GWAS для массы тела, среднесуточного прироста, выхода туши и содержания в ней мякоти у 1690 особей альпийской породы крупного рогатого скота Rendena позволил идентифицировать 8 значимых и 47 предположительно ассоциированных SNP, расположенных в 14 аутосомных хромосомах. При этом 3 наиболее значимые и 16 предполагаемых SNP были ассоциированы со среднесуточным приростом живой массы и располагались на 10 хромосоме. Среди значимых SNP некоторые были картированы внутри генов – таких, как *SLC12A1*, *CGNL1*, *PRTG (ADG)*, *LOC513941 (CF)*, *NLRP2 (CF и DP)*, *CDC155 (DP)*. Авторы указывают, что расширение геномных исследований на местных породах может выявить до сих пор не обнаруженные генетические ассоциации [60].

GWAS для таких важных признаков, как остаточное потребление корма, среднесуточный прирост у ирландского мясного скота ($n = 1492$), позволил выявить 24 SNP, ассоциированных с изученными признаками. Полиморфизм rs43555985, расположенный в гене *GFRA2*, показал самую высокую ассоциацию с остаточным потреблением корма. Анализ экспрессионных количественных локусов (eQTL) для выявления функциональных эффектов полиморфизма в гене *GFRA2* установил, что он был связан с повышенной экспрессией в печени и оказывал влияние на базальную скорость метаболизма [61].

Генные сети

Большое количество выполненных исследований по проведению полногеномных ассоциативных исследований, а в последнее время – и экзомного секвенирования, привело к первому детальному пониманию генетической основы формирования сложных признаков. И на этом этапе в постгеномной информатике большое значение приобретает понятие «генная сеть». Под генной сетью понимается группа координированно функционирующих генов, обеспечивающих формирование фенотипических признаков организма: молекулярных, биохимических, физиологических [62, 63].

Разработаны и постоянно совершенствуются методы реконструкции генных сетей различных функционально важных метаболических систем организма. На основе аннотации многочисленных, подчас весьма разрозненных экспериментальных данных, полученных методами структурной и функциональной геномики, транскриптомики, протеомики и метаболомики, разработана специальная технология реконструкции генной сети человека, животных и растений. С ее помощью создана база данных GenNet (<http://www.wmgs.bionet.nsc.ru/mgs/gnw/genenetworks.shtml>). Она содержит описание 37 генных сетей, ответственных за различные жизненно важные функции организма, а также информацию о метаболических и регуляторных сигналах, контролируемых, интегрируемых и направляющих работу этих генных сетей [63].

Все процессы в организме являются результатом взаимодействия его генных сетей. Являясь дискретными и функционально автономными сообществами генов и продуктов их экспрессии, локальные генные сети интегрируются в одну общую сеть организма. Таким образом, в концепции биоинформатики каждая особь представляет собой сложную разветвленную сеть из множества локальных генных сетей, которую можно представить как «сеть сетей» [64].

До настоящего времени наше понимание клеточных регуляторных сетей остается неполным, но соответствующие связи, вероятно, включают в себя все уровни взаимодействий между клеточными молекулами включая транскрипционные сети, посттрансляционные модификации, белок-белковые взаимодействия и межклеточную передачу сигналов [65].

В некоторых случаях удалось выявить наиболее важные связи в регуляторных сетях генов, контролирующих развитие признака [66]. Однако имеются все еще ограниченные знания о том, как более слабые эффекты – такие, как экспрессионные QTL, формируют всю регуляторную сеть. Исследования показывают, что большинство уже составленных сетей, как правило, тесно взаимосвязано. Это явление охарактеризовано как «маленький мир» [67]. В частности, многие типы сетей имеют структуру, состоящую из отдельных блоков или узлов, объединенных как «близкими», так и «отдаленными» связями. В первом случае – «близких» узлов – любые два обычно соединяются всего за несколько шагов. Поэтому предполагается, что если это так в клеточных сетях, то любой ген, который экспрессируется в ткани, связанной с признаком, вероятно, находится всего в нескольких шагах от одного или нескольких основных генов. Таким образом, любой вариант, влияющий на экспрессию «периферического» гена, скорее всего окажет определенное влияние на регуляцию основных генов.

Важно отметить, что поскольку общий набор экспрессируемых генов может превышать количество ядерных генов в соотношении 100:1 и более, сумма небольших воздействий на «периферические» гены может значительно превышать генетический вклад вариантов, непосредственно влияющих на сами основные гены [68].

Интеграция различных локальных генных сетей в организме может быть горизонтальной и вертикальной. При этом иерархические генные сети каждого уровня взаимодействуют и регулируют работу сетей других уровней. В качестве интеграторов выступают нейрогуморальные и метаболические сигналы, а также специальные генные сети. Горизонтальная интеграция – это интеграция генных сетей на одном уровне. Примером вертикальной интеграции является генная сеть, регулирующая синтез стероидных гормонов, которая имеет 3 уровня иерархии: гипоталамус, гипофиз и периферические эндокринные железы [62, 63].

Выводы

Таким образом, полногеномное генотипирование на основе использования ДНК-чипов различной плотности и секвенирование с последующим GWAS-анализом выступает одним из основных подходов к поиску новых генов-кандидатов, ассоциированных с наиболее ценными хозяйственными признаками

продуктивности мясного скота. Значительное число фенотипических признаков контролируется чрезвычайно сложным образом, их формирование определяется генными сетями, то есть группами координированно функционирующих, взаимодействующих генов.

Понимание процесса взаимодействия генных сетей, выделение «главных» генов ценных признаков, совершенствование методов генотипирования и подходов в анализе генетических ассоциаций сделают геномную селекцию еще более мощным инструментом в повышении продуктивности мясного скота и экономической эффективности отрасли мясного скотоводства.

Список источников

1. Keogh K., Carthy T.R., McClure M.C., Waters S.M., Kenny D.A. (2021). Genome-wide association study of economically important traits in charolais and limousin beef cows. *Animal*. 15 (1), 100011. doi: 10.1016/j.animal.2020.100011.
2. Smith J.L., Wilson M.L., Nilson S.M., Rowan T.N., Oldeschulte D.L., Schnabel R.D. et al. (2019). Genome-wide association and genotype by environment interactions for growth traits in US gelbvieh cattle. *BMC Genomics*. 20 (1), 926-1013. doi: 10.1186/s12864-019-6231-y.
3. Srikanth K., Lee S-H., Chung K-Y., Park J-E., Jang G-W., Park M-R. et al. (2020). A gene-set enrichment and protein-protein interaction network-based GWAS with regulatory SNPs identifies candidate genes and pathways associated with carcass traits in hanwoo cattle. *Genes*. 11 (3), 316. doi: 10.3390/genes11030316.
4. Столповский Ю.А., Свищева Г.Р., Пискунов А.К. Геномная селекция. II. Перспективные направления // *Генетика*. – 2020. – № 56 (10). – С. 1107-1114. doi: 10.31857/S0016675820100124.
5. Колчанов Н.А., Игнат'ева Е.В., Подколонная О.А., Лихошвай В.А., Матушкин Ю.Г. Генные сети // *Вавиловский журнал генетики*. – 2013. – № 4-2. – С. 833-850.
6. Butler A.A., Roith D.L. (2001). Control of growth by the somatotropic axis: growth hormone and the insulinlike growth factors have related and independent roles. *Annual review of physiology*. 63 (1), 141-164. doi: 10.1146/annurev.physiol.63.1.141.
7. Barendse W., Bunch R.J., Harrison B.E., Thomas M.B. (2006). The growth hormone 1 GH1: c. 457C>G mutation is associated with intramuscular and rump fat distribution in a large sample of Australian feedlot cattle. *Animal Genetics*. 37 (3), 211-214. doi: 10.1111/j.1365-2052.2006.01432.x.
8. Bhat Z.F., Morton J.D., Mason S.L., Bekhit A.E. – D.A. (2018). Role of calpain system in meat tenderness: A review. *Food Science and Human Wellnes*. 7 (3), 196-204. doi: 10.1016/j.fshw.2018.08.002.
9. Bartoň L., Bureš D., Kott T., Řehák D. (2016). Associations of polymorphisms in bovine DGAT1, FABP4, FASN, and PPARGC1A genes with intramuscular fat content and the fatty acid composition of muscle and subcutaneous fat in Fleckvieh bulls. *Meat Science*. 114, 18-23. doi: 10.1016/j.meatsci. 2015.12.004.
10. Jiang Z., Micha J.J., Tobey D.J. et al. (2008). Significant associations of stearoyl-CoA desaturase (SCD1) gene with fat deposition and composition in skeletal muscle. *International journal of biological sciences*. 4 (6), 345-351. doi: 10.7150/ijbs.4.345.
11. Ciepłoch A., Rutkowska K., Oprządek J., Poławska E. (2017). Genetic disorders in beef

References

1. Keogh K., Carthy T.R., McClure M.C., Waters S.M., Kenny D.A. Genome-wide association study of economically important traits in charolais and limousin beef cows. *Animal*. 2021; 15(1); 100011. doi: 10.1016/j.animal.2020.100011.
2. Smith J.L., Wilson M.L., Nilson S.M., Rowan T.N., Oldeschulte D.L., Schnabel R.D. et al. Genome-wide association and genotype by environment interactions for growth traits in US gelbvieh cattle. *BMC Genomics*. 2019; 20(1): 926-1013. doi: 10.1186/s12864-019-6231-y.
3. Srikanth K., Lee S-H., Chung K-Y., Park J-E., Jang G-W., Park M-R. et al. A gene-set enrichment and protein-protein interaction network-based GWAS with regulatory SNPs identifies candidate genes and pathways associated with carcass traits in hanwoo cattle. *Genes*. 2020; 11(3): 316. doi: 10.3390/genes11030316.
4. Stolpovskiy Yu.A., Svishcheva G.R., Piskunov A.K. Genomic selection. II. Promising trends. *Genetika*. 2020; 56(10): 1107-1114. doi: 10.31857/S0016675820100124 (In Rus.).
5. Kolchanov N.A., Ignat'eva E.V., Podkolodnaya O.A., Likhoshvay V.A., Matushkin Yu.G. Gene networks. *Vavilovskiy zhurnal genetiki*. 2013; 4-2: 833-850. (In Rus.).
6. Butler A.A., Roith D.L. Control of growth by the somatotropic axis: growth hormone and the insulinlike growth factors have related and independent roles. *Annual review of physiology*. 2001; 63(1): 141-164. doi: 10.1146/annurev.physiol.63.1.141.
7. Barendse W., Bunch R.J., Harrison B.E., Thomas M.B. The growth hormone 1 GH1: c. 457C>G mutation is associated with intramuscular and rump fat distribution in a large sample of Australian feedlot cattle. *Animal Genetics*. 2006; 37(3): 211-214. doi: 10.1111/j.1365-2052.2006.01432.x.
8. Bhat Z.F., Morton J.D., Mason S.L., Bekhit A.E. – D.A. Role of calpain system in meat tenderness: A review. *Food Science and Human Wellnes*. 2018; 7(3): 196-204. doi: 10.1016/j.fshw.2018.08.002.
9. Bartoň L., Bureš D., Kott T., Řehák D. Associations of polymorphisms in bovine DGAT1, FABP4, FASN, and PPARGC1A genes with intramuscular fat content and the fatty acid composition of muscle and subcutaneous fat in Fleckvieh bulls. *Meat Science*. 2016; 114: 18-23. doi: 10.1016/j.meatsci. 2015.12.004.
10. Jiang Z., Micha J.J., Tobey D.J. et al. Significant associations of stearoyl-CoA desaturase (SCD1) gene with fat deposition and composition in skeletal muscle. *International journal of biological sciences*. 2008; 4(6): 345-351. doi: 10.7150/ijbs.4.345.
11. Ciepłoch A., Rutkowska K., Oprządek J., Poławska E. Genetic disorders in beef cattle:

- cattle: a review A. Ciepłoch et al. *Genes Genomics*, 39 (5), 461-471. doi: 10.1007/s13258-017-0525-8.
12. Mrode R., Ojango J.M.K., Okeyo A.M., Mwacharo J.M. (2019). Genomic selection and use of molecular tools in breeding programs for indigenous and crossbred cattle in developing countries: current status and future prospects (review article). *Frontiers Genetics Section Livestock Genomics*, doi: 10.3389/fgene.2018.00694.
13. Aiello D., Patel K., Lasagna E. (2018). The myostatin gene: An overview of mechanisms of action and its relevance to livestock animals. *Anim. Genet.* 49, 505-519. doi: 10.1111/age.12696.
14. Wiener P., Woolliams J.A., Frank-Lawale A. et al. (2009). The effects of a mutation in the myostatin gene on meat and carcass quality. *Meat Science*. 83 (1), 127-134. doi: 10.1016/j.meatsci.2009.04.010.
15. Allais S., Levéziel H., Payet-Duprat N. et al. (2010). The two mutations, Q204X and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of French beef breeds. *Anim Sci.* 88 (2), 446-454. doi: 10.2527/jas.2009-2385.
16. Lee J., Kim J.M., Garrick D.J. (2019). Increasing the accuracy of genomic prediction in pure-bred Limousin beef cattle by including cross-bred Limousin data and accounting for an F94L variant in MSTN. *Animal Genetics*. 50 (6), 621-633. doi: 10.1111/age.12846.
17. Ceccobelli S., Perini F., Trombetta M.F. et al. (2022). Effect of Myostatin Gene Mutation on Slaughtering Performance and Meat Quality in Marchigiana Bulls. *Animals*. 12 (4), 518. doi: 10.3390/ani12040518.
18. Sun X., Wu X., Fan Y. et al. (2018). Effects of polymorphisms in CAPN1 and CAST genes on meat tenderness of Chinese Simmental cattle. *A.* 61 (4), 433-439. doi: 10.5194/aab-61-433-2018.
19. Węglarz A., Balakowska A., Kulaj D., Makulska J. (2020). Associations of CAST, CAPN1 and MSTN genes polymorphism with slaughter value and beef quality, a review. *Annals of Animal Science*. 20 (3), 757-774. doi: 10.2478/aoas-2020-0006.
20. Коновалова Е.Н., Романенкова О.С., Селионова М.И., Евстафьева Л.В. Анализ полиморфизмов генов миостатина, лептина и кальпаина 1 в российской популяции крупного рогатого скота абердин-ангусской породы // Материалы V научно-практической конференции с международным участием «Аграрная наука на современном этапе: состояние, проблемы, перспективы». г. Вологда, 21-25 февраля 2022 г. – Вологда, 2022. – С. 54-59.
21. Lusk J.L. (2007). Association of single nucleotide polymorphisms in the leptin gene with body weight and backfat growth curve parameters for beef cattle. *J. Anim. Sci.* 85(8), 1865-1872. doi: 10.2527/jas.2006-665.
22. Foote A.P., Hales K.E., Kuehn L.A. et al. (2015). Relationship of leptin concentrations with feed intake, growth, and efficiency in finishing beef steers. *Journal of Animal Science*. 93 (9), 4401-4407. doi: 10.2527/jas.2015-9339.
23. Barendse W., Bunch R.J., Kijas J.W., Thomas M.B. (2007). The effect of genetic variation of the retinoic acid receptor-related orphan receptor C gene on fatness in cattle. *Genetics*. 175 (2), 843-853. doi: 10.1534/genetics.106.064535.
- a review. *Genes Genomics*. 2017; 39(5): 461-471. doi: 10.1007/s13258-017-0525-8.
12. Mrode R., Ojango J.M.K., Okeyo A.M., Mwacharo J.M. Genomic selection and use of molecular tools in breeding programs for indigenous and crossbred cattle in developing countries: current status and future prospects (review article). *Frontiers Genetics Section Livestock Genomics*. 2019. doi: 10.3389/fgene.2018.00694.
13. Aiello D., Patel K., Lasagna E. The myostatin gene: An overview of mechanisms of action and its relevance to livestock animals. *Anim. Genet.* 2018; 49: 505-519. doi: 10.1111/age.12696.
14. Wiener P., Woolliams J.A., Frank-Lawale A. et al. The effects of a mutation in the myostatin gene on meat and carcass quality. *Meat Science*. 2009; 83(1): 127-134. doi: 10.1016/j.meatsci.2009.04.010.
15. Allais S., Levéziel H., Payet-Duprat N. et al. The two mutations, Q204X and nt821, of the myostatin gene affect carcass and meat quality in young heterozygous bulls of French beef breeds. *Anim Sci.* 2010; 88(2): 446-454. doi: 10.2527/jas.2009-2385.
16. Lee J., Kim J.M., Garrick D.J. Increasing the accuracy of genomic prediction in pure-bred Limousin beef cattle by including cross-bred Limousin data and accounting for an F94L variant in MSTN. *Animal Genetics*. 2019; 50(6): 621-633. doi: 10.1111/age.12846.
17. Ceccobelli S., Perini F., Trombetta M.F. et al. Effect of Myostatin Gene Mutation on Slaughtering Performance and Meat Quality in Marchigiana Bulls. *Animals*. 2022; 12(4): 518. doi: 10.3390/ani12040518.
18. Sun X., Wu X., Fan Y. et al. Effects of polymorphisms in CAPN1 and CAST genes on meat tenderness of Chinese Simmental cattle. *Arch. Anim. Breed.* 2018; 61(4): 433-439. doi: 10.5194/aab-61-433-2018.
19. Węglarz A., Balakowska A., Kulaj D., Makulska J. Associations of CAST, CAPN1 and MSTN genes polymorphism with slaughter value and beef quality, a review. *Annals of Animal Science*. 2020; 20(3): 757-774. doi: 10.2478/aoas-2020-0006.
20. Konovalova E.N., Romanenkova O.S., Selionova M.I., Evstaf'eva L.V. Analysis of polymorphisms of the myostatin, leptin and calpain 1 genes in the Russian population of Aberdeen Angus cattle. *Materialy V nauchno-praktich. konf. s mezhdunarodnym uchastiyem "Agrarnaya nauka na sovremennom etape: sostoyaniye, problemy, perspektivy"*. Vologda. 2022: 54-59. (In Rus.).
21. Lusk J.L. Association of single nucleotide polymorphisms in the leptin gene with body weight and backfat growth curve parameters for beef cattle. *J. Anim. Sci.* 2007; 85(8): 1865-1872. doi: 10.2527/jas.2006-665.
22. Foote A.P., Hales K.E., Kuehn L.A. et al. Relationship of leptin concentrations with feed intake, growth, and efficiency in finishing beef steers. *Journal of Animal Science*. 2015; 93(9): 4401-4407. doi: 10.2527/jas.2015-9339.
23. Barendse W., Bunch R.J., Kijas J.W., Thomas M.B. The effect of genetic variation of the retinoic acid receptor-related orphan receptor C gene on fatness in cattle. *Genetics*. 2007; 175(2): 843-853. doi: 10.1534/genetics.106.064535.

24. *Matsuhashi T., Maruyama S., Uemoto Y. et al.* (2011). Effects of bovine fatty acid synthase, stearoyl-coenzyme A desaturase, sterol regulatory element-binding protein 1, and growth hormone gene polymorphisms on fatty acid composition and carcass traits in Japanese Black cattle. *J. Anim. Sci.* 89 (1), 12-22. doi: 10.2527/jas.2010-3121.
25. *Горлов И.Ф., Федюнин А.А., Сулимова Г.Е., Ранделин Д.А.* Полиморфизм генов *bGH*, *RORC* и *DGAT* у мясных пород крупного рогатого скота России // Генетика. – 2014. – № 50 (12). – С. 1448-1454. doi: 10.7868/80016675814120030.
26. *Игошин А.В., Ромашов Г.А., Чернышева Е.Н., Елаткин Н.П., Юдин Н.С., Ларкин Д.М.* Сравнительный анализ частот ДНК-полиморфизмов, ассоциированных с заболеваниями и хозяйственно важными признаками, в геномах российских и зарубежных пород крупного рогатого скота // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2022. – Т. 26, № 3. – С. 298-307. doi: 10.18699/VJGB-22-28.
27. *Кузнецов В.М.* Племенная оценка животных: прошлое, настоящее, будущее: Обзор // Проблемы биологии продуктивных животных. – 2012. – № 4. – С. 18-57.
28. *Зиновьева Н.А., Стрекозов Н.И., Янчуков И.Н., Ермилов А.Н., Ескин Г.В.* Система геномной оценки скота: первые результаты // Животноводство России. – 2015. – № 3. – С. 27-29.
29. *Столповский Ю.А., Пискунов А.К., Свищева Г.Р.* Геномная селекция. I. Последние тенденции и возможные пути развития // Генетика. – 2020. – № 56 (9). – С. 1006-1017. doi: 10.31857/S0016675820090143.
30. *Elsik C.G., Tellam Ross L., Worley K.C. et al.* (2009). The Genome Sequence of Taurine Cattle: A Window to Ruminant Biology and Evolution. Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium. *Science*. 324 (5926), 522-528. doi: 10.1126/science.1169588.
31. *Matukumalli L.K., Lawley C.T., Schnabel R.D. et al.* (2009). Development and Characterization of a High Density SNP Genotyping Assay for Cattle. *PLOS ONE*. 4 (4), 5350-5355. doi: 10.1371/journal.pone.0005350.
32. *Daetwyler H.D., Capitan A., Pausch H. et al.* (2014). Whole-genome sequencing of 234 bulls facilitates mapping of monogenic and complex traits in cattle. *Nat. Genet.* 46 (8), 858-865. doi: 10.1038/ng.3034.
33. *Столповский Ю.А., Кузнецов С.Б., Солоднева Е.В., Шумов И.Д.* Новая система генотипирования крупного рогатого скота на основе технологии ДНК-микрочипов // Генетика. – 2022. – Т. 58, № 8. – С. 857-871. doi: 10.31857/S0016675822080094.
34. *Van Tassell C.P., Smith T.P.L., Matukumalli L.K., Taylor J.F. et al.* (2008). SNP discovery and allele frequency estimation by deep sequencing of reduced representation libraries. *Nature Methods*. 5, 247-252. doi: 10.1038/nmeth.1185.
35. *Meuwissen T.H., Hayes B.J., Goddard M.E.* (2001). Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*. 157 (4), 1819-1829. doi: 10.1093/genetics/157.4.1819.
36. *Van Raden P.M.* (2008). Efficient methods to compute genomic predictions. *J. Dairy Sci.* 91, 4414-4423. doi: 10.3168/jds.2007-0980.
37. *Legarra A., Christensen O.F., Aguilar I., Misztal I.* (2014). Single Step, a general
24. *Matsuhashi T., Maruyama S., Uemoto Y. et al.* Effects of bovine fatty acid synthase, stearoyl-coenzyme A desaturase, sterol regulatory element-binding protein 1, and growth hormone gene polymorphisms on fatty acid composition and carcass traits in Japanese Black cattle. *J. Anim. Sci.* 2011; 89(1): 12-22. doi: 10.2527/jas.2010-3121.
25. *Gorlov I.F., Fedyunin A.A., Sulimova G.E., Randalin D.A.* Polymorphism of the *bGH*, *RORC* and *DGAT* genes in beef breeds of cattle in Russia. *Genetika*. 2014; 50(12): 1448-1454. doi: 10.7868/80016675814120030 (In Rus.).
26. *Igoshin A.V., Romashov G.A., Chernyaeva E.N., Elatkin N.P., Yudin N.S., Larkin D.M.* Comparative analysis of the frequencies of DNA polymorphisms associated with diseases and economically important traits in the genomes of Russian and foreign cattle breeds. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii*. 2022; 26; 3: 298-307. doi: 10.18699/VJGB-22-28 (In Rus.).
27. *Kuznetsov V.M.* Breeding assessment of animals: past, present, future (review). *Problemy biologii produktivnykh zhivotnykh*. 2012; 4: 18-57. (In Rus.)
28. *Zinov'eva N.A., Strekozov N.I., Yanchukov I.N., Ermilov A.N., Eskin G.V.* System of genomic assessment of livestock: first results. *Zhivotnovodstvo Rossii*. 2015; 3: 27-29. (In Rus.).
29. *Stolpovskiy Yu.A., Piskunov A.K., Svishcheva G.R.* Genomic selection. I. Recent trends and possible development paths. *Genetika*. 2020; 56(9): 1006-1017. doi: 10.31857/S0016675820090143 (In Rus.).
30. *Elsik C.G., Tellam Ross L., Worley K.C. et al.* The Genome Sequence of Taurine Cattle: A Window to Ruminant Biology and Evolution. Bovine Genome Sequencing and Analysis Consortium. *Science*. 2009; 324(5926): 522-528. doi: 10.1126/science.1169588.
31. *Matukumalli L.K., Lawley C.T., Schnabel R.D. et al.* Development and Characterization of a High Density SNP Genotyping Assay for Cattle. *PLOS ONE*. 2009; 4(4): 5350-5355. doi: 10.1371/journal.pone.0005350.
32. *Daetwyler H.D., Capitan A., Pausch H. et al.* Whole-genome sequencing of 234 bulls facilitates mapping of monogenic and complex traits in cattle. *Nat. Genet.* 2014; 46(8): 858-865. doi: 10.1038/ng.3034.
33. *Stolpovskiy Yu.A., Kuznetsov S.B., Solodneva E.V., Shumov I.D.* A new system for genotyping cattle based on DNA microarray technology. *Genetika*. 2022; 58; 8: 857-871. doi: 10.31857/S0016675822080094 (In Rus.).
34. *Van Tassell C.P., Smith T.P.L., Matukumalli L.K., Taylor J.F. et al.* SNP discovery and allele frequency estimation by deep sequencing of reduced representation libraries. *Nature Methods*. 2008; 5: 247-252. doi: 10.1038/nmeth.1185.
35. *Meuwissen T.H., Hayes B.J., Goddard M.E.* Prediction of total genetic value using genome-wide dense marker maps. *Genetics*. 2001; 157(4): 1819-1829. doi: 10.1093/genetics/157.4.1819.
36. *Van Raden P.M.* Efficient methods to compute genomic predictions. *J. Dairy Sci.* 2008; 91: 4414-4423. doi: 10.3168/jds.2007-0980.
37. *Legarra A., Christensen O.F., Aguilar I., Misztal I.* Single Step, a general approach for genomic

- approach for genomic selection. *Livest. Sci.* 166, 54-65. doi: 10.1016/j.livsci.2014.04.029.
38. Legarra A., Aguilar I., Misztal I. (2009). A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *J. Dairy Sci.* 92, 4656-4663. doi: 10.3168/jds.2009-2061.
39. Aguilar I., Misztal I., Johnson D.L. et al. (2010). Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *J. Dairy Sci.* 93, 743-752. doi: 10.3168/jds.2009-2730.
40. Stock J., Bennewitz J., Hinrichs D., Wellmann R. (2020). A Review of Genomic Models for the Analysis of Livestock Crossbred Data. *Front. Genet.* 11, 568. doi: 10.3389/fgene.2020.00568.
41. Misztal I., Tsuruta S., Lourenco D.A.L. et al. (2018). Manual for BLUPF90 family programs. University of Georgia. – URL: <http://nce.ads.uga.edu/wiki/doku.php?id=documentation>.
42. Aguilar I., Legarra A., Cardoso F. et al. (2019). Frequentist p-values for large-scale-single step genome-wide association, with an application to birth weight in American Angus cattle. *Genet. Sel. Evol.* 51(31221101), 28. doi: 10.1186/s12711-019-0469-3.
43. Kennedy B.W., Quinton M., Van Arendonk J.A. (1992). Estimation of Effects of Single Genes on Quantitative Traits. *Journal of Animal Science.* 70 (7), 2000-2012.
44. Misztal I. (2018). Shortage of Quantitative Geneticists in Animal Breeding. *Journal of Animal Breeding and Genetics.* 124 (5), 255-56. doi: 10.1111/j.1439-0388.2007.00679.
45. Freebern E., Santos D.J.A., Fang L. et al. (2020). GWAS and fine-mapping of livability and six disease traits in Holstein cattle. *BMC Genomics.* 21 (31931710), 41. doi: 10.1186/s12864-020-6461-z.
46. Misztal I., Lourenco D., Legarra A. (2020). Current status of genomic evaluation. *J. Anim. Sci.* 98 (32267923), 1-14. doi: 10.1093/jas/skaa101.
47. Jahuey-Martínez F.J., Parra-Bracamonte G.M., Sifuentes-Rincón A.M., Moreno-Medina V.R. (2019). Signatures of selection in Charolais beef cattle identified by genome-wide analysis. *J. Anim. Breed. Genet.* 136 (5), 378-389. doi: 10.1111/jbg.12399.
48. Seabury C.M., Oldeschulte D.L., Saatchi M. et al. (2017). Genome-wide association study for feed efficiency and growth traits in U.S. beef cattle. *BMC Genomic.* 18 (386). doi: 10.1186/s12864-017-3754-y.
49. Lu D., Sargolzaei M., Kelly M. et al. (2012). Linkage disequilibrium in Angus, Charolais, and Crossbred beef cattle. *Front. Gene.* 3, 152. doi: 10.3389/fgene.2012.00152.
50. Lu D., Akanno E.C., Crowley J.J., Schenkel F. et al. (2016). Accuracy of genomic predictions for feed efficiency traits of beef cattle using 50K and imputed HD genotypes. *J. Anim. Sci.* 94 (4), 1342-1353. doi: 10.2527/jas.2015-0126.
51. Mateescu R.G., Garrick D.J., Reecy Mateescu J.M. (2017). Network Analysis Reveals Putative Genes Affecting Meat Quality in Angus Cattle. *Frontiers in genetic.* 8, 171-175. doi: 10.3389/fgene.2017.00171.
52. Akanno E.C., Chen L., Abo-Ismael M.K. et al. (2018). Genome-wide association scan for heterotic quantitative trait loci in multi-breed and crossbred beef cattle. *Genet. Sel. Evol.* 50 (48). doi: 10.1186/s12711-018-0405-y.
- selection. *Livest. Sci.* 2014; 166: 54-65. doi: 10.1016/j.livsci.2014.04.029.
38. Legarra A., Aguilar I., Misztal I. A relationship matrix including full pedigree and genomic information. *J. Dairy Sci.* 2009; 92: 4656-4663. doi: 10.3168/jds.2009-2061.
39. Aguilar I., Misztal I., Johnson D.L. et al. Hot topic: a unified approach to utilize phenotypic, full pedigree, and genomic information for genetic evaluation of Holstein final score. *J. Dairy Sci.* 2010; 93: 743-752. doi: 10.3168/jds.2009-2730.
40. Stock J., Bennewitz J., Hinrichs D., Wellmann R. A Review of Genomic Models for the Analysis of Livestock Crossbred Data. *Front. Genet.* 2020; 11: 568. doi: 10.3389/fgene.2020.00568.
41. Misztal I., Tsuruta S., Lourenco D.A.L. et al. Manual for BLUPF90 family programs. University of Georgia, 2018. URL: <http://nce.ads.uga.edu/wiki/doku.php?id=documentation>.
42. Aguilar I., Legarra A., Cardoso F. et al. Frequentist p-values for large-scale-single step genome-wide association, with an application to birth weight in American Angus cattle. *Genet. Sel. Evol.* 2019; 51(31221101): 28. doi: 10.1186/s12711-019-0469-3.
43. Kennedy B.W., Quinton M., Van Arendonk J.A. Estimation of Effects of Single Genes on Quantitative Traits. *Journal of Animal Science.* 1992; 70(7): 2000-2012.
44. Misztal I. Shortage of Quantitative Geneticists in Animal Breeding. *Journal of Animal Breeding and Genetics.* 2018; 124(5): 255-256. doi: 10.1111/j.1439-0388.2007.00679.
45. Freebern E., Santos D.J.A., Fang L. et al. GWAS and fine-mapping of livability and six disease traits in Holstein cattle. *BMC Genomics.* 2020; 21(31931710): 41. doi: 10.1186/s12864-020-6461-z.
46. Misztal I., Lourenco D., Legarra A. Current status of genomic evaluation. *J. Anim. Sci.* 2020; 98(32267923): 1-14. doi: 10.1093/jas/skaa101.
47. Jahuey-Martínez F.J., Parra-Bracamonte G.M., Sifuentes-Rincón A.M., Moreno-Medina V.R. Signatures of selection in Charolais beef cattle identified by genome-wide analysis. *J. Anim. Breed. Genet.* 2019; 136(5): 378-389. doi: 10.1111/jbg.12399.
48. Seabury C.M., Oldeschulte D.L., Saatchi M. et al. Genome-wide association study for feed efficiency and growth traits in U.S. beef cattle. *BMC Genomic.* 2017; 18(386). doi: 10.1186/s12864-017-3754-y.
49. Lu D., Sargolzaei M., Kelly M. et al. Linkage disequilibrium in Angus, Charolais, and Crossbred beef cattle. *Front. Gene.* 2012; 3: 152. doi: 10.3389/fgene.2012.00152.
50. Lu D., Akanno E.C., Crowley J.J., Schenkel F. et al. Accuracy of genomic predictions for feed efficiency traits of beef cattle using 50K and imputed HD genotypes. *J. Anim. Sci.* 2016; 94(4): 1342-1353. doi: 10.2527/jas.2015-0126.
51. Mateescu R.G., Garrick D.J., Reecy Mateescu J.M. Network Analysis Reveals Putative Genes Affecting Meat Quality in Angus Cattle. *Frontiers in genetic.* 2017; 8: 171-175. doi: 10.3389/fgene.2017.00171.
52. Akanno E.C., Chen L., Abo-Ismael M.K. et al. Genome-wide association scan for heterotic quantitative trait loci in multi-breed and crossbred beef cattle. *Genet. Sel. Evol.* 2018; 50(48). doi: 10.1186/s12711-018-0405-y.

53. Jahuey-Martínez F.J., Parra-Bracamonte G.M., Sifuentes-Rincón A.M. et al. (2016). Genome-wide association analysis of growth traits in Charolais beef cattle. *J Anim Sci.* 94, 4570-4582. doi: 10.2527/jas.2016-0359.
54. Buzanskas M.E., Grossi D.A., Ventura R.V. et al. (2014). Genome-Wide Association for Growth Traits in Canchim Beef Cattle. *PLoS ONE.* 9 (4), e94802. doi: 10.1371/journal.pone.0094802.
55. Saatchi M., Schnabel R.D., Taylor J.F., Garrick D.J. (2014). Large-effect pleiotropic or closely linked QTL segregate within and across ten US cattle breeds. *BMC Genomics.* 15, 442. doi: 10.1186/1471-2164-15-442.
56. Белая Е.В., Ковальчук А.М., Юлдашбаев Ю.А., Селионова М.И. Породоспецифичные гены-кандидаты, маркирующие признаки мясной продуктивности у крупного рогатого скота казахской белоголовой породы // Зоотехния. – 2021. – № 12. – С. 7-10. doi: 10.25708/ZT.2021.19.40.003.
57. Белая Е.В. Биологические функции породоспецифичных SNP-маркеров мясной продуктивности у крупного рогатого скота казахской белоголовой и аулиекольской пород // Генетика и разведение животных. – 2022. – № 2. – С. 33-39. doi: 10.31043/2410-2733-2022-2-33-39.
58. Zhang F., Wang Y., Mukibi R. et al. (2020). Genetic architecture of quantitative traits in beef cattle revealed by genome wide association studies of imputed whole genome sequence variants: I: feed efficiency and component traits. *BMC Genomics.* 21 (36). doi: 10.1186/s12864-019-6362-1.
59. Adhikari M., Kantar M.B., Longman R.J. et al. (2023). Genome-wide association study for carcass weight in pasture-finished beef cattle in Hawai'i. *Front. Genet.* 14, 1168150. doi:10.3389/fgene.2023.1168150.
60. Mancin E., Tuliozi B., Pegolo S. et al. (2022). Genome Wide Association Study of Beef Traits in Local Alpine Breed Reveals the Diversity of the Pathways Involved and the Role of Time Stratification. *Front. Genet.* 12, 746665. doi: 10.3389/fgene.2021.746665.
61. Higgins M.G., Fitzsimons C., McClure M.C. et al. (2018). GWAS and eQTL analysis identifies a SNP associated with both residual feed intake and GFRA2 expression in beef cattle. *Sci Rep.* 8 (1), 14301. doi: 10.1038/s41598-018-32374-6.
62. Ananko E.A., Podkolodny N.L., Stepanenko I.L. et al. (2002). GeneNet: a database on structure and functional organisation of gene networks. *Nucleic Acids Res.* 1, 30 (1): 398-401. doi: 10.1093/nar/30.1.398.
63. Колчанов Н.А., Подколodная О.А., Игнат'ева Е.В., Суслов В.В., Хлебодарова Т.М., Проскура А.Л., Воронич Е.С., Дубовенко Е.А. Интеграция генных сетей, контролирующих физиологические функции организма // Вестник ВОГИС. – 2005. – № 9 (2). – С. 179-199.
64. Tchuraev R.N. (2006). Epigenetics: gene and epigenetic networks in ontogeny and phylogeny. *Russian journal of genetics.* 42 (9): 1066-1083. doi: 10.1134/S1022795406090122.
65. Zambon A.C., Gaj S., Ho I. et al. (2012). GO-Elite: a flexible solution for pathway and ontology over-representation. *Bioinformatics.* 28, 2209-2210. doi: 10.1093/bioinformatics/bts366.
66. Chatterjee M., Ganguly S., Saha P. et al. (2016). Polymorphisms in Pfcrt and Pfmdr-1 genes after five years' withdrawal of chloroquine for the treatment
53. Jahuey-Martínez F.J., Parra-Bracamonte G.M., Sifuentes-Rincón A.M. et al. Genome-wide association analysis of growth traits in Charolais beef cattle. *J Anim Sci.* 2016; 94: 4570-4582. doi: 10.2527/jas.2016-0359.
54. Buzanskas M.E., Grossi D.A., Ventura R.V. et al. Genome-Wide Association for Growth Traits in Canchim Beef Cattle. *PLoS ONE.* 2014; 9(4): e94802. doi: 10.1371/journal.pone.0094802.
55. Saatchi M., Schnabel R.D., Taylor J.F., Garrick D.J. Large-effect pleiotropic or closely linked QTL segregate within and across ten US cattle breeds. *BMC Genomics.* 2014; 15: 442. doi: 10.1186/1471-2164-15-442.
56. Belaya E.V., Koval'chuk A.M., Yuldashbaev Yu.A., Selionova M.I. Breed-specific candidate genes marking traits of meat productivity in Kazakh white-headed cattle. *Zootekhniya.* 2021; 12: 7-10. doi: 10.25708/ZT.2021.19.40.003 (In Rus.).
57. Belaya E.V. Biological functions of breed-specific SNP markers of meat productivity in Kazakh white-headed and Auliekol cattle. *Genetika i razvedenie zhivotnykh.* 2022; 2: 33-39. doi: 10.31043/2410-2733-2022-2-33-39 (In Rus.).
58. Zhang F., Wang Y., Mukibi R. et al. Genetic architecture of quantitative traits in beef cattle revealed by genome wide association studies of imputed whole genome sequence variants: I: feed efficiency and component traits. *BMC Genomics.* 2020; 21: 36. doi: 10.1186/s12864-019-6362-1.
59. Adhikari M., Kantar M.B., Longman R.J. et al. Genome-wide association study for carcass weight in pasture-finished beef cattle in Hawai'i. *Front. Genet.* 2023; 14: 1168150. doi: 10.3389/fgene.2023.1168150.
60. Mancin E., Tuliozi B., Pegolo S. et al. Genome Wide Association Study of Beef Traits in Local Alpine Breed Reveals the Diversity of the Pathways Involved and the Role of Time Stratification. *Front. Genet.* 2022; 12: 746665. doi: 10.3389/fgene.2021.746665.
61. Higgins M.G., Fitzsimons C., McClure M.C. et al. GWAS and eQTL analysis identifies a SNP associated with both residual feed intake and GFRA2 expression in beef cattle. *Sci Rep.* 2018; 8(1): 14301. doi: 10.1038/s41598-018-32374-6.
62. Ananko E.A., Podkolodny N.L., Stepanenko I.L. et al. GeneNet: a database on structure and functional organisation of gene networks. *Nucleic Acids Res.* 2002; 1; 30(1): 398-401. doi: 10.1093/nar/30.1.398.
63. Kolchanov N.A., Podkolodnaya O.A., Ignat'eva E.V., Suslov V.V., Khlebodarova T.M., Proskura A.L., Voronich E.S., Dubovenko E.A. Integration of gene networks that control the physiological functions of the body. *Vestnik VOGIS.* 2005; 9(2): 179-199. (In Rus.).
64. Tchuraev R.N. Epigenetics: gene and epigenetic networks in ontogeny and phylogeny. *Russian journal of genetics.* 2006; 42(9): 1066-1083. doi: 10.1134/S1022795406090122.
65. Zambon A.C., Gaj S., Ho I. et al. GO-Elite: a flexible solution for pathway and ontology over-representation. *Bioinformatics.* 2012; 28: 2209-2210. doi: 10.1093/bioinformatics/bts366.
66. Chatterjee M., Ganguly S., Saha P. et al. Polymorphisms in Pfcrt and Pfmdr-1 genes after five years' withdrawal of chloroquine for the treatment

of *Plasmodium falciparum* malaria in West Bengal, India. *Infection, Genetics and Evolution*. 44, 281-285. doi: 10.1016/j.meegid.2016.07.021.

67. *Strogatz S.H.* (2001). Exploring Complex Networks. *Nature*. 410, 268-276. doi: 10.1038/35065725.

68. Колчанов Н.А., Игнат'ева Е.В., Подколodная О.А., Лихошвай В.А., Матушкин Ю.Г. Генные сети // Вавиловский журнал генетики. – 2013. – Т. 17, № 4 (2). – С. 833-850.

of *Plasmodium falciparum* malaria in West Bengal, India. *Infection, Genetics and Evolution*. 2016; 44: 281-285. doi: 10.1016/j.meegid.2016.07.021.

67. *Strogatz S.H.* Exploring Complex Networks. *Nature*. 2001; 410: 268-276. doi: 10.1038/35065725.

68. *Kolchanov N.A., Ignat'eva E.V., Podkolodnaya O.A., Likhoshvay V.A., Matushkin Yu.G.* Gene networks. *Vavilovskiy zhurnal genetiki*. 2013; 17; 4(2): 833-850. (In Rus.).

Информация об авторах

Марина Ивановна Селионова, доктор биол. наук, профессор РАН, заведующий кафедрой разведения, генетики и биотехнологии животных, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 52; e-mail: selionova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-9501-8080.

Лилия Валерьевна Евстафьева, старший преподаватель, кафедра разведения, генетики и биотехнологии животных, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127550, Российская Федерация, г. Москва, ул. Тимирязевская, 52; e-mail: lilmo@inbox.ru; orcid: 0009-0001-5045-1235.

Елена Николаевна Коновалова, кандидат биол. наук, старший научный сотрудник лаборатории и молекулярной генетики, Федеральный исследовательский центр животноводства – ВИЖ им. академика Л.К. Эрнста; 142132, Российская Федерация, Московская область, городской округ Подольск, пос. Дубровицы, 60; e-mail: konoval-elena@yandex.ru; orcid: 0000-0002-2170-5259.

Елена Валентиновна Белая, кандидат биол. наук, доцент, Белорусский государственный педагогический университет имени Максима Танка; 220030, Республика Беларусь, г. Минск, ул. Советская, 18; e-mail: Belaya005@rambler.ru; orcid: 0000-0003-1786-0341.

Статья поступила в редакцию 12.05.2023
Одобрена после рецензирования 10.08.2023
Принята к публикации 09.10.2023

About authors

Marina I. Selionova, DSc (BIO), Professor of the Russian Academy of Sciences, Head of the Department of Animal Breeding, Genetics and Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: selionova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-9501-8080).

Liliya V. Evstaf'eva, Senior Lecturer, Department of Animal Breeding, Genetics and Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: lilmo@inbox.ru; orcid: 0009-0001-5045-1235).

Elena N. Konovalova, CSc (Bio), Senior Research Associate of the Laboratory of Molecular Genetics, Federal Research Center for Animal Husbandry named after Academy Member L.K. Ernst (60, Dubrovitsy v., Podolsk Urban District, Moscow Region, 142132, Russian Federation; E-mail: konoval-elena@yandex.ru; orcid: 0000-0002-2170-5259).

Elena V. Belaya, CSc (Bio), Associate Professor, Belarusian State Pedagogical University named after Maxim Tank (18, Sovetskaya Str., Minsk, Belarus, e-mail: Belaya005@rambler.ru; orcid: 0000-0003-1786-0341).

The article was submitted to the editorial office 12 May 2023
Approved after reviewing 10 Aug 2023
Accepted for publication 09 Oct 2023

ЗООЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Оригинальная научная статья

УДК 591.511:591.51

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-49-58



Социальное поведение кустарниковых собак, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в искусственных условиях

Алёна Михайловна Барина¹, Михаил Александрович Брагин¹,
Наталья Александровна Веселова²

¹Московский зоологический парк, Москва, Россия

²Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Наталья Александровна Веселова; e-mail: veselova_n.a@rgau-msha.ru

Аннотация. Проведен анализ социального поведения семейной группы кустарниковых собак, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в условиях Московского зоопарка. В Московском зоопарке сложилась уникальная ситуация, позволяющая наблюдать за семейной группой кустарниковых собак, состоящей из 23 особей. Группа состояла из родительской пары и пяти помётов детенышей (10 самцов и 11 самок). Исследование проводили летом и осенью 2022 г. путем наблюдений за фокальной группой животных разного пола и возраста, состоящей из 12 особей (5 самок и 6 самцов). Оценивали иерархическую структуру группы кустарниковых собак, соотношение различных форм социального поведения животных, а также характер их агрессивных взаимодействий. Было показано, что в исследуемой семейной группе выделялись доминирующая размножающаяся пара и ее потомство, что соответствует данным, известным из литературы. Преобладающей формой поведения у животных было групповое перемещение по вольеру, что составило 47,3% от всех социальных взаимодействий собак. Среди старших особей уровень агрессии был низким. Вероятно, иерархическая структура группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на демонстрации подчинения низкоранговыми особями. Среди прочих социальных взаимодействий наблюдались игра, коммуникации, маркировочное, родительское и половое поведение. Характер маркировки территории мочой имел половые различия. Самки метили территорию, принимая позу стойки на передних лапах, тогда как самцы разбрызгивали мочу. При этом преобладало последовательное мечение (71,6%).

Ключевые слова: кустарниковая собака *Speothos venaticus*, социальное поведение, иерархия, зоопарк, зоокультура, благополучие животных, искусственные условия

Для цитирования. Барина А.М., Брагин М.А., Веселова Н.А. Социальное поведение кустарниковых собак *Speothos venaticus* (Lund, 1842) в искусственных условиях // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 49-58. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-49-58>

© Барина А.М., Брагин М.А., Веселова Н.А., 2023

ZOOLOGY, HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

Original article

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-49-58



Social Behaviour of Bush Dogs, *Speothos Venaticus* (Lund, 1842) in Captivity

Alena M. Barinova¹, Michail A. Bragin¹, Natalya A. Veselova²

¹ Moscow Zoo, Moscow, Russia

² Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

Corresponding author: Natalya A. Veselova, veselova_n.a@rgau-msha.ru

Abstract. In the present study, we analysed the social behaviour of a family group of bush dogs, *Speothos venaticus* (Lund, 1842), at Moscow Zoo. A unique situation has developed at Moscow Zoo, which makes it possible to observe a family group of bush dogs, consisting of 23 individuals. The group consisted of the parent couple and five litters of cubs (10 males and 11 females). The study was carried out in the summer and autumn of 2022 by observing a focal group of animals of different sex and age, consisting of 12 individuals (5 females and 6 males). The hierarchical structure of a group of bush dogs, the ratio of various forms of social behaviour of animals, as well as the nature of their aggressive interactions were evaluated. It was shown that in the studied family group, the dominant parent couple and their

offspring were distinguished, which corresponds to the data known from the literature. The predominant form of behaviour in animals was group movement around the enclosure, which accounted for 47.3% of all social interactions between dogs. The level of aggression was low among older individuals. Probably, the hierarchical structure of the group of bush dogs is not based on the aggression of high-ranking individuals, but on the demonstration of submission by low-ranking ones. Other social interactions observed included play, communication, marking, parental, and sexual behaviour. There were sex differences in the way territory was marked with urine. Females marked territory by adopting a standing posture on their forelegs, while males sprayed urine. At the same time, sequential urinary marking prevailed (71.6%).

Key words: bush dog *Speothos venaticus*, social behaviour, hierarchy, zoo, zooculture, animal welfare, captivity

For citation. Barinova A.M., Bragin M.A., Veselova N.A. Social behaviour of bush dogs, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) in captivity // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 49-58. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-49-58>

Введение

У многих видов семейства Псовые (Canidae Fischer, 1817) социальные группы образуются за счет нерасселившегося потомства с разным соотношением полов [3]. Размер такой группы тесно связан с размером добычи и стратегией добывания корма, причем наиболее социальными видами являются те, которые сотрудничают при охоте на крупную добычу [9].

В данном контексте интерес представляет кустарниковая собака, *Speothos venaticus* (Lund, 1842) как один из наименее изученных южноамериканских видов псовых [7, 14]. Кустарниковая собака является высокосоциальным видом, ведущим групповой образ жизни. Стая представляет собой семью, включающую от 5 до 12 особей, где доминирующее положение занимает размножающаяся самка и старший самец, остальные члены группы принимают участие в уходе за детенышами. Для кустарниковых собак характерна хорошо развитая система персонализированных связей между членами группы [8]. Преобладающими в коммуникации являются ольфакторная и акустическая формы, в меньшей степени – визуальная, что связано с особенностями морфологии животных и характером их местообитания [5, 15]. Кустарниковые собаки охотятся стаями, и их техника охоты аналогична технике других социальных хищников – таких, как, например, пятнистая гиена *Crocuta crocuta* (Erxleben, 1777) [8]. Вместе с тем изучение особенностей поведения кустарниковых собак в природе является крайне затруднительным, вследствие чего данные о социальной организации и коммуникации этих представителей псовых, известные из литературы, получены преимущественно в искусственных условиях [15].

В Московском зоопарке кустарниковые собаки содержатся с 2017 г. [4]. Ко времени проведения исследований численность семейной группы, образованной доминантной парой и 5 пометами детенышей, составляла 23 особи.

Исходя из вышесказанного целью исследований стал анализ особенностей социального поведения кустарниковых собак, *Speothos venaticus*, в условиях Московского зоопарка.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Охарактеризовать распределение основных форм социальных взаимодействий животных.
2. Проанализировать агрессивные взаимодействия животных в группе.
3. Изучить особенности маркировочного поведения кустарниковых собак.

Методика исследований

Исследования проводили в июне-июле и в сентябре 2022 г. на базе вольерного комплекса Московского зоопарка. Семейная группа кустарниковых собак состояла из 23 особей, включающих в себя родительскую пару и 5 пометов детенышей (10 самцов и 11 самок) (табл. 1).

Животных содержали совместно. Комплекс вольеров для кустарниковых собак состоял из 3 уличных и 5 внутренних вольеров. Общая площадь внутренних вольеров составляла 24,2 м², внешних – 682,6 м². Субстрат уличных вольеров представлял собой супесчаную почву. Также здесь располагалось несколько укрытий и предметов интерьера, выполняющих функцию обогащения среды (живая растительность, бревна, валуны). Кормление животных осуществляли дважды в день.

Перед началом исследований нами были проведены предварительные наблюдения за животными для выбора оптимального времени, продолжительности и кратности видеозаписи в соответствии с активностью собак в течение дня и режимом работы киперов. Затем, на основании этих данных, проводили по 2 сессии наблюдений в день: дневную (с 12:00 до 13:30) и вечернюю (с 15:30 до 17:00). Видеозапись наблюдений в обеих сессиях осуществлялась после кормления животных, чтобы исключить влияние ожидания корма на характер активности собак. Были проведены наблюдения в течение 141 ч, было сделано 1164 записи.

Объем и характеристика исследуемых животных

Возрастная категория	Кличка и пол	Дата рождения
Доминантная родительская пара	Вицли-Пуцли (самец)	15.09.2017 г.
	Фрея (самка)	07.10.2017 г.
Помет № 1	3 самца	23.09.2019 г.
Помет № 2	1 самец и 3 самки	08.05.2020 г.
Помет № 3	1 самец и 3 самки	27.12.2020 г.
Помет № 4	2 самца и 3 самки	30.07.2021 г.
Помет № 5	3 самца и 2 самки	01.04.2022 г.
Всего	23 особи	-

Table 1

Scope and characteristics of the animals studied

Age category	Name and sex	Date of birth
Dominant parent couple	“Witzli-Putsli” (male)	15.09.2017
	“Freya” (female)	07.10.2017
Litter No. 1	3 males	23.09.2019
Litter No. 2	1 male и 3 females	08.05.2020
Litter No. 3	1 male и 3 females	27.12.2020
Litter No. 4	2 males и 3 females	30.07.2021
Litter No. 5	3 males и 2 females	01.04.2022
Total	23 individuals	-

Наблюдения проводили с помощью камеры GoPro HERO8 Black Edition (CHDX-801-RW), установленной во внешнем вольере, методом регистрации отдельных поведенческих проявлений. Суть метода заключается в регистрации всех социальных взаимодействий особей [2]. При регистрации отмечали продолжительность поведенческого акта. Кратковременные акты были отмечены как мгновенные. По каждому поведенческому акту на стандартизированных листах регистрации отмечали инициаторов и реципиентов поведенческих актов. Записи дополняли примечаниями. Также на основании предварительных наблюдений был создан перечень интересующих нас форм поведения кустарниковых собак (табл. 2). Отдельно также фиксировались случаи мечения территории мочой (как последовательного, так и одиночного).

Таблица 2

Регистрируемые формы поведения

№	Форма поведения		Описание
1	Групповое перемещение по вольеру		Быстрое перемещение группой по территории вольера
2	Контактное касание		Назо-генитальные и назо-назальные контакты между двумя особями
3	Агрессия		Укусы, преследование, характерная вокализация
4	Доминирование		Инициатор накрывает собой реципиента и кусает его за шею
5	Подчинение		Инициатор переворачивается на спину, открывает живот, прижимает направленные назад уши, виляет хвостом, извивается всем телом
6	6.1	Игровая борьба	Взаимодействие двух и более особей, включающее в себя покусывания и преследования, без характерной для агрессии вокализации
	6.2	Групповая игра с объектами	Взаимодействие группы особей и объектов
7	Родительское поведение		Взаимодействие родительской пары и детенышей, включающее в себя кормление молоком, защиту
8	8.1	Поза лордоза	Проявление полового поведения
	8.2	Попытки сделать садку	

Table 2

Recordable behavioural patterns

No.	Behavioural patterns		Description
1	Group movement around the aviary		Rapid movement of the group around the territory of the aviary
2	Contact touch		Naso-genital and naso-nasal contacts between two individuals
3	Aggression		Biting, stalking, characteristic vocalisations
4	Dominance		The initiator covers the recipient and bites its neck
5	Submission		The initiator rolls over on its back, opens its gaster, flattens its ears pointing back, wags its tail, squirms its whole body
6	6.1	Game fighting	Interaction of two or more individuals, including biting and chasing, without aggressive vocalisation
	6.2	Group game with objects	Interaction of a group of individuals with an object
7	Parental Behaviour		Interaction between the parent couple and cubs, including breast feeding and protection
8	8.1	Lordosis posture	Manifestations of sexual behaviour
	8.2	Mating attempts	

Для регистрации социальных взаимодействий была выбрана фокальная группа животных, включающая в себя особей разного пола и возраста (табл. 3). Животных для фокальной группы отбирали таким образом, чтобы группа включала в себя доминирующую пару и щенков разных возрастов из всех пометов, имеющих такие индивидуальные особенности окраски, чтобы их можно было различать при анализе видеозаписей. Собак идентифицировали по окраске шерсти, размеру и полу. Также было проведено мечение детенышей для идентификации по полу.

Фокальная группа для регистрации инициаторов и реципиентов отдельных социальных контактов

Условное обозначение	Характеристика животного	Дата рождения
F1	Доминантная самка	07.10.2017 г.
F2	Самка из помета № 2	08.05.2020 г.
F3	Самка из помета № 3	27.12.2020 г.
F4	Самка из помета № 4	30.07.2021 г.
F5, F6	Самки из помета № 5	01.04.2022 г.
M1	Доминантный самец	15.09.2017 г.
M2	Самец из помета № 1	23.09.2019 г.
M3	Самец из помета № 4	30.07.2021 г.
M4, M5, M6	Самцы из помета № 5	01.04.2022 г.

Table 3

Focal point group for recording initiators and recipients of individual social contacts

Unit designation	Characteristics of the animal	Date of birth
F1	Dominant female	07.10.2017
F2	Female from litter No. 2	08.05.2020
F3	Female from litter No. 3	27.12.2020
F4	Female from litter No. 4	30.07.2021
F5, F6	Females from litter No. 5	01.04.2022
M1	Dominant male	15.09.2017
M2	Male from litter No. 1	23.09.2019
M3	Male from litter No. 4	30.07.2021
M4, M5, M6	Males from litter No.5	01.04.2022

Для оценки достоверности различий в количестве демонстрируемых форм социального поведения и различий в количестве маркировочного поведения у животных применяли непараметрический критерий Фридмана (Friedman's ANOVA) для несвязанных выборок с коэффициентом конкордации Кендалла. Для определения различий между разными типами маркировочного поведения использовали непараметрический критерий Вилкоксона (Wilcoxon Matched Pairs Test) для связанных выборок. За единицу расчета принимали суммарные данные наблюдений по каждой форме поведения за день. Для расчетов использовали пакет программ MS Excel и Statistica 10.0.

Результаты и их обсуждение

В ходе проведения исследований и биометрической обработки данных были получены представленные ниже результаты. Так, на рисунке 1 представлено распределение основных форм социальных взаимодействий животных, выраженное в процентном соотношении ($ANOVA \chi^2 = 235,6278$ ($N = 48$, $df = 7$), $p = 0,00000$).

Большая доля поведенческих актов (46,7%) приходилась на групповое перемещение собак по территории вольера. Нами наблюдалось наличие общей тенденции в положении особей в шеренге. Так, в 98,7% эпизодов участия самца М1 (37 записей) в движении в шеренге он занимал положение позади остальных особей. Групповое перемещение по территории вольера, на которое приходится большая часть зарегистрированных поведенческих актов, вероятно, является адаптацией к стайной охоте. В природе стайная охота кустарниковых собак является наиболее эффективной при преследовании крупной добычи [6].

Наиболее частыми социальными взаимодействиями особей, включающими четкое поведение инициатора и реципиента, являлись агрессия (17,1%), контактное касание (10,8%), подчинение (4,8%).

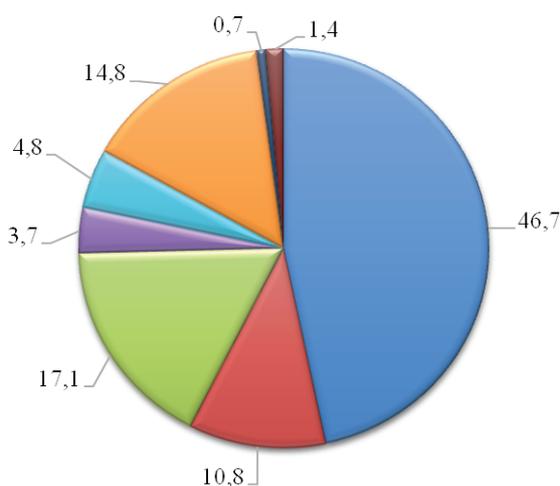
Контактное касание зарегистрировано в 125 случаях, среди них 105 (84,0%) – назо-генитальные контакты. Реципиентами в большинстве случаев были самка F2 и самец M3, на которых приходилось 13,1 и 12,7% соответственно.

Для инициирования подчинения собака переворачивалась на спину, обнажала живот, прижимала направленные назад уши, виляла хвостом, извивалась всем телом и задевала лапами землю или другую особь. В больших группах наблюдались ритуалы подчинения особей друг другу без явного разделения на инициатора и реципиента. Самка F4 чаще инициировала поведение подчинения (16,1%), и реципиентом в таких случаях чаще всего выступала самка F2. Особи M1 и F1 выступали реципиентами поведения подчинения со стороны остальных особей в 32,2 и 25,0% зарегистрированных эпизодов. Таким образом, в их сторону была направлена большая доля актов подчинения (57,2%). За все время исследований доминирование было направлено исключительно на особей из 5 помета и отмечалось в 49 случаях.

Игровое поведение составляло 14,8% от всех социальных взаимодействий между животными и было подразделено на игровую борьбу и игру с объектами. Из 76 случаев игровой борьбы большинство (46,0%) приходилось на самца M4 – главным образом в качестве инициатора. Большинство игр с объектами включало взаимодействие 3 особей (83,0%).

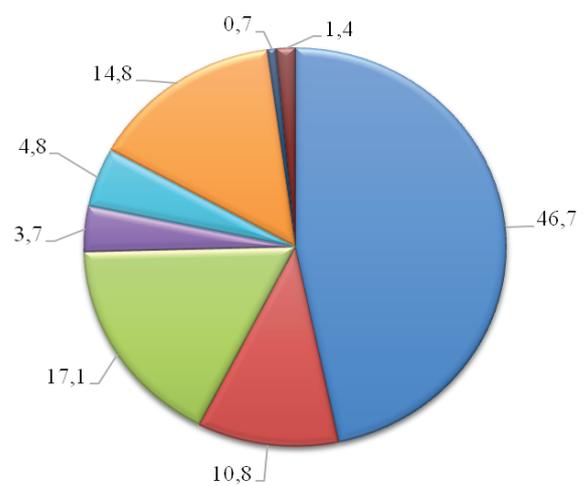
Необходимо также отметить, что коэффициент конкордации Кендалла составил 0,70127 при среднем ранге $r = 0,69492$. Это свидетельствует о том, что в течение каждого дня наблюдений распределение различных форм социального поведения животных было сходным.

Из литературы известно, что в природе кустарниковые собаки, как и некоторые другие тропические псовые, проявляют определенную репродуктивную гибкость. Помимо климата, на сроки размножения тропических видов влияют скорее всего сезонные колебания доступности корма. В свою очередь, относительно стабильная кормовая база, возможно, потенциально позволяет кустарниковым собакам размножаться круглогодично. При этом решающим фактором в сроках размножения выступают социальные взаимодействия животных [12].



■ Групповое перемещение по территории ■ Контактное касание
■ Агрессия ■ Доминирование
■ Подчинение ■ Игровое поведение
■ Родительское поведение ■ Половое поведение

Рис. 1. Распределение основных форм социальных взаимодействий кустарниковых собак, %



■ Group movement around the territory ■ Contact touch
■ Aggression ■ Domination
■ Submission ■ Game behavior
■ Parental Behavior ■ Sexual behavior

Fig. 1. Distribution of the main forms of social interactions of bush dogs, %

В условиях Московского зоопарка кустарниковые собаки также демонстрировали асезонную модель размножения. Проявление полового поведения наблюдалось в период со 2 по 7 сентября. Зарегистрировано 13 случаев попыток спаривания, причем в 12 случаях инициатором выступил самец М1, и один эпизод приходился на самца М3. Поза лордоза со стороны доминантной самки F1 наблюдалась в трех эпизодах.

На основании данных о социальных взаимодействиях животных была построена социограмма, отражающая агрессивные взаимодействия (рис. 2).

Из 1164 записи случаи агрессивного поведения были отмечены в 179 случаях.

Как показали результаты наблюдений, в адрес доминантной пары в период проведения исследований агрессия не поступала. Проявление агрессивного поведения самца М1 было напрямую связано с половым поведением доминантной самки в период эструса. В остальных случаях агрессивное поведение чаще всего было направлено на особей из 5 помета (89,9%).

Характер социальной динамики семейной группы кустарниковых собак в условиях Московского зоопарка указывает на возможную социальную организацию этого вида в природе. Взаимодействия животных, включающие в себя агрессию и подчинение, позволяют подтвердить предположение о том, что самка F1 и самец М1 были доминирующими и являлись социальным ядром рассматриваемой семейной группы кустарниковых собак. В их адрес поступала наибольшая доля актов подчинения и наименьшая доля проявления агрессии. Практически полное отсутствие агрессивного поведения среди старших особей и высокая доля актов подчинения доминантной родительской паре свидетельствуют предположительно о том, что структура семейной группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на активной демонстрации подчинения низкоранговых животных высокоранговым. Это соответствует данным, известным из литературы: в неволе группа кустарниковых собак (6 особей), состоящая из доминирующей размножающейся пары и потомства, демонстрировала синхронизацию поведения, совместное кормление и участие в различных действиях без проявления ярко выраженной агрессии [10]. Кроме того, похожая иерархическая структура группы и уровень социальности наблюдаются и у других представителей семейства псовых: обыкновенных, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 [11], и красных, *Cuon alpinus* (Pallas, 1811) [1], волков.

В маркировке территории мочой принимали участие 7 особей из фокальной группы (М1, М2, М3, F1, F2, F3, F4). При этом нами отмечалось два вида мечения территории: последовательный, когда несколько животных друг за другом оставляли метку на одном и том же месте, и одиночный, когда метку оставляло одно животное. На рисунке 3 представлена гистограмма, отражающая соотношение разных типов мечения территории мочой, которые отмечались у кустарниковых собак в ходе исследований.

Из 81 регистрации мечения в 51 случае наблюдалось последовательное мочеиспускание, что составило 62,2% от его общего количества, тогда как на долю одиночного мочеиспускания приходилось 37,8% ($T_{Эмп} = 65$; $p \leq 0,05$). Таким образом, в характере оставления меток мочой, как и в подавляющем большинстве остальных взаимодействий, явно прослеживалась социальная синхронизация, типичная для кустарниковых собак.

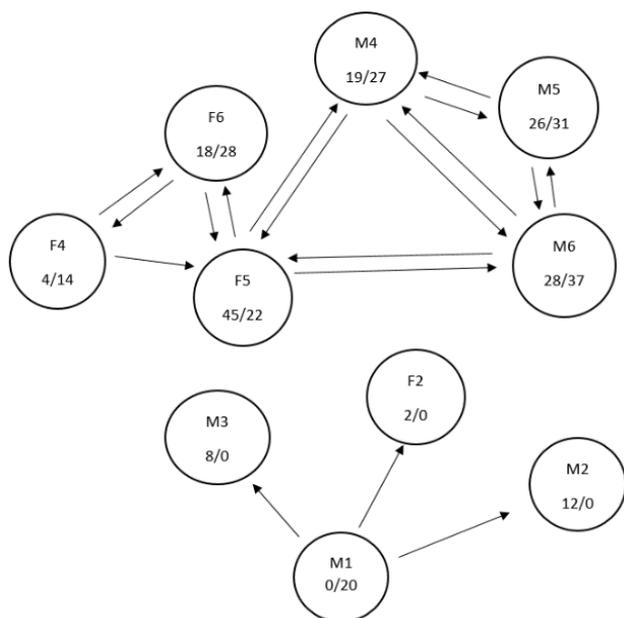


Рис. 2. Социограмма агрессивных взаимодействий животных:
справа – количество инициированных взаимодействий;
слева – количество принятых взаимодействий

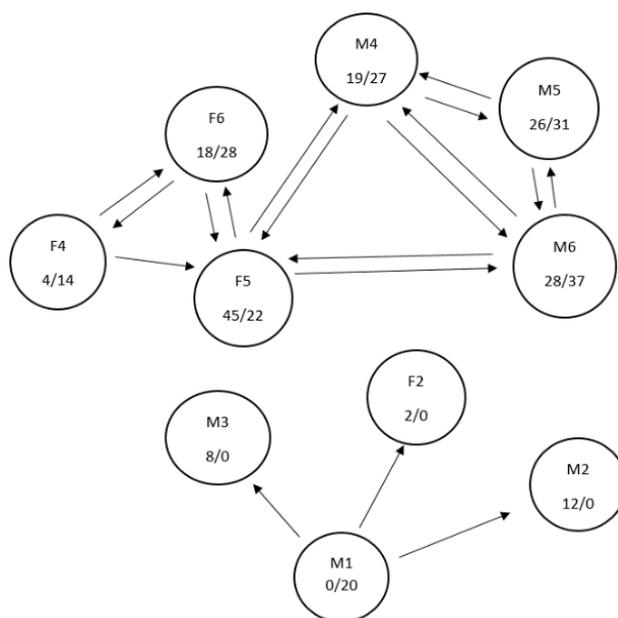


Fig. 2. Sociogram of aggressive animal interactions
(number of initiated interactions are on the right,
number of accepted interactions are on the left)

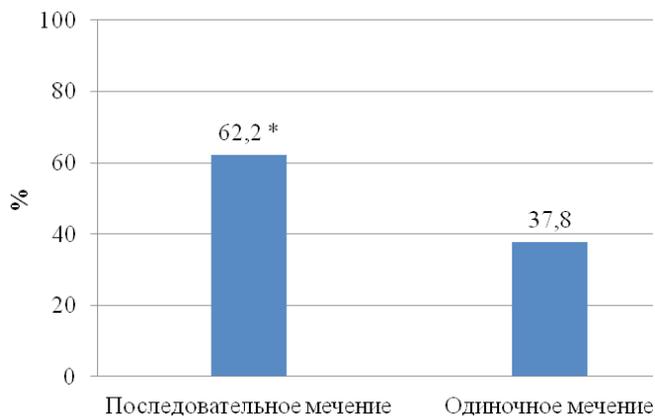


Рис. 3. Соотношение последовательного и одиночного мечения мочой, % (* $p \leq 0,05$)

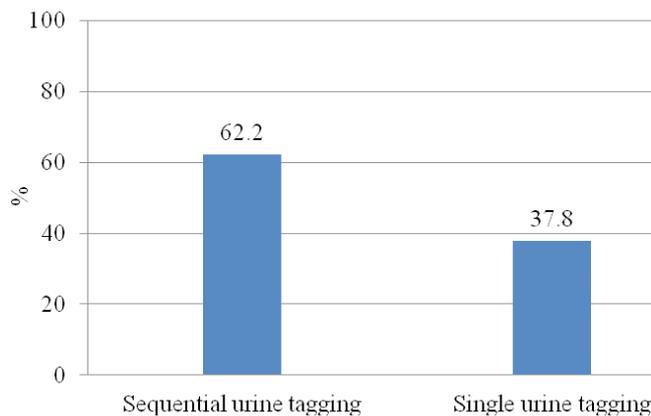


Fig. 3. Ratio of sequential to single urinary marking, % (* – $p \leq 0,05$) urinary marking

Следует отметить, что наибольшее количество актов маркировки территории (29 раз), из которых 17 раз наблюдалось последовательное и 12 раз – одиночное мечение, пришлось на день, когда животных перевели в новую для них часть вольера. В тот же день дважды наблюдался и самый большой по количеству участвующих особей эпизод последовательного мечения, включающий в себя 6 животных (M1 → M2 → M3 → F2 → F3 → F4 и M1 → M2 → F2 → F3 → M3 → F4). Начинали «цепочку» последовательного мечения в основном доминирующая пара (M1 и F1), самец из первого помета (M2) и особи из второго помета. Реже отмечалась инициация маркировки особями из 3 помета, и в гораздо меньшей степени – из 4 помета. Особи из самого младшего, 5 помета, участвовали только в эпизодах последовательного мечения, занимая место в конце маркировочной «цепочки».

Можно предположить, что последовательное мечение всеми членами группы обеспечивает дополнительную возможность сосуществовать в некоторой синхронности и защите друг друга. В дополнение к этим функциям общий групповой запах с преобладанием запаха спаривающейся пары может оказаться полезным для сплочения отношений между членами группы (возможно, в роли помощников) и в природе может информировать чужаков об идентичности группы (численности, возрастно-половой структуре) и, следовательно, о ее потенциале защищать ценные ресурсы или потомство.

Также нами проанализировано общее распределение случаев маркировочного поведения среди особей фокальной группы, выраженное в процентном соотношении (ANOVA $\chi^2 = 20,72604$ (N = 35, df = 6), $p = 0,00205$) и представленное на рисунке 4.

Как следует из гистограммы, наиболее часто (27,5%) маркировочную активность проявляла самка F2 из 2 помета. На втором месте по количеству участия в мечении территории (19,4%) находится самка F3 из 3 помета. На самцов из 1 и 4 пометов (M2 и M3) приходится в среднем по 16,6% от всех проявлений маркировочного поведения.

Отметим, что несмотря на наличие доминирующей пары, наиболее активное участие в мечении территории вольера принимали самки разного возраста. Возможно, это объясняется тем, что подрастающие самки из старших пометов стремились к сепарации и отделению от семейной группы, но при этом еще не могли составить полноценную конкуренцию доминирующей самке, поскольку открытую агрессию к ней не проявляли. При этом коэффициент конкордации Кендалла составил 0,09870 при среднем ранге $r = 0,07219$. Это указывает на то, что в течение каждого дня наблюдений распределение случаев мечения между особями было сходным.

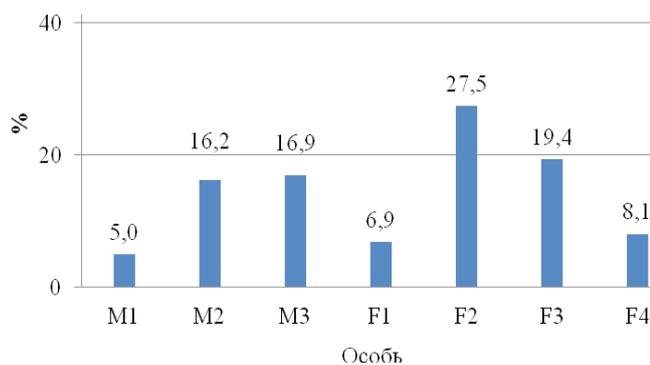


Рис. 4. Маркировочное поведение кустарниковых собак из фокальной группы, %

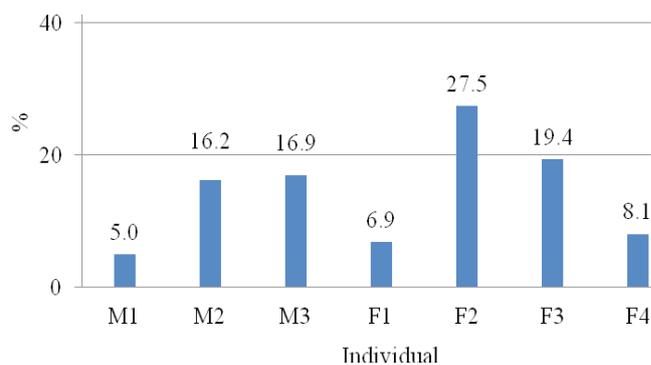


Fig. 4. Marking behaviour of bush dogs from the focal group, %

Необходимо также отметить, что между самцами и самками наблюдалась значительная разница в позах мочеиспускания. Самой распространенной позой для мочеиспускания у самок была стойка на передних конечностях, используемая в 97,0% случаев. Запаховое мечение у самцов осуществлялось путем разбрызгивания мочи, что является уникальным для представителей семейства Псовые [13]. У животных обоего пола мечение приводило к тому, что их шерсть пропитывалась мочой. Это, вероятно, повышало интенсивность восприятия запаха другими членами семейной группы [10].

Выводы

Таким образом, можно заключить, что в условиях Московского зоопарка исследуемые животные образовывали семейную группу, в которой взаимодействие между особями зачастую включало в себя близкие физические контакты и синхронизацию отдельных форм поведения, типичную для данного вида.

Социальная динамика семейной группы кустарниковых собак в Московском зоопарке отражает, вероятно, характер социальной организации этих животных в дикой природе. Социальным ядром группы являются самец M1 и самка F1, поскольку в их сторону было направлено большинство проявлений подчинения (80,4%).

Низкий уровень агрессии среди старших особей позволяет предположить, что структура группы кустарниковых собак основана не на агрессии высокоранговых животных, а на демонстрации подчинения низкоранговых животных высокоранговым.

Маркировочное поведение кустарниковых собак чаще проявлялось в виде последовательного мечения территории, которое животные наиболее активно продемонстрировали в день, когда их перевели в новую часть вольера. Наиболее часто метили территорию самки из 2 и 3 пометов. В характере оставления запаховых меток наблюдаются четкие половые различия. При этом ольфакторная коммуникация также была направлена на установление определенных социальных взаимоотношений в семейной группе исследуемых животных.

Список источников

1. Немцова Т.А. Организация стаи и особенности социального поведения красного волка // Вестник РГАЗУ. – 2006. – № 1 (6) – С. 173-176.
2. Попов С.В., Ильченко О.Г. Руководство по научным исследованиям в зоопарках: Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – М.: Московский зоопарк, 2008. – 160 с.
3. Резникова Ж.И. Эволюционные и этологические аспекты общественного образа жизни у животных // Вестник ВОГиС. – 2007. – № 2. – С. 290-305.
4. Сайт Московского зоопарка. – URL: <http://moscowzoo.ru>, свободный. – Загл. с экрана (дата обращения: 17.02.2023).
5. Álvarez-Solas S., Ramis L., Peñuela M.C. Highest bush dog (*Speothos venaticus*) record for Ecuador with a potential association to a palm tree (*Socratea rostrata*) // Studies on Neotropical Fauna and Environment. – 2022. – Vol. 57 (1), № 1-10. doi: 10.1080/01650521.2020.1809973.
6. Beisiegel B.M., Ades C. The bush dog *Speothos venaticus* (Lund, 1842) at Parque Estadual Carlos Botelho, Southeastern Brazil // Mammalia. – 2004. – Vol. 68. – Pp. 65-68.
7. Bellasai S.S., Martínez V., Guerrero D. et al. First camera trap record of bush dogs in the Paraguayan Upper Paraná Atlantic Forest // Canid Biology & Conservation. – 2020. – № 22 (3). – Pp. 11-14.
8. Bush Dog / Red List IUCN. – URL: <https://www.iucnredlist.org/species/20468/9203243>, свободный. – Загл. с экрана (дата обращения: 17.02.2023).
9. Kleiman D.G. Some Aspects of Social Behavior in the Canidae // American Zoologist. – 1967. – Vol. 7. – Pp. 365-372.

References

1. Nemtsova T.A. Organization of the pack and features of the social behaviour of the dhole. Vestnik RGAZU. 2006; 1 (6): 173-176. (In Rus.)
2. Popov S.V., Il'chenko O.G. Zoo Research Guide: Guidelines for Ethological Observation of Mammals in Zoos. M.: Moskovskiy zoopark, 2008: 160. (In Rus.)
3. Reznikova Zh.I. Evolutionary and ethological aspects of the social way of life in animals. Vestnik VO-GiS. 2007; 2: 290-305. (In Rus.)
4. Moscow Zoo. [Electronic source]. URL: <http://moscowzoo.ru> (Access date: 17.02.2023). (In Rus.)
5. Álvarez-Solas S., Ramis L., Peñuela M.C. Highest bush dog (*Speothos venaticus*) record for Ecuador with a potential association to a palm tree (*Socratea rostrata*). Studies on Neotropical Fauna and Environment. 2022; 57 (1): 1-10. DOI: 10.1080/01650521.2020.1809973
6. Beisiegel B.M., Ades C. The bush dog *Speothos venaticus* (Lund, 1842) at Parque Estadual Carlos Botelho, Southeastern Brazil. Mammalia. 2004; 68: 65-68.
7. Bellasai S.S., Martínez V., Guerrero D., Groehn W., Mendoza C., Giordano A.J., Gregory T. First camera trap record of bush dogs in the Paraguayan Upper Paraná Atlantic Forest. Canid Biology & Conservation. 2020; 22(3): 11-14.
8. Bush Dog, RedListIUCN [Electronic source]. URL: <https://www.iucnredlist.org/species/20468/9203243> (Access date: 17.02.2023).
9. Kleiman D.G. Some Aspects of Social Behavior in the Canidae. American Zoologist. 1967; 7: 365-372.

10. *Macdonald D.W.* Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*) // Journal of Zoology. – 1996. – Vol. 239, Iss. 3. – Pp. 525-543. doi: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05941.x.

11. *Mech L.D.* Alpha status, dominance and division of labor in wolf packs // Canadian Journal of Zoology. – 1999. – Vol. 77. – Pp. 1196-1203.

12. *Porton I.J., Kleiman D.G., Rodden M.* Aseasonality of Bush Dog Reproduction and the Influence of Social Factors on the Estrous Cycle // Journal of Mammalogy. – 1987. – Vol. 68, Iss. 4. – Pp. 867-871. doi: 10.2307/1381569.

13. *Porton I.J.* Bush dog urine-marking: Its role in pair formation and maintenance // Animal Behaviour. – 1983. – Vol. 31, Iss. 4. – Pp. 1061-1069.

14. *Sáenz-Bolaños C., Fuller T.K., Mooring M.S. et al.* Bush Dogs in Central America: Recent Range Expansion, Cryptic Distribution, or Both? // Tropical Conservation Science. – 2019. – Vol. 12. – Pp. 125-131. doi: 10.1177/1940082919849758.

15. *Tedford H.* Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the Living Taxa // American Museum Novitates. – 1995. – Vol. 56. – Pp. 37-51.

10. *Macdonald D.W.* Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). Journal of Zoology. 1996; 239; 3: 525-543. DOI: 10.1111/j.1469-7998.1996.tb05941.x

11. *Mech L.D.* Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. Canadian Journal of Zoology. 1999; 77: 1196-1203.

12. *Porton I.J., Kleiman D.G., Rodden M.* Aseasonality of Bush Dog Reproduction and the Influence of Social Factors on the Estrous Cycle. Journal of Mammalogy. 1987; 68; 4: 867-871. DOI: 10.2307/1381569

13. *Porton I.J.* Bush dog urine-marking: Its role in pair formation and maintenance. Animal Behaviour. 1983; 31; 4: 1061-1069.

14. *Sáenz-Bolaños C., Fuller T.K., Mooring M.S., Porras J., Sievert P.R., Montalvo V.H., Carrillo E.J.* Bush Dogs in Central America: Recent Range Expansion, Cryptic Distribution, or Both? Tropical Conservation Science. 2019; 12: 125-131. DOI: 10.1177/1940082919849758.

15. *Tedford H.* Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the Living Taxa. American Museum Novitates. 1995; 56: 37-51.

Информация об авторах

Алёна Михайловна Баринова, кипер отдела «Млекопитающие», ГАУ «Московский зоологический парк»; 123242, Россия, г. Москва, ул. Большая Грузинская, 1; e-mail: allenev@yandex.ru.

Михаил Александрович Брагин, заведующий отделом «Млекопитающие», ГАУ «Московский зоологический парк»; 123242, Россия, г. Москва, ул. Большая Грузинская, 1; e-mail: mabragin1981@yandex.ru.

Наталья Александровна Веселова, доцент кафедры зоологии, канд. биол. наук, доцент, ФГБОУ ВО «Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева»; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: veselova_n.a@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-9679-2329.

Статья поступила в редакцию 22.02.2023
Одобрена после рецензирования 14.04.2023
Принята к публикации 31.08.2023

About authors

Alena M. Barinova, keeper, Department “Mammals”, Moscow Zoo; 1, Bol’shaya Gruzinskaya Str., Moscow, 123242, Russian Federation; E-mail: allenev@yandex.ru.

Mikhail A. Bragin, Head of the Department “Mammals”, Moscow Zoo; 1, Bol’shaya Gruzinskaya Str., Moscow, 123242, Russian Federation; E-mail: mabragin1981@yandex.ru.

Natalya A. Veselova, CSc (Bio), Associate Professor of the Zoology Department, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: veselova_n.a@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0001-9679-2329.

The article was submitted to the editorial office 22 Feb 2023
Approved after reviewing 14 Apr 2023
Accepted for publication 31 Aug 2023

ЗООЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Оригинальная научная статья
УДК 619:577.11:616.15:616.34:577.15:615. 31
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-59-68



Роль марганца в обмене кальция на уровне энтеральной и внутренней среды организма

Дмитрий Анатольевич Ксенофонтов, Ольга Александровна Войнова,
Анжелика Александровна Ксенофонтова, Татьяна Владимировна Саковцева

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Дмитрий Анатольевич Ксенофонтов; e-mail: dksenofontov@rgau-msha.ru

Аннотация. В эксперименте на кроликах изучали влияние марганца на метаболизм кальция на уровне энтеральной и внутренней среды. В опыте использовали две группы кроликов, подобранных методом пар-аналогов по 3 головы в контрольной и опытной группах. Животные опытной группы получали рацион с трехкратным увеличением уровня марганца. В конце эксперимента у всех животных под общим наркозом производили отбор крови, притекающей и оттекающей от разных отделов пищеварительного тракта. После контрольного убора брали на анализ органы и ткани, извлекали кишечник с последующим отбором проб химуса и слизистой оболочки стенки разных отделов. Химус по разработанной методике разделяли на фракции. Методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии определили концентрацию марганца и кальция в кишечном химусе и его фракциях, в слизистой оболочке стенки кишечника, в крови, притекающей к пищеварительному тракту и оттекающей от его разных отделов, в органах и тканях. Экспериментально выявили, что при увеличении концентрации марганца в рационе кроликов в три раза элемент не накапливается во внутренней среде, а кумулируется эндогенными структурами химуса и слизистой оболочкой стенки тонкого и толстого отделов кишечника. Выявили изменение метаболизма кальция при увеличении марганца в рационе в три раза: уменьшилась его концентрации в оттекающей от кишечника крови и в слизистом слое стенки тонкого кишечника. В итоге зафиксированы достоверное снижение концентрации в костях и тенденция снижения в печени и в почках. Делается вывод об антагонистичном влиянии избыточного количества марганца в рационе на метаболизм кальция на уровне энтеральной и внутренней среды организма. При взаимодействии элементов отмечается ведущая роль эндогенных структур химуса благодаря ионообменным свойствам гликопротеинов полостной слизи кишечника.

Ключевые слова: метаболизм, марганец, обмен кальция, эксперимент на кроликах, химус, кишечник, гликопротеины, энтероплазма, кровь, слизистая оболочка

Для цитирования. Ксенофонтов Д.А., Войнова О.А., Ксенофонтова А.А., Саковцева Т.В. Роль марганца в обмене кальция на уровне энтеральной и внутренней среды организма // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 59-68. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-59-68>

© Ксенофонтов Д.А., Войнова О.А., Ксенофонтова А.А., Саковцева Т.В., 2023

ZOOLOGY, HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-59-68



Role of Manganese in Calcium Metabolism at the Level of the Enteral and Internal Environment of the Body

Dmitry A. Ksenofontov, Olga A. Voinova, Angelika A. Ksenofontova, Tatiana V. Sakovtseva

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russian Federation

Corresponding author: Dmitry A. Ksenofontov, dksenofontov@rgau-msha.ru

Abstract. The authors studied the effect of manganese on calcium metabolism at the level of the enteral and internal environment of the body in an experiment on rabbits. Two groups (control and experimental) of rabbits selected by the paired-analysis method were used in the experiment. There were three animals in each group. The animals in the experimental group were given a diet containing three times the amount of manganese. At the end of the experiment, blood was collected from various parts of the digestive tract of all animals under general anaesthesia. Organs and tissues were

collected for analysis after control slaughter, and the intestines were removed, followed by sampling of chyme and mucosa from the walls of various sections. The chyme was separated into fractions using the developed method. The concentration of manganese and calcium in intestinal chyme and its fractions, in mucosa of the intestinal wall, in the blood flowing in and out of the digestive tract, in organs and tissues was determined by the atomic absorption spectrophotometry method. It was shown experimentally that when the concentration of manganese in the diet of rabbits was tripled, the element was not accumulated in the internal environment but was accumulated by endogenous structures of the chyme and the mucous membrane of the wall of the small and large intestines. A metabolic change in calcium metabolism was revealed when manganese was tripled in the diet: its concentrations in the blood flowing from the intestines and in the mucous layer of the small intestine wall decreased. As a result, there was a significant decrease in bone concentrations and a downward trend in liver and kidney concentrations. The antagonistic effect of manganese on calcium metabolism in the enteric and internal environment is concluded. In the interaction of elements, the leading role of endogenous structures of chyme is noted due to ion-exchange properties of glycoproteins of intestinal cavity mucosa.

Key words: metabolism, manganese, calcium metabolism, rabbit experiment, chyme, intestine, glycoproteins, enteroplasma, blood, mucosa

For citation. Ksenofontov D.A., Voinova O.A., Ksenofontova A.A., Sakovtseva T.V. Role of manganese in calcium metabolism at the level of the enteral and internal environment of the body // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 59-68. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-59-68>

Введение

В организме животных минеральные элементы обладают высокой лабильностью и способностью к образованию связей, в результате чего вероятность их взаимодействия значительно выше, чем вероятность взаимодействия других питательных веществ. Наглядно пример такого взаимодействия прослеживается в синергизме марганца и кальция. Марганец, как важный элемент в обмене веществ и в процессах формирования костной ткани, значительно влияет на скорость роста, функции размножения и кроветворения, воздействуя на метаболизм кальция в периоды формирования и деструкции скелета у животных. Это достаточно достоверно установлено в экспериментальных и клинических исследованиях.

В кормах растительного происхождения уровень марганца находится на сравнительно высоком уровне – 30-40 мг/кг. Не наблюдается также его дефицит в рационах сельскохозяйственных животных. Однако в органах и тканях животных содержание марганца на порядок меньше.

В литературе имеется много сведений о том, что при дополнительном введении марганца в рацион сельскохозяйственных животных и птицы с активным метаболизмом кальция наблюдается хороший эффект в отношении роста костной ткани и прочности скорлупы, но при этом его абсорбция, напротив, снижается. Обнаруженное явление исследователи объясняют плохим усвоением марганца из корма либо задержкой всасывания в стенке кишечника, либо повторным выведением с желчью в полость кишечника после всасывания и поступления в печень [3, 7].

Из вышесказанного следует, что физиологический механизм воздействия марганца на активацию метаболизма кальция в целом остается не до конца установленным, а также не совсем понятным является процесс их взаимодействия на уровне энтеральной среды. В то же время новые сведения о структурно-функциональной организации энтеральной среды и локализации биотических элементов в химусе у животных разных видов наглядно показывают важную роль полостной кишечной слизи в процессах минерального гомеостазирования. Секретируемая стенкой кишечника слизь гидратируется благодаря входящим в ее состав гликопротеинам, образуя энтероплазму химуса, которая вкупе с пищеварительными соками и десквамированным эпителием создает плотную эндогенную фракцию. При этом она неминуемо вступает во взаимодействие с нутриентами, образуя универсальную, генетически детерминированную и динамически меняющуюся систему полостного пищеварения [1, 2, 4].

В экспериментальных исследованиях на курах-несушках было показано, что при увеличении в два раза уровня марганца в рационе отмечается его активное экстрагирование из пищевых частиц, однако далее в печень он не поступает и не концентрируется в слизистом слое кишечной стенки. Дополнительный марганец связывается гидратированной плотной эндогенной фракцией химуса, одновременно стимулируя абсорбцию кальция, концентрация которого достоверно возросла в плотной эндогенной фракции, в печени и крови воротной вены печени кур [5].

Вероятный механизм воздействия обусловлен тем, что избыток положительно заряженных катионов марганца активно образует комплексы с отрицательными гидроксильными группами гликопротеинов полостной слизи кишечника, в дальнейшем удаляясь из организма с пометом. При этом в полости кишечника марганец через активацию гидролитических ферментов химуса оказывает положительное влияние и на метаболизм кальция. Такой механизм не является случайным, так как у кур-несушек обмен веществ и его регуляция сконцентрированы на формировании яйца при напряженном метаболизме кальция.

У животных с менее выраженной кальциевой нагрузкой роль марганца может, напротив, существенно варьировать.

Цель исследований: экспериментальное изучение влияния марганца на показатели метаболизма кальция на уровне желудочно-кишечного тракта и во внутренней среде организма кроликов.

В задачи исследований входило изучение особенностей обмена марганца при увеличении его уровня в рационе в три раза и влияния разного уровня марганца в рационе на показатели обмен кальция у кроликов.

Методика исследований

В условиях естественного питания или при использовании сбалансированных рационов уровень биогенных минеральных элементов в органах и тканях животных находится в относительно динамическом равновесии. Поэтому для выявления биологической роли того или иного минерального элемента необходимо его сдвинуть. Нарушение минерального гомеостаза возможно при создании либо избытка, либо недостатка биоэлемента в рационе.

Эксперимент был проведен на кафедре физиологии, этологии и биохимии животных РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева на 6 кроликах (возраст – 10 мес.), подобранных методом пар-аналогов и подразделенных на контрольную и опытную группы (по 3 гол. в группе). Условия содержания соответствовали требованиям ветеринарно-санитарных и зоотехнических норм. Животные контрольной группы получали основной рацион (ОР) из 100 г комбикорма (ПК-90) и 200 г сена злаково-разнотравного. Фоновая концентрация марганца в ОР составила 25 мг/кг сухого вещества. Животные опытной группы дополнительно к ОР получали марганец в виде $MnSO_4$ из расчета 50 мг/кг сухого вещества. Сульфат марганца традиционно используется в производстве премиксов и комбикормов для животных и птицы в качестве дополнительного источника марганца. Таким образом, поступление марганца в организм кроликов было увеличено в три раза.

Продолжительность опытного периода составила 30 дней. В конце опытного периода животных подвергли общей анестезии для вскрытия брюшной полости. Комбинированный наркоз состоял из внутривенного введения 33%-ного этилового спирта в физиологическом растворе с добавлением 5%-ной глюкозы и внутримышечного введения миорелаксанта Ramprun. Местную анестезию делали подкожным введением 0,5%-ного раствора новокаина, после этого вскрывали брюшную полость по средней линии живота, извлекали желудок и брыжейку кишечника. Шприцем производили отбор крови из брюшной артерии, из портальной вены печени, желудочной, дуоденальной, брыжеечной и левой ободочной вен. Далее была произведена эвтаназия животных методом воздушной эмболии. Затем отбирались образцы печени, легких, почек, костная и мышечная ткань. После извлечения желудочно-кишечного тракта из разных отделов кишечника отбирали образцы химуса. Из химуса методом декантирования и центрифугирования получали экзогенные пищевые частицы (ПЧ), плотную эндогенную (ПЭФ) и растворимую фракции (РФ) [6].

От стенки тонкого и толстого отделов методом соскоба отделяли слизистую оболочку (СО). Во всех полученных образцах определяли концентрацию марганца и кальция методом атомно-абсорбционной спектрофотометрии, используя спектрофотометр «Спектр-5-4». Статистическая обработка результатов исследований была проведена с помощью компьютерной программы Microsoft Office Excel 2007.

Результаты и их обсуждение

В ходе экспериментальных исследований было установлено, что у кроликов в обеих группах распределение марганца по фракциям химуса на протяжении всего кишечника имеет сходную картину (рис. 1). Максимальная концентрация элемента фиксируется в ПЭФ химуса с устойчивой динамикой роста в каудальном направлении, свидетельствующей о высоких сорбционных свойствах эндогенных структур. Важно уточнить, что в нативном химусе отсутствует разделение на ПЭФ и РФ. Гликопротеиды ПЭФ, благодаря гидратации, образуют единую коллоидную систему, где марганец может быть либо связанным с отрицательными группировками гликопротеидов, либо может находиться в ионизированном растворенном виде.

Стоит отметить, что трехкратное увеличение марганца в рационе вызвало перераспределение между экзогенными пищевыми частицами, поступившими с кормом, и эндогенными фракциями химуса, выделенными в пищеварительную полость, изменив тем самым его обмен на уровне энтеральной среды. В химусе тонкого кишечника у животных опытной группы снизилась концентрация растворимого марганца на 52-69%, а в пищевых частицах за счет активаций экстрагирования его концентрация уменьшилась в 3-5 раз. Однако уже в химусе ободочной кишки вследствие активации симбиотической микрофлоры и преобладания гидролиза органических нутриентов, напротив, возрастает концентрация растворимого марганца на 62%, соответственно на 30% – концентрация в ПЧ.

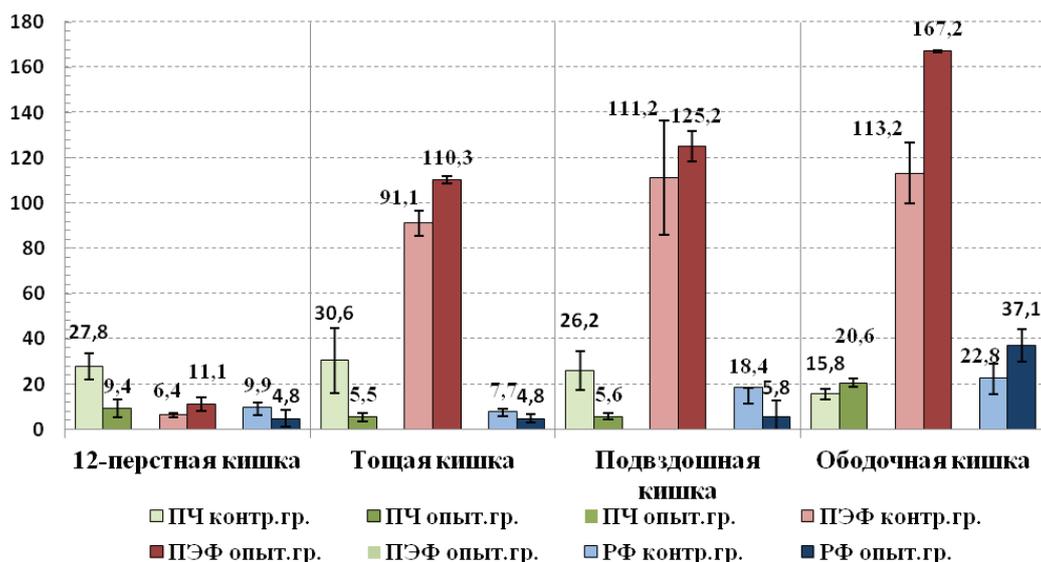


Рис. 1. Концентрация марганца во фракциях химуса у кроликов, мг% в сухого веществе

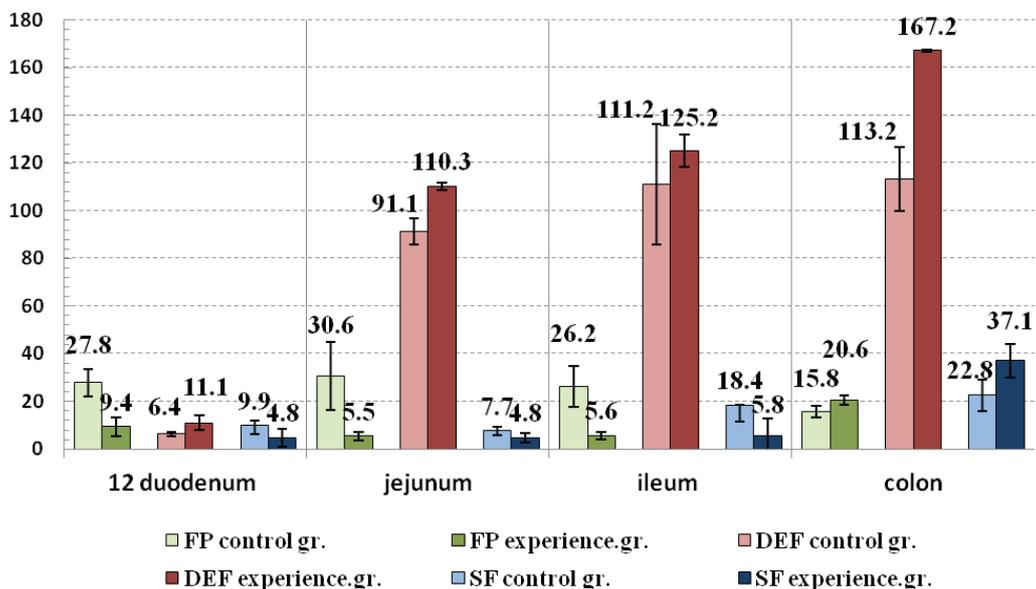


Fig. 1. Concentration of manganese in fractions of chyme in rabbits

FP – food particles, DEF – dense endogenous fraction, SF – soluble fraction (mg% in dry matter)

Концентрация марганца в ПЭФ химуса также возросла в опытной группе на 72% в дуоденуме, на 21 и 12% – в тощей и подвздошной кишках, что в целом является неадекватным по отношению к введению в рацион. Вероятно, гликопротеины, входящие в ПЭФ химуса, обладают лимитированным сорбционным резервом для катионов металлов. В результате при избыточном поступлении марганца в пищеварительный тракт резерв свободных катионсвязывающих групп в ПЭФ химуса быстро иссякает, в результате чего металл перестает образовывать комплексы с полостной слизью. Таким образом, в полости тонкого и толстого кишечника избыточное поступление марганца в кишечную полость нарушает минеральное гомеостазирование энтеральной среды, вызывая напряжение в системе не только полостного, но и пристеночного пищеварения. У животных опытной группы фиксируется увеличение концентрации марганца в слизистой оболочке кишечника двенадцатиперстной кишки в 2,5 раза, а в тощей подвздошной и в ободочной кишках – на 20, 34, 27% соответственно (табл. 1). Таким образом, избыточно поступивший марганец не только аккумулируется эндогенными компонентами химуса, но и удерживается либо гликопротеинами пристеночной слизи, либо клетками слизистой оболочки кишечника кроликов.

Трансформация метаболизма марганца на уровне энтеральной среды практически не привела к изменениям его метаболизма во внутренней среде. Его концентрация в органах и тканях у кроликов обеих групп находилась в физиологических пределах (табл. 1). При этом в опытной группе отмечена тенденция снижения его концентрации в печени на 7%, в костях – на 3,6%, в почках – на 10% соответственно, а в легких и мышцах, напротив, фиксируется рост на 7 и 6% при недостоверной разнице. В целом эти изменения

являются неадекватными и не зависят от избытка марганца в рационе. Следовательно, способность гликопротеинов полостной и пристеночной слизи вынужденно фиксировать марганец, дополнительно поступивший с рационом, может быть общебиологической закономерностью, которая является ограничителем его абсорбции во внутреннюю среду. Это, во-первых, приводит к эвакуации излишков элемента из организма, а во-вторых, влияет на конформацию самих гликопротеидов, и в целом – на структурно-функциональную организацию энтеральной среды.

Анализ артерио-венозной разницы на уровне кишечника выявил увеличение на 30% уровня марганца в крови у животных опытной группы, отекающей от желудка, от 12-перстной кишки – на 45% в сравнении с контрольной группой (рис. 2). В крови, отекающей от дистального отдела тонкого отдела кишечника, концентрация марганца, напротив, снижается на 11% относительно контрольной группы. В целом концентрация марганца в воротной вене печени кроликов обеих групп не отличается, что свидетельствует об отсутствии дополнительной абсорбции во внутреннюю среду избыточного элемента, который остается в полости кишечника, а именно в плотной эндогенной фракции химуса, о чем сказано выше. У кроликов опытной группы также снизилась концентрация марганца в артериальной крови на 24%, однако в целом в обеих группах фиксируется положительная артерио-венозная разница по марганцу на протяжении кишечника.

В метаболизме кальция на уровне энтеральной среды также выявлены определенные закономерности. У животных обеих групп максимальная концентрация кальция отмечается в сухом веществе ПЭФ при 3-5-кратном росте в каудальном направлении кишечника (рис. 3). С учетом содержания в химусе растворимого кальция и аналогичной динамики роста концентрации можно предположить, что кальций является физиологически необходимым элементом в энтеральной среде.

Увеличение уровня марганца в рационе в три раза повлияло на распределение кальция в энтеральной среде и его поступление во внутреннюю среду. На протяжении кишечника кроликов опытной группы увеличилась на 30-60% концентрация кальция в ПЧ химуса, указывающая на снижение экскреции элемента из корма. При этом у животных опытной группы достоверно снижается в среднем на 36-58% концентрация кальция в РФ химуса, а также уровень кальция в ПЭФ химуса на 45-51% в тощей, подвздошной и ободочной кишках ($P < 0,01$).

Таблица 1

Концентрация марганца в органах и тканях кроликов, мг% в сухом веществе

Отдел кишечника	Контрольная группа	Опытная группа
Слизистая оболочка 12-перстной кишки	2,52±1,7	6,70±1,5*
Слизистая оболочка тощей кишки	3,82±1,9	4,60±3,0
Слизистая оболочка подвздошной кишки	5,86±1,9	7,88±0,9
Слизистая оболочка ободочной кишки	10,43±2,2	13,23±1,6
Печень	1,34 ± 0,374	1,25 ± 0,36
Легкие	0,37 ± 0,156	0,40 ± 0,097
Почки	0,927 ± 0,25	0,84 ± 0,156
Мышцы	0,16 ± 0,003	0,17 ± 0,049
Кость бедренная	0,86 ± 0,082	0,83 ± 0,019

*Разница достоверна в сравнении с контролем при $P < 0,1$.

Table 1

Concentration of manganese in organs and tissues of rabbits (mg% in dry matter)

Intestinal segment	Control group	Experimental group
The mucous membrane of the 12 duodenum	2.52±1.7	6.70±1.5*
The mucous membrane of the jejunum	3.82±1.9	4.60±3.0
The mucous membrane of the ileum	5.86±1.9	7.88±0.9
The mucous membrane of the colon	10.43±2.2	13.23±1.6
Liver	1.34 ± 0.374	1.25 ± 0.36
Lungs	0.37 ± 0.156	0.40 ± 0.097
Kidneys	0.927 ± 0.25	0.84 ± 0.156
Muscles	0.16 ± 0.003	0.17 ± 0.049
Femoral bone	0.86 ± 0.082	0.83 ± 0.019

* The difference is significant in comparison with the control at $P < 0.1$

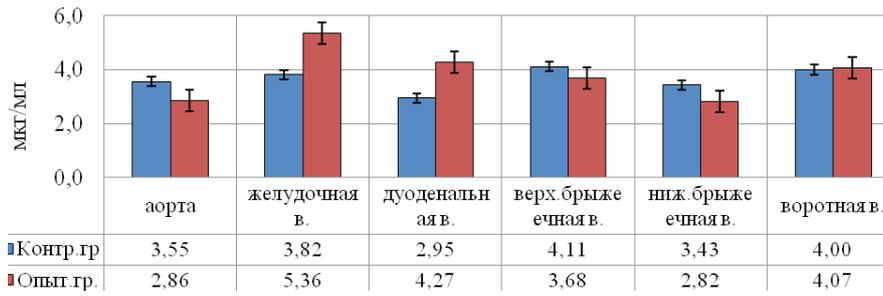


Рис. 2. Концентрация марганца в крови, притекающей и оттекающей от пищеварительного тракта кроликов, мкг/мл

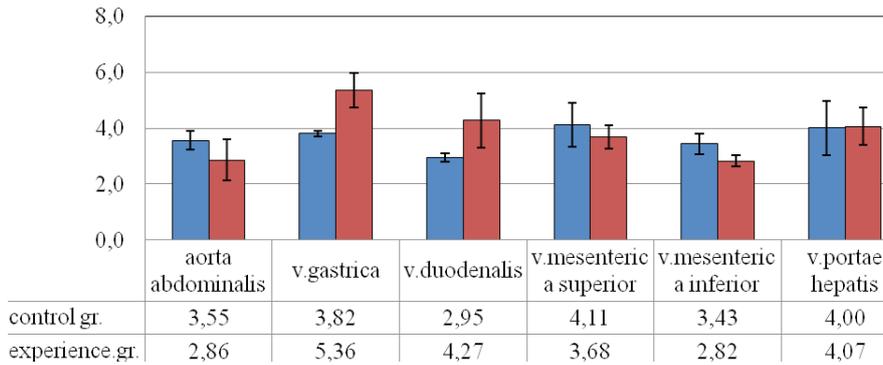


Fig. 2. Concentration of manganese in the blood flowing in and out of the digestive tract of rabbits (mcg/ml)

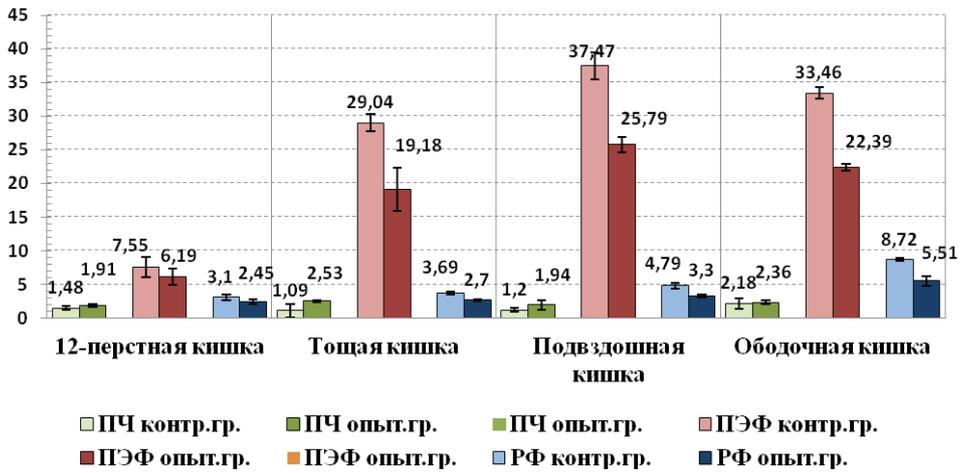


Рис. 3. Концентрация кальция во фракциях химуса у кроликов, г/кг в сухом веществе

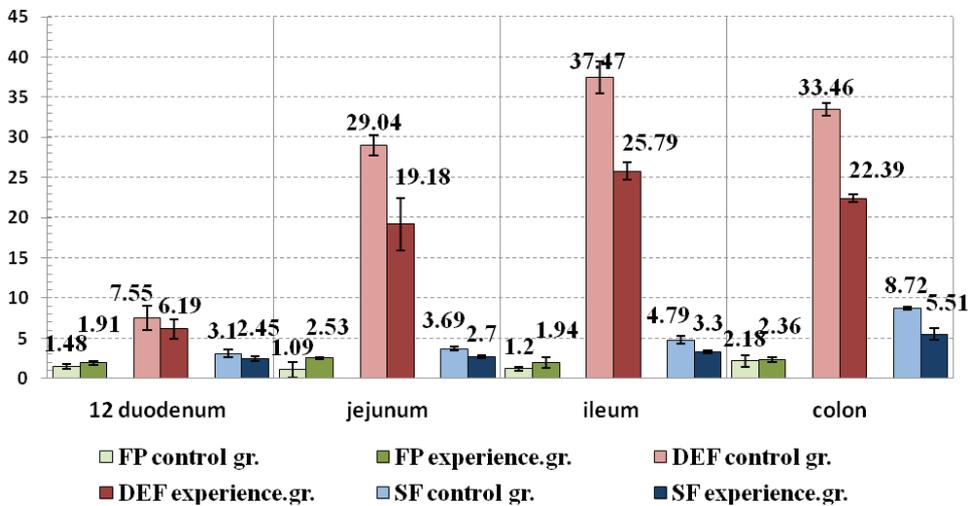


Fig. 3. Concentration of calcium in chyme fractions in rabbits

FP – food particles, DEF – dense endogenous fraction, SF – soluble fraction (g/kg in dry matter)

У кроликов опытной группы отмечается достоверное снижение концентрации кальция в слизистой оболочке стенки кишечника в тощей кишке на 18%, а также тенденция снижения на 11 и 15% в подвздошной и ободочной кишках, свидетельствуя об уменьшении его абсорбции (табл. 2). Анализ содержания кальция в органах и тканях у животных опытной группы указывает на изменения метаболизма кальция во внутренней среде, куда элемент поступил, а концентрация заметно возросла (на 41%) только в легких. В большинстве тканей и органов концентрация кальция, напротив, имеет тенденцию снижения: в печени – на 29%, в почках – на 10%. В костной ткани его содержание достоверно снизилось на 12%.

Артерио-венозная разница по кальцию у кроликов контрольной и опытной групп на уровне кишечника в целом была положительной. Увеличение уровня марганца в рационе кроликов в три раза привело к общей тенденции снижения кальция в крови, притекающей к пищеварительному тракту и в оттекающей от него (рис. 4). В аортальной крови концентрация кальция снизилась на 20%, а в крови, оттекающей от желудка, тонкого кишечника и в воротной вене печени, – на 3-15%. Таким образом, снижение кальция в крови, оттекающей от кишечника у кроликов опытной группы, свидетельствует о снижении его абсорбции при трехкратном увеличении марганца в рационе, что в итоге приводит к напряженности метаболизма во внутренней среде организма.

Результаты исследований показывают, что в норме марганец, поступивший в пищеварительный тракт, является необходимым элементом не только во внутренней среде организма, но и на уровне энтеральной среды, то есть до момента всасывания. Вероятно, фиксируясь специфическими лигандами гликопротеинов, марганец концентрируется в плотной эндогенной фракции химуса, участвуя в формировании упорядоченной наноструктуры энтероплазмы [8], которая в норме имеет ограниченное количество мест фиксации для марганца вследствие генетически детерминированной гомеостатической модели. При избытке в рационе марганца обнаруживается увеличение элемента в крови, оттекающей от желудка и 12-перстной кишки, и в слизистой оболочке тонкого и толстого отделов кишечника, что в целом является неадекватным по отношению к введенной дозе. При этом не происходит его накопление в органах и тканях. Избыточный марганец остается в кишечном просвете и концентрируется преимущественно в ПЭФ и РФ химуса благодаря ионно-обменным свойствам гликопротеидов полостной слизи.

Таблица 2

Концентрация кальция в органах и тканях кроликов, мг% в сухом веществе

Орган/ткань	Контрольная группа	Опытная группа
Слизистая оболочка 12-перстной кишки	154,1 ± 32,3	165,0 ± 69,2
Слизистая оболочка тощей кишки	177,2 ± 19,2	144,5 ± 10,9*
Слизистая оболочка подвздошной кишки	260,8 ± 25,8	232,4 ± 10,6
Слизистая оболочка ободочной кишки	280,0 ± 24,3	240,0 ± 18,1
Печень	30,97 ± 8,3	22,21 ± 5,0
Легкие	41,07 ± 10,2	58,67 ± 12,8
Почки	47,64 ± 11,2	41,93 ± 8,6
Мышцы бедренные	34,67 ± 5,9	35,21 ± 6,3
Кость бедренная	21562,4 ± 1188,9	19170,1 ± 1072,8*

*Разница достоверна в сравнении с контролем при $P < 0,1$.

Table 2

Concentration of calcium in organs and tissues of rabbits (mg % in dry matter)

Organ/tissue	Control group	Experimental group
The mucous membrane of the 12 duodenum	154.1 ± 32.3	165.0 ± 69.2
The mucous membrane of the jejunum	177.2 ± 19.2	144.5 ± 10.9*
The mucous membrane of the ileum	260.8 ± 25.8	232.4 ± 10.6
The mucous membrane of the colon	280.0 ± 24.3	240.0 ± 18.1
Liver	30.97 ± 8.3	22.21 ± 5.0
Lungs	41.07 ± 10.2	58.67 ± 12.8
Kidneys	47.64 ± 11.2	41.93 ± 8.6
Muscles	34.67 ± 5.9	35.21 ± 6.3
Femoral bone	21562.4 ± 1188.9	19170.1 ± 1072.8*

* The difference is significant in comparison with the control at $P < 0.1$

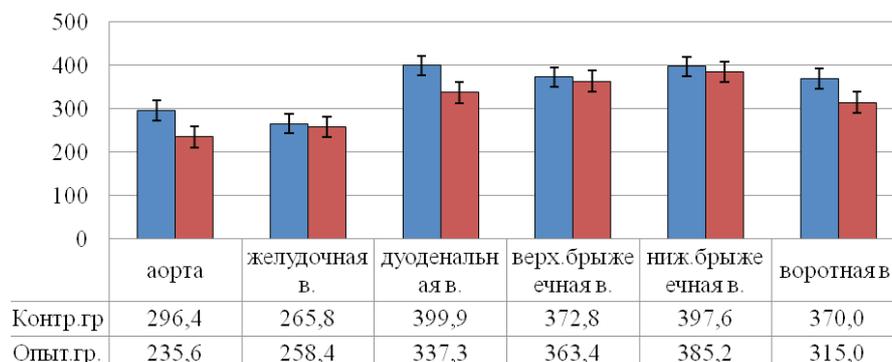


Рис. 4. Концентрация кальция в крови, притекающей и оттекающей от пищеварительного тракта, мкг/мл

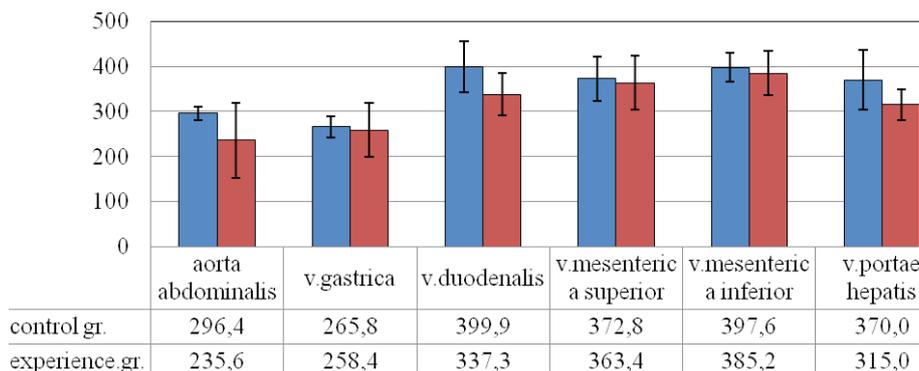


Fig. 4. Concentration of calcium in the blood flowing in and out of the digestive tract (mcg/ml)

Известно, что в гидролитических ферментах полостного и пристеночного пищеварения марганец не является специфическим активатором. В этой связи установленное явление накопления марганца в эндогенных структурах энтеральной среды нельзя объяснить с позиций механизма пристеночного пищеварения. Вероятно, благодаря комплексообразующим свойствам избыточный марганец связывается с гидроксильными группами гликопротеинов полостной слизи, что влияет на конформацию молекул, и в целом – на структуру энтероплазмы химуса. Кроме того, вынужденно кумулируясь в ПЭФ химуса, излишний марганец фактически выводится из организма с калом, что обеспечивает толерантность организма к его токсическому воздействию.

В то же время трехкратное увеличение марганца в рационе влияет на метаболизм кальция. Вероятно, гликопротеины слизи имеют ограниченное количество мест фиксации. В результате марганец как активный комплексообразователь гораздо быстрее захватывает лиганды, вытесняя кальций, уровень которого снижается в ПЭФ и РФ химуса, в слизистой оболочке кишечника. В итоге возникает тенденция снижения абсорбции кальция при достоверном уменьшении его уровня в костях. В определенной степени это обнаруживает механизм влияния марганца на метаболизм кальция. Но если у кур-несушек это взаимодействие является синергическим и благоприятным при интенсивном метаболизме кальция, то у кроликов, напротив, носит характер выраженного антагонизма. Вероятно, в отличие от сельскохозяйственной птицы, у которой кальций интенсивно используется для роста костной ткани и формирования скорлупы яиц, у кроликов увеличение марганца в рационе в три раза негативно влияет на поступление кальция во внутреннюю среду. Уже на уровне энтеральной среды возникает напряженность обменных процессов, уменьшается высвобождение кальция из корма, снижаются количество его растворимых форм и концентрация в плотной эндогенной фракции, что в итоге сдерживает абсорбцию кальция во внутреннюю среду. Данное явление возможно вследствие конкурентного замещения избыточным марганцем активных мест связывания в гликопротеинах полостной и пристеночной слизи путем вытеснения кальция, что в итоге модифицирует структуру и функцию ПЭФ химуса.

Выводы

1. У кроликов обеих групп в химусе тонкого и толстого отделов кишечника максимальная концентрация марганца и кальция зафиксирована в плотной эндогенной фракции с четко выраженной динамикой ее роста в каудальном направлении.

2. Концентрация марганца и кальция в растворимой, и особенно в плотной эндогенной фракциях химуса, в несколько раз превышает этот показатель в слизистой оболочке кишечника, в оттекающей

от кишечника крови, в органах и тканях, что указывает на роль элементов на уровне энтеральной среды при формировании эндогенных структур химуса.

3. Увеличение в три раза марганца в рационе кроликов повлияло на метаболизм кальция, вызвав снижение концентрации кальция в оттекающей от кишечника крови, в печени и почках. При этом уровень самого марганца в органах не был повышен, а в оттекающей от кишечника крови имел выраженную тенденцию повышения.

4. Избыток марганца в рационе кумулируется эндогенными структурами химуса, что препятствует его поступлению во внутреннюю среду организма. При этом происходит конкуренция за места фиксации в гликопротеидах, в результате которой из плотной эндогенной фракции вытесняется кальций, а его концентрация в ней достоверно снижается в 1,2-1,5 раза при уменьшении экскреции элемента из пищевых частиц.

5. Изменения метаболизма кальция на уровне энтеральной среды, снижение абсорбции и уровня в оттекающей от кишечника крови вызывают напряженность его гомеостатического равновесия во внутренней среде организма, что в итоге достоверно уменьшает концентрации в костях на 12%.

Список источников

1. Иванов А.А., Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А. Экспериментальное обоснование роли структурирования и других характеристик химуса в определении функциональных возможностей желудочно-кишечного тракта при проведении энтерального питания // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. – 2009. – № 6. – С. 51-56.

2. Иванов А.А., Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Ксенофонтова А.А. Экспериментальное обоснование функциональной взаимосвязи минеральных элементов пищевого рациона с полостной слизью и слизистой оболочкой кишки // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. – 2013. – № 2. – С. 37-41.

3. Иванов А.А., Ильяшенко А.Н. Рост, развитие и формирование скелета цыплят-бройлеров при включении в рацион кофакторов минерального обмена // Известия ТСХА. – 2011. – № 4. – С. 114-130.

4. Ксенофонтов Д.А. Структурно-функциональная организация гастро-энтеральной среды и ее роль в метаболизме минеральных веществ в организме животных: Автореф... д-ра биол. наук. – Москва, РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2022. – 39 с.

5. Ксенофонтов Д.А., Полякова Е.П., Барбосова М.Е. Всасывание аминокислот, кальция и марганца в разных отделах желудочно-кишечного тракта у кур в зависимости от уровня марганца в рационе // Проблемы биологии в животноводстве. – 2013. – № 1. – С. 75-84.

6. Полякова Е.П., Ксенофонтов Д.А., Иванов А.А. Метод изучения полости пищеварения // Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология. – 2016. – № 12 (136). – С. 110-114.

7. Шацких Е.В. Использование Биоплекса марганца в кормлении цыплят-бройлеров // Аграрный вестник Урала. – 2013. – № 3 (109). – С. 33-35.

8. Vazina A.A., Vasiliev V.D., Vasilieva A.A. et al. Nanostructural Mechanism of Modifying Adaptation of Proteoglycan Systems of Biological Tissues and Mucus // Crystallogr. – 2018. – Rep. 63. – Pp. 1063-1070. doi.org/10.1134/S1063774518070258.

References

1. Ivanov A.A., Polyakova E.P., Ksenofontov D.A. Experimental validation of the role of chyme structuring and other chyme characteristics in determining gastrointestinal functionality during enteral feeding. Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya. 2009; 6: 51-56. (In Rus.)

2. Ivanov A.A., Polyakova E.P., Ksenofontov D.A., Ksenofontova A.A. Experimental validation of the functional relationship between mineral elements in the diet and the cavity mucosa and intestinal mucosa. Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya. 2013; 2: 37-41. (In Rus.)

3. Ivanov A.A., Ilyashenko A.N. Growth, development and skeletal formation of broiler chickens with the inclusion of mineral exchange cofactors in the diet. Izvestiya TSKhA. 2022: 114-130. (In Rus.)

4. Ksenofontov D.A. Structural and functional organization of the gastro-enteric environment and its role in mineral metabolism in animals: DCs (bio) thesis abstract. Moscow: RGAU-MSKhA im. K.A. Timiryazeva, 2022: 39. (In Rus.)

5. Ksenofontov D.A., Polyakova E.P., Barbosova M.E. Absorption of amino acids, calcium and manganese in different parts of the gastrointestinal tract in chickens as a function of dietary manganese levels. Problemy biologii v zhivotnovodstve. 2013; 1: 75-84. (In Rus.)

6. Polyakova E.P., Ksenofontov D.A., Ivanov A.A. Method for studying cavity digestion. Eksperimental'naya i klinicheskaya gastroenterologiya. 2016; 12(136): 110-114. (In Rus.)

7. Shatskikh E.V. Use of Bioplex Manganese in broiler chicken feeding. Agrarniy vestnik Urala. 2013; 3 (109): 33-35. (In Rus.)

8. Vazina A.A., Vasiliev V.D., Vasilieva A.A. et al. Nanostructural Mechanism of Modifying Adaptation of Proteoglycan Systems of Biological Tissues and Mucus. Crystallogr. 2018; 63: 1063-1070. doi.org/10.1134/S1063774518070258

Информация об авторах

Дмитрий Анатольевич Ксенофонтов, заведующий кафедрой физиологии, этологии и биохимии животных, д-р биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: smu@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-2408-0776.

Ольга Александровна Войнова, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, канд. биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: voynovaoa@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-4305-7969.

Анжелика Александровна Ксенофонтова, доцент кафедры кормления животных, канд. биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: tmetre@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0003-1920-2326.

Татьяна Владимировна Саковцева, доцент кафедры физиологии, этологии и биохимии животных, канд. биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: sakovtseva@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-7332-2057.

Статья поступила в редакцию 27.03.2023
Одобрена после рецензирования 25.04.2023
Принята к публикации 31.08.2023

About authors

Dmitry A. Ksenofontov, DSc (Bio), Associate Professor, Head of the Department of Animal Physiology, Ethology and Biochemistry, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: smu@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-2408-0776.

Olga A. Voinova, CSc (Bio), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Animal Physiology, Ethology and Biochemistry, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: voynovaoa@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-4305-7969.

Angelika A. Ksenofontova, CSc (Bio), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Animal Feeding, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: tmetre@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0003-1920-2326.

Tatiana V. Sakovtseva, CSc (Bio), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Animal Physiology, Ethology and Biochemistry, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: sakovtseva@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-7332-2057.

The article was submitted to the editorial office 27 Mar 2023
Approved after reviewing 25 Apr 2023
Accepted for publication 31 Aug 2023

ЗООЛОГИЯ, ФИЗИОЛОГИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЖИВОТНЫХ

Оригинальная научная статья
УДК 619:639.3:639.331,7:612.112.3
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-69-76



Фагоцитоз у рыб *Oreochromis niloticus* на фоне развития кандидамикозов в условиях аквариумного содержания

Дмитрий Владимирович Снегирев, Рамзия Тимергалеевна Маннапова

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; г. Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Рамзия Тимергалеевна Маннапова; e-mail: ram.mannapova55@mail.ru

Аннотация. В последние годы при аквариумном содержании коммерчески ценных рыб, а также в УСВ (установки с замкнутым водоиспользованием) активизируются и выделяются патогенные формы *Candida albicans*., которые колонизируют в большом количестве пищеварительную трубку и приводят к гибели 95-100% рыб. Методы обработки аквариумных рыб, разводимых в пищевых целях, являются экологически и экономически неоправданными, так как препараты сохраняют определенную токсичность. В этой связи необходим поиск экологических методов профилактики и терапии кандидамикозов в аквариумах и УСВ. Установлено, что прополис в комплексе с метиленовым голубым способствует полному снятию токсичности и супрессивного действия сенсibilизатора, затормаживанию усиленного размножения в организме у *Oreochromis niloticus* кандид, усилению процессов кроветворения, повышения нейтрофилов, моноцитов и активизации фагоцитоза. Уровень нейтрофилов повышается на 7, 14, 21 и 30 сут. опыта, по сравнению с данными зараженных рыб 2 группы – в 1,63; 1,6; 1,82 и 1,67 раза, моноцитов – в 1,94; 2,58; 3,08; 3,1 раза. Это способствовало восстановлению функциональной активности клеток и фагоцитарных реакций в организме *O. niloticus*, повышению экологичности среды, продуктивности и качества получаемого диетического белка, мяса, богатого незаменимыми жирными кислотами омега-3 и -6.

Ключевые слова: *Oreochromis niloticus*, *Candida albicans*, пищеварительная трубка, нейтрофилы, моноциты, фагоцитоз.

Для цитирования. Снегирев Д.В., Маннапова Р.Т. Фагоцитоз у рыб *Oreochromis niloticus* на фоне развития кандидамикозов в условиях аквариумного содержания // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 69-76. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-69-76>

© Новиков Н.Н., Соколов А.А., Терешенков П.В., 2023

ZOOLOGY, HUMAN AND ANIMAL PHYSIOLOGY

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-69-76



Phagocytosis in the Fish *Oreochromis Niloticus* against the Background of Candidaemia Development under Aquarium Conditions

Dmitry V. Snegirev, Ramziya T. Mannapova

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Ramziya T. Mannapova, e-mail: ram.mannapova55@mail.ru

Abstract. In recent years, pathogenic forms of *Candida albicans* have been activated and isolated in aquariums of commercially valuable fish and in closed water systems (CWIs). They largely colonise the digestive tube and lead to the death of 95-100% of fish. Treatment methods for aquarium fish bred for food purposes are ecologically and economically unjustified, as the preparations retain a certain toxicity. In this regard, it is necessary to search for environmentally friendly methods of prevention and therapy of candidaemiasis in aquariums and CWIs. It was found that propolis in complex with methylene blue promotes complete elimination of toxicity and suppressive action of sensitizers, inhibition of increased reproduction of *Candida* in the organism of *Oreochromis niloticus*, strengthening of haematopoiesis processes, increase of neutrophils, monocytes and activation of phagocytosis. In comparison with the data of the infected fish of group 2, the level of neutrophils increased by 1.63, 1.6, 1.82 and 1.67 times, monocytes by 1.94, 2.58, 3.08 and 3.1 times on the 7th, 14th, 21st and 30th day of the experiment. This contributed to the restoration of the functional activity of cells and phagocytic reactions in the organism of *O. niloticus*, increasing the ecological environment, productivity and quality of the obtained dietary protein, meat rich in essential fatty acids omega-3 and -6.

Key words: *Oreochromis niloticus*, *Candida albicans*, digestive tube, neutrophils, monocytes, phagocytosis.

For citation. Snegirev D.V., Mannapova R.T. Phagocytosis in the Fish *Oreochromis Niloticus* against the Background of Candidaemia Development under Aquarium Conditions. Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 69-76. (In Rus.) <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-69-76>

Введение

Развитие аквакультуры занимает особое место в обеспечении количественного и качественного питания населения. Здесь особый интерес представляет *Oreochromis niloticus* (нильская теляпия), которая занимает 8 место в мире по объему выращивания в товарных хозяйствах и дает 80% мировой продукции всех видов теляпий, которые имеют приятный вкус и востребованность у населения [1-3]. Однако при аквариумном разведении и содержании, как и многие другие аквариумные рыбы, *O. niloticus* проявляет особую чувствительность к усилению активизации в среде и соответственно в организме рыб условно-патогенной *Candida albicans*, что приводит к большим экономическим убыткам [4, 5]. Это, видимо, связано с появлением при определенных условиях среды у *C. albicans* патогенных форм (усиленное образование биопленок, появление нетипичных морфологических форм), что приводит к активному размножению кандид, колонизации ими пищеварительной трубки и быстрому летальному исходу [6].

Среди противомикробных средств для профилактики и лечения кандидамикозов рыб при их аквариумном выращивании предложен метиленовый голубой, однако он обладает некоторой токсичностью [7]. В этой связи нужны экологичные безвредные препараты, которые могли бы снять токсическое влияние его на организм рыб, способствовали активизации кроветворения, иммунных механизмов, и как следствие – повышению продуктивности рыб. К таким препаратам относится биологически активный продукт пчеловодства БАПП – прополис [8-11]. В связи с этим целью работы явилось изучение степени восстановления фагоцитоза в организме *Oreochromis niloticus* на фоне кандидамикозов пищеварительной трубки при аквариумном содержании под влиянием метиленового голубого с прополисом.

Методика исследований

Опыты на *O. niloticus* проводили на рыбах 8-месячного возраста в количестве 100 гол., в условиях аквариумов кафедры аквакультуры и пчеловодства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Рыбы 1 группы – контрольные, здоровые; рыбы 2-6 групп – естественно зараженные *C. albicans*. В аквариумную воду *O. niloticus* 3 группы вносили экстракт прополис (ЭП) в дозе 0,25 мл/л; для 4 группы – ЭП + метиленовый голубой, 1мг/л; для 5 группы – ЭП + профлавин ацетат, 1,0 мг/л; для 6 группы – ЭП + фталоцианин цинка, 1,0 мг/л. Гематологические исследования проводили на анализаторе «BC-30 Vet», Mindray (Китай). Грибы *C. albicans* выделяли на агаре Сабуро с хлорамфениколом 2 фирмы «BIOMERIEUX», первичную идентификацию – масс-спектрометрическим методом на MALDI Biotyper в ФГОУ НМЦ гематологии Минздрава России [12], последующие – на среде Сабуро со стрептомицином (100 ед/л). Также применяли системы API-System S.A. (Франция).

Статистический анализ количественных данных проводили с использованием программ Statistica 6.1 и приложения Excel из пакета MS Office 2007.

Результаты и их обсуждение

Параллельно с активизацией в организме *O. niloticus*, на фоне развития кандидамикозов в условиях аквариумного содержания, показателей гуморального звена иммунного статуса, представленных в предыдущих работах [13, 14], было установлено нарушение и клеточного иммунитета.

Данные по изучению динамики изменения содержания в крови *O. niloticus* уровня нейтрофилов представлены в таблице 1.

Нейтрофилы в крови *O. niloticus* 1 контрольной группы в процессе опыта не имели существенных изменений, что говорит о ранней стабилизации этого показателя в организме рыб данной породы. За период исследований этот показатель в крови увеличился лишь в 1,04 раза, что соответствовало физиологическим значениям.

Содержание нейтрофилов в крови зараженных *Candida albicans* рыб 2-6 групп было снижено к началу исследований по сравнению с показателем *O. niloticus* 1 контрольной группы в 1,38-1,52 раза. Уровень нейтрофилов в крови *O. niloticus* 2 группы в процессе опытов изменялся в сторону незначительного повышения. Это свидетельствует о некоторой невысокой степени реактивности рыб на *Candida albicans*: организм небезразличен, но возможности его уже ограничены, уровень нейтрофилов увеличился по сравнению с его фоновым значением по группе на 7, 14, 21 и 30 сут. исследований лишь в 1,04; 1,09;

1,16 и 1,24 раза. Этот процесс является причинно обусловленным со стороны организма рыб 2 группы, но свидетельствует о снижении его иммунных механизмов на фоне развившихся кандидамикозов и его недостаточности.

Внесение в аквариумную воду *O. niloticus* 3 группы прополиса способствовало резкой активизации процесса фагоцитоза в организме, о чем свидетельствует значительное повышение в крови уровня нейтрофилов. На 7, 14, 21 и 30 сут. опыта содержание нейтрофилов в крови *O. niloticus* превысило его показатель у рыб 2 группы в 1,58; 1,53; 1,67 и 1,53 раза. При этом во все сроки опыта уровень нейтрофилов в крови рыб 3 группы был выше по сравнению с данными 1 контрольной группы, что подтверждает высокие иммуностимулирующие свойства биологически активного продукта пчеловодства – прополиса.

Внесение прополиса в комплексе с метиленовым голубым в аквариумную воду *O. niloticus* 4 группы способствовало еще более значительной активизации фагоцитоза в организме рыб этой группы. Уровень нейтрофилов в крови *O. niloticus* 4 группы был выше показателей рыб 2 группы по срокам исследований в 1,63; 1,60; 1,81 и 1,67 раза, чему способствовал разносторонний комплексный химический состав прополиса. Следовательно, самым эффективным препаратом для стимуляции фагоцитоза в организме, зараженных кандидамикозами *O. niloticus*, является комплексное применение прополиса с метиленовым голубым.

Таблица 1

Динамика в крови *Oreochromis niloticus* нейтрофилов, %

Группы	Стат. показатель	Фон	Сроки исследований от начала опытов, сут.			
			7	14	21	30
Контроль – здоровые (1)	М	7,90	8,00	8,20	8,10	8,20
	±m	0,25	0,24	0,14	0,14	0,21
	P		***	***	***	***
Контроль – зараженные <i>C. albicans</i> (2)	М	5,50	5,70	6,00	6,40	6,80
	±m	0,32	0,14	0,12	0,21	0,21
Зараженные <i>C. albicans</i> + прополис (3)	М	5,20	9,00	9,20	10,70	10,40
	±m	0,12	0,14	0,07	0,14	0,21
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + МГ + прополис (4)	М	5,70	9,30	9,60	11,60	11,40
	±m	0,12	0,12	0,28	0,12	0,19
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + ПА + прополис (5)	М	5,40	8,20	8,50	8,40	8,00
	±m	0,21	0,25	0,14	0,21	0,21
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + ФЦ + прополис (6)	М	5,55	7,70	8,10	8,30	8,20
	±m	0,17	0,11	0,53	0,09	0,24
	P		***	***	***	***

*P ≥ 0,95.

**P ≥ 0,99.

*** P ≥ 0,999 по сравнению с группой 2.

Table 1

Dynamics in the blood of *Oreochromis niloticus* neutrophils, %

Groups	Stat. indicator	Background	Study periods from the beginning of the experiments, days.			
			7	14	21	30
Control – healthy (1)	M	7.90	8.00	8.20	8.10	8.20
	±m	0.25	0.24	0.14	0.14	0.21
	P		***	***	***	***
Control – <i>C. albicans</i> infected (2)	M	5.50	5.70	6.00	6.40	6.80
	±m	0.32	0.14	0.12	0.21	0.21
<i>C. albicans</i> infected + + propolis (3)	M	5.20	9.00	9.20	10.70	10.40
	±m	0.12	0.14	0.07	0.14	0.21
	P		***	***	***	***
<i>C. albicans</i> infected + + methylene-blue + propolis (4)	M	5.70	9.30	9.60	11.60	11.40
	±m	0.12	0.12	0.28	0.12	0.19
	P		***	***	***	***
<i>C. albicans</i> infected + + proflavin acetate + + propolis (5)	M	5.40	8.20	8.50	8.40	8.00
	±m	0.21	0.25	0.14	0.21	0.21
	P		***	***	***	***
<i>C. albicans</i> infected + + zinc phthalocyanine + + propolis (6)	M	5.55	7.70	8.10	8.30	8.20
	±m	0.17	0.11	0.53	0.09	0.24
	P		***	***	***	***

*P ≥ 0.95.

**P ≥ 0.99.

*** P ≥ 0.999 compared to group 2.

Внесение в аквариумную воду *O. niloticus* 5 и 6 групп препаратов профлавин ацетат и фталоцианин цинка в комплексе с прополисом способствовало низкой активизации фагоцитарных реакций в организме *O. niloticus*. Здесь уровень нейтрофилов повысился по сравнению с показателями *O. niloticus* 2 группы на 7, 14, 21 и 30 сут. опыта: в 1,44 и 1,35 раза; в 1,41 и 1,35 раза; в 1,31 и 1,29 раза; в 1,17 и 1,20 раза. В целом показатели нейтрофилов в крови *O. niloticus* 5 и 6 групп не являются низкими с учетом того, что это данные рыб, которые были заражены кандидамикозами. Они приблизились к контрольному уровню *O. niloticus* 1 группы. По сравнению с параметрами, выявленными по 3 и 4 опытным группам, показатели активности фагоцитоза *O. niloticus* 5 и 6 групп значительно уступают им и с учетом абсолютной безвредности препаратов, использованных в 3 и 4 группах, они являются более благоприятными для рекомендации их в целях повышения фагоцитоза в организме *O. niloticus* на фоне развития кандидамикозов.

Моноциты составили у *O. niloticus* самый низкий процент из изученных лейкоцитов крови (таблица 2).

Фоновый показатель моноцитов в крови колебался на уровне от 1,7 до 2,4%. Моноциты после созревания, достигнув зрелости, покидают циркулирующее русло, оседают в органы и ткани, превращаются в макрофаги и выполняют функцию фагоцитоза. У рыб 1 контрольной группы уровень моноцитов в крови имел тенденцию к небольшому повышению и превысил фоновый показатель максимально лишь до 1,2 раза, что является для 1 группы нормальным и физиологичным. В крови *O. niloticus* 2 группы содержание моноцитов на период начала исследований (фон) имело самый высокий показатель. Но с развитием кандидамикозов их количество снижалось. Это объясняется быстрым заселением ими органов, в том числе желудочно-кишечного тракта, и активным фагоцитированием *Candida albicans*.

Уровень моноцитов в крови *O. niloticus* 3-6 групп повышался в процессе опытов. По 3 группе на фоне внесения в аквариумную воду прополиса содержание моноцитов превысило показатель контрольных *O. niloticus* 1 группы и больных рыб 2 группы: на 7 сут. опыта – в 1,76 и 1,94 раза; на 14 сут. – в 2,37 и 2,5 раза; на 21 сут. – 2,78 и 3,00 раза; на 30 сут. – в 2,37 и 2,75 раза.

Более высокая активизация продукции в организме *O. niloticus* моноцитов регистрировалась по 4 опытной группе на фоне комплексного применения прополиса с метиленовым голубым. Здесь содержание моноцитов было выше по сравнению с их уровнем в крови *O. niloticus* 1 и 2 групп: на 7 сут. опыта – в 1,17 и 1,94 раза; на 14 сут. – в 1,38 и 2,5 раза; на 21 сут. – в 1,61 и 3,00 раза; на 30 сут. – в 1,63 и 2,75 раза. Такая активизация обусловлена высокой необходимостью защитных фагоцитарных реакций в организме на фоне кандидамикозов.

Таблица 2

Динамика в крови *Oreochromis niloticus* моноцитов, %

Группы	Сроки начала исследований от опытов (сут.)					
	Стат. показатель	Фон	7	14	21	30
Контроль – здоровые (1)	М	2,40	2,80	2,90	2,60	2,70
	±m	0,12	0,12	0,12	0,12	0,12
	P		***	***	***	***
Контроль зараженные <i>C. albicans</i> (2)	М	2,00	1,70	1,60	1,40	1,40
	±m	0,14	0,14	0,14	0,07	0,07
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + прополис (3)	М	1,70	3,00	3,80	3,90	3,80
	±m	0,07	0,14	0,21	0,21	0,21
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + МГ + прополис (4)	М	2,00	3,30	4,00	4,20	4,40
	±m	0,11	0,14	0,14	0,21	0,21
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + ПА+ прополис (5)	М	1,70	2,70	3,20	3,40	3,60
	±m	0,12	0,14	0,14	0,21	0,14
	P		***	***	***	***
Зараженные <i>C. albicans</i> + ФЦ + прополис (6)	М	1,60	2,65	3,20	3,20	3,25
	±m	0,06	0,06	0,11	0,14	0,18
	P		***	***	***	***

*P ≥ 0,95.

**P ≥ 0,99.

*** P ≥ 0,999 по сравнению с группой 2.

Table 2

Dynamics in the blood of *Oreochromis niloticus* monocytes, %

Groups	Study periods from the beginning of the experiments, days.					
	Stat. indicator	Background n	7	14	21	30
1. Healthy	M	2.40	2.80	2.90	2.60	2.70
	±m	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12
	P		***	***	***	***
2. <i>C. albicans</i> infected	M	2.00	1.70	1.60	1.40	1.40
	±m	0.14	0.14	0.14	0.07	0.07
	P		***	***	***	***
3. <i>C. albicans</i> infected + + propolis	M	1.70	3.00	3.80	3.90	3.80
	±m	0.07	0.14	0.21	0.21	0.21
	P		***	***	***	***
4. <i>C. albicans</i> infected + + methylene-blue + propolis	M	2.00	3.30	4.00	4.20	4.40
	±m	0.11	0.14	0.14	0.21	0.21
	P		***	***	***	***
5. <i>C. albicans</i> infected + + proflavin acetate + propolis	M	1.70	2.70	3.20	3.40	3.60
	±m	0.12	0.14	0.14	0.21	0.14
	P		***	***	***	***
6. <i>C. albicans</i> infected + + zinc phthalocyanine + propolis	M	1.60	2.65	3.20	3.20	3.25
	±m	0.06	0.06	0.11	0.14	0.18
	P		***	***	***	***

*P ≥ 0.95.

**P ≥ 0.99.

*** P ≥ 0.999 compared to group 2.

Уровень моноцитов в крови *O. niloticus* 5 и 6 групп также увеличивался активно, но уступая при этом показателям рыб 3 и 4 групп. На 7, 14, 21 и 30 сут. от начала опытов содержание моноцитов в крови *O. niloticus* 5 и 6 групп значительно приблизилось и даже незначительно превысило данные по 1 контрольной группе. Следовательно, более экологичным и эффективным комплексом при аквариумном содержании *O. niloticus* для поддержания клеточного звена иммунитета является применение прополиса в комплексе с метиленовой синью.

Выводы

Кандидамикозы при аквариумном содержании *O. niloticus* и несвоевременных мерах приводят к высоким экономическим убыткам, падеж рыб достигает за очень короткое время 95-100%. Существующие методы обработки аквариумных рыб раствором метиленовой сини являются экологически неоправданными, не всегда приводят к желаемым результатам. В связи с выращиванием теляпий для обеспечения населения диетическим белковым продуктом рекомендуется применение прополиса в комплексе с метиленовой синью:

1. На фоне соблюдения всех требований при аквариумном выращивании *O. niloticus* прополис в комплексе с метиленовой голубым способствует полному снятию токсичности и супрессивного

действия сенсibilизатора, профилактики активизации в организме теляпий *Candida albicans* и развития кандидамикозов.

2. Прополис в комплексе с метиленовым голубым способствует повышению гуморального звена иммунитета, что было установлено нами ранее [14, 15], а также клеточного звена иммунитета в виде повышения в крови уровня нейтрофилов на 7, 14, 21 и 30 сут. опыта по сравнению с данными зараженных рыб 2 группы в 1,63; 1,6; 1,82 и 1,67 раза, моноцитов – в 1,94; 2,58; 3,08; 3,1 раза, что способствовало восстановлению фагоцитарных реакций в организме *O. niloticus*.

Список источников

1. Александрова У.С., Ковалева А.В., Матишов К.Д. Выращивание нетрадиционных объектов аквакультуры в условиях установок с замкнутым водоиспользованием // Наука Юга России. – 2018. – 14 (4). – С. 74-81. doi: 10.7868/S25000640180409.

2. Аблеев Д.Р., Пономарев С.В., Ахмеджанова А.Б., Хамад Х.А. Влияние пробиотика «Olin» на функциональное состояние производителей тилапии // Вестник Астраханского государственного технического университета. Серия «Рыбное хозяйство». – 2018. – № 3. – С. 70-77. doi: 10.24143/2073-5529-2018-3-70-77.

3. Шинкаревич Е.Д. Выращивание красной нильской тилапии в условиях замкнутого водоснабжения // Материалы Международной научно-практической конференции «Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения». – 2018. – Ч. 1. – С. 298-302.

4. Хайтович А.Б., Гаффарова А.С. Факторы патогенности *Candida albicans* и определение их генных детерминант // Таврический медико-биологический вестник. – 2016. – Т. 19, № 3. – С. 121-126.

5. Ожередова Н.А. Основные особенности диагностики кандидамикоза у прудовых рыб на Ставрополье // Вестник АПК Ставрополя. – 2011. – № 32 (2). – С. 19-21.

6. Ожередова Н.А., Кононов А.Н., Заерко В.И. и др. Наиболее распространенные условно-патогенные и патогенные виды кандид и их влияние на живой организм // Современные проблемы науки и образования. – 2012. – № 2. – С. 444.

7. Маннапова Р.Т., Снегирев Д.В., Маннапов А.Г. Сенсibilизаторы для сохранения биоресурсного потенциала поверхностных водоемов // Естественные и технические науки. – 2021. – № 12 (163). – С. 138-142.

8. Трухачев В.И., Маннапов А.Г. Инновационный прорыв в биологии пчел и технологии производства продуктов пчеловодства // Пчеловодство. – 2020. – № 3. – С. 4-6.

9. Кароматов И.Д. Прополис: использование в медицине // Молодой ученый. – 2014. – № 3 (62). – С. 183-199.

10. Лазебник Л.Б., Дубцова Е.А., Касьяненко В.И., Комиссаренко И.А. Прополис, его антимикробные свойства и использование в лечении гастритов и язвенной болезни // Традиционная медицина. – 2007. – № 4 (11). – С. 46-50.

11. Bufalo M.C., Bordon-Graciani A.P., Conti B.J., Assis Golim M., Sforcin J.M. The immunomodulatory effect of propolis on receptors expression, cytokine production and fungicidal activity of human monocytes // J. Pharm Pharmacology. – 2014. – № 66. – Pp. 1497-1504. doi: 10.1111/jphp.12279.

12. Чеботарь И.В., Поликарпова С.В., Бочарова Ю.А., Маянский Н.А. Использование времяпролетной

References

1. Aleksandrova U.S., Kovaleva A.V., Matishov K.D. Growing Non-Traditional Aquaculture Objects in Closed Water Systems. Nauka Yuga Rossii. 2018; 14 (4): 74-81. doi: 10.7868/S25000640180409. (In Rus.).

2. Ableev D.R., Ponomarev S.V., Akhmedzhanova A.B., Khamad Kh.A. Effect of the Probiotic “Olin” on the Functional State of Tilapia Producers. Vestnik Astrakhanskogo gosudarstvennogo tekhnicheskogo universiteta. Seriya “Rybnoe khozyaystvo”. 2018; 3: 70-77. doi: 10.24143/2073-5529-2018-3-70-77. (In Rus.).

3. Shinkarevich E.D. Growing Red Nile Tilapia in Closed Water Supply Conditions. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii “Nauchnoe obespechenie razvitiya APK v usloviyakh importozameshcheniya”. 2018; 1: 298-302. (In Rus.).

4. Khaytovich A.B., Gaffarova A.S. Pathogenicity Factors of *Candida Albicans* and Determination of Their Gene Determinants. Tavricheskiy mediko-biologicheskii vestnik. 2016; 19; 3: 121-126. (In Rus.).

5. Ozheredova N.A. Main Features of Diagnosing Candidiasis in Pond Fish in the Stavropol Region. Vestnik APK Stavropol'ya. 2011; 32 (2): 19-21. (In Rus.).

6. Ozheredova N.A., Kononov A.N., Zaerko V.I. et al. The Most Common Opportunistic and Pathogenic Species of *Candida* and Their Effect on a Living Organism. Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya. 2012; 2: 444. (In Rus.).

7. Mannapova R.T., Snegirev D.V., Mannapov A.G. Sensitizers for Preserving the Bioresource Potential of Surface Water Bodies. Estestvennye i tekhnicheskie nauki. 2021; 12 (163): 138-142. (In Rus.).

8. Trukhachev V.I., Mannapov A.G. Innovative Breakthrough in the Biology of Bees and Technology for the Production of Beekeeping Products. Pchelovodstvo. 2020; 3: 4-6. (In Rus.).

9. Karomatov I.D. Propolis: Use in Medicine. Molodoy ucheniy. 2014; 3 (62): 183-199. (In Rus.).

10. Lazebnik L.B., Dubtsova E.A., Kas'yanenko V.I., Komissarenko I.A. Propolis, Its Antimicrobial Properties and Use in the Treatment of Gastritis and Peptic Ulcers. Traditsionnaya meditsina. 2007; 4 (11): 46-50. (In Rus.).

11. Bufalo M.C., Bordon-Graciani A.P., Conti B.J., Assis Golim M., Sforcin J.M. The immunomodulatory effect of propolis on receptors expression, cytokine production and fungicidal activity of human monocytes. J. Pharm Pharmacology. 2014; 66: 1497-1504. doi: 10.1111/jphp.12279.

12. Chebotar' I.V., Polikarpova S.V., Bocharova Yu.A., Mayanskiy N.A. Use of Time-Of-Flight Mass

масс-спектрометрии с матрично-активированной лазерной десорбцией/ионизацией (MALDI-TOF MS) для идентификации бактериальных и грибковых возбудителей III-IV групп патогенности // Лабораторная служба. – 2018. – № 7 (2). – С. 78-86. doi: 10.17116/labs20187278-86.

13. Маннапова Р.Т., Снегирев Д.В. Экологичное восстановление эритропоэза прополисом на фоне кандидамикозов *Oreochromis niloticus*, зараженных в условиях аквариума // Агро-Эко-Инфо. – 2023. – № 4. – С. 417.

14. Снегирев Д.В., Маннапова Р.Т., Маннапов А.Г. Механизмы экологичного восстановления иммунной защиты *Oreochromis niloticus* прополисом с сенситизаторами на фоне развития кандидамикозов // Агро-Эко-Инфо. – 2023. – № 4. – С. 420.

Информация об авторах

Дмитрий Владимирович Снегирев, старший преподаватель кафедры микробиологии и иммунологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: dsnegirev@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-5477-2888.

Рамзия Тимергалеевна Маннапова, д-р биол. наук, профессор кафедры микробиологии и иммунологии, профессор, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: ram.mannapova55@mail.ru; orcid: 0000-0002-9092-9862.

Статья поступила в редакцию 06.09.2023
Одобрена после рецензирования 19.09.2023
Принята к публикации 09.10.2023

Spectrometry with Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization (MALDI-TOF MS) to Identify Bacterial and Fungal Pathogens of III-IV Pathogenicity Groups. *Laboratornaya sluzhba*. 2018; 7 (2): 78-86. doi: 10.17116/labs20187278-86. (In Rus.).

13. *Mannapova R.T., Snegirev D.V.* Ecological Restoration of Erythropoiesis with Propolis against the Background of Candidiasis *Oreochromis Niloticus* Infected in an Aquarium. *Agro-Eko-Info*. 2023; 4: 417. (In Rus.).

14. *Snegirev D.V., Mannapova R.T., Mannapov A.G.* Mechanisms of Environmental Restoration of the Immune Defense of *Oreochromis Niloticus* with Propolis with Sensitizers against the Background of the Development of Candidiasis. *Agro-Eko-Info*. 2023; 4: 420. (In Rus.).

About authors

Dmitry V. Snegirev, Senior Lecturer, Department of Microbiology and Immunology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: dsnegirev@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-5477-2888).

Ramziya T. Mannapova, DSc (Bio), Professor of the Department of Microbiology and Immunology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: ram.mannapova55@mail.ru; orcid: 0000-0002-9092-9862).

The article was submitted to the editorial office 06 Sep 2023
Approved after reviewing 19 Sep 2023
Accepted for publication 09 Oct 2023

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, МИКРОБИОЛОГИЯ

Обзорная статья

УДК 620.3:581.1:631.547.03:632.952

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-77-93



Физиологические аспекты воздействия наночастиц на клетки растений и микроорганизмов

Дарья Анатольевна Хлебникова, Оксана Борисовна Поливанова,
Маргарита Владимировна Бойцова, Илья Иванович Чеповой,
Нандин-Оюу Мунхбаатар, Михаил Юрьевич Чередниченко

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; г. Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Дарья Анатольевна Хлебникова; khlebnikova@rgau-msha.ru

Аннотация. Наночастицы – уникальные по физическим и химическим характеристикам материалы размером менее 100 нм, которые находят широкое применение в различных отраслях промышленности, медицины и сельского хозяйства. В агропромышленном комплексе наноматериалы используются в качестве нанодобриений и нанопестицидов, что обуславливает необходимость детального изучения физиологических, биохимических и молекулярно-генетических реакций на взаимодействие с наноматериалами со стороны клеток живых организмов – растений, грибов и животных. В статье приводится информация о механизмах поглощения, перемещения и молекулярного взаимодействия наночастиц в растительных организмах, а также о механизмах антибактериальной и фунгицидной активности наноматериалов. Опубликованные ранее исследования физиологических особенностей поглощения наночастиц растениями свидетельствуют о двух возможных путях проникновения их в растительный организм: апопластический и симпластический. Непосредственно в растительной клетке наночастицы проявляют свойства активных форм кислорода (АФК), вызывают оксидативный стресс и запускают ферментативные и неферментативные системы защиты, что может вызывать как угнетение физиологических процессов, так и стимулирование роста, развития и увеличения урожайности. Эффект для растительного организма является видоспецифичным, а также зависит от типа наноматериала и его рабочей концентрации. Для выявления особенностей действия того или иного наноматериала на определенный вид растений необходимы детальные лабораторные и полевые исследования с соблюдением всех норм токсикологической безопасности для избежания загрязнения окружающей среды наноматериалами. На клетки микроорганизмов наночастицы действуют как факторы физического и химического разрушения: нарушают проницаемость клеточной стенки и мембран органелл, конфигурацию белков, вызывают повреждения ДНК, что является причиной физического разрушения клетки. Данные свойства наночастиц лежат в основе их антимикробной и фунгицидной активности. Кроме того, действие на клетки микроорганизмов не является видоспецифичным, о чем необходимо помнить, используя наноматериалы при возделывании сельскохозяйственных культур, жизнь и продуктивность которых во многом зависит от микроорганизмов-симбионтов.

Ключевые слова: наночастицы, фитотоксичность, оксидативный стресс, антимикробная активность, фунгицидная активность.

Финансирование. Исследование проведено при финансовой поддержке научно-исследовательских проектов в сфере импортозамещения «Продовольственный суверенитет» (приказ от 24 июня 2022 г. № 458а) в рамках реализации программы развития университета «Агропрорыв-2030» программы академического стратегического лидерства «Приоритет-2030».

Для цитирования. Хлебникова Д.А., Поливанова О.Б., Бойцова М.В., Чеповой И.И., Мунхбаатар Н. – О., Чередниченко М.Ю. Физиологические аспекты воздействия наночастиц на клетки растений и микроорганизмов // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 77-93. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-77-93>

© Хлебникова Д.А., Поливанова О.Б., Бойцова М.В.,
Чеповой И.И., Мунхбаатар Н. – О., Чередниченко М.Ю., 2023

Review article

doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-77-93



Physiological Aspects of Interaction of Nanoparticles with Plant and Microorganism Cells

Darya A. Khlebnikova, Oksana B. Polivanova, Margarita V. Boytsova,
Ilya I. Chepovoy, Nandin-Oyuu Munkhbaatar, Mikhail Yu. Cherednichenko

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Darya A. Khlebnikova, khlebnikova@rgau-msha.ru

Abstract. Nanoparticles (NPs) are materials with unique physical and chemical properties that are less than 100 nm in size. They are widely used in various fields of industry, medicine and agriculture. In agribusiness nanomaterials are used as nanofertilisers and nanopesticides. This fact requires a detailed study of the physiological, biochemical and molecular genetic responses of cells of living organisms – plants, fungi and animals – to interaction with nanomaterials. This review article provides information on the mechanisms of nanoparticle absorption, movement and molecular interaction in plant organisms, as well as mechanisms of their antibacterial and fungicidal activity. Available scientific resources devoted to the physiological features of nanoparticle absorption by plants indicate two possible ways of their penetration into the plant organism – apoplastic and symplastic. In plant cells, nanoparticles act as reactive oxygen species (ROS), causing oxidative stress and triggering enzymatic and non-enzymatic defence systems that result in both inhibition of physiological processes and stimulation of plant growth and development and, consequently, increased yield. The effect on the plant organism is species-specific and depends on the type of nanomaterial and its concentration. Detailed laboratory and field studies are required to determine the specific effect of nanomaterials on a particular plant species, while complying with all toxicological safety standards to avoid environmental contamination with nanomaterials. Nanoparticles act on microorganism cells as physical and chemical disruptors – they change the permeability of cell walls and organelle membranes, protein configuration, damage DNA, leading to physical destruction of cells. Such properties of nanoparticles define antimicrobial and fungicidal activities of nanoparticles. However, nanoparticles should be used cautiously in crop production, as both plant life and productivity depend largely on microbial symbionts, and their effect on microbial cells is not species-specific.

Key words: nanoparticles, phytotoxicity, oxidative stress, antimicrobial activity, fungicidal activity

Acknowledgments. The study was funded by the Research Project of Import Substitution “Food Sovereignty” (Order No. 458 dated 24.06.2022) within the framework of the “Agrobreakthrough-2030” University Development Programme of the “Priority-2030” Strategic Academic Leadership Programme.

For citation. Khlebnikova D.A., Polivanova O.B., Boytsova M.V., Chepovoy I.I., Munkhbaatar N.-O., Cherednichenko M. Yu. Physiological Aspects of Interaction of Nanoparticles with Plant and Microorganism Cells. Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 77-93. (In Rus.) <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-77-93>

Введение

Нанотехнология активно развивается как научная инновация XXI в. Эта междисциплинарная область включает в себя создание, модификацию и практическое применение материалов размером менее 100 нм (Mansoori, 2005). Наночастицы (НЧ) представляют собой уникальные материалы благодаря высокому отношению площади поверхности к объему, что приводит к особенностям их физических и химических параметров по сравнению с макроразмерными частицами того же химического состава (Ray 2010; Bakand et al., 2012).

НЧ находят широкое применение в медицине для адресной доставки лекарств, в генотерапии, лечении рака, в легкой промышленности в качестве добавок в лаки и краски, в качестве катализаторов в дизельном топливе или полупроводников в электронике. Одним из направлений применения НЧ в сельском хозяйстве является их использование в качестве стимуляторов роста растений, а также в борьбе с болезнями и вредителями. Наноконпоненты в аграрной сфере, например, наноудобрения, нанопестициды, стимуляторы роста на основе НЧ и наноносителей, являются потенциально более эффективными и представляют меньший риск загрязнения окружающей среды, чем их традиционные аналоги (Cruz-Luna et al., 2021; Sarkar et al., 2021). НЧ известны как стимуляторы роста растений, модулирующие физиологические, биохимические и физико-химические процессы – такие, как фотосинтез и поглощение питательных веществ. Кроме того, накопление НЧ в растениях имеет большое значение не только в силу их предполагаемого воздействия на рост и развитие растений, но и как фактор, влияющий на состояние здоровья животных и человека, потребляющих данные растения.

НЧ металлов считаются перспективной альтернативой традиционным препаратам в борьбе с фитопатогенными грибами в сельском хозяйстве. На сегодняшний день НЧ целого ряда металлов (Ag, Cu, Ni, Mg, Fe и др.) были предложены в качестве действующих веществ с фунгицидной и антибактериальной активностью (Cruz-Luna et al., 2021). Однако при создании коммерческих препаратов важно учитывать не только активность определенного типа НЧ в отношении фитопатогенов (грибов и бактерий), но и особенности взаимодействия наноматериалов и растительных организмов. Для этого необходимо рассматривать физиологические и молекулярные механизмы взаимодействия наноматериалов и клеток растений, грибов, бактерий.

Воздействие наночастиц на растения. Наночастицы все чаще используются в различных отраслях промышленности, в том числе в сельском хозяйстве. Однако доказано, что многие типы наночастиц токсичны для клеток живых организмов несмотря на то, что те же соединения в макроразмерности безвредны. Без экспериментальных данных невозможно предсказать степень токсичности определенного типа наночастиц. Вопросы безопасности наноматериалов занимается междисциплинарная и активно развивающаяся область – нанотоксикология, которая изучает токсичность соединений в наноформе (Maynard et al., 2012).

Высказываются опасения того, что недостаточная информированность исследователей, работающих над применением наноматериалов в сельском хозяйстве, об особенностях взаимодействия их и клеток растений, микроорганизмов и животных на молекулярном уровне и их токсикологии, может привести к серьезным экологическим и медицинским последствиям в результате неправильного обращения и непреднамеренного воздействия НЧ на живые организмы. Во-первых, ввиду своего небольшого размера НЧ могут легко переноситься по воздуху, вдыхаться и проглатываться, а также взаимодействовать с кожей животных и человека. Во-вторых, неконтролируемое использование НЧ в сельском хозяйстве представляет риск для населения и экосистемы (Maynard et al., 2012).

Помня об асбесте и тяжелых последствиях для здоровья, связанных с его использованием в строительстве, важно предотвратить подобные ситуации с наноматериалами (Smith et al., 1996; Li et al., 2004). Однако использование НЧ в сельском хозяйстве может представлять еще большую экологическую и токсикологическую угрозу, чем асбест. Использование асбеста ограничивалось в основном строительной отраслью. Ограничения были также территориальными (строящиеся здания, производственные помещения), поэтому загрязнение можно было относительно легко ликвидировать. НЧ, используемые в сельском хозяйстве, не будут иметь ограниченную локализацию; они будут попадать в атмосферу, их будут вдыхать, они смогут перемещаться по грунтовым водам и приводить к разрушительным последствиям для здоровья людей и животных.

Взаимодействие НЧ и растений – относительно новая область исследований. Поглощение НЧ зависит от вида растений. Тема поглощения и транспорта НЧ внутри растений до сих пор недостаточно изучена, однако существует консенсус, что эти процессы зависят от типа НЧ, их физико-химических свойств, вида растения и вида субстрата выращивания: почвы, гидропоники или искусственной питательной среды (Bernhardt et al., 2010; Deng et al., 2014; Arruda et al., 2015; Bakshi et al., 2015; Chichiricco and Poma, 2015; Ahmad et al., 2022; Siddiqi et al., 2022; Mahajan et al., 2022).

Уже известно, что некоторые НЧ перемещаются внутри растений, образуя комплексы с белками-переносчиками мембран или корневыми экссудатами. Свойства НЧ – такие, как размер, пористость, гидрофобность и характер поверхности, определяют их взаимодействие с клетками растений. Схема поглощения и перемещения НЧ представлена на рисунке 1 (Line et al., 2017).

НЧ небольшого размера (5-20 нм) могут быть поглощены корнями через поры клеточных стенок корневого эпидермиса – это апопластический путь поглощения (Deng et al., 2014). Частицы крупнее размера пор не могут быть поглощены таким образом. Небольшие НЧ, проникающие через клеточные стенки, могут под действием осмотического давления и капиллярных сил диффундировать через апопласт и достигать эндодермы (Lin et al., 2009; Deng et al., 2014).

Другой путь поглощения НЧ растениями – симпластический – через внутреннюю сторону плазматической мембраны. Клеточная стенка представляет собой пористую матрицу из полисахаридных волокон, через которую могут проходить НЧ, связывающиеся с белками-носителями посредством аквапоринов, ионных каналов и эндоцитоза, либо прокалывая клеточную мембрану и создавая новые поры (Tripathi et al., 2017). НЧ могут мигрировать в соседние клетки через плазмодесмы (каналы диаметром 20-50 нм) (Deng et al., 2014).

Еще один путь проникновения НЧ в растения – с поверхности листьев через устьица (Hong et al., 2014). Из листьев НЧ могут перемещаться в другие части растений включая корни (Hong et al., 2014). Примерами растений, которые усваивают НЧ через листья, являются рапс, пшеница, фасоль, кукуруза, салат и огурец (Chichiricco and Poma, 2015). Было показано, что НЧ размером от нескольких нанометров до нескольких сотен нанометров и различного химического состава (серебро, церий, титан, оксид железа, оксид цинка) могут проникать через листья (Chichiricco and Poma, 2015).

Подтверждено, что внутри клеток НЧ взаимодействуют с клеточными органеллами, и в зависимости от физико-химических свойств их поверхности могут вызывать окислительный стресс, генотоксичность и изменения метаболических путей (Deng et al., 2014).

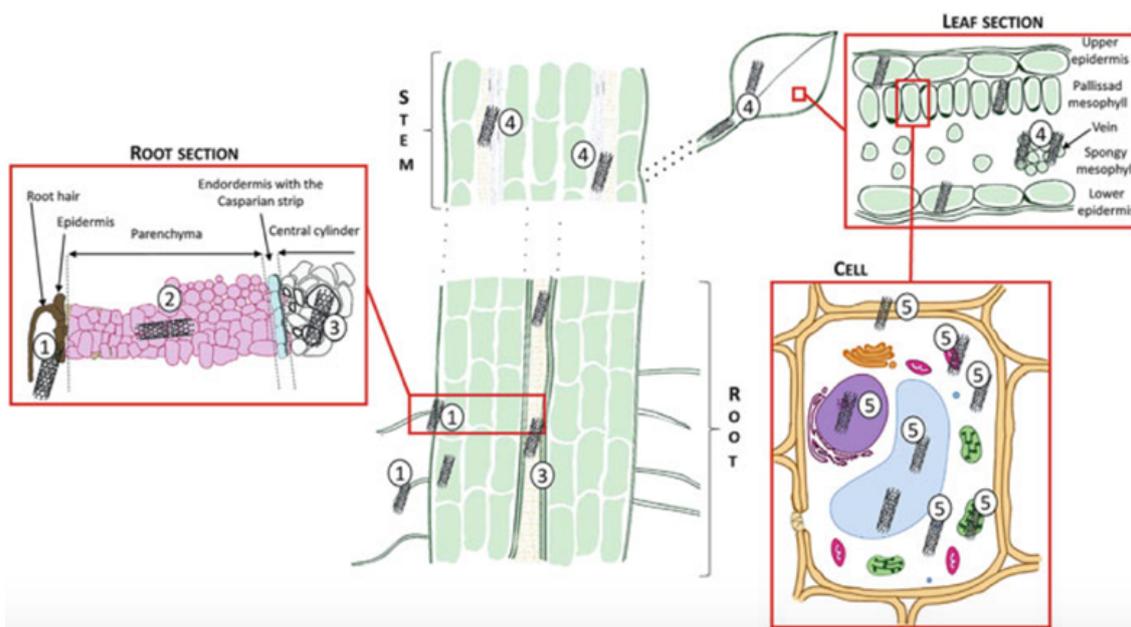


Рис. 1. Схема поглощения и перемещения НЧ внутри растения (Line et al., 2017)

Fig. 1. Schematic of the absorption and movement of NPs within a plant (Line et al., 2017)

Было также показано, что многие культуры, подвергшиеся воздействию различных НЧ, усваивают их (Deng et al., 2014). Оказавшись внутри, НЧ перемещаются в различные ткани растений: стебли, листья, черешки, цветки и плоды (Deng et al., 2014). Несмотря на то, что есть немало сообщений о стимулирующем воздействии НЧ на растения, опубликованы также данные о неблагоприятном воздействии НЧ на многие сельскохозяйственные культуры.

Ниже приведены исследования, свидетельствующие о поглощении НЧ различными видами сельскохозяйственных растений:

- Au – томат (Dan et al., 2015); табак (Judy et al., 2011); арабидопсис (Avellan et al., 2017); ячмень (Feichtmeier et al., 2015); рис, редис, тыква (Zhu et al., 2012).

- Ag – арабидопсис (Geisler-Lee et al., 2013); томат (Antisari et al., 2015); пшеница (Dimkra et al., 2013); маш и сорго (Lee et al., 2012); рис (Thuesombat et al., 2014); бобы (Patlolla et al., 2012); кукуруза, капуста (Pokrel and Dubey, 2013).

- CeO_2 – люцерна, кукуруза (Wang et al., 2013); огурец (Zhang et al., 2011); томат (Antisari et al., 2015); ячмень (Rico et al., 2015); пшеница (Rico et al., 2014).

- TiO_2 – кукуруза (Asli and Neumann, 2009); пшеница, рапс, салат (Larue et al., 2012, 2014); арабидопсис (Kurepa et al., 2010); огурец (Servin et al., 2013); томат (Antisari et al., 2015); лук (Pakrashi et al., 2014).

- Zn и ZnO – арабидопсис (Landa et al., 2012); соевые бобы (Lopez-Moreno et al., 2010); редис, рапс, салат, кукуруза, капуста (Pokrel and Dubey, 2013); огурец (Lin и Xing, 2007); пшеница (Dimkra et al., 2013); кресс-салат (Josko and Oleszczuk, 2013); лук (Kumari et al., 2011); чеснок (Shaymurat et al., 2012).

- Магнитные НЧ с углеродным покрытием – горох, подсолнечник, томат, пшеница (Cifuentes et al., 2010).

- Fe_3O_4 – тыква (Zhu et al., 2008.); соя (Ghafariyan et al., 2013.); томат (Antisari et al., 2015).

- Al_2O_3 , или Al – лук, кресс-салат (Asztemborska et al., 2015); кукуруза (Lin and Xing, 2007).

Накопление НЧ в растениях еще полностью не изучено, однако проявляется несколько тенденций (Deng et al., 2014). Поглощение НЧ растениями является видоспецифичным и зависит от их состава и размера: например, табак поглощает НЧ золота, а пшеница – нет (Judy et al., 2012). Следует подчеркнуть, что будущие исследования могут показать другую картину поглощения НЧ, поскольку разные исследователи используют НЧ с различными размерами, поверхностным зарядом и функционализацией, кристалличностью и т.д.

Поглощение и токсичность НЧ в растениях зависят от их состава. Например, воздействие на растения томатов НЧ различного состава (CeO_2 , Fe_3O_4 , SnO_2 , TiO_2 , Ag, Co и Ni) по-разному влияет на рост корней, место накопления и урожайность плодов (Antisari et al., 2015). Более длинные корни формируются при воздействии НЧ оксида железа, а противоположный эффект достигается при использовании оксида олова. В то время как большинство НЧ металлов накапливается в корнях, НЧ серебра и кобальта были обнаружены в подземных и надземных органах растений. Плоды томатов содержали большее количество НЧ серебра по сравнению с НЧ другого состава (Antisari et al., 2015).

Поглощение НЧ растениями зависит от условий воздействия, физико-химических свойств НЧ и видов растений. Поглощение и перемещение НЧ внутри растений может быть весьма быстрым. Так, время перемещения от корней к побегам покрытых углеродом магнитных НЧ у подсолнечника, томатов, гороха и пшеницы составляет менее 24 ч (Cifuentes et al., 2010).

НЧ с одинаковым составом, но с разной кристаллической структурой могут по-разному поглощаться и перемещаться по растению. Например, НЧ диоксида титана в анатазной и рутильной кристаллических формах по-разному транспортируются в растениях огурца (Servin et al., 2012); НЧ анатаза оставались в основном в корнях, а НЧ рутила перемещались и накапливались преимущественно в надземной части огурца.

Взаимодействие растений и НЧ может варьировать от незначительных до заметных изменений в морфологии, физиологии, биохимии и генетике растений (Deng et al., 2014). Изменения морфологии растений, которые вызывают НЧ, включают в себя индекс прорастания (время и скорость прорастания), удлинение корней, рост биомассы побегов и корней, морфологию кончиков корней и т.д. (Deng et al., 2014).

Ряд исследований выявил негативное воздействие НЧ на многие физиологические процессы некоторых видов растений, в то время как меньшинство пытается продвигать использование НЧ для избранных полезных эффектов на некоторых растениях. Важно отметить: в то время как некоторые растения будут демонстрировать положительный эффект в результате воздействия НЧ того или иного типа, на другие растения те же самые НЧ будут оказывать негативное влияние.

Многие типы НЧ являются фитотоксичными, подавляют рост растений, влияют на физиологические, биохимические и генетические признаки (Brar et al., 2010; Deng et al., 2014; Tripathi et al., 2017). В таблице 1 приведены примеры культурных растений, подвергшихся неблагоприятному воздействию НЧ.

Таблица 1

Фитотоксичность НЧ различной химической природы в отношении сельскохозяйственных культур

Культура	Вид наночастиц							
	Au	Ag	C60	TiO ₂	CeO ₂	ZnO	CuO	Fe ₂ O ₃
Люцерна посевная (<i>Medicago sativa</i> L.)				+	+	+	+	
Резуховидка Таля (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	+	+		+	+		+	+
Ячмень обыкновенный (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	+	+			+		+	+
Кукуруза сахарная (<i>Zea mays</i> L.)		+	+	+	+	+	+	
Кресс-салат (<i>Lepidium sativum</i> L.)				+		+		+
Огурец обыкновенный (<i>Cucumis sativus</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Салат латук (<i>Lactuca sativa</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Лук репчатый (<i>Allium cepa</i> L.)		+	+	+		+	+	
Редька полевая (<i>Raphanus raphanistrum</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Амарант трехцветный (<i>Amaranthus tricolor</i> L.)							+	+
Рис посевной (<i>Oryza sativa</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	
Соя культурная (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	+		+		+	+	+	+
Томат обыкновенный (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	+	+		+	+	+		+
Пшеница мягкая (<i>Triticum aestivum</i> L.)		+			+	+	+	+

Примечание. «+» – неблагоприятное воздействие, выявленное на уровне ингибирования ростовых процессов, физиологических и биохимических показателей или токсичности на генетическом уровне.

Table 1

Phytotoxicity of NPs of different chemical nature against crops

Crop	Nanoparticle type							
	Au	Ag	C60	TiO ₂	CeO ₂	ZnO	CuO	Fe ₂ O ₃
Purple alfalfa (<i>Medicago sativa</i> L.)				+	+	+	+	
Mustard weed (<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh.)	+	+		+	+		+	+
Common barley (<i>Hordeum vulgare</i> L.)	+	+			+		+	+
Sugar corn (<i>Zea mays</i> L.)		+	+	+	+	+	+	
garden-cress pepperweed (<i>Lepidium sativum</i> L.)				+		+		+
Ridge cucumber (<i>Cucumis sativus</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Lettuce (<i>Lactuca sativa</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Bulb onion (<i>Allium cepa</i> L.)		+	+	+		+	+	
Wild radish (<i>Raphanus raphanistrum</i> L.)		+		+	+	+	+	+
Tricolour amaranth (<i>Amaranthus tricolor</i> L.)							+	+
Rice (<i>Oryza sativa</i> L.)	+	+	+	+	+	+	+	
Soya bean (<i>Glycine max</i> (L.) Merr.)	+		+		+	+	+	+
Apple of love (<i>Solanum lycopersicum</i> L.)	+	+		+	+	+		+
Soft wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.)		+			+	+	+	+

“+” – adverse effects identified at the level of inhibition of growth processes, physiological and biochemical parameters or toxicity at the genetic level.

НЧ благородных металлов – таких, как золото (табл. 2), вызывают некроз растений табака (Sabo-Attwood et al., 2012). Воздействие НЧ Ag приводит к замедлению прорастания риса и кукурузы (Pokhrel and Dubey, 2013; Thuesombat et al., 2014) и снижению митотического индекса и фрагментации хромосом лука (Kumari et al., 2009). НЧ на основе углерода (углеродные нанотрубки, C60) демонстрируют цитотоксичность у риса, шпината и лука (Chen et al., 2010; Shen et al., 2010; Begum and Fugetsu, 2012), снижают биомассу растений кабачков (Stampoulis et al., 2009) и задерживают цветение вместе со снижением урожайности у риса (Lin et al., 2009). Воздействие наночастиц TiO₂ приводит к повреждению хлоропластов и снижению скорости фотосинтеза у шпината (Lei et al., 2008), ингибирует рост листьев и вызывает повреждение ДНК кукурузы (Asli and Neumann, 2009; Castiglione et al., 2011). Наночастицы CeO₂ отрицательно влияют на питание и генетический аппарат сои, огурцов, риса и пшеницы (Lopez-Moreno et al., 2010; Hong et al., 2014; Rico et al., 2013, 2014; Zhao et al., 2014). ZnO является генотоксичным для лука, чеснока и гречихи (Kumari et al., 2011; Shaymurat et al., 2012; Lee et al., 2013), влияет на формирование семян у сои (Yoon et al., 2014), подавляет рост растений кукурузы, сои, риса и капусты (Lin and Xing, 2007; Lopez-Moreno et al., 2010; Boonyanitipong et al., 2011; Xiang et al., 2015) и влияет на содержание хлорофилла у гороха (Mukherjee et al., 2014). CuO генотоксичен для редьки и гречихи (Atha et al., 2012; Lee et al., 2013), вызывает оксидативный стресс у риса (Shaw and Hossain, 2013) и сильно уменьшает длину корней (на 77%) и биомассу надземной части (на 90%) кабачков (Stampoulis et al., 2009). НЧ никеля вызывают оксидативный стресс и повреждение митохондрий в клетках томата (Faisal et al., 2013).

Механизмы антимикробного действия НЧ различной химической природы

Типы НЧ	Механизм антимикробного действия
Золото	Сильное электростатическое притяжение; накапливаются на клеточной поверхности, взаимодействуют с клеточной мембраной и разрушают ее.
Серебро	Разрушают клеточную мембрану, повреждают ДНК, нарушают транспортировку электронов.
Оксид цинка	Разрушают клеточную мембрану, накапливаются внутри клетки и способствуют образованию токсичного H ₂ O ₂ .
Диоксид титана	Повреждают клеточную мембрану и высвобождают активные формы кислорода.

Table 2

Mechanisms of antimicrobial action of NPs of different chemical nature

NP types	Mechanism of antimicrobial action
Gold	NPs have strong electrostatic attraction, accumulate on the cell surface, interact with the cell membrane and disrupt it
Silver	NPs disrupt the cell membrane, damage DNA, disrupt electron movement
Zinc oxide	NPs disrupt the cell membrane, accumulate inside the cell and contribute to the formation of toxic H ₂ O ₂
Titanium dioxide	NPs damage the cell membrane and release reactive oxygen species

Тип НЧ иногда может оказывать как полезное, так и вредное воздействие на одно и то же растение. Например, воздействие НЧ CeO₂ (500 мг/кг) на ячмень привело к увеличению биомассы побегов более чем на 300%, однако растения не образовывали зерновки (Rico et al., 2015).

Воздействие наночастиц на клетки грибов. Несколько факторов влияют на фунгицидную активность наноматериалов: размер, форму, состав, способность к агрегации и особенности поверхности НЧ (Koduru et al., 2018; Kasana et al., 2017). Например, у мелких НЧ высоким является отношение площади поверхности к объему, что может способствовать более высокой фунгицидной активности (Rai et al., 2018). Зачастую такие показатели, как размер и форма наноматериалов, напрямую связаны с методом их синтеза (физико-химический, или «зеленый») и могут сильно варьировать в зависимости от выбранного протокола (Srikar et al., 2016; Geoprincy et al., 2013). Также выявлено, что метод синтеза может оказывать значительное влияние на фунгицидную активность, поскольку предшественники металлов, поверхностно-активные вещества, «метаболическая шуба» остаются в следовых количествах после завершения синтеза и могут оказывать влияние на геометрию поверхности, то есть остатки синтеза могут изменять химию поверхности НЧ и, следовательно, влиять на их активность (Alghuthaymi et al., 2015). Наконец, еще одним важным фактором являются виды фитопатогенных грибов, поскольку каждый вид имеет свои морфологические особенности.

Das и соавт. в 2009 г. провели исследование по оценке воздействия НЧ золота на *Saccharomyces cerevisiae* и *Candida albicans*. Эксперименты позволили выявить механизм действия НЧ золота на клетки грибов. Анализ СЭМ подтвердил разрыв клеточной стенки после воздействия НЧ (Das et al., 2009). Взаимодействие НЧ на основе меди приводит к образованию активных форм кислорода (АФК) и вызывает разрушение ДНК (Chen et al., 2006; Oberdürster, 2000; Heinlaan et al., 2008). Shah и соавт. (2010 г.) сообщили о снижении количества ферментов, разлагающих лигноцеллюлозу. Кроме того, взаимодействие с НЧ вызывает повреждения в митохондриях и нарушения в структуре белков (Shah et al., 2010) (рис. 2).

Воздействие наночастиц на клетки бактерий. Всплеск использования НЧ в медицинской сфере стал причиной масштабных исследований их антибактериальных свойств и молекулярных механизмов взаимодействия НЧ и клеток бактерий (Huh et al., 2011). Металлические НЧ сильно изменяют метаболическую активность бактерий, о чем свидетельствуют Chatzimitakos и Stalikas (2016), что позволяет активно использовать их в терапии бактериальных заболеваний. Кроме того, Ag в наноформе может проникать в биопленки микроорганизмов и предотвращать их формирование, подавляя экспрессию генов микроорганизмов (Zhao et al., 2015).

Малые размеры НЧ являются полезными для антимикробного действия и борьбы с внутриклеточными бактериями (Zhao et al., 2015). Мелкие НЧ серебра (5, 9, 10, 12 и 13,5 нм), золота (8,4 нм), оксида цинка (12 нм) и оксида титана (12 и 17 нм) обладают высокой антимикробной активностью (Slavin et al., 2017). Поскольку эти частицы действуют только при контакте с клеточными стенками бактерий, были изучены различные средства содействия НЧ-бактериальному контакту – такие, как электростатическое притяжение (Li et al., 2015), силы Ван-дер-Ваальса (Armentano et al., 2014), взаимодействия рецептор-лиганд (Gao et al., 2014) и гидрофобные взаимодействия (Luan et al., 2016).

После контакта НЧ могут проникать через мембраны микробных клеток, вмешиваться в метаболические пути и вызывать изменения формы и функции мембран органелл (рис. 3). Оказавшись внутри клеток, НЧ взаимодействуют с клеточными метаболическими путями, ингибируя ферменты, дезактивируя белки, индуцируя окислительный стресс и водно-электролитный дисбаланс, а также изменяя уровни экспрессии генов (Xu et al., 2016). В этой части статьи нами выделены некоторые из наиболее важных антибактериальных механизмов НЧ.

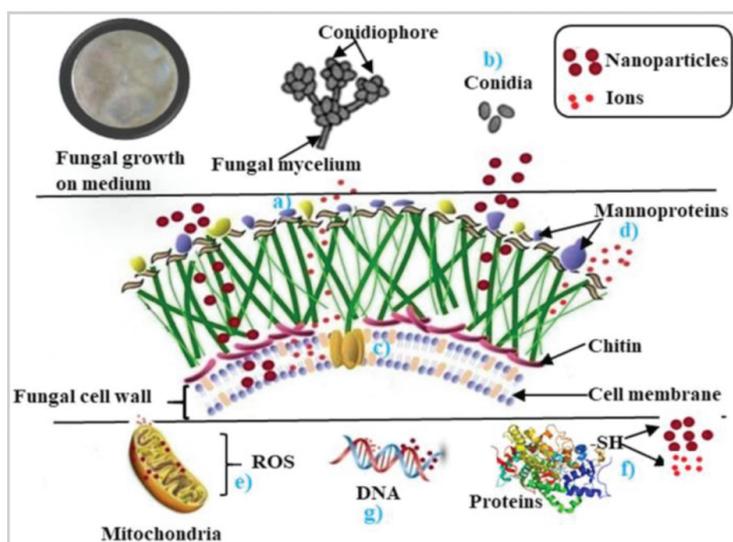


Рис. 2. Механизм повреждений клеточных органелл, вызванных НЧ у клеток грибов (Cruz-Luna et al., 2021)

Fig. 2. Mechanism of cell organelle damage induced by NPs in fungal cells (Cruz-Luna et al., 2021)

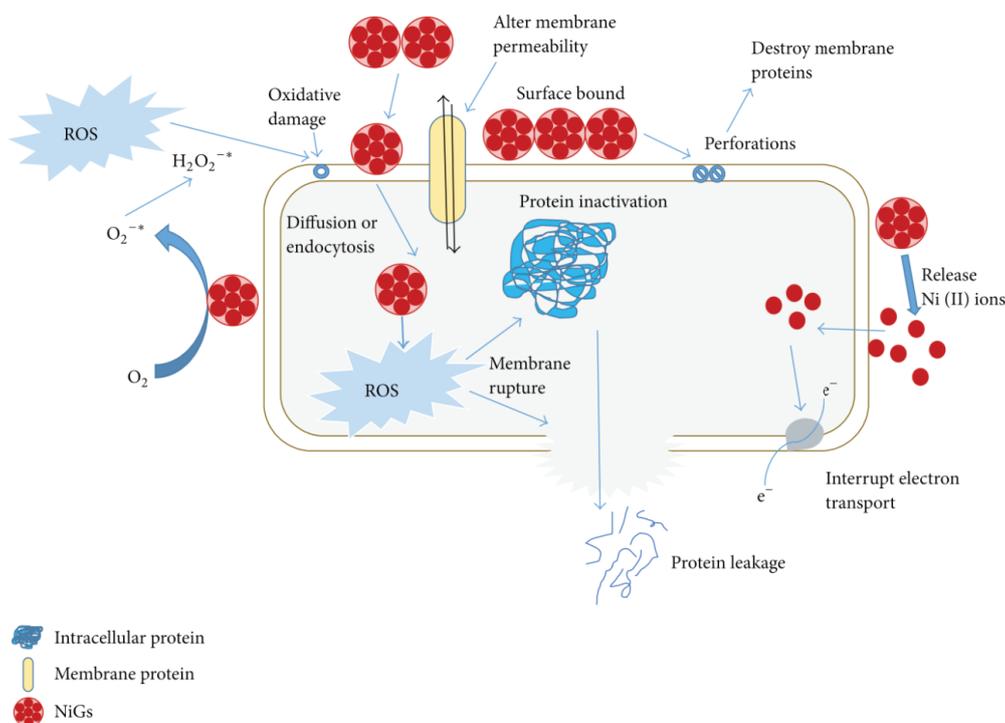


Рис. 3. Механизм антимикробной активности НЧ на примере НЧ никеля
Fig. 3. Mechanism of antimicrobial activity of NPs on the example of nickel NPs

Окислительный стресс. Реактивный кислородный окислительный стресс, вызванный активными видами кислорода, является жизненно важным аспектом действия НЧ против бактерий. Четыре типа АФК: супероксидный радикал (O_2^-), гидроксильный радикал ($\cdot OH$), перекись водорода (H_2O_2) и синглетный кислород (O_2). O_2^- и H_2O_2 – являются краткосрочными стрессовыми реакциями и могут быть уменьшены эндогенными антиоксидантами – такими, как супероксид и каталазы. Синглетный кислород (O_2) составляет большую часть физиологического повреждения, вызванного АФК (Symonds et al., 2008). В нормальных условиях сохраняется равновесие между генерацией и клиренсом АФК в бактериальных клетках, но когда производство АФК является чрезмерным, внутриклеточная окислительно-восстановительная степень изменяется и поддерживает окисление (Peng et al., 2013).

Окислительный стресс является ключевым фактором изменения проницаемости бактериальной мембраны и, таким образом, может повредить клеточные мембраны (Cheloni et al., 2016). Ионы наносеребра активируют кислород и производят реактивные ионы кислорода и гидроксильные радикалы, которые могут препятствовать бактериальной пролиферации или уничтожить бактериальные клетки (Yang et al., 2009). Аналогичным образом НЧ Al_2O_3 могут пересекать, взаимодействовать и в итоге разрушать бактериальные мембраны, вызывая окислительный стресс в бактериальных клетках (Ansari et al., 2015).

Растворенные ионы металлов. Ионы металлов постепенно высвобождаются из оксидов металлов в водной среде и впоследствии поглощаются через клеточные мембраны, что в свою очередь приводит к прямому взаимодействию с функциональными группами белков и нуклеиновых кислот: например, меркапто ($-SH$), amino ($-NH$) и карбокси ($-COOH$). Эти взаимодействия имеют широкий спектр эффектов, которые включают в себя структурные изменения клеток и аномальную ферментную активность, что нарушает нормальные физиологические процессы (Castellano et al., 2007). Было отмечено, что нанослой палладия (размером от 0,4 до 22,4 нм) и нанопровода серебра (20 нм), полученные на полиэтиленафталяте, оказывают антибактериальное действие, которое связано с высвобождением ионов палладия и серебра в раствор (Polivkova et al., 2015, 2017). И наоборот, когда суспензии оксида металлов были добавлены в бактериальные культуры, наблюдали только слабую антибактериальную активность. Это говорит о том, что растворение ионов металлов не отвечает за антибактериальные эффекты НЧ оксида металлов (Zhang et al., 2010).

Неокислительные механизмы. Для оценки антимикробной активности НЧ MgO использовали такие методы, как электронно-спин-резонансная спектроскопия, жидкостная хроматография-масс-спектрометрия, инфракрасный анализ преобразования Фурье, инструменты протеомики и просвечивающая электронная микроскопия. При ультрафиолетовом и естественном освещении три типа НЧ MgO обладали антибактериальной активностью в отношении *Escherichia coli*. Однако эти антимикробные действия НЧ не связаны с окислением мембранных липидов ввиду окислительного стресса, потому что:

1. когда ломаются клеточные мембраны, появляются поверхностные поры, НЧ MgO не встречаются в клетках, и спектроскопически не обнаруживается внутриклеточный избыток ионов магния. Эти наблюдения показывают, что НЧ MgO повреждают клеточные мембраны, что возможно по причине фиксации НЧ на мембране, эффектов изменений pH и высвобождения ионов магния;
2. присутствует только небольшое количество внутриклеточных АФК;
3. обработка НЧ MgO существенно не изменяет уровни АФК.

Кроме того, уровни внутриклеточных белков, связанных с АФК, не меняются, но заметно снижается активность ряда метаболических процессов – в частности, синтеза аминокислот, углеводов и нуклеотидов (Leung et al., 2014).

Выводы

Наноматериалы, обладая уникальными физико-химическими свойствами, оказывают сильное воздействие на растительные и животные организмы. Проникая из почвы и воздушной среды по симпластическому или апопластическому пути в организм растения, НЧ проявляют в растительных клетках свойства АФК: разрушают мембраны органелл, нарушают пути метаболизма. Это вызывает у растений окислительный стресс и запускает программы ферментативной и неферментативной защиты, что может приводить к увеличению урожайности и показателей роста растений. В свою очередь, особенности таких систем являются видоспецифичными: у одних видов НЧ похожей морфологии и размерности могут вызывать увеличение урожайности, а у других – приводить к угнетению всех биосинтетических процессов. У клеток микроорганизмов НЧ разрушают клеточную мембрану, мембраны органелл, нарушают последовательности нуклеотидов в ДНК, разрушают ферменты и, таким образом, приводят к физическому разрушению клетки. Этот механизм действия лежит в основе фунгицидной и антибактериальной активности наноматериалов.

Список источников

1. Ahmad A., Hashmi S.S., Palma José.M., Corpas F.J. Influence of metallic, metallic oxide, and organic nanoparticles on plant physiology // Chemosphere. – 2022. – V. 290. – P. 133329. doi: 10.1016/j.chemosphere.2021.133329.
2. Alghuthaymi M.A., Kalia A., Bhardwaj K., Bhardwaj P., Abd-Elsalam K.A., Valis M., Kuca K. Nanohybrid antifungals for control of plant diseases: Current status and future perspectives. J. Fungi. – 2021. – Vol. 7. – e48. doi: 10.3390/jof7010048.
3. Ansari M.A., Khan H.M., Alzohairy M.A. et al. Green synthesis of Al₂O₃ nanoparticles and their bactericidal potential against clinical isolates of multi-drug resistant pseudomonas aeruginosa. World J. Microbiol. Biotechnol. – 2015. – Vol. 31. – Pp. 153-164. doi: 10.1007/s11274-014-1757-2.
4. Antisari L.V., Carbone S., Gatti A. et al. Uptake and translocation of metals and nutrients in tomato grown in soil polluted with metal oxide (CeO₂, Fe₃O₄, SnO₂, TiO₂) or metallic (Ag, Co, Ni) engineered nanoparticles. Environ Sci Pollut Res. – 2015. – Vol. 22. – Pp. 1841-1853. doi: 10.1007/s11356-014-3509-0.
5. Armentano I., Arciola C.R., Fortunati E. et al. The interaction of bacteria with engineered nanostructured polymeric materials: A review. Sci. World J. – 2014. – Vol. 2014. – e410423. doi: 10.1155/2014/410423.
6. Arruda S.C.C., Silva A.L.D., Galazzi R.M. et al. Nanoparticles applied to plant science: a review. Talanta. – 2015. – Vol. 131. – Pp. 693-705. doi: 10.1016/j.talanta.2014.08.050.
7. Asli S., Neumann P.M. Colloidal suspensions of clay or titanium dioxide nanoparticles can inhibit leaf growth and transpiration via physical effects on root water transport. Plant Cell Environ. – 2009. – Vol. 32. – Pp. 577-584. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01952.x.
8. Asztemborska M., Steborowski R., Kowalska J. et al. Accumulation of aluminium by plants exposed to nano- and microsized particles of Al₂O₃. Environ Res. – 2015. – Vol. 9. – Pp. 109-116.
9. Atha D.H., Wang H.H., Petersen E.J. et al. Copper oxide nanoparticle mediated DNA damage in terrestrial plant models. Environ Sci Technol. – 2012. – Vol. 46. – Pp. 1819-1827. doi: 10.1021/es202660k.
10. Avellan A., Schwab F., Mason A. et al. Nanoparticle uptake in plants: gold nanomaterial localized in roots of Arabidopsis thaliana by X-ray computed nanotomography and hyperspectral imaging. Environ Sci Technol. – 2017. – Vol. 51. – Pp. 8682-8691. doi: 10.1021/acs.est.7b01133.
11. Bakshi S., He Z.L.L., Harris W.G. Natural nanoparticles: Implications for environment and human health. Crit Rev Environ Sci Technol. – 2015. – Vol. 45. – Pp. 861-904. doi: 10.1080/10643389.2014.921975.
12. Begum P., Fugetsu B. Phytotoxicity of multi-walled carbon nanotubes on red spinach (*Amaranthus tricolor* L.) and the role of ascorbic acid as an antioxidant. Hazard Mater. – 2012. – Vol. 243. – Pp. 212-222. doi: 10.1016/j.jhazmat.2012.10.025.
13. Bernhardt E.S., Colman B.P., Hochella M.F. et al. An ecological perspective on nanomaterial impacts in the environment. Environ Qual. – 2010. – Vol. 39. – Pp. 1954-1965. doi: 10.2134/jeq2009.0479.
14. Boonyanitipong P., Kositsup B., Kumar P. et al. Toxicity of ZnO and TiO₂ nanoparticles on germinating rice

References

1. Ahmad A., Hashmi S.S., Palma José.M., Corpas F.J. Influence of metallic, metallic oxide, and organic nanoparticles on plant physiology. Chemosphere. 2022; 290: 133329. doi: 10.1016/j.chemosphere.2021.133329.
2. Alghuthaymi M.A.; Kalia A.; Bhardwaj K.; Bhardwaj P.; Abd-Elsalam K.A.; Valis M.; Kuca K. Nanohybrid antifungals for control of plant diseases: Current status and future perspectives. J. Fungi. 2021; 7; e 48. doi: 10.3390/jof7010048.
3. Ansari M.A., Khan H.M., Alzohairy M.A. et al. Green synthesis of Al₂O₃ nanoparticles and their bactericidal potential against clinical isolates of multi-drug resistant pseudomonas aeruginosa. World J. Microbiol. Biotechnol. 2015; 31:153-164. doi: 10.1007/s11274-014-1757-2.
4. Antisari L.V., Carbone S., Gatti A. et al. Uptake and translocation of metals and nutrients in tomato grown in soil polluted with metal oxide (CeO₂, Fe₃O₄, SnO₂, TiO₂) or metallic (Ag, Co, Ni) engineered nanoparticles. Environ Sci Pollut Res. 2015; 22: 1841-1853. doi: 10.1007/s11356-014-3509-0.
5. Armentano I., Arciola C.R., Fortunati E. et al. The interaction of bacteria with engineered nanostructured polymeric materials: A review. Sci. World J. 2014; 2014; e410423. doi: 10.1155/2014/410423.
6. Arruda S.C.C., Silva A.L.D., Galazzi R.M. et al. Nanoparticles applied to plant science: a review. Talanta. 2015; 131: 693-705. doi: 10.1016/j.talanta.2014.08.050.
7. Asli S., Neumann P.M. Colloidal suspensions of clay or titanium dioxide nanoparticles can inhibit leaf growth and transpiration via physical effects on root water transport. Plant Cell Environ. 2009; 32: 577-584. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01952.x.
8. Asztemborska M., Steborowski R., Kowalska J. et al. Accumulation of aluminium by plants exposed to nano- and microsized particles of Al₂O₃. Environ Res. 2015; 9: 109-116.
9. Atha D.H., Wang H.H., Petersen E.J. et al. Copper oxide nanoparticle mediated DNA damage in terrestrial plant models. Environ Sci Technol. 2012; 46: 1819-1827. doi: 10.1021/es202660k.
10. Avellan A., Schwab F., Mason A. et al. Nanoparticle uptake in plants: gold nanomaterial localized in roots of Arabidopsis thaliana by X-ray computed nanotomography and hyperspectral imaging. Environ Sci Technol. 2017; 51: 8682-8691. doi: 10.1021/acs.est.7b01133.
11. Bakshi S., He Z.L.L., Harris W.G. Natural nanoparticles: Implications for environment and human health. Crit Rev Environ Sci Technol. 2015; 45: 861-904. doi: 10.1080/10643389.2014.921975.
12. Begum P., Fugetsu B. Phytotoxicity of multi-walled carbon nanotubes on red spinach (*Amaranthus tricolor* L.) and the role of ascorbic acid as an antioxidant. Hazard Mater. 2012; 243: 212-222. doi: 10.1016/j.jhazmat.2012.10.025.
13. Bernhardt E.S., Colman B.P., Hochella M.F. et al. An ecological perspective on nanomaterial impacts in the environment. Environ Qual. 2010; 39: 1954-1965. doi: 10.2134/jeq2009.0479.
14. Boonyanitipong P., Kositsup B., Kumar P. et al. Toxicity of ZnO and TiO₂ nanoparticles on germinating

- seed *Oryza sativa* L. *Biosci Biochem Bioinform.* – 2011. – Vol. 1 (4). – Pp. 282-285. doi: 10.7763/IJBBS.2011.V1.53.
15. *Brar S.K., Verma M., Tyagi R.D. et al.* Engineered nanoparticles in wastewater and wastewater sludge – evidence and impacts. *Waste Manage.* – 2010. – Vol. 30. – Pp. 504-520. doi: 10.1016/j.wasman.2009.10.012.
16. *Castellano J.J., Shafii S.M., Ko F. et al.* Comparative evaluation of silver-containing antimicrobial dressings and drugs. *Int. Wound J.* – 2007. – Vol. 4. – Pp. 114-122. doi: 10.1111/j.1742-481X.2007.00316.x.
17. *Castiglione M.R., Giorgetti L., Geri C. et al.* The effects of nano-TiO₂ on seed germination, development and mitosis of root tip cells of *Vicia narbonensis* L. and *Zea mays* L. *Nanopart Res.* – 2011. – Vol. 13. – Pp. 2443-2449. doi: 10.1007/s11051-010-0135-8.
18. *Chatzimitakos T.G., Stalikas C.D.* Qualitative alterations of bacterial metabolome after exposure to metal nanoparticles with bactericidal properties: A comprehensive workflow based on ¹H NMR, UHPLC-HRMS, and metabolic databases. *J. Proteome Res.* – 2016. – Vol. 15. – Pp. 3322-3330. doi: 10.1021/acs.jproteome.6b00489.
19. *Cheloni G., Marti E., Slaveykova V.I.* Interactive effects of copper oxide nanoparticles and light to green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Aquat. Toxicol.* – 2016. – Vol. 170. – Pp. 120-128. doi: 10.1016/j.aquatox.2015.11.018.
20. *Chen R., Ratnikova T.A., Stone M.B. et al.* Differential uptake of carbon nanoparticles by plant and mammalian cells. – *Small.* – 2010. – Vol. 6. – Pp. 612-617. doi: 10.1002/smll.200901911.
21. *Chichiricco G., Poma A.* Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants. *Nanomaterials.* – 2015. – Vol. 5. – Pp. 851-873. doi: 10.3390/nano5020851.
22. *Cifuentes Z., Custardoy L., de la Fuente J.M. et al.* Absorption and translocation to the aerial part of magnetic carbon-coated nanoparticles through the root of different crop plants. *Nanobiotechnol.* – 2010. – Vol. 8 (26). doi: 10.1186/1477-3155-8-26.
23. *Cruz-Luna A.R., Cruz-Martínez H., Vásquez-López A. et al.* Metal Nanoparticles as Novel Antifungal Agents for Sustainable Agriculture: Current Advances and Future Directions. *J Fungi (Basel).* – 2021. – Vol. 7 (12). – e1033. doi: 10.3390/jof7121033.
24. *Dan Y.B., Zhang W.L., Xue R.M. et al.* Characterization of gold nanoparticle uptake by tomato plants using enzymatic extraction followed by single-particle inductively coupled plasma-mass spectrometry analysis. *Environ Sci Technol.* – 2015. – Vol. 49. – Pp. 3007-3014. doi: 10.1021/es506179e.
25. *Dastjerdi R., Montazer M.* A review on the application of inorganic nano-structured materials in the modification of textiles: Focus on anti-microbial properties. *Colloids Surf. B Biointerfaces.* – 2010. – Vol. 79 (5). – Pp. 5-18. doi: 10.1016/j.colsurfb.2010.03.029.
26. *Deng Y.Q., White J.C., Xing B.S.* Interactions between engineered nanomaterials and agricultural crops: implications for food safety. *Zhejiang Univ Sci A.* – 2014. – Vol. 15. – Pp. 552-572. doi: 10.1631/jzus.A1400165.
27. *Dimkpa C.O., McLean J.E., Martineau N. et al.* Silver nanoparticles disrupt wheat (*Triticum aestivum* L.) growth in a sand matrix. *Environ Sci Technol.* – 2013. – Vol. 47. – Pp. 1082-1090. doi: 10.1021/es302973y.
28. *Faisal M., Saquib Q., Alatar A.A. et al.* Phytotoxic hazards of NiO-nanoparticles in tomato: a study
- rice seed *Oryza sativa* L. *Biosci Biochem Bioinform.* 2011; 1(4): 282-285. doi: 10.7763/IJBBS.2011.V1.53.
15. *Brar S.K., Verma M., Tyagi R.D. et al.* Engineered nanoparticles in wastewater and wastewater sludge – evidence and impacts. *Waste Manage.* 2010; 30: 504-520. DOI: 10.1016/j.wasman.2009.10.012
16. *Castellano J.J., Shafii S.M., Ko F. et al.* Comparative evaluation of silver-containing antimicrobial dressings and drugs. *Int. Wound J.* 2007; 4: 114-122. doi: 10.1111/j.1742-481X.2007.00316.x.
17. *Castiglione M.R., Giorgetti L., Geri C. et al.* The effects of nano-TiO₂ on seed germination, development and mitosis of root tip cells of *Vicia narbonensis* L. and *Zea mays* L. *Nanopart Res.* 2011; 13: 2443-2449. doi: 10.1007/s11051-010-0135-8.
18. *Chatzimitakos T.G., Stalikas C.D.* Qualitative alterations of bacterial metabolome after exposure to metal nanoparticles with bactericidal properties: A comprehensive workflow based on ¹H NMR, UHPLC-HRMS, and metabolic databases. *J. Proteome Res.* 2016; 15: 3322-3330. DOI: 10.1021/acs.jproteome.6b00489.
19. *Cheloni G., Marti E., Slaveykova V.I.* Interactive effects of copper oxide nanoparticles and light to green alga *Chlamydomonas reinhardtii*. *Aquat. Toxicol.* 2016; 170: 120-128. doi: 10.1016/j.aquatox.2015.11.018.
20. *Chen R., Ratnikova T.A., Stone M.B. et al.* Differential uptake of carbon nanoparticles by plant and mammalian cells. *Small.* 2010; 6: 612-617. doi: 10.1002/smll.200901911.
21. *Chichiricco G., Poma A.* Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants. *Nanomaterials.* 2015; 5: 851-873. doi: 10.3390/nano5020851.
22. *Cifuentes Z., Custardoy L., de la Fuente J.M. et al.* Absorption and translocation to the aerial part of magnetic carbon-coated nanoparticles through the root of different crop plants. *Nanobiotechnol.* 2010; 8 (26). doi: 10.1186/1477-3155-8-26.
23. *Cruz-Luna A.R., Cruz-Martínez H., Vásquez-López A. et al.* Metal Nanoparticles as Novel Antifungal Agents for Sustainable Agriculture: Current Advances and Future Directions. *J Fungi (Basel).* 2021; 7(12); e1033. doi: 10.3390/jof7121033.
24. *Dan Y.B., Zhang W.L., Xue R.M. et al.* Characterization of gold nanoparticle uptake by tomato plants using enzymatic extraction followed by single-particle inductively coupled plasma-mass spectrometry analysis. *Environ Sci Technol.* 2015; 49: 3007-3014. doi: 10.1021/es506179e.
25. *Dastjerdi R., Montazer M.* A review on the application of inorganic nano-structured materials in the modification of textiles: Focus on anti-microbial properties. *Colloids Surf. B Biointerfaces.* 2010; 79(5): 5-18. doi: 10.1016/j.colsurfb.2010.03.029.
26. *Deng Y.Q., White J.C., Xing B.S.* Interactions between engineered nanomaterials and agricultural crops: implications for food safety. *Zhejiang Univ Sci A.* 2014; 15: 552-572. doi: 10.1631/jzus.A1400165.
27. *Dimkpa C.O., McLean J.E., Martineau N. et al.* Silver nanoparticles disrupt wheat (*Triticum aestivum* L.) growth in a sand matrix. *Environ Sci Technol.* 2013; 47: 1082-1090. DOI: 10.1021/es302973y.
28. *Faisal M., Saquib Q., Alatar A.A. et al.* Phytotoxic hazards of NiO-nanoparticles in tomato: a study

- on mechanism of cell death. *Hazard Mater.* – 2013. – Vol. 250. – Pp. 318-332. doi: 10.1016/j.jhazmat.2013.01.063.
29. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles. *Environ Sci Pollut Res.* – 2015. – Vol. 22. – Pp. 8549-8558. doi: 10.1007/s11356-014-4015-0.
30. Gao W., Thamphiwatana S., Angsantikul P. et al. Nanoparticle approaches against bacterial infections. *Wiley Interdiscip. Rev. Nanomed. Nanobiotechnol.* – 2014. – Vol. 6 – Pp. 532-547. doi: 10.1590/S1516-89132013005000011.
31. Geisler-Lee J., Wang Q., Yao Y. et al. Phytotoxicity, accumulation and transport of silver nanoparticles by *Arabidopsis thaliana*. *Nanotoxicology.* – 2013. – Vol. 7. – Pp. 323-337. doi: 10.3109/17435390.2012.658094.
32. Geoprincy G., Srri B.V., Poonguzhali U., Gandhi N.N., Renganathan S.A. Review on green synthesis of silver nanoparticles. *Asian J. Pharm. Clin. Res.* – 2013. – Vol. 6. – Pp. 8-12. doi: 10.1155/2015/682749.
33. Ghafariyan M.H., Malakouti M.J., Dadpour M.R. et al. Effects of magnetite nanoparticles on soybean chlorophyll. *Environ Sci Technol.* – 2013. – Vol. 47. – Pp. 10645-10652. doi: 10.1021/es402249b.
34. Hong J., Peralta-Videa J.R., Rico C. et al. Evidence of translocation and physiological impacts of foliar applied CeO₂ nanoparticles on cucumber (*Cucumis sativus*) plants. *Environ Sci Technol.* – 2014. – Vol. 48. – Pp. 4376-4385. doi: 10.1021/es404931g.
35. Huh A.J., Kwon Y.J. «Nanoantibiotics»: A new paradigm for treating infectious diseases using nanomaterials in the antibiotics resistant era. *J. Control. Release.* – 2011. Vol. 156. – Pp. 128-145. doi: 10.1016/j.jconrel.2011.07.002.
36. Josko I., Oleszczuk P. Influence of soil type and environmental conditions on ZnO, TiO₂ and Ni nanoparticles phytotoxicity. *Chemosphere.* – 2013. – Vol. 92. – Pp. 91-99. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.02.048.
37. Judy J.D., Unrine J.M., Bertsch P.M. Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain. *Environ Sci Technol.* – 2011. – Vol. 45. – Pp. 776-781. doi: 10.1021/es103031a.
38. Kasana R., Panwar N.R., Kaul R.K., Kumar P. Biosynthesis and effects of copper nanoparticles on plants. *Environ. Chem. Lett.* – 2017. – Vol. 15. – Pp. 233-240. doi: 10.1007/s10311-017-0615-5.
39. Koduru J.R., Kailasa S.K., Bhamore J.R., Kim K. – H., Dutta T., Vellingiri K. Phytochemical-assisted synthetic approaches for silver nanoparticles antimicrobial applications: A review. *Adv. Colloid Interface Sci.* – 2018. Vol. 256. – Pp. 326-339. doi: 10.1016/j.cis.2018.03.001.
40. Kumari M., Khan S.S., Pakrashi S. et al. Cytogenetic and genotoxic effects of zinc oxide nanoparticles on root cells of *Allium cepa*. *J Hazard Mater.* – 2011. – Vol. 190 (1-3). – Pp. 613-621. doi: 10.1016/j.jhazmat.2011.03.095.
41. Kumari M., Mukherjee A., Chandrasekaran N. Genotoxicity of silver nanoparticles in *Allium cepa*. *Sci Total Environ.* – 2009. – Vol. 407. – Pp. 5243-5246. doi: 10.1016/j.scitotenv.2009.06.024.
42. Kurepa J., Paunesku T., Vogt S. et al. Uptake and distribution of ultrasmall anatase TiO₂ Alizarin red S nanoconjugates in *Arabidopsis thaliana*. *Nano Lett.* – 2010. – Vol. 10. – Pp. 2296-2302. doi: 10.1021/nl903518f.
43. Landa P., Vankova R., Andrllova J. et al. Nanoparticle-specific changes in *Arabidopsis thaliana* gene on mechanism of cell death. *Hazard Mater.* 2013; 250: 318-332. doi: 10.1016/j.jhazmat.2013.01.063.
29. Feichtmeier N.S., Walther P., Leopold K. Uptake, effects, and regeneration of barley plants exposed to gold nanoparticles. *Environ Sci Pollut Res.* 2015; 22: 8549-8558. doi: 10.1007/s11356-014-4015-0.
30. Gao W., Thamphiwatana S., Angsantikul P. et al. Nanoparticle approaches against bacterial infections. *Wiley Interdiscip. Rev. Nanomed. Nanobiotechnol.* 2014; 6: 532-547. doi: 10.1590/S1516-89132013005000011...
31. Geisler-Lee J., Wang Q., Yao Y. et al. Phytotoxicity, accumulation and transport of silver nanoparticles by *Arabidopsis thaliana*. *Nanotoxicology.* 2013; 7: 323-337. doi: 10.3109/17435390.2012.658094.
32. Geoprincy G.; Srri B.V.; Poonguzhali U.; Gandhi N.N.; Renganathan S.A. Review on green synthesis of silver nanoparticles. *Asian J. Pharm. Clin. Res.* 2013; 6: 8-12. doi: 10.1155/2015/682749.
33. Ghafariyan M.H., Malakouti M.J., Dadpour M.R. et al. Effects of magnetite nanoparticles on soybean chlorophyll. *Environ Sci Technol.* 2013; 47: 10645-10652. doi: 10.1021/es402249b.
34. Hong J., Peralta-Videa J.R., Rico C. et al. Evidence of translocation and physiological impacts of foliar applied CeO₂ nanoparticles on cucumber (*Cucumis sativus*) plants. *Environ Sci Technol.* 2014; 48: 4376-4385. doi: 10.1021/es404931g.
35. Huh A.J., Kwon Y.J. «Nanoantibiotics»: A new paradigm for treating infectious diseases using nanomaterials in the antibiotics resistant era. *J. Control. Release.* 2011; 156: 128-145. doi: 10.1016/j.jconrel.2011.07.002.
36. Josko I., Oleszczuk P. Influence of soil type and environmental conditions on ZnO, TiO₂ and Ni nanoparticles phytotoxicity. *Chemosphere.* 2013; 92: 91-99. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.02.048.
37. Judy J.D., Unrine J.M., Bertsch P.M. Evidence for biomagnification of gold nanoparticles within a terrestrial food chain. *Environ Sci Technol.* 2011; 45: 776-781. doi: 10.1021/es103031a.
38. Kasana R., Panwar N.R., Kaul R.K., Kumar P. Biosynthesis and effects of copper nanoparticles on plants. *Environ. Chem. Lett.* 2017; 15: 233-240. doi: 10.1007/s10311-017-0615-5.
39. Koduru J.R.; Kailasa S.K.; Bhamore J.R.; Kim K. – H.; Dutta T.; Vellingiri K. Phytochemical-assisted synthetic approaches for silver nanoparticles antimicrobial applications: A review. *Adv. Colloid Interface Sci.* 2018; 256: 326-339. doi: 10.1016/j.cis.2018.03.001.
40. Kumari M., Khan S.S., Pakrashi S. et al. Cytogenetic and genotoxic effects of zinc oxide nanoparticles on root cells of *Allium cepa*. *J Hazard Mater.* 2011; 190(1-3): 613-621. doi: 10.1016/j.jhazmat.2011.03.095.
41. Kumari M., Mukherjee A., Chandrasekaran N. Genotoxicity of silver nanoparticles in *Allium cepa*. *Sci Total Environ.* 2009; 407: 5243-5246. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2009.06.024
42. Kurepa J., Paunesku T., Vogt S. et al. Uptake and distribution of ultrasmall anatase TiO₂ Alizarin red S nanoconjugates in *Arabidopsis thaliana*. *Nano Lett.* 2010; 10: 2296-2302. doi: 10.1021/nl903518f.
43. Landa P., Vankova R., Andrllova J. et al. Nanoparticle-specific changes in *Arabidopsis thaliana* gene

expression after exposure to ZnO, TiO₂, and fullerene soot. *Hazard Mater.* – 2012. – Vol. 241. – Pp. 55-62. doi: 10.1016/j.jhazmat.2012.08.059.

44. *Larue C., Castillo-Michel H., Sobanska S., et al.* Fate of pristine TiO₂ nanoparticles and aged paint-containing TiO₂ nanoparticles in lettuce crop after foliar exposure. *J Hazard Mater.* – 2014. – Vol. 273. – Pp. 17-26. doi: 10.1016/j.jhazmat.2014.03.014.

45. *Larue C., Laurette J., Herlin-Boime N. et al.* Accumulation, translocation and impact of TiO₂ nanoparticles in wheat (*Triticum aestivum* spp.): influence of diameter and crystal phase. *Sci Total Environ.* – 2012. – Vol. 431. – Pp. 197-208. doi: 10.1016/j.scitotenv.2012.04.073.

46. *Lee S., Chung H., Kim S. et al.* The genotoxic effect of ZnO and CuO nanoparticles on early growth of buckwheat, *Fagopyrum esculentum*. *Water Air Soil Pollut.* – 2013. – Vol. 224 (11). – e1668. doi: 10.1007/s11270-013-1668-0.

47. *Lee W.M., Kwak J.I., An Y.J.* Effect of silver nanoparticles in crop plants *Phaseolus radiatus* and *Sorghum bicolor*: media effect on phytotoxicity. *Chemosphere.* – 2012. – Vol. 86. – Pp. 491-499. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.10.013.

48. *Lei Z., Su M.Y., Xiao W. et al.* Antioxidant stress is promoted by nano-anatase in spinach chloroplasts under UV-B radiation. *Biol Trace Elem Res.* – 2008. – Vol. 121. – Pp. 69-79. doi: 10.1007/s12011-007-8028-0.

49. *Leung Y.H., Ng A.M., Xu X. et al.* Mechanisms of antibacterial activity of MgO: Non-ROS mediated toxicity of MgO nanoparticles towards *Escherichia coli*. *Small.* 2014. – Vol. 10. – Pp. 1171-1183. doi: 10.1002/smll.201302434.

50. *Li H., Chen Q., Zhao J. et al.* Enhancing the antimicrobial activity of natural extraction using the synthetic ultrasmall metal nanoparticles. *Sci. Rep.* – 2015. – Vol. 5. – e11033. doi: 10.1038/srep11033.

51. *Li L., Sun T.D., Zhang X. et al.* A meta-analysis of cohort studies on cancer mortality among workers exposure to chrysotile fiber alone. *Zhonghua Yu Fang Yi Xue Za Zhi.* – 2004. – Vol. 38 (1). – Pp. 39-42.

52. *Li Q., Mahendra S., Lyon D.Y. et al.* Antimicrobial nanomaterials for water disinfection and microbial control: Potential applications and implications. *Water Res.* – 2008. – Vol. 42. – Pp. 4591-4602. doi: 10.1016/j.watres.2008.08.015.

53. *Lin D.H., Xing B.S.* Phytotoxicity of nanoparticles: inhibition of seed germination and root growth. *Environ Pollut.* – 2007. – Vol. 150. – Pp. 243-250. doi: 10.1016/j.envpol.2007.01.016.

54. *Lin S.J., Reppert J., Hu Q. et al.* Uptake, translocation, and transmission of carbon nanomaterials in rice plants. *Small.* – 2009. – Vol. 5. – Pp. 1128-1132. doi: 10.1002/smll.200801556.

55. *Line C., Camille L.A., Flahaut E.* Carbon nanotubes: impacts and behaviour in the terrestrial ecosystem – a review // *Carbon.* – 2017. – Vol. 123. – Pp. 767-785. doi: 10.1016/j.carbon.2017.07.089.

56. *Lopez-Moreno M.L., de la Rosa G., Hernandez-Viezcas J.A. et al.* Evidence of the differential biotransformation and genotoxicity of ZnO and CeO₂ Nanoparticles on soybean (*Glycine max*) plants // *Environmental science & technology.* – 2010. – Vol. 44 (19). – Pp. 7315-7320. doi: 10.1021/es903891g.

57. *Luan B., Huynh T., Zhou R.* Complete wetting of graphene by biological lipids. *Nanoscale.* – 2016. – Vol. 8. – Pp. 5750-5754. doi: 10.1039/C6NR00202A.

expression after exposure to ZnO, TiO₂, and fullerene soot. *Hazard Mater.* 2012; 241: 55-62. doi: 10.1016/j.jhazmat.2012.08.059.

44. *Larue C., Castillo-Michel H., Sobanska S. et al.* Fate of pristine TiO₂ nanoparticles and aged paint-containing TiO₂ nanoparticles in lettuce crop after foliar exposure. *J Hazard Mater.* 2014; 273: 17-26. doi: 10.1016/j.jhazmat.2014.03.014.

45. *Larue C., Laurette J., Herlin-Boime N. et al.* Accumulation, translocation and impact of TiO₂ nanoparticles in wheat (*Triticum aestivum* spp.): influence of diameter and crystal phase. *Sci Total Environ.* 2012; 431: 197-208. doi: 10.1016/j.scitotenv.2012.04.073.

46. *Lee S., Chung H., Kim S. et al.* The genotoxic effect of ZnO and CuO nanoparticles on early growth of buckwheat, *Fagopyrum esculentum*. *Water Air Soil Pollut.* 2013; 224(11); e1668. doi: 10.1007/s11270-013-1668-0.

47. *Lee W.M., Kwak J.I., An Y.J.* Effect of silver nanoparticles in crop plants *Phaseolus radiatus* and *Sorghum bicolor*: media effect on phytotoxicity. *Chemosphere.* 2012; 86: 491-499. doi: 10.1016/j.chemosphere.2011.10.013.

48. *Lei Z., Su M.Y., Xiao W. et al.* Antioxidant stress is promoted by nano-anatase in spinach chloroplasts under UV-B radiation. *Biol Trace Elem Res.* 2008; 121: 69-79. doi: 10.1007/s12011-007-8028-0.

49. *Leung Y.H., Ng A.M., Xu X. et al.* Mechanisms of antibacterial activity of MgO: Non-ROS mediated toxicity of MgO nanoparticles towards *Escherichia coli*. *Small.* 2014; 10: 1171-1183. DOI: 10.1002/smll.201302434

50. *Li H., Chen Q., Zhao J. et al.* Enhancing the antimicrobial activity of natural extraction using the synthetic ultrasmall metal nanoparticles. *Sci. Rep.* 2015; 5; e11033. doi: 10.1038/srep11033.

51. *Li L., Sun T.D., Zhang X. et al.* A meta-analysis of cohort studies on cancer mortality among workers exposure to chrysotile fiber alone. *Zhonghua Yu Fang Yi Xue Za Zhi.* 2004; 38(1): 39-42.

52. *Li Q., Mahendra S., Lyon D.Y. et al.* Antimicrobial nanomaterials for water disinfection and microbial control: Potential applications and implications. *Water Res.* 2008; 42: 4591-4602. doi: 10.1016/j.watres.2008.08.015.

53. *Lin D.H., Xing B.S.* Phytotoxicity of nanoparticles: inhibition of seed germination and root growth. *Environ Pollut.* 2007; 150: 243-250. DOI: 10.1016/j.envpol.2007.01.016.

54. *Lin S.J., Reppert J., Hu Q. et al.* Uptake, translocation, and transmission of carbon nanomaterials in rice plants. *Small.* 2009; 5: 1128-1132. doi: 10.1002/smll.200801556.

55. *Line C., Camille L.A., Flahaut E.* Carbon nanotubes: impacts and behaviour in the terrestrial ecosystem – a review. *Carbon.* 2017; 123: 767-785. doi: 10.1016/j.carbon.2017.07.089.

56. *Lopez-Moreno M.L., de la Rosa G., Hernandez-Viezcas J.A. et al.* Evidence of the differential biotransformation and genotoxicity of ZnO and CeO₂ Nanoparticles on soybean (*Glycine max*) plants. *Environmental science & technology.* 2010; 44(19): 7315-7320. doi: 10.1021/es903891g.

57. *Luan B., Huynh T., Zhou R.* Complete wetting of graphene by biological lipids. *Nanoscale.* 2016; 8: 5750-5754. doi: 10.1039/C6NR00202A.

58. Mahajan S., Kadam J., Dhawal P., Barve S., Karkodkar S. Application of silver nanoparticles in in-vitro plant growth and metabolite production: revisiting its scope and feasibility // *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 2022. V. 150. P. 15-39. doi: 10.1007/s11240-022-02249-w
59. Maynard R.L. Nano-technology and nano-toxicology. *Emerg Health Threats J.* – 2012. – Vol. 5.
60. Mukherjee A., Peralta-Videa J.R., Bandyopadhyay S. et al. Physiological effects of nanoparticulate ZnO in green peas (*Pisum sativum* L.) cultivated in soil. *Metallomics.* – 2014. – Vol. 6. – Pp. 132-138. doi: 10.1039/c3mt00064h.
61. Pakrashi S., Jain N., Dalai S. et al. In vivo genotoxicity assessment of titanium dioxide nanoparticles by *Allium cepa* root tip assay at high exposure concentrations. *PLoS One.* 2014. – Vol. 9. – P. 12. doi: 10.1371/journal.pone.0087789.
62. Patlolla A.K., Berry A., May L. et al. Genotoxicity of silver nanoparticles in *Vicia faba*: a pilot study on the environmental monitoring of nanoparticles. *Environ Res Public Health.* 2012. – Vol. 9. – Pp. 1649-1662. doi: 10.3390/ijerph9051649.
63. Peng Z., Ni J., Zheng K., Shen Y., Wang X., He G., Jin S., Tang T. Dual effects and mechanism of TiO₂ nanotube arrays in reducing bacterial colonization and enhancing C3H10T1/2 cell adhesion. *Int. J. Nanomed.* – 2013. – Vol. 8. – Pp. 3093-3105. doi: 10.2147/IJN.S48084.
64. Pokhrel L.R., Dubey B. Evaluation of developmental responses of two crop plants exposed to silver and zinc oxide nanoparticles. *Sci Total Environ.* – 2013. – Vol. 452. – Pp. 321-332. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.02.059.
65. Polivkova M., Strublova V., Hubacek T., Rimpelova S., Svorcik V., Siegel J. Surface characterization and antibacterial response of silver nanowire arrays supported on laser-treated polyethylene naphthalate. *Mater. Sci. Eng. C Mater. Biol. Appl.* – 2017. – Vol. 72. – Pp. 512-518. doi: 10.1016/j.msec.2016.11.072.
66. Polivkova M., Valova M., Siegel J., Rimpelova S., Hubáček T., Lyutakov O., Švorčík V. Antibacterial properties of palladium nanostructures sputtered on polyethylene naphthalate. *RSC Adv.* – 2015. – Vol. 5. – Pp. 73767-73774.
67. Rai M., Ingle A.P., Paralikar P., Anasane N., Gade R., Ingle P. Effective management of soft rot of ginger caused by *Pythium* spp. and *Fusarium* spp.: Emerging role of nanotechnology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* – 2018. Vol. 102. – Pp. 6827-6839. doi: 10.1007/s00253-018-9145-8.
68. Reddy M.P., Venugopal A., Subrahmanyam M. Hydroxyapatite-supported Ag-TiO₂ as escherichia coli disinfection photocatalyst. *Water Re.* – 2007. – Vol. 41. – Pp. 379-386. doi: 10.1016/j.watres.2006.09.018.
69. Rico C.M., Lee S.C., Rubenecia R. et al. Cerium oxide nanoparticles impact yield and modify nutritional parameters in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agric Food Chem.* – 2014. – Vol. 62. – Pp. 9669-9675. doi: 10.1021/jf503526r.
70. Rico C.M., Morales M.I., Barrios A.C. et al. Effect of cerium oxide nanoparticles on the quality of rice (*Oryza sativa* L.) grains. *Agric Food Chem.* – 2013. – Vol. 61. – Pp. 11278-11285. doi: 10.1021/jf404046v.
71. Rico C., Barrios A., Tan W., Peralta-Videa J., Gardea-Torresday J. Wheat and barley exposure to nanoceria: Implications for agricultural productivity. *Environmental Nanotechnology – Steps for Environmentally Safe Implementation of Nanotechnology,*
58. Mahajan S., Kadam J., Dhawal P., Barve S., Karkodkar S. Application of silver nanoparticles in in-vitro plant growth and metabolite production: revisiting its scope and feasibility. *Plant Cell Tissue Organ Cult.* 2022; 150: 15-39. doi: 10.1007/s11240-022-02249-w.
59. Maynard R.L. Nano-technology and nano-toxicology. *Emerg Health Threats J.* 2012; 5.
60. Mukherjee A., Peralta-Videa J.R., Bandyopadhyay S. et al. Physiological effects of nanoparticulate ZnO in green peas (*Pisum sativum* L.) cultivated in soil. *Metallomics.* 2014; 6: 132-138. doi: 10.1039/c3mt00064h.
61. Pakrashi S., Jain N., Dalai S. et al. In vivo genotoxicity assessment of titanium dioxide nanoparticles by *Allium cepa* root tip assay at high exposure concentrations. *PLoS One.* 2014; 9: 12. doi: 10.1371/journal.pone.0087789.
62. Patlolla A.K., Berry A., May L. et al. Genotoxicity of silver nanoparticles in *Vicia faba*: a pilot study on the environmental monitoring of nanoparticles. *Environ Res Public Health.* 2012; 9: 1649-1662. doi: 10.3390/ijerph9051649.
63. Peng Z., Ni J., Zheng K., Shen Y., Wang X., He G., Jin S., Tang T. Dual effects and mechanism of TiO₂ nanotube arrays in reducing bacterial colonization and enhancing C3H10T1/2 cell adhesion. *Int. J. Nanomed.* 2013; 8: 3093-3105. doi: 10.2147/IJN.S48084.
64. Pokhrel L.R., Dubey B. Evaluation of developmental responses of two crop plants exposed to silver and zinc oxide nanoparticles. *Sci Total Environ.* 2013; 452: 321-332. doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.02.059.
65. Polivkova M., Strublova V., Hubacek T., Rimpelova S., Svorcik V., Siegel J. Surface characterization and antibacterial response of silver nanowire arrays supported on laser-treated polyethylene naphthalate. *Mater. Sci. Eng. C Mater. Biol. Appl.* 2017; 72: 512-518. doi: 10.1016/j.msec.2016.11.072.
66. Polivkova M., Valova M., Siegel J., Rimpelova S., Hubáček T., Lyutakov O., Švorčík V. Antibacterial properties of palladium nanostructures sputtered on polyethylene naphthalate. *RSC Adv.* 2015; 5: 73767-73774.
67. Rai M.; Ingle A.P.; Paralikar P.; Anasane N.; Gade R.; Ingle P. Effective management of soft rot of ginger caused by *Pythium* spp. and *Fusarium* spp.: Emerging role of nanotechnology. *Appl. Microbiol. Biotechnol.* 2018; 102: 6827-6839. doi: 10.1007/s00253-018-9145-8.
68. Reddy M.P., Venugopal A., Subrahmanyam M. Hydroxyapatite-supported Ag-TiO₂ as escherichia coli disinfection photocatalyst. *Water Re.* 2007; 41: 379-386. doi: 10.1016/j.watres.2006.09.018.
69. Rico C.M., Lee S.C., Rubenecia R. et al. Cerium oxide nanoparticles impact yield and modify nutritional parameters in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Agric Food Chem.* 2014; 62: 9669-9675. doi: 10.1021/jf503526r.
70. Rico C.M., Morales M.I., Barrios A.C. et al. Effect of cerium oxide nanoparticles on the quality of rice (*Oryza sativa* L.) grains. *Agric Food Chem.* 2013; 61: 11278-11285. doi: 10.1021/jf404046v.
71. Rico C., Barrios A., Tan W., Peralta-Videa J., Gardea-Torresday J. Wheat and barley exposure to nanoceria: Implications for agricultural productivity. *Environmental Nanotechnology – Steps for Environmentally Safe Implementation of Nanotech-*

West Dover, VT. – 2015. – June 21-26. doi: 10.1016/j.plana.2023.100033.

72. *Sabo-Attwood T., Unrine J.M., Stone J.W. et al.* Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings. *Nanotoxicology*. – 2012. – Vol. 6. – Pp. 353-360. doi: 10.3109/17435390.2011.579631.

73. *Servin A.D., Morales M.I., Castillo-Michel H. et al.* Synchrotron verification of TiO₂ accumulation in cucumber fruit: a possible pathway of TiO₂ nanoparticle transfer from soil into the food chain // *Environ Sci Technol*. – 2013. – Vol. 47. – Pp. 11592-11598. doi: 10.1021/es403368j.

74. *Sevinc B.A., Hanley L.* Antibacterial activity of dental composites containing zinc oxide nanoparticles. *J. Biomed. Mater. Res. B Appl. Biomater.* – 2010. Vol. 94 – Pp. 22-31. doi: 10.1002/jbm.b.31620.

75. *Shaw A.K., Hossain Z.* Impact of nano-CuO stress on rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Chemosphere*. – 2013. – Vol. 93. – Pp. 906-915. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.05.044.

76. *Shaymurat T., Gu J.X., Xu C.S. et al.* Phytotoxic and genotoxic effects of ZnO nanoparticles on garlic (*Allium sativum* L.): A morphological study. *Nanotoxicology*. – 2012. – Vol. 6. – Pp. 241-248. doi: 10.3109/17435390.2011.570462.

77. *Shen C.X., Zhang Q.F., Li J.A. et al.* Induction of programmed cell death in *Arabidopsis* and rice by single-wall carbon nanotubes. *Am J Bot.* – 2010. – Vol. 97. – Pp. 1602-1609. doi: 10.3732/ajb.1000073.

78. *Siddiqi K.S., Husen A.* Plant response to silver nanoparticles: a critical review // *Crit. Rev. Biotechnol.* – 2022. – V. 42. – Pp. 973-990. doi: 10.1080/07388551.2021.1975091.

79. *Slavin Y.N., Asnis J., Hafeli U.O., Bach H.* Metal nanoparticles: Understanding the mechanisms behind antibacterial activity. *J. Nanobiotechnol.* – 2017. – Vol. 15. – e65. doi: 10.1186/s12951-017-0308-z.

80. *Smith A.H., Wright C.C.* Chrysotile asbestos is the main cause of pleural mesothelioma. *Am.J. Ind. Med.* – 1996. – Vol. 30 (3). – Pp. 252-266. doi: 10.1002/(SICI)1097-0274(199609)30:3<252::AID-AJIM2>3.0.CO;2-0.

81. *Srikanth S.K., Giri D.D., Pal D.B., Mishra P.K., Upadhyay S.N.* Green synthesis of silver nanoparticles: A review. *Green Sustain. Chem.* – 2016. – Vol. 6 (1). – Pp. 34-56. doi: 10.1177/15593258221088709.

82. *Stampoulis D., Sinha S.K., White J.C.* Assay-dependent phytotoxicity of nanoparticles to plants // *Environ Sci Technol*. – 2009. – Vol. 43. – Pp. 9473-9479. doi: 10.1021/es901695c.

83. *Symonds D.A., Merchenthaler I., Flaws J.A.* Methoxychlor and estradiol induce oxidative stress DNA damage in the mouse ovarian surface epithelium. *Toxicol. Sci.* – 2008. – Vol. 105. – Pp. 182-187. doi: 10.1093/toxsci/kfn100.

84. *Thuesombat P., Hannongbua S., Akasit S. et al.* Effect of silver nanoparticles on rice (*Oryza sativa* L. cv. KDML 105) seed germination and seedling growth. *Eco-toxicol Environ Safe.* – 2014. – Vol. 104. – Pp. 302-309. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.03.022.

85. *Tripathi D.K., Shweta S.S. et al.* An overview on manufactured nanoparticles in plants: uptake, translocation, accumulation and phytotoxicity. *Plant Physiol Biochem.* – 2017. – Vol. 110. – Pp. 2-12. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07.030.

86. *Wang L., Hu C., Shao L.* The antimicrobial activity of nanoparticles: Present situation and prospects

nology, West Dover, VT, June 21-26, 2015. doi: 10.1016/j.plana.2023.100033.

72. *Sabo-Attwood T., Unrine J.M., Stone J.W. et al.* Uptake, distribution and toxicity of gold nanoparticles in tobacco (*Nicotiana xanthi*) seedlings. *Nanotoxicology*. 2012; 6: 353-360. doi: 10.3109/17435390.2011.579631.

73. *Servin A.D., Morales M.I., Castillo-Michel H. et al.* Synchrotron verification of TiO₂ accumulation in cucumber fruit: a possible pathway of TiO₂ nanoparticle transfer from soil into the food chain. *Environ Sci Technol*. 2013; 47: 11592-11598. doi: 10.1021/es403368j.

74. *Sevinc B.A., Hanley L.* Antibacterial activity of dental composites containing zinc oxide nanoparticles. *J. Biomed. Mater. Res. B Appl. Biomater.* 2010; 94: 22-31. doi: 10.1002/jbm.b.31620.

75. *Shaw A.K., Hossain Z.* Impact of nano-CuO stress on rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Chemosphere*. 2013; 93: 906-915. doi: 10.1016/j.chemosphere.2013.05.044.

76. *Shaymurat T., Gu J.X., Xu C.S. et al.* Phytotoxic and genotoxic effects of ZnO nanoparticles on garlic (*Allium sativum* L.): A morphological study. *Nanotoxicology*. 2012; 6: 241-248. doi: 10.3109/17435390.2011.570462.

77. *Shen C.X., Zhang Q.F., Li J.A. et al.* Induction of programmed cell death in *Arabidopsis* and rice by single-wall carbon nanotubes. *Am J Bot.* 2010; 97: 1602-1609. doi: 10.3732/ajb.1000073.

78. *Siddiqi K.S., Husen A.* Plant response to silver nanoparticles: a critical review. *Crit. Rev. Biotechnol.* 2022; 42: 973-990. doi: 10.1080/07388551.2021.1975091.

79. *Slavin Y.N., Asnis J., Hafeli U.O., Bach H.* Metal nanoparticles: Understanding the mechanisms behind antibacterial activity. *J. Nanobiotechnol.* 2017; 15; e65. doi: 10.1186/s12951-017-0308-z.

80. *Smith A.H., Wright C.C.* Chrysotile asbestos is the main cause of pleural mesothelioma. *Am.J. Ind. Med.* 1996; 30(3): 252-266. doi: 10.1002/(SICI)1097-0274(199609)30:3<252::AID-AJIM2>3.0.CO;2-0.

81. *Srikanth S.K., Giri D.D., Pal D.B., Mishra P.K., Upadhyay S.N.* Green synthesis of silver nanoparticles: A review. *Green Sustain. Chem.* 2016; 6 (1): 34-56. doi: 10.1177/15593258221088709.

82. *Stampoulis D., Sinha S.K., White J.C.* Assay-dependent phytotoxicity of nanoparticles to plants. *Environ Sci Technol*. 2009; 43: 9473-9479. doi: 10.1021/es901695c.

83. *Symonds D.A., Merchenthaler I., Flaws J.A.* Methoxychlor and estradiol induce oxidative stress DNA damage in the mouse ovarian surface epithelium. *Toxicol. Sci.* 2008; 105: 182-187. doi: 10.1093/toxsci/kfn100.

84. *Thuesombat P., Hannongbua S., Akasit S. et al.* Effect of silver nanoparticles on rice (*Oryza sativa* L. cv. KDML 105) seed germination and seedling growth. *Eco-toxicol Environ Safe.* 2014; 104: 302-309. doi: 10.1016/j.ecoenv.2014.03.022.

85. *Tripathi D.K., Shweta S.S. et al.* An overview on manufactured nanoparticles in plants: uptake, translocation, accumulation and phytotoxicity. *Plant Physiol Biochem.* 2017; 110: 2-12. doi: 10.1016/j.plaphy.2016.07.030.

86. *Wang L., Hu C., Shao L.* The antimicrobial activity of nanoparticles: Present situation and prospects

- for the future. *Int. J. Nanomed.* – 2017. – Vol. 12. – Pp. 1227-1249. doi: 10.2147/IJN.S121956.
87. Wang Q., Ebbs S.D., Chen Y.S. et al. Trans-generational impact of cerium oxide nanoparticles on tomato plants. *Metallomics.* – 2013. – Vol. 5. – Pp. 753-759. doi: 10.1039/c3mt00033h.
88. Weller R.B. Nitric oxide-containing nanoparticles as an antimicrobial agent and enhancer of wound healing. *J. Investig. Dermatol.* – 2009. – Vol. 129. – Pp. 2335-2337. doi: 10.1038/jid.2009.149.
89. Xiang L., Zhao H.M., Li Y.W. et al. Effects of the size and morphology of zinc oxide nanoparticles on the germination of Chinese cabbage seeds. *Environ Sci Pollut Res.* – 2015. – Vol. 22. – Pp. 10452-10462. doi: 10.1007/s11356-015-4172-9.
90. Xu Y., Wei M.T., Ou-Yang H.D., Walker S.G., Wang H.Z., Gordon C.R., Guterman S., Zawacki E., Applebaum E., Brink P.R. et al. Exposure to TiO₂ nanoparticles increases staphylococcus aureus infection of HeLa cells. *J. Nanobiotechnol.* – 2016. – Vol. 14. – e34. doi: 10.1186/s12951-016-0184-y.
91. Yang W., Shen C., Ji Q., An H., Wang J., Liu Q., Zhang Z. Food storage material silver nanoparticles interfere with DNA replication fidelity and bind with DNA. *Nanotechnology.* – 2009. – Vol. 20 (8). – e085102. doi: 10.1088/0957-4484/20/8/085102.
92. Yoon S.J., Kwak J.I., Lee W.M. et al. Zinc oxide nanoparticles delay soybean development: a standard soil microcosm study. *Ecotoxicol Environ Safe.* – 2014. – Vol. 100. – Pp. 131-137. doi: 10.1016/j.ecoenv.2013.10.014.
93. Zhang H., Lv X., Li Y., Wang Y., Li J. P25-graphene composite as a high performance photocatalyst. *ACS Nano.* – 2010. – Vol. 4. – Pp. 380-386. doi: 10.1021/nn901221k.
94. Zhang Z.Y., He X., Zhang H.F. et al. Uptake and distribution of ceria nanoparticles in cucumber plants. *Metallomics.* – 2011. – Vol. 3. – Pp. 816-822. doi: 10.1039/c1mt00049g.
95. Zhao L., Ashraf M.A. Influence of silver-hydroxyapatite nanocomposite coating on biofilm formation of joint prosthesis and its mechanism. *West Indian Med. J.* – 2015. Vol. 64. – Pp. 506-513. doi: 10.7727/wimj.2016.179.
96. Zhao L.J., Peralta-Videa J.R., Rico C.M. et al. CeO₂ and ZnO nanoparticles change the nutritional qualities of cucumber (*Cucumis sativus*). *Agric Food Chem.* – 2014. – Vol. 62. – Pp. 2752-2759. doi: 10.1021/jf405476u.
97. Zhu H., Han J., Xiao J.Q. et al. Uptake, translocation, and accumulation of manufactured iron oxide nanoparticles by pumpkin plants. *Environ Monit.* – 2008. – Vol. 10. – Pp. 713-717. doi: 10.1039/b805998e.
98. Zhu Z.J., Wang H., Yan B., Zheng H., Jiang Y., Miranda O.R., Rotello V.M., Xing B., Vachet R.W. Effect of surface charge on the uptake and distribution of gold nanoparticles in four plant species. *Environ Sci Technol.* – 2012. – Vol. 46 (22). – Pp. 12391-12398. doi: 10.1021/es301977w.
- for the future. *Int. J. Nanomed.* 2017; 12: 1227-1249. doi: 10.2147/IJN.S121956.
87. Wang Q., Ebbs S.D., Chen Y.S. et al. Trans-generational impact of cerium oxide nanoparticles on tomato plants. *Metallomics.* 2013; 5: 753-759. doi: 10.1039/c3mt00033h.
88. Weller R.B. Nitric oxide-containing nanoparticles as an antimicrobial agent and enhancer of wound healing. *J. Investig. Dermatol.* 2009; 129: 2335-2337. doi: 10.1038/jid.2009.149.
89. Xiang L., Zhao H.M., Li Y.W. et al. Effects of the size and morphology of zinc oxide nanoparticles on the germination of Chinese cabbage seeds. *Environ Sci Pollut Res.* 2015; 22: 10452-10462. doi: 10.1007/s11356-015-4172-9.
90. Xu Y., Wei M.T., Ou-Yang H.D., Walker S.G., Wang H.Z., Gordon C.R., Guterman S., Zawacki E., Applebaum E., Brink P.R. et al. Exposure to TiO₂ nanoparticles increases staphylococcus aureus infection of HeLa cells. *J. Nanobiotechnol.* 2016; 14: e34. doi: 10.1186/s12951-016-0184-y.
91. Yang W., Shen C., Ji Q., An H., Wang J., Liu Q., Zhang Z. Food storage material silver nanoparticles interfere with DNA replication fidelity and bind with DNA. *Nanotechnology.* 2009; 20(8); e085102. doi: 10.1088/0957-4484/20/8/085102.
92. Yoon S.J., Kwak J.I., Lee W.M. et al. Zinc oxide nanoparticles delay soybean development: a standard soil microcosm study. *Ecotoxicol Environ Safe.* 2014; 100: 131-137. doi: 10.1016/j.ecoenv.2013.10.014.
93. Zhang H., Lv X., Li Y., Wang Y., Li J. P25-graphene composite as a high performance photocatalyst. *ACS Nano.* 2010; 4: 380-386. doi: 10.1021/nn901221k.
94. Zhang Z.Y., He X., Zhang H.F. et al. Uptake and distribution of ceria nanoparticles in cucumber plants. *Metallomics.* 2011; 3: 816-822. doi: 10.1039/c1mt00049g.
95. Zhao L., Ashraf M.A. Influence of silver-hydroxyapatite nanocomposite coating on biofilm formation of joint prosthesis and its mechanism. *West Indian Med. J.* 2015; 64: 506-513. doi: 10.7727/wimj.2016.179.
96. Zhao L.J., Peralta-Videa J.R., Rico C.M. et al. CeO₂ and ZnO nanoparticles change the nutritional qualities of cucumber (*Cucumis sativus*). *Agric Food Chem.* 2014; 62: 2752-2759. doi: 10.1021/jf405476u.
97. Zhu H., Han J., Xiao J.Q. et al. Uptake, translocation, and accumulation of manufactured iron oxide nanoparticles by pumpkin plants. *Environ Monit.* 2008; 10: 713-717. doi: 10.1039/b805998e.
98. Zhu Z.J., Wang H., Yan B., Zheng H., Jiang Y., Miranda O.R., Rotello V.M., Xing B., Vachet R.W. Effect of surface charge on the uptake and distribution of gold nanoparticles in four plant species. *Environ Sci Technol.* 2012; 46(22): 12391-12398. doi: 10.1021/es301977w.

Информация об авторах

Дарья Анатольевна Хлебникова, старший преподаватель, канд. биол. наук, кафедра биотехнологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: khlebnikova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-8188-2276.

Оксана Борисовна Поливанова, доцент, канд. биол. наук, кафедра биотехнологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: polivanova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-3992-5452.

Маргарита Владимировна Бойцова, студент, направление подготовки 19.03.01 – Биотехнология, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: boytsoffmargaret07@yandex.ru.

Илья Иванович Чеповой, студент, направление подготовки 19.03.01 – Биотехнология, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: Ilya.chepovoy@gmail.com.

Нандин-Оюу Мунхбаатар, студент, направление подготовки 19.03.01 – Биотехнология, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: nandikamunkhbaatar@gmail.com

Михаил Юрьевич Чередниченко, доцент, и.о. заведующего кафедрой биотехнологии, канд. биол. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: cherednichenko@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-7856-9454.

Статья поступила в редакцию 03.05.2023
Одобрена после рецензирования 31.07.2023
Принята к публикации 13.10.2023

About authors

Darya A. Khlebnikova, CSc (Bio), Associate Professor, Department of Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: khlebnikova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-8188-2276).

Oksana B. Polivanova, CSc (Bio), senior teacher, Department of Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: polivanova@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-3992-5452).

Margarita V. Boytsova, BSc-student, training program – 19.03.01 Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: boytsoffmargaret07@yandex.ru).

Ilya I. Chepovoy, BSc-student, training program – 19.03.01 Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: Ilya.chepovoy@gmail.com).

Nandin-Oyuu Munkhbaatar, BSc-student, training program – 19.03.01 Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: nandikamunkhbaatar@gmail.com).

Mikhail Yu. Cherednichenko, CSc (Bio), Associate Professor, Acting Head of the Department of Biotechnology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: cherednichenko@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-7856-9454).

The article was submitted to the editorial office 03 May 2023
Approved after reviewing 31 Jul 2023
Accepted for publication 13 Oct 2023

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ, МИКРОБИОЛОГИЯ

Оригинальная научная статья
УДК 633.13:631.811:581.131
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-94-106



Диагностика азотного питания и прогнозирование биохимических показателей качества зерна овса по концентрации аминокислот в соке листьев

**Николай Николаевич Новиков, Артем Алексеевич Соколов,
Павел Владимирович Терешенков**

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; г. Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Николай Николаевич Новиков; e-mail: tshanovikov@gmail.com

Аннотация. С целью выяснения связи между уровнем азотного питания растений овса сорта Яков и содержанием аминокислот в соке листьев, а также возможности использования этого показателя для оценки содержания и состава белков, активности амилаз, каталаз и пероксидаз в созревшем зерне и активности указанных ферментов в прорастающих зерновках проводили полевой опыт на Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве. В полевом опыте изучали варианты с разными уровнями азотного питания растений овса, прошедшем послеуборочное дозревание. До посева овса вносили удобрения: нитрат аммония, двойной суперфосфат, хлорид калия. В результате установлено, что при повышении уровня азотного питания растений в соке листьев овса в фазе формирования первого стеблевого узла понижалось содержание аминокислот, которое тесно коррелировало с дозами азота. Эти данные свидетельствуют о возможности использования указанного показателя для диагностики азотного питания растений овса. В ходе исследований также выявлена достоверная корреляция содержания аминокислот в соке листьев с концентрацией в созревшем зерне белков, растворимых в воде и растворах 10% KCl, 0,2% NaOH, а также активностью кислых (pH 5,5), нейтральных (pH 7) и щелочных (pH 8) изоферментов α -амилазы и кислых изоформ β -амилазы. Кроме того, было выявлено, что содержание аминокислот в соке листьев имело сильную корреляционную связь с активностью кислых α -амилаз, кислых и нейтральных β -амилаз в проросшем зерне. Полученные результаты показывают возможность прогнозирования уровня накопления в зерне овса белков, а также позволяют прогнозировать состав белков, активность изоферментов α - и β -амилазы, каталазы, пероксидазы по содержанию аминокислот в соке листьев в фазе формирования первого стеблевого узла. Также установлена достоверная корреляция по активности кислых и нейтральных изоферментов α -амилазы, каталазы и пероксидазы в созревшем и проросшем зерне овса.

Ключевые слова: овес, азотное питание растений, содержание аминокислот в соке листьев, биохимические показатели зерна.

Для цитирования. Новиков Н.Н., Соколов А.А., Терешенков П.В. Диагностика азотного питания и прогнозирование биохимических показателей качества зерна овса по концентрации аминокислот в соке листьев // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 94-106. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-94-106>

© Новиков Н.Н., Соколов А.А., Терешенков П.В., 2023

PLANT PHYSIOLOGY, MICROBIOLOGY

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-94-106



Nutrient Diagnostics and Biochemical Indicators of Oat Grain Quality Predicted by Leaf Juice Amino Acid Concentration

Nikolay N. Novikov, Artem A. Sokolov, Pavel V. Tereshenkov

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Nikolay N. Novikov, e-mail: tshanovikov@gmail.com

Abstract. In order to find out the relationship between the level of nitrogen nutrition of oat plants of the Yakov variety and the content of amino acids in leaf juice, as well as the possibility of using this indicator to assess the content and composition of proteins, the activity of amylases, catalases and peroxidases in ripe grain and the activity of these

enzymes in germinating grain, a field experiment was carried out at the Field Experimental Station of Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, on sod-podzolic medium loamy soil. In the field experiment, variants with different levels of nitrogen nutrition of oat plants that had passed post-harvest ripening were studied. Ammonium nitrate, double superphosphate, and potassium chloride were applied in advance. As a result, it was found that as the level of nitrogen nutrition of plants increased, the concentration of amino acids in the juice of oat leaves at the stage of formation of the first stem node decreased, which was closely correlated with the nitrogen doses. These data indicate the possibility of using this indicator for the diagnosis of nitrogen nutrition in oat plants. The studies also revealed a reliable correlation between the content of amino acids in leaf juice and the concentration of proteins soluble in water and solutions of 10% KCl, 0.2% NaOH, as well as the activity of acid (pH 5.5), neutral (pH 7) and alkaline (pH 8) isoenzymes of α -amylase and acid isoforms of β -amylase in ripe grain. In addition, the amino acid content of leaf juice was found to be significantly correlated with the activity of acidic α -amylase, acidic and neutral β -amylase in germinated grain. The results obtained demonstrate the possibility of predicting the level of protein accumulation in oat grains. It is also possible to predict the protein composition, activity of α - and β -amylase, catalase, and peroxidase isoenzymes from the content of amino acids in leaf juice in the phase of the first stem node formation. A reliable correlation was also found for the activity of acid and neutral isoenzymes of α -amylase, catalase, and peroxidase in ripe and germinated oat grain.

Key words: oats, nitrogen nutrition of plants, amino acid content in leaf juice, biochemical parameters of grain.

For citation. Novikov N.N., Sokolov A.A., Tereshenkov P.V. Nutrient Diagnostics and Biochemical Indicators of Oat Grain Quality Predicted by Leaf Juice Amino Acid Concentration. *Timiryazev Biological Journal*. 2023; 2: 94-106. (In Rus.) <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-94-106>

Введение

Важными показателями качества зерна злаковых культур являются общее содержание в нем белков и их фракционный состав, которые зависят от режима питания растений азотом. При низком уровне азотного питания снижаются их урожайность и накопление в зерне белков. Внесение умеренной дозы азота активизирует рост растений, и большая часть внесенного азота используется на формирование их вегетативной массы, в результате чего содержание в зерне белков часто не повышается и даже может понижаться. Поэтому для получения зерна с содержанием белков, которое отвечает нормативным требованиям, важной задачей является оптимальное регулирование уровня азотного питания растений [1, 3, 4, 15, 16]. Вместе с тем обеспеченность растений злаковых культур азотом в ходе их вегетации зависит не только от дозы внесенного азотного удобрения, но и от гидротермических условий внешней среды, особенно в период активного роста и развития растений.

Во влажных условиях происходят значительные потери азота за счет вымывания нитратов и усиления процесса денитрификации. Для контроля питания растений азотом и установления необходимости азотной подкормки для формирования высококачественного зерна на ранних стадиях развития злаковых культур проводится диагностика азотного питания [2, 5, 8, 13].

Достаточно точные результаты оценки обеспеченности растений пшеницы азотом были получены методом тканевой диагностики, которая проводилась в фазе формирования второго стеблевого узла на главном побеге. По результатам такой диагностики может быть проведена корневая азотная подкормка злаковых растений в фазе начала колошения или выметывания метелок, а также некорневая азотная подкормка в фазе начала формирования зерна. Однако этим методом оценивается только поступление в растения нитратного азота, а питание аммонийной формой азота не учитывается. Кроме того, концентрация нитратов в растениях может повышаться при ослаблении светового режима и понижении температуры, что вносит ошибки в результаты диагностики [14].

Для достижения более точного контроля питания растений нитратной и аммонийной формами азота разработан новый метод диагностики, который основан на измерении содержания аминокислот в соке из пробы листьев, отобранных с главных побегов в фазе формирования первого стеблевого узла. В опытах с разными дозами азота было установлено, что концентрация аминокислот в соке листьев пшеницы и ячменя повышалась при низком уровне азотного питания растений. При увеличении доз азота до оптимального уровня содержание аминокислот в соке листьев понижалось вследствие активизации их использования на синтез структурных и функционально активных белков, нуклеотидов и других азотистых веществ, что было обусловлено усилением ростовых процессов в результате улучшения питания растений азотом [7, 9].

В ходе исследований было определено, что в качестве индикаторного органа необходимо использовать второй лист сверху на главном побеге растения. Из пробы таких листьев отжимается сок и фиксируется в 3%-ном растворе трихлоруксусной кислоты для осаждения белков и связанных с ними пигментов, после чего избыток кислоты нейтрализуется 6%-ным раствором гидроксида натрия, и далее в полученном растворе определяется концентрация аминокислот путем окрашивания тирозина и некоторых других аминокислот по Лоури или спектрофотометрированием при длине волны 280 нм. Учитывая, что на синтез

белков одновременно потребляются все протеиногенные аминокислоты, которые составляют основную часть аминокислот растительного сока, по измерению концентрации хотя бы одной из них можно оценивать общую концентрацию свободных аминокислот [10, 17].

Целью исследований было выяснение связи между уровнем азотного питания растений овса и содержанием аминокислот в соке листьев, а также возможности использования этого показателя для оценки содержания и состава белков, активности амилаз, каталаз и пероксидаз в созревшем зерне и активности указанных ферментов в прорастающих зерновках.

Методика исследований

Растения овса сорта Яков селекции Московского НИИ сельского хозяйства «Немчиновка» выращивали на Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева в 2021 г. на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве, которая имела следующие агрохимические показатели: содержание гумуса – 2,2%; $pH_{\text{сол.}}$ – 5,2; N_T – 3,8; сумма поглощенных оснований – 7,5 мг-экв. на 100 г почвы; азот по Корнфилду – 42 мг/кг почвы; P_2O_5 и K_2O по Кирсанову – соответственно 275 и 112 мг/кг почвы. Повторность опыта – 4-кратная, площадь делянок – 1 м². Под перекопку делянок вносили удобрения: нитрат аммония, двойной суперфосфат, хлорид калия. Азотную подкормку нитратом аммония производили в фазе начала выметывания метелок.

В полевом опыте изучались варианты с разными уровнями азотного питания растений овса: 1 – $P_{60}K_{60}$; 2 – $N_{60}P_{60}K_{60}$; 3 – $N_{90}P_{60}K_{60}$; 4 – $N_{120}P_{60}K_{60}$; 5 – $N_{150}P_{60}K_{60}$; 6 – $N_{60}P_{60}K_{60} + N_{60}$ корневая подкормка. Норма высева в расчете на 1 га составляла 6 млн всхожих семян.

Биохимические показатели определяли в зерне овса, прошедшем послеуборочное дозревание. В ходе аналитических исследований оценивали общее содержание в зерне белков и их фракционный состав, активность амилаз и антиоксидантных ферментов (каталаз, пероксидаз). При этом изучалось действие кислых (pH 5,5), нейтральных (pH 7) и щелочных (pH 8) изоферментов. Необходимую реакцию среды при проведении ферментативных реакций поддерживали с использованием 1/15 М фосфатного буфера. Активность указанных ферментов также определяли в зерне 7-суточных проростков овса.

Содержание в зерне белков рассчитывали по белковому азоту, отдельные фракции белков экстрагировали обессоленной водой, 10%-ным раствором хлористого калия, 70%-ным раствором этилового спирта, 0,2%-ным раствором гидроксида натрия [12]. Активность амилаз определяли методом иод-крахмальной пробы, активность каталаз – по Баху и Опарину [11], активность пероксидаз – при пероксидном окислении тирозина [6]. С целью выяснения последствий уровня азотного питания на активность амилаз, каталаз, пероксидаз в прорастающем зерне зерновки овса проращивали в течение 7 сут. на воде при температуре 25 °С.

Для разработки нового метода диагностики азотного питания и прогнозирования биохимических показателей созревшего и проросшего зерна овса на делянках опыта с возрастающими дозами азота в фазе формирования первого стеблевого узла на главном побеге растений отбирали пробы листьев (второй лист сверху), из которых отжимали сок с помощью соковыжималки из полевой лаборатории Магницкого. Полученный сок приливали в пробирки с 3%-ным раствором трихлоруксусной кислоты для осаждения белков и связанных с ними пигментов. Затем кислоту нейтрализовали гидроксидом натрия и измеряли оптическую плотность полученного раствора при длине волны 280 нм, по которой оценивали содержание аминокислот в соке листьев в пересчете на тирозин (мг тирозина в 1 мл сока) [7].

Сбор зерна и его биохимические показатели статистически оценивали методом дисперсионного анализа с использованием программного обеспечения «Straz» (информационно-вычислительный центр РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, версия 2.1 1989-1991). Для расчета коэффициентов корреляции использовали компьютерную программу Microsoft Office Excel 2010.

Результаты и их обсуждение

При определении содержания аминокислот в соке из проб листьев овса, отобранных в фазе формирования первого стеблевого узла, было установлено, что в вариантах опыта с возрастающими дозами азота оно снижалось (табл. 1). Такое изменение указанного показателя происходило вследствие того, что в результате усиления азотного питания активизировались ростовые процессы растений овса, в ходе которых возрастала интенсивность включения свободных аминокислот в синтез белков, нуклеотидов и других азотистых веществ, поэтому их концентрация в соке листьев снижалась.

В результате сопоставления концентрации аминокислот в соке листьев овса с дозами внесенного азота выявлена достоверная отрицательная корреляция между этими показателями (табл. 2), которая свидетельствует о том, что по содержанию свободных аминокислот в соке листьев можно на ранних этапах развития растений оценивать уровень питания их азотом. Следует отметить, что аналогичные результаты были получены в полевых опытах с яровой пшеницей и пивоваренным ячменем [9, 10, 17].

Таблица 1

**Содержание аминокислот в соке листьев, величина урожая и состав белков зерна овса
в зависимости от режима азотного питания растений**

Показатели	P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₅₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ + корневая подкормка N ₆₀	HCP ₀₅
Содержание аминокислот в соке листьев, мг/мл тирозина	37,0	35,5	25,5	25,5	24,5	-	0,2
Урожай зерна, г/м ²	201	211	215	219	219	203	8
Содержание белков, % сухой массы	9,0	9,8	10,2	10,7	10,4	10,4	0,2
Азот фракций, % от общего азота белков							
Водорастворимые белки	17,6	17,8	16,3	16,0	16,3	17,3	0,2
Глобулины	26,4	24,4	23,4	22,3	22,3	23,5	0,3
Авенины	12,1	12,2	13,2	13,9	12,6	13,0	0,1
Глютелины	35,2	37,6	39,6	40,7	41,8	39,2	0,4
Неэкстрагируемые белки	8,6	7,9	7,5	7,4	7,0	9,1	0,1

Table 1

**Amino acid content in leaf juice, yield value and protein composition of oat grain depending
on nitrogen nutrition regime of plants**

Indicators	P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₅₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ + root top dressing N ₆₀	HCP ₀₅
Amino acid content in leaf juice, mg/ml tyrosine	37.0	35.5	25.5	25.5	24.5	-	0.2
Grain yield, g/m ²	201	211	215	219	219	203	8
Protein content, % of dry matter	9.0	9.8	10.2	10.7	10.4	10.4	0.2
Nitrogen fractions in% of total protein nitrogen							
Water-soluble proteins	17.6	17.8	16.3	16.0	16.3	17.3	0.2
Globulins	26.4	24.4	23.4	22.3	22.3	23.5	0.3
Avenins	12.1	12.2	13.2	13.9	12.6	13.0	0.1
Glutelins	35.2	37.6	39.6	40.7	41.8	39.2	0.4
Non-extractable proteins	8.6	7.9	7.5	7.4	7.0	9.1	0.1

При повышении дозы азота до 120 кг/га повышались урожай и белковистость зерна овса, тогда как более высокая доза азота (150 кг/га) уже не увеличивала сбор зерна и накопление в зерне белков, поэтому не получена достоверная корреляция величины урожая и белковистости зерна с содержанием в соке листьев аминокислот.

В зависимости от уровня азотного питания растений овса заметно изменялся состав белков зерна. Под воздействием возрастающих доз азота до 120 кг/га в белковом комплексе зерна овса уменьшалось содержание водорастворимых белков и глобулинов, но увеличивалось накопление авенинов, тогда как при повышенной дозе азота (150 кг/га) такая закономерность уже не наблюдалась.

Таблица 2

Корреляция между концентрацией аминокислот в соке листьев и дозами азота, продуктивностью растений, содержанием белков в созревшем зерне овса

Коррелирующие показатели	Коэффициенты корреляции
Дозы азотного питания	-0,89
Зерновая продуктивность растений	-0,76
Общее содержание белков	-0,84
Содержание водорастворимых белков	0,98
Содержание глобулинов	0,93
Содержание авенинов	-0,86
Содержание глютелинов	-0,92
Содержание неэкстрагируемых белков	0,84
Корреляция достоверна с вероятностью 95% при $r \geq 0,88 $	

Table 2

Correlation between amino acid concentration in leaf juice and nitrogen doses, crop productivity, and protein content in ripe oat grain

Correlating indicators	Correlation coefficients
Nitrogen nutrition doses	-0.89
Crop productivity	-0.76
Total protein content	-0.84
Water-soluble protein content	0.98
Globulin content	0.93
Avenin content	-0.86
Glutelin content	-0.92
Content of non-extractable proteins	0.84
The correlation is reliable with a probability of 95% at $r \geq 0.88 $	

Концентрация глютелинов в зерне овса существенно возросла при повышении дозы азота до 150 кг/га, а содержание неэкстрагируемых белков в этих условиях снижалось. При сопоставлении указанных показателей с содержанием в соке листьев аминокислот установлены положительная корреляция содержания аминокислот в соке листьев овса с концентрацией в созревших зерновках глобулинов и белков, растворимых в воде, а также отрицательная корреляция с содержанием глютелиновых белков.

Главной целью диагностики обеспеченности растений овса азотом в фазе формирования первого стеблевого узла является определение целесообразности проведения поздней азотной подкормки с целью

улучшения качества зерна. В нашем опыте показано, что под воздействием азотной подкормки в фазе начала выметывания метелок растениями овса не повышалась их зерновая продуктивность, но заметно возрастала белковистость зерна, а в составе белков снижалась концентрация водорастворимых белков и глобулинов, но увеличивалось содержание авенинов, глютелинов и неэкстрагируемых белков. Однако если сравнивать варианты с подкормкой и $N_{120}P_{60}K_{60}$, где суммарные дозы азота равны 120 кг/га, то совершенно очевидно, что в гидротермических условиях 2021 г. внесение повышенной дозы азота до посева по сравнению с подкормкой обеспечивало существенное повышение зерновой продуктивности растений овса и содержания в зерне белков. В варианте же с поздней азотной подкормкой отмечалось увеличение концентрации в зерновках глобулинов, водорастворимых и неэкстрагируемых белков, но при этом – снижение содержания авенинов и глютелинов, в связи с чем несколько повышалась биологическая ценность суммарных белков зерна.

Под воздействием режима азотного питания растений в зерновках овса заметно изменялась активность амилазы, каталазы и пероксидазы. При возрастании доз азота до 120 кг/га в созревшем зерне овса повышалась активность кислых и нейтральных изоферментов α - и β -амилазы, каталазы и пероксидазы, а возрастание активности щелочных изоферментов отмечалось при увеличении дозы азота до 150 кг/га (табл. 3). В проведенном опыте выявлена достоверная отрицательная корреляция концентрации аминокислот с α -амилазной активностью (кислых, нейтральных и щелочных изоформ этого фермента), а также активностью кислых β -амилаз (табл. 4).

Таблица 3

Влияние доз азотного питания растений на активность амилаз, каталазы и пероксидазы в созревшем зерне овса

Показатели	$P_{60}K_{60}$ фон	$N_{60}P_{60}K_{60}$	$N_{90}P_{60}K_{60}$	$N_{120}P_{60}K_{60}$	$N_{150}P_{60}K_{60}$	$N_{60}P_{60}K_{60}$ +корневая под-кормка N_{60}	НСР ₀₅
Изоферменты α-амилазы, мг гидролизованного крахмала за 1 мин в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	2,8	4,9	6,8	10,1	9,0	7,9	0,3
нейтральные (рН 7)	2,7	4,2	5,5	7,7	7,3	5,1	0,2
щелочные (рН 8)	1,4	2,1	2,9	3,6	4,6	3,0	0,1
Изоферменты β-амилазы, мг гидролизованного крахмала за 1 мин в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	13,7	15,3	17,6	18,7	19,0	16,9	0,6
нейтральные (рН 7)	10,7	11,6	12,8	15,7	14,2	10,8	0,4
щелочные (рН 8)	5,9	6,7	6,1	6,3	7,9	6,3	0,1
Изоферменты каталазы, мккат в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	0,28	0,34	0,36	0,44	0,46	0,38	0,02
нейтральные (рН 7)	1,18	1,25	1,26	1,32	1,34	1,36	0,03
щелочные (рН 8)	1,28	1,33	1,33	1,37	1,39	1,32	0,02
Изоферменты пероксидазы, мккат в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	0,36	0,53	0,55	0,79	0,84	0,65	0,06
нейтральные (рН 7)	2,99	3,76	3,85	4,09	4,19	3,64	0,12
щелочные (рН 8)	4,58	5,44	5,64	5,93	6,21	5,80	0,22

Table 3

Effect of nitrogen fertiliser doses on the activity of amylases, catalases and peroxidases in ripe oat grain

Indicators	P ₆₀ K ₆₀ background	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₅₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ +root top dressing N ₆₀	HCP ₀₅
α-amylase isoenzymes, mg hydrolysed starch per 1 min per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	2.8	4.9	6.8	10.1	9.0	7.9	0.3
neutral (pH 7)	2.7	4.2	5.5	7.7	7.3	5.1	0.2
alkaline (pH 8)	1.4	2.1	2.9	3.6	4.6	3.0	0,1
β-amylase isoenzymes, mg hydrolysed starch per 1 min per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	13.7	15.3	17.6	18.7	19.0	16.9	0.6
neutral (pH 7)	10.7	11.6	12.8	15.7	14.2	10.8	0.4
alkaline (pH 8)	5.9	6.7	6.1	6.3	7.9	6.3	0.1
Catalase isoenzymes, µcat per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	0.28	0.34	0.36	0.44	0.46	0.38	0.02
neutral (pH 7)	1.18	1.25	1.26	1.32	1.34	1.36	0.03
alkaline (pH 8)	1.28	1.33	1.33	1.37	1.39	1.32	0.02
Peroxidase isoenzymes, µcat per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	0.36	0.53	0.55	0.79	0.84	0.65	0.06
neutral (pH 7)	2.99	3.76	3.85	4.09	4.19	3.64	0.12
alkaline (pH 8)	4.58	5.44	5.64	5.93	6.21	5.80	0.22

Под воздействием поздней азотной подкормки в созревшем зерне овса возрастала активность кислых, нейтральных и щелочных α-амилаз, кислых β-амилаз, кислых и нейтральных каталаз, кислых и щелочных пероксидаз, но снижалась активность нейтральных и щелочных β-амилаз, а также нейтральных пероксидаз. По сравнению с вариантом N₁₂₀P₆₀K₆₀ в варианте с корневой азотной подкормкой в фазе начала выметывания метелок, в котором была такая же суммарная доза азота, понижалась активность кислых, нейтральных и щелочных изоферментов α-амилазы, кислых и нейтральных изоформ β-амилазы и пероксидазы, кислых и щелочных каталаз.

В опытах с 7-суточными проростками выяснили последствие доз азотного питания растений овса на активность в проросшем зерне амилолитических и антиоксидантных ферментов (каталаз, пероксидаз). При увеличении доз азота до 120 кг/га в зерне проростков овса повышалась активность кислых изоферментов α-амилазы, нейтральных изоформ каталазы и пероксидазы, но снижалась активность β-амилаз (табл. 5). Вместе с тем активность нейтральных и щелочных изоферментов α-амилазы, кислых и щелочных изоформ каталазы и пероксидазы возрастала при увеличении доз азота до 150 кг/га, но в этих же условиях понижалась активность всех изоферментов β-амилазы. Выявлена отрицательная корреляция содержания в соке листьев аминокислот с активностью кислых α-амилаз, а также положительная корреляция с активностью кислых и нейтральных β-амилаз (табл. 4).

В результате последствия азотной подкормки в проросшем зерне овса повышалась активность кислых и щелочных α-амилаз, щелочных β-амилаз, кислых, нейтральных и щелочных каталаз и пероксидаз. В варианте с подкормкой по сравнению с N₁₂₀P₆₀K₆₀ была понижена активность всех изоферментов α-амилазы, кислых и щелочных каталаз, нейтральных и щелочных пероксидаз, но повышена активность всех изоферментов β-амилазы.

Таблица 4

Корреляция между содержанием в соке листьев аминокислот и активностью изоферментов амилаз, каталаз, пероксидаз в созревшем и проросшем зерне овса

Показатели	Коэффициенты корреляции для кислых (pH 5,5), нейтральных (pH 7), щелочных (pH 8) изоферментов		
	pH 5,5	pH 7	pH 8
Созревшее зерно			
Изоферменты α -амилазы	-0,90	-0,90	-0,89
Изоферменты β -амилазы	-0,96	-0,86	-0,38
Изоферменты каталазы	-0,85	-0,82	-0,75
Изоферменты пероксидазы	-0,82	-0,81	-0,84
Зерно 7-суточных проростков			
Изоферменты α -амилазы	-0,90	-0,82	-0,84
Изоферменты β -амилазы	0,89	0,94	-0,20
Изоферменты каталазы	-0,81	-0,85	-0,80
Изоферменты пероксидазы	-0,80	-0,79	-0,79
Корреляция достоверна с вероятностью 95% при $r \geq 0,88 $			

Table 4

Correlation between the content of amino acids in leaf juice and activity of amylase, catalase, peroxidase isoenzymes in ripe and germinated oat grain

Indicators	Correlation coefficients for acid (pH 5.5), neutral (pH 7), alkaline (pH 8) isoenzymes		
	pH 5.5	pH 7	pH 8
Ripe grain			
α -amylase isoenzymes	-0.90	-0.90	-0.89
β -amylase isoenzymes	-0.96	-0.86	-0.38
Catalase isoenzymes	-0.85	-0.82	-0.75
Peroxidase isoenzymes	-0.82	-0.81	-0.84
Grain of 7-day-old seedlings			
α -amylase isoenzymes	-0.90	-0.82	-0.84
β -amylase isoenzymes	0.89	0.94	-0.20
Catalase isoenzymes	-0.81	-0.85	-0.80
Peroxidase isoenzymes	-0.80	-0.79	-0.79
The correlation is reliable with a probability of 95% at $r \geq 0.88 $			

В ходе проведенных исследований были рассчитаны коэффициенты корреляции между активностью выше указанных ферментов в созревшем и проросшем зерне овса. При этом выявлена достоверная положительная корреляция по активности кислых и нейтральных α -амилаз, каталаз и пероксидаз, а также щелочных пероксидаз (табл. 6).

Таким образом, в ходе полевых и лабораторных исследований установлено, что при повышении уровня азотного питания растений овса в соке листьев в фазе образования первого стеблевого узла понижалось содержание свободных аминокислот вследствие интенсивного их включения в синтез белков цитоплазмы и внутриклеточных органелл в результате активизации роста растений под воздействием возрастающих доз азота. Между дозами азота и концентрацией аминокислот в соке листьев овса выявлена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,89$), которая свидетельствует о возможности использования содержания в соке листьев аминокислот в фазе формирования первого стеблевого узла для диагностики обеспеченности растений доступными формами азота и обоснования проведения в фазе начала выметывания метелок азотной подкормки с целью повышения белковистости зерна.

В проведенном полевом опыте показано, что при увеличении дозы вносимого азота до 120 кг/га происходило повышение урожая овса и содержания в зерне белков, а в составе белков уменьшалась доля глобулинов, водорастворимых и неэкстрагируемых белков, но усиливалось накопление авенинов и глютелинов. Увеличение дозы азота до 150 кг/га не повышало урожай и белковистость зерна овса. Выявлена достоверная положительная корреляция содержания в соке листьев аминокислот с концентрацией в зерне водорастворимых белков ($r = 0,98$) и глобулинов ($r = 0,93$), однако указанный показатель отрицательно коррелировал с содержанием глютелиновых белков ($r = -0,92$).

Таблица 5

Влияние внесения доз азотного питания растений на активность амилолитических ферментов, каталаз и пероксидаз в зерне 7-суточных проростков овса

Показатели	$P_{60}K_{60}$ фон	$N_{60}P_{60}K_{60}$	$N_{90}P_{60}K_{60}$	$N_{120}P_{60}K_{60}$	$N_{150}P_{60}K_{60}$	$N_{60}P_{60}K_{60}$ + корневая подкормка N_{60}	НСР ₀₅
Изоферменты α-амилазы, мг гидролизованного крахмала за 1 мин в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	353	385	419	481	484	425	15
нейтральные (рН 7)	265	303	310	367	395	311	13
щелочные (рН 8)	111	169	187	257	296	220	7
Изоферменты β-амилазы, мг гидролизованного крахмала за 1 мин в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	151	150	125	99	85	149	12
нейтральные (рН 7)	93	90	73	60	54	88	8
щелочные (рН 8)	45	56	56	56	44	59	3
Изоферменты каталазы, мккат в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	0,32	0,45	0,47	0,72	0,80	0,50	0,02
нейтральные (рН 7)	1,23	1,33	1,34	1,40	1,41	1,41	0,03
щелочные (рН 8)	1,27	1,38	1,39	1,49	1,91	1,46	0,03
Изоферменты пероксидазы, мккат, в расчете на 1 г сухой массы							
кислые (рН 5,5)	1,64	2,54	2,61	2,85	3,12	2,80	0,08
нейтральные (рН 7)	4,31	4,96	4,91	5,56	5,65	5,21	0,13
щелочные (рН 8)	7,18	8,57	8,48	9,68	10,10	9,41	0,14

Table 5

Effects of nitrogen nutrition doses on the activity of amylolytic enzymes, catalases and peroxidases in the grain of 7-day-old oat seedlings

Indicators	P ₆₀ K ₆₀ фон	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₉₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₂₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₁₅₀ P ₆₀ K ₆₀	N ₆₀ P ₆₀ K ₆₀ + root top dressing N ₆₀	HCP ₀₅
α-amylase isoenzymes, mg hydrolysed starch per 1 min per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	353	385	419	481	484	425	15
neutral (pH 7)	265	303	310	367	395	311	13
alkaline (pH 8)	111	169	187	257	296	220	7
β-amylase isoenzymes, mg hydrolysed starch per 1 min per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	151	150	125	99	85	149	12
neutral (pH 7)	93	90	73	60	54	88	8
alkaline (pH 8)	45	56	56	56	44	59	3
Catalase isoenzymes, μcat per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	0.32	0.45	0.47	0.72	0.80	0.50	0.02
neutral (pH 7)	1.23	1.33	1.34	1.40	1.41	1.41	0.03
alkaline (pH 8)	1.27	1.38	1.39	1.49	1.91	1.46	0.03
Peroxidase isoenzymes, μcat per 1 g of dry matter							
acid (pH 5.5)	1.64	2.54	2.61	2.85	3.12	2.80	0.08
neutral (pH 7)	4.31	4.96	4.91	5.56	5.65	5.21	0.13
alkaline (pH 8)	7.18	8.57	8.48	9.68	10.10	9.41	0.14

Таблица 6

Коэффициенты корреляции между активностью изоферментов α-и β-амилазы, каталазы, пероксидазы в созревшем и проросшем зерне овса

Ферменты	Кислые изоферменты (pH 5,5)	Нейтральные изоферменты (pH 7)	Щелочные изоферменты (pH 8)
α-амилаза	0,94	0,95	0,86
β-амилаза	-0,79	-0,85	0,05
Каталаза	0,95	0,89	0,84
Пероксидаза	0,91	0,88	0,93
Корреляция достоверна с вероятностью 95% при $r \geq 0,88 $			

Table 6

Correlation coefficients between the activity of α- and β-amylase, catalase, peroxidase isoenzymes in ripe and germinated oat grain

Enzymes	Acid isoenzymes (pH 5.5)	Neutral isoenzymes (pH 7)	Alkaline isoenzymes (pH 8)
α-amylase isoenzymes	0.94	0.95	0.86
β-amylase isoenzymes	-0.79	-0.85	0.05
Catalase isoenzymes	0.95	0.89	0.84
Peroxidase isoenzymes	0.91	0.88	0.93
The correlation is reliable with a probability of 95% at $r \geq 0.88 $			

Полученные данные свидетельствуют о том, что по концентрации в соке листьев овса аминокислот в фазе формирования первого стеблевого узла можно прогнозировать содержание белковых фракций в созревших зерновках овса.

Под влиянием возрастающих доз азота (до 120 кг/га) в созревших зерновках овса повышалась активность всех изоферментов (кислых, нейтральных, щелочных) α - и β -амилазы, каталазы и пероксидазы, что способствовало ускорению растворения эндосперма и усилению защиты от пероксидного окисления в прорастающем зерне овса. При этом выявлена достоверная отрицательная корреляция активности всех изоферментов α -амилазы ($r = -0,89 \dots -0,90$) и кислых изоформ β -амилазы ($r = -0,96$) с концентрацией аминокислот в соке листьев. Полученные результаты могут быть использованы для прогнозирования активности указанных ферментов в созревшем зерне овса на основе измерения содержания в соке листьев свободных аминокислот.

Изучение последействия возрастающих доз азота (до 120 кг/га) на активность ферментов в зерне 7-суточных проростков показало, что при усилении азотного питания растений овса в его проросших зерновках возрастала активность кислых, нейтральных и щелочных изоферментов α -амилазы, каталазы и пероксидазы, но снижалась активность кислых и нейтральных β -амилаз. При сопоставлении этих данных с содержанием в соке листьев аминокислот видим, что указанный показатель отрицательно коррелировал с активностью в проросшем зерне кислых α -амилаз ($r = -0,90$) и положительно коррелировал с активностью кислых ($r = 0,89$) и нейтральных ($r = 0,94$) β -амилаз. В связи с этим показатель содержания в соке листьев аминокислот может быть использован для прогнозирования посевных качеств зерновок овса, которые в значительной степени зависят от активности амилаз, каталаз и пероксидаз в прорастающем зерне.

При сопоставлении активности ферментов в созревшем и проросшем зерне овса была установлена достоверная положительная корреляция по активности кислых и нейтральных изоферментов α -амилазы ($r = 0,94$ и $0,95$), каталазы ($r = 0,95$ и $0,89$) и пероксидазы ($r = 0,91$ и $0,88$). Полученные результаты представляют интерес для прогнозирования активности указанных изоферментов в прорастающем зерне по их активности в созревших зерновках и оценки на этой основе способности зерновок к прорастанию.

В ходе исследований показано воздействие на биохимические показатели зерна овса поздней азотной подкормки, которая может быть проведена по результатам диагностики обеспеченности растений доступными формами азота. Под влиянием азотной подкормки овса с дозой азота 60 кг/га в фазе начала выметывания метелок на фоне допосевого внесения $N_{60}P_{60}K_{60}$ существенно возрастало накопление в зерновках белков, которое сопровождалось снижением концентрации водорастворимых и глобулиновых белков, но при этом – увеличением содержания авенинов, глютелинов и неэкстрагируемых белков. Азотная подкормка повышала в созревшем зерне овса активность кислых, нейтральных и щелочных изоферментов α -амилазы, кислых изоферментов β -амилазы, кислых и нейтральных изоформ каталазы, кислых и щелочных пероксидаз, но снижала активность нейтральных и щелочных изоферментов β -амилазы, а также нейтральных пероксидаз. А в проросшем зерне в результате последействия азотной подкормки повышалась активность кислых и щелочных изоферментов α -амилазы, щелочных β -амилаз и всех изоформ каталазы и пероксидазы.

Следует отметить, что увеличение активности амилаз, каталаз и пероксидаз в продовольственном и кормовом зерне не является улучшением его качества, но возрастание активности указанных ферментов в зерне проростков повышает его способность к прорастанию.

В варианте $N_{120}P_{60}K_{60}$, в котором суммарная доза азота была такой же, как и в варианте с поздней азотной подкормкой, в созревшем зерне овса были повышены зерновая продуктивность растений и общее содержание в зерне белков, а также активность всех изоферментов α -амилазы, кислых и нейтральных β -амилаз и пероксидаз, кислых и щелочных каталаз. В проросшем зерне этого варианта была повышена активность всех изоферментов α -амилазы, кислых и щелочных каталаз, нейтральных и щелочных пероксидаз, но понижена активность всех изоферментов β -амилазы.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что для получения семенного зерна овса наиболее эффективным является применение более высокой дозы азота до посева, чем проведение поздней азотной подкормки, так как в этом случае вследствие увеличения активности большинства изоферментов α -амилазы, каталазы и пероксидазы повышалась способность зерновок к прорастанию.

Выводы

1. В полевом опыте, проведенном на дерново-подзолистой среднесуглинистой почве, установлено, что при повышении уровня азотного питания растений овса в соке листьев в фазе формирования первого стеблевого узла понижалась концентрация аминокислот, которые более интенсивно включались в синтез структурных и функционально активных белков. Между дозами азота и содержанием в соке листьев аминокислот выявлена достоверная отрицательная корреляция ($r = -0,89$), которая может быть использована

для обоснования применения указанного показателя при оценке обеспеченности растений овса доступными формами азота.

2. При увеличении доз вносимого азота до 120 кг/га возрастали урожай зерна овса и содержание белков в зерне, а в составе белкового комплекса зерна снижалась концентрация глобулинов, водорастворимых и неэкстрагируемых белков, но усиливалось накопление авенинов и глютелинов. Содержание в соке листьев аминокислот коррелировало положительно с концентрацией в зерне водорастворимых ($r = 0,98$) и глобулиновых ($r = 0,93$) белков, отрицательно – с содержанием глютелинов ($r = -0,92$).

3. Под влиянием возрастающих доз азота (до 120 кг/га) в созревших зерновках овса повышалась активность кислых, нейтральных, щелочных изоферментов α - и β -амилазы, каталазы и пероксидазы, что активизировало гидролиз крахмала и усиление защиты от пероксидного окисления в проросшем зерне. При этом выявлена достоверная отрицательная корреляция активности кислых, нейтральных и щелочных изоферментов α -амилазы ($r = -0,89 \dots -0,90$) и кислых изоформ β -амилазы ($r = -0,96$) с содержанием в соке листьев аминокислот.

4. Изучение последствий возрастающих доз азота (до 120 кг/га) на биохимические процессы в прорастающих зерновках показало, что при усилении азотного питания растений овса в зерне 7-суточных проростков возрастала активность всех изоферментов α -амилазы, каталазы и пероксидазы, но снижалась активность кислых и нейтральных β -амилаз. Содержание в соке листьев аминокислот коррелировало отрицательно с активностью в проросшем зерне кислых α -амилаз ($r = -0,90$), положительно – с активностью кислых ($r = 0,89$) и нейтральных ($r = 0,94$) β -амилаз.

5. Выявленная в ходе проведенных исследований достоверная тесная корреляция содержания в соке листьев аминокислот в фазе формирования первого стеблевого узла с биохимическими показателями созревшего и проросшего зерна овса может быть использована для прогнозирования содержания в созревших зерновках белков и их состава, а также активности изоферментов α - и β -амилазы, каталазы и пероксидазы в прорастающем зерне.

6. При сопоставлении активности ферментов в созревшем и проросшем зерне овса установлена достоверная положительная корреляция по активности кислых и нейтральных изоферментов α -амилазы ($r = 0,94$ и $0,95$), каталазы ($r = 0,95$ и $0,89$) и пероксидазы ($r = 0,91$ и $0,88$), которая свидетельствует о возможности использования этих данных для прогнозирования активности указанных изоферментов в прорастающем зерне по их активности в созревших зерновках.

Список источников

1. Баталова Г.А. Формирования урожая и качества зерна овса // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – № 11. – С. 10-13.
2. Ермохин Ю.И. Экспресс-методы химической диагностики потребности сельскохозяйственных культур в удобрениях: учебное пособие. – Омск: Вариант-Омск, 2010. – 120 с.
3. Завалин А.А., Потапов В.И. Формирование урожая и качества зерна ячменя и овса в зависимости от доз и сроков внесения азота // Агрохимия. – 1996. – № 11. – С. 20-26.
4. Каскарбаев Ж.А., Салаченок Е.П. Формирование продуктивности посевов овса в зависимости от сорта, срока посева и удобрений // Зерновое хозяйство. – 2001. – № 1. – С. 33-34.
5. Новиков Н.Н. Биохимические основы формирования качества продукции растениеводства: учебное пособие. – М.: Издательство РГАУ-МСХА, 2014. – 194 с.
6. Новиков Н.Н. Новый метод определения активности пероксидаз в растениях // Известия ТСХА. – 2016. – № 3. – С. 36-46.
7. Новиков Н.Н. Новый метод диагностики азотного питания и прогнозирования качества зерна пшеницы // Известия ТСХА. – 2017. – № 5. – С. 29-40.
8. Новиков Н.Н. Биохимия растений: учебник. – М.: ЛЕНАНД, 2022. – 680 с.
9. Новиков Н.Н., Жарихина А.А., Соловьева Н.Е. Диагностика азотного питания и прогнозирование качества зерна злаковых культур по концентрации

References

1. Batalova G.A. Formation of the yield and quality of oat grain. Dostizgeniya nauki i tehniki APK. 2010; 11: 10-13. (In Rus.).
2. Ermokhin Yu.I. Express methods of chemical diagnostics of agricultural crops need for fertilizers. Omsk: Variant-Omsk, 2010: 120. (In Rus.).
3. Zavalin A.A., Potapov V.I. Formation of yield and grain quality of barley and oats depending on the doses and timing of nitrogen application. Agrokimiya. 1996; 11: 20-26. (In Rus.).
4. Kaskarbaev Zh.A., Salachenok E.P. Formation of oat crops productivity depending on the variety, sowing period and fertilizers. Zernovoe khozyaystvo. 2001; 1: 33-34. (In Rus.).
5. Novikov N.N. Biochemical bases of crop products quality formation. M.: Izdatel'stvo RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva, 2014: 194. (In Rus.).
6. Novikov N.N. A new method for peroxidase activity determining in plants. Izvestiya TSKhA. 2016; 3 36-46. (In Rus.).
7. Novikov N.N. A new method for diagnosing nitrogen nutrition and predicting the quality of wheat grain. Izvestiya TSKhA. 2017; 5: 29-40. (In Rus.).
8. Novikov N.N. Biochemistry of plants. M.: LENAND, 2022: 680. (In Rus.).
9. Novikov N.N., Zharikhina A.A., Solov'eva N.E. Nitrogen nutrition diagnostics and quality forecasting grains of cereals by amino acid concentration

аминокислот в соке листьев // Известия ТСХА. – 2021. – № 1. – С. 29-41.

10. Новиков Н.Н., Соловьёва Н.Е. Формирование качества зерна пивоваренного ячменя в зависимости от режима питания и применения фиторегуляторов при выращивании на дерново-подзолистой почве // Агрохимия. – 2019. – № 2. – С. 43-51.

11. Новиков Н.Н., Таразанова Т.В. Лабораторный практикум по биохимии растений. – М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2012. – 97 с.

12. Пleshkov Б.П. Практикум по биохимии растений. – М.: Колос, 1985. – 255 с.

13. Соколов О.А. Физиолого-биохимические основы азотного питания растений // Бюллетень ВНИИ. – 2001. – № 115. – С. 104-106.

14. Церлинг В.В. Методические указания по растительной диагностике зерновых культур. – М.: Колос, 1980. – 135 с.

15. Abeledo L.G., Calderini D.F., Slafer G.A. Genetic improvement of yield responsiveness to nitrogen fertilization and its physiological determinants in barley // Euphytica. – 2003. – Vol. 133. – Pp. 291-298. doi: 10.1023/A:1025796527208.

16. Braziene Z. Spring barley yield and productivity components as affected by nitrogen fertilisation and weather conditions // Žemdirbystė. Mokslodarbai. – 2007. – 94 (1). – Pp. 89-99.

17. Novikov N.N., Zharikhina A.A. Protein composition and grain quality of spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) depending on the level of nitrogen nutrition and phytohormones use in case of cultivation on sod-podzol medium loamy soil // Izvestiya TSKhA. – 2013. – Special is. – Pp. 142-152.

in the leaf juice. Izvestiya TSKhA. 2021; 1: 29-41. (In Rus.).

10. Novikov N.N., Solov'eva N.E. Formation of the malting barley grain quality depending on nutrition regime and the use of phytohormones when grown on sod-podzolic soil. Agrokhimiya. 2019; 2: 43-51. (In Rus.).

11. Novikov N.N., Tarazanova T.V. Laboratory workshop on plant biochemistry. M.: Izdatel'stvo RGAU-MSKhA imeni K.A. Timiryazeva, 2012: 97. (In Rus.).

12. Pleshkov B.P. Workshop on plant biochemistry. M.: Kolos, 1985: 255. (In Rus.).

13. Sokolov O.A. Physiological and biochemical bases of nitrogen nutrition of plants. Byulleten' VNIIA. 2001; 115: 104-106. (In Rus.).

14. Tserling V.V. Guidelines for plant diagnostics of grain crops yield. M.: Kolos, 1980: 135. (In Rus.).

15. Abeledo L.G., Calderini D.F., Slafer G.A. Genetic improvement of yield responsiveness to nitrogen fertilization and its physiological determinants in barley. Euphytica. 2003; 133: 291-298. doi: 10.1023/A:1025796527208.

16. Braziene Z. Spring wheat yield and productivity components as affected by nitrogen and weather conditions. Žemdirbystė. Mokslodarbai. 2007; 94; 1: 89-99.

17. Novikov N.N., Zharikhina A.A. Protein composition and grain quality of spring soft wheat (*Triticum aestivum* L.) depending on the level of nitrogen nutrition and phytohormones use in case of cultivation on sod-podzol medium loamy soil. Izvestiya TSKhA. 2013; special issue: 142-152.

Информация об авторах

Николай Николаевич Новиков, д-р биол. наук, профессор кафедры агрономической, биологической химии и радиологии, профессор, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: tshanovikov@gmail.com

Артем Алексеевич Соколов, аспирант кафедры агрономической, биологической химии и радиологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: sakred.gladiator@mail.ru

Павел Владимирович Терешенков, студент магистратуры кафедры агрономической, биологической химии и радиологии, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49

Статья поступила в редакцию 27.03.2023
Одобрена после рецензирования 10.05.2023
Принята к публикации 16.10.2023

About authors

Nikolay N. Novikov, DSc (Bio), Professor, Professor of the Department of Agronomic, Biological Chemistry and Radiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: tshanovikov@gmail.com).

Artem A. Sokolov, post-graduate student, Department of Agronomic, Biological Chemistry and Radiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: sakred.gladiator@mail.ru).

Pavel V. Tereshenkov, Master's Degree Student, Department of Agronomic, Biological Chemistry and Radiology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation).

The article was submitted to the editorial office 27 Mar 2023
Approved after reviewing 10 May 2023
Accepted for publication 16 Oct 2023

ЭКОЛОГИЯ, ПОЧВОВЕДЕНИЕ, ЗЕМЛЕУСТРОЙСТВО, КАДАСТР И МОНИТОРИНГ ЗЕМЕЛЬ

Оригинальная научная статья
УДК 631.445.52:631.67(571.150)
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-107-117



**Засоление почв мелиорируемых сельскохозяйственных земель Алтайского края:
кластерный анализ**

**Вера Леонидовна Снежко, Дмитрий Михайлович Бенин,
Надежда Владимировна Гавриловская**

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Надежда Владимировна Гавриловская; e-mail: gavrilovskayanv@rgau-msha.ru

Аннотация. Алтайский край занимает лидирующее положение среди субъектов Сибирского федерального округа по площади пахотных земель, из которых более 80% расположены в зоне неустойчивого увлажнения. Среди сельскохозяйственных гидротехнических мелиораций в крае преобладает орошение. Площадь орошаемых земель составляет около 69 тыс. га, из которых почти 10% имеют различную степень засоления в слое 0-100 см. Длительное орошение земель и несоблюдение технологий поливов приводит к засолению земель оросительных систем. В Российской Федерации на всех оросительных системах действуют единые правила сбора данных о состоянии земель, проведения почвенно-солевых съемок и лабораторной обработки материала полевых исследований. Выполнен анализ состояния орошаемых сельскохозяйственных угодий по степени их засоления за период с 1 января 2013 г. по 1 января 2022 г. по данным мелиоративного кадастра. Построена модель динамики площади сильно и очень сильно засоленных земель, проверены статистические оценки качества модели и определена средняя скорость ежегодного увеличения площади земель, подверженных засолению. Выполнен анализ наиболее возможных причин возникновения засоления на орошаемых землях, к которым относятся высокий уровень и минерализация грунтовых вод, высокая минерализация воды, используемой для орошения. Приведена динамика площадей с различным уровнем грунтовых вод, различной минерализацией грунтовых вод и оросительной воды. По данным на начало 2022 г., выполнен кластерный анализ районов Алтайского края по степени засоления земель сельскохозяйственных угодий.

Ключевые слова: мелиорация, засоление земель, кластерный анализ, мелиоративное состояние земель, Алтайский край, орошение

Финансирование. Исследование профинансировано программой развития Российского государственного аграрного университета – Московской сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева «Агропрорыв-2030» в рамках программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030».

Для цитирования. Снежко В.Л., Бенин Д.М., Гавриловская Н.В. Засоление почв мелиорируемых сельскохозяйственных земель Алтайского края: кластерный анализ // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 107-117. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-107-117>

© Снежко В.Л., Бенин Д.М., Гавриловская Н.В., 2023

ECOLOGY, SOIL SCIENCE, LAND MANAGEMENT, LAND CADASTRE AND LAND MONITORING

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-107-117



Salinisation of Reclaimed Agricultural Land in the Altai Territory: Cluster Analysis

Vera L. Snezhko, Dmitrii M. Benin, Nadezhda V. Gavrilovskaya

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Nadezhda V. Gavrilovskaya, gavrilovskayanv@rgau-msha.ru

Abstract. The Altai Territory occupies a leading position among the constituent entities of the Siberian Federal District in terms of arable land, of which more than 80% are located in the zone of unstable moisture. Irrigation is the predominant form of agricultural hydraulic reclamation in the region. The area of irrigated land is about 69 thousand hectares, of which almost 10% of the area has varying degrees of salinity in the 0-100 cm layer. Prolonged irrigation and non-compliance with irrigation technologies can lead to salinisation of land. In the Russian Federation, all irrigation systems have

common rules for collecting data on soil condition, conducting soil salinity surveys and laboratory processing of field research material. The analysis of irrigated agricultural land by the degree of its salinisation was carried out according to the data of the land reclamation cadastre for the period from 1 January 2013 to 1 January 2022. A model of the dynamics of highly and very highly saline areas was built, statistical estimates of the quality of the model were checked, and the average annual rate of increase in the area of saline areas was determined. The most likely causes of salinisation in irrigated areas were analysed. These are high groundwater levels and groundwater salinity, and high salinity of water used for irrigation. An analysis of the most likely causes of salinisation in irrigated areas was carried out, including high groundwater levels and salinity, and high salinity of water used for irrigation. The dynamics of areas with different groundwater levels, different salinities of groundwater and irrigation water are given. Based on the data from the beginning of 2022, a cluster analysis of the regions of the Altai Territory was carried out according to the degree of salinisation of agricultural land. The quality of the clustering was checked.

Key words: melioration, salinisation of lands, cluster analysis, reclamation state of lands, the Altai Territory, irrigation

Acknowledgments. The work was funded by the “Agrobreakthrough-2030” development programme of Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy within the framework of the “Priority-2030” strategic academic leadership programme.

For citation. Snezhko V.L., Benin D.M., Gavrilovskaya N.V. Salinisation of reclaimed agricultural land in the Altai Territory: cluster analysis // Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 118-127. (In Rus.). <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-118-127>

Введение

Алтайский край занимает площадь в 168 тыс. км², расположен на юго-востоке Западной Сибири и является одним из субъектов Российской Федерации. Климат региона континентальный, средняя температура в январе составляет 16...-19^oC, средняя температура июля – 17...18^oC. Нередки такие явления, как суховеи и засухи [23]. Черноземы занимают около 40% от всей территории края, серые лесные почвы – 18,5%, каштановые почвы – 8,2% от общей площади. Площади солонцов и солончаков являются незначительными.

На начало 2022 г. численность работающего населения Алтайского края составляла 556 тыс. чел., из которых 39,7 тыс. были заняты в сельском хозяйстве. Производством продукции растениеводства занимаются крупные сельскохозяйственные организации, небольшие фермерские хозяйства, индивидуальные предприниматели, а также хозяйства населения.

В структуре производства на долю сельскохозяйственных организаций приходится 67% общего объема зерна, 98% сахарной свеклы, 60% семян подсолнечника. Остальной объем производства приходится на долю фермерских хозяйств и индивидуальных предпринимателей. Производство картофеля и овощей сосредоточено в хозяйствах населения: 82% общего сбора картофеля и 72% овощей. Общая посевная площадь сельскохозяйственных культур под урожай 2022 г. составила 5406,7 тыс. га [19].

Более 60% территории Алтайского края относится к водному бассейну реки Обь. Ежегодный объем водозабора из поверхностных источников составляет 352.3 млн м³, из подземных источников – 189.3 млн м³ [17]. В регионе 80% пахотных земель находятся в зоне недостаточного и неустойчивого увлажнения. На нужды сельского хозяйства региона используется порядка 282 млн м³ воды в год, из них 57% идет на орошение.

Засушливость территории определяется по ряду индексов или показателей, применяемых в метеорологии, гидрологии, дистанционном зондировании земли и смежных отраслях. В их число входят индекс аридности (AI), рекогносцировочный индекс засушливости (DRI), индекс засухи (NDI), индекс Z Палмера, индекс аномальной аридности (AAI) и т.п. [18]. В России широко применяется гидротермический коэффициент Селянинова К, который характеризует естественную обеспеченность территории влагой и вычисляется по формуле:

$$K = \frac{\sum R_{+10^{\circ}C}}{\sum T} \quad , \quad (1)$$

где $R_{+10^{\circ}C}$ – осадки, мм, выпавшие за период с температурой выше 10^oC; T – температура, ^oC, за этот же период.

При значении гидротермического коэффициента К = 1.0-2.0 условия естественной увлажненности считаются удовлетворительными, при К < 1 – недостаточными. На территории Алтайского края выделяются несколько зон естественного увлажнения (рис. 1). Кулундинская степная зона, включающая в себя Восточно-Кулундинскую и Западно-Кулундинскую подзоны, является засушливой (К = 0,4-0,6). Приобская левобережная степная зона является умеренно засушливой (К = 0,6-0,8). Приобская правобережная лесостепная зона является достаточно влажной (К = 1,0-1,5). Приалтайская степная и лесостепная зона является умеренно влажной (К = 0,8-1,5).



Рис. 1. Природно-мелиоративные зоны Алтайского края [26]

Fig. 1. Natural Reclamation Zones of the Altai Territory [26]

Оросительные системы Алтайского края были построены в 70-е и 80-е гг. прошлого века. Для предотвращения засоления почв и подъема грунтовых вод использовались передовые для того времени технологии: закрытые оросительные сети, водоемы с противодиффузионными покрытиями, широкозахватные дождевальные машины со строго нормированной подачей воды [27]. Известно, что эффективность спринклерных систем орошения зависит от условий эксплуатации. Например, дополнительные потери воды в полусухих районах Ирана возникают по причине значительного испарения и высокой скорости ветра [2]. Эффективность управления орошением с помощью дождевальных систем на северо-востоке Испании ограничивается не только скоростью ветра, но и отсутствием систем автоматизации [6].

К числу многих факторов, влияющих на деградацию земель, относятся и социально-экономические факторы [7]. Технический износ сооружений и оборудования, нарушение технологии поливов стали причиной прогрессирующих экологических проблем на орошаемых землях региона: засоления почв, подъема грунтовых вод и выбытия ценных сельскохозяйственных земель из использования [8]. Проблемы восстановления ирригационных систем, связанные с их неадекватным обслуживанием, сокращением числа крупных сельскохозяйственных производителей и сменой собственников, характерны для стран Центральной и Восточной Европы [14]. Нерациональное использование орошаемых земель и несоблюдение технологий полива, повлекшие за собой деградацию почвы в полусухих регионах, также отмечены в ряде исследований [3, 4].

Общая площадь орошаемых сельскохозяйственных угодий Алтайского края на начало 2022 г. составляла 69,784 тыс. га. Из них почти 10% площади имеют различную степень засоления в слое 0-100 см [16]. Проблема деградации земель является глобальной: свыше 25% общей площади земель в мире подвержены засолению и солонцеванию, в том числе 33% орошаемых сельскохозяйственных угодий [1]. В Европе засолению и солонцеванию подвержены более 30 млн га земли [12], причем в Северной, Центральной и Восточной Европе эти процессы связаны с орошением [5]. В Пакистане порядка 20% орошаемых земель, расположенных в бассейне реки Инд, подвержены засолению [13].

В комплекс мелиоративных работ, предотвращающих и снижающих деградацию орошаемых земель, входят такие виды мелиорации, как водные (гидротехнические), агротехнические, химические и биологические. Формирование государственной политики по технологической модернизации действующих оросительных систем, принятию управленческих решений о финансировании мелиоративных мероприятий должно основываться на мониторинге состояния земель и ресурсов мелиоративных систем. Особое внимание следует уделять мониторингу засоленных орошаемых земель и оценке интенсивности процессов засоления и солонцевания почв с целью предотвращения их деградации [10, 11]. Необходимость мониторинга деградации засушливых земель на национальном уровне и международного сотрудничества была подчеркнута в рамках проведения саммита по целям развития тысячелетия в штаб-квартире ООН [15].

В Земельном кодексе Российской Федерации законодательно закреплён государственный мониторинг земель. Объектами мониторинга земель являются все земли в Российской Федерации. Сведения мониторинга могут быть использованы для формирования эффективной политики нейтрализации деградации земель, что особенно актуально при высокой изменчивости природно-климатических и социально-экономических условий [9].

Цель исследований: оценка интенсивности засоления орошаемых земель Алтайского края и анализ динамики процесса засоления земель.

Для достижения поставленной цели необходимо решить ряд задач:

- Оценить среднюю ежегодную скорость изменения площади сельскохозяйственных угодий, на которой проявляются процессы засоления.
- Выполнить типизацию муниципальных районов Алтайского края по степени засоления земель мелиорируемых сельскохозяйственных угодий.

Методика исследований

Материалом исследований стали данные наблюдений за солевым режимом земель на оросительных системах Алтайского края за 2013-2021 гг., предоставленные Федеральным государственным бюджетным учреждением «Управление мелиорации земель и сельскохозяйственного водоснабжения по Алтайскому краю». Также использованы данные ежегодного мониторинга, опубликованные в Государственном докладе о состоянии и использовании земель в Российской Федерации [21], сведения об орошаемых землях и техническом состоянии мелиоративных систем Мелиоративного кадастра [24], сведения о землях сельскохозяйственного назначения ежегодных выпусков Доклада о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации [22].

В Российской Федерации на всех оросительных системах действуют единые правила сбора данных о состоянии земель, проведения почвенно-солевых съемок и лабораторной обработки материала полевых исследований. Это позволяет сопоставить данные, полученные на различных оросительных системах при прочих равных условиях. Почвенно-солевые съемки проводятся не реже одного раза в 5 лет. По данным скважин ручного бурения и почвенных разрезов глубиной до 2 м определяют пространственное распределение, степень и вид засоления орошаемых почв. По степени засоления различают практически незасоленные, слабозасоленные, средnezасоленные почвы и солончаки. Тип засоления определяется в зависимости от преимущественного накопления отдельных солей натрия: хлоридное, сульфатное, сульфатно-хлоридное, хлоридно-сульфатные и карбонатное.

В период между почвенно-солевыми съемками наблюдения проводят на стационарных площадках, расположенных на участках с повышенной засоленностью почв и неглубоким залеганием грунтовых вод [25]. Отбор почв и почвогрунтов проводят в начале и конце вегетационного периода. Химический состав почв определяется по единым государственным стандартам. Определяются водородный показатель (рН), а также содержание в водной вытяжке 1:5 ионов карбоната и бикарбоната, хлорида, сульфата, содержание калия и натрия, кальция и магния, осуществляется анализ почвенных растворов.

Для оценки скорости изменения площади засоленных земель использованы методы регрессионного анализа с построением уравнений вида:

$$y = a_0 + a_1 t., \quad (2)$$

где a_0 , a_1 – оценки коэффициентов регрессии; t – номер года.

Типизация районов выполнялась методами кластерного анализа по степени засоления почвенного покрова в слое 0-1 м. Каждый район характеризовался набором из четырех количественных переменных X , соответствующих площади почв с различной степенью засоления. Набор данных для каждого года представлен 189 значениями. Площади орошаемых сельскохозяйственных угодий по районам значительно отличались: от 28 га в г. Новоалтайске до 12598 га в Немецком национальном районе. Поэтому массивы исходных данных по площадям засоленных земель были предварительно стандартизованы [20]. Для оценки засоления вычислялось отношение:

$$x_{ik} = \frac{S_{ik}}{S_{k\Sigma}}, \quad (3)$$

где k – номер района ($k = 1..27$); i – индекс, соответствующий степени засоления почвенного покрова ($i = 1$ – незасоленные, $i = 2$ – слабозасоленные, $i = 3$ – средnezасоленные, $i = 4$ – сильно и очень сильно засоленные); S_{ik} – площадь орошаемых земель k -го района, соответствующая степени засоления i ; $S_{k\Sigma}$ – общая площадь орошаемых земель k -го района.

Для проведения расчетов исходно были заданы 3 кластера: кластер 1 «Слабо- и средnezасоленные», кластер 2 «Незасоленные и слабозасоленные», кластер 3 «Практически незасоленные». Районы, в которых на орошаемых сельскохозяйственных угодьях отсутствовали засоленные почвы, сразу выделялись в отдельный кластер 4 – «Незасоленные».

Все вычисления производились в пакете STATISTICA. Уровень значимости в расчетах принят равным 0,05. Для построения карт применены ГИС-технологии.

Результаты и их обсуждение

Распределение орошаемых сельскохозяйственных угодий в Алтайском крае по степени засоления за 2013-2022 гг. приведено на рисунке 2.

Изменение площади орошаемых сельскохозяйственных угодий Алтайского края, на которых происходят процессы засоления, приведено в таблице 1.

Общая площадь орошаемых сельскохозяйственных угодий за 10 лет практически не изменилась. Площадь засоленных почв в 2013 г. составляла 5,739 тыс. га, в 2022 г. это значение составило 6,084 тыс. га. Динамика площади сильно и очень сильно засоленных земель, полученная по модели (2), приведена на рисунке 3.

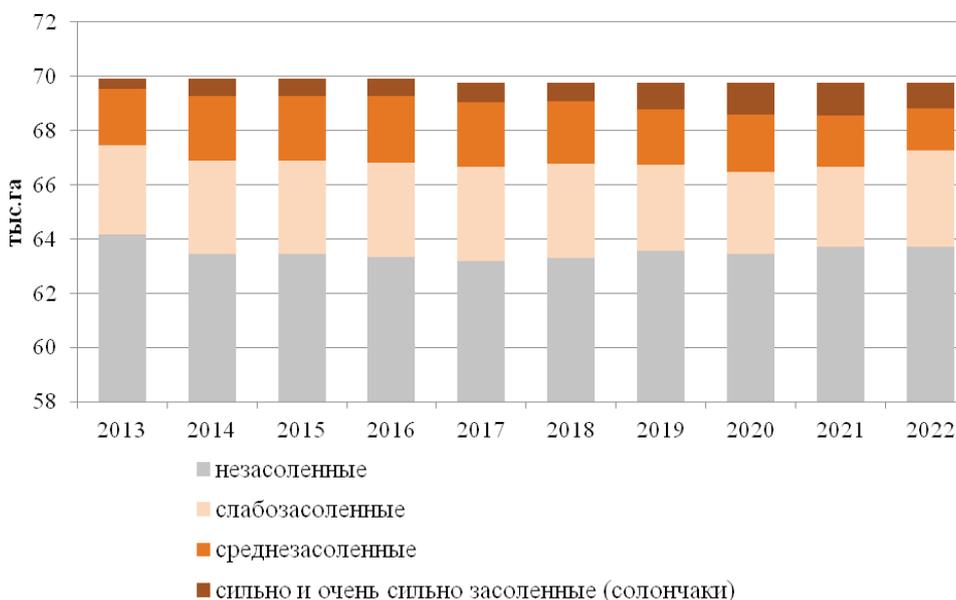


Рис. 2. Распределение земель оросительных систем по степени засоления почвенного покрова

Fig. 2. Distribution of irrigation system land by degree of soil salinity

Таблица 1

Состояние орошаемых земель Алтайского края

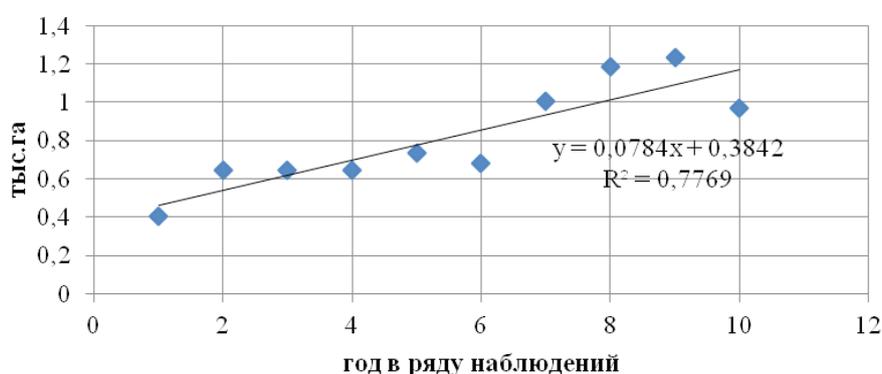
Категория	01.01.2013 г., тыс. га	01.01.2022 г., тыс. га	2022 г. к 2013 г., %
площадь орошаемых сельскохозяйственных угодий	69,924	69,784	-0,2%
Степень засоленности почв в слое 0-1 м			
- незасоленные	64,185	63,700	-0,8%
- слабозасоленные	3,278	3,552	+8,4%
- средnezасоленные	2,057	1,562	-24,1%
- сильно и очень сильно засоленные	0,404	0,970	+140,1%

Table 1

State of irrigated land in the Altai Territory

Категория	01.01.2013 (thous,ha)	01.01.2022 (thous,ha)	2022 to 2013 (%)
area of irrigated farmland	69.924	69.784	-0.2%
Degree of soil salinity in the 0-1 m layer			
- non-saline	64.185	63.700	-0.8%
- slightly saline	3.278	3.552	+8.4%
- medium saline	2.057	1.562	-24.1%
- highly and very highly saline	0.404	0.970	+140.1%

По фактическим значениям была построена модель парной линейной регрессии и выполнена проверка ее статистического качества. Площадь сильно и очень сильно засоленных почв на орошаемых массивах возрастает со скоростью 0,078 тыс. га/год. Причиной развития процессов засоления почв могут быть несоблюдение технологий поливов, неудовлетворительная работа дренажа, близкое расположение минерализованных грунтовых вод, полив минерализованной водой. Основной способ полива на оросительных системах края – дождевание, в качестве источников орошения используются поверхностные воды. При общей орошаемой площади свыше 69 тыс. га дренажом обеспечено 14,7 тыс. га, из них 98% площади имеют закрытый горизонтальный дренаж. Сравнение уровня грунтовых вод на территории оросительных систем в 2013 и 2022 гг. приведено в таблице 2.



- ◆ сильно и очень сильно засоленные (солончаки)
- Линейная (сильно и очень сильно засоленные (солончаки))

Рис. 3. Динамика площади орошаемых земель, подверженных засолению, за 2013-2022 гг.

Fig. 3. Dynamics of the area of irrigated land subject to salinisation for 2013-2022

Таблица 2

Площадь орошаемых земель с уровнем грунтовых вод, тыс. га

	менее 1,0 м	от 1 до 1,5 м	от 1,5 до 2,0 м	от 2 до 3 м	от 3 до 5 м	более 5 м
01.01.2013	-	0,257	2,603	8,328	15,567	43,069
01.01.2022	0,008	0,131	0,561	6,939	19,029	43,116
2022 к 2013	0,008	-0,126	-2,042	-1,389	3,362	0,047

Table 2

Area of irrigated land with groundwater level, thous.ha

	less than 1.0 m	1.0 to 1.5 m	1.5 to 2.0 m	2 to 3 m	3 to 5 m	more than 5 m
01.01.2013	-	0.257	2.603	8.328	15.567	43.069
01.01.2022	0.008	0.131	0.561	6.939	19.029	43.116
2022 to 2013	0.008	-0.126	-2.042	-1.389	3.362	0.047

Высота капиллярного поднятия влаги для обыкновенных и южных черноземов составляет 1.2...2,0 м, для каштановых и темно-каштановых супесчаных почв – 1,0...1,2 м. При этом гранулометрический состав для обыкновенных и южных черноземов характеризуется преобладанием фракций крупной пыли (28,4±5,6%) и ила (35,5±6,8%). Чем тяжелее гранулометрический состав, тем богаче минеральный состав, больше валовых и подвижных веществ питания растений, активнее гумусо-аккумулятивные и структурообразующие процессы, выше поглотительные способности, теплоемкость и влагоемкость, ниже водопроницаемость и воздухопроницаемость. Степень водопроницаемости почв является своеобразным естественным регулятором их адаптации к засолению.

За анализируемый период доля земель с залеганием грунтовых вод меньше 1 м в общей орошаемой площади увеличилась всего на 0.01%, с глубиной 1...1,5 м и 1,5...2 м – уменьшилась с 4,09 до 0,99%. Доля площади орошаемых земель с залеганием грунтовых вод на глубине от 3 до 5 м и более 5 м увеличилась с 84 до 89%. Возможно, засоление земель было вызвано перераспределением солевых запасов глубоких почвенных горизонтов в коренобитаемые горизонты без общего подъема грунтовых вод.

Сравнение площади орошаемых земель по минерализации грунтовых вод и минерализации оросительной воды в 2013 и 2022 гг. приведено в таблице 3.

Минерализация грунтовых вод менее 1 г/л наблюдалась на 89,3% орошаемой площади в 2013 г. В 2022 г. доля таких земель снизилась на 2,9%. Доля орошаемой площади с минерализацией грунтовых вод 1...3 г/л увеличилась на 2,8% (исходно – 10,6%). Доля площади, на которой минерализация грунтовых вод свыше 3 г/л, возросла с 0,1 до 0,2%.

Минерализация оросительной воды свыше 1 г/л в аридных зонах при отсутствии дренажа является фактором, вызывающим засоление почв. В 2013 г. 82,8% площади орошалось водой с минерализацией ниже 1 г/л, в 2022 г. доля таких площадей увеличилась на 2,1%. На 4,5% снизилась доля площади, орошаемой водой с минерализацией 1...2 г/л (с 17,2 до 12,6%). Если в 2013 г. оросительных вод с минерализацией свыше 2 г/л не было, в 2022 г. доля площади, орошаемой такими водами, составила 2,4%.

Таблица 3

Площадь земель с минерализацией оросительной воды, тыс. га

	Минерализация грунтовых вод, г/л			Минерализация оросительной воды, г/л		
	менее 1,0	от 1,0 до 3,0	более 3,0	менее 1,0	от 1,0 до 2,0	более 2,0
01.01.2013	62,441	7,438	0,045	57,907	12,017	0
01.01.2022	60,266	9,39	0,128	59,289	8,822	1,673
2022 г. к 2015 г.	-2,175	1,952	0,083	1,382	-3,195	1,673

Table 3

Area of land with irrigation water salinity, thous, ha

	Groundwater salinity, g/l			Irrigation water salinity, g/l		
	less than 1.0	1.0 to 3.0	more than 3.0	less than 1.0	1.0 to 2.0	more than 2.0
01.01.2013	62.441	7.438	0.045	57.907	12.017	0
01.01.2022	60.266	9.39	0.128	59.289	8.822	1.673
2022 to 2015	-2.175	1.952	0.083	1.382	-3.195	1.673

По данным о площадях засоленных почв на 01.01.2022 г., с использованием соотношения (3) был выполнен кластерный анализ. Кластеризация выполнялась методом k-средних, для расчетов использован программный комплекс STATISTICA. По степени засоления почв на территории Алтайского края было выделено 4 кластера, или типичные группы районов (рис. 4).

Первый кластер «Слабо- и средnezасоленные» включал в себя 2 района с орошаемой площадью 11,374 тыс. га. Средние значения в кластере: 66% – площади незасоленные; 23,2% – слабозасоленные; 6,3% – средnezасоленные. Второй кластер «Незасоленные и слабозасоленные» включал в себя 3 района с орошаемой площадью 11,633 тыс. га. Средние значения в кластере: 88,2% – площади незасоленные; 5,7% – слабозасоленные; 5,1% – средnezасоленные. Третий кластер «Практически незасоленные» включал в себя 7 районов с орошаемой площадью 31,285 тыс. га. Средние значения в кластере: 98,2% – площади незасоленные; 0,7% – слабозасоленные; 0,9% – средnezасоленные. Четвертый кластер «Незасоленные» включал в себя 15 районов с орошаемой площадью 15,632 тыс. га, на которой засоление почв в слое 0...1 м не наблюдалось.

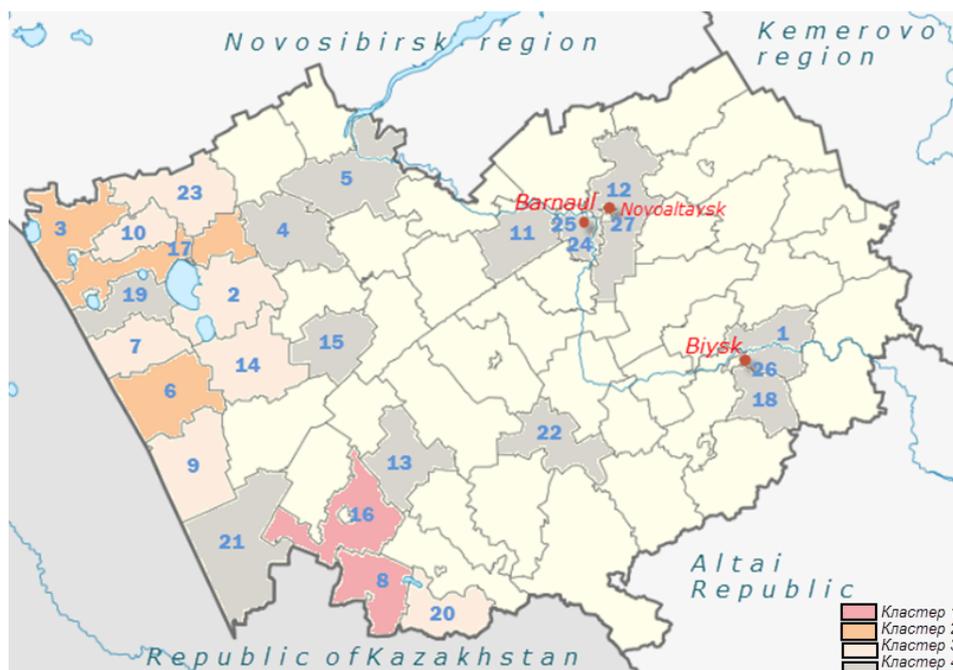


Рис. 4. Типизация районов Алтайского края по степени засоления мелиорируемых сельскохозяйственных угодий.

Условные обозначения (районы): 1- Бийский; 2 – Благовещенский; 3 – Бурлинский; 4 – Егорьевский; 5 – Каменский; 6 – Ключевской; 7 – Кулундинский; 8 – Локтевский; 9 – Михайловский; 10 – Немецкий национальный; 11 – Павловский; 12 – Первомайский; 13 – Пospelikhинский; 14 – Родинский; 15 – Романовский; 16 – Рубцовский; 17 – Славгородский; 18 – Советский; 19 – Табунский; 20 – Третьяковский; 21 – Угловский; 22 – Усть-Калманский; 23 – Хабарский; 24, 25 – г. Барнаул; 26 – г. Бийск; 27 – г. Новоалтайск

Fig. 4. Typification of the Altai Territory districts according to the degree of salinization of reclaimed agricultural land
Legend (districts): 1- Biysky; 2- Blagoveshchensky; 3- Burlinsky; 4- Egoryevsky; 5 – Kamensky; 6 – Klyuchevsky; 7 – Kulundinsky; 8 – Loktevsky; 9 – Mikhailovsky; 10 – German National; 11 – Pavlovsky; 12 – Pervomaysky; 13 – Pospelikhinsky; 14 – Rodinsky; 15 – Romanovsky; 16- Rubtsovsky; 17 – Slavgorodsky; 18 – Sovetsky; 19 – Tabunsky; 20 – Tretyakovsky; 21 – Uglovsky; 22 – Ust-Kalmansky; 23 – Khabarsky; 24, 25 – Barul; 26 – Biysk; 27 – Novoaltaisk

Выводы

В отличие от других регионов Российской Федерации на территории Алтайского края за последние 10 лет снижения площади орошаемых сельскохозяйственных угодий практически не было. Для региона характерна крайне небольшая доля площади орошаемых земель, имеющих сильную и очень сильную степень засоления в слое 0...1 м – всего 1,5% от общей площади орошаемых сельскохозяйственных угодий.

За 2013-2022 гг. отмечены негативные тенденции снижения площади незасоленных земель. Анализ динамики площади орошаемых земель по степени засоления выявил снижение доли незасоленных почв на 0,8%, средnezасоленных почв – на 24,1%, при одновременном росте слабозасоленных почв на 8,4%, сильно и очень сильно засоленных почв – практически в 1,4 раза. Средняя скорость увеличения площади сильно и очень сильно засоленных земель (солончаков), определенная по модели, составляет 0,078 тыс. га в год. Причинами этого являются повышение уровня грунтовых вод на части оросительных систем и рост минерализации оросительной воды в их пределах.

Методами кластерного анализа районы Алтайского края были сгруппированы по структуре и доле площадей сельскохозяйственных угодий, имеющих различную степень засоления. Наибольшую площадь имели 7 районов, включенных в кластер «Практически незасоленные земли», – 31,285 тыс. га. Кластер «Незасоленные земли» включал в себя 15 районов площадью 15,632 тыс. га; кластер «Незасоленные и слабозасоленные» – 3 района площадью 11,633 тыс. га; кластер «Слабо- и средnezасоленные» – 2 района с площадью орошаемых сельхозугодий 11,374 тыс. га.

Результаты исследований могут быть использованы органами государственной власти и организациями мелиоративного комплекса Алтайского края при планировании мелиоративных мероприятий по повышению качества сельскохозяйственных угодий.

Список источников

1. *Aadhityaa M., Naganna S.R., Al-Ansari N.* Irrigation Induced Salinity and Sodicity Hazards on Soil and Groundwater: An Overview of Its Causes, Impacts and Mitigation Strategies // *Agriculture (Switzerland)*. – 2021. – № 11 (10). – P. 983. doi:10.3390/agriculture11100983.
2. *Bavi A., Kashkuli H.A., Boroomand S. et al.* Evaporation Losses from Sprinkler Irrigation Systems under Various Operating Conditions // *Journal of Applied Sciences*. 2009. – 2009. – V. 9. – Pp. 597-600. doi: 10.3923/jas.2009.597.600.
3. *Bilgili A.V., Yeşilnacar İ., Akihiko K. et al.* Post-irrigation degradation of land and environmental resources in the Harran plain, southeastern Turkey // *Environ Monit Assess.* – 2018. – P. 660. doi: 10.1007/s10661-018-7019-2.
4. *Castro F.C., Santos A.M.* Salinity of the Soil and the Risk of the Desertification in the Semiarid Region // *Mercator, Fortaleza*. – 2019. – V. 19. doi: 10.4215/rm2020.e19002.
5. *Daliakopoulos I.N., Tsanis I.K., Koutroulis A. et al.* The threat of soil salinity: A European scale review // *Science of The Total Environment*. – 2016. – V. 573. – Pp. 727-739. doi: 10.1016/j.scitotenv.2016.08.177.
6. *Dechmi F., Playán E., Faci J.M. et al.* Analysis of an irrigation district in northeastern Spain: II. Irrigation evaluation, simulation and scheduling // *Agricultural Water Management*. – 2003. – V. 61, iss. 2. – Pp. 93-109. doi: 10.1016/S0378-3774(03)00021-0.
7. *Hoffman T.M., Simon T.* A National Review of Land Degradation in South Africa: The Influence of Biophysical and Socio-economic Factors // *Journal of Southern African Studies*. – 2000. – Pp. 743-758. doi: 10.1080/713683611.
8. *Krasnoyarova B.A., Orlova I.V., Plutalova T.G. et al.* Landscape-Ecological Assessment of Dry Lands of the Russian-Kazakhstan Border Zone for Sustainable Land Use // *Arid Ecosyst.* – 2019. V. 9. – Pp. 150-156. doi: 10.1134/S2079096119030065.
9. *Kust G., Andreeva O., Lobkovskiy V., Telnova N.* Uncertainties and policy challenges in implementing Land Degradation Neutrality in Russia // *Environmental Science & Policy*. – 2018. – V. 89. – Pp. 348-356. doi: 10.1016/j.envsci.2018.08.010.
10. *Mamontov V.G.* Classification and Causes of Soil Degradation by Irrigation in Russian Steppe Agrolandscape // *Advances in Understanding Soil Degradation*. – 2022. doi: 10.1007/978-3-030-85682-3_4, 10.1007/978-3-030-85682-3_4.
11. *Manickam L., Subramanian D., Khandal S. et al.* Modeling and Mapping of Salt-Affected Soils through Spectral Indices in Inland Plains of Semi-arid Agro-Ecological Region // *Journal of Indian Soc Remote Sens.* – 2021. – № 49. – Pp. 1475-1481. doi: 10.1007/s12524-021-01321-w.

References

1. *Aadhityaa M., Naganna S.R., Al-Ansari N.* Irrigation Induced Salinity and Sodicity Hazards on Soil and Groundwater: An Overview of Its Causes, Impacts and Mitigation Strategies. *Agriculture (Switzerland)*. 2021; 11 (10): 983. DOI:10.3390/agriculture11100983
2. *Bavi A., Kashkuli H.A., Boroomand S. et al.* Evaporation Losses from Sprinkler Irrigation Systems under Various Operating Conditions. *Journal of Applied Sciences*. 2009; 9: 597-600. DOI: 10.3923/jas.2009.597.600
3. *Bilgili A.V., Yeşilnacar İ., Akihiko K. et al.* Post-irrigation degradation of land and environmental resources in the Harran plain, southeastern Turkey. *Environ Monit Assess*. 2018; 660. DOI: 10.1007/s10661-018-7019-2
4. *Castro F.C., Santos A.M.* Salinity of the Soil and the Risk of the Desertification in the Semiarid Region. *Mercator, Fortaleza*. 2019; 19. DOI: 10.4215/rm2020.e19002
5. *Daliakopoulos I.N., Tsanis I.K., Koutroulis A. et al.* The threat of soil salinity: A European scale review. *Science of The Total Environment*. 2016; 573: 727-739. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.08.177
6. *Dechmi F., Playán E., Faci J.M. et al.* Analysis of an irrigation district in northeastern Spain: II. Irrigation evaluation, simulation and scheduling. *Agricultural Water Management*. 2003; 61; 2: 93-109. DOI: 10.1016/S0378-3774(03)00021-0
7. *Hoffman T.M., Simon T.* A National Review of Land Degradation in South Africa: The Influence of Biophysical and Socio-economic Factors. *Journal of Southern African Studies*. 2000: 743-758. DOI: 10.1080/713683611
8. *Krasnoyarova B.A., Orlova I.V., Plutalova T.G. et al.* Landscape-Ecological Assessment of Dry Lands of the Russian-Kazakhstan Border Zone for Sustainable Land Use. *Arid Ecosyst*. 2019; 9: 150-156. DOI: 10.1134/S2079096119030065
9. *Kust G., Andreeva O., Lobkovskiy V., Telnova N.* Uncertainties and policy challenges in implementing Land Degradation Neutrality in Russia. *Environmental Science & Policy*. 2018; 89: 348-356. DOI: 10.1016/j.envsci.2018.08.010
10. *Mamontov V.G.* Classification and Causes of Soil Degradation by Irrigation in Russian Steppe Agrolandscape. *Advances in Understanding Soil Degradation*. 2022. DOI: 10.1007/978-3-030-85682-3_4, 10.1007/978-3-030-85682-3_4
11. *Manickam L., Subramanian D., Khandal S. et al.* Modeling and Mapping of Salt-Affected Soils through Spectral Indices in Inland Plains of Semi-arid Agro-Ecological Region. *Journal of Indian Soc Remote Sens*. 2021; 49: 1475-1481. DOI: 10.1007/s12524-021-01321-w

12. *Pichu Rengasamy*. World salinization with emphasis on Australia // *Journal of Experimental Botany*. – 2006. – V. 57, iss. 5. – Pp. 1017-1023. doi: 10.1093/jxb/erj108.
13. *Qureshi A.S., McCornick P.G., Qadir M. and Aslam Z.* Managing salinity and waterlogging in the Indus Basin of Pakistan // *Agricultural Water Management*. – 2007. – V. 95, iss. 1. – Pp. 1-10. doi: 10.1016/j.agwat.2007.09.014.
14. *Schultz B., De Wrachien D.* Irrigation and drainage systems research and development in the 21st century // *Irrig. and Drain.* – 2002. – V. 51. – Pp. 311-327. doi: 10.1002/ird.67
15. *Shabbir A. Shahid, Abdullah Al-Shankiti.* Sustainable food production in marginal lands: Case of GDLA member countries // *International Soil and Water Conservation Research*. – 2013. – V. 1, iss. 1. – Pp. 24-38. doi: 10.1016/S2095-6339(15)30047-2.
16. *Snezhko V.L., Benin D.M.* Dynamics of the Condition of Reclaimed Agricultural Lands in the Russian Federation // *Land*. – 2021. – V. 10. – P. 1288. doi: 10.3390/land10121288.
17. *Stoyashcheva N.V., Rybkina I.D.* Water resources of the Ob-Irtysh river basin and their use // *Water Resources*. – 2014. – V. 41. – Pp. 1-7. doi: 10.1134/S0097807814010102.
18. World Meteorological Organization (WMO) and Global Water Partnership (GWP) // *Handbook of Drought Indicators and Indices* (M. Svoboda and B.A. Fuchs). Integrated Drought Management Programme (IDMP), Integrated Drought Management Tools and Guidelines. – Geneva – 2016. – Series 2. – URL: https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=3192.
19. Алтайский край в цифрах. 2017-2021: Краткий статистический сборник / Управление Федеральной службы государственной статистики по Алтайскому краю и Республике Алтай. – Барнаул, 2022. – 188 с. – URL: <https://akstat.gks.ru/storage/mediabank/10030.pdf>.
20. *Benin D.M., Snezhko V.L.* Оценка состояния земель мелиоративных систем методами кластерного анализа // *Вестник Евразийской науки*. – 2019. – № 4. – URL: <https://esj.today/PDF/51SAVN419.pdf?ysclid=lfgz8mrwxc937111492>.
21. Государственный (национальный) доклад о состоянии и использовании земель в Российской Федерации в 2020 году. – Москва: Росреестр, 2021. – 197 с. – URL: <https://rosreestr.gov.ru/activity/gosudarstvennoe-upravlenie-v-sfere-ispolzovaniya-i-okhrany-zemel/gosudarstvennyu-natsionalnyu-doklad-o-sostoyanii-i-ispolzovanii-zemel-rossiyskoy-federatsii/> (In Rus.)
22. Доклад о состоянии и использовании земель сельскохозяйственного назначения Российской Федерации в 2020 году. – М.: ФГБНУ «Росинформагротех», 2022. – 384 с. – URL: https://mxcac.ru/monitoring-zemel/state_land/ (In Rus.)
23. *Lokteva Zh.V., Samoylova G.S. et al.* Алтайский край // *Большая российская энциклопедия*. – URL: <https://bigenc.ru/geography/text/5214957> (In Rus.)
24. Мелиоративный комплекс Российской Федерации: Информационное издание. – Москва: ФГБНУ «Росинформагротех». – URL: https://rosinformagrotech.ru/index.php?option=com_attachments&task=download&id=569 (In Rus.)
25. *Pankova E.I., Konyushkova M.V., Gorokhova I.N.* О проблеме оценки засоленности почв и методике крупномасштабного цифрового картографирования засоленных почв // *Экосистемы: экология и динамика*. – 2017. – Т. 1, № 1. – С. 26-54. (In Rus.)
12. *Pichu Rengasamy*. World Salinisation with emphasis on Australia. *Journal of Experimental Botany*. 2006; 57; 5: 1017-1023. DOI: 10.1093/jxb/erj108
13. *Qureshi A.S., McCornick P.G., Qadir M. and Aslam Z.* Managing salinity and waterlogging in the Indus Basin of Pakistan. *Agricultural Water Management*. 2007; 95; 1: 1-10. DOI: 10.1016/j.agwat.2007.09.014
14. *Schultz B., De Wrachien D.* Irrigation and drainage systems research and development in the 21st century. *Irrig. and Drain*. 2002; 51: 311-327. DOI: 10.1002/ird.67
15. *Shabbir A. Shahid, Abdullah Al-Shankiti.* Sustainable food production in marginal lands: Case of GDLA member countries. *International Soil and Water Conservation Research*. 2013; 1; 1: 24-38. DOI: 10.1016/S2095-6339(15)30047-2
16. *Snezhko V.L., Benin D.M.* Dynamics of the Condition of Reclaimed Agricultural Lands in the Russian Federation. *Land*. 2021; 10: 1288. DOI: 10.3390/land10121288
17. *Stoyashcheva N.V., Rybkina I.D.* Water resources of the Ob-Irtysh river basin and their use. *Water Resources*. 2014; 41: 1-7. DOI: 10.1134/S0097807814010102
18. World Meteorological Organization (WMO) and Global Water Partnership (GWP). *Handbook of Drought Indicators and Indices* (M. Svoboda and B.A. Fuchs). Integrated Drought Management Programme (IDMP), Integrated Drought Management Tools and Guidelines. Geneva, 2016: 2. URL: https://library.wmo.int/doc_num.php?explnum_id=3192
19. The Altai Territory in figures. 2017-2021: Brief statistical digest. Department of the Federal State Statistics Service for The Altai Territory and the Republic of Altai. Barnaul, 2022: 188. URL: <https://akstat.gks.ru/storage/mediabank/10030.pdf> (In Rus.)
20. *Benin D.M., Snezhko V.L.* Estimation of the state of land reclamation systems by methods of cluster analysis. *Vestnik Yevraziyskoy nauki*. 2019; 4. URL: <https://esj.today/PDF/51SAVN419.pdf?ysclid=lfgz8mrwxc937111492> (In Rus.)
21. State (National) Report on the State and Use of Land in the Russian Federation in 2020. Moscow: Rosreestr, 2021: 197. URL: <https://rosreestr.gov.ru/activity/gosudarstvennoe-upravlenie-v-sfere-ispolzovaniya-i-okhrany-zemel/gosudarstvennyu-natsionalnyu-doklad-o-sostoyanii-i-ispolzovanii-zemel-rossiyskoy-federatsii/> (In Rus.)
22. Report on the State and Use of Agricultural Land in the Russian Federation in 2020. M.: FGBNU “Rosinformagrotekh”, 2022: 384. URL: https://mxcac.ru/monitoring-zemel/state_land/ (In Rus.)
23. *Lokteva Zh.V., Samoylova G.S. et al.* The Altai Territory. *Bol'shaya rossiyskaya entsiklopediya*. URL: <https://bigenc.ru/geography/text/5214957> (In Rus.)
24. Land reclamation complex of the Russian Federation: Information publication. Moscow: FGBNU “Rosinformagrotekh”. URL: https://rosinformagrotech.ru/index.php?option=com_attachments&task=download&id=569 (In Rus.)
25. *Pankova E.I., Konyushkova M.V., Gorokhova I.N.* On the problem of assessing soil salinity and the methodology for large-scale digital mapping of saline soils. *Ekosistemy: ekologiya i dinamika*. 2017; 1; 1: 26-54. (In Rus.)

26. Природно-мелиоративная оценка земель в Алтайском крае / АН СССР, Сибирское отделение, Институт географии; Под ред.: Ю.И. Винокуров, Ю.М. Цимбалей, Т.А. Пудовкина и др. – Иркутск, 1988. – 140 с.

27. Часовских В.П., Давыдов А.С. Состояние мелиоративной отрасли в Алтайском крае // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. – 2011. – № 11 (85). – С. 33-35. – URL: https://www.asau.ru/vestnik/2011/11/Agroecology_Chasovskikh.pdf/.

Информация об авторах

Вера Леонидовна Снежко, заведующий кафедрой систем автоматизированного проектирования и инженерных расчетов, д-р техн. наук, профессор, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: vlsnejko@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0002-3968-0563.

Дмитрий Михайлович Бенин, доцент кафедры сельскохозяйственного водоснабжения, водоотведения, насосов и насосных станций, канд. техн. наук, доцент, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 125500, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: dbenin@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0003-1265-4071.

Надежда Владимировна Гавриловская, доцент кафедры систем автоматизированного проектирования и инженерных расчетов, канд. техн. наук, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127550, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: gavrilovskayanv@rgau-msha.ru; orcid: 0000-0001-5060-7837.

Статья поступила в редакцию 26.11.2022
Одобрена после рецензирования 18.01.2023
Принята к публикации 31.08.2023

26. Yu.I. Vinokurov Yu.M. Tsimbaley, T.A. Pudovkina et al. Natural reclamation land assessment in the Altai Territory. AN SSSR, Sibirskoe otделение, Institut geografii. Irkutsk. 1988: 140. (In Rus.)

27. Chasovskikh V.P., Davydov A.S. The state of the reclamation industry in the Altai Territory. Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta. 2011; 11 (85): 33-35. URL: https://www.asau.ru/vestnik/2011/11/Agroecology_Chasovskikh.pdf/ (In Rus.)

About authors

Vera L. Snezhko, Dsc (Eng), Professor, Head of the Department of Computer-Aided Design and Engineering Calculations, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: vlsnejko@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0002-3968-0563.

Dmitrii M. Benin, CSc (Eng), Associate Professor, Associate Professor of the Department of Agricultural Water Supply, Sanitation, Pumps and Pumping Stations, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: dbenin@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0003-1265-4071.

Nadezhda V. Gavrilovskaya, CSc (Eng) Associate Professor, Associate Professor of the Department of Computer-Aided Design and Engineering Calculations, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: gavrilovskayanv@rgau-msha.ru, orcid: 0000-0001-5060-7837.

The article was submitted to the editorial office 26 Nov 2022
Approved after reviewing 18 Jan 2023
Accepted for publication 31 Aug 2023

ЭКОЛОГИЯ, ПОЧВОВЕДЕНИЕ, ЗЕМЛЕУСТРОЙСТВО, КАДАСТР И МОНИТОРИНГ ЗЕМЕЛЬ

Оригинальная научная статья
УДК 633.853.483:633.11:632.4(470.311)
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-118-127



Экологическая характеристика микотоксина Альтерналиол в зеленой массе яровой пшеницы и горчицы белой в условиях Московского региона

Людмила Владимировна Мосина, Павел Феликсович Васильков

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Васильков Павел Феликсович, p.f.vasilkov@yandex.ru

Аннотация. В статье представлены результаты изучения влияния агроэкологических факторов на содержание микотоксинов в зеленой массе культуры горчицы белой (*Sinapis alba*) и яровой пшеницы сорта Любава (*Triticum aestivum* L.). Исследование проводили на опытном поле «Южное» экологического стационара РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева с использованием химических и микробиологических методов. Агроэкологические факторы оценивали по следующим параметрам: содержание гумуса; кислотность почвы; содержание фосфора, калия и свинца. Для установления содержания микотоксинов в вегетативной массе культур горчицы белой и яровой пшеницы (по фазам развития) применяли иммуноферментный метод. В итоге, в период середины созревания сельскохозяйственных культур, зафиксирована самая высокая зараженность культур микотоксином, превышающая средний уровень загрязнения в 8-11 раз у культуры пшеницы, и в 4-5 раз – у горчицы белой. Установлена наибольшая обратная корреляционная связь содержания альтерналиола в изученных сельскохозяйственных культурах с показателем температуры почвы верхнего слоя гумусового горизонта 0-5 см, что дает основание для более детального изучения действия данного экологического фактора

Ключевые слова: микотоксины, зеленая масса, пшеница яровая, горчица белая, загрязнение окружающей среды Московского региона, иммуноферментный метод, альтерналиол, альтерналиоз, почвенно-экологическая характеристика экологического стационара РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, корреляционный анализ.

Для цитирования. Мосина Л.В., Васильков П.Ф. Экологическая характеристика микотоксина Альтерналиол в зеленой массе яровой пшеницы и горчицы белой, произрастающих в условиях Московского региона // Тимирязевский биологический журнал. – 2023. – № 2. – С. 118-127. <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-118-127>

© Мосина Л.В., Васильков П.Ф., 2023

Original article
doi: 10.26897/2949-4710-2023-2-118-127



Ecological characterisation of the mycotoxin Alternariol in the green mass of spring wheat and white mustard under the conditions of the Moscow region

Lyudmila V. Mosina, Pavel F. Vasil'kov

ECOLOGY, SOIL SCIENCE, LAND MANAGEMENT, LAND CADASTRE AND LAND MONITORING

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

Corresponding author: Pavel F. Vasil'kov, e-mail: p.f.vasilkov@yandex.ru

Abstract. The article presents the results of the study of the influence of agro-ecological factors on the content of mycotoxins in the green mass of white mustard (*Sinapis alba*) and the spring wheat variety Lyubava (*Triticum aestivum* L.). The study was conducted at the experimental field “Yuzhnoe” of the Ecological Station of the Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy using chemical and microbiological methods. Agro-ecological factors were evaluated by the following parameters: humus content, soil acidity, phosphorus, potassium and lead content. The immunoenzyme method was used to determine the content of mycotoxins in the vegetative mass of white mustard and spring wheat (according to development stages). As a result, the highest levels of mycotoxin contamination were found in the mid-ripe stage of the crops, exceeding the average level of contamination by 8-11 times in wheat and 4-5 times in white mustard. The highest inverse correlation was found between the Alternariol content in the studied crops and the soil temperature of the upper layer of the humus horizon of 0-5 cm. This fact justifies a more detailed study of the effect of this environmental factor.

Key words: mycotoxins, green mass, spring wheat, white mustard, environmental pollution of the Moscow region, immunoenzyme method, Alternariol, Alternaria, soil-ecological characteristics of the Ecological Station of the Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, correlation analysis.

For citation. Mosina L.V., Vasil'kov P.F. Ecological characterisation of the mycotoxin Alternariol in the green mass of spring wheat and white mustard under the conditions of the Moscow region. Timiryazev Biological Journal. 2023; 2: 118-127. (In Rus.) <http://dx.doi.org/10.26897/2949-4710-2023-2-118-127>

Введение

В условиях загрязнения окружающей среды, ставшего глобальной экологической проблемой, особенно уязвимой является почва, которая превратилась в «депо» токсикантов. Это делает проблематичной получение экологически безопасной продукции, а следовательно, проблематичным и влияние на здоровье человека.

Опасность загрязнения возрастает на фоне снижения естественных механизмов защиты, то есть снижения содержания гумуса в почве, увеличения кислотности почвы, ее уплотнения, снижения биоразнообразия и др. В этих условиях происходят существенные изменения в биологической компоненте почвы – в частности, в микробном ценозе. На фоне снижения биологической активности почвы изменяется структура микробного ценоза в сторону возрастания доли микроскопических грибов, активность которых усиливается в результате изменения характера метаболизма, позволяющего сохранять функционирование данной группы организмов за счет продуцирования токсичных веществ – микотоксинов, вызывающих тяжелые заболевания человека и сельскохозяйственных животных [7].

Одним из примеров являются микотоксины, образуемые грибами рода альтернария (*Alternaria*). Практически все штаммы альтернарии образуют ядовитые вещества, относящиеся к виду наземно-воздушных (или листо-стеблевых). Эти патогены заражают зерновые (ежегодно поражается более 60% зерна), а также томаты, цитрусовые, яблоки, картофель и продукты их переработки [12, 13]. Метаболиты, образуемые патогенами, способны вызывать мутации генов в культивируемых клетках человека и животных и разрывы ДНК [11, 14], а также рак пищевода [14]. Они производят более десятка опасных токсинов, в том числе альтернариол, тенеазоновую кислоту и др. Образующие альтернарией микотоксины изучены слабо и в зерне, и зернопродуктах в РФ не определяются [2, 15, 16].

У пшеницы грибы из рода *Alternaria* вызывают инфекционное заболевание растений, именуемое как альтернариоз, который проявляется на посевах зерновых культур в виде темных пятен на колосковых чешуйках (рис. 1) в период цветения растений и молочной спелости зерна. Проникновение инфекции *Alternaria* в ткани колосковых чешуй происходит в фазу колошения, а когда начинается формирование зерна, инфекция начинает проникать и в зерно.

У горчицы белой грибы из рода *Alternaria* также вызывают альтернариоз (или черную пятнистость), который проявляется на стеблях в виде продолговатых бурых пятен. На листьях пятна являются округлыми или угловатыми. Пораженные листья засыхают, скручиваются, стручки растрескиваются: две створки и срединная пластинка образуют характерный «трезубец» – симптом альтернариоза. Распространяясь, мицелий гриба как местно, так и диффузно, пронизывает створки стручка и заражает семена. Они становятся тусклыми, шуплыми, недоразвитыми и теряют всхожесть.

Опасность микотоксинового загрязнения имеет широкое распространение [5, 8]. Например, в Гонконге и Тайланде около 80% образцов арахиса и 50% риса, кукурузы, бобов и других семян поражены плесенью, причем содержание афлатоксинов в арахисовом шроте составляет 85% [8].

Опасность микотоксинов, ставшая глобальной экологической проблемой, существенно зависит от ряда экологических факторов, среди которых особую роль играют почва и ее экологические свойства [7].

Между тем изученность этого вопроса является крайне слабой. В этой связи **цель нашей работы** – изучение микологического состояния культур пшеницы яровой мягкой сорта Любава (*Triticum aestivum* L.) и горчицы белой (*Sinapis alba*) в условиях Московского региона.

Методика исследований

Исследования проводили на опытном поле Южное (рис. 2), которое является экспериментальным участком экологического стационара РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Участок находится в ведении лаборатории агроэкологического мониторинга кафедры экологии.



Рис. 1. Альтернариоз пшеницы [10]
Fig. 1. Alternaria of wheat [10]

Количественный и качественный состав микотоксинов анализировали в вегетативной массе изучаемых культур, отобранных по фазам развития, на содержание альтернариола (АОЛ).

Посев культур производился 15 мая 2021 г., начало цветения – 1 июля 2021 г. Начало отбора проводилось 2 июля 2021 г., и последующие отборы происходили каждые две недели, после фазы цветения.

Для анализа было отобрано по 100 образцов пшеницы яровой мягкой сорта Любава и горчицы белой, из которых было составлено по 20 смешанных образцов. В них иммуноферментным методом [7] определяли содержание микотоксинов в динамике, начиная фазой цветения и заканчивая сбором урожая данных сельскохозяйственных культур.

Изучение почвенно-экологической характеристики территории, на которой прозростали изучаемые культуры, проводили по следующим параметрам: гумус – по Тюрину в модификации ЦИНАО по ГОСТ 26213-91; подвижные фосфор (P_2O_5) и калий (K_2O) – по Кирсанову в модификации ЦИНАО по ГОСТ 26207-91; рН (солевой) (потенциометрический) – в модификации ЦИНАО по ГОСТ 26483-85. Загрязнение Рb определяли по общему содержанию (валовое содержание) и наличию подвижных форм (вытяжка CH_3COONH_4) атомно-абсорбционным методом [1]. Принимая во внимание значимость температурного фактора, влияющего на рост грибов и образование токсинов, изучали температуру почвы почвенным термометром на разной глубине верхнего гумусового горизонта: 0-5 см и 0-10 см в разное время суток (полдень, полночь). Все исследования проводили по фазам развития изучаемых сельскохозяйственных культур в 4-кратной повторности, за исключением содержания микотоксина. Изучение содержания микотоксина проводили в 3-кратной повторности и приводили к среднеарифметическому значению из 3 показателей.

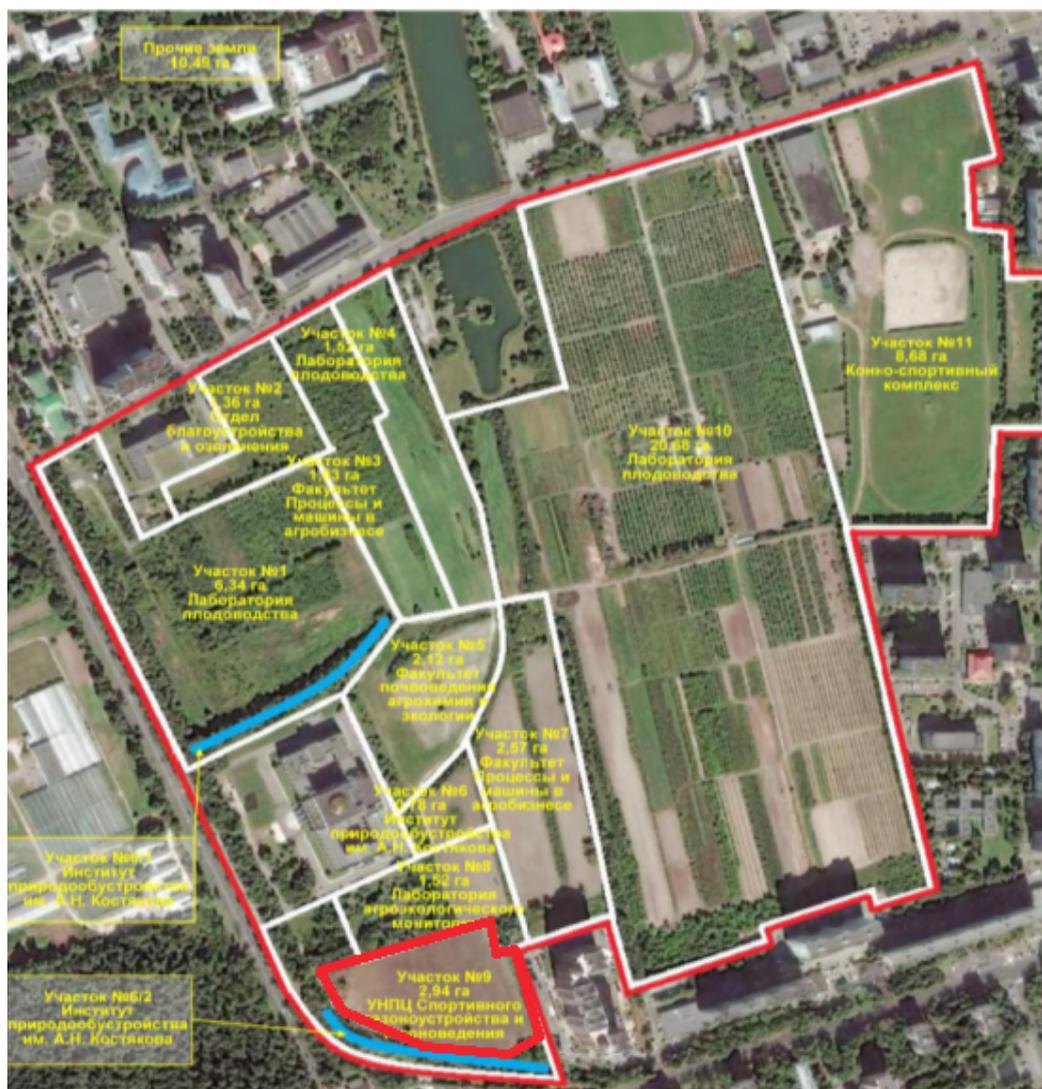


Рис. 2. Опытное поле Южное РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева
Fig. 2. Experimental Field “Yuzhnoe” of the Russian State Agrarian University –
 Moscow Timiryazev Agricultural Academy

Результаты и их обсуждение

Температура почвы в разное время суток и на разной глубине колебалась по фазам вегетации растений (табл. 1).

Температура почвы полуденного времени за период наблюдения колебалась в широких пределах: от $10,6 \pm 0,9$ до $20,3 \pm 1,8$ °С. Минимальное значение температуры отмечалось в конце и середине вегетационного периода (30.08 и 16.07), что, вероятно, обусловлено сильными дождями в этот период. В ночное время колебание температуры носило более сглаженный характер и составляло от $12,3 \pm 1,1$ до $20,3 \pm 1,9$ °С. Поверхность почвы характеризовалась также существенными температурными изменениями и колебалась от $16,2 \pm 1,5$ до $26,3 \pm 2,5$ °С.

На разной глубине прогреваемость почвы примерно была одинаковой, и температура составляла от $17,1 \pm 1,6$ - $18,9 \pm 1,7$ до $24,1 \pm 2,3$ - $25,3 \pm 2,3$ °С. Минимальное значение отмечалось к концу периода вегетации (16.08 и 30.08), максимальное – 16.07. Благоприятная температура для развития плесеней находится в пределах от 15 до 30°С с оптимумом при 20-25°С.

Содержание органического вещества в почве на исследуемой территории составляет $7,81 \pm 0,11$, что свидетельствует о повышенном содержании гумуса в дерново-подзолистой почве (а это свидетельствует о внесении органических удобрений ранее).

Степень кислотности почвы составляет $6,75 \pm 0,9$, то есть почва имеет нейтральную степень кислотности.

Обеспеченность подвижным фосфором составляет $893,7 \pm 80,1$ мг/кг, обменным калием – $569,3 \pm 51,4$ мг/кг, что относится к группе с очень высокой обеспеченностью (по Кирсанову).

В качестве загрязнителя изучали содержание Рb – наиболее приоритетного тяжелого металла (ТМ) городских почв как одного из токсичных тяжелых металлов, вызывающих заболевания человека и сельскохозяйственных животных [6]. Всемирная организация здравоохранения (ВОЗ) назвала свинец одним из 10 химических элементов, вызывающих основную озабоченность в области общественного здравоохранения. По оценкам ВОЗ, воздействие Рb вызывает 143000 смертей в год [3].

Таблица 1

Температура почвы по срокам отбора

Дата отбора	t °С в почве				
	Полдень	Полночь	На поверхности (средняя)	На глубине, см	
				0-5	0-10
2.07	19,1±1,7	18,4± 1,3	21±1,9	20,8±1,9	20,8±1,9
16.07	14,5±1,3	20,3±1,9	26,3± 2,5	25,3±2,4	24,1±2,3
30.07	20,3±1,8	17,2±1,6	22,3±2,1	20,6±1,9	20,6±1,9
16.08	17,6±1,6	19,3±1,8	17,8±1,6	17,6±1,6	18,9±1,7
30.08	10,6±0,9	12,3±1,1	16,2±1,5	17,1±1,6	18,9±1,7

Table 1

Soil temperature by sampling time

Date of sampling	t °С in soil				
	Noon	Midnight	On the surface (average)	At depth, cm	
				0-5	0-10
2.07	19.1±1.7	18.4± 1.3	21±1.9	20.8±1.9	20.8±1.9
16.07	14.5±1.3	20.3±1.9	26.3± 2.5	25.3±2.4	24.1±2.3
30.07	20.3±1.8	17.2±1.6	22.3±2.1	20.6±1.9	20.6±1.9
16.08	17.6±1.6	19.3±1.8	17.8±1.6	17.6±1.6	18.9±1.7
30.08	10.6±0.9	12.3±1.1	16.2±1.5	17.1±1.6	18.9±1.7

Пестрота почвенного покрова отражена и в уровне загрязнения свинцом, концентрация которого колеблется от 14,31 до 16,1 мг/кг (рис. 3), что примерно в 1,5 раза выше кларкового (среднего содержания элемента в земной коре) содержания данного элемента (10 мг/кг).

Достаточно высокая дифференциация содержания свинца в верхнем плодородном слое почвы характерна для легколетучего свинца, поступления этого элемента в легкорастворимой форме – например, в виде оксидов с аэрозолями, выделяющихся в результате сгорания газов, бензина и т.д. или поступающих в форме легкорастворимых солей (карбонатов, гидросульфатов и т.д., с известью и удобрениями [9], что отражает воздействие антропогенного загрязнения. Однако данное содержание свинца не превышает значения его предельно допустимой концентрации (ПДК) (32 мг/кг), что, возможно, объясняется защитной ролью зеленых насаждений, произрастающих вдоль границ опытного поля.

Если валовое содержание Pb не превышает значения ПДК, то вызывает вопрос достаточно высокое содержание его подвижных форм, концентрация которых колеблется от 10,15 до 13,72 мг/кг, что превышает значение ориентировочно допустимой концентрации (ОДК) (6 мг/кг) в 1,5-2,17 раза. При этом доля подвижных форм Pb составляет 69,29-86,57% (рис. 4), что, вероятно, может быть обусловлено особенностью экологического состояния исследуемой территории: высоким содержанием гумуса ($7,81 \pm 0,11$ мг/кг), нейтральной реакцией среды (рН $6,75 \pm 0,9$), а также высоким содержанием подвижного P_2O_5 ($893,7 \pm 80,1$) и обменного K_2O ($569,3 \pm 51,4$).

На рисунке 5 представлена диаграмма с содержанием альтернариола в пшенице мягкой.

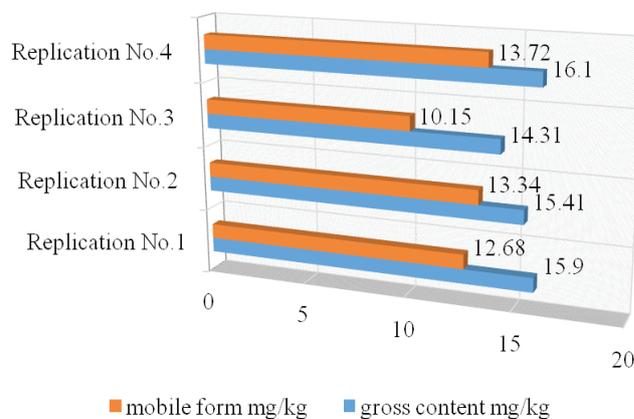
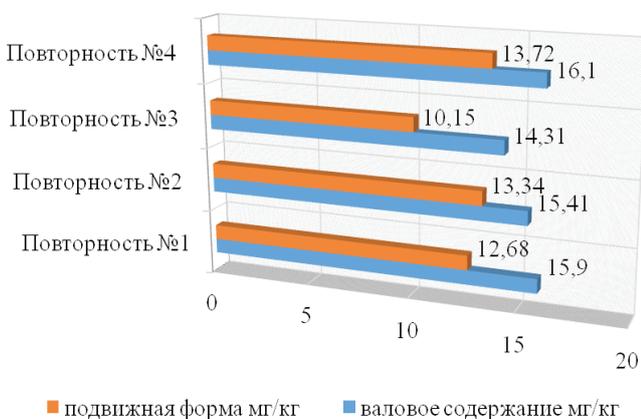


Рис. 3. Соотношение в почве свинца в виде валового содержания, мг/кг, и подвижной формы, мг/кг

Fig. 3. Ratio of lead in soil as gross content, mg/kg, and mobile form, mg/kg

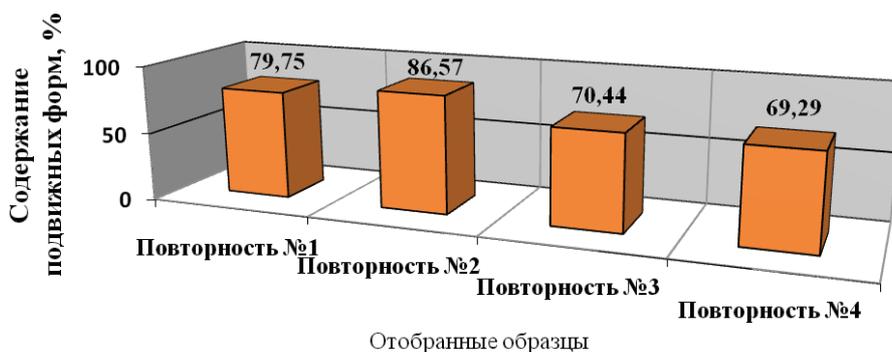


Рис. 4. Содержание подвижной формы Pb, %

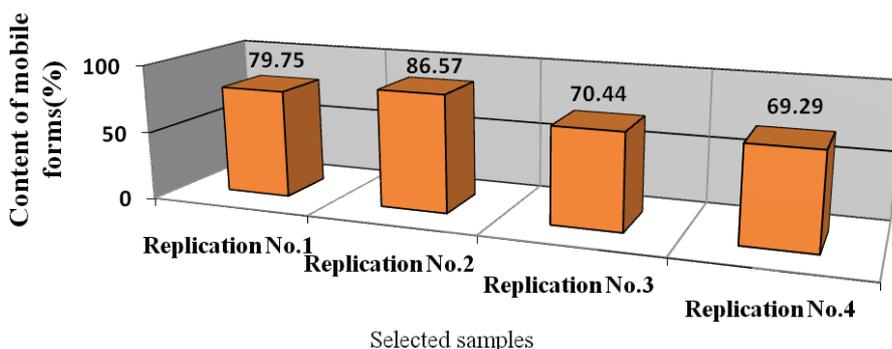


Fig. 4. Content of the mobile form Pb, %

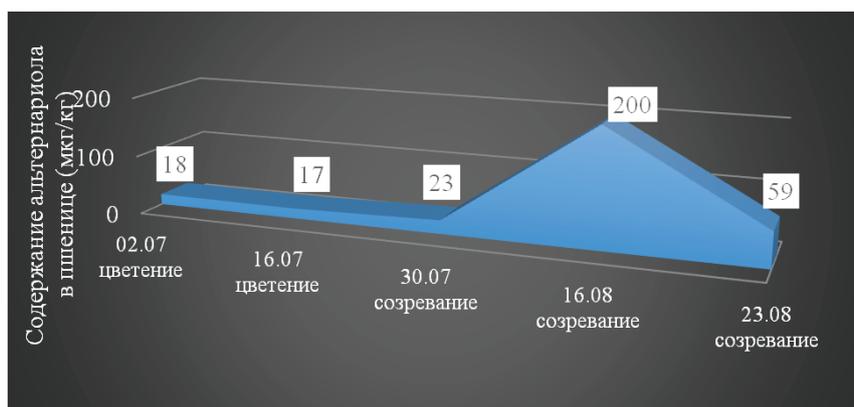


Рис. 5. Содержание альтернариола в динамике по фазам развития в пшенице мягкой

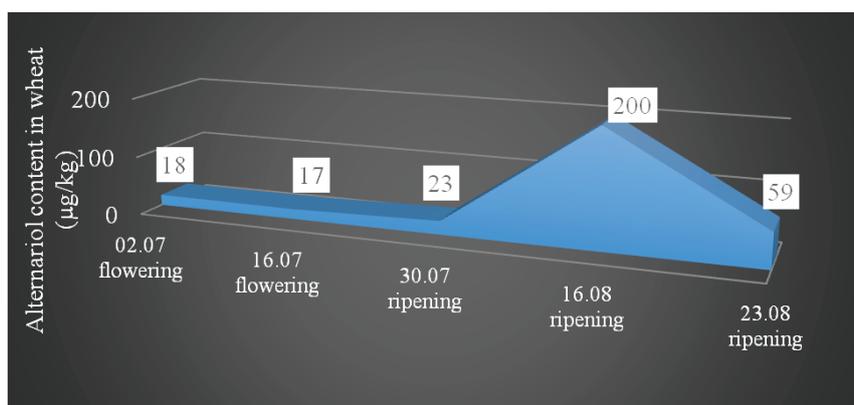


Fig. 5. Alternariol content in dynamics by development phases in soft wheat

Содержание альтернариола в пшенице колеблется от 17 до 200 мкг/кг в зависимости от фазы развития исследуемой культуры. Как общая тенденция, отмечается рост заражения культуры пшеницы по мере ее созревания. Минимальные значения (18 и 17 мкг/кг) установлены для фазы цветения (соответственно 02.07-16.07), максимальные (23-200 мкг/кг) – для стадии созревания (30.07-23.08). При этом различия отмечены для каждого периода вегетации. В период цветения, который характеризуется низким содержанием микотоксина, зафиксирована наиболее высокая концентрация альтернариола – 18 мкг/кг. В начальный период цветения (02.07) концентрация альтернариола ниже содержания в более поздний срок (17 мкг/кг 16.07), что, возможно, связано с выпавшими в этот период атмосферными осадками.

Период созревания пшеницы характеризовался исключительно сложной динамикой содержания АОЛ, пик которого (200 мкг/кг) приходился на средний срок созревания – 16.08. Данный период характеризовался не столь значительной прогреваемостью почвы – всего $17,6 \pm 1,6$ в полдень и $17,6 \pm 1,6$ и $18,9 \pm 1,7$ верхнего 05 см и 0-10 см пахотного горизонта. Возможно, в этот период более значимыми выступали другие экологические факторы, что требует дополнительного исследования. А использование вегетативной массы пшеницы в этот период, например, для корма скота, может представлять определенную опасность. Снижение же концентрации АОЛ к концу вегетации, по мере созревания пшеницы (59 мкг/кг) (30.08), возможно, обусловлено снижением температуры в полуденные и полные часы (до $10,6 \pm 0,9$ и $12,3 \pm 1,1$ град.).

На рисунке 6 представлена диаграмма с содержанием альтернариола в горчице белой.

Содержание АОЛ в горчице белой также обнаружено во все фазы развития и колеблется от 21 до 117,7 мкг/кг. Однако динамика аккумуляции данного токсина по фазам вегетации горчицы белой отличается от динамики в пшенице. В отличие от культуры пшеницы в горчице белой содержание АОЛ снижается с начала цветения до начала созревания с 29 до 21 мкг/кг. В середине созревания, как и в культуре пшеницы, отмечается максимальное его содержание, пик концентрации – 117,7 мкг/кг. В более поздний период созревания (23.08) содержание АОЛ резко снижается до 71 мкг/кг. Снижение содержания микотоксинов, вероятно, связано со снижением влажности растений по мере созревания, что лимитирует развитие альтернарии.

Значение температурного фактора в аккумуляции АОЛ, мкг/кг, пшеницей и горчицей в процессе вегетации отражено в таблице 2. Коэффициент корреляции Пирсона для всех 5 вариантов при $p < 0,05$ составил 0,878.

В результате корреляционного анализа выявлено, что между показателями температурой почвы, С°, в разные сроки и на разной глубине и накоплением АОЛ, мкг/кг, в пшенице и горчице белой значимая корреляционная связь не обнаружена. Однако можно отметить наибольшую обратную корреляционную связь содержания АОЛ в пшенице и горчице с показателем температуры почвы верхнего 0-5 см слоя гумусового горизонта.

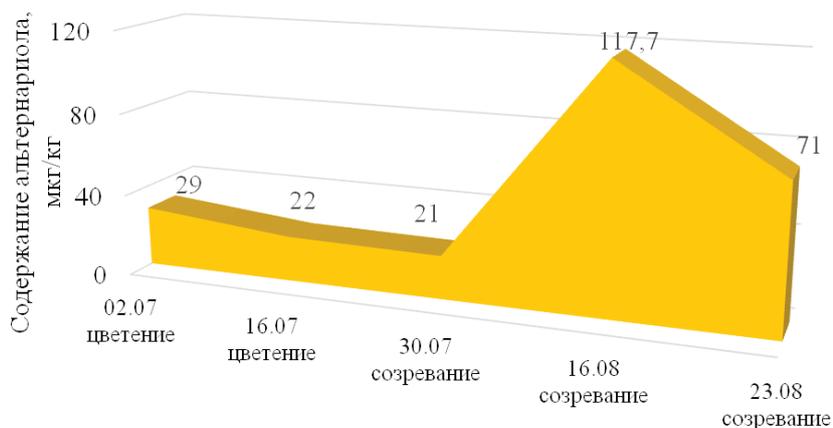


Рис. 6. Содержание альтернариола в динамике по фазам развития в горчице белой

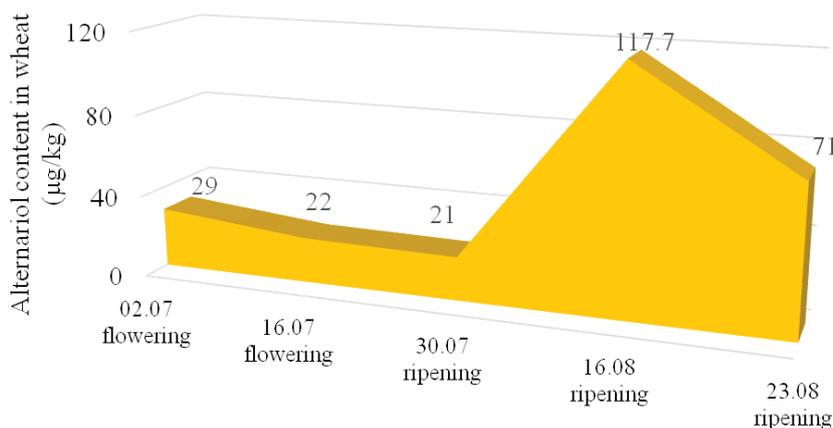


Fig. 6. Alternariol content in dynamics by developmental phases in white mustard

Таблица 2

Результат корреляционного анализа влияния содержания АОЛ, мкг/кг, в пшенице и горчице белой в зависимости от температурного фактора почвы

Дата отбора	Температура, С°, в почве					Сод. АОЛ, мкг/кг
	В полдень	В полночь	На поверхности	На глубине 0-5 см	На глубине 0-10 см	
2.07	19,3±1,7	18,2±1,3	21,5±1,9	20,9±1,9	21,0±1,9	18
16.07	14,3±1,3	20,10±1,9	26,4±2,5	25,2±2,4	24,0±2,3	17
20.07	20,3±1,8	17,60±1,6	22,3±2,1	20,4±1,9	20,5±1,9	23
16.08	17,4±1,6	19,10±1,8	17,9±1,6	17,4±1,6	18,8±1,7	200
23.08	10,5±0,9	12,50±1,1	16,4±1,5	17,8±1,6	18,5±1,7	59
Значимые коэффициенты корреляции с содержанием АОЛ, мкг/кг, в пшенице	-0,002	0,113	-0,576	-0,606	-0,595	1

**Result of correlation analysis of the effect of Alternariol content, $\mu\text{g}/\text{kg}$,
in wheat and white mustard depending on soil temperature factor**

Date of sampling	Temperature, $^{\circ}\text{C}$, in soil					Alternariol content, $\mu\text{g}/\text{kg}$
	At noon	At midnight	On the surface	At a depth of 0-5 cm	At a depth of 0-10 cm	
2.07	19.3 \pm 1.7	18.2 \pm 1.3	21.5 \pm 1.9	20.9 \pm 1.9	21.0 \pm 1.9	18
16.07	14.3 \pm 1.3	20.10 \pm 1.9	26.4 \pm 2.5	25.2 \pm 2.4	24.0 \pm 2.3	17
20.07	20.3 \pm 1.8	17.60 \pm 1.6	22.3 \pm 2.1	20.4 \pm 1.9	20.5 \pm 1.9	23
16.08	17.4 \pm 1.6	19.10 \pm 1.8	17.9 \pm 1.6	17.4 \pm 1.6	18.8 \pm 1.7	200
23.08	10.5 \pm 0.9	12.50 \pm 1.1	16.4 \pm 1.5	17.8 \pm 1.6	18.5 \pm 1.7	59
Significant correlation coefficients with Alternariol content, $\mu\text{g}/\text{kg}$, in wheat	-0.002	0.113	-0.576	-0.606	-0.595	1

Выводы

Исследования проводили на фоне высокого содержания гумуса, нейтральной реакции среды, высокой степени подвижности фосфора и обменного калия на дерново-подзолистых почвах Московского региона. Проведенные исследования показали зараженность микотоксином альтернариол зеленой массы яровой пшеницы и горчицы белой за весь период вегетации, что делает опасным использование вегетативной массы исследуемых культур для кормления сельскохозяйственных животных. Вместе с тем в данной почве отмечалось валовое содержание свинца ниже значения ПДК при достаточно высоком содержании его подвижных форм, превышающем значение ОДК в 1,5-2 раз и более, что, возможно, объясняется особенностями данной территории. В этих условиях использование вегетативной массы исследуемых культур для кормления сельскохозяйственных животных представляет опасность.

Особую опасность в отношении заражения представляет период середины созревания сельскохозяйственных культур, когда зараженность микотоксином превышала средний уровень загрязнения: в 8-11 раз – у культуры пшеницы; в 4-5 раз – у горчицы белой. Это еще более увеличивает опасность использования их вегетативной массы для пищевых целей. Возможно, в тот период более значимыми выступали другие экологические факторы, так как температурные условия (снижение прогреваемости почвы) были менее благоприятными для продуцирования микотоксинов, что требует дополнительных исследований. Бесспорно, загрязнение сельскохозяйственных культур микотоксинами окажет влияние и на почву, и на ее экологическое здоровье.

Если принимать во внимание опасность действия микробных ядов, учитывая биологические особенности их продуцентов, есть основания утверждать, что наличие микотоксинов в продукции или в кормах может иметь непредсказуемые экологические последствия. В этой связи изучение микологической системы «Почва-растение» будет способствовать пониманию процессов, происходящих в живой компоненте почвы, с целью улучшения здоровья почвы, особенно в условиях высокого антропогенного загрязнения. Отсутствие значимой корреляционной связи между накоплением (аккумуляцией) АОЛ, $\text{мкг}/\text{кг}$, в культурах пшеницы и горчицы белой в процессе вегетации в зависимости от температурных параметров почвы свидетельствует о влиянии ряда неучтенных экологических факторов. Вместе с тем близость корреляционной связи с показателем температуры почвы верхнего 0-5 см слоя гумусового горизонта дает основание для более детального изучения данного экологического фактора.

Список источников

References

1. Аша В. Атомно-абсорбционная спектроскопия с электротермической атомизацией: Справочник. – СПб.: Профессия, 2021. – 352 с.
2. Буркин А.А., Кононенко Г.П., Мосина Л.В. Первое микотоксикологическое исследование горчицы белой (*Sinapis alba* L.) // Сельскохозяйственная биология. – 2019. – Т. 54, № 1. – С. 186-194. doi: 10.15389/agrobiology.2019.1.186rus.
3. ВОЗ. Информационный бюллетень. 2018. Май. 70 лет Всемирной организации здравоохранения // Социальные аспекты здоровья населения. – 2018. – № 3. – URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/voz-informatsionnyy-byulleten-may-2018-70-let-vsemirnoy-organizatsii-zdravoohraneniya>.
4. Кононенко Г.П. Совершенствование микотоксикологического контроля кормов // Главный зоотехник. – 2008. – № 12. – С. 27-29.
5. Кравченко А.В., Захарова Л.П., Обольский О.Л. Фузариотоксины в зерне: результаты мониторинга // Питание и здоровье людей. – 1998. – № 1. – С. 3-5.
6. Ливанов П.А., Соболев М.Б., Ревич Б.А. Свинцовая опасность и здоровье населения // Российский семейный врач. – 1999. – № 2. – С. 18-26.
7. Мосина Л.В., Довлетярова З.А., Ефремова С.Ю. Микотоксины как экологическая опасность: монография. – Иркутск: ООО «Мегапринт», 2017. – 144 с.
8. Позняковский В.М. Гигиенические основы питания, безопасность и экспертиза продуктовых товаров: учебник. – Новосибирск: Издательство НГУ, 1999. – 447 с.
9. Овчинников Р.С., Капустин А.В., Лаишевцев А.И., Саинов В.А. Микотоксины и микотоксикозы животных – актуальная проблема сельского хозяйства // Российский журнал проблемы ветеринарной санитарии, гигиены и экологии. – 2018. – С. 114-123. doi: 10.25725/vet.san.hyг.ecol.201801020.
10. Соколова О.Я., Науменко О.А., Бибарцева Е.В., Евстифеева Т.А. Валовое содержание свинца и его подвижных форм в почвах районов Оренбургской области // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2015. – С. 189-191.
11. Фомина Л.М. и др. Профилактика микотоксикозов в промышленном птицеводстве и прудовом рыболовстве Ростовской области: монография. – Новочеркасск, 1988. – 108 с.
12. Шамрай С.М. Микотоксины – постоянная угроза со стороны «экологически чистых» природных ядов // Биология: все для учителя. – 2010. – С. 7-14.
13. Anqi Chen, Xin Mao, Qinghui Sun et al. Alternaria Mycotoxins: An Overview of Toxicity, Metabolism and Analysis in Food // Journal of Agricultural Food Chem. – 2021. – Jul 21; 69 (28). – Pp. 7817-7830. doi: 10.1021/acs.jafc.1c03007.
14. Benassi F., Gallerme C., Sharaf E.I. et al. Cell death induced by the Alternaria mycotoxin Alternariol // Toxicology in Vitro. – 2012. – V. 26 (6). – Pp. 915-923. doi: 10.1016/j.tiv.2012.04.014.
15. Fehr M., Pahike G., Fritz J. et al. Alternariol acts as a topoisomerase poison, preferentially affecting the Palpha isoform // Moll. Nutr Food Res. – 2009. – V. 53. – Pp. 441-451. doi: 10.1002/mnfr.200700379.
1. Asha V. Atomic Absorption Spectroscopy with Electrothermal Atomization: Handbook. SPb.: Profesiya, 2021: 352. (In Rus.).
2. Burkin A.A., Kononenko G.P., Mosina L.V. The First Mycotoxicological Study of White Mustard (*Sinapis alba* L.). Sel'skokhozyaystvennaya biologiya. 2019; 54; 1: 186-194. doi: 10.15389/agrobiology.2019.1.186rus. (In Rus.).
3. WHO. News Bulletin. 2018. May. 70 Years of the World Health Organization. Sotsial'nye aspekty zdorov'ya naseleniya. 2018; 3. URL: <https://cyberleninka.ru/article/n/voz-informatsionnyy-byulleten-may-2018-70-let-vsemirnoy-organizatsii-zdravoohraneniya>. (In Rus.).
4. Kononenko G.P. Improving Mycotoxicological Control of Feed. Glavniy zootekhnik. 2008; 12: 27-29. (In Rus.).
5. Kravchenko A.V., Zakharova L.P., Obol'skiy O.L. Fusariotoxins in Grain: Monitoring Results. Pitanie i zdorov'e lyudey. 1998; 1: 3-5. (In Rus.).
6. Livanov P.A., Sobolev M.B., Revich B.A. Lead Danger and Public Health. Rossiyskiy semeyniy vrach. 1999; 2: 18-26. (In Rus.).
7. Mosina L.V., Dovletyarova Z.A., Efremova S.Yu. Mycotoxins as an Environmental Hazard: Monograph. Irkutsk: OOO "Megaprint", 2017: 144. (In Rus.).
8. Poznyakovskiy V.M. Hygienic Fundamentals of Food, Safety and Examination of Food Products: Textbook. Novosibirsk: Izdatel'stvo NGU, 1999: 447. (In Rus.).
9. Ovchinnikov R.S., Kapustin A.V., Laishevcev A.I., Savinov V.A. Mycotoxins and Mycotoxicoses of Animals – an Urgent Problem in Agriculture. Rossiyskiy zhurnal problemy veterinarnoy sanitarii, gigiyeny i ekologii. 2018: 114-123. doi: 10.25725/vet.san.hyг.ecol.201801020. (In Rus.).
10. Sokolova O.Ya., Naumenko O.A., Bibartseva E.V., Evstifeeva T.A. Gross Content of Lead and Its Mobile Forms in Soils of the Orenburg Region. Vestnik Orenburgskogo gosudarstvennogo universiteta. 2015: 189-191. (In Rus.).
11. Fomina L.M. et al. Prevention of Mycotoxicosis in Industrial Poultry Farming and Pond Fishing in the Rostov Region: Monograph. Novoчеркасск, 1988: 108. (In Rus.).
12. Shamray S.M. Mycotoxins as a Constant Threat from "Environmentally Friendly" Natural Poisons. Biologiya: vse dlya uchitelya. 2010: 7-14. (In Rus.).
13. Anqi Chen, Xin Mao, Qinghui Sun et al. Alternaria Mycotoxins: An Overview of Toxicity, Metabolism and Analysis in Food. Journal of Agricultural Food Chem. 2021; 69 (28): 7817-7830. doi: 10.1021/acs.jafc.1c03007.
14. Benassi F., Gallerme C., Sharaf E.I. et al. Cell death induced by the Alternaria mycotoxin Alternariol. Toxicology in Vitro. 2012; 26 (6): 915-923. doi: 10.1016/j.tiv.2012.04.014.
15. Fehr M., Pahike G., Fritz J. et al. Alternariol acts as a topoisomerase poison, preferentially affecting the Palpha isoform. Moll. Nutr Food Res. 2009; 53: 441-451. doi: 10.1002/mnfr.200700379.

16. Lee H.B., Patriarca A., Magan N. Alternaria in Food: Ecophysiology, Micotoxin Production and Toxicology, Micobiology. – 2015. – V. 43 (2). – Pp. 93-106. doi: 10.5941/MYCO.2015.43.2.93.

17. Ostry V. Alternaria micotoxins: an overview of chemical characterization, producers, toxicity, analysis and occurrence in foodstuffs // World Mycotoxin Journal. – 2008. – V. 1 (2). – Pp. 175-188. doi: 10.3920/WMJ2008.x013.

18. Qiaomei Qin, Yingying Fan, Qinlan Jia et al. The Potential of Alternaria Toxins Production by *A. alternata* in Processing Tomatoes // Toxins (Basel). – 2022. – Nov 24; 14 (12). – P. 827. doi: 10.3390/toxins14120827.

19. Fraeyman S., Croubels S., Devreese M. et al. Emerging Fusarium and Alternaria Mycotoxins: Occurrence, Toxicity and Toxicokinetics // Toxins (Basel). – 2017. – Jul 18; 9 (7). – P. 228. doi: 10.3390/toxins9070228.

Информация об авторах

Людмила Владимировна Мосина, профессор кафедры экологии, д-р биол. наук, профессор, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: mosina.l.v@yandex.ru; orcid: 0000-0003-2120-0389.

Павел Феликсович Васильков, аспирант по направлению подготовки 06.06.01, 03.02.08 экология (биология), Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева; 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49; e-mail: p.f.vasilkov@yandex.ru; orcid: 0000-0002-1406-5118.

Статья поступила в редакцию 13.01.2023
Одобрена после рецензирования 21.03.2023
Принята к публикации 20.09.2023

16. Lee H.B., Patriarca A., Magan N. Alternaria in Food: Ecophysiology, Micotoxin Production and Toxicology. Micobiology. 2015; 43 (2): 93-106. doi: 10.5941/MYCO.2015.43.2.93.

17. Ostry V. Alternaria micotoxins: an overview of chemical characterization, producers, toxicity, analysis and occurrence in foodstuffs. World Mycotoxin Journal. 2008; 1 (2): 175-188. doi: 10.3920/WMJ2008.x013.

18. Qiaomei Qin, Yingying Fan, Qinlan Jia et al. The Potential of Alternaria Toxins Production by *A. alternata* in Processing Tomatoes. Toxins (Basel). 2022; 14 (12): 827. doi: 10.3390/toxins14120827.

19. Fraeyman S., Croubels S., Devreese M. et al. Emerging Fusarium and Alternaria Mycotoxins: Occurrence, Toxicity and Toxicokinetics. Toxins (Basel). 2017; 9 (7): 228. doi: 10.3390/toxins9070228.

About authors

Lyudmila V. Mosina, DSc (Bio), Professor, Professor of the Department of Ecology, Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: mosina.l.v@yandex.ru; orcid: 0000-0003-2120-0389).

Pavel F. Vasil'kov, postgraduate student of the training program 06.06.01, 03.02.08 Ecology (Biology), Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (49, Timiryazevskaya Str., Moscow, 127434, Russian Federation; E-mail: p.f.vasilkov@yandex.ru; orcid: 0000-0002-1406-5118).

The article was submitted to the editorial office 31 Jan 2023
Approved after reviewing 21 Mar 2023
Accepted for publication 20 Sept 2023

ТИМИРЯЗЕВСКИЙ БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ / TIMIRYAZEV BIOLOGICAL JOURNAL

e-mail: izvestiya_bio@rgau-msha.ru
тел.: +7 (499) 976-07-48 добавочный 2

Адрес редакции:
127550, г. Москва, ул. Тимирязевская, д. 58, каб. 221
ФГБОУ ВО РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Принято в печать 30.11.2023 г. Формат 60 84/8 8 печ. л.
Гарнитура шрифта «Times New Roman»
